

UNIVERSITE LILLE1 SCIENCES ET TECHNOLOGIES
Géosystèmes – FRE 3298 du Centre National de la Recherche Scientifique
UNIVERSITE CATHOLIQUE DE LILLE
Laboratoire de Paléontologie Stratigraphique, F.L.S.T. & I.S.A.
Ecole Doctorale Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

Thèse de doctorat en Paléontologie
présentée par

Émilie PINTE

Coraux tabulés givétiens d'Ardenne méridionale : paléobiodiversité et implications paléoécologiques

Givetian tabulate corals in the southern Ardenne :
palaeobiodiversity and palaeoecological implications

23 Novembre 2011

Jury :

Président : Pr. Alain BLIECK (Université de Lille1)
Directeurs : Dr. Catherine CRÔNIER (Université de Lille1)
Pr. Bruno MISTIAEN (Université Catholique de Lille)
Rapporteurs : Pr. Esperanza FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ (Université de Leon)
Pr. Bernard LATHUILLIÈRE (Université de Nancy)
Examineur : Dr. Mikołaj ZAPALSKI (Université de Varsovie)

Numéro d'ordre : 40642

RESUME

Les coraux tabulés connaissent leur apogée au Dévonien moyen. A cette époque et plus particulièrement au Givétien, la présence de plates-formes carbonatées peu profondes et un climat chaud favorisent leur installation et leur développement sur le bord sud du synclinorium de Dinant. L'objectif de ce travail est d'étudier l'influence du milieu sur les faunes de coraux tabulés et notamment sur la biodiversité, la morphologie des organismes et sur les interactions avec des endobiontes. Pour se faire, cette étude a nécessité l'analyse de 1670 spécimens de tabulés (répartis en 57 espèces) récoltés dans trois coupes : le Cul d'Houille, le Mont d'Hours et les Monts de Baileux. Les analyses de biodiversité montrent que l'abondance et la richesse spécifique sont largement contrôlées par l'environnement. Les coraux tabulés bien que présents dans tous les environnements de la plate-forme récifale sont fortement représentés dans le récif *stricto sensu*. L'étude a mis en évidence des adaptations des faunes aux contraintes du milieu telles que le développement de l'appareil septal et/ou un épaississement de la paroi en zone très agitée. Il est également à noter la mise en place de morphologies différentes en fonction de l'intensité de la houle. Des endobiontes (*Helicosalpinx*, *Phragmosalpinx*, *Torquaysalpinx* et *Trypanopora*) ont été repérés dans 86 colonies d'Alveolitidae. L'étude montre que l'endobionte choisit préférentiellement son hôte et induit des modifications du squelette. Leur présence est corrélée à l'abondance et à la biodiversité des coraux dans le milieu. Enfin, les faunes ardennaises présentent une affinité forte avec le Bergischen Land et les Monts Sainte-Croix.

Mots clés : Anthozoaires, Tabulés, Givétien, Ardenne méridionale, paléobiodiversité, paléoécologie, interactions biologiques, paléobiogéographie, systématique.

ABSTRACT

Tabulate corals know their apogee during the Middle Devonian. At this time and especially during the Givetian, the presence on the southern part of Dinant synclinorium of shallow carbonated platforms and the tropical climate support their installation and their development. This study focuses on the influence of the environment on tabulate faunas and particularly on the biodiversity, morphology of these corals and on the interactions with endobionts. The analysis were performed on 1670 specimens of tabulates (57 species) collected in three outcrops: the Cul d'Houille, the Mont d'Hours and the Monts de Baileux sections. The analyses of biodiversity show that abundance and specific richness are strongly controlled by the environment. Tabulate corals are present in all environments of reefal platform but they are strongly represented in the reef *stricto sensu*. The study highlights adaptations of faunas to the constraints of the environment like great development of septal apparatus and/or a thickening of the wall in strongly agitated zone. The study shows also the variation of external morphology according to the intensity of the swell. Endobionts (*Helicosalpinx*, *Phragmosalpinx*, *Torquaysalpinx* and *Trypanopora*) were located in 86 colonies of Alveolitidae. The study shows that the endobionts preferentially choose its host and induced modifications of the skeleton. Their presence is correlated with the abundance and the biodiversity of tabulate corals in environment. Finally, tabulate corals of Ardenne have a strong affinity with faunas of Bergischen Land (Germany) and Holy Cross Mountains (Poland).

Key words : Anthozoa, Tabulata, Givetian, Southern Ardenne, palaeobiodiversity, palaeoecology, biological interactions, palaeobiogeography, systematic.

REMERCIEMENTS

« Once upon a time... », on pourrait ainsi commencer cette thèse. « Petit-pied », le dinosaure du film d'animation sorti en 1988 en est le héros, et le déclencheur bien involontaire. En CM1, cela m'avait déjà conduite à diffuser au sein de ma classe, un journal sur les fossiles. Et tout au long de ma scolarité, un seul but : faire une thèse en paléontologie. Si au terme de mon M2R, je n'avais pas été acceptée, que de pleurs (c'est normal je suis une fille !). Et maintenant, que de pleurs (mais de joie) car enfin, ce long parcours de trois ans s'achève. Si cela n'a pas toujours été facile, avec des périodes d'incertitudes, de doutes, cette histoire est et reste une belle et grande aventure qui n'aurait pu se réaliser sans l'aide, le soutien, le réconfort voire l'abnégation de tous ceux qui m'ont entourée durant ces trois années.

Tout d'abord, je tiens à remercier tout particulièrement mes deux directeurs de thèse :

Bruno Mistiaen qui a bien voulu poursuivre notre collaboration en thèse après m'avoir déjà encadrée au cours de mon Master. Il m'a fait profiter de sa grande expérience et a au combien permis d'améliorer mon argumentaire scientifique au cours de nos nombreuses discussions.

Catherine Crônier qui a accepté très facilement de s'associer à Bruno pour me diriger et me faire découvrir d'autres approches telles que les statistiques.

J'adresse également mes remerciements chaleureux à l'ensemble des membres du Laboratoire de Paléontologie Stratigraphique de Lille (FLST & ISA) :

Jean-Pierre Nicollin, directeur du Laboratoire, pour son accueil, ses « nicollinades » et les petits chocolats du midi (excellent pour le moral).

Benoît Hubert & Co. pour m'avoir accompagnée sur le terrain, pour ses nombreuses critiques (heureusement souvent constructives) et pour son coaching volontariste (t'as que trois ans, tu es à la bourre !). Une petite pensée pour sa compagne, Sophie, qui a gardé bébé au chaud assez longtemps pour permettre à Benoît de relire ma bibliographie.

Pascal Deville, technicien et colocataire de bureau (pendant 2 ans), pour sa présence constante sur le terrain et sa grande aide dans la réalisation des lames minces, et de diverses choses, son soutien, ses encouragements et pour nos papotages sans aucun lien avec les sciences.

Bruno Milhau, pour son soutien et pour m'avoir confortée, au cours de ses enseignements lorsque j'étais en licence, que la paléontologie était bien ma voie.

Merci à Denise Brice de m'avoir fait profiter de son immense savoir sur la paléontologie et de m'avoir toujours encouragée ; et à Sébastien Maillet, colocataire de la 2^e heure qui a su respecter mes silences et pour être venu avec Wesley Laforêt (un M2R) m'aider une fois sur le terrain malgré la neige.

Je tiens à remercier particulièrement Thérèse Lebrun, Recteur de l'Université Catholique de Lille, Jean-Charles Cailliez, doyen de la FLST et Pascal Caudron, directeur de l'ISA pour m'avoir accueillie dans leur établissement et permis de réaliser cette thèse.

Je voudrais également remercier Alain Blicck, Esperanza Fernández-Martínez, Bernard Lathuilière et Mikolaj Zapalski pour avoir aimablement accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Un grand merci à Mikolaj, pour m'avoir accueillie lors de mon séjour en Pologne et pour nos discussions constructives sur la systématique des coraux anciens et actuels.

Je tiens également à adresser mes remerciements à M. et Mme Rigo, à la préfecture de Champagne-Ardenne, à l'ONF et à Stéphane De Thibault (directeur d'exploitation de la Carrière de Calcaire de Baileux) pour m'avoir respectivement autorisée à échantillonner les coupes des Fortifications des Mont d'Hairs et des Monts de Baileux.

Aussi, un grand merci à Cédric Mabile, Xavier Devleeschouwer, Alain Prétat et Benoît Hubert pour m'avoir fourni les données sédimentologiques nécessaires à mon étude.

Je souhaite également remercier Marie Coen-Aubert et Annelise Folie pour m'avoir permise de consulter les types et figurés de Marius Lecompte à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles).

Mes remerciements vont également à mes collègues de la FLST, pour la bonne humeur générale et plus particulièrement à Cédric, pour nos discussions sur la biodiversité, et à Laetitia pour son soutien et ses petits mots qui font tant de bien au moral.

Je tiens à remercier chaleureusement mes parents. Je manque de mots pour dire combien je leur suis reconnaissante d'avoir fait de moi ce que je suis, de m'avoir aidée, soutenue et d'avoir toujours cru en moi.

Enfin, mes dernières pensées vont à l'homme qui partage ma vie, Alex, qui a su avec une infinie patience me supporter ainsi que tous les aspects liés à cette thèse, les hauts comme les très bas. Sans son soutien et son réconfort, je n'aurais jamais réussi à arriver au bout de ce périple.

Sommaire

CHAPITRE I. INTRODUCTION	11
1.1. Objet de l'étude	11
1.2. Structure de l'étude	12
CHAPITRE II. CADRE GEOLOGIQUE	15
2.1. Contexte géologique mondial au Givétien	15
2.1.1. Définition du Givétien.....	15
2.1.2. Contexte paléogéographique	15
2.1.3. Conditions environnementales	16
2.2. Contexte géologique au Givétien en Ardenne méridionale	18
2.2.1. Données structurales	18
2.2.2. Paléogéographie	19
2.2.3. Lithostratigraphie et biostratigraphie du bord sud du Synclinorium de Dinant	20
CHAPITRE III. SITES D'ETUDE ET MATERIEL.....	23
3.1. Les sites étudiés	23
3.1.1. La coupe du Cul d'Houille.....	24
3.1.2. La coupe des fortifications du Mont d'Hours.....	36
3.1.3. La coupe des Monts de Baileux	36
3.2. Le matériel.....	40
CHAPITRE IV. METHODES DE QUANTIFICATION	43
4.1. Diversité, paléocéologie, paléogéographie et analyses d'assemblages	43
4.1.1. Notion d'associations	43
4.1.2. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)	44
4.1.3. Analyse des Correspondances « Détendancées » (DCA).....	45
4.1.4. Indices de diversité.....	46
4.1.5. Raréfaction	48
4.1.6. Similarité des diversités	49
4.1.7. Sériation	50
4.2. Forme, analyses factorielles et statistiques associées	50
4.2.1. Morphologie et paramètres de formes.....	50
4.2.2. Analyse en Composantes Principales (ACP)	52
4.2.3. Statistiques associées.....	53
4.3. Biais.....	54
CHAPITRE V. ANALYSE DE LA BIODIVERSITE	57
5.1. Fluctuations au cours du Dévonien en Ardenne.....	57
5.2. Fluctuations au cours du Givétien au bord sud du synclinorium de Dinant	58
5.2.1. Analyse de la biodiversité	58
5.2.2. Analyse de raréfaction.....	63
5.3. Succession des faunes au Givétien au bord sud du synclinorium de Dinant	64
5.4. Comparaison de la biodiversité et des affinités fauniques entre les sites étudiés.....	66
5.5. Fluctuation de la biodiversité en fonction de l'environnement : le cas de la Formation du Mont d'Hours.....	70
CHAPITRE VI. RELATIONS FORMES/HABITAT	73
6.1. Rappels sur les environnements rencontrés	73
6.2. Répartition des genres sur la plate-forme carbonatée.....	73
6.3. Les différents types de faunes et leur adaptation au milieu	75
6.3.1. Les faunes dites « spécialisées » : l'exemple du genre <i>Hillaepora</i>	76
6.3.2. Les faunes ubiquistes	76
6.3.2.1. Les faunes modifiant leur structure interne : l'exemple du genre <i>Thamnopora</i>	76
6.3.2.2. Les faunes modifiant leur morphologie externe : l'exemple du genre <i>Alveolites</i>	78
6.3.2.3. Les faunes tolérantes	84
6.4. Importance systématique des caractères morphologiques.....	88

CHAPITRE VII. LE CAS DU PATCH REEF	91
7.1. Introduction.....	91
7.2. Description de l'édifice récifal	92
7.3. Associations fauniques.....	93
7.4. Biodiversité.....	96
7.5. Successions écologiques	98
7.6. Morphologie des organismes récifaux.....	101
7.7. Conclusion	103
CHAPITRE VIII. INTERACTIONS BIOLOGIQUES.....	105
8.1. Introduction.....	105
8.2. Matériel.....	106
8.3. Relations avec l'hôte	106
8.4. Environnement.....	107
8.5. Choix de l'hôte.....	108
8.6. Distribution stratigraphique	111
8.7. Description des endobiontes.....	114
CHAPITRE IX. CONSIDERATIONS PALEOBIOGEOGRAPHIQUES.....	117
9.1. Introduction.....	117
9.2. Résultats.....	122
9.3. Discussion	126
CHAPITRE X. SYSTEMATIQUE	129
10.1. Remarques sur la position systématique des coraux tabulés	129
10.2. Rappel des règles synonymiques utilisées	129
10.3. Discussions sur la microstructure.....	130
10.4. Description raisonnée des espèces	132
Classe Anthozoa EHRENBERG, 1834	132
Sous classe Tabulata MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850	132
Ordre Heliolitida FRECH, 1897.....	132
Sous ordre Heliolitina FRECH, 1897.....	132
Famille Heliolitidae LINDSTRÖM, 1876.....	132
Genre <i>Heliolites</i> DANA, 1846.....	132
<i>Heliolites</i> cf. <i>porosus</i> (GOLDFUSS, 1826).....	132
<i>Heliolites</i> sp.....	134
Ordre Favositida WEDEKIND, 1937.....	135
Famille Favositidae DANA, 1846.....	135
Sous Famille Favositinae DANA, 1846.....	135
Genre <i>Favosites</i> LAMARCK, 1816	135
<i>Favosites</i> cf. <i>goldfussi</i> D'ORBIGNY, 1850	135
<i>Favosites antipertusus</i> LECOMPTE, 1939	137
Sous Famille Pachyfavositinae MIRONOVA, 1965.....	138
Genre <i>Pachyfavosites</i> SOKOLOV, 1952	138
<i>Pachyfavosites polymorphus</i> (GOLDFUSS, 1826).....	138
<i>Pachyfavosites</i> sp.	139
Super Famille Pachyporicae GERTH, 1921	141
Famille Pachyporidae GERTH, 1921	141
Genre <i>Cladopora</i> HALL, 1851	141
<i>Cladopora</i> sp.	141
Genre <i>Gracilopora</i> TCHUDINOVA, 1964	142
<i>Gracilopora</i> sp.	142
Genre <i>Hillaepora</i> MIRONOVA, 1960	143
<i>Hillaepora spicata</i> (GOLDFUSS, 1829).....	143
Genre <i>Striatopora</i> HALL, 1851.....	144
<i>Striatopora sciuricauda</i> ZAPALSKI n. n.....	144
<i>Striatopora</i> sp. 1.....	145
<i>Striatopora</i> sp. 2.....	146

<i>Striatopora</i> sp. 3.....	147
Genre <i>Thamnopora</i> STEININGER, 1831	148
<i>Thamnopora cervicornis</i> (DE BLAINVILLE, 1830)	148
<i>Thamnopora ex gr. boloniensis</i> (GOSSELET, 1877)	150
<i>Thamnopora fromelennensis</i> TOURNEUR <i>n. n.</i>	151
<i>Thamnopora irregularis</i> LECOMPTE, 1939	152
<i>Thamnopora lecompTEi</i> DUBATOLOV, 1963.....	154
<i>Thamnopora cf. micropora</i> LECOMPTE, 1939.....	155
<i>Thamnopora patula</i> TCHUDINOVA, 1964.....	156
<i>Thamnopora proba</i> DUBATOLOV, 1952.....	158
<i>Thamnopora reticulata</i> (DE BLAINVILLE, 1830)	159
<i>Thamnopora</i> sp. 1.....	161
<i>Thamnopora</i> sp. 2.....	162
Sous ordre Alveolitina SOKOLOV, 1950.....	163
Famille Alveolitidae DUNCAN, 1872	163
Sous Famille Alveolitinae DUNCAN, 1872	163
Genre: <i>Alveolites</i> LAMARCK, 1801.....	163
<i>Alveolites suborbicularis</i> LAMARCK, 1801	163
<i>Alveolites compressus</i> MILNE-EDWARDS & HAIME, 1853.....	165
<i>Alveolites densatus</i> LECOMPTE, 1939	167
<i>Alveolites edwardsi</i> LECOMPTE, 1939.....	168
<i>Alveolites elongatus</i> LECOMPTE, 1939	170
<i>Alveolites intermixtus</i> LECOMPTE, 1939.....	171
<i>Alveolites maillieuxi</i> SALEE <i>in</i> LECOMPTE, 1933	172
<i>Alveolites multispinosus</i> DUBATOLOV, 1959	174
<i>Alveolites parvus</i> LECOMPTE, 1939.....	175
<i>Alveolites tenuissimus</i> SALEE <i>in</i> LECOMPTE, 1933	177
<i>Alveolites</i> sp.	178
Genre <i>Crassialveolites</i> SOKOLOV, 1955.....	180
<i>Crassialveolites cavernosus</i> (LECOMPTE, 1933).....	180
<i>Crassialveolites crassus</i> (LECOMPTE, 1939).....	181
<i>Crassialveolites oliveri</i> ZAPALSKI <i>n. n.</i>	183
Genre <i>Alveolitella</i> SOKOLOV, 1952	186
<i>Alveolitella fecunda</i> (SALÉE <i>in</i> LECOMPTE, 1939).....	186
Genre <i>Squameoalveolites</i> MIRONOVA, 1969.....	187
<i>Squameoalveolites fornicatus</i> (SCHLÜTER, 1889).....	188
Famille Caliaporidae MIRONOVA, 1974	189
Genre <i>Caliapora</i> SCHLÜTER, 1889.....	189
Sous Genre <i>Caliapora</i> (<i>Caliapora</i>) SCHLÜTER, 1889.....	189
<i>Caliapora</i> (<i>C.</i>) <i>battersbyi battersbyi</i> (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851).....	189
<i>Caliapora</i> sp. 1.....	191
<i>Caliapora</i> sp. 2.....	192
<i>Caliapora</i> (<i>Mariusilites</i>) <i>chaetetoides</i> (LECOMPTE, 1939)	193
Sous Famille Natalophyllinae SOKOLOV, 1950	194
Genre <i>Scoliopora</i> LANG, SMITH & THOMAS, 1940	194
<i>Scoliopora denticulata</i> (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851).....	194
<i>Scoliopora longispina</i> (LECOMPTE, 1939)	196
<i>Scoliopora</i> sp.....	197
Famille Coenitidae SARDESON, 1896	199
Genre <i>Coenites</i> EICHWALD, 1829.....	199
<i>Coenites</i> sp. 1	199
<i>Coenites</i> sp. 2	200
Genre <i>Platyaxum</i> DAVIS, 1887.....	201
<i>Platyaxum cf. escharoides</i> (STEININGER, 1849)	201
Genre <i>Roseoporella</i> SPRIESTERBACH, 1935.....	202

<i>Roseoporella media</i> (LECOMPTE, 1939).....	202
<i>Roseoporella</i> sp. 1.....	204
<i>Roseoporella</i> sp. 2.....	205
Ordre Auloporida SOKOLOV, 1952	206
Famille Auloporidae MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851.....	206
Genre <i>Aulopora</i> GOLDFUSS, 1826.....	206
<i>Aulopora (Mastopora) cf. compacta</i> TCHERNYCHEV, 1941	206
<i>Aulopora serpens</i> GOLDFUSS, 1826	207
Famille Aulocystidae SOKOLOV, 1950	208
Genre <i>Remesia</i> KETTNER, 1934.....	208
<i>Remesia tubulosa</i> KETTNER, 1934	208
<i>Remesia crispera</i> (SCHLÜTER, 1885)	209
CHAPITRE XI. CONCLUSION	211
1. Bilan.....	211
2. Perspectives.....	213
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	215
ANNEXES	237
PLANCHES	

CHAPITRE I. INTRODUCTION

1.1. Objet de l'étude

Les coraux tabulés, exclusivement paléozoïques, apparaissent à l'Ordovicien moyen. Après 220 Ma de présence sur notre planète, ils s'éteignent à la fin du Permien lors de la crise Permo-Trias.

Au Dévonien, les communautés récifales connaissent un développement sans commune mesure par rapport aux récifs actuels (Copper, 1974). En effet, l'écosystème récifal dévonien occupait une superficie dix fois supérieure à ce qu'elle est de nos jours. Ainsi, ces récifs ont été recensés à travers tout le globe depuis l'ouest de l'Amérique du Nord jusqu'à l'Australie en passant par l'Europe et la Russie (Lafuste, 1987).

Les Tabulés représentent, avec les stromatopores et les coraux rugueux, les constructeurs majeurs de ces récifs dévoniens. Ils connaissent leur apogée au Dévonien moyen et plus particulièrement au Givétien, grâce à des conditions environnementales propices à leur développement.

La présente étude porte sur la faune de coraux tabulés givétiens du bord sud du synclinorium de Dinant (Ardenne). Au Givétien, cette aire géographique est alors caractérisée par une vaste plate-forme carbonatée peu profonde, favorable à l'installation et au développement des constructeurs récifaux et donc des coraux tabulés. Deux auteurs se sont focalisés sur ce groupe fossile en Ardenne à travers une analyse purement taxonomique (Lecompte, 1933, 1939 ; Tourneur, 1985).

Bien que la plasticité des coraux tabulés soit souvent évoquée, les publications ayant pour objet l'influence de l'environnement sur leur morphologie sont relativement rares (Stel, 1978 ; Hladil, 1989 ; Mötus, 2001, 2005). Seul Tsien (1974, 1980) a travaillé sur l'Ardenne et les faunes récifales en prenant pour base de son étude l'aspect environnemental à travers les différents régimes récifaux rencontrés dans cette région sans toutefois, centrer ses observations sur l'influence du milieu sur les coraux tabulés.

C'est pourquoi, il m'est apparu particulièrement intéressant de réaliser un travail sur ce domaine peu abordé et d'évaluer ainsi l'influence du milieu à travers les différents aspects que sont, la forme des organismes, les fluctuations de la biodiversité et les interactions biologiques entre endobiontes et coraux tabulés par le biais d'approches descriptives et d'analyses statistiques (bivariées, CAH, ACP, ...).

1.2. Structure de l'étude

Ce mémoire se subdivise en onze chapitres, incluant le présent chapitre introductif.

Le Chapitre II décrit le contexte géologique général et régional (en Ardenne) au Givétien. Il expose les caractéristiques structurales, paléogéographiques, environnementales ainsi que les principaux traits de la litho- et biostratigraphie.

Le Chapitre III reprend les caractéristiques des trois coupes étudiées, à savoir, la carrière du Cul d'Houille, les fortifications du Mont d'Hauris et la carrière des Monts de Baileux. Les aspects suivants successivement abordés sont, leurs situations géographiques, les formations recoupées, l'épaisseur, les principaux travaux antérieurs et le nombre d'échantillons récoltés. Pour ces derniers, près de 3000 lames minces ont été réalisées pour *in fine* aboutir à 2600 lames exploitables pour une étude approfondie de la faune en coraux tabulés de ces différents sites.

Le Chapitre IV expose les différentes méthodes utilisées pour évaluer les fluctuations de la diversité (α et β), les variations de la forme des organismes et la définition des associations fauniques.

Le Chapitre V est consacré d'abord à l'analyse globale de l'évolution de la biodiversité au cours du Givétien en Ardenne pour ensuite l'appréhender dans un cadre environnemental. Enfin, une comparaison de la composition faunique a été menée entre les sites étudiés.

Le Chapitre VI détaille les résultats de l'analyse de l'influence de l'habitat sur la forme des organismes. Il expose le cas des faunes spécifiques à un environnement et des

faunes ubiquistes. Il aborde également les problèmes que pose l'influence du milieu sur des caractères considérés actuellement comme diagnostiques.

Le Chapitre VII présente le cas particulier du patch-reef des fortifications du Mont d'Hairs. En effet, ce bioherme, par sa taille réduite permet une étude complète et détaillée de l'écologie et de la diversité des faunes récifales.

Le Chapitre VIII propose une investigation portant sur les interactions entre des endobiontes et des coraux tabulés. Il se focalise plus particulièrement sur les critères qui déterminent et expliquent la présence et le développement d'endobiontes au sein de ces coraux.

Le Chapitre IX présente une comparaison de la composition faunique de quatre régions : Boulonnais (nord-France), Bergischen Land (Allemagne), Monts Sainte-Croix (Pologne) et versant ouest de l'Oural (Russie), avec le bord sud du synclinorium de Dinant. L'étude est réalisée à partir des indices de similarité de Jaccard, de Simpson et de Dice-Sorensen.

Le Chapitre X détaille l'analyse systématique des coraux tabulés avec une description du matériel d'étude pour chaque espèce. L'attribution spécifique de ce dernier est discutée.

Le Chapitre XI propose une synthèse des résultats obtenus et les perspectives de cette étude.

CHAPITRE II. CADRE GEOLOGIQUE

2.1. Contexte géologique mondial au Givétien

2.1.1. Définition du Givétien

Le terme Givétien a été introduit par Gosselet en 1879 en référence au Calcaire de Givet.

Celui-ci avait été défini pour la première fois par Omalius d'Halloy en 1828. Il correspond aux « roches qui se trouvent à Givet entre les Schistes à Calcéoles de la carrière des Trois-Fontaines au sud-ouest et les Schistes au nord ».

La base du Givétien est définie par la première occurrence de l'espèce de conodontes *Polygnathus hemiansatus* BULTYNCK, 1987 au niveau du GSSP (« Global Boundary Stratotype Section and Point ») de Jebel Mech Irdane au Maroc (Walliser *et al.*, 1995 ; International Stratigraphic Chart, 2009).

Le sommet du Givétien est caractérisé, quant à lui, par la première apparition du conodonte *Ancyrodella rotundiloba* BRYANT, 1921 au niveau du GSSP du Puech de la Suque en France (Klapper *et al.*, 1987 ; International Stratigraphic Chart, 2009).

Kaufmann (2006) propose des âges limites pour le Givétien de $388,1 \pm 2,6$ Ma pour la base et $383,7 \pm 3,1$ Ma pour le sommet. La durée généralement admise pour cet étage est de 6 Ma (Menning *et al.*, 2006).

2.1.2. Contexte paléogéographique

Pour bien appréhender ce contexte au Dévonien, il est nécessaire d'évoquer la paléogéographie du globe dès l'Ordovicien.

A l'Ordovicien (-480 Ma), des fragments continentaux, l'Avalonia et l'Armorica, se sont détachés de la partie nord du Gondwana, entraînant l'ouverture de l'océan Rhéique entre l'Avalonia et l'Armorica d'une part, et l'ouverture de l'océan médio-européen entre l'Armorica et le Gondwana d'autre part (Scotese *et al.*, 1979 ; Sintubin, 2008).

Au Silurien inférieur (-440 Ma), suite à la fermeture de la mer Tornquist, l'Avalonia est entré en collision avec le continent Baltica (Williamson *et al.*, 2002).

Au Silurien supérieur, la fermeture de l'océan Iapetus est à l'origine de la collision de la Baltica et de la Laurentia (Ziegler, 1984). Leur union (orogénèse calédonienne) a formé la Laurussia (Scotese *et al.*, 1979 ; Sintubin, 2008), également appelée « Continent des Vieux Grès Rouges ».

Au Dévonien, la fermeture progressive de l'océan Rhéique entre la Laurussia et le Gondwana a marqué le début de l'orogénèse hercynienne (Fig. 1).

Plus tard, la collision entre ces deux grandes masses continentales a conduit à la surrection de la chaîne hercynienne et à la formation de la Pangée dès la fin du Carbonifère.

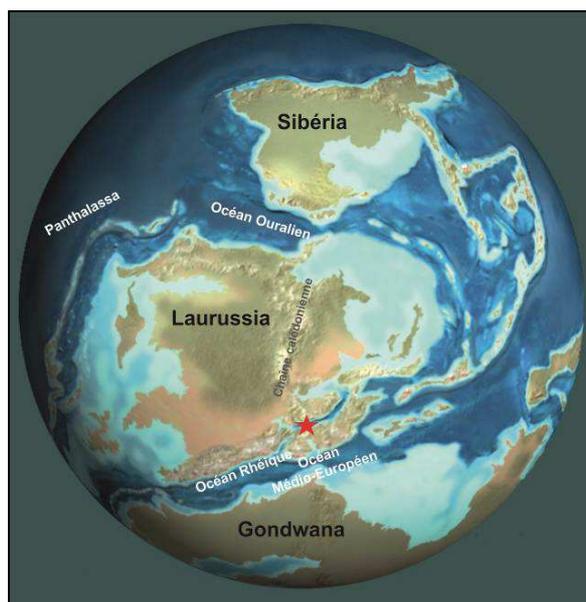


Figure 1 : Reconstitution paléogéographique au Dévonien moyen (d'après Blakey, 2007). L'étoile rouge correspond à la position de l'Ardenne.

2.1.3. Conditions environnementales

Le Dévonien était caractérisé par un climat global relativement chaud (Hladil *et al.*, 2006 ; Joachimski *et al.*, 2004, 2009). Encore récemment, il était admis que le Dévonien moyen était marqué par un pic des températures (Streel *et al.*, 2000) et des températures moyennes pouvant être 10 à 15°C supérieures aux températures actuelles (Copper, 2002).

Cependant, Joachimski *et al.* (2009) ont remis en cause ces données. Leur calcul de paléotempératures sur la base des isotopes de l'oxygène contenus dans l'apatite des éléments conodontes suggère que le Dévonien moyen n'était pas un intervalle très chaud de type « Super Greenhouse » (Frakes *et al.*, 1992 ; Copper & Scotese, 2003) mais plutôt une période de refroidissement relatif avec des températures moyennes autour de 23 – 25°C (Fig. 2).

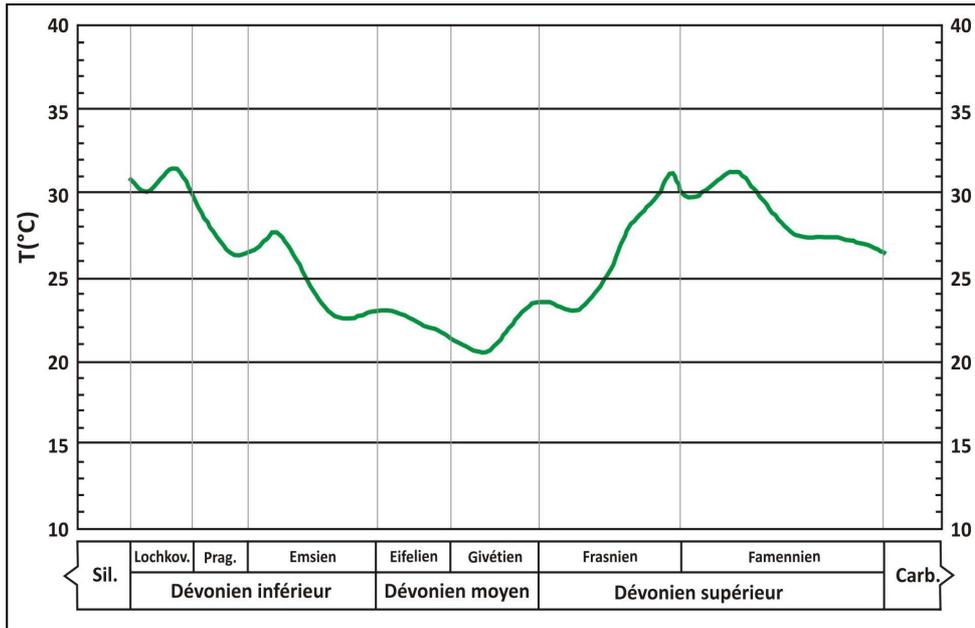


Figure 2 : Enregistrement de la paléotempérature moyenne à l'échelle mondiale au Dévonien calculée sur la base des isotopes de l'oxygène de l'apatite des conodontes (d'après Joachimski *et al.*, 2009).

A cette époque, le niveau marin global était élevé (Fig. 3) (Vail *et al.*, 1977 ; Johnson *et al.*, 1985) permettant le développement de vastes mers épicontinentales (Copper, 2002).

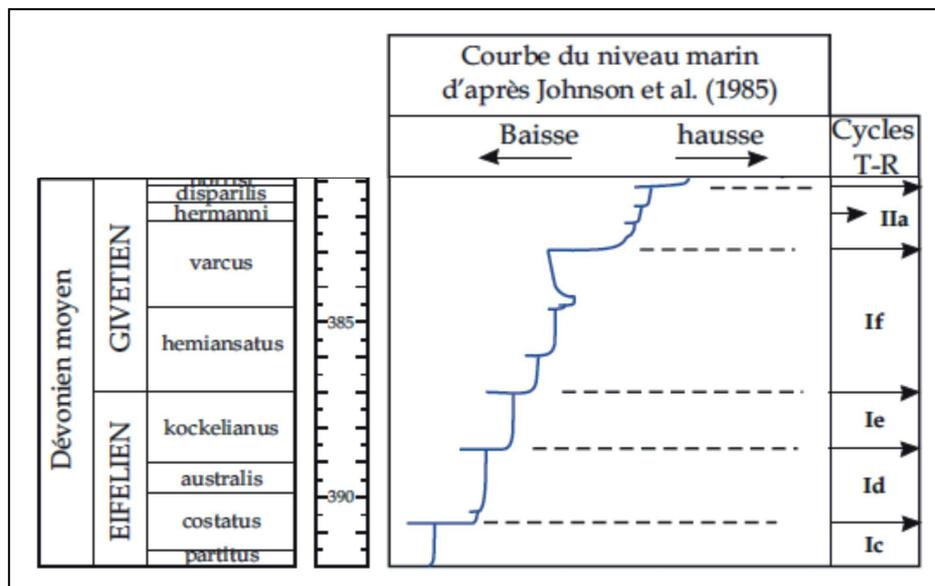


Figure 3 : Courbe des variations du niveau marin global au Dévonien moyen (d'après Johnson *et al.*, 1985).

L'association de ces paramètres environnementaux (température élevée et vastes mers épicontinentales) aurait alors été propice au développement de récifs à coraux et stromatopores (Kiessling *et al.*, 1999 ; Joachimski *et al.*, 2009).

2.2. Contexte géologique au Givétien en Ardenne méridionale

2.2.1. Données structurales

L'Ardenne appartient à la partie occidentale d'un ensemble paléozoïque plus important : le Massif Schisteux – Rhéna.

Deux domaines structuraux sont identifiés (Fig. 4) :

- au nord, le parautochtone brabançon composé du synclinorium de Namur et du massif du Brabant (Meilliez & Mansy, 1990) ;
- au sud, l'allochtone Ardennais composé de l'anticlinorium de Givonne, du synclinorium de Charleville – Eifel, de l'anticlinorium de l'Ardenne et du synclinorium de Dinant prolongé à l'est par la nappe de la Vesdre (Meilliez & Mansy, 1990).

Ces deux unités sont séparées par la zone anticlinale faillée du Condroz, appelée également faille du Midi. L'allochtone Ardennais est charrié sur le parautochtone Brabançon par l'intermédiaire de cette faille (Meilliez *et al.*, 1991).

Les dépôts dévoniens montrent une grande variation d'épaisseur, entre le nord et le sud, liée à un diachronisme sédimentaire, avec une épaisseur plus importante au sud qu'au nord (Meilliez, 1989).

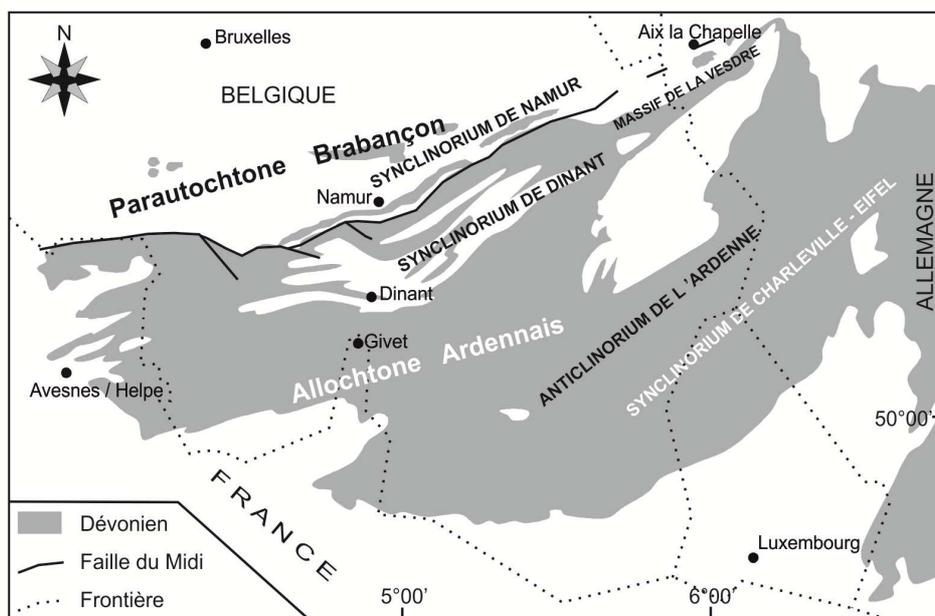


Figure 4 : Carte schématique de l'Ardenne (d'après Zapalski *et al.*, 2007a).

2.2.2. Paléogéographie

Au Dévonien, l'Ardenne se situait à une latitude comprise entre 20 et 30° sud (McKerrow & Scotese, 1990 ; Kiessling *et al.*, 2003 ; Torsvik & Cocks, 2004 ; Cocks & Torsvik, 2006) sur la bordure sud du continent Laurussia (Fig. 1).

Au Dévonien inférieur, la plaque lithosphérique de l'océan Rhéique est entrée en subduction sous Armorica, (Sintubin, 2008). A l'Emsien, une rupture continentale a scindé cet océan en deux parties partageant un même bassin et constituant par là même, un « nouvel » océan Rhéique et l'océan Rhéno-Hercynien : (Sintubin, 2008 ; Sintubin *et al.*, 2009 ; Averbuch, 2010). Le contact entre ce dernier et la Laurussia, au nord, correspondait alors à une marge passive (Préat & Mamet, 1989), ce qui a permis ainsi la mise en place des dépôts du synclinorium de Dinant (Fig. 5).

Au Dévonien moyen, une vaste plate-forme carbonatée s'est progressivement installée, s'étendant depuis le sud de l'Angleterre jusqu'à la Pologne actuelle.

Au Dévonien supérieur, la fermeture de l'océan Rhéno-Hercynien s'est amorcée (Cocks *et al.*, 1997 ; Averbuch, 2010) et s'est achevée au Carbonifère. La fermeture complète de cet océan et le début de la collision continentale entre la Laurussia et l'Armorica ont favorisé la formation de la chaîne Rhéno-hercynienne au Paléozoïque supérieur.

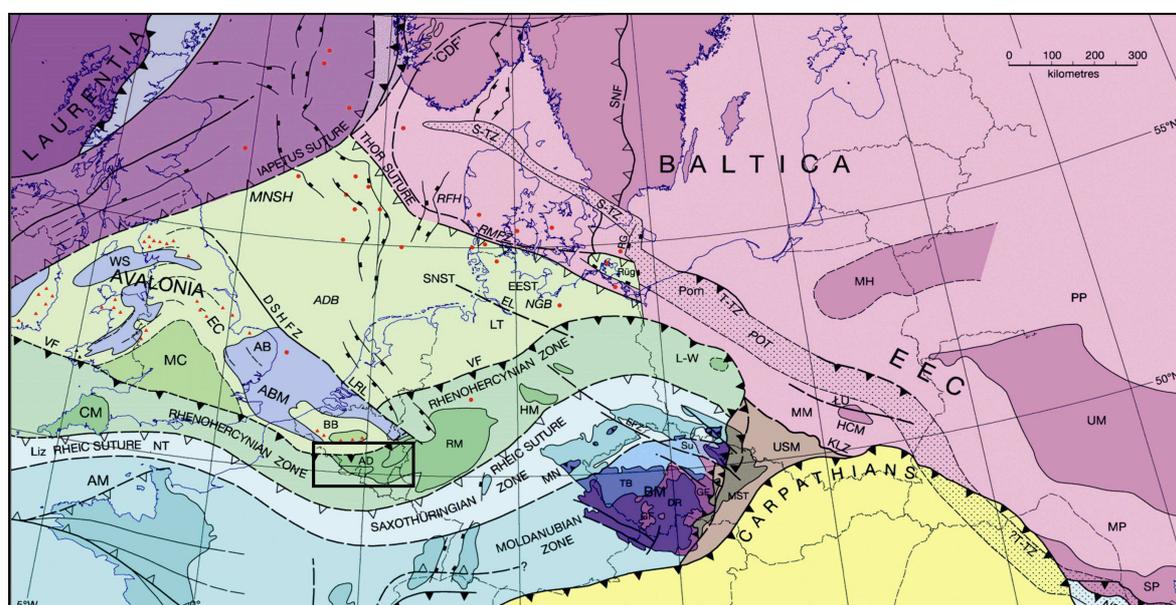


Figure 5 : Carte révisée de la distribution des blocs crustaux et des ceintures de déformations paléozoïques d'Europe Centrale (d'après Team & Winchester, 2002). Le rectangle correspond à la zone d'étude.

2.2.3. Lithostratigraphie et biostratigraphie du bord sud du Synclinorium de Dinant

La description des formations du Givétien du bord sud du Synclinorium de Dinant (BSSD) est basée sur les travaux de Bultynck *et al.* (1991) et Bultynck & Dejonghe (2001). L'ensemble de ces informations est illustré à la figure 6. Les épaisseurs indiquées entre parenthèses sont celles des stratotypes.

- Formation de Hanonet (environ 80 m)

La carrière de la Couvinoise, située à proximité de la commune belge de Couvin présente le stratotype de la Formation de Hanonet constitué de trois parties distinctes.

On distingue ainsi au niveau de la première partie, un calcaire argileux nodulaire composé d'une faune de brachiopodes, de crinoïdes et de coraux rugueux.

La seconde partie est caractérisée par des calcaires fins bioclastiques potentiellement riches en coraux tabulés lamellaires et globulaires.

Enfin, le sommet correspond à deux unités biostromales, riches en stromatopores, coraux rugueux et tabulés, séparées par un intervalle de calcaire argileux.

Cette formation présente de larges variations latérales. Il est à noter que cette succession lithologique est reconnue uniquement dans le stratotype.

La Formation de Hanonet appartient à la zone à *Polygnathus hemiansatus*.

- Formation des Trois-Fontaines (80 m)

Le stratotype de la Formation des Trois-Fontaines est localisé au sud-ouest de la commune de Givet, dans la carrière éponyme en exploitation.

La base est constituée de calcaire crinoïdique localement riche en coraux tabulés.

La partie médiane correspond à un biostrome à stromatopores surmonté d'une lumachelle à brachiopodes stringocéphales.

Enfin, la partie supérieure, dont le sommet est généralement caractérisé par la présence de laminites algaires, est constituée de calcaires fins parfois intercalés par des passées bioclastiques.

La Formation des Trois-Fontaines appartient à la zone à *Polygnathus hemiansatus*.

- Formation des Terres d’Haur (65 à 70 m)

Cette formation dont le stratotype est situé à 1km au sud-est de la commune de Givet, est constituée de calcaires crinoïdiques argileux et localement de calcschistes. La base de cette formation présente la particularité d’être caractérisée par la présence de « patch reefs » à stromatopores, coraux tabulés et rugueux.

La Formation des Terres d’Haur appartient à la zone à *Polygnathus timorensis*.

- Formation du Mont d’Haur (160 m)

Le stratotype de cette formation, également localisé au sud-est de Givet, est composé d’une alternance de calcaires biostromaux et de bancs calcaires micritiques.

Elle appartient à la zone à *Polygnathus timorensis*.

- Formation de Fromelennes (135 m)

Trois membres ont été définis dans cette formation (Coen-Aubert, 1991) dont le stratotype est exposé près de la ville française de Flohimont au sud-est de la commune de Givet :

- le Membre de Flohimont (29 m), constitué de calcaires argileux riches en brachiopodes intercalés avec des passées argileuses au sommet. La base de ce membre appartenant à la zone à *Polygnathus rhenanus/varcus* et la partie sus-jacente à la zone à *Polygnathus ansatus* ;
- le Membre du Moulin Boreux (82 m), composé de bancs biostromaux à stromatopores et de bancs micritiques ;
- le Membre du Fort Hulobiet (24 m), correspondant à des calcschistes et des calcaires argileux bioclastiques. Il est attribué à la zone à *Mesotaxis falsiovalis* inférieure.

- Formation de Nismes (39 m)

Le stratotype de cette formation est situé à proximité de la commune wallonne de Viroinval. L’extrême base de cette formation est datée du Givétien. Le reste de la formation est daté de la partie inférieure du Frasnien. Elle est composée essentiellement de schistes verdâtres présentant des nodules ou de rares lentilles calcaires.

Elle appartient à la zone à *Mesotaxis falsiovalis*.

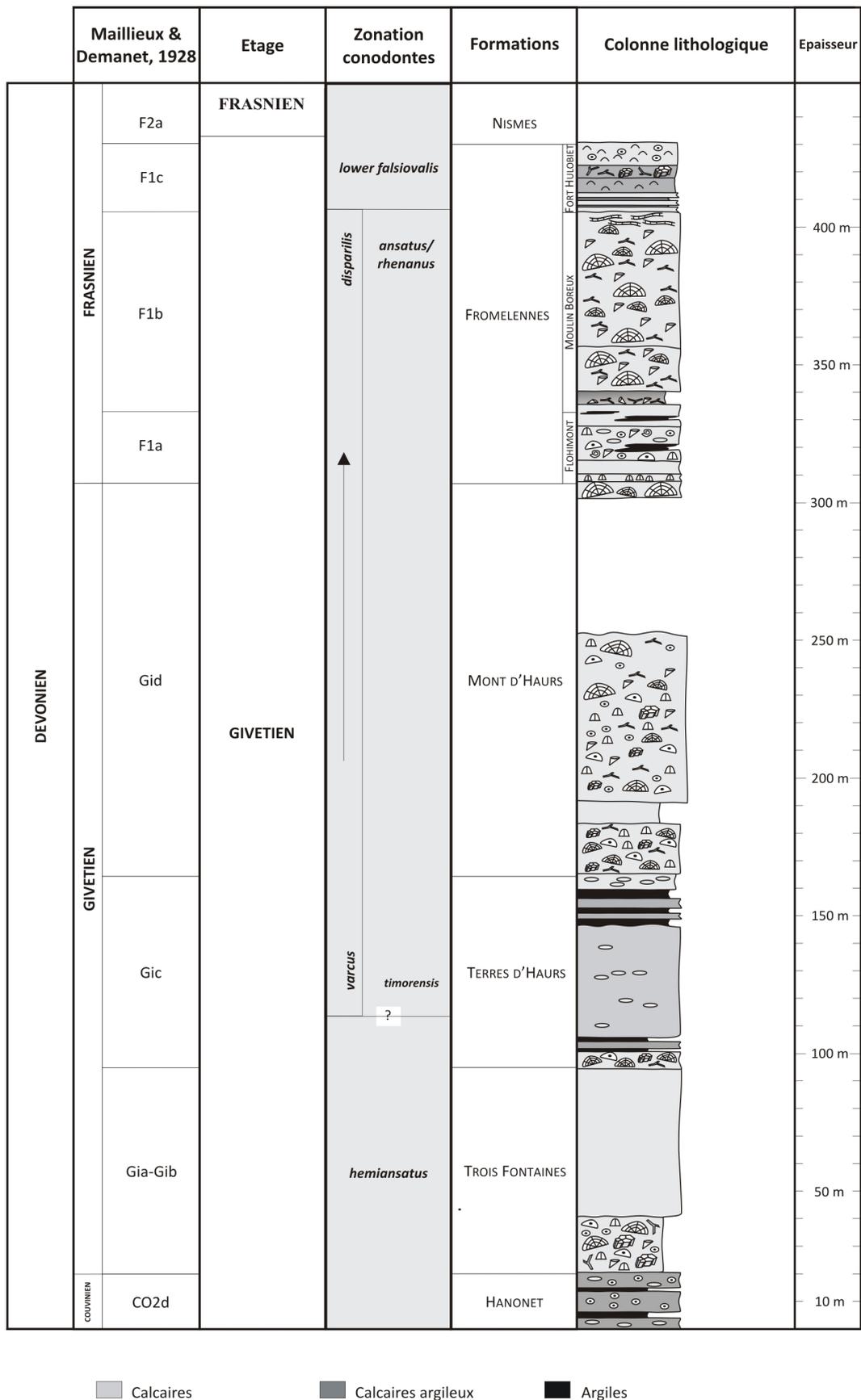


Figure 6 : Colonne lithostratigraphique simplifiée du Givétien au bord sud du Synclinorium de Dinant (d'après Bultynck *et al.*, 1991). La zonation à conodonte est indiquée d'après Bultynck & Dejonghe (2001). Un aperçu de l'ancienne nomenclature est également apporté (d'après Maillieux & Demanet, 1928).

CHAPITRE III. SITES D'ETUDE ET MATERIEL

3.1. Les sites étudiés

Trois coupes situées sur le bord sud du synclinorium de Dinant ont été étudiées durant ce travail de thèse (Fig. 7) ce qui m'a amenée à effectuer 36 jours de levés et d'échantillonnages directement sur le terrain. Une synthèse des informations pour chaque coupe est présentée (Tab. 1) ainsi qu'une description rapide de chaque site.

L'ensemble de ces coupes a été étudié pour le contenu faunique principalement mais toujours en relation avec le contexte sédimentaire.

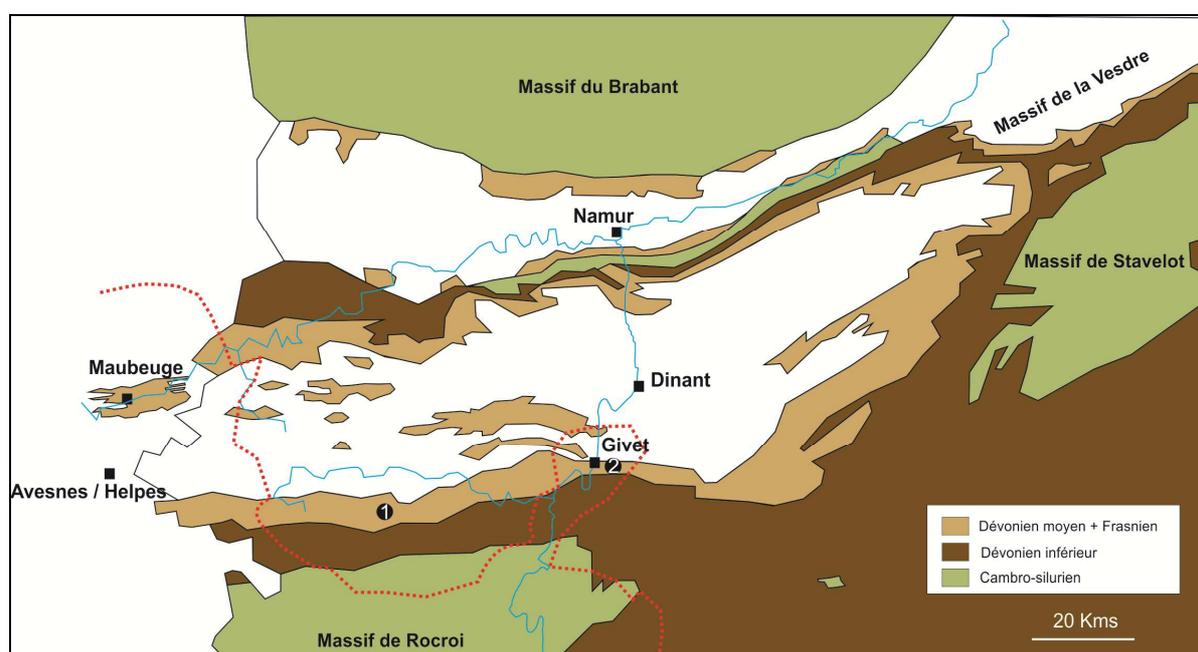


Figure 7 : Localisation générale des différents sites étudiés en Ardenne ; 1 : Carrière des Monts de Baileux, 2 : Fortification du Mont d'Hairs et Carrière du Cul d'Houille.

Nom des coupes	Abr.	Localité	Ep.	n	Lithostratigraphie
Cul d'Houille	CH	Flohimont	236	336	Sommet Fm. Mont d'Hairs au sommet Fm. Fromelennes
Mont d'Hairs	MH	Givet	269	895	Sommet Fm. Hanonet au sommet Fm. Mont d'Hairs
Monts de Baileux	BX	Baileux	144	439	Base Fm. Trois-Fontaines à base Fm. Mont d'Hairs

Tableau 1 : Synthèse pour chaque coupe étudiée comprenant le nom de la coupe, son abréviation (Abr.), sa localité, son épaisseur en mètres (Ep.), le nombre d'échantillons collectés (n) ainsi que les formations recoupées.

Une coupe dans la carrière de Resteigne (50°05'25''N – 05°10'45''E) située à Tellin (Belgique) a également été levée et échantillonnée au banc par banc.

Cette coupe expose les Formations de Hanonet, des Trois-Fontaines, des Terres d'Hairs et la base de la Formation du Mont d'Hairs.

Cependant, pour des raisons techniques et par manque de temps, ces données n'ont pas pu être exploitées. Seuls les organismes parasités ont été étudiés.

3.1.1. La coupe du Cul d'Houille

La publication ci-après est reproduite *in extenso* :

HUBERT B. L. M. & PINTE E., 2009. Detailed lithology, faunal abundance and correlations of the Cul d'Houille Sections (Middle Devonian, Givetian, Avesnois, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, **16** (2^e série), 76-89.

Résumé :

La coupe du Cul d'Houille est située près de Flohimont (France), sur la rive ouest de la rivière Houille et sur le bord sud du synclinorium de Dinant (Fig. 8).

Cette coupe, d'une épaisseur de 236 m, permet d'observer la série sédimentaire depuis la partie médiane de la Formation du Mont d'Hairs jusqu'à la Formation de Fromelennes (à l'exception de la partie terminale du Membre du Fort Hulobiet).

La série présente quelques lacunes sédimentaires consécutives aux mauvaises conditions d'affleurement résultant d'une végétation trop dense ou de glissements de terrain, notamment au niveau des limites des membres de la Formation de Fromelennes.

Coordonnées : 50°07'07''N – 04°51'17''E

Données historiques : Bultynck, 1974 ; Cornet, 1975 ; Prétat & Carliez, 1994 ; Hubert & Pinte, 2009 ; Devleeschouwer *et al.*, 2010 ; Petitclerc *et al.*, 2010.

DETAILED LITHOLOGY AND FAUNAL OCCURRENCE OF THE “CUL D’HOUILLE” SECTION AT FLOHIMONT – ARDENNES (GIVETIAN, MIDDLEDEVONIAN, N. FRANCE).

Lithologie détaillée et distribution faunique de la coupe du « Cul d’Houille » à Flohimont – Ardennes françaises (Givétien, Dévonien moyen).

par Benoît L. M. HUBERT (*) & Emilie PINTE (*)

Résumé. — Le Givétien (Dévonien moyen) de l’Ardenne méridionale se caractérise par six formations (depuis la Formation d’Hanonet p. p. jusqu’à celle de Nismes p. p.). La coupe du « Cul d’Houille », située dans la partie méridionale des Ardennes françaises, permet d’observer la série sédimentaire depuis la partie médiane de la Formation du Mont d’Hairs jusqu’à la Formation de Fromelennes (à l’exception de la partie terminale du Membre du Fort Hulobiet et de la base de la Formation de Nismes). Ce travail présente les colonnes stratigraphiques détaillées des sections de coupes situées le long de la rivière « Houille », ainsi que la distribution et l’abondance des principaux groupes fossiles, observées *in situ* et en microfaciès.

Abstract. — *The Givetian (Middle Devonian) of the southern Ardennes is divided into six formations (from the Hanonet Formation p. p. to the Nismes Formation p. p.). The “Cul d’Houille” section located in the southern part of the Ardennes (France) exposes a stratigraphic interval from the middle part of the Mont d’Hairs Formation to Fromelennes Formation (except for the uppermost part of the Fort Hulobiet Member and the Nismes Formation p. p.). This paper describes the sections in detail (bed by bed) and reports new data on the occurrence and abundance of macro- and microfauna.*

I. — INTRODUCTION

The “Cul d’Houille” section (50°07’07”N – 04°51’17”E) is located near Flohimont (France), on the western side of the Houille River, at the southern border of the Dinant synclinorium (fig. 1a). The section exposes Givetian series (Middle Devonian) from the Mont d’Hairs Formation to the Fromelennes Formation (fig. 1b).

The present paper describes the lithology (fig. 1c), the occurrence and relative abundance of the main macro- and microfaunas and therefore represents a new contribution to the Givetian database (that describes, bed by bed diverse sections placed in the southern border of the Dinant synclinorium published by HUBERT (2008a, b) and HUBERT & MABILLE (2009)).

The section is 236 metres thick (with about 70 metres of non-observed section) and more than 500 lithological samples were collected for thin sections analyses. The collected material is housed in the collections of the Faculté Libre des Sciences et Technologies (FLST), Lille.

II. — PREVIOUS RESEARCH

In the Ardennes region, the “Cul d’Houille” section is regularly cited (COEN & COEN-AUBERT 1971; COEN-AUBERT 1991) but only few authors have described in detail the outcrops (Tab. I).

BULTYNCK (1974) mentioned briefly the lithology of upper part of the Flohimont Member and the Moulin Boreux Member in the “Cul d’Houille” section (the upper part of the Mont d’Hairs Formation and the lower part of the Fromelennes Formation were described from the Fromelennes outcrops along the local road D46).

CORNET (1975) focused his work on the Moulin Boreux Member, and interpreted the rhythmic sedimentation of the basin as five sequences (located on the figs. 2 to 7). He correlated this sequential stratigraphic framework with the distribution of stromatoporoids and compared these results with other Devonian sections. His conclusions pointed out the continuous distribution of most of stromatoporoid species from the base to the the top of the Givetian.

(*) Laboratoire de Paléontologie stratigraphique, FLST – ISA, Géosystèmes UMR 8157, 41 rue du Port, 59046 Lille cedex, France. E-mail : benoit.hubert@icl-lille.fr; emilie.pinte@icl-lille.fr

	MDH		FRO			Sa.
	Th (m)	Formation (m)	Formation (m)			
			Flo. Mb.	M. Bor. Mb.	F. Hul. Mb.	
BULTYNCK 1974	~ 83.5	-	13.5	70	-	30
CORNET 1975	72.5	-	-	72.5	-	40
PRÉAT & CARLIEZ 1994	76	-	-	76	-	284
HUBERT & PINTÉ this paper	236	87	36	85	28	505

Tab. I.— Historical data. – Th: Thickness of the section – MDH Fm.: Mont d’Hairs Formation – FRO Fm.: Fromelennes Formation – Flo. Mb.: Flohimont Member – M. Bor. Mb.: Moulin Boreux Member - F. Hul. Mb.: Fort Hulobiet Member – Sa: Number of collected samples.

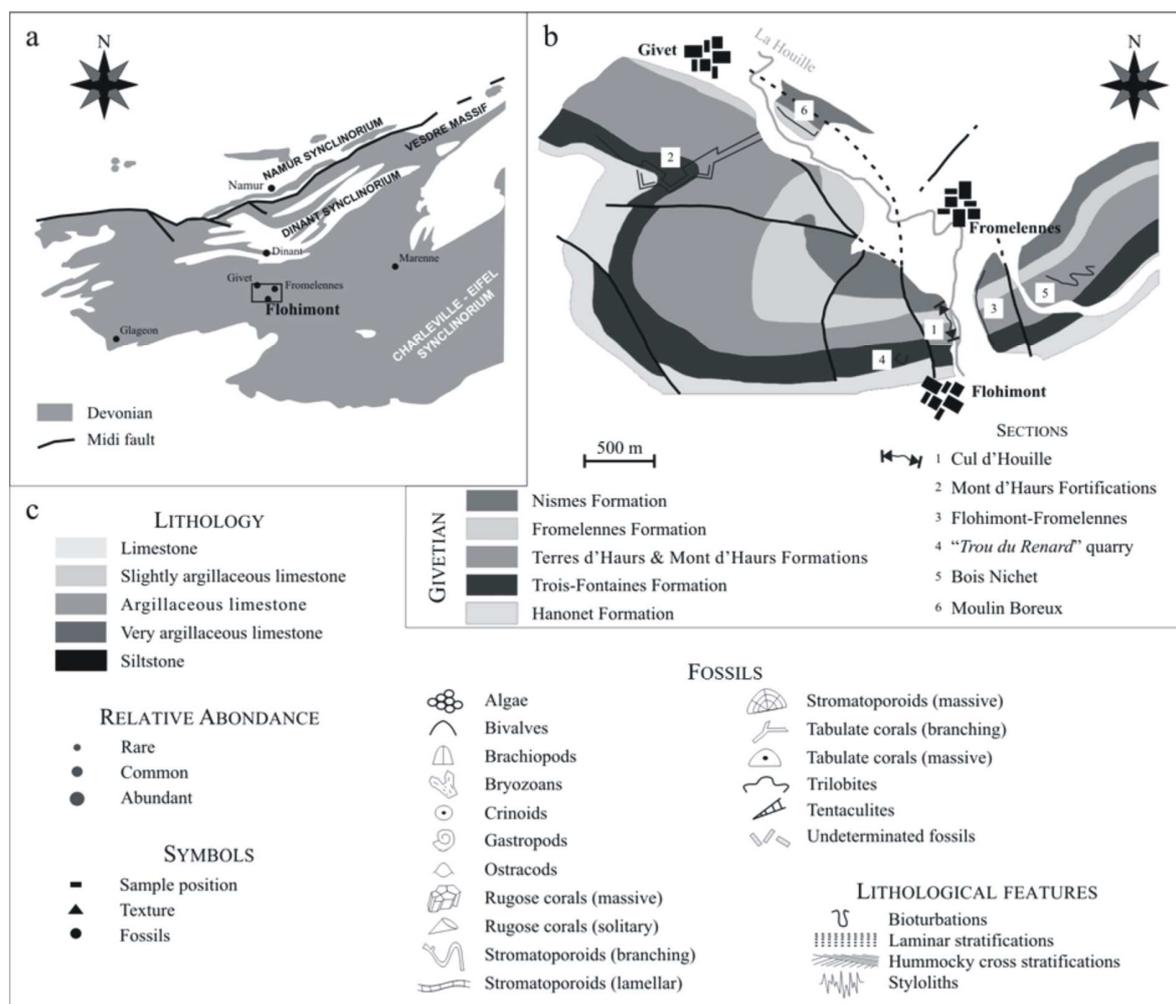


Fig. 1. (a). — Geological map of the southern flank of the Dinant Synclinorium - (b) Location of the “Cul d’Houille” section at Flohimont - (c) Legend of figures.

Fig. 1. (a). — Carte géologique schématique des terrains dévoniens du bord sud du de Dinant Synclinorium - (b) Localisation de la coupe du « Cul d’Houille » à Flohimont - (c) Légende.

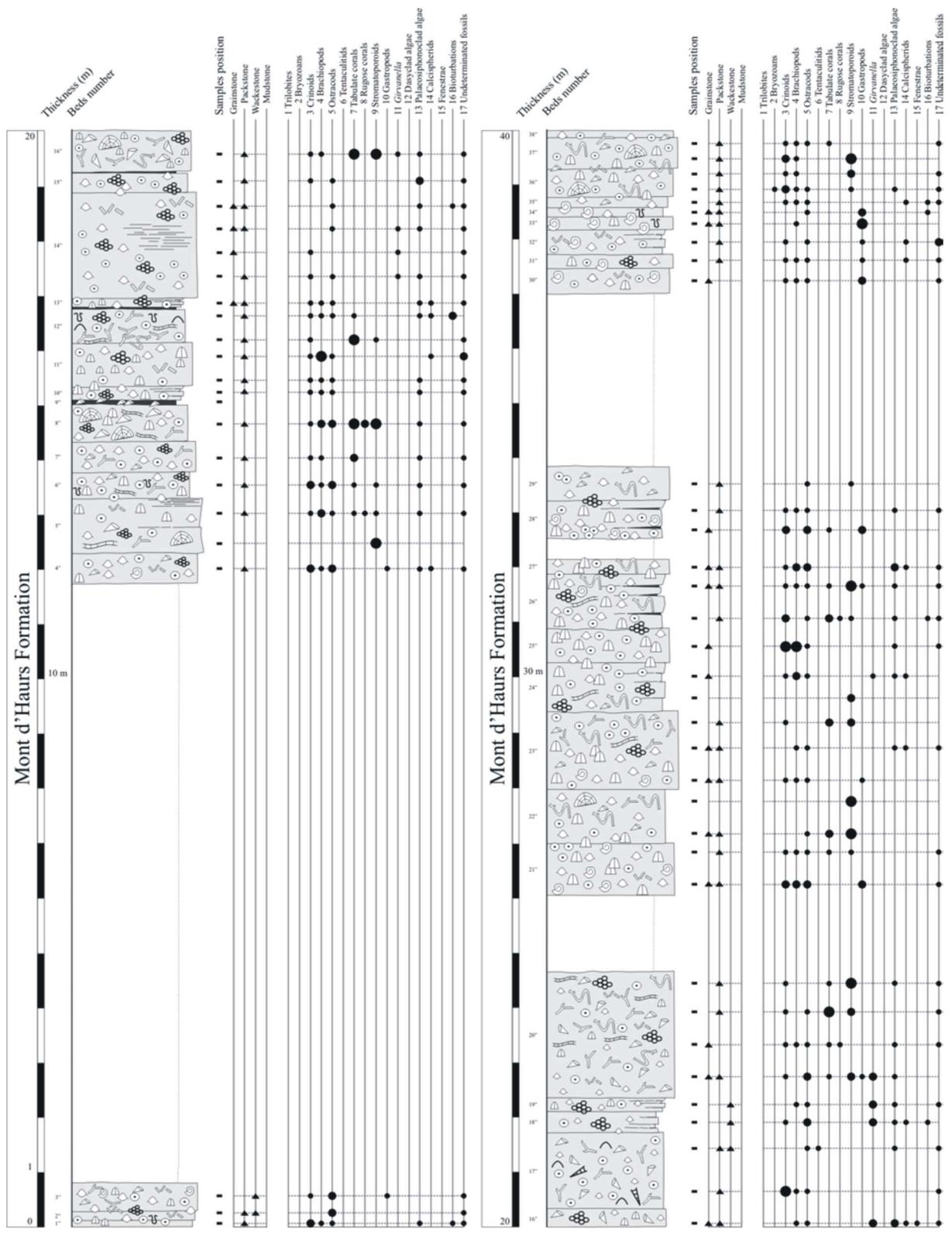


Fig. 2. — Detailed lithology of the succession from 0 to 40 m (Mont d'Hours Formation).

Fig. 2. — Lithologie détaillée de 0 à 40 m (Formation du Mont d'Hours).

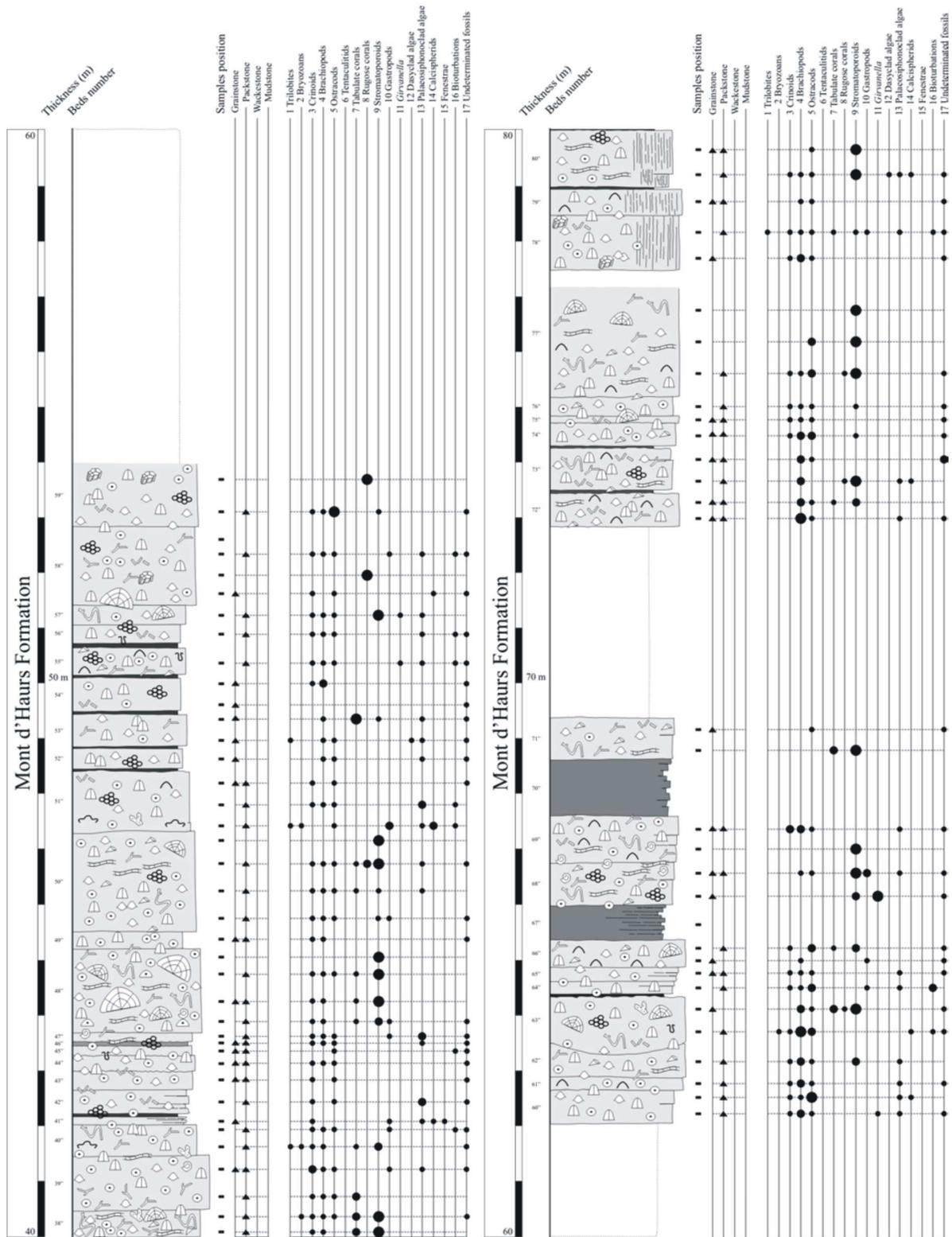


Fig. 3. — Detailed lithology of the succession from 40 to 80 m (Mont d'Haus Formation).

Fig. 3. — Lithologie détaillée de 40 à 80 m (Formation du Mont d'Haus).

PRÉAT & CARLIEZ (1994) described the microfacies of the Moulin Boreux Member, focused their study on the meter-scale sedimentary cycles and interpreted them at a larger scale sequence (fifth order) to estimate changes of the relative sea-level.

III. — LITHOLOGY

The “Cul d’Houille” section exposes a large part of the Mont d’Hairs Formation and the quasi-totality of the Fromelennes Formation. The sedimentary series present a sub-vertical bedding (N075 – 70°E). The description is made from the bottom to the top. The authors introduce the term “sedimentary bias” to describe the parts of sections where the sedimentary series are not observed due to the vegetation.

1) The Mont d’Hairs Formation

The Mont d’Hairs Formation is 87 metres thick (about 20 metres are not observed).

0 m to 1 m: Three fine-grained and grey-blue decimetres-thick limestone beds, slightly crinoidal and poorly bioclastic (reworked bioclasts, brachiopods and rare ostracods).

1 m to 11.5 m: Sedimentary bias.

11.5 m to 24.5 m: Massive, bluish limestone, rarely interbedded with centimetres-thick siltstone intercalations. In some levels, limestone is slightly argillaceous and bedded. Beds-number 8”, 16” and 20”, vary from 0.5 to 2 metres-thick, and they consist of biostromal level, rich in branching tabulates and stromatoporoids and solitary rugose. The fauna is diversified and relatively abundant.

24.5 m to 26 m: Sedimentary bias.

26 m to 34 m: Massive, light blue-grey at the base and dark at the top (metres-thick) crinoidal and bioclastic limestone, rich in brachiopods, ostracods, gastropods and algae. Some levels contain branching corals and stromatoporoids (Amphiporids).

34 m to 37 m: Sedimentary bias.

37 m to 54 m: From 37 to 43 metres, bluish, thin bedded limestone (0.05 to 0.5 metre-thick), slightly argillaceous. The upper part (43 to 54 metres) consists of massive grey-blue limestone with siltstone intercalation. The faunal composition is an alternation of rich and large reefal faunas (equivalent to a biostromal level, massive – lamellar – branching stromatoporoids, branching tabulate and solitary rugose) with small brachiopod – ostracods – gastropods assemblage.

54 m to 62 m: Sedimentary bias.

62 m to 69.5 m: 3 metres of blue crinoidal limestone (decimetres-thick) containing mainly brachiopods and ostracods and slightly lamellar stromatoporoids and branching tabulates. The upper part consists of an alternation of massive limestone rich in corals and stromatoporoids (biostrome), and strongly argillaceous bedded limestone.

69.5 m to 73 m: Sedimentary bias.

73 m to 75 m: Massive dark limestone delimited by irregularly undulated surface and with siltstone interbeddings. Fauna is represented by microbioclastic assemblage (bivalves, ostracods, etc).

75 m to 81.5 m: 4 massive weathered grey-blue limestone banks, bedded, with brachiopods, ostracods and lamellar stromatoporoids, and interrupted by centimetres-thick siltstone beds.

81.5 m to 87 m: About 6 metres of reefal limestone with domal, branching and lamellar stromatoporoids and tabulates.

2) The Fromelennes Formation

The Fromelennes Formation is 148.5 metres-thick in the “Cul d’Houille” section. The boundary between the different members of the Fromelennes Formation are particularly unclear, mainly because the presence of numerous sedimentary biases. The change of facies between each member is evident but limits are blurred or non existing. Thus, we have preferred to locate the borders following the previous estimations (BULTYNCK *et al.* 1991).

a) Flohimont Member

87 m to 94.5 m: Alternation of bedded limestone with laminations and feebly argillaceous limestone. The faunal assemblage is principally composed of brachiopods and reefal organisms, following this of gastropods, trilobites and bryozoans.

94.5 m to 103.5 m: Sedimentary bias.

103.5 m to 107.5 m: Shales and nodular shales interrupted rarely by tectonically engaged limestone (ie fault zone) containing rare solitary rugose corals and overlain by 2 metres of bedded limestone rich in gastropods, bryozoans and trilobites.

107.5 m to 119.5 m: Sedimentary bias.

117.5 m to 119.5 m: Nodular limestones with siltstone intercalations.

119.5 m to 123 m: Sedimentary bias.

b) Moulin Boreux Member

123 m to 127 m: Sedimentary bias.

127 m to 133 m: Succession of massive, light bluish dolomitic limestones (decimetres-thick), with rare bioclastic traces (brachiopods, bioturbations and algae).

133 m to 140 m: Massive dolomitic and crinoidal, dark-blue limestones (metres-thick) containing mainly branching tabulates and branching and lamellar stromatoporoids.

140 m to 149.5 m: Succession of thin (centimetres to decimetres-thick) grey-blue limestone, slightly argillaceous, splitted, with regular undulated surface, laminations and styloliths. Diversity and abundance of the fauna increases, and is mainly associated with the reefal environment (stromatoporoids, tabulate and rugose corals).

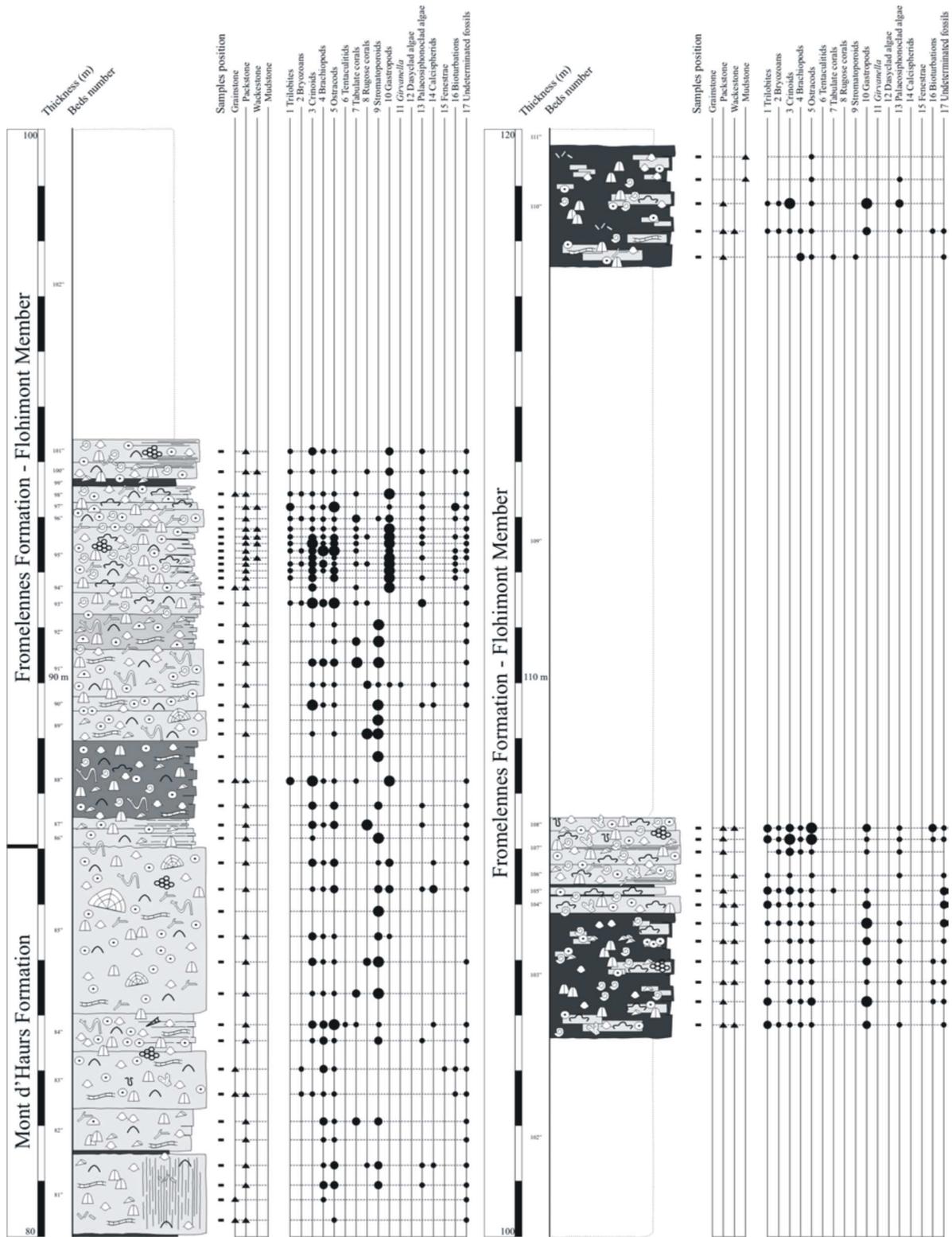


Fig. 4. — Detailed lithology of the succession from 80 to 120 m (Mont d'Hours and Fromelennes (Flohimont Member) Formations).

Fig. 4. — Lithologie détaillée de 80 à 120 m (Formations du Mont d'Hours et de Fromelennes (Membre de Flohimont)).

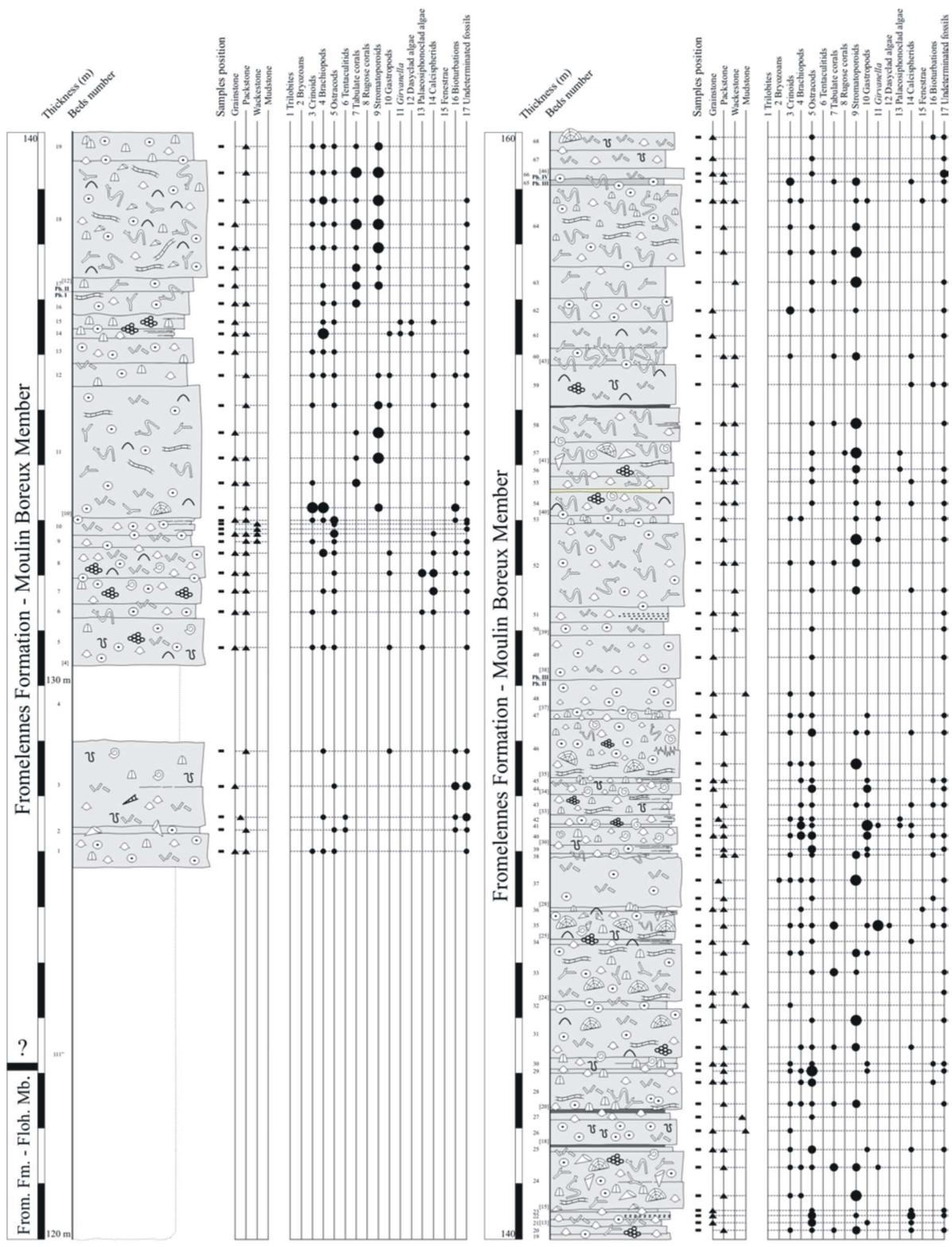


Fig. 5. — Detailed lithology of the succession from 120 to 160 m (Fromelennes Formation - Flohimont and Moulin Boreux Members).

Fig. 5. — Lithologie détaillée de 120 à 160 m (Formation de Fromelennes - Membres de Flohimont et du Moulin Boreux).

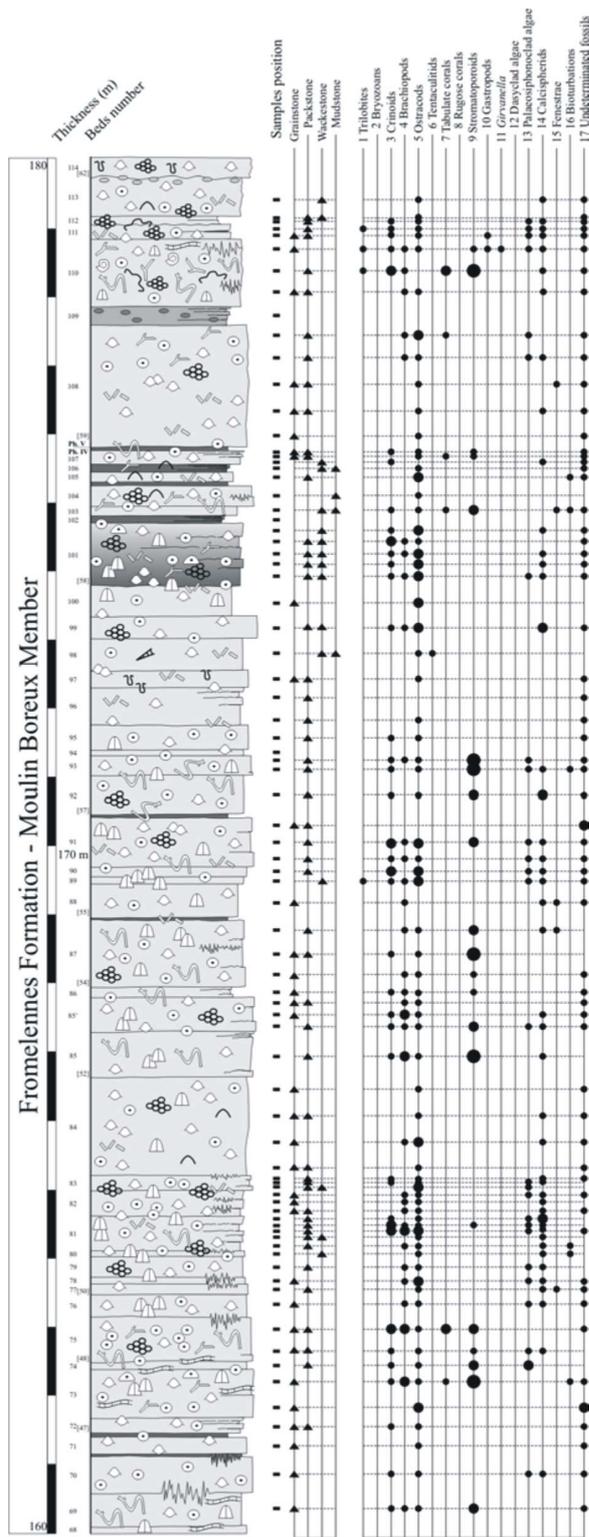


Fig. 6. — Detailed lithology of the succession from 160 to 180 m (Fromelennes Formation - Moulin Boreux Member).

Fig. 6. — Lithologie détaillée de 160 à 180 m (Formation de Fromelennes - Membre du Moulin Boreux).

149.5 m to 160 m: Massive dolomitized light grey-blue limestone, decimetres to metres-thick (0.2 – 1.5 m), marked by a decrease of the abundance of the fauna, which consists of branching corals, stromatoporoids (*Stachyodes* and *Amphipora*), brachiopods, gastropods and crinoids.

160 m to 178 m: 6 last metres of slightly argillaceous limestone (decimetre to metre-thick), bedded, dark grey-blue, with a progressive increase of the fauna (mainly tabulate corals). The last bed consists of argillaceous nodular limestone.

178 m to 195.5 m: Succession of massive light grey-blue limestone and slightly argillaceous grey limestone (9.5 metres-thick). The fauna is composed mainly of dendroid stromatoporoids, ostracods, gastropods and algae. The last bed (136), a metre-thick, is a biostrome with reworked massive stromatoporoids.

2 metres of coralliferous limestone and siltstone interbeds (exposed in the section and a small cave). The fauna is rich, well diversified and consists of stromatoporoids (massive, lamellar and dendroid), tabulates (massive and branching) and solitary rugoses.

6 metres of massive light grey limestone, containing rich and well diversified fauna. The fauna consists of large stromatoporoids, tabulate and rugose corals.

7 metres composed of massive limestone, light grey-blue, with rare reworked corals, stromatoporoids (dominating), algae and coquina beds.

The first 5 metres consist of thin grey-blue limestone, marked by numerous styloliths. This part is rich in algae, brachiopods and gastropods.

195.5 m to 202.5 m: Alternation of splitted limestone and argillaceous beds (decimetres-thick), containing a rich and diversified fauna composed of bryozoans, gastropods, stromatoporoids, brachiopods, crinoids, ostracods and algae.

202.5 m to 208 m: Sedimentary bias.

c) Fort Hulobiet Member

208 m to 215.5 m: Sedimentary bias.

215.5 m to 233.5 m: Alternation of light grey-blue massive limestone (decimetres-thick) and dark bedded limestone (few centimetres thick), occasionally interrupted by argillaceous interbeddings. Fauna is rich and well diversified. The first ten metres contain mainly gastropods and brachiopods, overlain by 3 metres with abundant stromatoporoids, branching tabulate and solitary rugose corals. Finally 2 metres with abundant gastropods. Beds 199 and 209 are rich in disphyllids rugose corals and bed 211 is a bivalve-coquina bed. These three beds can be used for biostratigraphic correlations.

230.5 m to 233.5 m: Sedimentary bias.

233.5 m to 235.5 m: 2 metres of massive limestone and shale with nodular shale containing poor fauna, consisting mainly of rare brachiopods, gastropods and lamellar stromatoporoids (i.e. *Stachyodes*).

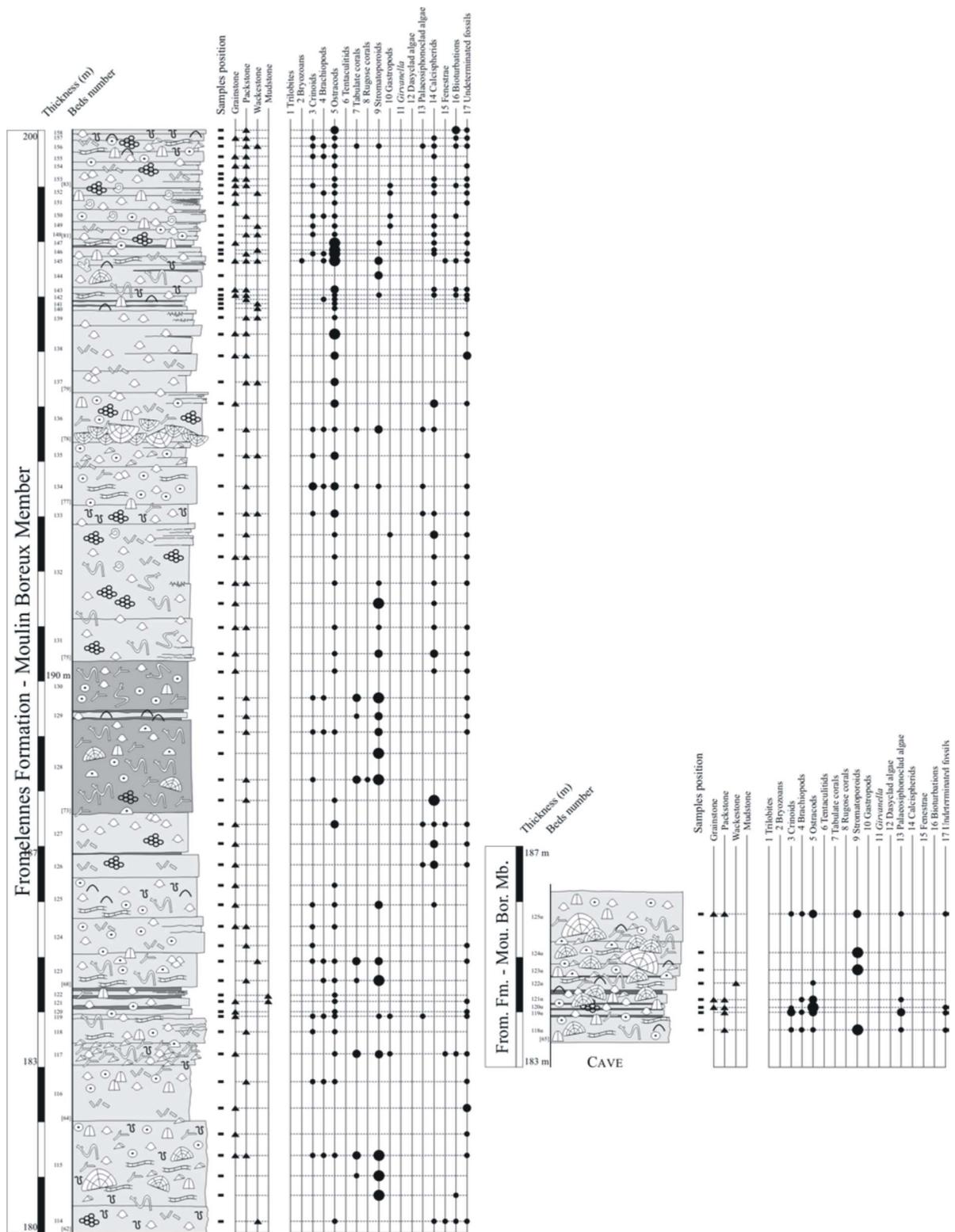


Fig. 7. — Detailed lithology of the succession from 180 to 200 m and of the lateral cave (Fromelennes Formation - Moulin Boreux Member).

Fig. 7. — Lithologie détaillée de 180 à 200 m et de la grotte adjacente (Formation de Fromelennes - Membre du Moulin Boreux).

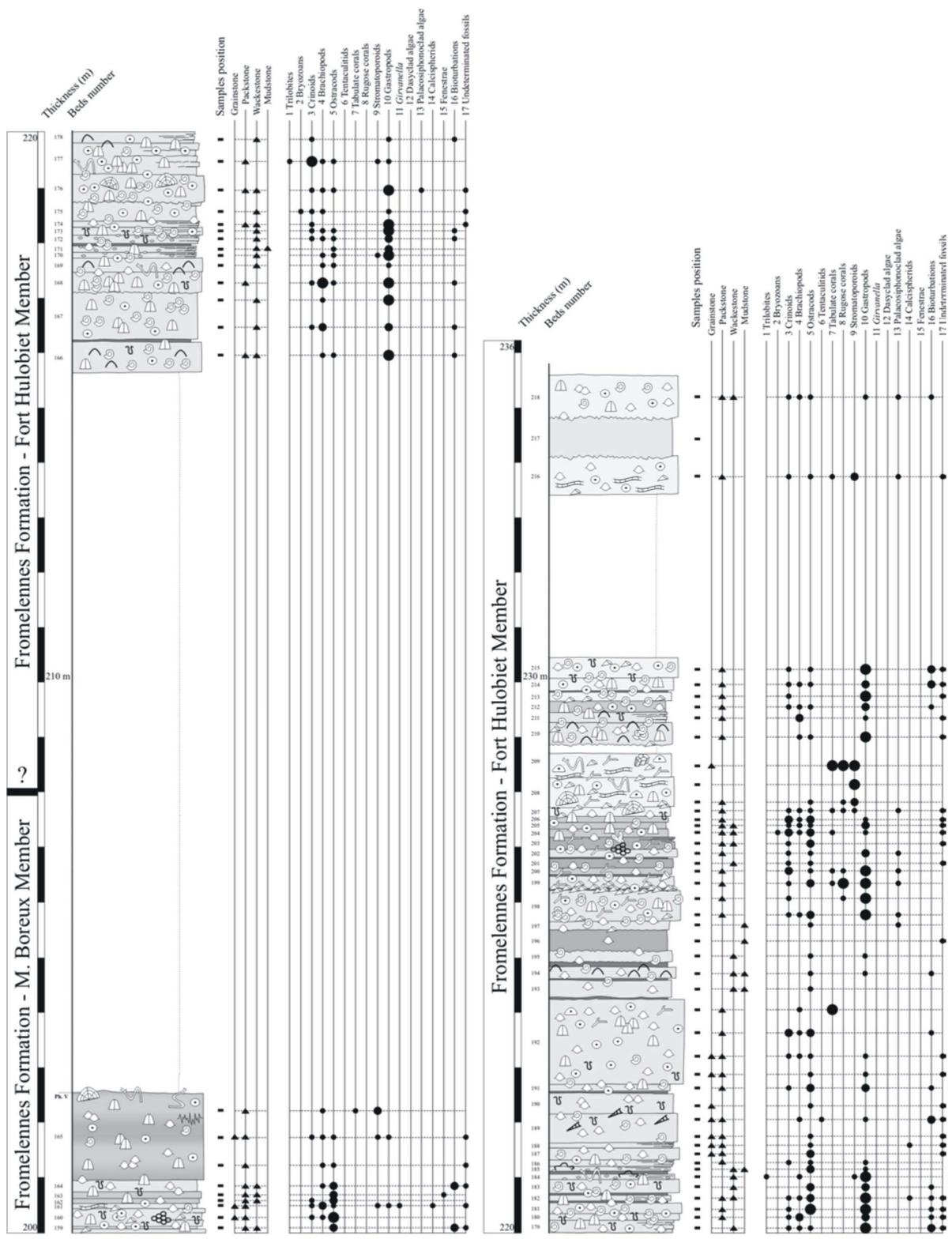


Fig. 8. — Detailed lithology of the succession from 200 to 235.50 m (Fromelennes Formation - Moulin Boreux and Fort Hulobiet Members).

Fig. 8. — Lithologie détaillée de 200 à 235.50 m (Formation de Fromelennes - Membres du Moulin Boreux et du Fort Hulobiet).

IV. — CORRELATIONS

The Terres d’Hairs - Mont d’Hairs transition is characterised by the passage of argillaceous limestones (Terres d’Hairs Fm.) to coralliferous limestones (Mont d’Hairs Fm.). The first bank of the formation is a large biostrome, clearly visible at the “Fortification of the Mont d’Hairs” section (HUBERT 2008a) and along the D46 road (PRÉAT & TOURNEUR 1991a). At the “Cul d’Houille” section, the biostrome of the lower part of the Mont d’Hairs Formation is not observed, thereby preventing any evident stratigraphic correlation with others sections.

The limit between the Mont d’Hairs and Fromelennes (Flohimont Member) Formations is well identified at the “Cul d’Houille” section and along the D46 road (PRÉAT & TOURNEUR 1991b). It is marked by the transition between reefal limestone and argillaceous limestone and siltstone. To correlate precisely this boundary (with a biostratigraphic indicator for example), a study bed by bed needs to be performed along the road D46. This work is in progress.

The lower and upper limits of the Moulin Boreux and Fort Hulobiet Members are not clearly observed in the “Cul

d’Houille” section. Nevertheless, two beds are rich in disphyllids rugose corals and characteristic for the Fort Hulobiet Member. The bed 211 corresponds to a coquina bed, particularly rich in large bivalves; moreover a similar bed was found in the section along the D46 road. These different levels will be interesting indicators to make future correlations.

V. — CONCLUSIONS

The “Cul d’Houille” section, located along the “Houille” stream was particularly difficult to sample. Despite discontinuous outcropping conditions, the overall interpretation and correlation of the different formations can be done, thereby allowing enrichment of the sedimentological biofacies database of the Givetian limestones in Northern France.

Acknowledgements. — The authors are especially grateful to P. Deville (Laboratoire de Paléontologie stratigraphique FLST – ISA) for his help during field studies. The authors are deeply grateful to M.K. Zapalski (Institute of Paleobiology, Warszawa) and to O. Averbuch (University of Lille) for critical reading of the manuscript, and to D. Brice for her kind encouragements to perform this work.

BIBLIOGRAPHY

- BULTYNCK P., (1974). — Conodontes de la Formation de Fromelennes du Givétien de l’Ardenne Franco-belge. *Bulletin de l’Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 50 (10) ; 1-30.
- BULTYNCK P., COEN-AUBERT M., DEJONGHE L., GODEFROID J., HANCE L., LACROIX D., PREAT A., STAINIER P., STEEMANS P., STREEL M. & TOURNEUR F., (1991). — Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mémoires pour servir à l’Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique*, 30, 1–106.
- COEN M. & COEN-AUBERT M., (1971). — L’assise de Fromelennes aux bords Sud et Est du Bassin de Dinant et dans le Massif de la Vesdre. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 74, 5-20.
- COEN-AUBERT M., (1991). — Formation de Fromelennes. In P. Bultynck, M. Coen-Aubert, L. Dejonghe, J. Godefroid, L. Hance, D. Lacroix, A. Preat, P. Stainier, Ph. Steemans, M. Streel & F. Tourneur (eds), Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mémoire pour servir à l’explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique, Bruxelles*, 30, 61–64.
- CORNET P., (1975). — Morphogenèse, caractères écologiques et distribution des stromatoporoïdes dévoniens au bord sud du bassin de Dinant (Belgique). *Thèse de doctorat – Université catholique de Louvain*. Louvain la Neuve. 1-195.
- HUBERT B. L. M., (2008a). — Detailed lithology and faunal abundance of the historical Givetian section: the fortifications of the Mont d’Hairs (Givet, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 15 (2ème série), 45-57.
- HUBERT B. L. M., (2008b). — Glageon Quarry: lithostratigraphy and faunal distribution in the Givetian (Middle Devonian) of Avesnois, France. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 15 (2ème série), 67-75.
- HUBERT B. L. M. & MABILLE C. (2009). — Detailed lithology and faunal occurrence of the Marenne - East and Centre sections – Quarry (Givetian, Middle Devonian, Eastern Belgium). *Annales de la Société géologique de Belgique*, (this volume).
- PREAT A. & TOURNEUR F., (1991a). — Formation du Monts d’Hairs. In P. Bultynck, M. Coen-Aubert, L. Dejonghe, J. Godefroid, L. Hance, D. Lacroix, A. Preat, P. Stainier, Ph. Steemans, M. Streel & F. Tourneur (eds), Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mémoire pour servir à l’explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique, Bruxelles*, 30, 55–59.
- PREAT A. & TOURNEUR F., (1991b). — Formation de Fromelennes. In P. Bultynck, M. Coen-Aubert, L. Dejonghe, J. Godefroid, L. Hance, D. Lacroix, A. Preat, P. Stainier, Ph. Steemans, M. Streel & F. Tourneur (eds), Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mémoire pour servir à l’explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique, Bruxelles*, 30, 61–64.
- PREAT A. & CARLIEZ D. (1994). — Microfaciès et cyclicité dans le Givétien supérieur de Fromelennes (Synclitorium de Dinant, France). *Annales de la Société géologique de Belgique*, 117 (1), 227-243.

3.1.2. La coupe des fortifications du Mont d'Haus

La coupe du Mont d'Haus est localisée le long des remparts du Mont d'Haus sur la rive est de la Meuse (Fig. 9). L'affleurement présente quelques lacunes sédimentaires dues à la construction des fortifications.

Cette coupe, d'une épaisseur de 269 m, expose le sommet de la Formation de Hanonet, la Formation des Trois-Fontaines et celle des Terres d'Haus ainsi que la Formation du Mont d'Haus en quasi-totalité. La limite entre les Formations des Trois-Fontaines et des Terres d'Haus n'est pas visible.

Ce site a la particularité de présenter un « patch reef » au sommet de la Formation d'Hanonet. L'échantillonnage de la faune au banc par banc a été réalisé à partir du levé de terrain de Hubert (2008a).

Coordonnées : 50°07'14''N – 04°50'16''E

Données historiques : Bonte & Ricour, 1948 ; Errera *et al.*, 1972 ; Pel, 1975 ; Pel & Lejeune, 1975 ; Prétat & Bultynck, 2006 ; Hubert, 2008a, 2008b ; Casier *et al.*, 2010.

3.1.3. La coupe des Monts de Baileux

La carrière des Monts de Baileux se situe le long de la N66 entre Chimay et Couvin en Belgique, au nord de la localité de Boutonville (Fig. 10).

Dans cette carrière, les Formations de Hanonet, des Trois-Fontaines, des Terres d'Haus et la base de la Formation du Mont d'Haus affleurent en continu. Une étude sédimentologique récente a été réalisée par Mabile (2008).

L'échantillonnage de la faune au banc par banc a été réalisé à partir de son levé de terrain. Cependant, en raison de l'exploitation de la carrière, les échantillons n'ont pu être prélevés que depuis la partie moyenne du biostrome de base de la Formation des Trois-Fontaines jusqu'à la base de la Formation du Mont d'Haus ; la base de la coupe n'étant plus visible après des « tirs d'explosifs » réalisés dans le cadre de l'exploitation de la carrière.

Coordonnées : 50°02'28''N – 04°23'39''E

Données historiques : Mamet & Prétat, 1986 ; Mabile & Boulvain, 2007, 2008 ; Mabile, 2008.

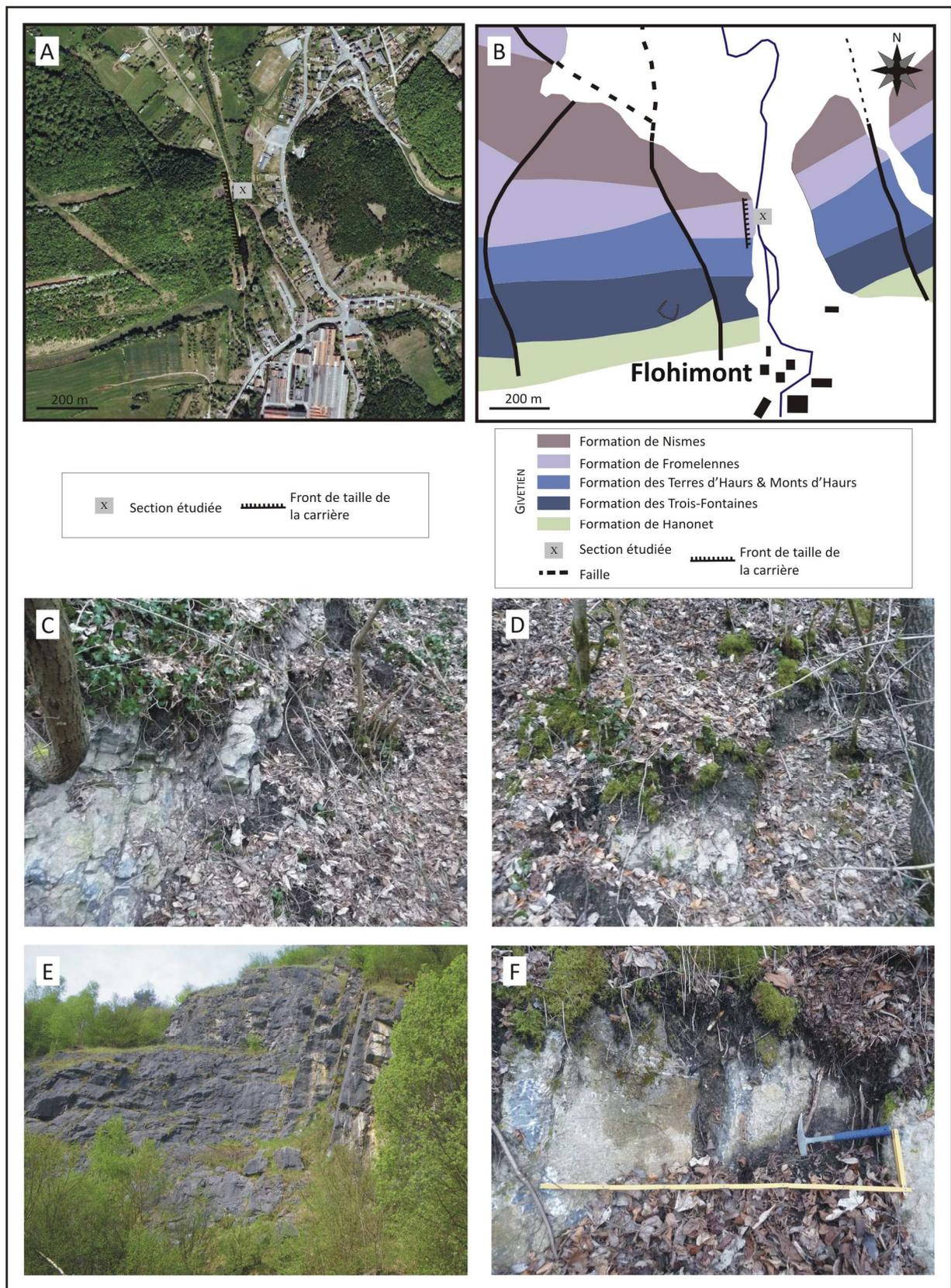


Figure 8 : Localisation et vues générales de la coupe du Cul d'Houille. A- Vue aérienne de la coupe ; B- Localisation de la coupe ; C- Limite Mont d'Hours/Flohimont ; D- Membre de Flohimont ; E- Membre du Moulin Boreux ; F- Membre du Fort Hulobiet.

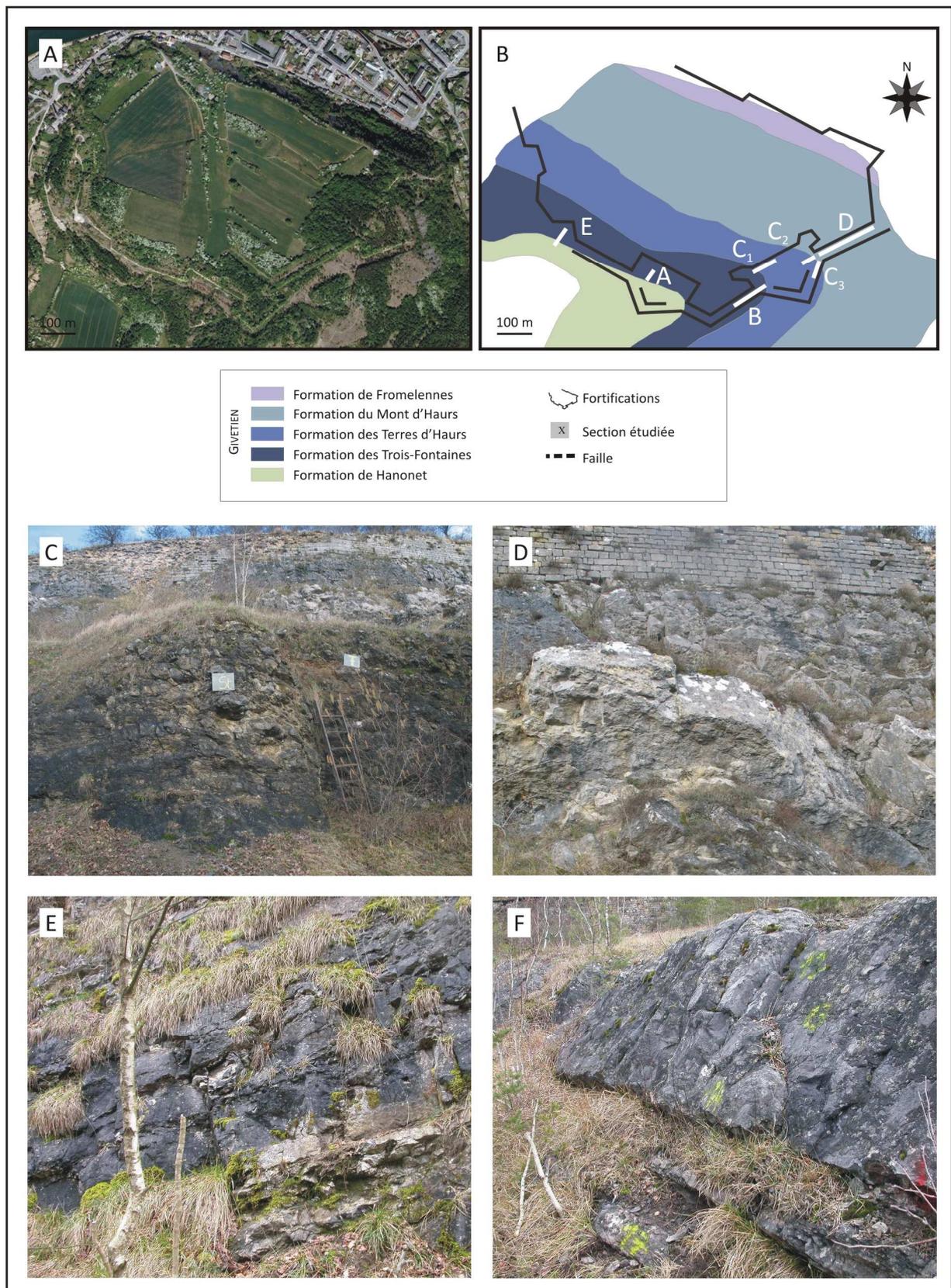


Figure 9 : Localisation et vues générales de la coupe du Mont d'Hauris. A- Vue aérienne de la coupe ; B- Localisation de la coupe ; C- Patch-Reef, Formation de Hanonet ; D- Biostrome de la Formation des Trois-Fontaines ; E- Formation des Terres d'Hauris ; F- Formation du Mont d'Hauris.

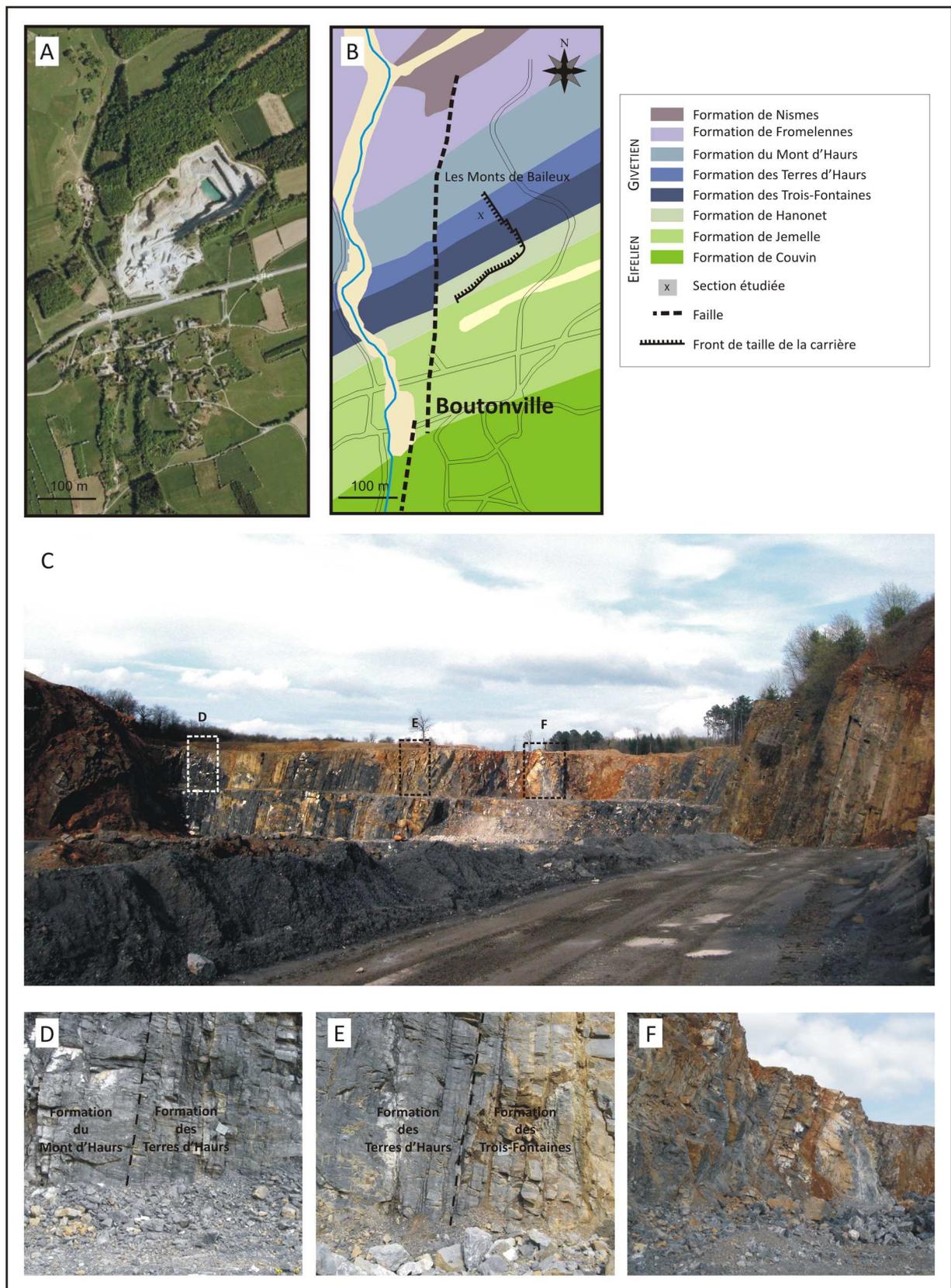


Figure 10 : Localisation et vues générales de la coupe des Monts de Baileux. A- Vue aérienne de la coupe ; B- Localisation de la coupe ; C- Vue d'ensemble de la carrière ; D- Limite Terres d'Hairs/Montd'Hairs ; E- Limite Trois-Fontaines/Terres d'Hairs ; F- Biostrome de base de la Formation des Trois-Fontaines.

3.2. Le matériel

Les colonies de coraux tabulés ont été observées à partir de lames minces dont environ 3000 lames ont été fabriquées pour moitié par mes soins au cours de cette étude. Néanmoins, en raison d'une mauvaise conservation ou parfois de l'obliquité des coupes, seulement 2600 lames minces se sont avérées exploitables et ont été utilisées pour l'analyse.

Dans la plupart des cas, une section transversale et longitudinale a été effectuée. Par ailleurs, une coupe tangentielle a également été réalisée lorsque cela était possible pour les organismes branchus.

Chaque échantillon a été intégré dans un contexte environnemental. Pour se faire, une analyse de microfaciès a été réalisée par Hubert (2008a) pour la coupe du Mont d'Hairs, par Mabilie (2008) pour la coupe de Baileux et par Devleeschouwer *et al.*, (2010) pour la coupe du Cul d'Houille. Ces auteurs proposent un modèle de plateforme barrée pour les formations étudiées à l'exception de la partie inférieure de la Formation des Terres d'Hairs. Cependant, en raison d'une absence d'échantillon dans cette part de la formation, le modèle de rampe ne sera pas abordé. Les six types d'environnement suivants (Fig. 11) ont été déterminés à partir d'une synthèse de leurs travaux :

- marin ouvert (O),
- péri-récifal d'avant récif (I),
- récifal *stricto sensu* (II),
- péri-récifal d'arrière récif (III),
- lagunaire (IV),
- intertidal-supratidal (V).

Les caractéristiques de ces divers environnements sont :

- O : Wackestone – packestone argileux à gastéropodes, brachiopodes, crinoïdes, trilobites et bryozoaires. Ce faciès caractérise un milieu marin ouvert situé sous la zone d'action des vagues (ZAV).
- I : Packestone à péloïdes, crinoïdes, coraux rugueux et tabulés, calcisphères, codiacées et fragments de coquilles. Ce faciès correspond à un milieu péri-récifal d'avant récif peu profond, dans ou sous la zone d'action des vagues de beau temps (ZAVBT).

- II : Boundstone à stromatopores, coraux tabulés et rugueux, crinoïdes et brachiopodes. Matrice peu abondante. Ce faciès est caractéristique des complexes récifaux.
- III : Wackestone-floatstone à coraux tabulés, rares stromatopores, brachiopodes, gastéropodes, ostracodes et à débris remaniés d'origine récifale. Matrice micritique. Ce faciès traduit un environnement péri-récifal d'arrière récif peu profond et modérément agité (sous la ZAVBT).
- IV : Wackestone-packestone à fenestrae, calcisphères et ostracodes. Matrice micritique. Ce faciès caractérise un milieu lagunaire, restreint, faiblement agité.
- V : Grainstone-packestone à laminations pelloïdiques et algaires. Ce faciès traduit un milieu inter-supratidal.

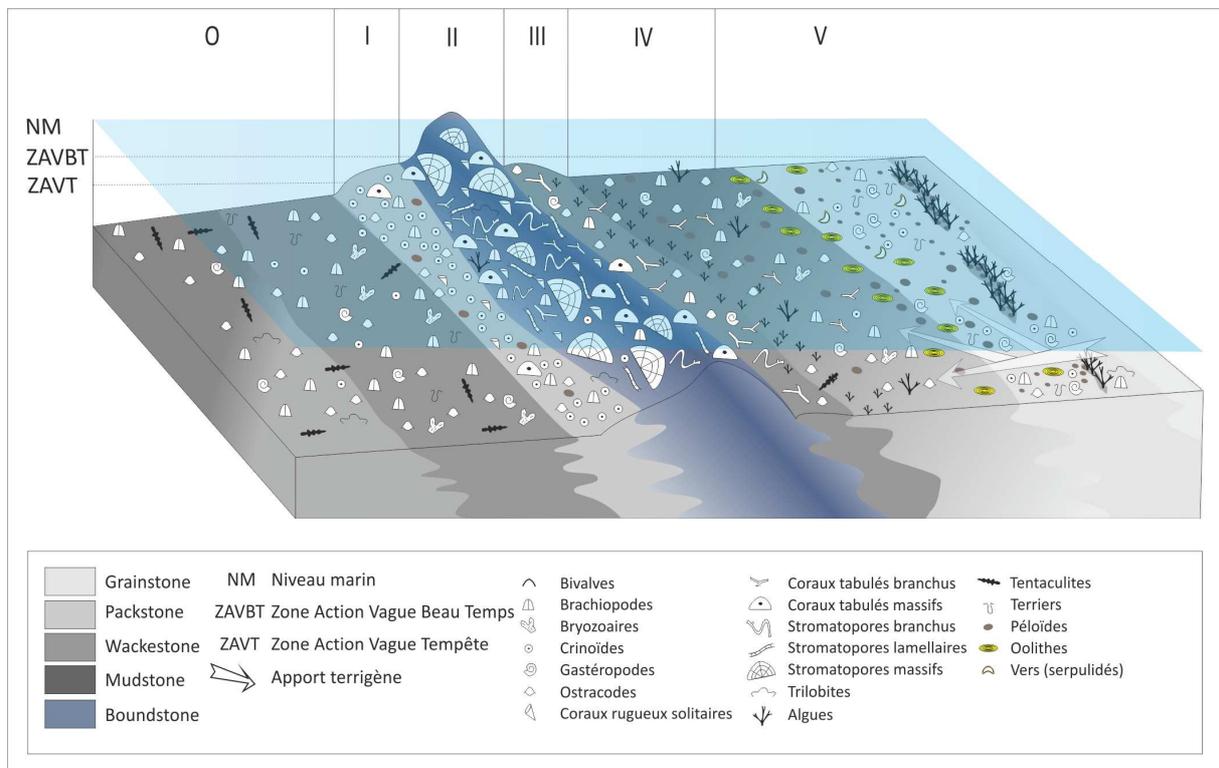


Figure 11 : Distribution des différents environnements le long de la plateforme carbonatée givétienne ; O : marin ouvert ; I : péri-récifal en avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal arrière récif ; IV : lagunaire ; V : supratidal.

CHAPITRE IV. METHODES DE QUANTIFICATION

4.1. Diversité, paléoécologie, paléogéographie et analyses d'assemblages

4.1.1. Notion d'associations

L'étude des interactions des êtres vivants entre eux et leur milieu relève de l'écologie. Deux types d'approches paléoécologiques complémentaires existent : l'autécologie et la synécologie.

L'autécologie est l'étude des réponses physiologiques et morphologiques des organismes aux paramètres de leur milieu de vie (niveaux trophique, thermique, lumineuse et gradient hydrique...). Elle est basée sur la morphologie fonctionnelle.

Les coraux tabulés occupaient vraisemblablement des niches écologiques semblables à celles des coraux modernes (Elloy, 1972 ; Scrutton, 1988) (Fig. 12). Leur distribution dépendait de nombreux facteurs tels que la nature du substrat, le taux d'oxygène, la température des eaux, les conditions hydrodynamiques, la turbidité des eaux, la luminosité et les ressources alimentaires ; ces différents facteurs étant plus ou moins interdépendants.

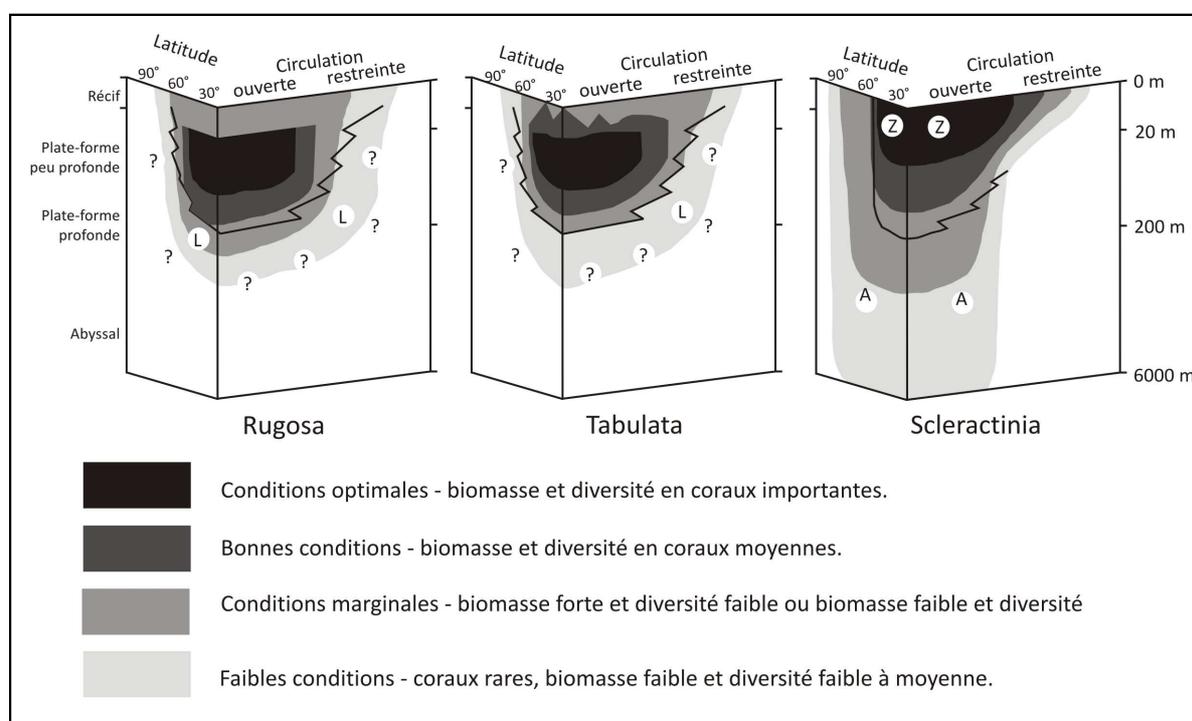


Figure 12 : Diagramme de répartition des trois principaux groupes de coraux fossiles en fonction de leur écologie (d'après Scrutton, 1999). L – Lacophyllidae (coraux d'eaux profondes) ; Z – scléactiniaires à zooxanthelles (algues symbiotiques) ; A – scléactiniaires sans zooxanthelle.

La synécologie est l'étude des relations entre la structure et la dynamique d'un ensemble d'organismes d'espèces différentes, c'est-à-dire d'une communauté, et de leur milieu. Dans le cadre de cette étude, la synécologie est liée à la notion de communautés benthiques (Boucot, 1975, 1981). Ainsi, la synécologie se base sur les interactions organismes/organismes et organismes/environnement pour définir les communautés.

A noter que les écologistes font une distinction entre les termes « communauté » et « association ». En effet, en écologie, le terme d'association concerne uniquement une partie d'une communauté donnée.

En raison notamment de biais taphonomiques, les organismes préservés au sein des gisements fossilifères ne représentent qu'une fraction de ce qu'étaient initialement les communautés benthiques. Ainsi, on considère que parmi les organismes du benthos à squelette minéralisé, seul un tiers est susceptible d'être fossilisé (De Wever *et al.*, 2010). C'est pourquoi, il semble donc plus approprié d'utiliser le terme d'association lorsque l'étude porte sur l'analyse de fossiles (Botquelen, 2003).

4.1.2. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)

Afin de mieux appréhender la biodiversité des coraux tabulés du Dévonien moyen de l'Ardenne, des analyses d'associations ont été réalisées. Dans ce travail, le terme d'association est utilisé pour des assemblages de coraux tabulés ayant une composition taxonomique similaire (Brenchley & Harper, 1998).

La classification ascendante hiérarchique (CAH) a pour but de partitionner un nuage de points en classes distinctes. Cette méthode opère de telle façon que chaque classe d'une partition est contenue dans une classe de la partition suivante (Sneath & Sokal, 1973 ; Bouroche & Saporta, 1992). Chaque niveau de hiérarchie représente une classe et ses individus. Le résultat de l'analyse est représentée sous la forme d'un dendrogramme regroupant d'abord les classes les plus proches et formant ensuite des regroupements présentant de moins en moins d'affinités (Davis, 1986 ; Harper, 1999). Cette analyse permet d'obtenir une représentation visuelle beaucoup plus explicite.

En paléoécologie, deux modes de classification hiérarchique sont couramment utilisés : le mode R et le mode Q. La classification établie à partir des taxons (mode R) se base sur la cooccurrence des entités taxonomiques, tandis que la classification établie à partir des sites (mode Q) se base sur la similarité des compositions taxonomiques.

Dans le cadre de ce travail, les classifications ascendantes hiérarchiques ont été effectuées avec le logiciel PAST version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001).

Le traitement des effectifs en classes distinctes (abondance relative ; Tab. 2) et la méthode d'agrégation des liens moyens¹ avec le coefficient de corrélation de Pearson² ont fourni les résultats les plus robustes.

Classe d'abondance	Nombre de spécimens
0	0
1	1-2
2	3-4
3	5-8
4	9-16
5	17-32
6	33-65
7	>65

Tableau 2 : Définition des différentes classes d'abondance (d'après Cugny, 1988).

4.1.3. Analyse des Correspondances « Détendancées » (DCA)

L'analyse des correspondances (AC) est une méthode factorielle qui utilise des données de comptage à partir d'un tableau d'abondances à deux entrées. L'AC permet l'extraction de nouvelles variables (facteurs) permettant de synthétiser l'information issue du tableau de données et de fournir une représentation graphique des points détectant les objets en lignes et en colonnes (dans un ou plusieurs espaces).

Ainsi, chaque facteur organise une dimension spatiale représentant un axe dont le centre est la valeur "0" et qui se développe vers deux pôles extrême (+ et -). De ce fait, deux points placés sur les pôles opposés sont les plus différents.

Cette méthode est très souvent utilisée pour des tableaux classiques fondés sur la présence/absence ou l'abondance des espèces (ce qui est notre cas dans ce travail).

¹ La méthode des liens moyens combine les classes de manière à minimiser la distance moyenne entre tous les couples d'éléments dans lesquels un membre provient de chaque classe. Cette méthode utilise les informations concernant tous les couples de distances, et non uniquement ceux concernant les plus proches ou les plus éloignés.

² L'indice de corrélation de Pearson est une corrélation entre vecteurs de valeurs. La corrélation de Pearson est une mesure de liaison linéaire entre -1 et 1, une valeur de 0 indiquant qu'il n'y a pas de liaison linéaire.

L'analyse des correspondances « détendancées » (DCA) est quant-à-elle une variante de l'AC. Elle est basée sur une technique d'ordination utilisée communément sur des données écologiques dont le but est de reconnaître et de quantifier l'influence de facteurs environnementaux sur la distribution des faunes (Hill & Gauch, 1980 ; Minchin, 1987 ; Hammer *et al.*, 2001 ; Holland *et al.*, 2001 ; Kent & Coker, 1992 ; Scarponi & Kowalewski, 2004). Cette variante utilise une procédure de normalisation des données (« detrending ») en corrigeant deux principaux artéfacts de l'AC : (1) l'effet d'arc visible dans un plan formé par les deux premiers axes (variance des valeurs des points aux extrémités d'une succession plus faible qu'au milieu) ; (2) et la compression des extrémités de l'axe par rapport à son milieu (Hammer & Harper, 2006). La procédure de normalisation conduit à égaliser la variance des valeurs des espèces de chaque fragment sur l'axe le long de l'axe d'ordination.

Dans le cadre de cette thèse, les DCA ont été effectuées avec le logiciel PAST version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001).

4.1.4. Indices de diversité

La biodiversité³ représente la diversité naturelle des multiples formes de vie. Elle peut s'apprécier en considérant la richesse des espèces et des écosystèmes dans l'espace et dans le temps (Norse *et al.*, 1986 ; Heywood & Baste, 1995).

En paléontologie, cette notion correspond à la variété et/ou richesse en organismes fossiles d'un gisement donné.

La diversité taxonomique peut être appréciée tant en terme de dénombrement qu'en matière de proportion relative des taxons, pour une ou plusieurs communautés ou pour plusieurs ensembles de communautés (Whittaker, 1960 ; Bambach, 1977 ; Sepkoski, 1988).

La diversité α (intra-communauté) correspond à la richesse taxonomique locale appréciée dans chaque horizon stratigraphique (Bambach, 1977 ; Sepkoski, 1988). Le nombre d'espèces qui coexistent dans un habitat uniforme de taille fixe peut être une source d'information sur la manière dont les espèces se partagent les ressources du milieu.

Les diversités β et γ permettent, quant à elles, de comparer la richesse taxonomique respectivement de deux localités (ou deux associations) et de deux provinces géographiques.

³ Désigne la diversité du monde vivant au sein de la nature. L'expression *biological diversity* a été inventée par Lovejoy en 1980 tandis que le terme *biodiversity* lui-même a été inventé par Rosen en 1985. Le mot « biodiversité » apparaît pour la première fois dans une publication en 1988 (Wilson, 1988).

De nombreux indices de diversité ont été développés pour estimer la paléobiodiversité (cf. ci-dessous). Ce sont des indices classiques utilisés en écologie pour apprécier la biodiversité des biotopes actuels.

Ces indices viennent compléter l'information paléoécologique des assemblages obtenus *via* la classification ascendante hiérarchique (Brenchley & Harper, 1998).

Diversité totale (D_{tot})

La diversité totale (D_{tot}) correspond au nombre total d'espèces (N) enregistrées dans un intervalle temps.

$$D_{tot} = \sum N$$

Diversité α (locale)

L'indice de Simpson (S)

L'indice de Simpson (S) mesure la probabilité que deux individus sélectionnés aléatoirement dans une population appartiennent à la même espèce.

$$S = \sum N_i(N_i-1)/N(N-1)$$

N est le nombre total d'individus dans l'échantillon, N_i est le nombre d'individus de l'espèce i dans l'échantillon.

Plus la valeur obtenue sera proche de 0, plus la biodiversité sera importante et inversement plus la valeur obtenue tendra vers 1, plus la biodiversité sera considérée comme faible.

Toutefois, dans le cadre de cette étude, afin de rendre plus lisible les graphiques, l'ensemble des résultats ont été soustraits à 1, de manière à obtenir une biodiversité forte quand la valeur obtenue se rapproche de 1 et une biodiversité faible quand elle se rapproche de 0.

L'indice de Shannon (H)

$$H = -\sum [(N_i/N) \times \ln(N_i/N)]$$

« H » varie théoriquement entre 0 et l'infini. L'indice de Shannon (H) exprime l'importance relative du nombre des espèces abondantes dans un milieu donné. L'indice obtenu tendra vers 0 si tous les individus appartiennent à la même espèce.

L'indice de Margalef (D_m)

$$D_m = (S-1)/\log N$$

L'indice de Margalef (D_m) tient compte du nombre d'espèces (S) et du nombre de spécimens (N). Il minimise l'effet de la taille de l'échantillon sur l'estimation de la paléobiodiversité.

L'indice de Dominance (D)

$$D = \sum (N_i/N)^2$$

N_i est le nombre d'individus de l'espèce i dans l'échantillon et N est le nombre total d'individus dans l'échantillon. D varie entre 0 et 1. Une valeur proche de 0 indique une répartition équilibrée des individus entre les taxons, tandis qu'une valeur proche de 1 met en évidence une domination d'un taxon dans l'échantillon.

4.1.5. Raréfaction

L'analyse de raréfaction permet de comparer la diversité taxonomique d'échantillons de tailles différentes. Le résultat ainsi obtenu se présente sous la forme de courbes dites de raréfactions, qui sont créées par rééchantillonnage aléatoire des différents individus de chaque échantillon.

Les éléments comparés doivent être semblables sur le plan taxonomique et obtenus à l'aide d'échantillonnages standardisés dans des « habitats » relativement semblables.

Elle nécessite une ou plusieurs colonnes d'abondance d'individus de différents taxons (chaque colonne doit avoir le même nombre de lignes).

Cette analyse permet d'estimer numériquement la diversité que l'on aurait obtenue pour des échantillons plus petits.

A noter que pour estimer la diversité d'un échantillon plus grand que l'original, les courbes de raréfactions ne peuvent pas être extrapolées au-delà de leur dernier point.

Dans le cadre de ce travail, ces analyses de raréfaction ont été réalisées sous le logiciel PAST version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001).

4.1.6. Similarité des diversités

Afin d'évaluer les affinités paléobiogéographiques, temporelles et environnementales entre divers échantillons, différents coefficients de communauté sont utilisables (Shin, 1993).

Pour chacun d'eux :

- A est le nombre de taxons communs aux deux faunes étudiées,
- B est le nombre de taxons présents uniquement dans la première faune,
- C est le nombre de taxons présents uniquement dans la seconde faune (Murguia & Villasenor, 2003).

Le coefficient de communauté ou indice de Jaccard (J)

$$J = A/(A+B+C)$$

Ce coefficient correspond au rapport entre le nombre A d'espèces partagées par deux faunes et le nombre d'espèces propres aux deux faunes comparées. Il est à noter qu'une forte inégalité dans la taille des faunes peut fortement affecter le résultat de cette analyse.

Le coefficient de communauté de Simpson (S')

$$S' = A/N_1$$

N_1 est le nombre de taxon de la plus petite faune (Cecca, 2002).

Le coefficient de communauté de Sorensen ou coefficient de Dice (D)

$$D = 2A/(2A+B+C)$$

Ce coefficient de Dice (D) représente le chevauchement spatial et la reproductibilité, donnant plus de poids aux occurrences conjointes et ainsi moins de poids aux occurrences isolées.

4.1.7. Sériation

La sériation qui utilise l'algorithme décrit par Brower & Kile (1988) est une méthode généralement appliquée à une matrice d'absence/présence d'associations dans le but de mettre en évidence des successions écologiques ou temporelles de faunes.

Les colonnes doivent ainsi être ordonnées selon le niveau stratigraphique ou la position le long d'un gradient faunistique présumé.

Les routines de sériation tentent de réorganiser la matrice de données de telle façon que les taxons présents soient concentrés le long de la diagonale.

Dans le cadre de ce travail, ces sériations ont été réalisées sous le logiciel PAST version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001).

4.2. Forme, analyses factorielles et statistiques associées

4.2.1. Morphologie et paramètres de formes

Morphologie générale - Six morphologies différentes ont été déterminées à partir de la classification proposée par Kershaw (1998) : lamellaire, tabulaire, en dôme, colonnaire, bulbeuse, branchue (Fig. 13).

Kershaw (1998) a déterminé des rapports mathématiques pour les caractériser, à partir desquels la hauteur et la longueur de la base de chaque colonie ont été mesurées. Seuls cinq de ces morphologies sont identifiables par l'intermédiaire du calcul du rapport hauteur (H)/longueur (L) de la colonie :

- lamellaire : $H/L \leq 0,1$;
- tabulaire : $H/L \geq 0,1$;
- en dôme : $H/L : 0,1-0,5$ (petit dôme) ou $0,5-1$ (grand dôme) ;
- colonnaire : $H/L : 1-2$;
- bulbeuse : la base de la colonie est plus petite que la partie médiane de la colonie.

A noter, toutefois, qu'au regard de l'étude actuellement menée, il est apparu judicieux de compléter la classification de Kershaw (1998) par une 7^e morphologie, à savoir la forme de type « tubulaire ».

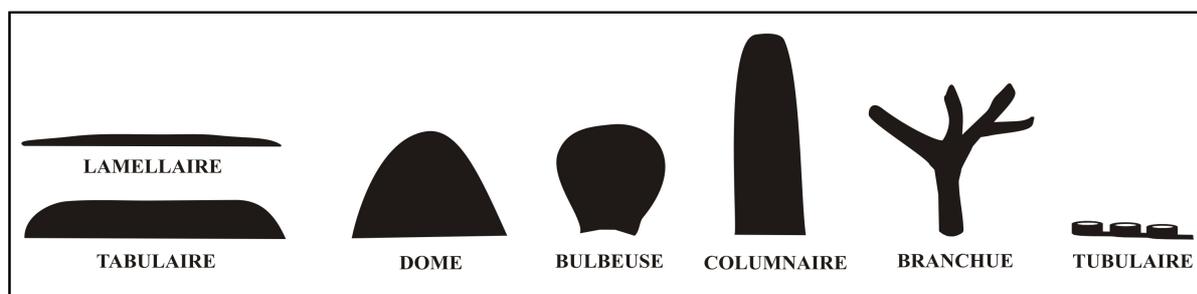


Figure 13 : Morphologies externes susceptibles d'être présentes chez les coraux tabulés.

Structures internes - L'ensemble des mesures effectuées sur les colonies de coraux tabulés a été réalisé à partir de sections transversales et longitudinales observées en lames minces.

Dans la mesure du possible, les éléments squelettiques cités ci-après ont été mesurés chez au moins 30 individus pour chaque colonie étudiée afin d'obtenir un résultat statistiquement fiable (Dixon, 1974 ; Tourneur, 1985).

La figure 14 montre les différentes variables de forme utilisées dans le cadre de ce travail :

- **taille du corallum** en centimètre ;
- **diamètres interne et externe** des corallites (ou tabularium chez les Heliolitidae) en millimètre.

Remarques : Pour les corallites polygonaux en section transversale, la distance entre les angles les plus éloignés a été mesurée ainsi que la distance perpendiculaire à cet axe (Sutton, 1966). Pour les corallites alvéolitoïdes, le plus grand et le plus petit diamètre ont été mesurés en raison de leur forme allongée. Le diamètre externe a été mesuré entre les lignes médianes opposées lorsque celles-ci existaient sinon seul le diamètre interne (= diamètre du lumen) a été mesuré.

- **épaisseur de la paroi** des corallites, lorsque la ligne médiane est visible, ou alors **double épaisseur** ;
- **longueur des épines** entre leur sommet et le bord supérieur de la paroi ;
- **diamètre des pores et l'espacement entre eux** en section longitudinale.

Remarque : L'espacement a été mesuré entre le bord inférieur d'un pore et le bord supérieur du pore suivant.

- **espacement entre les *tabulae*** en section longitudinale dans la partie centrale du corallite.

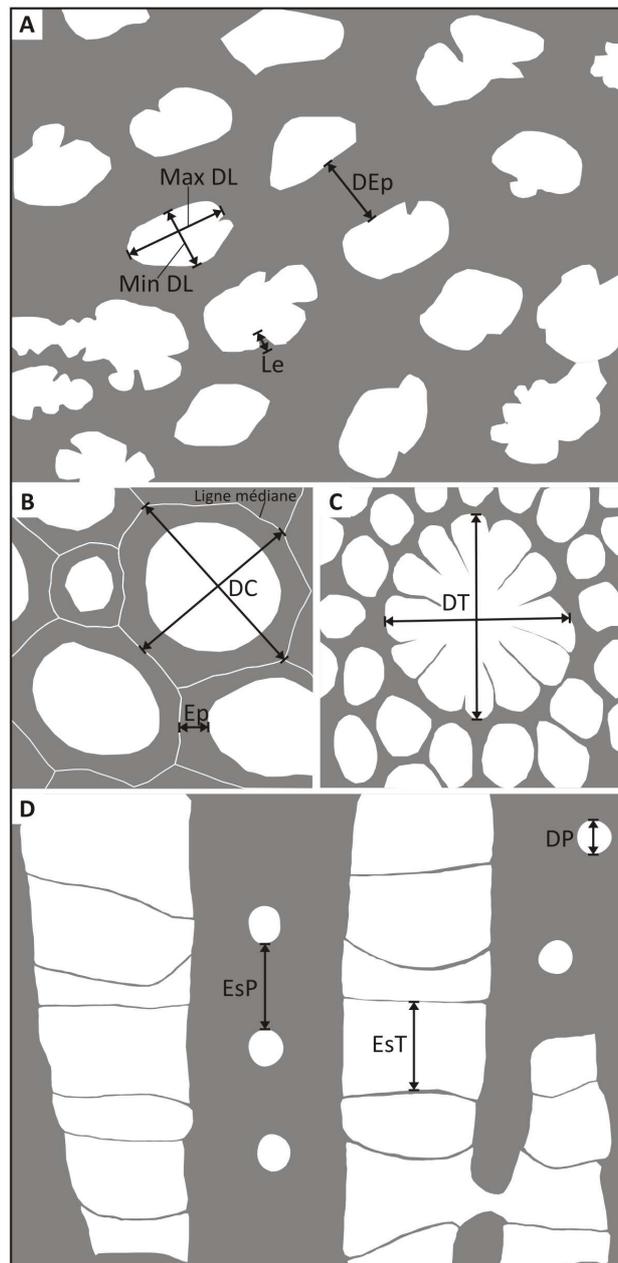


Figure 14 : Schéma des différentes variables de formes mesurées dans ce travail. A- section transversale d'un corail de type alvéolitide (cas d'une ligne médiane non visible) ; B- section transversale d'un corail de type pachyporide (cas d'une ligne médiane visible) ; C- section transversale d'un corail de type héliolitide exposant un tabularium entouré de tubules ; D- section longitudinale d'un corail tabulé. DC : diamètre des corallites ; DL : diamètre lumen ; DT : diamètre du tabularium ; Ep : épaisseur des parois ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers ; Le : Longueur épine.

4.2.2. Analyse en Composantes Principales (ACP)

L'Analyse en Composantes Principales (ACP ; Pearson, 1901) est une analyse factorielle puissante, essentiellement descriptive, certainement la plus employée aujourd'hui

en écologie. Elle est particulièrement adaptée aux variables quantitatives, continues, à priori corrélées entre elles (Sokal & Rohlf, 1995).

L'ACP est utilisée pour synthétiser et résumer la structuration de n individus décrits par un grand nombre de variables quantitatives initiales (p). Elle consiste à représenter les p variables quantitatives initiales par un nombre réduit k de nouvelles variables quantitatives de variance maximale ($k \ll p$). Ces nouvelles variables sont des combinaisons linéaires des variables quantitatives d'origine.

La variance maximale projetée est l'axe qui prend en compte la plus grande dispersion du nuage de points des individus. L'ACP permet ainsi l'émergence d'axes principaux indépendants (les Composantes Principales PC), selon un ordre décroissant d'importance dans l'explication de la variabilité de forme.

Les nouvelles variables ainsi déterminées, permettent une représentation synthétique des données.

Ainsi, l'ACP qui tend à maximiser la variabilité, permet d'extraire les coordonnées de chaque individu et des variables dans un espace de forme constitué des deux voire des trois premiers plans factoriels, sous réserve que ceux-ci expliquent la majeure partie de la variance totale.

Graphiquement, les proximités entre individus s'interprètent par l'évaluation de leurs ressemblances morphologiques et les proximités entre variables par l'évaluation de leurs liaisons (corrélations).

4.2.3. Statistiques associées

Test de Student (t)

Ce test permet de comparer les moyennes de deux échantillons et plus particulièrement, il confirme ou infirme l'hypothèse de l'égalité des moyennes des deux groupes référents.

Test de Fisher-Snedecor (F)

Pour sa part, le test de Fisher-Snedecor compare les variances de deux échantillons avec pour objectif de tester l'hypothèse de l'égalité des variances des deux populations.

Les analyses ont été réalisées grâce au logiciel PAST version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001).

4.3. Biais

En regard des différents éléments évoqués précédemment au niveau de la biodiversité et des différents modes de calcul mis en œuvre, il ne faut pas minimiser le fait que les résultats obtenus sont sujets à interprétation, et souvent biaisés.

Ainsi, on constate l'existence de nombreux biais dans le registre fossile. En effet, la richesse taxinomique en terme de dénombrement ou de proportion relative des taxons, peut ne pas être représentative. De nombreuses études ont donc été menées afin d'évaluer la fiabilité du registre fossile et l'influence des biais sur les fluctuations de la biodiversité (Benton, 1999 ; Foote & Sepkoski, 1999 ; Jablonski *et al.* 2003).

Précision toute relative de la taxonomie

La détermination systématique des organismes est la base de toute étude de biodiversité. C'est ainsi que les résultats des analyses de l'évolution ou de la comparaison de la richesse spécifique reposent de manière tout à fait substantielle sur la qualité des déterminations.

Cependant, il ne faut pas perdre de vue que la systématique contient une part plus ou moins importante de subjectivité, et l'approche de celle-ci peut être particulièrement différente selon les pays et les chercheurs, ce qui aboutit ainsi à un grand nombre d'espèces pouvant sûrement être mis en synonymie (Alroy, 2002).

Seul un protocole reposant sur une révision générale de l'ensemble des spécimens pris en compte permettrait de pallier à cette situation. Toutefois, au regard de la tâche à accomplir, il faut être conscient que ce type de pratique est peu plausible et reste tout à fait théorique.

Taille de l'échantillon

Il est évident que la qualité des analyses de biodiversité nécessite de disposer de la faune la plus exhaustive possible et par là même, implique que l'échantillonnage réalisé soit important. En effet, il est démontré que le nombre d'espèces susceptibles d'être découvertes augmente en fonction de l'effort d'échantillonnage consenti jusqu'à atteindre un plateau.

Ainsi, comme nous l'avons évoqué précédemment (§ Raréfaction) un nombre d'échantillons très différent entre deux sites/formations peut induire des résultats erronés.

C'est pourquoi nous pourrions relativiser les différences d'échantillonnage par l'utilisation de méthodes de standardisation telle que la raréfaction.

Ecologie des fossiles

Les coraux tabulés sont des organismes que l'on trouve principalement dans les environnements récifaux. Ce milieu se traduit par une lithologie de type calcaire franc. La distribution de la faune est par conséquent intimement tributaire du faciès sédimentaire rencontré sur le terrain.

Ce facteur aura donc, de toute évidence, une influence primordiale notamment sur les comparaisons entre sites ou formations.

Taphonomie des fossiles

L'estimation de la biodiversité est biaisée par les conditions de fossilisation ou de conservation différentielle. Certains organismes peuvent ainsi être sous-représentés à cause d'un défaut de préservation. Cela dépendra fortement de l'environnement local dans lequel il est mort. Les organismes récifaux tels que les coraux tabulés se fossilisent plutôt facilement en raison de leur squelette calcaire (De Wever *et al.*, 2010). Cependant, il est à noter que les organismes plus délicats tels que les colonies branchues sont plus susceptibles d'être fragmentées ou emportées par l'action des vagues.

Résolution et corrélations stratigraphiques

La notion de durée et de limites du Givétien fluctue beaucoup en fonction des études menées par les différents chercheurs (Boucot, 1975 ; House, 1979 ; Harland *et al.*, 1989 ; Odin & Odin, 1990 ; Young, 1995 ; Ogg, 2004 ; Kaufmann, 2006) et tend à encore évoluer en fonction des nouvelles données qui modifient l'état de nos connaissances.

C'est ainsi que les limites et les dénominations des formations du bord sud du synclinorium de Dinant ont subi de nombreuses fluctuations. Par exemple, la Formation de Fromelennes actuellement datée du Givétien a été considérée pendant un temps comme la base du Frasnien (Maillieux & Demanet, 1928).

C'est pourquoi il est difficile de corréliser au sein d'une même région les formations décrites dans les anciens et les nouveaux travaux. Cette situation est d'autant plus prégnante dans des régions différentes du globe (par exemple pour les études paléobiogéographiques).

Le nombre d'études

Enfin, un dernier biais dans les archives fossiles résulte du fait que les paléontologues n'ont pas prospecté de manière équivalente les différentes régions du globe. En effet, en raison de la difficulté à atteindre ou à mener des recherches dans certaines régions du globe, comme par exemple l'Asie centrale et une grande partie de l'Afrique, les études ont privilégié les secteurs les plus facilement accessibles. *De facto*, les archives fossiles se trouvent être plus complètes pour l'Europe et l'Amérique du Nord.

5.1. Fluctuations au cours du Dévonien en Ardenne

Au Dévonien, en Ardenne, la biodiversité des coraux tabulés varie en fonction de l'étage mais reste aussi globalement liée à l'évolution des faciès (Fig. 15).

Au Dévonien inférieur, les faunes sont peu diversifiées (Hubert *et al.*, 2007). Cela est principalement lié à une sédimentation de nature silicoclastique, correspondant à un environnement peu favorable au développement des faunes coralliennes et plus généralement aux organismes constructeurs de récifs.

Au Dévonien moyen, la mise en place progressive, en Ardenne, d'une plate-forme carbonatée (Préat & Mamet, 1989) se traduit par une augmentation du nombre d'organismes constructeurs et une diversification des faunes de tabulés. Ce groupe connaît son pic de diversité au Givétien, avec une nette dominance des Pachyporidae et des Alveolitidae (Zapalski *et al.*, 2007a).

Au Dévonien supérieur, le groupe des tabulés d'abord caractérisé par un renouvellement faunique, subit ensuite la crise Frasnien/Famennien. Ce n'est qu'au Famennien terminal (Strunien), qu'il se développe à nouveau mais avec la présence de genres très différents (les genres *Michelinia* DE KONINCK, 1841 et *Yavorskia* FOMICHEV, 1931 par exemple).

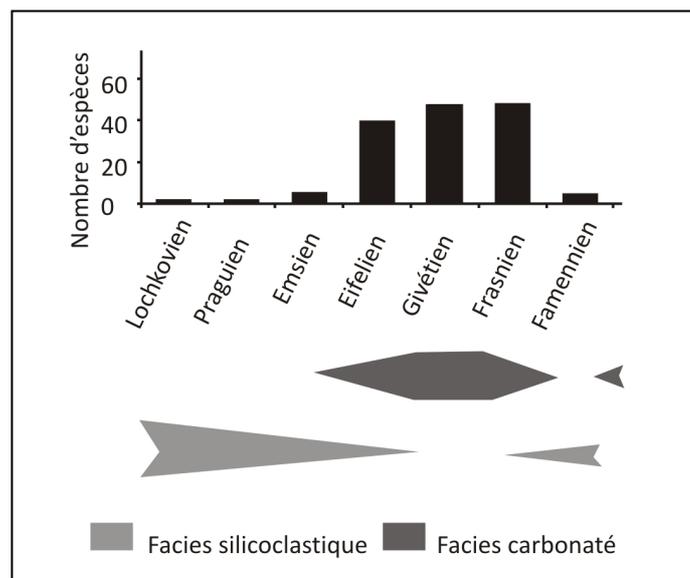


Figure 15 : Variation de la diversité spécifique des coraux tabulés au Dévonien en lien avec les faciès sédimentaires (modifiée d'après Hubert *et al.*, 2007).

5.2. Fluctuations au cours du Givétien au bord sud du synclinorium de Dinant

5.2.1. Analyse de la biodiversité

La répartition des faunes étudiées dans l'ensemble des coupes (Baileux, Mont d'Haus et Cul d'Houille ; Fig. 16 et Annexes 1, 2 et 3) permet d'obtenir un aperçu global de la diversité en coraux tabulés au Givétien. Les indices de biodiversité et le calcul de la dominance (§ Méthodes) sont utilisés ci-après pour cette étude (Tab. 3).

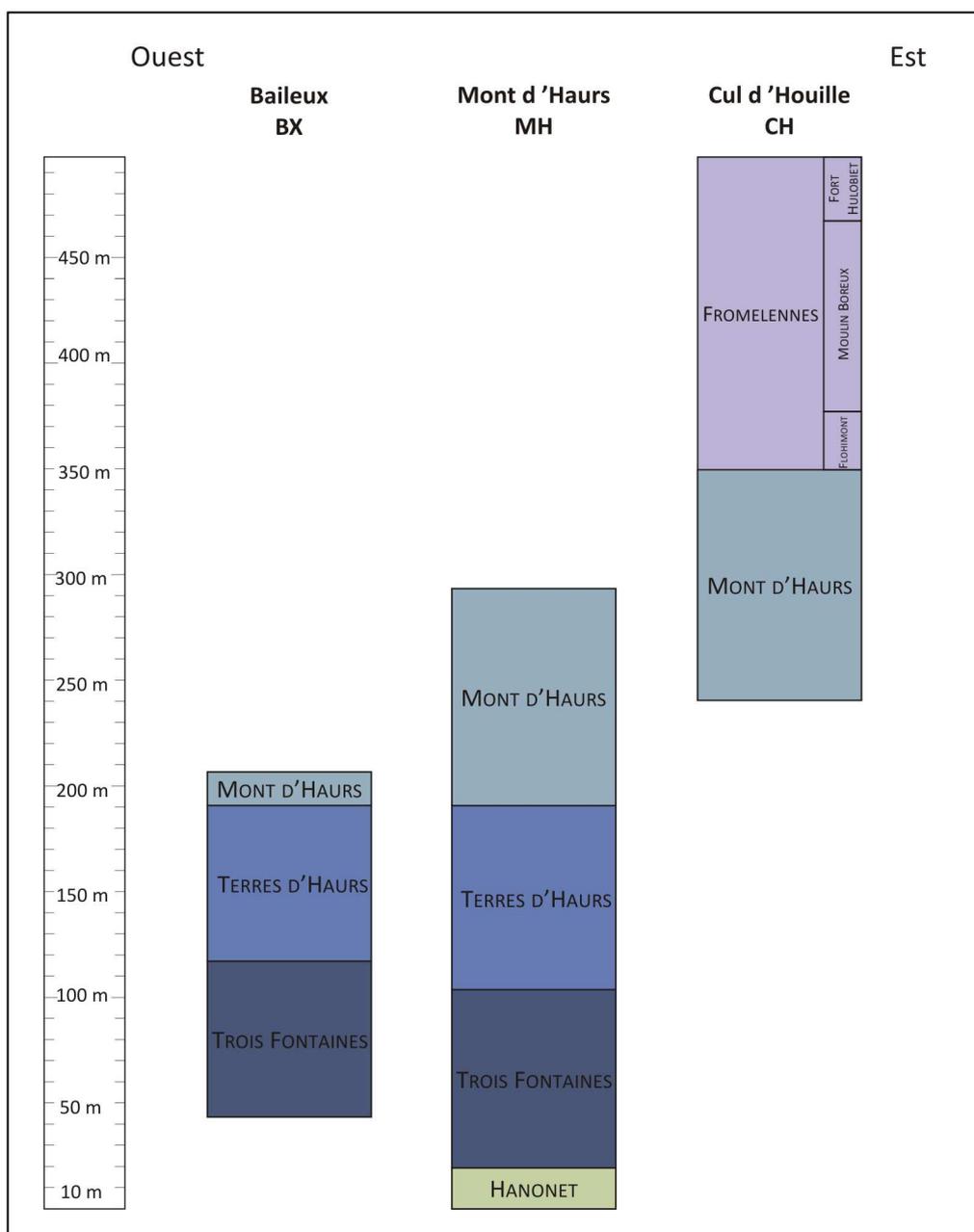


Figure 16 : Diagramme des formations exposées à Baileux (BX), au Mont d'Haus (MH) et au Cul d'Houille(CH).

	HAN	TRF	TDH	MDH	FRO	FRO-FLO	FRO-MB	FRO-FH
<i>Dtot</i>	15	15	21	44	12	1	5	7
Nb de spécimens	112	80	92	506	137	1	127	9
Dominance <i>D</i>	0,1322	0,2081	0,0822	0,0526	0,3919	1	0,4525	0,1605
Simpson <i>I-S</i>	0,8678	0,7919	0,9178	0,9474	0,6081	0	0,5475	0,8395
Shannon <i>H</i>	2,235	1,978	2,8719	3,266	1,382	0	1,082	1,889
Margalef <i>D_m</i>	2,967	3,195	4,423	6,906	2,236	0	0,8257	2,731

Tableau 3 : Indices de diversité calculés au niveau spécifique des différentes formations rencontrées au Givétien sur le bord sud du synclinorium de Dinant (3 coupes confondues : Baileux, Mont d’Hairs, Cul d’Houille) ; Formations : HAN = Hanonet ; TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d’Hairs ; MDH = Mont d’Hairs ; FRO = Fromelennes ; Membres : FLO = Flohimont ; MB = Moulin Boreux ; FH = Fort Hulobiet.

La **Formation de Hanonet (HAN)** présente une diversité en coraux tabulés relativement importante (Shannon, Simpson et Margalef, Tab. 3, Fig. 17A). Elle correspond à des faciès traduisant un contexte de niveau marin élevé (faciès de type marin ouvert), qui induit des conditions défavorables, impliquant, en principe, une diversité faible chez les organismes constructeurs.

Cependant, dans la coupe du Mont d’Hairs, un complexe formé de trois petites lentilles récifales (« patch-reef ») est observable à environ cinq mètres du sommet de la formation (Pinte *et al.*, 2011 ; Pinte *et al.*, *in prep.*). Ce « patch » se caractérise par une diversité importante qui influe sur les résultats d’ensemble. Les Alveolitidae et les Coenitidae y dominent nettement. Ces lentilles, qui ne sont présentes que très localement, ne reflètent en aucun cas la diversité globale de cette formation en Ardenne.

Par ailleurs, la valeur de la dominance (§ Méthodes), relativement faible, indique une répartition homogène des spécimens au sein des différentes espèces reconnues (Dominance, Tab. 3, Fig. 17B).

La biodiversité de la **Formation des Trois-Fontaines (TRF)** est difficile à interpréter car selon les indices utilisés, elle est tantôt faible, tantôt forte. Ainsi, les indices de Simpson et de Shannon indiquent une diminution de la biodiversité dans cette formation comparativement à la Formation de Hanonet (Tab. 3, Fig. 17A), alors que dans le même temps l’indice de Margalef indique une biodiversité plus forte (Tab. 3).

Au regard de ces résultats contradictoires, il faut toutefois souligner que l’indice de Margalef tient peu compte de l’abondance ou de la rareté des espèces. En effet, l’importance

donnée à une espèce courante sera presque identique à celle donnée à une espèce rare. C'est pourquoi, *in fine*, il convient surtout de retenir que globalement la biodiversité de la Formation des Trois-Fontaines est plus faible que celle de la Formation de Hanonet.

De fait, la Formation des Trois-Fontaines est marquée par une régression importante (Bultynck *et al.*, 1991 ; Bultynck & Dejonghe, 2001 ; Gouwy & Bultynck, 2003). Ce cycle régressif entraîne un milieu favorable à l'édification d'une barrière récifale, qui se développe au sud et va entraîner dans un second temps (dans la partie moyenne et supérieure de la formation) des conditions environnementales particulières avec la mise en place d'une zone lagunaire en arrière récif.

Les zones récifales, bien que correspondantes au milieu de vie optimale des coraux, sont ainsi peu nombreuses, la formation est surtout dominée par des environnements lagunaires (Mabille, 2008 ; Mabille & Boulvain, 2008 ; Boulvain *et al.*, 2009). Ce type d'environnement, considéré comme particulièrement difficile en raison de variations du taux de salinité, n'est colonisé que par quelques espèces spécialisées ou plus tolérantes ce qui explique cette faible biodiversité.

La valeur de dominance relativement importante (Tab. 3 ; Fig. 17B), due à une surreprésentation de deux espèces, *Pachyfavosites* sp. et *Alveolitella fecunda* (SALEE *in* LECOMPTE, 1939), apporte un argument supplémentaire en faveur de cette interprétation.

La diversité faunique augmente ensuite progressivement depuis la Formation des Trois-Fontaines jusqu'à la Formation du Mont d'Hours (Tab. 3 ; Fig. 17A) dans laquelle les tabulés connaissent leur apogée.

La **Formation des Terres d'Hours** est caractérisée par un environnement de type marin ouvert. D'une plate-forme carbonatée peu profonde et étendue dans la Formation des Trois-Fontaines (Préat & Mamet, 1989), l'étude des faciès sédimentaires montre que cela a évolué en une rampe carbonatée, probablement de grande ampleur dans la Formation des Terres d'Hours (Mabille & Boulvain, 2008). Cette rampe est marquée par la présence de nombreux petits shoals carbonatés pouvant être très localement riches en coraux ce qui permet d'expliquer la diversité élevée.

L'indice de dominance très faible indique une répartition équilibrée des spécimens (Tab. 3 ; Fig. 17B).

La **Formation du Mont d'Hours** correspond à un épisode régressif majeur qui permet l'installation et le développement de nombreux biostromes (Bultynck *et al.*, 1991 ; Bultynck

& Dejonghe, 2001 ; Gouwy & Bultynck, 2003). Cette formation correspond donc à la période la plus propice au développement des coraux. L'abondance et la diversité des faunes de cette formation sont beaucoup plus importantes que dans les autres formations du Givétien (Tab. 3 ; Fig. 17A).

L'indice de dominance très faible (Tab. 3 ; Fig. 17B) indique comme précédemment une répartition homogène des spécimens au sein des espèces reconnues. Les genres *Thamnopora* STEININGER, 1831, *Alveolites* LAMARCK, 1801, *Scoliopora* LANG, SMITH & THOMAS, 1940, *Crassialveolites* SOKOLOV, 1955 et *Alveolitella* SOKOLOV, 1952 y sont particulièrement bien représentés (Fig. 17C).

La tendance s'inverse dans la **Formation de Fromelennes** où la faune de tabulés est peu diversifiée (Tab.3 ; Fig. 17A).

- Le Membre de Flohimont est pratiquement dépourvu de tout organisme constructeur. Sa base est caractérisée par un pulse transgressif impliquant un approfondissement du milieu (Bultynck *et al.*, 1991 ; Bultynck & Dejonghe, 2001 ; Gouwy & Bultynck, 2003 ; Devleeschouwer *et al.*, 2010). Cela entraîne, un environnement moins favorable à l'épanouissement des coraux tabulés.

- Le Membre du Moulin Boreux présente une forte abondance en coraux tabulés mais les faunes y sont très peu diversifiées. Le groupe est principalement représenté par deux espèces du genre *Scoliopora* d'où une valeur de dominance élevée (Tab. 3).

Ce membre est caractérisé par des fluctuations rapides et nombreuses du niveau marin et de la salinité (Préat & Carliez, 1994 ; Devleeschouwer *et al.*, 2010). Les faunes se développent généralement dans un environnement de type lagunaire semi-restreint. Les *Scoliopora* sont toujours associés à des stromatopores des genres *Amphipora* SCHULZ, 1883 et *Stachyodes* BARGATSKY, 1881. Ces derniers comme les scolioporides sont considérés comme des faunes tolérantes s'adaptant à des milieux difficiles (Stearn, 1982 ; Préat *et al.*, 1984).

- Dans le Membre du Fort Hulobiet, situé au sommet de la Formation de Fromelennes, un renouvellement des faunes est observé, avec un retour des genres « classiques » du Givétien, tels que les genres *Thamnopora* et *Crassialveolites*. Cette diversification résulte d'une ouverture du milieu (passage d'un environnement restreint à un environnement de type marin ouvert) liée à l'amorce de la grande transgression de la base du Frasnien (Boulvain *et al.*, 2009).

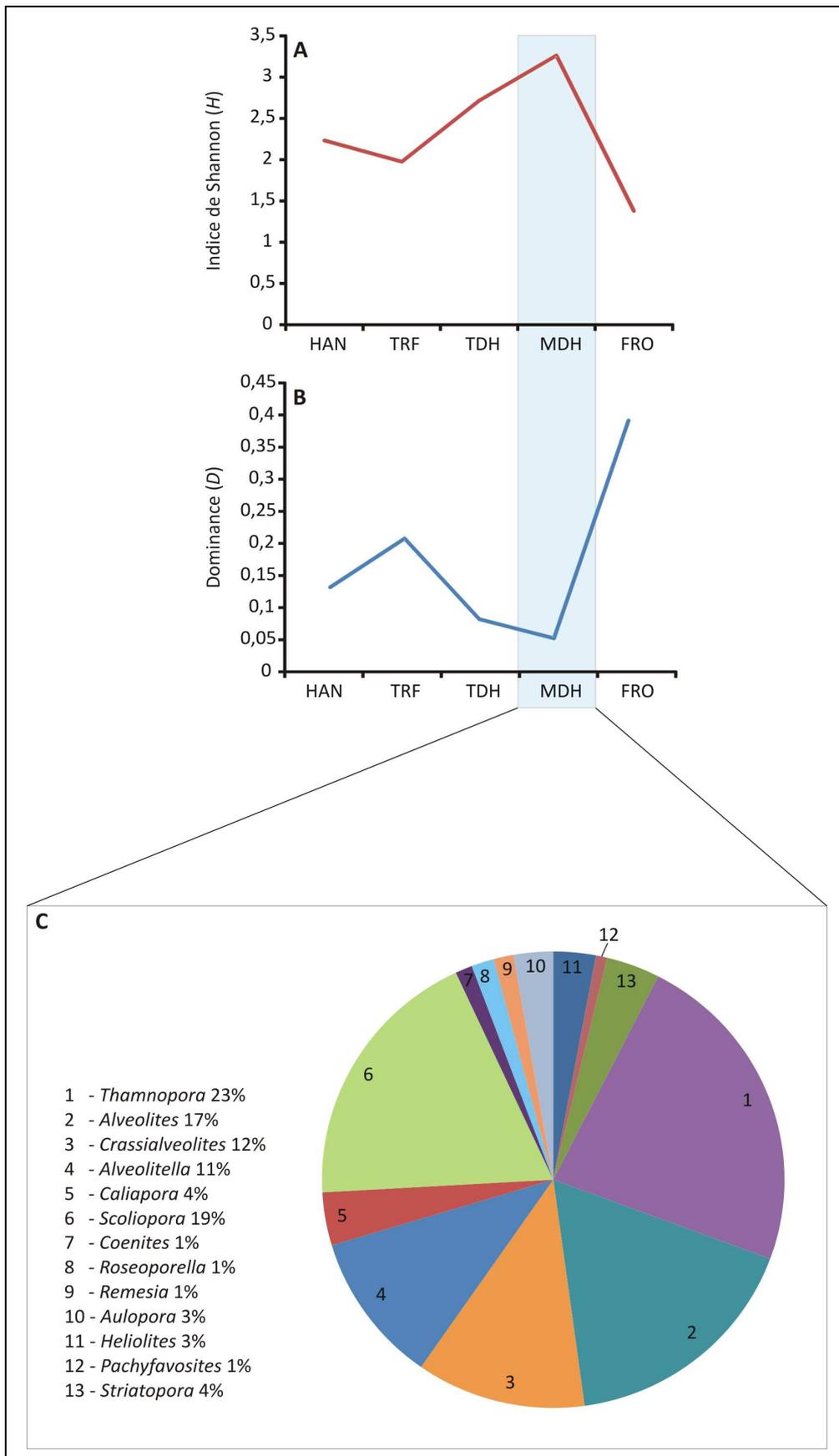


Figure 17 : Evolution de la biodiversité H (A) et de la dominance D (B) au cours du Givétien sur le Bord sud du Synclinorium de Dinant (3 coupes confondues : Baileux, Mont d'Hairs, Cul d'Houille) ; Formations : HAN = Hanonet ; TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d'Hairs ; MDH = Mont d'Hairs ; FRO = Fromelennes; Distribution faunique dans la Formation du Mont d'Hairs (C).

5.2.2. Analyse de raréfaction

Le nombre d'échantillons récoltés étant très différent d'une formation à l'autre, une analyse de raréfaction a été effectuée, afin de vérifier si les fluctuations de la biodiversité observées lors de nos analyses ne sont pas biaisées par cette différence d'échantillonnage.

La raréfaction permet, en effet, d'estimer numériquement la diversité spécifique pour des échantillons hypothétiquement plus petits (§ Méthodes). Les courbes obtenues pour les formations du Givétien du bord sud du synclinorium de Dinant sont représentées sur la figure 18.

Une comparaison des valeurs de diversité obtenues précédemment montrait une diminution de la biodiversité dans la Formation de Trois-Fontaines et dans la Formation de Fromelennes.

Pour la Formation de Trois-Fontaines, il apparaît nettement que la tendance observée doit être remise en cause car elle correspond à un artefact d'échantillonnage. En effet, lorsque les échantillons des autres formations sont raréfiés, c'est-à-dire ramenés à la taille de l'échantillon de cette formation, on constate une richesse spécifique qui devient significativement supérieure à celle de la Formation de Hanonet.

Comme cela a été expliqué précédemment (§ 5.2.1.), le faible nombre de spécimens récoltés est lié à des lacunes d'affleurement au niveau des biostromes et des niveaux récifaux. Par conséquent, la biodiversité observée pour cette formation reflète plus la diversité faunique des environnements lagunaires, moins propices au développement des coraux, davantage échantillonnés, que la diversité globale de la formation en Ardenne.

Les résultats de l'analyse de raréfaction indiquent que la diversité des coraux tabulés augmente depuis le sommet de la Formation de Hanonet jusqu'à la Formation du Mont d'Hairs avant de chuter fortement dans la Formation de Fromelennes.

Par ailleurs, bien que le nombre de spécimens récoltés soit très important dans la Formation du Mont d'Hairs et pouvant alors influencer les valeurs de diversité, les résultats de l'analyse de raréfaction indiquent cependant que la tendance observée est correcte.

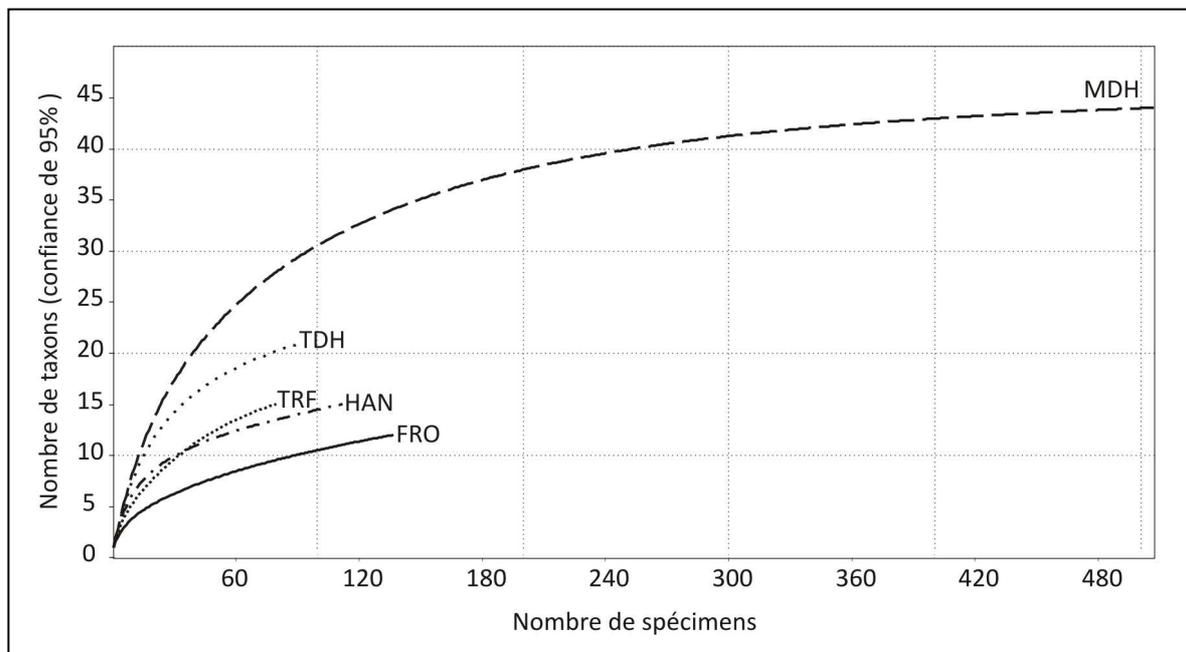


Figure 18 : Courbes comparatives de rarefaction basées sur l'analyse des occurrences des espèces au Givétien sur le bord sud du synclinorium de Dinant (3 coupes confondues : Baileux, Mont d'Hairs, Cul d'Houille).

5.3. Succession des faunes au Givétien au bord sud du synclinorium de Dinant

Pour compléter l'analyse des fluctuations de la diversité, une sériation à l'échelle générique a été réalisée pour le Givétien (Fig. 19). Elle met en évidence les successions de faunes au cours du temps et les assemblages caractéristiques de chaque formation (§ Méthode).

Trois genres se retrouvent exclusivement dans la Formation de Hanonet, *Caliopora* (*Mariusilites*), *Squameoalveolites* MIRONOVA, 1969 et *Cladopora* HALL, 1851 (Fig. 19). Ceux-ci, déjà bien représentés dans l'Eifélien Ardennais (Hubert *et al.*, 2007), ne sont plus présents, en Ardenne, au-delà de la base du Givétien.

La Formation des Trois-Fontaines est marquée par la présence de nouveaux genres tels que *Hillaepora* MIRONOVA, 1960, *Scoliopora* et *Pachyfavosites* SOKOLOV, 1952. Par ailleurs, les genres *Platyaxum* DAVIS, 1887 et *Favosites* LAMARCK, 1816 disparaissent, en Ardenne, à la fin de cette formation.

La Formation des Terres d'Hairs présente peu de variations avec la Formation des Trois-Fontaines. Elle est surtout caractérisée par l'apparition des genres *Heliolites* DANA, 1846 et *Striatopora* HALL, 1851. Les genres *Remesia* KETTNER, 1934 et *Roseoporella* SPRIESTERBACH, 1935, quant à eux, n'y sont pas identifiés (Fig. 19). Leur absence est sans doute liée à un environnement peu propice puisque ces deux genres sont présents dans la

formation suivante, celle du Mont d’Hairs. Le genre *Hillaepora* disparaît définitivement à la base de cette formation (Fig. 19).

La Formation du Mont d’Hairs est marquée par la présence de deux nouveaux genres, *Coenites* EICHWALD, 1829, reconnu, en Ardenne, uniquement dans cette formation, et *Caliapora* (C.) SCHLÜTER, 1889, caractéristique de la seconde partie du Givétien. A la transition Mont d’Hairs/Fromelennes, six genres disparaissent en Ardenne : *Remesia*, *Roseoporella*, *Alveolitella*, *Pachyfavosites*, *Heliolites* et *Coenites* (Fig. 19). Leur disparition est peut être liée soit au pulse transgressif localisé à la base du Membre de Flohimont (base de la Formation de Fromelennes) soit à l’influence de l’évènement Taghanic (Hubert *et al.*, 2011 ; Devleeschouwer *et al.*, *in prep*).

La Formation de Fromelennes est principalement caractérisée par des genres déjà présents dès la base du Givétien, *Alveolites*, *Crassialveolites*, *Thamnopora* et *Aulopora* GOLDFUSS, 1826 (Fig. 19). Par ailleurs, les genres *Scoliopora* et *Gracilopora* TCHUDINOVA, 1964 y sont prépondérants.

	HAN	TRF	TDH	MDH	FRO
<i>Caliapora (Mariusilites)</i>					
<i>Squameoalveolites</i>					
<i>Cladopora</i>					
<i>Platyaxum</i>					
<i>Favosites</i>					
<i>Remesia</i>					
<i>Roseoporella</i>					
<i>Alveolitella</i>					
<i>Hillaepora</i>					
<i>Alveolites</i>					
<i>Crassialveolites</i>					
<i>Thamnopora</i>					
<i>Aulopora</i>					
<i>Scoliopora</i>					
<i>Pachyfavosites</i>					
<i>Heliolites</i>					
<i>Striatopora</i>					
<i>Coenites</i>					
<i>Caliapora (Caliapora)</i>					
<i>Gracilopora</i>					

Figure 19 : Résultats de la sériation réalisée sur les faunes givétiennes du bord sud du synclinorium (3 coupes confondues : Baileux, Mont d’Hairs, Cul d’Houille) ; Formations : HAN = Hanonet ; TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d’Hairs ; MDH = Mont d’Hairs ; FRO = Fromelennes.

5.4. Comparaison de la biodiversité et des affinités fauniques entre les sites étudiés

Les Formations des Trois-Fontaines et de Terres d'Haus n'ont été observées et échantillonnées que dans les coupes de Baileux et du Mont d'Haus alors que la Formation du Mont d'Haus est commune aux trois sites étudiés (Fig. 16).

La biodiversité de la Formation des Trois-Fontaines est beaucoup plus importante dans la coupe de Baileux que dans celle du Mont d'Haus (Shannon ; Tab. 4 ; Fig. 20). Toutefois, contrairement à la coupe de Baileux qui est exposée sans discontinuité dans une carrière en exploitation, la coupe du Mont d'Haus expose des niveaux récifaux moins abondants et un biostrome (situé à la base de la Formation des Trois-Fontaines) incomplet dû à l'exposition des affleurements au sein des fortifications. Les lacunes d'observations pourraient parfaitement expliquer la diversité plus faible observée dans la coupe du Mont d'Haus.

En ce qui concerne la Formation des Terres d'Haus, on peut noter une augmentation faible de la diversité à Baileux, tandis qu'au Mont d'Haus, une hausse nettement plus importante de la diversité dans cette formation est observée (Shannon ; Tab. 4 ; Fig. 20). On constate également que la biodiversité au Mont d'Haus est nettement supérieure à celle obtenue pour la coupe de Baileux. Ces différences sont liées à des niveaux « récifaux », cette fois-ci moins nombreux dans la coupe de Baileux au sein de cette formation. Le nombre d'échantillons est de ce fait très différent entre ces deux sites (2 fois plus importants au Mont d'Haus qu'à Baileux).

La Formation du Mont d'Haus est incomplète dans les trois sites étudiés. La coupe du Cul d'Houille expose les parties moyenne et supérieure de la formation tandis que la coupe de Baileux expose son biostrome de base. En revanche, la formation est un peu plus complète dans la section du Mont d'Haus. Toutefois, les valeurs de biodiversité sont relativement similaires malgré un échantillonnage très différent (environ 5 fois plus de spécimens échantillonnés sur le site du Mont d'Haus que pour la coupe du Cul d'Houille ; Tab. 4 ; Fig. 20). Cette formation est globalement représentée par des espèces généralistes témoignant d'une diversité importante même pour des échantillons de petite taille.

	Sites	TRF	TDH	MDH
<i>Dtot</i>	MH	6	18	33
	BX	12	13	27
	CH	-	-	23
Nb de spécimens (<i>N</i>)	MH	37	58	299
	BX	45	37	141
	CH	-	-	57
Shannon (<i>H</i>)	MH	0,8218	2,615	3,042
	BX	1,989	2,132	2,713
	CH	-	-	2,912

Tableau 4 : Biodiversité des trois formations rencontrées (TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d’Haur ; MDH = Mont d’Haur) dans les coupes étudiées (MH - Mont d’Haur ; BX – Baileux ; CH – Cul d’Houille).

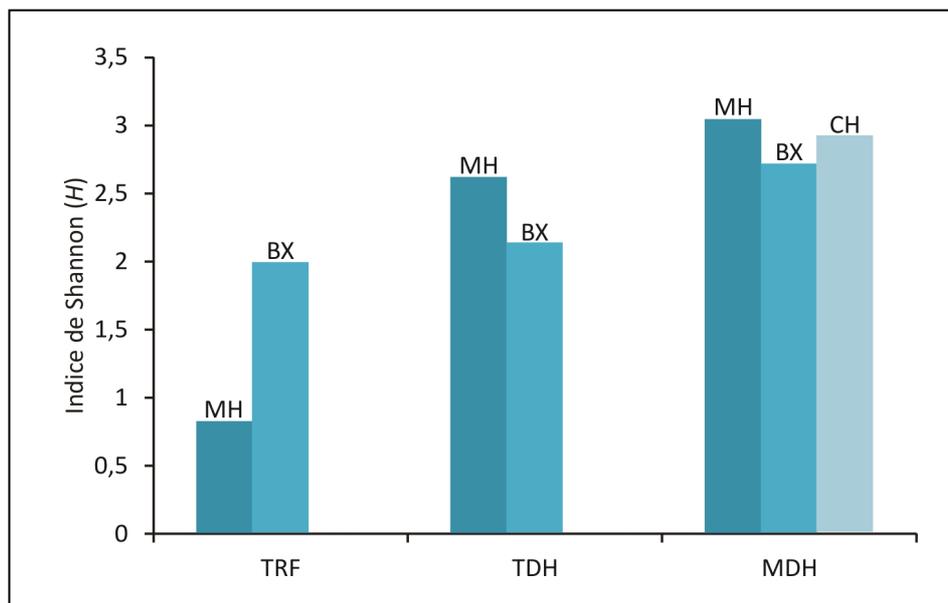


Figure 20 : Histogramme de comparaison de la diversité spécifique des coraux tabulés des formations givétiennes ; Coupes : MH - Mont d’Haur ; BX – Baileux ; CH – Cul d’Houille ; Formations : TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d’Haur ; MDH = Mont d’Haur.

Pour compléter cette étude comparative de la diversité, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), fondée sur la comparaison de la composition taxonomique de chaque coupe et de chaque formation a été effectuée (Fig. 21). Trois supers « clusters » ont été identifiés.

- Le super « cluster » 1 comprend la Formation des Trois-Fontaines à Baileux et la Formation de Hanonet au Mont d’Haur.

- Le super « cluster » 2 contient la Formation des Terres d’Hurs à Baileux et la Formation des Trois-Fontaines au Mont d’Hurs.

- Le super « cluster » 3 englobe la Formation des Terres d’Hurs au Mont d’Hurs, la Formation du Mont d’Hurs dans les trois coupes et la Formation de Fromelennes au Cul d’Houille.

Au regard de la proximité géographique de ces sites, il était normalement logique que les compositions fauniques en leur sein pour une formation donnée soient similaires ou du moins très proches.

Or, les résultats de la CAH menée, ont permis de mettre en évidence un diachronisme entre les sites de Baileux et du Mont d’Hurs pour le Givétien inférieur.

En effet, on constate une plus grande similitude dans la composition faunique d’une part, entre la Formation des Trois-Fontaines à Baileux et la Formation de Hanonet au Mont d’Hurs, d’autre part entre la Formation des Terres d’Hurs à Baileux et la Formation des Trois-Fontaines au Mont d’Hurs.

Toutefois, l’importante similarité constatée pour la Formation du Mont d’Hurs entre les sites montre que ce diachronisme semble s’estomper. L’ensemble de ces observations confirme le fait que la base du Givétien est marquée par une transgression d’orientation est/ouest (Mabille, 2008 ; Mabille et Boulvain, 2008).

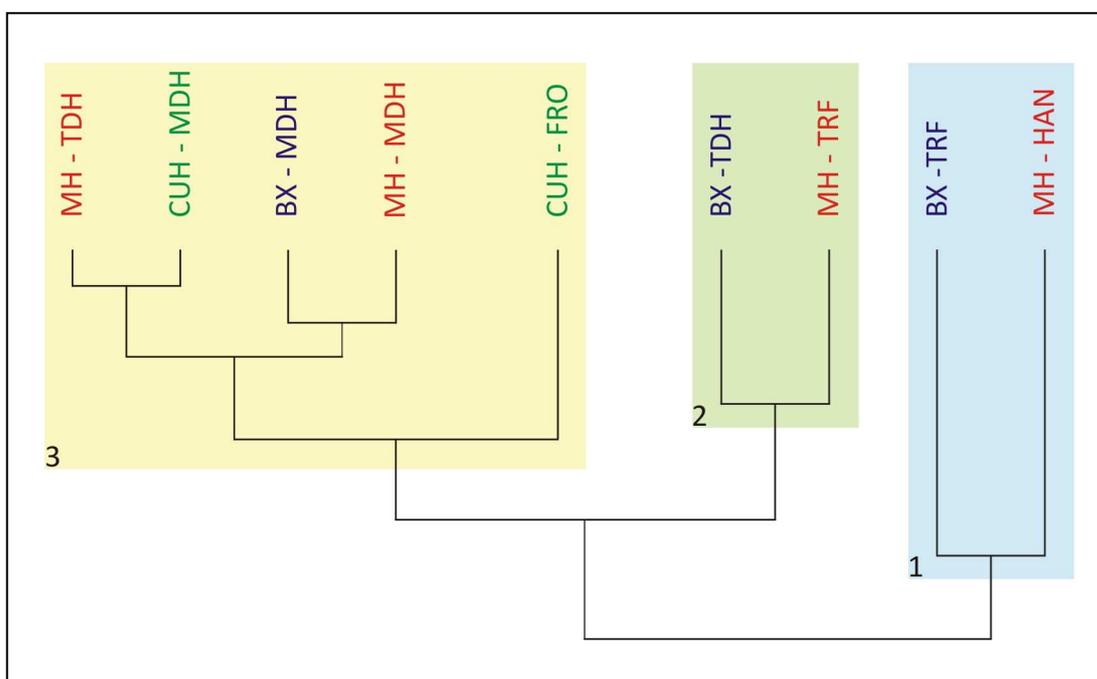


Figure 21 : Dendrogramme de la classification ascendante hiérarchique (méthode des « pairs groups » à partir des sites étudiés ; Baileux, Mont d’Hurs, Cul d’Houille) ; Coupes : MH - Mont d’Hurs ; BX – Baileux ; CH – Cul d’Houille ; Formations : HAN = Hanonet ; TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d’Hurs ; MDH = Mont d’Hurs ; FRO = Fromelennes.

Afin de conforter les résultats de la CAH, les indices de similarité de Jaccard (J), Simpson (S') et Dice-Sorensen (D) (§ Méthodes) ont été calculés sur la base d'une matrice en présence/absence (Tab. 5).

Les valeurs obtenues confirment une plus grande affinité faunique entre les formes de la Formation de Hanonet au Mont d'Haur et celles de la Formation des Trois-Fontaines à Baileux, comparativement à l'affinité existante entre les faunes de ces deux sites pour la Formation des Trois-Fontaines (Tab. 5).

Dans le même temps, une approche identique a été réalisée entre la composition faunique de la Formation des Terres d'Haur à Baileux et la Formation des Trois-Fontaines au Mont d'Haur ainsi qu'entre la Formation des Terres d'Haur à Baileux et la Formation des Terres d'Haur au Mont d'Haur.

Il s'avère que les résultats ainsi obtenus sont très similaires, hormis cependant pour l'indice de Dice-Sorensen qui met en évidence une affinité plus importante entre les deux sites pour la Formation des Terres d'Haur. (Tab. 5).

La différence de résultats relevée entre ces deux approches résulte du type de données prises en compte dans l'analyse. En effet, la CAH a été réalisée d'après l'abondance relative des taxons alors que les indices de similarité ont été calculés selon l'absence/présence des taxons (ce qui donne une même importance aux taxons, qu'ils soient rares ou abondants).

Cependant, les résultats de la CAH peuvent être considérés comme plus fiables car ils reflètent de façon plus fidèle la composition faunique de chaque coupe/formation.

Fm (MH)/Fm (BX)	Jaccard (J)	Simpson (S')	Dice-Sorensen (D)
HAN/TRF	0,50	0,80	0,66
TRF/TRF	0,39	0,65	0,55
TDH/TDH	0,58	0,77	0,73
TRF/TDH	0,50	0,75	0,66
MDH/MDH	0,87	1,00	0,84

Tableau 5 : Affinités fauniques des formations (HAN = Hanonet ; TRF = Trois-Fontaines ; TDH = Terres d'Haur ; MDH = Mont d'Haur) recoupées dans les sites du Mont d'Haur (MH) et de Baileux (BX) d'après les indices de communautés de Jaccard (J), Simpson (S') et Dice-Sorensen (D).

5.5. Fluctuation de la biodiversité en fonction de l'environnement : le cas de la Formation du Mont d'Hours

Afin d'évaluer les fluctuations de la biodiversité en fonction de l'environnement, une comparaison des valeurs de biodiversité pour chaque environnement a été réalisée pour l'ensemble des formations du Givétien. Néanmoins, en raison des résultats très similaires, seul le cas de la Formation du Mont d'Hours est exposé (Tab. 6).

Les cinq zones environnementales suivantes sont représentées au sein de cette formation :

- péri-récifal d'avant récif (I),
- récifal *stricto sensu*. (II),
- péri-récifal d'arrière récif (III),
- lagunaire (IV)
- intertidal-supratidal (V).

La biodiversité des coraux tabulés est importante dans les environnements récifaux (II), périrécifaux (I et III) et lagunaires (IV) mais faible dans l'environnement supratidal (V) (Tab. 6).

Le récif *stricto sensu* (II) et l'environnement lagunaire (IV) présentent les valeurs de biodiversité les plus importantes.

Les valeurs les plus élevées sont rencontrées au niveau du récif *s. s.* (II), ce qui correspond logiquement au milieu le plus propice au développement des coraux.

Par ailleurs, la valeur de dominance très faible, au sein de cette zone, témoigne d'une répartition homogène des spécimens.

Par contre, les valeurs élevées en zone lagunaire (IV) sont plus inattendues. En effet, cet environnement, généralement caractérisé par des variations du niveau marin et de la salinité, impose aux organismes qui l'occupent de s'adapter. Normalement, cet environnement présente des faunes oligospécifiques. Or, on relève que la composition faunique est très similaire à celle du récif.

Ces valeurs correspondent à un phénomène d'accumulation de fragments de coraux issus initialement du récif qui, sous l'action des vagues, ont été transportés dans le milieu

lagunaire peu agité. Ce phénomène de transport est d'ailleurs mis en évidence par la présence de nombreuses altérations sur les organismes constructeurs.

Enfin, l'hypothèse d'un remaniement faunique est confortée par la présence de sédiment originel dans les corallites dont la granulométrie est très différente de celle du sédiment périphérique.

La présence de coraux dans l'environnement supratidal (V) constitue un artefact car celui-ci ne peut normalement pas constituer un milieu de vie pour ces organismes. Les rares spécimens retrouvés, souvent fracturés, témoignent donc vraisemblablement d'un transport. La présence de tempestites vient corroborer cette hypothèse.

En effet, dans l'actuel comme dans le registre fossile, le rassemblement de restes d'organismes dans un milieu ne correspondant pas habituellement à leur milieu de vie est souvent la conséquence de tempêtes (De Wever *et al.*, 2010).

	MDH-I	MDH-II	MDH-III	MDH-IV	MDH-V
<i>D_{tot}</i>	15	33	19	29	2
Nb de spécimens <i>N</i>	29	168	70	118	3
Dominance <i>D</i>	0,1201	0,06037	0,09102	0,1202	0,5556
Simpson <i>I-S</i>	0,8799	0,9396	0,909	0,8798	0,4444
Shannon <i>H</i>	2,411	3,091	2,641	2,726	0,6365
Margalef <i>D_m</i>	4,158	6,245	4,237	5,869	0,9102

Tableau 6 : Indices de biodiversité dans les environnements rencontrés dans la Formation du Mont d'Haur (MDH) ; I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire ; V : supratidal.

CHAPITRE VI. RELATIONS FORMES/HABITAT

6.1. Rappels sur les environnements rencontrés

Comme exposé précédemment (cf. § Matériel) l'analyse des microfaciès réalisée par Hubert (2008b) pour la coupe du Mont d'Hours, Mabilie (2008) pour la coupe de Baileux et Devleeschouwer *et al.*, (2010) pour la coupe du Cul d'Houille a permis de déterminer les six types d'environnement suivants : marin ouvert (O), péri-récifal d'avant récif (I), récifal *stricto sensu* (II), péri-récifal d'arrière récif (III), lagunaire (IV) et intertidal-supratidal (V).

Les principales caractéristiques de ces environnements sont reprises à nouveau dans le tableau (Tab. 7) ci-après.

	O	I	II	III	IV	V
Milieu	Marin ouvert	Péri-récifal, avant récif	Récif <i>s.s.</i>	Péri-récifal, arrière récif	Lagunaire	Intertidal-supratidal
Agitation	Faible, sous ZAVT	Sous ZAVBT	Dans ZAVBT	Sous ZAVBT	Faible	Faible

Tableau 7 : Caractéristiques principales des environnements rencontrés ; ZAVT : zone d'action des vagues de tempête ; ZAVBT : zone d'action des vagues de beau temps ; I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif *s. s.* ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire ; V : supratidal.

6.2. Répartition des genres sur la plate-forme carbonatée

L'étude reprise dans la figure 22, d'après l'abondance relative des différents genres rencontrés sur la plate-forme carbonatée givétienne (toutes coupes et formations confondues), a été effectuée dans un souci de lisibilité en se fondant sur les classes d'abondance établies d'après Cugny (1988 ; Tab. 2).

Ainsi, sur les six environnements différents repris dans la figure 22, on peut avancer les résultats suivants :

Pour le milieu O, qui correspond à un milieu marin en eaux profondes, quelques fragments de coraux tabulés peuvent être présents. Toutefois, leur très mauvaise conservation n'a pas permis de les déterminer ne serait-ce qu'au niveau générique. De plus, il ressort que leur présence dans un milieu à priori impropre à leur développement n'est pas significative et ne peut être expliquée que par un phénomène de transport.

Pour le milieu I, où les coraux tabulés, retrouvés en position de vie, sont soumis à une activité modérée de la houle, la moitié des genres présents au Givétien (11) ont été relevés lors des échantillonnages. A noter la particularité du genre *Squameoalveolites* qui est le seul à avoir été identifié exclusivement dans ce milieu.

Le milieu II, qui correspond à l'environnement optimal pour l'installation et le développement des coraux tabulés et des faunes de constructeurs en général, présente tout naturellement le maximum de diversité tant en genres qu'en espèces. Même si certains genres étudiés sont présents dans d'autres environnements, c'est ici que l'on peut dénombrer le plus de spécimens.

Le milieu III, qualifié de zone modérément agitée, est caractérisé également par la présence de très nombreux genres (16). Lors des analyses, il s'est avéré que *Cladopora* et *Caliapora* (*Mariusilites*) étaient les seuls à être présents uniquement dans ce milieu. Toutefois, le très faible nombre de spécimens trouvés (2) ne permet pas de tirer une quelconque conclusion quant à leur réel milieu de vie.

Le milieu IV correspond à la lagune. Celui-ci comme évoqué précédemment (cf. chapitre V) peut connaître des variations de salinité et du niveau marin. De nombreux genres y sont présents, cela est dû globalement au transport depuis le récif à la suite de destructions occasionnées par les vagues. Néanmoins, on peut constater que certains genres y sont abondants, à savoir *Thamnopora*, *Alveolites*, *Crassialveolites*, *Scoliopora*, *Alveolitella*, *Pachyfavosites* et *Hillaepora*, ce qui laissent penser qu'ils sont donc capables de résister à ces conditions de vie difficile.

Le milieu V représente enfin le milieu intertidal-supratidal. La présence de coraux y est exceptionnelle et constitue un artefact dû au transport. Il s'agit d'accumulation de débris dont l'interprétation a déjà été explicitée dans le chapitre V.

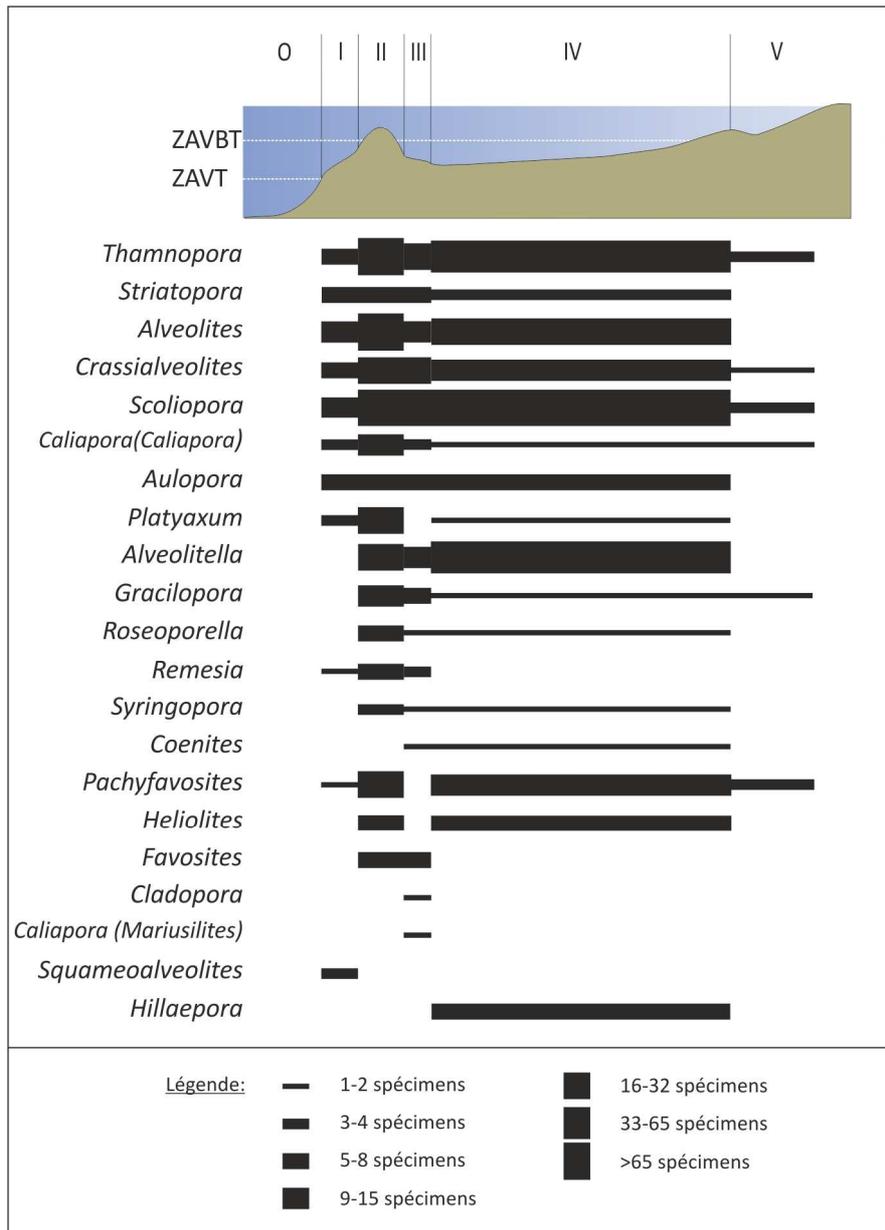


Figure 22 : Répartition et abondance des genres de coraux tabulés rencontrés sur la plate-forme carbonatée givétienne toutes coupes et formations confondues ; O : marin ouvert ; I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire ; V : supratidal ; ZAVT : zone d'action des vagues de tempête ; ZAVBT : zone d'action des vagues de beau temps. Sans échelle.

6.3. Les différents types de faunes et leur adaptation au milieu

Lors des investigations, certains genres de coraux tabulés ont été échantillonnés dans des milieux différents et en abondance variable alors que d'autres, au contraire, étaient omniprésents. C'est ainsi que des faunes dites « spécialisées » par rapport à leur environnement et d'autres qualifiées d'ubiquistes au regard de leur présence dans plusieurs biotopes ont pu être observées.

6.3.1. Les faunes dites « spécialisées » : l'exemple du genre *Hillaepora*

En ce qui concerne les faunes spécialisées, il a été relevé que le genre *Hillaepora* est le seul à se trouver exclusivement dans l'environnement lagunaire. De par sa forme constituée de petits buissons de branches très étroites et d'une paroi des corallites particulièrement fine, il résulte que sa morphologie est particulièrement adaptée à ce milieu calme qu'est une lagune. En effet, de par sa structure squelettique très fragile, de toute évidence, le genre *Hillaepora* ne possède pas les atouts nécessaires pour résister à l'action des vagues.

A noter que la présence de ce genre dans le milieu lagunaire ne peut pas résulter d'un transport puisque les observations ont montré son absence dans tous les autres milieux.

6.3.2. Les faunes ubiquistes

Au sein de ce groupe ubiquiste, trois types de faunes ont été mis en évidence en fonction des critères suivants :

- la modification de la structure interne,
- la modification de la morphologie externe,
- les « tolérants » (ceux pour lesquels les deux critères précédents ne s'appliquent pas).

6.3.2.1. Les faunes modifiant leur structure interne : l'exemple du genre *Thamnopora*

Les diverses observations réalisées sur les échantillons de coraux prélevés sur le terrain ont montré que les spécimens du genre *Thamnopora* sont présents dans tous les milieux décrits précédemment.

A noter que le genre est connu uniquement sous une morphologie branchue. De ce fait, nous pouvons présumer que cette morphologie externe constante n'est pas sujette à une évolution en fonction de l'environnement. Il a également été mis en évidence que ce genre est très abondant dans deux des différents milieux, à savoir le récif *s.s.* et le milieu lagunaire (Fig. 23).

A priori, le récif *s.s.* correspond à l'environnement optimal pour le développement de ce genre. En effet, nous constatons que leur importante abondance et leur biodiversité sont supérieures à celles du milieu lagunaire où leur présence significative suggère toutefois qu'elle ne résulte pas uniquement d'un phénomène de transport. La très bonne conservation des organismes retrouvés dans ce milieu semblerait corroborer le fait que le genre

Thamnopora y avait également trouvé un certain nombre de conditions suffisantes pour son développement et sa survie.

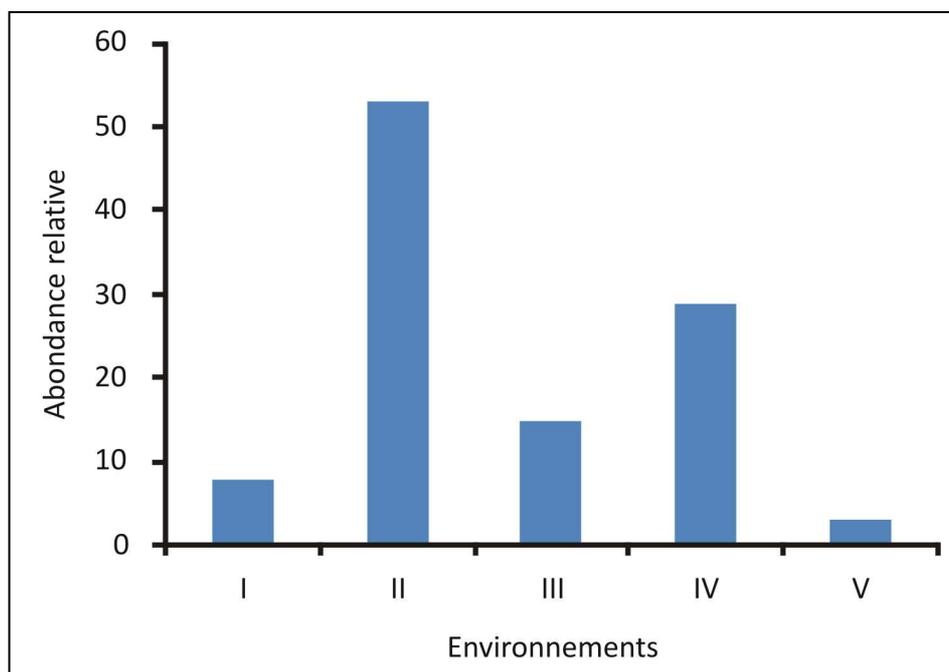


Figure 23 : Abondance relative en nombre de spécimens du genre *Thamnopora* dans les différents environnements reconnus (toutes coupes et formations confondues) ; I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire ; V : supratidal.

Si le maintien de la morphologie branchue quelque soit le type d'environnement et donc d'agitation, implique un contrôle génétique fort sur la forme extérieure comme cela a été suggéré par Scrutton (1989), nous pouvons, cependant, noter des modifications au niveau de la structure interne en fonction de l'environnement étudié.

Il apparaît nettement que les organismes présents au niveau du récif (milieu II) qui est caractérisé par une forte agitation, appartiennent en majorité à des espèces dotées d'épines bien développées et nombreuses (*Thamnopora proba* DUBATOLOV, 1952, *T. patula* TCHUDINOVA, 1964, etc.), alors que dans la lagune, milieu calme, les espèces présentes en sont dépourvues (*T. irregularis* LECOMPTE, 1939, *T. cf. micropora* LECOMPTE, 1939).

Ce constat n'est pas exclusif au genre *Thamnopora*. En effet, ce phénomène est également visible chez le genre *Alveolites* dont les espèces épineuses, *Alveolites parvus* LECOMPTE, 1939, *A. maillieuxi* SALEE in LECOMPTE, 1939 et *A. multispinosus* DUBATOLOV, 1959 dominent le milieu récifal. Il en est de même pour les genres *Scoliopora* et *Caliopora*, dont les espèces situées dans la lagune présentent des épines ou squamules mais nettement moins développées que chez les formes récifales.

La présence d'épines pour les sujets implantés au niveau du récif pourrait donc suggérer qu'elles contribuent d'une part au renforcement du squelette, d'autre part à un meilleur mode de fixation du corps mou au sein du calice grâce à l'augmentation de la surface de contact.

A ce propos, Hladil (1989) avait avancé une explication différente quant à l'utilité des épines. Si, selon cet auteur, le développement des épines assurerait certes un meilleur ancrage de l'animal dans le corallite, il permettrait surtout à l'organisme d'avoir une activité tentaculaire intense pour la nutrition notamment lors de compétition avec d'autres organismes. Il avait déduit cette théorie de l'observation d'un accroissement de la densité en épines chez des spécimens, du genre *Caliapora*, qui se trouvaient, apparemment, en concurrence avec des stromatopores.

Au regard de l'ensemble de ces éléments, nous pouvons en conclure que dans le cas du genre *Thamnopora*, le contrôle génétique dans le maintien de la morphologie externe est prépondérant mais, toutefois les paramètres environnementaux tels que l'agitation de l'eau et la compétition entre individus peuvent induire une réponse phénotypique du squelette interne.

6.3.2.2. Les faunes modifiant leur morphologie externe : l'exemple du genre *Alveolites*

L'étude morphologique des différents spécimens du genre *Alveolites* observés dans l'ensemble des milieux a fait apparaître qu'ils pouvaient être présents sous six types morphologiques distincts, à savoir tabulaire, lamellaire, bulbeux, colonnaire, branchu et en dôme (Fig. 24).

Les morphologies de type dôme et tabulaire, sont présentes dans l'ensemble des environnements mais en des proportions très différentes. En effet, si le pourcentage de formes en dôme fluctue entre 75% et 25% en se déplaçant de l'environnement I à IV, les formes tabulaires représentent au mieux 25% des spécimens observés avec une forte diminution dans l'environnement péri-récifal d'arrière récif (III).

Cette répartition des formes, en lien avec l'environnement, peut s'expliquer de la façon suivante : dans un environnement agité ou très agité, la structure externe peut, en effet, se présenter sous deux formes différentes mais parfaitement adaptées. Les spécimens en dôme possèdent une structure externe robuste à même de résister aux contraintes propres aux zones battues alors que, dans le même temps, les formes tabulaires se sont adaptées en privilégiant

une forme plane qui n'oppose qu'une faible résistance aux mêmes conditions évoquées précédemment.

Les quatre autres types morphologiques sont présents ensemble uniquement dans les environnements récifal (II) et lagunaire (IV).

Au niveau de l'environnement II, cela peut s'expliquer par la présence de petites zones inter-organismes plus protégées et à même de permettre, dans un contexte plus favorable, le développement de spécimens de forme plus fragile.

Pour le milieu IV, leur présence s'explique par un environnement calme donc optimal à l'épanouissement de tout type de corail et facilitant ainsi le développement et l'épanouissement des formes branchues (Stearn & Riding, 1973 ; Todd, 2008), bulbeuses (Krebs, 1974) et « planes » (Saint Jean, 1971).

Pour l'environnement péri-récifal d'arrière récif (III), on constate que seuls les spécimens de type dôme, tabulaire, branchu et lamellaire sont présents. Comme cela a déjà été précisé, les spécimens les plus fragiles, notamment les branchus, bénéficient de la protection des formes plus robustes. Pour ce qui concerne les formes lamellaires, leur présence en zone agitée peut s'expliquer par leur capacité à procéder à un encroûtement d'organismes massifs.

Enfin, à noter que les résultats obtenus quant à la distribution spatiale des coraux de type colonnaire reposent sur un très petit nombre de spécimens et ne peuvent en l'état être considérés comme probants. Aucune interprétation pertinente ne peut donc être émise à ce sujet.

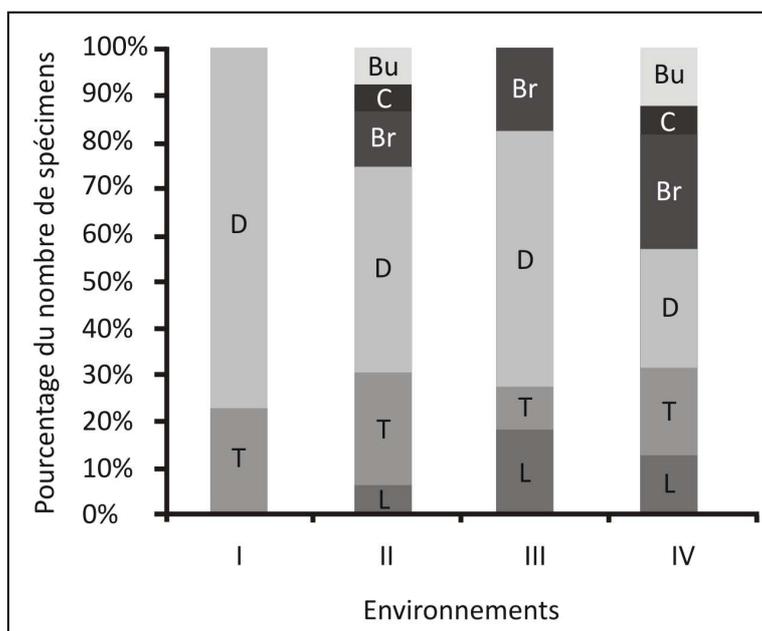


Figure 24 : Distribution des différents types morphologiques du genre *Alveolites* au sein des environnements reconnus (toutes coupes et formations confondues) ; Environnements : I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire ; Morphologies : Br = branchue ; Bu = bulbeux ; C = colonnaire ; D = dôme ; L = lamellaire ; T = tabulaire.

Des analyses statistiques univariées ont été menées en vue d'estimer l'impact des changements environnementaux sur les caractères quantitatifs suivants : diamètre interne des corallites, épaisseur de la paroi, diamètre des pores, espacement des pores, espacement des planchers et nombre de corallites par cm².

Les résultats ainsi obtenus ont permis de mettre en évidence une relative stabilité du diamètre interne des corallites avec une moyenne située autour de 0,37 mm (Fig. 25). Dans le même temps, on constate qu'en fonction de l'agitation croissante la paroi s'épaissit de plus en plus. Celle-ci passe, en effet, d'une moyenne située autour de 0,055 à 0,125 mm (Fig. 26). Les tests de Student (qui teste la différence entre les moyennes obtenues) et Fisher-Snedecor (qui teste la différence entre les variances obtenues) corroborent ces résultats. En effet, ils mettent en évidence l'absence de différence significative entre les diamètres des échantillons observés dans les environnements I et IV (Tab. 8) et une différence significative entre les épaisseurs des spécimens dans ces mêmes environnements (Tab. 9).

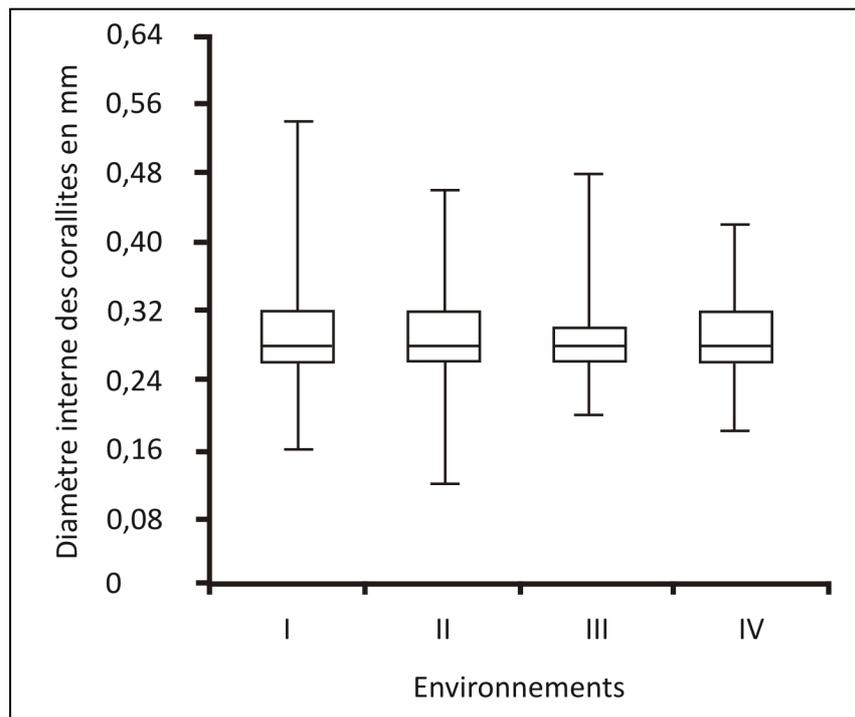


Figure 25 : Boxplots du diamètre interne des corallites chez *Alveolites* en fonction de l'environnement (toutes coupes et formations confondues) ; I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire.

test	valeur	p	
F	1,1343	0,57105	NS
t	1,1902	0,23483	NS

Tableau 8 : Résultat des tests de Fischer-Snedecor (F) et Student (t) réalisés sur les diamètres internes des *Alveolites* rencontrés dans les environnements I et IV afin de tester une potentielle différence (NS = non significatif).

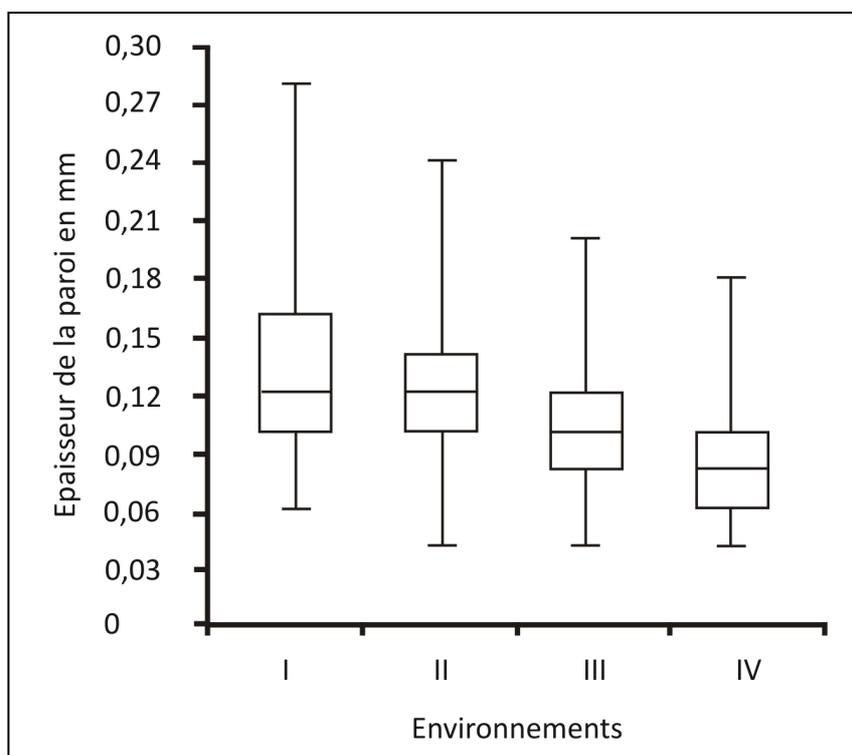


Figure 26 : Boxplots de l'épaisseur de la paroi des spécimens d'*Alveolites* en fonction de l'environnement (toutes coupes et formations confondues) ; I : péri-récifal d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire.

test	valeur	p	
F	1,6097	0,002	S**
t	12,087	0,0000	S***

Tableau 9 : Résultat des tests de Fischer-Snedecor (F) et Student (t) réalisés sur les épaisseurs de parois des *Alveolites* rencontrés dans les environnements I et IV afin de tester une potentielle différence (S = différence significative).

Le dénombrement des corallites par cm² confirme cette observation puisque ce nombre décroît au fur et à mesure de l'intensification de l'agitation (Fig. 27).

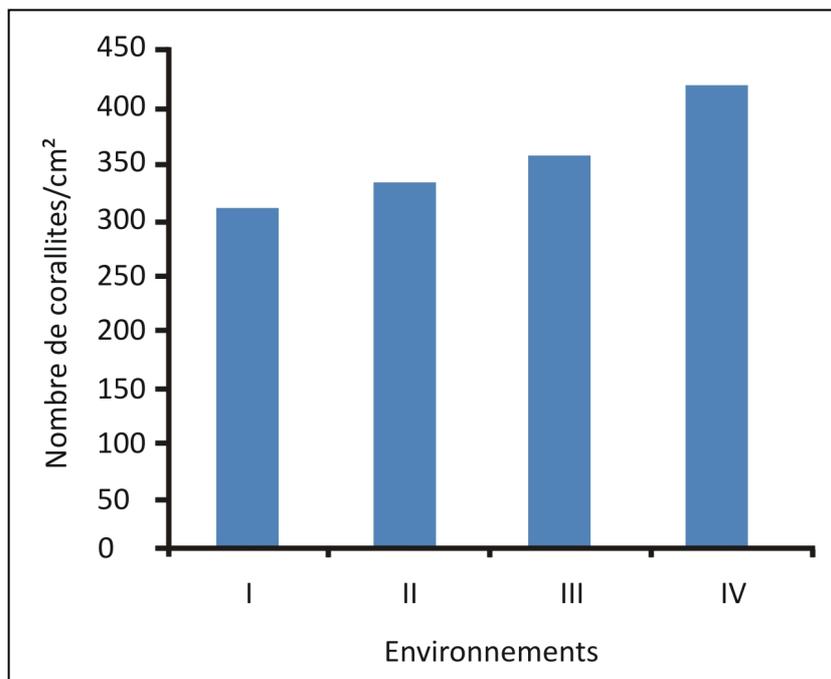


Figure 27 : Nombre de corallites par cm² moyen chez le genre *Alveolites* dans les différents environnements reconnus (toutes coupes et formations confondues) ; I : péri-récif d'avant récif ; II : récif s. s. ; III : péri-récif d'arrière récif ; IV : lagunaire.

Ces observations ont également été constatées chez des spécimens du corail actuel *Porites lutea* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1860. En effet, Scofin *et al.* (1991) ont montré que la densité squelettique croît au fur et à mesure de l'augmentation de l'agitation dans le milieu de vie.

Cet épaissement de la paroi peut donner lieu à deux interprétations :

- Soit elle est la réponse phénotypique de l'animal à des contraintes physiques. Dans un milieu agité, les organismes ont besoin de construire un squelette plus fort afin d'avoir une meilleure résistance mécanique à l'agitation, contrairement à un milieu calme où ceci ne constitue pas une nécessité.

- Soit elle correspond à un potentiel de calcification qui diffère en fonction du milieu. En effet, l'agitation de l'eau entraîne un enrichissement de celle-ci en oxygène ce qui facilite le processus de calcification et donc permet la construction de parois épaisses (Vimal, 2007). Ainsi, plus on s'éloigne du récif et plus l'agitation est faible donc moins les eaux sont riches en oxygène (d'autant plus si la lagune est fortement restreinte), avec pour conséquence une calcification moins aisée.

L'analyse des autres caractères, tels que le diamètre des pores ou l'espacement des pores, n'a pas permis de mettre en évidence une quelconque tendance.

En complément des caractères énoncés ci-dessus, il convient de noter que certaines particularités au niveau de la morphologie externe ont été relevées en fonction d'apports sédimentaires.

En effet, dans des études antérieures (Scrutton, 1997 ; Watkins, 2000 ; Elias *et al.*, 2010), les auteurs mettent en évidence que plusieurs types de coraux tabulés ont adopté diverses stratégies pour garantir leur survie au regard d'aggradations sédimentaires rapides et brutales. C'est le cas, par exemple, des genres *Catenipora* et *Halysites* qui présentent des espacements plus importants entre les « chaînes » de corallites afin de créer des réservoirs à sédiments.

En ce qui concerne les Alveolitidae, dans un contexte similaire, on a pu relever qu'ils présentaient une morphologie de type « ragged » (Fig. 28A), c'est-à-dire qui montre au niveau de la colonie un aspect en « lambeaux » (Stearn, 1982). Cette particularité, déjà relevée chez d'autres constructeurs comme les stromatopores est interprétée comme une acclimatation à une variation rapide du taux de sédimentation (Tsien, 1974 ; Stearn, 1982).

Au niveau des corallites des Alveolitidae, l'apport sédimentaire a pour conséquence de générer lors du redémarrage une morphologie différente. La zone de régénérescence se caractérise par des parois plus fines que dans le reste de la colonie (Fig. 28B, C) et avec des corallites dépourvus d'épines (Fig. 28 B).

Les Alveolitidae semblent ainsi avoir développé une capacité régénératrice considérable (Fernández-Martínez *et al.*, 2001) permettant un rétablissement rapide suite à une mortalité partielle de la colonie induite par des afflux sédimentaires.

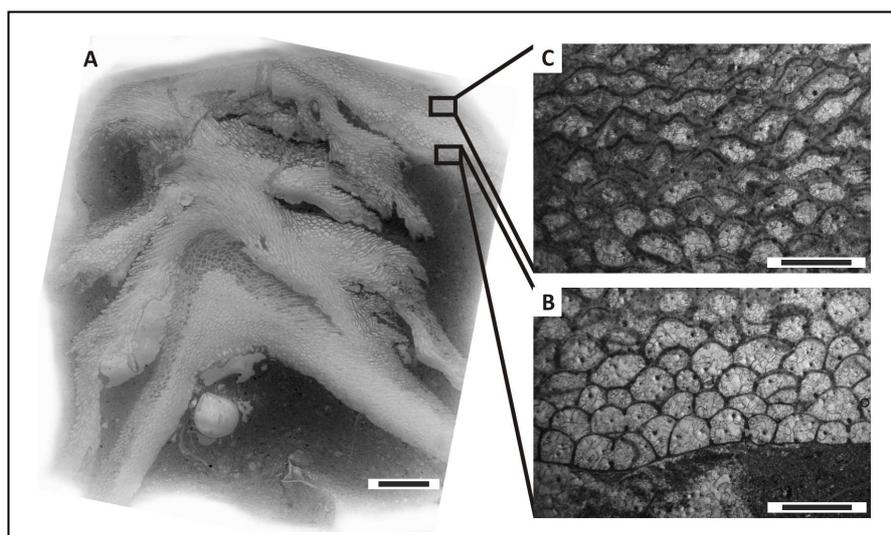


Figure 28 : A- Morphologie « ragged » chez un spécimen d'*Alveolites compressus* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1853 (Barre d'échelle : 1 cm) ; B- zone de régénération après un apport sédimentaire caractérisée par des corallites larges à parois fines et dépourvus d'épines (Barre d'échelle : 1 mm) ; C- aspect normal des corallites (Barre d'échelle : 1 mm).

6.3.2.3. Les faunes tolérantes

Au niveau des formes tolérantes, les études menées ont porté uniquement sur les deux exemples suivants : l'espèce *Alveolitella fecunda* et le genre *Aulopora*.

L'espèce *Alveolitella fecunda*

Dans notre étude, le genre *Alveolitella* est représenté exclusivement par l'espèce *Alveolitella fecunda*. Celle-ci est présente à la fois dans le récif *s.s.* (II), dans le milieu péri-récifal d'arrière récif (III) et dans la lagune (IV) où nous avons pu constater qu'elle connaissait son pic d'abondance (Fig. 29). Toutefois, compte tenu des observations réalisées sur les spécimens de cette espèce, il est difficile d'estimer si ce pic est lié au transport ou si l'environnement lagunaire correspond à leur milieu de vie optimale.

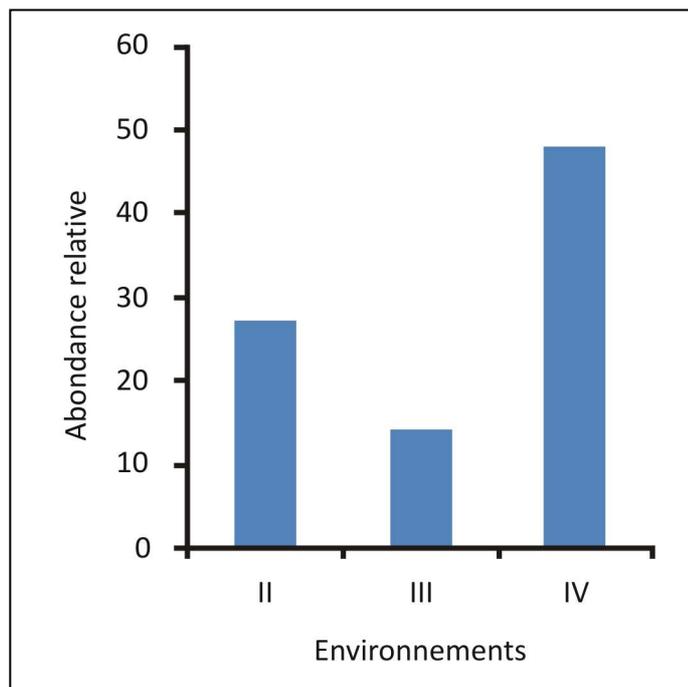


Figure 29 : Abondance relative en nombre de spécimens de l'espèce *Alveolitella fecunda* dans les différents environnements reconnus (toutes coupes et formations confondues) II : récif *s. s.* ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire.

A l'instar du genre *Thamnopora*, la morphologie de l'espèce *Alveolitella fecunda* est toujours de type branchu (c'est d'ailleurs une des caractéristiques du genre ; Sokolov, 1952) et ne connaît pas de modifications en fonction de l'environnement dans lequel elle se situe.

Des analyses statistiques élémentaires ont été réalisées afin d'appréhender l'évolution de certains caractères quantitatifs (diamètre des corallites, épaisseur de la paroi, diamètre des pores, espacement des pores, espacement des planchers en millimètre et nombre de corallites par cm²) en fonction du milieu.

Les résultats obtenus à partir des analyses bivariées permettent de mettre en évidence que le diamètre des corallites et l'épaisseur de la paroi restent particulièrement stables (Figs. 30 et 31).

Il est à noter que les tests de Student et Fisher-Snedecor mettent en évidence l'absence de différence significative entre les échantillons provenant des environnements les plus disparates, II et IV (Tabs. 10 et 11).

De même, il a également été permis de confirmer ces observations par le nombre constant de corallites par cm² (Fig. 32).

La variabilité d'un taxon est contrôlée par le génotype mais également par le contexte environnemental (Scrutton, 1989). La conservation de la morphologie constatée peut alors être expliquée de deux manières :

- La première possibilité, et sans doute la plus plausible car également observée sur les coraux modernes, correspondrait à un contrôle génétique prépondérant (Willis, 1985 ; Scrutton, 1989 ; Sandström & Kershaw, 2008 ; Todd, 2008).
- La seconde impliquerait que la lagune correspondrait effectivement à un environnement optimal pour le genre *Alveolitella*. Dans le récif où l'agitation est forte, ces organismes (appelés alors faunes coelobites ; Fagerström, 1991) se développeraient dans les cavités entre des spécimens plus massifs bénéficiant ainsi d'un microenvironnement protégé. Dans ce cas, la protection par d'autres organismes n'impliquerait pas le développement d'adaptations particulières. Cette hypothèse bien qu'également plausible n'a, pour l'instant, pas pu être vérifiée lors de mes investigations. De plus, aucune étude sur les coraux actuels n'a mis en évidence des faunes coelobites aussi abondantes pour une seule espèce.

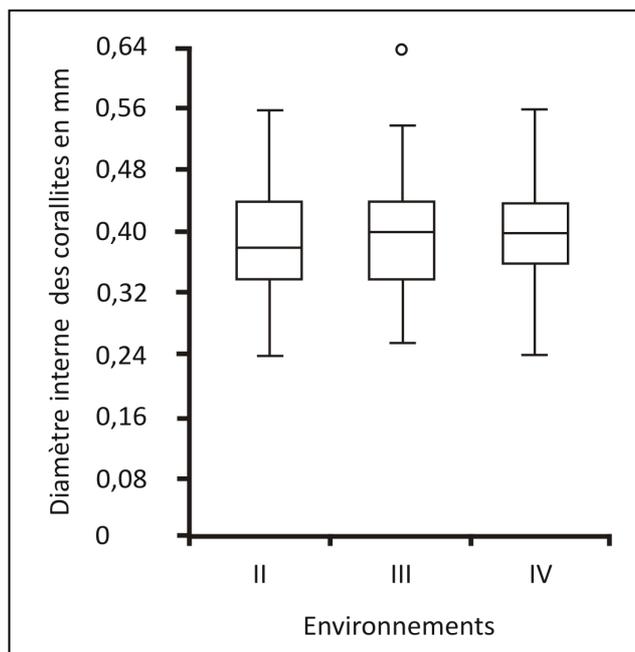


Figure 30 : Boxplots du diamètre interne des corallites des spécimens d'*Alveolitella fecunda* en fonction de l'environnement (toutes coupes et formations confondues) ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire.

test	valeur	p	
F	1,3171	0,0789	NS
t	-1,7878	0,0744	NS

Tableau 10 : Résultat des tests de Fischer-Snedecor (F) et Student (t) réalisés sur les diamètres internes chez *Alveolitella fecunda* rencontrés dans les environnements II et IV afin de tester une potentielle différence (NS = non significatif).

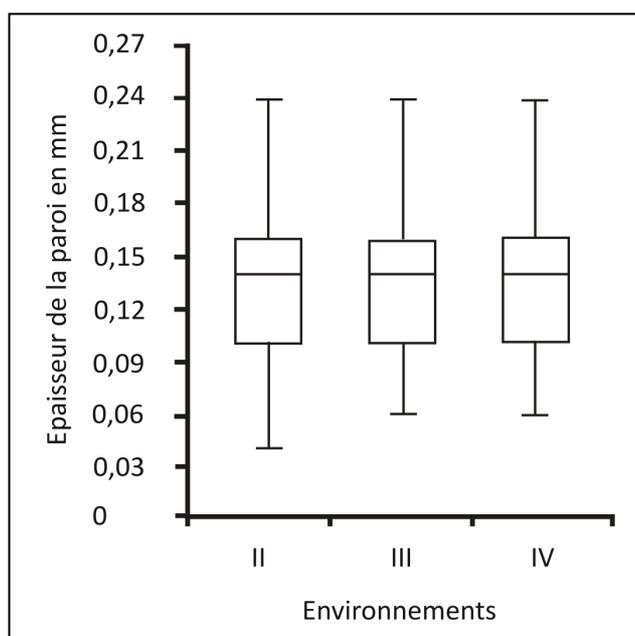


Figure 31 : Boxplots de l'épaisseur de la paroi chez *Alveolitella fecunda* en fonction de l'environnement (toutes coupes et formations confondues) ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire.

test	valeur	p	
F	1,1674	0,22938	NS
t	-0,00328	0,99738	NS

Tableau 11 : Résultat des tests de Fischer-Snedecor (F) et Student (t) réalisés sur les épaisseurs de parois des *Alveolitella fecunda* rencontrés dans les environnements II et IV afin de tester une potentielle différence (NS = non significatif).

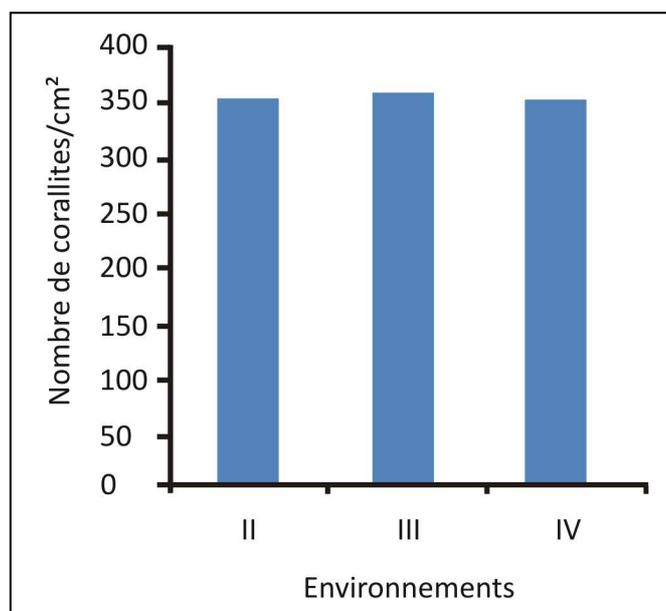


Figure 32 : Nombre de corallites par cm² moyen chez les spécimens de l'espèce *Alveolitella fecunda* dans les différents environnements reconnus (toutes coupes et formations confondues) ; II : récif s. s. ; III : péri-récifal d'arrière récif ; IV : lagunaire.

Le genre *Aulopora*

Le genre *Aulopora* est présent dans tous les environnements répertoriés précédemment et avec une abondance constante bien qu'il soit doté d'un squelette fragile et qu'il ne présente pas d'adaptation morphologique particulière en fonction du milieu dans lequel il se trouve.

Néanmoins, nous pouvons tout de même noter le développement d'une stratégie pour subsister dans tous les milieux. En effet, en milieu calme de type lagunaire (IV), ces organismes sont posés directement sur le sédiment, alors qu'en milieu plus agité de type récifal (II), ils ont tendances à se fixer sur des organismes plus massifs (coraux rugueux, par exemple) afin de bénéficier d'une protection contre l'agitation.

6.4. Importance systématique des caractères morphologiques

La taxonomie des coraux fossiles est obligatoirement basée sur des caractéristiques squelettiques qui, cependant, comme nous venons de le montrer sont sujettes à des variations en fonction des paramètres environnementaux.

L'une des difficultés principales dans l'étude systématique des coraux tabulés repose donc sur la capacité d'évaluation de l'influence de l'environnement sur chacun des caractères présents. Cette étude est d'autant plus difficile que, selon les genres, la réponse phénotypique varie.

Les divers exemples, repris ci-dessous et issus d'études préalables et des conclusions précédentes, semblent corroborer ces éléments.

De même, les études réalisées sur les actuels tentent de montrer l'influence de facteurs physiques mais aussi chimiques sur la morphologie externe et les caractéristiques internes du squelette.

Comme nous venons de le voir, chez certains genres fossiles, l'épaisseur de la paroi tend à évoluer de manière significative en fonction de l'intensité de la houle.

Chez les coraux actuels, d'autres paramètres, tels que les taux de salinité ou de nitrate par exemple, peuvent également influencer sur l'épaisseur de la paroi (Vimal, 2007). En effet, il a été démontré qu'une concentration trop élevée en sodium et en nitrate génère une réaction inhibitrice sur la calcification. Il en résulte ainsi des parois nettement plus fines que la normale (Vimal, 2007).

Par extension, nous pouvons valablement supposer que le même type de paramètres pouvait également jouer sur la calcification des parois de nos coraux fossiles. Toutefois, faute de disposer des moyens techniques adaptés, il s'est avéré impossible de vérifier cette hypothèse.

Dans le même ordre d'idées, Hladil (1989) avait avancé l'hypothèse que l'espacement des pores était fonction des apports nutritifs dans le milieu chez les Alveolitidae. Cette hypothèse repose, en effet, sur le principe qu'en cas de carence de ces dits apports, une augmentation du nombre de connexion entre les polypes viendrait compenser cette situation de carence pour permettre l'accroissement de la transmission des nutriments.

Par ailleurs, Zapalski *et al.* (2007b), à travers son étude, mettrait en avant le fait que l'espacement des planchers chez le genre *Pachyfavosites* serait périodique et résulterait d'un phénomène cyclique.

Enfin, comme nous avons pu le montrer précédemment, la présence d'épines chez les coraux ne semblerait pas pouvoir être considérée comme un caractère diagnostique mais serait liée au degré d'agitation du milieu.

Ces différentes études tendent à confirmer nettement la capacité d'adaptation des coraux tabulés en fonction de nombreux facteurs environnementaux. Cependant, la systématique ne tient pas compte de ces différentes caractéristiques et tend à prendre en compte uniquement les caractères structurels. C'est pourquoi, il semblerait particulièrement utile de procéder à une révision approfondie ou à une approche différente de la systématique afin de vérifier si l'établissement des espèces a été fait en fonction de caractères réellement contrôlés par le génotype ou si certaines de ces espèces ne sont pas en réalité des morphoespèces.

Face à cette problématique d'une telle ampleur et dans un souci de comparaison avec d'autres travaux initiés précédemment, il m'est apparu souhaitable voire nécessaire, de procéder dans le cadre de cette thèse à une analyse systématique classique et d'en apporter ensuite une critique, étant consciente de n'avoir pas encore pris en compte l'ensemble des caractères qui pourraient mettre en évidence l'influence intrinsèque du génotype et du phénotype.

CHAPITRE VII. LE CAS DU PATCH REEF

Le Patch reef est un cas particulier qui fait l'objet d'une note, actuellement en préparation en vue d'une prochaine soumission dans la revue internationale *Palaios*, sous l'intitulé : « Evolution of organic buildups from the Mont d'Haur's fortifications (Hanonet Formation, Givet, France) : environment, stromatoporoids and tabulate corals ». by Pinte E., Hubert B.L.M., Crônier C. & Mistiaen B.

Tout l'intérêt du Patch reef et de son étude repose sur le fait que l'on y trouve sur une zone restreinte l'ensemble des éléments et des spécimens à même de permettre la mise en œuvre de recherches globales et approfondies sur les complexes récifaux.

7.1. Introduction

L'augmentation du nombre d'études menées sur les récifs montre que l'usage de cette terminologie existante se complexifie de plus en plus. En effet, l'acception de ce terme a évolué et évolue encore fortement en fonction de la multiplicité des approches écologiques, biologiques ou sédimentologiques prise en compte. Ainsi, dans la littérature récente, les récifs d'un point de vue géologique peuvent être définis selon l'échelle dimensionnelle envisagée. Sans toutefois être exhaustif, nous pouvons ainsi trouver sous l'appellation « récif », des éléments aussi variés que les biostromes, les biohermes, les « mounds », les lits, les niveaux, etc.

Au-delà de ces aspects, les récifs sont également et surtout définis selon leurs caractéristiques propres. Ainsi, Philip (1983) fait une synthèse sur le phénomène récifal en considérant la morphologie (Dunham, 1970 ; Wilson, 1975), la paléoécologie (Flügel, 1982) et la succession sédimentaire (Heckel, 1974).

Par ailleurs, Flügel & Flügel-Kahler (1992) abordent la problématique de la définition du récif selon les approches biologiques ou géologiques. Ce qui les amène à conclure qu'au moins trois dispositifs fondamentaux sont nécessaires pour caractériser l'édification d'un récif, à savoir :

- la nécessité d'avoir un contrôle biologique, notamment par les organismes sessiles, pendant la formation de la structure ;
- la rigidité importante de la structure ;
- l'existence d'un relief topographique limité latéralement.

Dans leur travail, ils soulignent également que les successions écologiques en tant que facteurs biologiques contribuent au contrôle de la dynamique de développement du récif.

Ces successions écologiques sont marquées par les changements progressifs depuis les organismes pionniers jusqu'à la phase d'apogée. Elles doivent être, toutefois, clairement différenciées du remplacement des communautés dans le temps contrôlé par des facteurs externes (Copper, 1988).

Le but de l'étude menée à ce niveau est de vérifier si un complexe récifal, même de petite taille, est contrôlé de la même manière que les autres types de récif et si il répond à l'ensemble des caractéristiques énoncées ci-dessus.

7.2. Description de l'édifice récifal

Le sommet de la Formation de Hanonet, dans la coupe du Mont d'Haur, est caractérisé par la présence très localisée d'une succession de trois lentilles construites ovoïdes nommées ici L1, L2 et L3, d'environ 0,5 m d'épaisseur chacune. Cet ensemble forme un petit complexe récifal large de 2,5 m et haut de 1,5 m (Fig. 33). Ces lentilles bien conservées sont latéralement envasées par des sédiments fins de type silt.

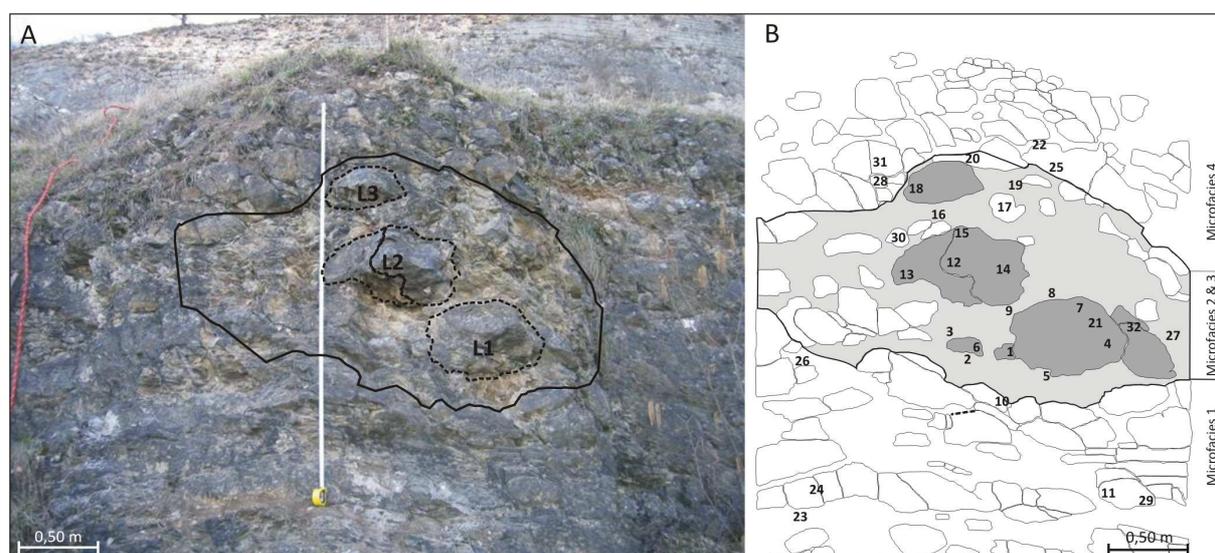


Figure 33 : A- Photographie (L1, L2 et L3 : lentilles composant le « patch-reef ») ; B- Représentation schématique du « patch reef » (les chiffres localisent les échantillons récoltés).

L'ensemble de cette structure récifale (lentilles et envasements) est surmontée par un joint argileux dans lequel des spécimens de l'espèce de corail rugueux solitaire, *Calceola sandalina* LINNE, 1771, ont été identifiés. Ce niveau à *Calceola* est situé à environ 3,5 m sous la base du « Groupe de Givet » défini par Errera *et al.* (1972). Le premier biostrome de la

Formation des Trois-Fontaines, utilisé comme la limite cartographique Eifélien/Givétien (Préat *et al.*, 1984 ; Préat & Bultynck, 2006), est visible environ 10 m au-dessus de ce complexe (Hubert, 2008a, b).

Un échantillonnage intensif de ce « patch » a été effectué (Fig. 33B) et a permis de collecter plus de 140 échantillons pour l'étude de la faune et du faciès.

L'analyse de faciès a été effectuée par Benoît Hubert dans le but de caractériser le milieu de dépôt (Fig. 33B). Les résultats obtenus sont les suivants :

Microfaciès 1 (Mf1) – Packestone-wackestone argileux à organismes de type marin ouvert. Ce faciès caractérise la marge marine ouverte de la plateforme récifale, modérément agitée.

Microfaciès 2 (Mf2) – Boundstone à coraux tabulés et stromatopores. La matrice est composée de microsparite argileuse. Mf2 s'est déposé dans des conditions similaires à Mf1. Le substrat stabilisé permet l'installation d'un ensemble récifal formé de trois lentilles construites (L1, L2 et L3).

Microfaciès 3 (Mf3) – Rudstone à coraux tabulés et stromatopores, à matrice boueuse. Mf3 correspond aux envasements latéraux de Mf2. Trois niveaux d'envasement sont distingués (Env1, Env2 et Env3).

Microfaciès 4 (Mf4) – Packestone argileux à brachiopodes, crinoïdes et ostracodes. Mf4 est similaire à Mf1. La principale différence entre ces deux faciès est l'absence de trilobites dans Mf4, lesquels réapparaissent seulement quelques mètres plus hauts, indiquant un approfondissement.

L'étude de ces faciès indique que ces petits édifices récifaux se sont implantés au niveau de la marge marine ouverte de la plateforme récifale en zone peu à modérément agitée.

7.3. Associations fauniques

Dans le cadre de cette étude, nous avons procédé à une analyse détaillée des 141 échantillons récoltés. C'est ainsi que l'ensemble de la faune (stromatopores, coraux rugueux et tabulés, brachiopodes, trilobites, crinoïdes, bryozoaires, vers, etc.) et les caractéristiques sédimentologiques (bioturbations) présentes ont été répertoriés, soit 14 taxons sélectionnés. Au terme de cet inventaire et dans le cadre de l'analyse du « patch reef », il est apparu pertinent de vérifier l'existence d'associations fauniques au regard d'une classification

ascendante hiérarchique (CAH ; § Méthodes) basée sur l'abondance en nombre de spécimens des faunes benthiques (des 14 taxons sélectionnés).

C'est ainsi que deux supers « clusters » et un taxon isolé ont pu être identifiés (Fig. 34).

Le super « cluster » 1 est constitué des quatre taxons ci-après : les stromatopores, les coraux tabulés, les vers et les bioturbations. En ce qui concerne les vers, leur présence a été relevée à la fois à l'intérieur des coraux tabulés mais aussi dans les zones limitrophes. Les vers au sein de ces coraux résultent d'un phénomène de parasitisme et sont représentés notamment par le genre *Torquaysalpinx* PLUSQUELLEC, 1968. Par ailleurs, la présence de bioturbations assez nombreuses dans le sédiment indique que nous sommes en présence d'un milieu assez calme seul à même de permettre leur conservation.

Le super « cluster » 2 comporte les neuf taxons suivants : brachiopodes, crinoïdes, bryozoaires, lamellibranches, ostracodes, trilobites, algues, gastéropodes et tentaculites.

Enfin, pour le taxon isolé, ce dernier est représenté par les coraux rugueux. Cette particularité au niveau de la séparation de ces coraux par rapport à l'assemblage d'organismes constructeurs pourrait résulter d'un biais d'échantillonnage.

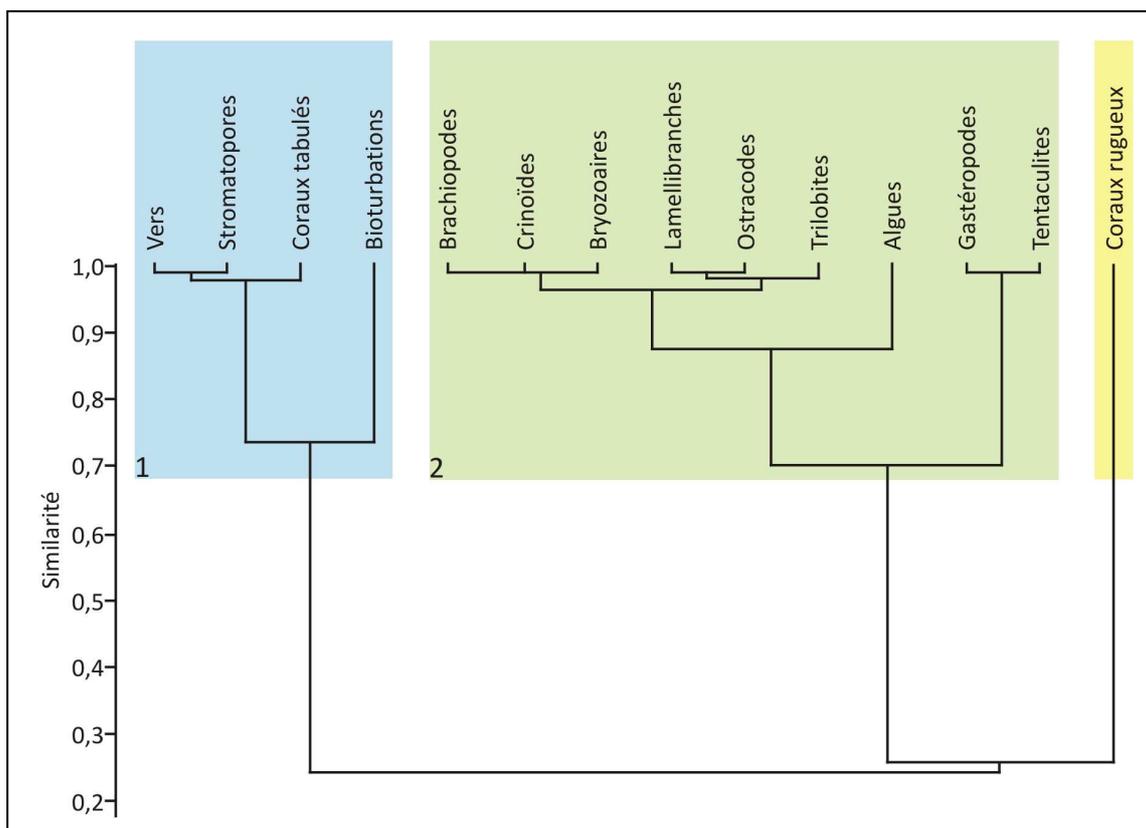


Figure 34 : Dendrogramme obtenu à partir de l'analyse ascendante hiérarchique utilisant l'algorithme des « groupes pairs » et la mesure de Raup-Crick. Les taxons sont regroupés après l'analyse de 141 échantillons en deux super « clusters » et un taxon isolé.

Par ailleurs, pour compléter les précédentes observations, une analyse de similarité (ANOSIM) a été effectuée sous le logiciel PAST 2.09 (Hammer *et al.*, 2001) afin de vérifier qu'il existe bien une différence significative entre les 3 groupes identifiés. La valeur du coefficient R, obtenue par cette analyse, est égale à 0,883 et la valeur de probabilité « p » est inférieure à 0,0002 ce qui indique une différence significative entre les groupes identifiés à partir de la CAH.

En complément des analyses précédentes, une analyse des correspondances « détendancées » (DCA) a été réalisée, basée sur le contenu faunique de nos communautés benthiques (Fig. 35). Les valeurs propres obtenues pour les deux premiers axes (DC1 et DC2) sont respectivement de 0,259 et 0,171.

Selon DC1, un gradient faunique semble exister d'après la présence des organismes qui s'étend depuis un environnement ouvert jusqu'à un environnement récifal. Les valeurs des 14 taxons considérés et leur alignement reflètent une différenciation selon un facteur environnemental principal : la bathymétrie. Sur DC1, les hautes valeurs de la DCA correspondent à des organismes récifaux ou d'environnement restreint, tels que les coraux tabulés, les stromatopores et les coraux rugueux, tandis que les faibles valeurs sont liées à des organismes d'eaux plus profondes ou des organismes d'environnement de type marin ouvert, tels que les bivalves ou les trilobites.

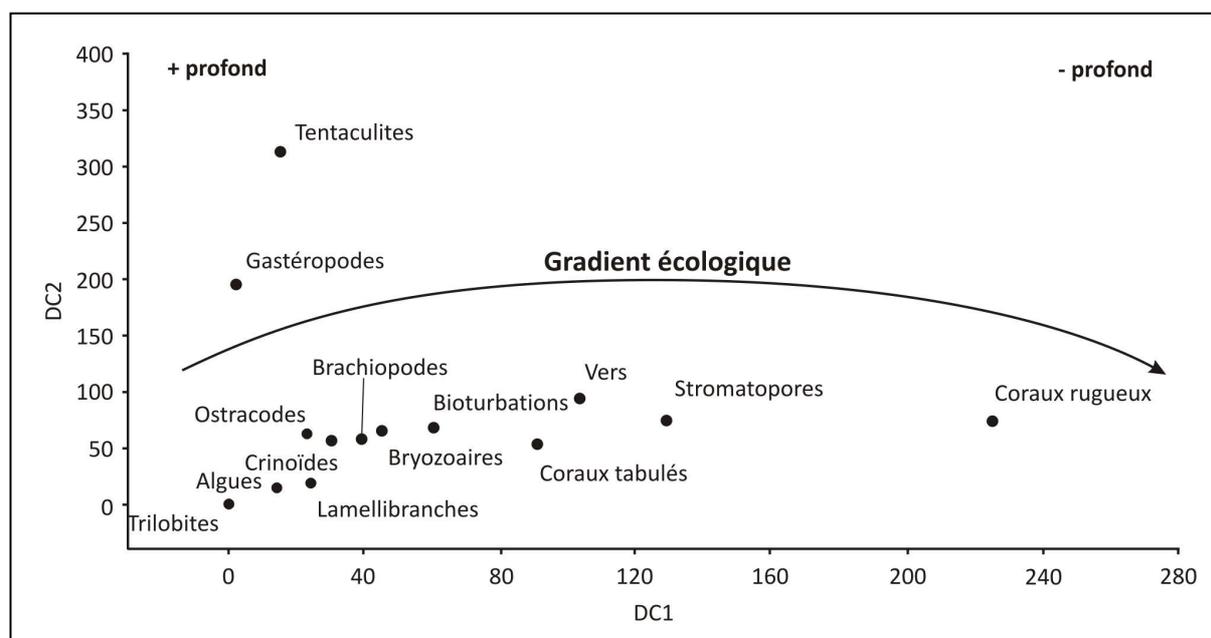


Figure 35 : Distribution des 14 taxons étudiés le long des deux premiers axes DC1 et DC2 de l'analyse des correspondances détendancées (DCA). Les valeurs propres de ces axes sont respectivement de 0,2598 et 0,1714. DC1 reflète le principal gradient écologique.

7.4. Biodiversité

Comme il a été indiqué précédemment, ce « patch reef » est caractérisé par quatre faciès distincts (Mf1 à Mf4) dont l'étude a pu mettre en évidence les compositions fauniques suivantes :

Microfaciès 1- On constate, à ce niveau, que les faunes de milieu ouvert prédominent. On y trouve notamment de nombreux brachiopodes, gastéropodes, bryozoaires, etc. Par contre, les faunes récifales y sont peu représentées. Seuls deux spécimens de coraux tabulés des genres *Alveolites* et *Favosites* ont été trouvés. Enfin, la présence de quelques fragments de rugueux a également été mise en évidence.

Microfaciès 2- A ce niveau, la diversité des organismes constructeurs est particulièrement élevée (Fig. 36A). On y trouve ainsi en abondance des spécimens de stromatopores et de coraux tabulés.

Les stromatopores sont représentés par 3 genres : *Stromatoporella* NICHOLSON, 1886 (1 espèce), *Clathrocoilona* YAVORSKY, 1931 (2 espèces) et *Stromatopora* GOLDFUSS, 1826 (1 espèce).

En ce qui concerne les coraux tabulés, 9 genres sont présents dans cet environnement : *Alveolites* (1 espèce), *Crassialveolites* (1 espèce), *Favosites* (1 espèce), *Squameoalveolites* (1 espèce), *Roseoporella* (1 espèce), *Cladopora* (1 espèce), *Platyaxum* (1 espèce), *Remesia* (1 espèce) et *Aulopora* (1 espèce).

Globalement, en termes d'abondance et de biodiversité, ce faciès est nettement dominé par les coraux tabulés.

Si on procède à une approche plus fine de ce milieu (Fig. 36B), en comparant les trois lentilles récifales qui appartiennent à des bancs différents, l'étude permet de montrer une évolution très nette de la biodiversité des coraux tabulés et des stromatopores depuis la lentille la plus « ancienne » (L1) jusque la lentille la plus « récente » (L3).

En effet, L1 présente une abondance et une diversité élevées en coraux tabulés. L'indice de Shannon (H) pour ces organismes est égal à 1,582 alors que dans le même temps celui des stromatopores n'est que de 0,4506.

Dans la lentille L2, on constate une relative augmentation du nombre de stromatopores et de leur biodiversité ($H = 0,693$). Parallèlement, l'abondance et la diversité en coraux tabulés chutent nettement ($H = 1,386$).

Enfin L3, est marqué par une supériorité des stromatopores en termes d'abondance et de biodiversité ($H = 1,055$) par rapport aux coraux tabulés ($H = 0,693$).

Microfaciès 3- Dans ce faciès qui correspond à l'envasement autour de chacune des lentilles récifales, il s'avère que les organismes constructeurs restent globalement dominants même si d'autres taxons comme les bryozoaires, les brachiopodes et les crinoïdes se révèlent être en abondance.

C'est ainsi que nous avons pu récolter et dénombrer, 51 spécimens de stromatopores et 39 spécimens de tabulés. Les genres de stromatopores et de coraux tabulés, précédemment reconnus (cf. Mf2) sont représentés mais le nombre d'espèces appartenant à ces genres y est légèrement supérieur (5 espèces de stromatopores contre 4 précédemment et 14 espèces de tabulés contre 9).

Il apparaît que l'abondance et la diversité faunistique augmentent régulièrement entre la base et le sommet du complexe récifal (Fig. 36C).

Ces variations semblent refléter un démantèlement progressif de chacune des lentilles (L1, L2 et L3) lié notamment à l'agitation.

Microfaciès 4- Pour ce dernier faciès, les observations menées ont montré que la faune récifale est extrêmement pauvre. Il en est de même pour les faunes de milieu plus ouvert. Ainsi, seuls deux coraux tabulés, appartenant aux genres *Favosites* et *Thamnopora*, et une dizaine d'organismes de milieu ouvert ont été trouvés.

Remarque : Il convient de souligner la présence d'autres coraux tabulés non pas à l'état libre dans le milieu mais au sein même de stromatopores massifs. Ces organismes commensaux sont des caunopores (Mistiaen, 1984).

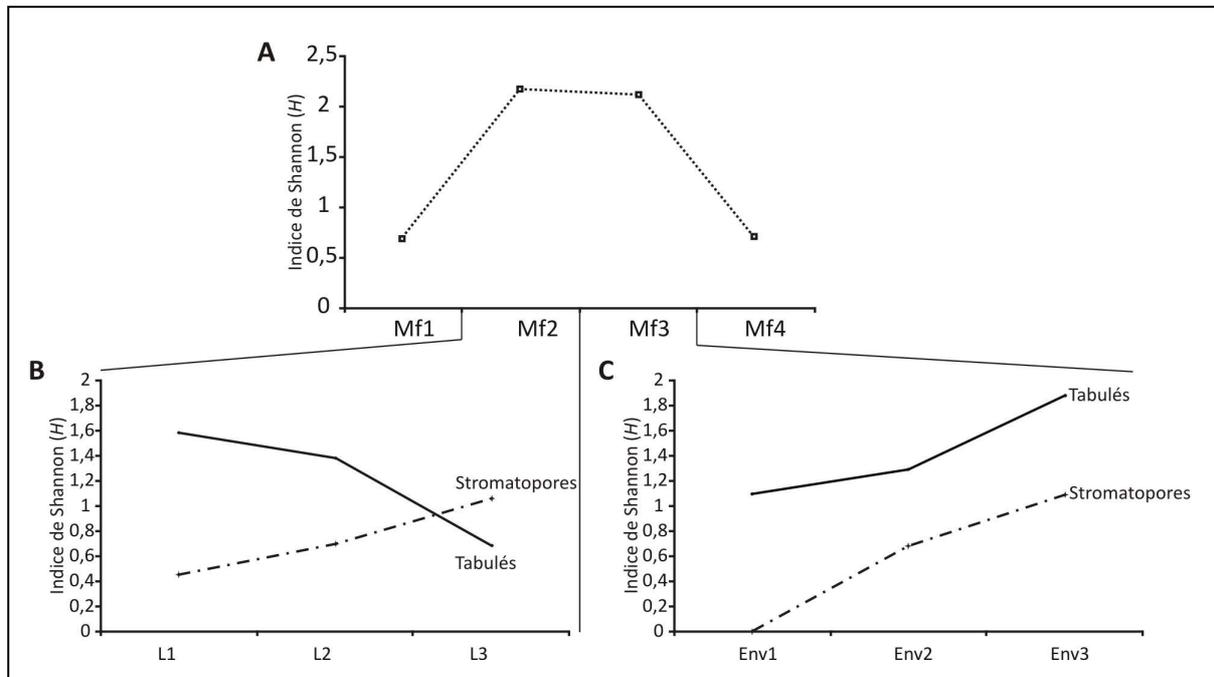


Figure 36 : A - Courbe de diversité des faunes récifales du patch-reef (Mf = microfaciès) ; B – Courbes de diversité obtenues pour le microfaciès 2 (Mf2) ; C- Courbes de diversité obtenues pour le microfaciès 3 (Mf3).

7.5. Successions écologiques

A ce stade, il est apparu comme particulièrement intéressant de mettre en évidence d'une part, les assemblages de faunes au sein de chaque lentille récifale, d'autre part de voir s'il existe une évolution de la composition des faunes récifales depuis la base du complexe jusqu'à son sommet.

Ainsi, deux classifications ascendantes hiérarchiques (CAH) réalisées sur les données de « détails » de Mf2 et Mf3 ont permis de reconnaître des types d'assemblages basés sur l'abondance relative et la diversité générique des stromatopores et des coraux tabulés.

En ce qui concerne le microfaciès Mf2, trois assemblages ont été définis comme suit (Fig. 37).

Le type A est caractérisé par cinq genres de coraux tabulés, *Aulopora*, *Cladopora*, *Favosites*, *Remesia* et *Crassialveolites*, et un genre de stromatopore *Clathrocoilona*. Cet assemblage est caractéristique de L1.

Le type B est caractérisé par un genre de stromatopore, *Stromatopora*, et par 2 genres de coraux tabulés, *Roseoporella*, *Platyaxum*. Cet assemblage n'est reconnu que dans L2.

Le type C est caractérisé par un genre de stromatopores, *Stromatoporella*, et par deux genres de coraux tabulés, *Alveolites* et *Squameoalveolites*. Cet assemblage est spécifique de L3.

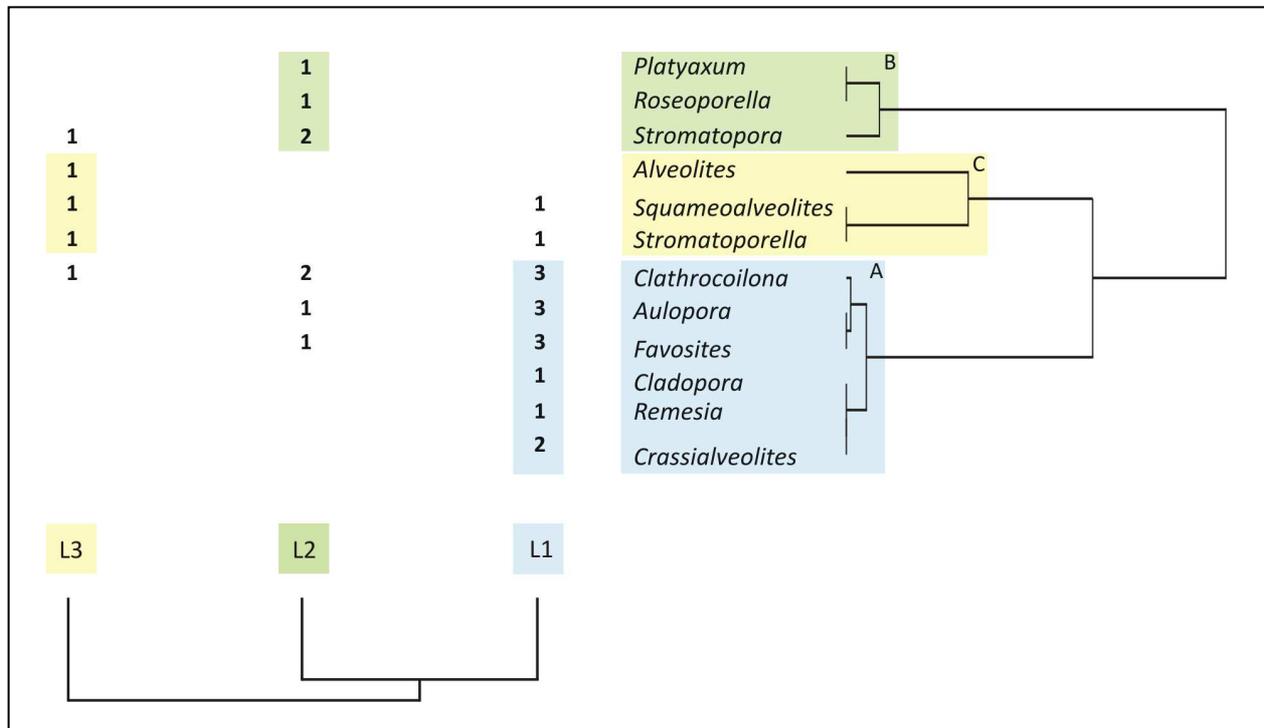


Figure 37 : Classification ascendante hiérarchique réalisée à partir de l'abondance relative (classes de taille, Cugny, 1988) des stromatopores et des coraux tabulés (mode R) et les lentilles récifales L1, L2 et L3 (mode Q). trois types d'assemblages (A, B et C) sont identifiés.

Après avoir constaté l'existence de ces trois assemblages, une étude complémentaire a été menée. C'est ainsi qu'une sériation (§ Méthodes) a été réalisée sur ces données afin de vérifier s'il existe un relais temporel entre ces assemblages (Fig. 38).

Les résultats obtenus à partir de cette analyse ont mis en évidence une succession écologique des assemblages depuis la base du complexe récifal (L1) jusqu'au sommet de celui-ci (L3) (Fig. 38).

Mf2	L1	L2	L3
<i>Crassialveolites</i>			
<i>Remesia</i>			
<i>Cladopora</i>			
<i>Favosites</i>			
<i>Aulopora</i>			
<i>Squameoalveolites</i>			
<i>Clathrocoilona</i>			
<i>Platyaxum</i>			
<i>Roseoporella</i>			
<i>Stromatopora</i>			
<i>Stromatoporella</i>			
<i>Alveolites</i>			

Figure 38 : Résultats de la sériation réalisée sur la présence des genres de stromatopores et de coraux tabulés contenus dans les lentilles récifales (L1, L2 et L3).

L'étude du microfaciès Mf3 a permis quant à lui de mettre en évidence à la fois un enrichissement progressif en faune (Fig. 39) qui résulte d'un démantèlement progressif et croissant des lentilles récifales mais également une probable accumulation d'organismes d'origine plus lointaine.

Mf3	Env1	Env2	Env3
<i>Remesia</i>			
<i>Crassialveolites</i>			
<i>Clathrocoilona</i>			
<i>Stromatoporella</i>			
<i>Aulopora</i>			
<i>Squameoalveolites</i>			
<i>Alveolites</i>			
<i>Roseoporella</i>			
<i>Platyaxum</i>			
<i>Cladopora</i>			
<i>Stromatopora</i>			

Figure 39 : Résultats de la sériation réalisée sur les genres de stromatopores et de coraux tabulés présents dans les envasements latéraux (Env1, Env2 et Env3) des lentilles récifales (L1, L2 et L3).

7.6. Morphologie des organismes récifaux

La morphologie des stromatopores et des coraux tabulés a également été étudiée pour tenter de détecter l'influence de l'environnement sur celle-ci (Stel, 1978 ; Kershaw, 1998). Pour cette étude, la classification des différentes morphologies en six catégories, proposées par Kershaw (1998) a été utilisée. Toutefois, il est apparu nécessaire, au regard des spécimens rencontrés, de compléter cette classification par l'apport d'un 7^e type morphologique pour tenir compte des spécimens qui correspondent à la forme tubulaire caractérisant essentiellement les auloporides au sens large (§ Méthodes).

Nous avons déjà mis en évidence précédemment que les microfaciès 1 et 4 sont très pauvres en organismes récifaux. De ce fait, les résultats obtenus pour ces derniers ne permettent pas de conclure quant à une quelconque tendance.

Au niveau du microfaciès Mf2, tous les morphotypes sont cependant représentés, mais dans des proportions très différentes (Fig. 40A). En effet, si on y recense en proportions relativement identiques et dominantes les formes lamellaires (31%), tabulaires (21%) et tubulaires (18%), on constate cependant une forte disparité par rapport aux autres morphologies également présentes. Ainsi, pour les formes en dôme, bulbeuses et branchues, le dénombrement est respectivement seulement de 11%, 11% et 8%.

Plus précisément, on peut constater l'évolution suivante entre les trois lentilles récifales, L1, L2 et L3 (Fig. 40B) :

L1 est nettement dominée par les morphologies tubulaires (28%). Ces formes qui dominent le milieu, sont accompagnées de spécimens à morphologies lamellaires (23%) et tabulaires (23%). Les formes bulbeuses sont également bien représentées (14%) ;

L2 est caractérisée d'une part, par une hausse de la proportion des morphologies lamellaires (40%) en dôme (20%) et branchues (10%), d'autre part par un recul des morphologies tubulaires (10%), bulbeuses (10%) et tabulaires (10%) ;

L3 se distingue par une totale absence des formes bulbeuses et tubulaires. Il est également à noter une recrudescence des organismes à morphologies lamellaires (42%), tabulaires (28%) et branchues (14%).

En ce qui concerne le microfaciès Mf3, celui-ci est dominé par des formes relativement planes. (Fig. 40C). Cependant, on peut noter d'une part que ces formes sont plus abondantes dans ce milieu que dans le microfaciès 2, d'autre part que les formes en dôme

connaissent une nette progression avec concomitamment une régression importante des formes bulbeuses et tubulaires.

De manière plus détaillée, l'étude met en évidence les tendances suivantes entre les trois envasements :

Env1 est marqué par une domination des formes tubulaires (40%) tandis que les morphologies branchues, lamellaires et en dôme sont en proportions équivalentes (20%) ;

Env2 diffère de l'envasement précédent par une nette domination des formes massives planes représentées par les morphologies lamellaires (44%), tabulaires (31%) et en dôme (16%) ;

Env3 présente les morphologies lamellaires, tabulaires et en dôme dans des proportions similaires. Il est à noter une augmentation du nombre des formes branchues (10% contre 2% dans Env2).

En résumé, il ressort qu'à la base du « patch reef » les organismes de type tubulaire sont majoritaires. Ils correspondent aux auloporides au sens large et peuvent être assimilés à des pionniers dans les constructions récifales en formation dans des conditions d'agitation faible. La présence non négligeable de formes bulbeuses corrobore ces conditions du milieu. La partie sus-jacente du complexe est caractérisée par des formes lamellaires et tabulaires. Ce type de morphologie résulte typiquement d'une adaptation à un milieu ouvert dominé par une agitation faible à modérée (Copper, 1974).

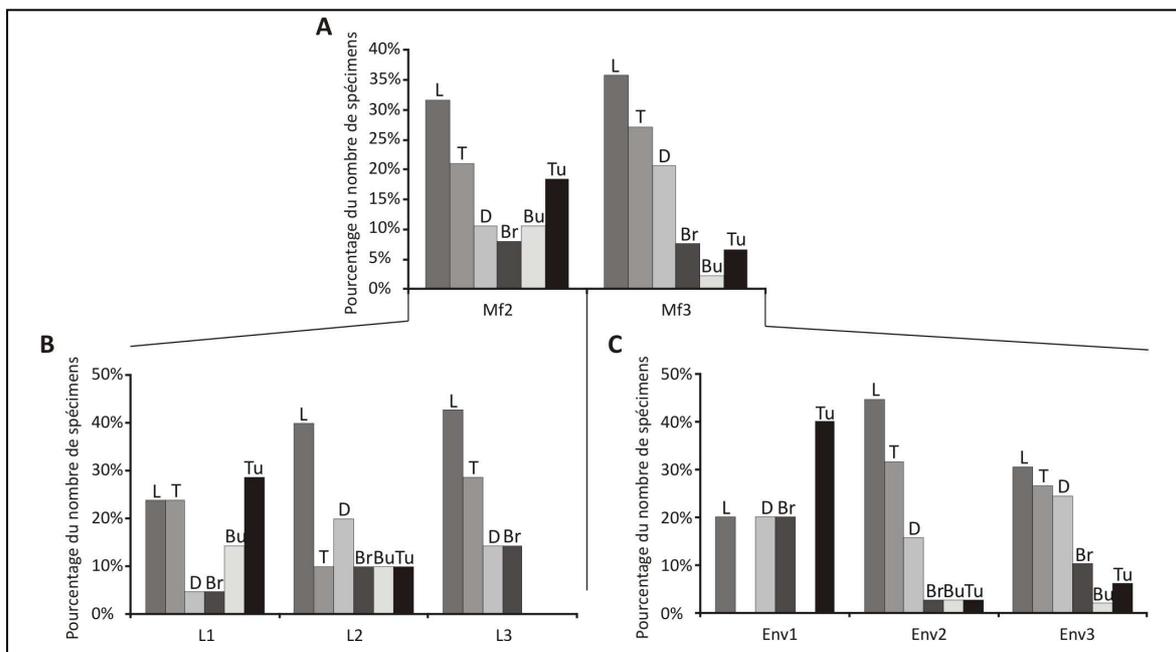


Figure 40 : Histogramme de distribution des morphologies des coraux tabulés et des stromatopores en fonction A- du faciès (Mf2 et Mf3), B- des lentilles récifales (L1, L2 et L3), C- des envasements ; Br = branchue ; Bu = bulbeux ; D = dôme ; L = lamellaire ; T = tabulaire ; Tu = tubulaire.

7.7. Conclusion

L'ensemble des différentes approches précédemment détaillées lors de cette étude permet de mettre en évidence et de confirmer qu'il existe bien plusieurs phases dans le processus de l'édification d'un récif que l'on peut retrouver même à l'échelle réduite de notre « patch-reef ».

Ce dernier, en effet, montre de manière tout à fait exemplaire que son processus d'édification repose sur :

- une phase de stabilisation (Alberstadt *et al.*, 1974 ; Walker & Alberstadt, 1975) du substrat par accumulation de crinoïdes encroûtés par des algues et des bryozoaires ;
- une phase de colonisation par les pionniers (Copper, 1974), marquée par une abondance de coraux tabulés de type auloporide mais également par la présence de formes branchues. Toutefois, l'observation en quantité de formes « plates » (lamellaire et tabulaire) suggère comme cela a déjà été évoqué lors d'une étude menée sur des « patch-reefs » Ordoviciens (Alberstadt *et al.*, 1974) une possible condensation entre la phase de colonisation et celle de diversification ;
- une phase de diversification avec le développement des formes tabulaires et lamellaires (Alberstadt *et al.*, 1974 ; Copper, 1974 ; Walker & Alberstadt, 1975) ;
- le début de la phase de domination par des stromatopores massifs (Alberstadt *et al.*, 1974 ; Copper, 1974 ; Walker & Alberstadt, 1975).

In fine, nos observations ont bien montré que ce « patch », bien que de taille très réduite, répond parfaitement à l'ensemble des critères définissant un récif.

CHAPITRE VIII. INTERACTIONS BIOLOGIQUES

8.1. Introduction

De nombreuses études ont mis en évidence l'importance des interactions biologiques entre des coraux tabulés et d'autres organismes (Plusquellec 1968a, b ; Oekentorp, 1969 ; Tapanila, 2002, 2004, 2005, 2006 ; Zapalski, 2004, 2007, 2008 ; Zapalski *et al.*, 2008).

De fait, plusieurs types d'interactions biologiques chez les coraux sont envisageables, à savoir :

- La symbiose : interaction entre deux organismes impliquant un bénéfice mutuel (Krebs, 2001).
- Le commensalisme : relation entre deux organismes dont l'un reçoit un bénéfice de cette interaction sans entraîner de dommages pour l'autre (Krebs, 2001).

Stricto sensu, cette relation est toutefois très rare et difficile à mettre en évidence. En effet, elle implique généralement des interactions, même très faibles, positives ou négatives (Zapalski, 2011). Par exemple, Miller *et al.* (2006), ont montré que certaines espèces, commensales au début de leur interaction avec l'hôte, pouvaient rapidement être considérées comme des parasites car source de stress et générateur de dommages chez l'hôte.

Chez les coraux anciens un tel type d'interaction, même s'il a souvent été envisagé dans les études antérieures (Plusquellec, 1968a, b ; Oekentorp, 1969 ; Tapanila, 2002, 2004) est presque impossible à mettre en évidence car l'inanité des interactions est particulièrement difficile à démontrer.

- Le parasitisme : interaction entre deux organismes dont l'un tire profit au dépend de l'autre. Les parasites utilisent un organisme d'une autre espèce généralement comme habitat mais également comme source de nourriture.

Plusieurs observations permettent d'affirmer que l'endobionte est un parasite :

- la modification du phénotype (Dawkins, 1982 ; Combes, 2001 ; Wielgus *et al.*, 2002 ; Zapalski, 2007) ;
- la relation à long terme avec l'hôte (Combes, 2001 ; Tapanila, 2002) ;
- l'inhibition et donc la diminution du taux de croissance (Tapanila, 2005).

Il faut cependant relativiser cette notion de parasitisme car il a été mis en évidence que l'hôte peut très bien tolérer la présence d'un parasite (Zapalski, 2011). Par ailleurs, les effets

induits sur son hôte ne sont pas toujours bien visibles, même chez les organismes actuels (Cheney & Cote, 2005).

Le but de la démarche qui suit, vise à évaluer les divers critères qui déterminent la présence et le développement des endobiontes au sein des coraux tabulés.

8.2. Matériel

Le matériel analysé est composé de 86 colonies de coraux tabulés d'âge Givétien appartenant à cinq genres différents, à savoir, *Alveolites*, *Crassialveolites*, *Alveolitella*, *Squamealveolites* et *Scoliopora*, récoltés dans les coupes de Baileux, du Mont d'Hours, du Cul d'Houille et de Resteigne.

Par ailleurs, quatre genres d'endobiontes ont été identifiés, à savoir, *Torquaysalpinx*, *Helicosalpinx* OEKENTORP, 1969, *Phragmosalpinx* SOKOLOV, 1948 et *Trypanopora* SOKOLOV & OBUT, 1955.

A noter que le genre *Torquaysalpinx* est retrouvé au sein de 13 colonies de coraux tabulés, le genre *Helicosalpinx* dans 30 colonies, le genre *Phragmosalpinx* dans 7 colonies et le genre *Trypanopora* au sein de 36 colonies.

8.3. Relations avec l'hôte

Les spécimens des genres *Helicosalpinx* et *Phragmosalpinx* sont situés uniquement au sein des parties les plus épaisses des parois situées en périphérie des branches de leur hôte. Les cavités ainsi créées par ces organismes ne possèdent pas de paroi propre. La position de ces endobiontes dans le squelette de l'hôte implique alors forcément une perforation et donc une altération du dit squelette (Zapalski, 2007, 2008).

De plus, le squelette est recouvert en continu par les tissus mous du polype comme cela est observé chez les coraux actuels (Plusquellec, 1992, 1993). Ainsi, pour s'installer au sein de l'hôte, l'endobionte doit obligatoirement perforer les tissus vivants ce qui génère là encore des dommages pour l'hôte.

L'influence de ces endobiontes n'est toutefois pas très visible sur la croissance ou sur la morphologie de l'hôte, même si un léger épaissement de la paroi à leur contact est observé. Cependant, toutes les études précédentes réalisées sur ces types d'endobiontes, ont

montré un net impact sur la morphologie des corallites voisins (Plusquellec, 1968 a, b ; Oekentorp, 1969 ; Tapanila, 2004).

Il convient de noter qu'il est particulièrement difficile d'estimer la période de coexistence entre l'hôte et l'endobionte. Toutefois, au regard de la longueur de la cavité formée par l'endobionte, on peut vraisemblablement penser que cette cohabitation s'est déroulée sur un laps de temps relativement important.

In fine, de l'ensemble de ces observations on peut conclure que les genres *Helicosalpinx* et *Phragmosalpinx* sont des parasites des coraux tabulés.

En ce qui concerne les genres *Torquaysalpinx* et *Trypanopora*, ceux-ci sont des endobiontes de type hélicoïde fabricant leur propre paroi dont les tubes sont orientés parallèlement au sens de croissance des corallites.

Les différentes observations menées ont permis d'identifier de très nombreux spécimens du genre *Torquaysalpinx* (supérieur à 20 spécimens) au sein des colonies dans lesquelles ils ont élu domicile. Par contre, on constate que les spécimens du genre *Trypanopora* sont peu nombreux (2-3 spécimens au plus par colonie).

Au contact de ces endobiontes, les hôtes réagissent de manière similaire au niveau des corallites, à savoir :

- déviation de l'axe de croissance,
- épaissement fréquent de la paroi,
- organisation différente (anarchique ou structurée) autour de l'endobionte.

Ces modifications peuvent être considérées comme de type phénotypique, ce qui est un indicateur de parasitisme (Dawkins, 1982 ; Combes, 2001).

Ici aussi, on peut donc considérer que les genres *Torquaysalpinx* et *Trypanopora* sont des parasites des coraux Tabulés. Bien que les observations réalisées rendent particulièrement difficile à la fois l'évaluation d'une quelconque variation dans la croissance de l'hôte et l'estimation de leur durée de cohabitation. Cependant, elles semblent substantielles au regard de nos observations.

8.4. Environnement

La répartition spatiale des parasites sur la plateforme carbonatée a été étudiée dans le but d'évaluer si l'environnement a une influence sur la présence de ces endobiontes.

Il apparait nettement que :

- le genre *Torquaysalpinx* est présent uniquement dans des colonies situées au sein du « patch-reef » de la Formation de Hanonet dans la coupe du Mont d'Hours,
- pour les genres *Phragmosalpinx* et *Helicosalpinx*, leur présence a été relevée presque exclusivement au sein de biostromes et donc en milieu récifal (II). A noter que, par ailleurs, quelques spécimens du genre *Helicosalpinx* ont été également identifiés en zone péri-récifal d'arrière récif (III). Enfin, la présence de rares colonies abritant ces endobiontes dans les autres milieux semblent être plutôt le résultat d'un phénomène de transport,
- quant au genre *Trypanopora*, il est trouvé en abondance constante dans les milieux II à IV (environnement récifal à lagunaire).

Ces résultats mettent en évidence que le maximum d'abondance en parasites, à l'exception du genre *Trypanopora*, est localisé au sein de complexes récifaux, correspondant au milieu de vie optimal des coraux tabulés.

A ce propos, Tapanila (2002) avait souligné la tendance des endobiontes à parasiter les faunes dominantes du milieu. De même, Hudson *et al.* (2006) ont souligné que la présence en quantité de parasites était une caractéristique d'un écosystème en bonne santé. En effet, ils ont pu mettre en évidence que l'abondance en parasites était directement liée à l'abondance en hôtes, et que leur présence avait une action bénéfique sur la biodiversité de l'écosystème.

En ce qui concerne le genre *Trypanopora*, il ne semble pas être très sélectif envers le milieu où il va se développer. En effet, il a déjà été signalé (Mistiaen & Poncet, 1983) en abondance directement dans le sédiment de petits biohermes, ce qui prouverait que l'interaction avec un hôte n'est pas obligatoire. Ainsi, on peut en déduire que la présence de *Trypanopora* dans un hôte correspond plus à une opportunité pour cet organisme qu'à un réel besoin.

8.5. Choix de l'hôte

Des études menées sur les parasites vermiformes actuels ont permis de montrer que ces derniers choisissent spécifiquement leur hôte. En effet, plusieurs auteurs ont démontré que les larves, par exemple du genre *Spirobranchus* (polychète actuel de la famille des Serpulidae), s'installent sur un hôte particulier après reconnaissance des émissions chimiques de ce dernier (Marsden & Meeuwig, 1990 ; Hunte *et al.*, 1990).

Afin de visualiser s'il existe un choix particulier dans la sélection de l'hôte par le parasite, une classification ascendante hiérarchique (CAH ; § Méthodes) a été entreprise sur 86 colonies présentant des endobiontes (Fig. 41).

Elle permet de mettre en évidence que les genres *Helicosalpinx* et *Phragmosalpinx* se retrouvent presque exclusivement dans des spécimens du genre *Scoliopora*, et que dans le même temps, les genres *Torquaysalpinx* et *Trypanopora* sont généralement présents dans des spécimens du genre *Alveolites* et *Crassialveolites*. De ces observations, on peut valablement en déduire qu'il est fort probable que le choix de l'hôte au Givétien n'était pas fortuit mais résultait comme actuellement d'une démarche basée sur des reconnaissances, vraisemblablement de nature chimique, propres à garantir un milieu de développement optimal.

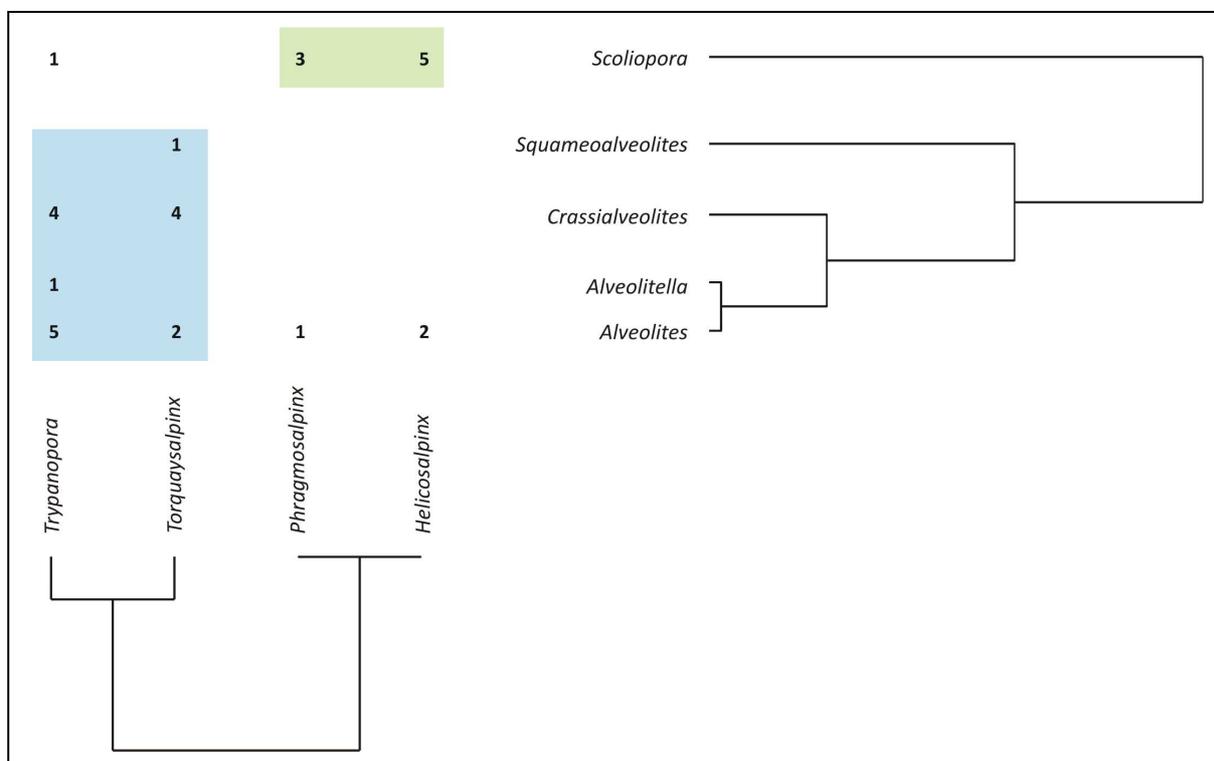


Figure 41 : Classification ascendante hiérarchique réalisée à partir de l'abondance relative (en classe de taille ; Cugny, 1988) des parasites (mode R) et des coraux tabulés (mode Q).

On peut toutefois noter que le genre *Helicosalpinx* a déjà été retrouvé au cours de son existence dans d'autres genres de tabulés comme le genre *Columnopora* à l'Ordovicien. Cette présence semblerait indiquer qu'au-delà d'une reconnaissance chimique évoquée précédemment, le parasite serait en mesure de s'adapter et donc de changer de type d'hôte quand celui-ci disparaît ou qu'il est faiblement représenté dans le milieu (Tapanila, 2005).

Comme nous venons de l'évoquer, les endobiontes choisissent généralement l'hôte dans lequel ils vont s'implanter.

Pour compléter cette approche et compte tenu de la plasticité des coraux tabulés, il est paru intéressant d'évaluer si la morphologie de leur hôte avait une incidence sur le choix de l'endobionte (Fig. 42). En effet, des études sur les coraux modernes ont montré que les parasites privilégiaient les coraux à morphologie massive et à paroi épaisse source d'une meilleure protection face aux contraintes environnementales et donc plus à même de garantir leur pérennité (Tapanila, 2005).

En ce qui concerne les parasites rencontrés dans le cadre de cette étude, la répartition, au sein des différentes morphologies reconnues chez les coraux tabulés, se présente comme suit :

- le genre *Phragmosalpinx* semble être tout particulièrement sélectif en privilégiant exclusivement les formes branchues (100%) ;
- le genre *Helicosalpinx* paraît également particulièrement sensible à la forme branchue (environ 90%) de l'hôte. Cependant, sa présence au sein d'autres morphologies peut laisser penser qu'il est à même de se développer dans un hôte de morphologie différente si cela s'avère nécessaire.

Pour ces deux genres, une telle présence essentiellement circonscrite dans des formes branchues est en nette contradiction avec ce qui est observé chez les organismes modernes. Néanmoins, il faut noter que ces endobiontes s'implantent uniquement en périphérie du corail, là où les parois sont les plus épaisses, ce qui *de facto* leur assure une bonne protection vis-à-vis des conditions externes.

- Le genre *Trypanopora* présente une assez nette préférence pour les formes en dôme (58%). Toutefois, cette préférence n'est pas limitative car le genre est également retrouvé dans d'autres morphologies ;
- il en est globalement de même pour le genre *Torquaysalpinx* ; l'analyse indique un choix préférentiel pour les formes massives (40% en dôme, 40 % tabulaire).

Cette présence presque exclusive dans des formes massives suit la tendance observée chez les organismes actuels.

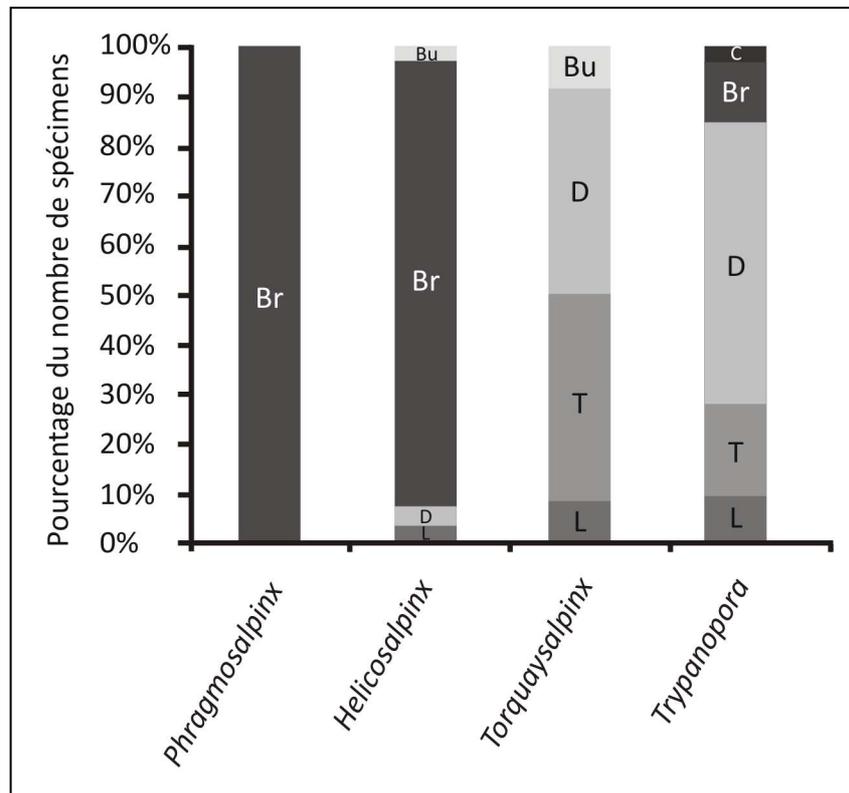


Figure 42 : Histogramme de la distribution des parasites dans les différentes formes de coraux tabulés ; Br = branchue ; Bu = bulbeux ; C = colonnaire ; D = dôme ; L = lamellaire ; T = tabulaire.

8.6. Distribution stratigraphique

Les premiers endobiontes d'organismes constructeurs ont été identifiés à l'Ordovicien supérieur (Tapanila, 2005). Depuis le Silurien jusqu'au Dévonien moyen, la biodiversité et l'abondance des endobiontes ont connu une croissance constante (Tapanila, 2005) avec à priori un apogée au Givétien.

Après le Dévonien moyen, bien que la présence d'endobiontes soit encore identifiée au sein d'autres organismes comme les crinoïdes, il n'a pas été permis, à ce jour, de mettre en évidence une occurrence d'endobiontes au sein des coraux Tabulés (Tapanila, 2005). Cette absence au Dévonien supérieur résulterait du déclin des organismes récifaux après le Givétien (Copper, 2002 ; Tapanila, 2005).

L'analyse de la répartition au cours du Givétien des endobiontes identifiés en Ardennes au bord sud du synclinorium de Dinant (Fig. 43) montre que :

- le genre *Torquaysalpinx* est présent uniquement dans la Formation de Hanonet,
- le genre *Trypanopora* est identifié dans les Formations de Terres d'Haus et du Mont d'Haus,

- le genre *Phragmosalpinx* est retrouvé dans les Formations des Trois-Fontaines et du Mont d'Hauris,
- le genre *Helicosalpinx* est présent tout au long du Givétien mais connaît ses pics d'abondance dans les Formations des Trois-Fontaines et du Mont d'Hauris.

Cette répartition stratigraphique est relativement liée à la répartition et à l'abondance des hôtes infestés (Fig. 43).

En effet, les genres *Helicosalpinx* et *Phragmosalpinx* sont généralement identifiés dans des spécimens de coraux tabulés du genre *Scoliopora* lequel présente son maximum d'abondance dans les Formations des Trois-Fontaines, du Mont d'Hauris et de Fromelennes.

A contrario, les observations réalisées montrent que les coraux présents dans la Formation de Fromelennes sont presque exclusivement dépourvus de parasites. Cette situation tout à fait spécifique s'explique des deux manières suivantes qui peuvent être prises seules ou être cumulées :

- les parasites infesteraient principalement les formes qui dominent le milieu (Tapanila, 2002), ce qui semble être le cas dans cette formation où les stromatopores sont dominants et très nettement parasités ;
- dans cette formation, les coraux tabulés sont très peu diversifiés malgré des conditions jugées favorables à leur épanouissement. Cette situation laisse à penser qu'un élément non identifié à ce jour perturbe leur développement dans un tel milieu. Il semblerait donc que les parasites préfèrent les organismes, de type stromatopore, mieux à même de leur garantir des conditions plus propices à leur survie.

Par ailleurs, en ce qui concerne les genres *Torquaysalpinx* et *Trypanopora*, on relève que leur répartition se fait également en fonction de leur hôte de prédilection, à savoir *Crassialveolites* et *Alveolites*. En conséquence, l'absence d'hôtes potentiels dans les Formations des Trois-Fontaines et de Fromelennes explique qu'aucun spécimen de ces parasites n'a pu être observé.

L'absence simultanée de ces deux types de parasites dans des milieux pourtant riches en hôtes ou présentant tous les facteurs théoriques à leur développement peut cependant laisser penser qu'il y a eu soit un relais faunique entre ces deux genres, soit un phénomène de compétition.

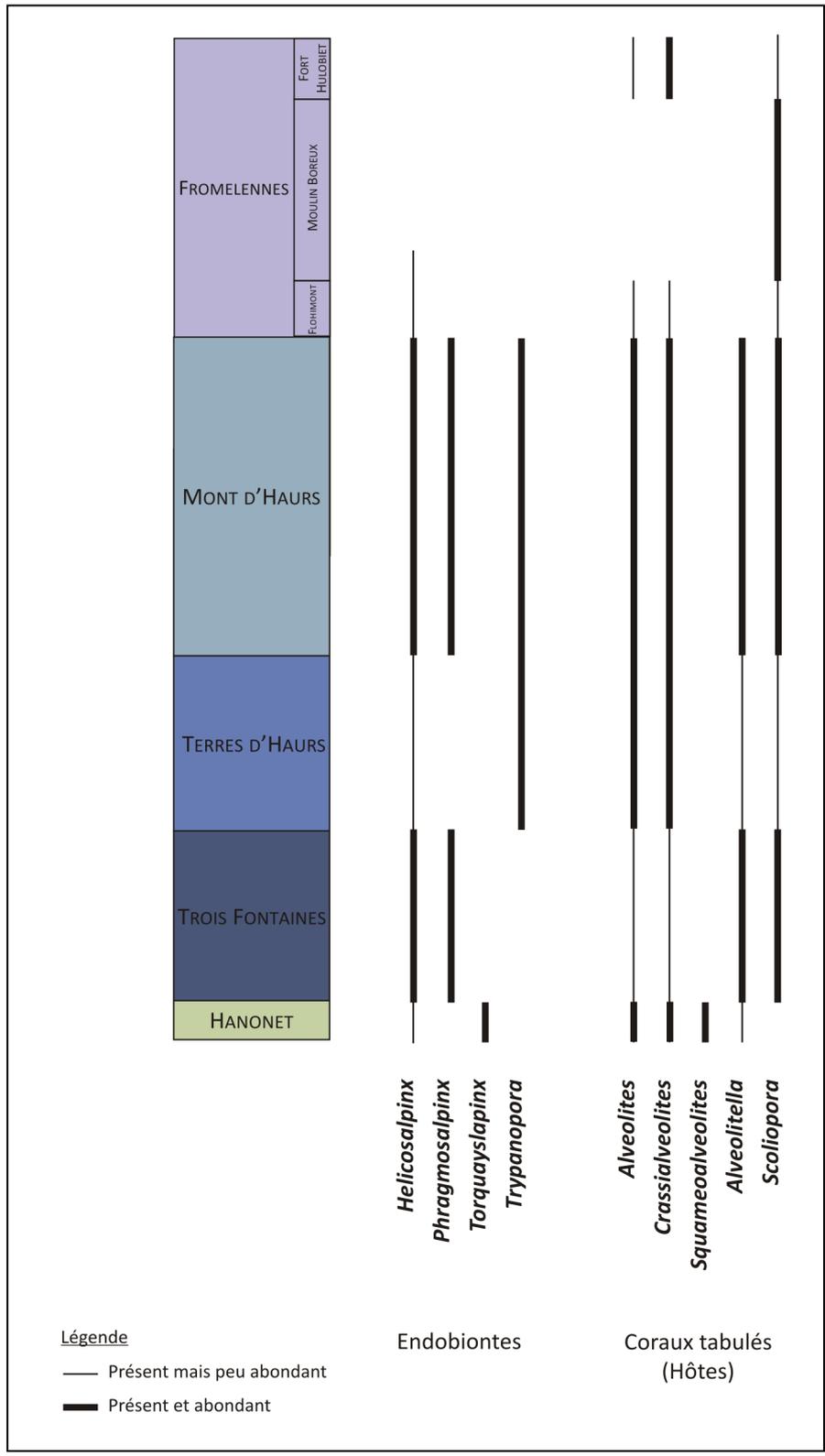


Figure 43 : Distribution stratigraphique schématique des endobiontes et de leurs hôtes.

8.7. Description des endobiontes

Remarque générale : j'ai décidé d'attribuer les spécimens aux différents genres décrits ci-dessous car ils en présentaient toutes les caractéristiques. En revanche, comme cela n'était pas nécessaire pour l'étude écologique, j'ai choisi de ne pas rechercher l'attribution spécifique de ces organismes et donc de ne retenir qu'une présentation en nomenclature ouverte.

Phylum, Classe, Ordre et Famille : inconnu

Genre *Helicosalpinx* OEKENTORP, 1969

Espèce type : *Helicosalpinx concoenatus* (CLARKE, 1908).

Diagnose : voir OEKENTORP, 1969.

Helicosalpinx sp.

Pl. I, Fig. 1-2.

Matériel :

26 spécimens du genre *Scoliopora* (A-CUH 28.3A ; A-MH K3.2 ; D189 ; D187.2 ; D156.1A et B ; D139.5A ; D139.4A ; D126.3 ; D122 ; A-RE 84C4B ; 84D3C ; 84J2B, D et F ; 84K1C, E, F et G ; 84K5.2.2A, C, D, G et H ; 84K5.2.4B ; 84K5.4A).

4 spécimens du genre *Alveolites* (PR18.1A ; A-BX 615.5A ; A-RE 105''14B et C).

Description :

Tubes hélicoïdaux de 1,00-2,50 mm de long, situés dans les parois des corallites et orientés parallèlement au sens de croissance de son hôte. Section transversale arrondie de 0,13-0,18 mm de diamètre.

Absence de paroi.

Espacement entre deux tours de spires compris entre 0,13 et 0,37 mm.

Pas de structure interne visible.

Genre *Phragmosalpinx* SOKOLOV, 1948

Espèce type : *Phragmosalpinx australiensis* SOKOLOV, 1948

Diagnose : voir SOKOLOV, 1948

Phragmosalpinx sp.

Pl. I, Fig. 3-4.

Matériel :

6 spécimens du genre *Scoliopora* (A-BX 609.2C ; A-MH D156.4A ; D156.11A ; A-RE 84J2A ; 84K5.2.4C et H).

1 spécimen du genre *Alveolites* (A-MH D197.3).

Description :

Tubes hélicoïdaux à tours non jointifs longs en moyenne de 2 mm, situés préférentiellement dans les parois de leurs hôtes et orientés parallèlement à l'axe de croissance des corallites.

Tubes à section transversale arrondie de 0,09-0,14 mm de diamètre.

Paroi absente.

Présence le long des tubes de planchers horizontaux.

Espacement entre deux tours de spires compris entre 0,37 et 0,50 mm.

Genre *Torquaysalpinx* PLUSQUELLEC, 1968

Espèce type : *Torquaysalpinx sokolovi* PLUSQUELLEC, 1968

Diagnose : voir PLUSQUELLEC, 1968b

Torquaysalpinx sp.

Pl. I, Fig. 5-6.

Matériel :

9 spécimens du genre *Crassialveolites* (PR 4.1A ; 4.2A ; 4.3 ; 10 ; 19C ; 25.3 ; A-MH 147.2 ; 148.2A ; 149.8A).

3 spécimens du genre *Alveolites* (PR 16.5A ; 17 ; A-MH 149.30A).

1 spécimen du genre *Squameoalveolites* (PR 25.13).

Description :

Tubes hélicoïdaux à section transversale circulaire. Longueur des tubes variables, de 1 à 5 mm. Diamètre des tubes compris entre 0,18 et 0,39 mm.

Paroi calcaire, mince de 0,02-0,03 mm d'épaisseur.

Présence de planchers horizontaux.

Espacement entre deux tours de spires : 0,24-0,42 mm.

Pas de localisation préférentielle au sein de l'hôte.

Genre *Trypanopora* SOKOLOV & OBUT, 1955

Espèce type : *Trypanopora terebra* SOKOLOV & OBUT, 1955.

Diagnose : voir SOKOLOV & OBUT, 1955.

Trypanopora sp.

Pl. I, Fig. 7-8.

Matériel :

21 spécimens du genre *Alveolites* (A-BX 614.8A ; 621.5A ; A-MH Z25.4A ; D205A ; D204.2A ; D201.6B ; D201.2 ; D197.4A ; D197.2A ; D194.5A ; D192.7A ; D192.6A ; D192.3A ; D192.2A ; D181.2B ; D181.2 ; D128.3 ; D121.4A ; D121.2A ; D121.1A ; A-RE 105''14).

11 spécimens du genre *Crassialveolites* (A-BX 609.5D ; A-MH D204.4B ; D201.8A ; D163.2A ; D138.4C ; D138.3A ; D138A ; D128.2A ; D126.3B ; D71.1A ; A-RE 105''6B)

2 spécimens du genre *Alveolitella* (A-MH D181.3 ; D156.5A).

2 spécimens du genre *Scoliopora* (A-BX 623.3A ; 624.6B).

Description :

Tubes hélicoïdaux à section transversale ronde ou ovale de 0,74-1,35 mm de diamètre.

Paroi fine de 0,03-0,07 mm d'épaisseur.

Planchers nombreux, concaves parfois complets mais souvent incomplets, localisés généralement dans la partie interne de la courbure.

Pas de position préférentielle dans les colonies de coraux tabulés.

CHAPITRE IX. CONSIDERATIONS PALEOBIOGEOGRAPHIQUES

9.1. Introduction

Les affinités paléobiogéographiques de la faune givétienne de coraux tabulés du bord sud du synclinorium de Dinant avec quatre autres régions (listées ci-après) sont analysées sur la base des occurrences des espèces et des genres communs avec ces autres régions.

Les affinités fauniques sont calculées à l'aide des coefficients de similarité de Jaccard, Simpson et Dice-Sorensen (§ Méthodes) pour les régions suivantes (Fig. 44) :

- Bord sud du synclinorium de Dinant (BSSD, Ardenne), France – Belgique, faune décrite dans le cadre de ce travail ;
- Boulonnais, France : faune décrite par Brice *et al.*, (1977) et Mistiaen (1988 et 2006) ;
- Bergischen Land, Allemagne, faune décrite par Birenheide (1985) ;
- Monts Sainte-Croix, Pologne : faune décrite par Zapalski (2008) ;
- Versant Ouest de l'Oural, Russie : faune décrite par Sokolov (1952) et Yanet (1972).

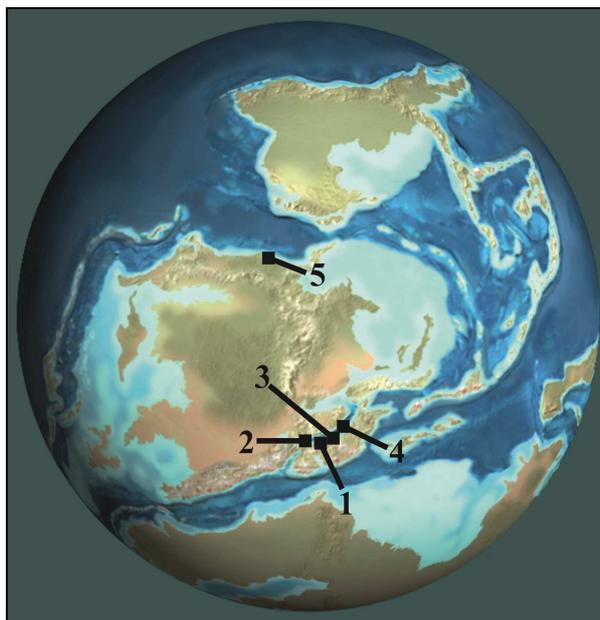


Figure 44 : Localisation des différents sites étudiés sur une reconstitution paléogéographique du Dévonien moyen (d'après Blakey, 2007). 1 : bord sud du synclinorium de Dinant (France/Belgique) ; 2 : Boulonnais (France) ; 3 : Bergischen Land (Allemagne), 4 : Monts Sainte-Croix (Pologne) ; 5 : versant ouest de l'Oural (Russie).

On constate que, selon les auteurs la conception du niveau taxonomique (générique ou spécifique) à partir duquel doit être réalisé ces analyses, diffère.

En effet, selon Racheboeuf (1981) l'étude doit être menée au niveau spécifique afin de mettre en évidence les phénomènes de provincialisme, tandis que Cecca (2002) préfère privilégier le niveau générique afin d'enlever une grande partie du biais lié à une mauvaise détermination des spécimens.

Face à ces avis divergents, les analyses ont été effectuées selon les deux méthodes, avec *in fine* une comparaison des résultats obtenus, ce qui a permis d'évaluer l'influence du niveau taxonomique pris en compte.

L'ensemble des espèces décrites en nomenclature fermée dans cette thèse a été prise en compte. Les espèces en nomenclature ouverte, déterminées en tant que « cf. » ou « ex gr. » ont été traitées de la manière suivante : si lors du dénombrement des taxons, une espèce a été décrite en nomenclature fermée dans une faune et en nomenclature ouverte dans une autre faune (ex : *Thamnopora micropora* et *T. cf. micropora*), dans ce cas, ces deux taxons ont été considérés comme une seule et unique espèce. De même, deux sous-espèces d'une même espèce ont été considérées comme un seul taxon.

Les espèces déterminées en sp. ont été ignorées lors de l'analyse quantitative.

La distribution des espèces et des genres de coraux tabulés est synthétisée dans le tableau 12.

Tableau 12	Ardennes (France/ Belgique)	Boulonnais (France)	Bergischen Land (Allemagne)	Monts Sainte-Croix (Pologne)	Versant ouest de l'Oural (Russie)
<i>Alveolitella</i>	*		*	*	*
<i>Alveolitella acceptata</i>					*
<i>Alveolitella fecunda</i>	*		*	*	*
<i>Alveolitella polenovi</i>					*
<i>Alveolitella polygona</i>				*	
<i>Alveolites</i>	*	*	*	*	*
<i>Alveolites collinensis</i>					*
<i>Alveolites compressus</i>	*			*	
<i>Alveolites densatus</i>	*		*		
<i>Alveolites edwardsi</i>	*		*		
<i>Alveolites elongatus</i>	*				
<i>Alveolites intermixtus</i>	*		*		
<i>Alveolites maillieuxi</i>	*	*		*	*
<i>Alveolites multispinosus</i>	*				
<i>Alveolites obtortus</i>				*	*
<i>Alveolites parvicorallitus</i>			*		
<i>Alveolites parvus</i>	*			*	
<i>Alveolites pseudorbicularis</i>			*		

Tableau 12 (suite)	Ardennes (France/ Belgique)	Boulonnais (France)	Bergischen Land (Allemagne)	Monts Sainte-Croix (Pologne)	Versant ouest de l'Oural (Russie)
<i>Alveolites regularis</i>				*	
<i>Alveolites schladensis</i>			*		
<i>Alveolites subaequalis</i>			*		
<i>Alveolites suborbicularis</i>	*		*	*	
<i>Alveolites tenuissimus</i>	*		*		
<i>Alveolites tischnoffi</i>					*
<i>Aulocystis</i>		*	*		
<i>Aulocystis cronigera</i>			*		
<i>Aulocystis jurkowicensis</i>		*			
<i>Aulocystis reptans</i>			*		
<i>Aulopora</i>	*	*	*	*	*
<i>Aulopora compacta</i>	*	*	*	*	*
<i>Aulopora liniformis</i>			*		
<i>Aulopora parva</i>		*	*		
<i>Aulopora serpens</i>	*	*	*		
<i>Aulopora tubaeformis</i>		*			
<i>Caliapora</i>	*	*	*	*	*
<i>Caliapora battersbyi</i>	*	*	*	*	*
<i>Caliapora reducta</i>					*
<i>Caliapora taltiensis</i>					*
<i>Caliapora venusta</i>				*	*
<i>Caliapora (Mariusilites)</i>	*				
<i>Caliapora (M.) chaetetoides</i>	*				
<i>Celechopora</i>			*		
<i>Celechopora devonica</i>			*		
<i>Chia</i>		*			
<i>Chia polonica</i>		*			
<i>Cladochonus</i>			*		
<i>Cladochonus alternans</i>			*		
<i>Cladochonus schlueteri</i>			*		
<i>Cladopora</i>	*				
<i>Coenites</i>	*			*	*
<i>Coenites aff. variabilis</i>				*	
<i>Coenites dubatolovi</i>					*
<i>Coenites flexibilis</i>					*
<i>Coenites tenella</i>					*
<i>Crassialveolites</i>	*	*	*	*	*
<i>Crassialveolites cavernosus</i>	*	*		*	*
<i>Crassialveolites crassiformis</i>					*
<i>Crassialveolites crassus</i>	*		*	*	*
<i>Crassialveolites multiperforatus</i>				*	*
<i>Crassialveolites oliveri</i>	*				
<i>Dendropora</i>		*			*
<i>Dendropora briceae</i>		*			
<i>Dendropora dubrovensis</i>					*
<i>Emmonsia</i>					*
<i>Emmonsia aspera</i>					*

Tableau 12 (suite)	Ardennes (France/ Belgique)	Boulonnais (France)	Bergischen Land (Allemagne)	Monts Sainte-Croix (Pologne)	Versant ouest de l'Oural (Russie)
Favosites	*		*		*
<i>Favosites antipertusus</i>	*				*
<i>Favosites arshaensis</i>					*
<i>Favosites bijaensis</i>					*
<i>Favosites goldfussi</i>	*		*		*
<i>Favosites jaivaensis</i>					*
<i>Favosites sp.</i>					*
<i>Favosites spinosus</i>					*
<i>Favosites ex gr. placenta</i>					*
Gracilopora	*			*	*
<i>Gracilopora vermicularis</i>					*
Heliolites	*		*		
<i>Heliolites intermedius</i>			*		
<i>Heliolites porosus</i>	*		*		
Hillaepora	*		*		*
<i>Hillaepora circulipora</i>			*		*
<i>Hillaepora spicata</i>	*				
Natalophyllum				*	
<i>Natalophyllum cf. giveticum</i>				*	
Oculipora					*
<i>Oculipora tschotschiae</i>					*
Pachyfavosites	*		*	*	*
<i>Pachyfavosites cronigerus</i>			*		
<i>Pachyfavosites dumosa</i>					*
<i>Pachyfavosites polonicus</i>				*	
<i>Pachyfavosites polymorphus</i>	*		*		*
<i>Pachyfavosites tumulosus</i>					*
Platyaxum	*		*	*	*
<i>Platyaxum clathratum</i>			*	*	*
<i>Platyaxum escharoides</i>	*		*	*	
Remesia	*	*	*		
<i>Remesia crispa</i>	*	*	*		
<i>Remesia tubaeformis</i>			*		
<i>Remesia tubulosa</i>	*				
Roemeria		*	*		
<i>Roemeria infundibulifera</i>		*	*		
Roemeripora			*		
<i>Roemeripora minor</i>			*		
Roemerolites			*		
<i>Roemerolites brevis</i>			*		
<i>Roemerolites conglomeratus</i>			*		
<i>Roemerolites spicatus</i>			*		
<i>Roemerolites tenuis</i>			*		
Roseoporella	*	*	*	*	*
<i>Roseoporella gradatum</i>			*		

Tableau 12 (suite)	Ardennes (France/ Belgique)	Boulonnais (France)	Bergischen Land (Allemagne)	Monts Sainte-Croix (Pologne)	Versant ouest de l'Oural (Russie)
<i>Roseoporella kesickii</i>				*	
<i>Roseoporella media</i>	*	*			
<i>Roseoporella taenioforme</i>					*
<i>Sapporipora</i>					*
<i>Sapporipora deversor</i>					*
<i>Schlueterichonus</i>			*		
<i>Schlueterichonus</i>			*		
<i>Schlueterichonus striatus</i>			*		
<i>Scoliopora</i>	*	*	*		*
<i>Scoliopora conferta</i>					*
<i>Scoliopora denticulata</i>	*	*	*		*
<i>Scoliopora insueta</i>					*
<i>Scoliopora longispina</i>	*				
<i>Scoliopora multispinosa</i>					*
<i>Scoliopora serpentina</i>					*
<i>Squameoalveolites</i>	*		*		
<i>Squameoalveolites fornicatus</i>	*		*		
<i>Squameoalveolites perporosus</i>			*		
<i>Staphylopora</i>		*			
<i>Striatopora</i>	*			*	*
<i>Striatopora</i> aff. <i>peetzi</i>				*	
<i>Striatopora jejuna</i>					*
<i>Striatopora sciuricauda</i>	*			*	
<i>Striatopora tenuis</i>				*	*
<i>Striatopora yavorski</i>					*
<i>Thamnopora</i>	*	*	*	*	*
<i>Thamnopora irregularis</i>	*		*		
<i>Thamnopora absurda</i>					*
<i>Thamnopora</i> aff. <i>certa</i>					*
<i>Thamnopora aliena</i>					*
<i>Thamnopora angusta</i>		*	*		*
<i>Thamnopora apparata</i>					*
<i>Thamnopora boloniensis</i>	*			*	
<i>Thamnopora bublichenkoi</i>					*
<i>Thamnopora caespitosum</i>		*			
<i>Thamnopora cervicornis</i>	*	*	*	*	*
<i>Thamnopora</i> cf. <i>micropora</i>	*			*	
<i>Thamnopora densa</i>					*
<i>Thamnopora dubia</i>		*	*		
<i>Thamnopora fromelennensis</i>	*				
<i>Thamnopora gosseleti</i>			*		
<i>Thamnopora lecomptei</i>	*				
<i>Thamnopora nicholsoni</i>			*		*
<i>Thamnopora patula</i>	*				
<i>Thamnopora polyforata</i>					*
<i>Thamnopora proba</i>	*				

Tableau 12 (suite et fin)	Ardennes (France/ Belgique)	Boulonnais (France)	Bergischen Land (Allemagne)	Monts Sainte-Croix (Pologne)	Versant ouest de l'Oural (Russie)
<i>Thamnopora reticulata</i>	*		*		*
<i>Thamnopora tumefacta</i>					*
<i>Thamnopora urensis</i>			*		
<i>Trachypora</i>					
<i>Trachypora riphaea</i>					*
<i>Tyrganolites</i>					*
<i>Tyrganolites eugeni</i>					*
Total Genres	20	13	21	13	20
Total Espèces	40	18	51	25	60

Tableau 12 : Distribution des espèces de coraux tabulés dans les cinq aires géographiques étudiées.

9.2. Résultats

Les différents résultats de cette étude sont exposés dans deux tableaux.

Le tableau 13 fournit le nombre de taxons (espèce et genre) présents dans chaque site et commun entre les sites.

Le tableau 14 indique les valeurs obtenues après le calcul des affinités fauniques réalisé à l'aide des coefficients de similarité de Jaccard, Simpson et Dice-Sorensen.

L'ensemble des données recueillies pour cette étude paléobiogéographique regroupe 127 espèces réparties en 33 genres. Les différents résultats ont été comparés au niveau générique et spécifique. Les coefficients de similarité de Jaccard (J) et Dice-Sorensen (D) semblent indiquer des tendances similaires.

Sites	Ardennes	Boulonnais	Allemagne	Pologne	Oural
Total	40 [20]	18 [13]	51 [21]	25 [13]	60 [20]
Boulonnais	9 [8]	-	-	-	-
Allemagne	22 [15]	11 [9]	-	-	-
Pologne	14 [12]	5 [6]	8 [9]	-	-
Oural	12 [14]	7 [8]	11 [11]	10[11]	-

Tableau 13 : Données brutes : nombre d'espèces reconnues, [nombre de genres reconnus], de coraux tabulés présents dans les cinq aires géographiques étudiées.

	Sites	Ardennes	Boulonnais	Allemagne	Pologne
Jaccard (<i>J</i>)	Boulonnais	0,184 [0,320]	-	-	-
	Allemagne	0,319 [0,577]	0,190 [0,360]	-	-
	Pologne	0,275 [0,571]	0,132 [0,300]	0,118 [0,360]	-
	Oural	0,136 [0,538]	0,099 [0,320]	0,110 [0,367]	0,133 [0,500]
Simpson (<i>S'</i>)	Boulonnais	0,500 [0,615]	-	-	-
	Allemagne	0,550 [0,750]	0,611 [0,692]	-	-
	Pologne	0,560 [0,923]	0,278 [0,462]	0,320 [0,692]	-
	Oural	0,300 [0,700]	0,389 [0,615]	0,216 [0,550]	0,400 [0,846]
Dice-Sorensen (<i>D</i>)	Boulonnais	0,310 [0,485]	-	-	-
	Allemagne	0,484 [0,732]	0,319 [0,529]	-	-
	Pologne	0,431 [0,727]	0,233 [0,462]	0,211 [0,529]	-
	Oural	0,240 [0,700]	0,179 [0,485]	0,198 [0,537]	0,235 [0,667]

Tableau 14 : Affinités paléobiogéographiques : au niveau spécifique, [au niveau générique] au Givétien en fonction de trois coefficients (Jaccard, Simpson et Dice-Sorensen).

A partir des coefficients de Jaccard (*J*) et Dice-Sorensen (*D*), les affinités fauniques au niveau générique (Tab. 14) sont, par ordre d'importance :

- pour le **bord sud du synclinorium de Dinant** (Fig. 45) avec : le Bergischen Land (0,577 – 0,732), les Monts Sainte-Croix (0,571 – 0,727), le versant ouest de l'Oural (0,538 – 0,700) et le Boulonnais (0,320 – 0,485) ;
- pour le **Boulonnais** avec : le Bergischen Land (0,360 – 0,529), le bord sud du synclinorium de Dinant accompagné du versant ouest de l'Oural (0,320 – 0,485) et les Monts Sainte-Croix (0,300 – 0,462) ;
- pour le **Bergischen Land** avec : le bord sud du synclinorium de Dinant (0,577 – 0,732), le versant ouest de l'Oural (0,367 – 0,537) et le Boulonnais (0,360 – 0,529) à égalité avec les Monts Sainte-Croix ;
- pour les **Monts Sainte-Croix** avec : le bord sud du synclinorium de Dinant (0,571 – 0,727), le versant ouest de l'Oural (0,500 – 0,667), le Bergischen Land (0,360 – 0,529) et le Boulonnais (0,300 – 0,462) ;
- pour le **versant ouest de l'Oural** avec : le bord sud du synclinorium de Dinant (0,538 – 0,700), les Monts Sainte-Croix (0,500 – 0,667), le Bergischen Land (0,367 – 0,537) et le Boulonnais (0,320 – 0,485).

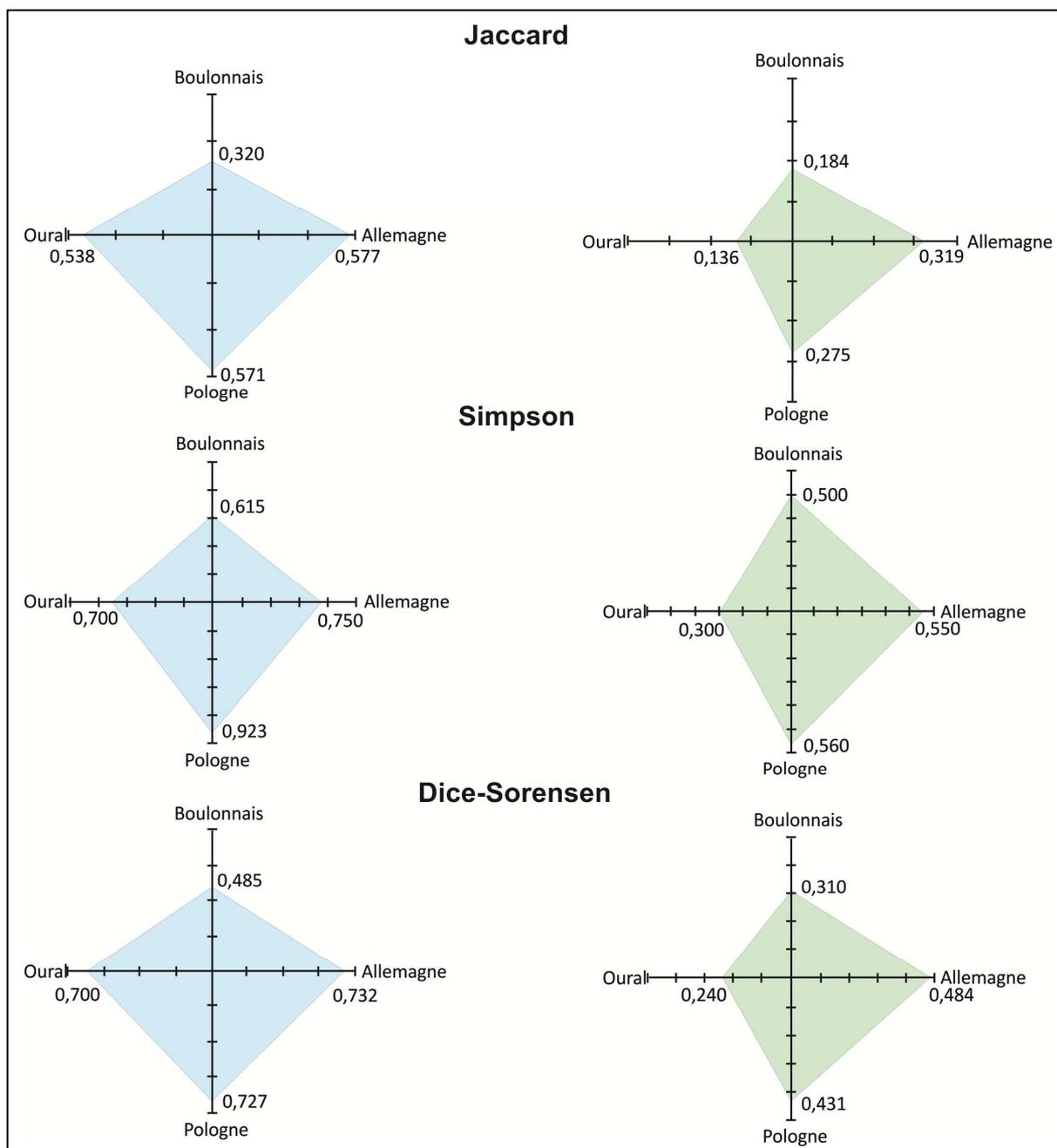


Figure 45 : Affinités fauniques avec l'Ardenne méridionale au Givétien en fonction de trois coefficients (Jaccard, Simpson et Dice-Sorensen). L'Ardenne méridionale se situe à l'intersection des axes. Plus les affinités sont grandes, plus la valeur est élevée. Les graphiques bleus (à gauche) exposent les résultats au niveau générique, les verts (à droite) au niveau spécifique.

Le coefficient de Simpson présente des tendances différentes (Tab. 14), notamment :

- pour le bord sud du synclinorium de Dinant qui se rapproche des Monts Sainte-Croix et s'éloigne du Bergischen Land ;

- pour le Bergischen Land qui est plus proche du Boulonnais et plus loin du versant ouest de l'Oural ;
- pour le versant ouest de l'Oural qui est moins distant des Monts Sainte-Croix et du Boulonnais.

Au niveau spécifique, les affinités fauniques (pour les coefficients J – D) se répartissent différemment (Tab. 14), c'est-à-dire :

- Pour le **bord sud du synclinorium de Dinant** (Fig. 45) avec : le Bergischen Land (0,319 – 0,484), les Monts Sainte-Croix (0,275 – 0,431), le Boulonnais (0,184 – 0,310) et le versant ouest de l'Oural (0,136 – 0,240) ;
- Pour le **Boulonnais** avec : le Bergischen Land (0,190 – 0,319), le bord sud du synclinorium de Dinant (0,184 – 0,310), les Monts Sainte-Croix (0,132 – 0,233) et le versant ouest de l'Oural (0,099 – 0,179) ;
- Pour le **Bergischen Land** avec : le bord sud du synclinorium de Dinant (0,319 – 0,484), le Boulonnais (0,190 – 0,319), les Monts Sainte-Croix (0,118 – 0,211) et le versant ouest de l'Oural (0,110 – 0,198) ;
- Pour les **Monts Sainte-Croix** avec : le bord sud du synclinorium de Dinant (0,275 – 0,431), le versant ouest de l'Oural (0,133 – 0,235), le Boulonnais (0,132 – 0,233) et le Bergischen Land (0,118 – 0,211) ;
- Pour le **versant ouest de l'Oural** avec : le bord sud du synclinorium de Dinant (0,136 – 0,240), les Monts Sainte-Croix (0,133 – 0,235), le Bergischen Land (0,110 – 0,198) et le Boulonnais (0,099 – 0,179).

Les tendances exprimées par le coefficient de Simpson diffèrent de nouveau de celles des deux autres indices de similarité (Tab. 14), notamment :

- pour le bord sud du synclinorium de Dinant plus proche des Monts Sainte-Croix que du Bergischen Land ;
- pour le Boulonnais, plus loin des Monts Sainte-Croix ;
- pour le Bergischen Land plus à proximité du Boulonnais ;
- pour les Monts Sainte-Croix, rapprochés du Bergischen Land ;
- pour le versant ouest de l'Oural moins éloigné des Monts Sainte-Croix et du Boulonnais.

9.3. Discussion

Validité des indices utilisés

Les tendances paléobiogéographiques avec l'indice de Simpson sont en partie contraires à celles obtenues par le calcul des indices de similarité de Jaccard et de Dice-Sorensen, notamment en ce qui concerne le Boulonnais. Ces différences résultent du mode de calcul de l'indice de Simpson. En effet, celui-ci utilise le nombre de taxons de la plus petite faune. Ceci implique que la valeur obtenue est fortement influencée par la taille des faunes étudiées. Le coefficient de Simpson semble donc ici le moins performant pour comparer des affinités fauniques.

Bergischen land (Allemagne)

La similarité des faunes du Bergischen Land en Allemagne avec le BSSD en Ardenne est la plus élevée tant au niveau générique qu'au niveau spécifique. Cette tendance confirme ce qui a déjà été observée au cours d'études sur les stromatopores (Hubert, 2008b) et les brachiopodes (Halamski, 2004, 2008).

Monts Sainte-Croix (Pologne)

Les Monts Sainte-Croix présentent une affinité moyenne avec l'Ardenne. Cela résulte surtout de l'absence de genres très communs en Ardenne comme *Favosites*, *Scoliopora*, *Hillaepora*, *Remesia* et *Heliolites*.

Comparativement à l'Ardenne, l'affinité plus faible des Monts Sainte-Croix avec le Bergischen, est liée à l'absence des genres *Roemerolites* DUBATOLOV, 1963, *Schlueterichonus* BYRA, 1983 et *Aulocystis* SCHLÜTER, 1885 en Ardenne et dans les Monts Sainte-Croix.

Boulonnais

Les résultats obtenus pour le Boulonnais ne sont pas cohérents avec ceux acquis dans des travaux antérieurs sur les stromatopores (Hubert, 2008b) et les brachiopodes (Brice *et al.*, 1994). Aussi, ces études ont mis en évidence une similarité importante des faunes ardennaises avec celles du Boulonnais. Or, la présente étude n'est pas parvenue à de tels résultats et vient donc contredire ces données. En effet, au niveau des coraux tabulés, peu d'espèces dans le Boulonnais ont pu être répertoriées, en rapport à un trop faible nombre d'études menées dans ce secteur. De fait, la principale publication se focalise sur les auloporides et les syringoporides (Mistiaen, 1988). De même, une seule espèce d'*Alveolites* et quatre espèces de

Thamnopora ont été signalées (Mistiaen, 2006) alors que la diversité de ces deux genres est relativement élevée au Givétien dans le reste du monde.

Par conséquent, on peut en déduire que les affinités paléobiogéographiques ne reflètent, peut-être, pas la réalité au niveau des coraux tabulés.

Oural

Les affinités fauniques entre le versant ouest de l'Oural et l'Ardenne (BSSD) présentent des différences notoires selon le niveau taxonomique auquel on se réfère.

En effet, au niveau générique, le versant ouest de l'Oural présente une forte similarité avec les faunes ardennaises. Ce constat résulte de la présence en Oural des genres *Hillaepora* et *Favosites* qui sont par contre absents dans le Boulonnais. Au niveau spécifique, cette même région représente l'aire géographique la plus isolée.

Trois hypothèses peuvent expliquer ce résultat :

- Au Givétien, cette région est située dans un bassin différent (Torsvik & Cocks, 2004) de celui de l'Ardenne source d'une spéciation différente. Dans le même temps, un endémisme important le caractérise (May, 1995a) même si celui-ci disparaît au Givétien supérieur à la suite du « Taghanic onlap » qui favorise le cosmopolitisme.
- Cette région est localisée à une latitude un peu plus élevée (Torsvik & Cocks, 2004) avec des conditions climatiques susceptibles d'être légèrement différentes, ce qui impliquerait par là même des faunes différentes plausibles.
- Le risque d'une « approche culturelle historique » spécifique au regard de la systématique des organismes n'est pas à écarter. Toutefois, le bien-fondé de cette dernière hypothèse nécessiterait des vérifications du matériel à l'origine de ces déterminations.

Au regard de ces résultats, il convient d'admettre qu'il est préférable de réaliser les calculs d'affinités fauniques au niveau spécifique. En effet, la majorité des genres rencontrés au Givétien sont cosmopolites et ne permettent donc pas de tirer des conclusions probantes.

Hormis pour le Boulonnais, il résulte que la distribution des faunes peut s'expliquer par la proximité paléogéographique qui se caractérise par une décroissance de la similarité des faunes depuis le Bergischen Land (Allemagne) jusqu'à l'Oural (Russie).

CHAPITRE X. SYSTEMATIQUE

10.1. Remarques sur la position systématique des coraux tabulés

Le groupe Tabulata a été créé par Milne-Edwards & Haime en 1850 qui l'ont attribué au groupe des cnidaires.

Cependant, cette position a parfois été contestée depuis l'attention portée aux sclérosponges (Flügel, 1976 ; Stehl, 1978 ; Kazmierczak, 1984, 1989, 1993, 1994) et le transfert des Chaetetides dans les Spongiaires (Hartman & Goreau, 1972, 1975). A noter que certains auteurs les ont même classés dans le groupe des bryozoaires (Fenton et Fenton, 1937 ; Brood, 1970).

Toutefois, l'examen comparatif de la taille des corallites et de la microstructure souligne les différences entre Sclérosponges et Tabulés (Scrutton, 1987). De plus, la découverte de polypes fossilisés (Copper, 1985) et la mise en évidence de la symétrie douze chez les tabulés (Mistiaen, 1989) ont nettement contribué à leur rapprochement avec les Anthozoa.

10.2. Rappel des règles synonymiques utilisées

Les règles de synonymies utilisées suivent celles décrites par Richter (1948) :

- 1952 – matériel probablement conspécifique avec celui présenté dans cette étude ;
- 1952* – matériel non illustré et/ou non décrit ;
- * 1952 – première utilisation du nom valide ;
- v 1952 – matériel observé par le présent auteur ;
- 1952 – matériel conspécifique ;
- p 1952 – matériel partiellement conspécifique ;
- non 1952 – matériel différent de celui présenté ici ;
- ? 1952 – conspécificité douteuse du matériel avec celui présenté ici.

10.3. Discussions sur la microstructure

Le problème de l'originalité des microstructures observées chez les Tabulés et la question de leur utilisation en systématique sont sujets à controverse depuis les premières observations en lame ultra mince (Lafuste, 1958).

En effet, certains auteurs considèrent que les microstructures observées sont primaires et donc biogéniques (Lafuste 1958, 1959a, b, 1963 ; Plusquellec & Tchudinova, 1977 ; Plusquellec & Sando, 1987 ; Lafuste & Tourneur, 1991). D'autres auteurs interprètent la majorité de ces microstructures, notamment les éléments lamellaires et microlamellaires, comme secondaires, c'est-à-dire d'origine diagénétique (Kato, 1963 ; Oekentorp, 1972, 1989, 2001 ; Oekentorp & Brühl, 1999). Pour Oekentorp (2007), par exemple, les microstructures des coraux paléozoïques n'appartenant pas aux types fibreux et trabéculaires, ne peuvent être d'origine biogénique car on ne retrouve jamais leur équivalent à l'actuel.

Cependant, récemment, Nothdurft & Webb (2007) soulignent la présence chez les coraux scléactiniaires (organismes récents et actuels les plus proches des Tabulés) d'éléments microstructuraux semblables aux lamelles et microlamelles des coraux Tabulés, ce qui apporte un argument en faveur de la nature biogénétique de ces éléments.

Perrin & Cuif (2001) ont montré, quant à eux, à partir d'analyses sur des scléactiniaires que les changements diagénétiques commencent très tôt à l'échelle de la vie de la colonie : 10 à 20 ans après la formation des tissus durs. Néanmoins, les spécificités microstructurales et biochimiques des organismes entraînent une susceptibilité différentielle des espèces aux processus diagénétiques. Par conséquent, bien qu'affectées par la diagenèse, les microstructures observées sont pour Perrin et Cuif (2001) le reflet de la microstructure originelle de l'organisme.

De nombreux partisans de la microstructure ont longtemps souhaité intégrer les caractéristiques microstructurales des organismes dans les diagnoses, quelque soit le niveau taxonomique (Lafuste, 1979, 1981, 1986 ; Lafuste *et al.*, 1992 ; Plusquellec *et al.*, 2004).

Toutefois, une étude réalisée (Pinte, 2008) apporte des arguments sur la difficulté d'utiliser la microstructure en taxonomie. Cette étude, basée sur la comparaison de la microstructure de plusieurs spécimens appartenant à différentes espèces du genre *Syringopora* GOLDFUSS, 1826 de part et d'autre de la limite Frasnien/Famennien, a permis de montrer qu'il n'était pas possible de distinguer trois espèces de même âge à l'aide de la microstructure.

Par ailleurs, il a été observé une évolution de la microstructure au cours du temps chez le genre *Syringopora*. En effet, les spécimens frasniens présentent une paroi constituée d'une couche externe fibreuse et d'une couche interne lamellaire alors que les spécimens famenniens ont un développement d'une couche médiane microlamellaire (Fig. 46).

Ainsi, il a été mis en évidence que le caractère « microstructure » fluctue beaucoup en fonction de paramètres environnementaux.

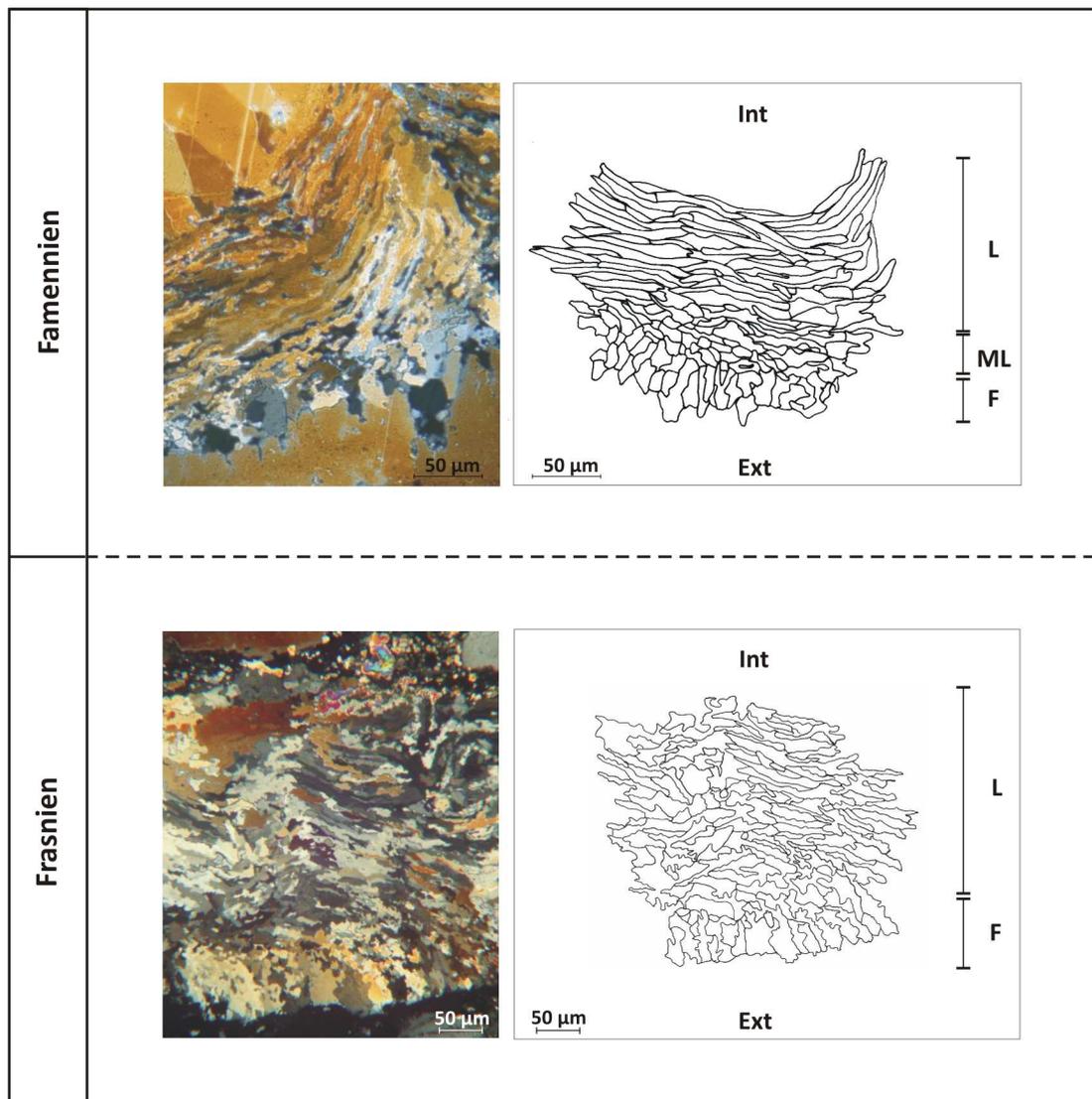


Figure 46 : Evolution de la composition microstructurale de la paroi chez *Syringopora reticulata* GOLDFUSS, 1826 au Frasnien et au Famennien en Ardenne méridionale. F = fibres ; ML = microlamelles ; L = lamelles (modifié d'après Pinte, 2008).

Dans le cadre taxonomique de mon travail, j'ai préféré ne pas utiliser la microstructure puisque je n'étais pas en mesure de prouver la valeur systématique de ce caractère.

10.4. Description raisonnée des espèces

Classe Anthozoa EHRENBERG, 1834

Sous classe Tabulata MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850

Ordre Heliolitida FRECH, 1897

Sous ordre Heliolitina FRECH, 1897

Famille Heliolitidae LINDSTRÖM, 1876

Genre *Heliolites* DANA, 1846

Espèce type: *Astraea porosa* GOLDFUSS, 1826 (d'après la désignation d'origine).

Diagnose: voir HILL, 1981 p. F603.

Heliolites cf. *porosus* (GOLDFUSS, 1826)

Pl. II, Fig. 1.

- * 1826. *Astraea porosa* sp. nov. ; Goldfuss, p. 60, pl. 21, Fig. 7.
- p 1899. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Lindström, p. 53, pl. 2, Fig. 29-37, pl. 3, Fig. 3-7.
- ? 1936. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Lecompte, p. 93, pl. 14, Fig. 2-5.
- ? 1947. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Le Maître, p. 83, pl. 19, Fig. 1-2, pl. 20, Fig. 1-4.
- ? 1951. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Tchernychev, p. 88, pl. 22, Fig. 3-5.
- ? 1954. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Fontaine, p. 72, pl. 8, Fig. 10-11.
- ? 1958. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Stasinska, p. 223, pl.33, Fig.1-3.
- ? 1980. *Heliolites porosus* ssp. A ; Iven, p. 171, pl. 15, Fig. 3-4.
- ? 1980. *Heliolites porosus* ssp. B ; Iven, p. 171, pl. 13, Fig. 3-5.
- ? 1980. *Heliolites porosus* ssp. C ; Iven, p. 172, pl. 15, Fig. 1.
- ? 1992. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Nowinski, p. 201, Fig. 15.
- ? 1993. *Heliolites porosus* ssp. A ; Fernández-Martínez, p. 310-313.
- ? 1993. *Heliolites porosus* ssp. B ; Fernández-Martínez, p. 307-310.
- ? 1999. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Fernández-Martínez, p. 104, Fig. 6.
- ? 1999. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Brühl, p. 37.
- ? 2007. *Heliolites porosus* (Goldfuss) ; Hubert *et al.*, p. 251

Matériel :

Baileux : 11 spécimens (A-BX 609.2A ; 614.5A ; 614.7A ; 618.6A ; 618.6B ; 618.7 ; 618.7C ; 620.2B ; 620.2C ; 621.3A ; 622.1A).

Mont d'Hours : 1 spécimen (A-MH Z13.2A).

Description :

Colonies colonnaires, en dôme ou bulbeuses pluricentimétriques.

Tabularium de forme arrondie en section transversale, dont le contour est un peu crénelé. Diamètre du tabularium de 1,32-1,48 mm. Coenenchyme constitué de tubules généralement hexagonaux de 0,34-0,42 mm de diamètre. En moyenne, 4 à 5 tubules accolés entre deux tabulariums adjacents, correspondant à une distance de 1,69-2,04 mm entre eux. En section longitudinale, tabularium courbé.

Planchers abondants, complets ou incomplets, horizontaux, très ondulés et espacés de 0,11-0,46 mm. Au sein des tubules, diaphragmes horizontaux ou légèrement obliques, complets ou incomplets, droits ou faiblement concaves et espacés de 0,12-0,26 mm.

Appareil septal non visible en coupe longitudinale. En section transversale, septes très réduits.

Discussion :

Les caractères quantitatifs et qualitatifs des spécimens récoltés rappellent fortement ceux de l'espèce *Heliolites porosus*. Les seules différences résident en un diamètre des tabularia légèrement plus réduits et en un espacement de planchers plus faibles.

L'une des difficultés majeures de l'attribution spécifique des *Heliolites* est la distinction des caractères dits diagnostiques de ceux qui sont sujets à une forte variabilité. Ainsi, Stasinska (1958) et Fernández-Martínez (1999) soulignent les problèmes liés à la création par d'autres auteurs de nombreuses sous espèces ou variétés qui ne sont en réalité que le résultat de variabilités intracoloniales et intraspécifiques fortes.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Allemagne (Eifélien, Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Eifélien, Givétien), Devon en Angleterre (Eifélien), Vietnam (Eifélien), Afrique du Nord (Eifélien), Montagnes Cantabriques en Espagne (Givétien).

Heliolites sp.

Pl. II, Fig. 2.

Matériel :

Baileux : 4 espèces (A-BX 607.1B ; 618.11A ; 619.2A ; 622.5A).

Description :

Colonies bulbeuses ou en dôme pluricentimétrique.

Tabularium arrondi en section transversale de 1,09-1,33 mm de diamètre. Tubules, constituant le coenenchyme, polygonaux (généralement pentagonaux) ou polygonaux arrondis. Diamètre des tubules de 0,22-0,43 mm. 2 à 4 tubules entre deux tabularia adjacents, ce qui représente environ 0,54-1,82 mm. En coupe longitudinale, tabularium droit ou faiblement courbé.

Planchers très nombreux, complets ou incomplets, horizontaux, très ondulés, parfois pliés et espacés de 0,20-0,63 mm. Dans les tubules, diaphragmes horizontaux, complets ou incomplets, généralement plats et espacés de 0,12-0,30 mm.

Appareil septal non visible en section longitudinale. En coupe transversale, 12 septes sont visibles et très développés. Alternance de septes très longs (0,39-0,41 mm) et plus courts (0,20-0,27 mm).

Discussion :

Les spécimens décrits ci-dessus présentent des différences avec le matériel attribué à *Heliolites* cf. *porosus*. En effet, le diamètre et l'espacement des tabularia sont plus faibles, la forme des tubules est plus arrondie en raison d'un épaissement de la paroi et l'appareil septal est très développé.

J'ai pour l'instant considéré ces différences comme suffisamment importantes pour séparer ces deux espèces. Néanmoins, je n'exclue pas la possibilité qu'il s'agisse en réalité de variabilité morphologique de *Heliolites* cf. *porosus* liée à un mode de conservation ou un stade de croissance différent (Stasinska, 1958).

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Ordre Favositida WEDEKIND, 1937

Famille Favositidae DANA, 1846

Sous Famille Favositinae DANA, 1846

Genre *Favosites* LAMARCK, 1816

Espèce type: *Favosites gothlandicus* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850.

Diagnose: voir HILL 1981, p. F541.

Favosites cf. *goldfussi* D'ORBIGNY, 1850

Pl. II, Fig. 3.

- * 1850. *Favosites goldfussi* sp. nov. ; d'Orbigny, p. 107.
- 1851. *Favosites goldfussi*; Milne-Edwards & Haime, p. 235, pl. 10, Fig. 3.
- 1936. *Favosites goldfussi* Orbigny ; Jones, p. 19-21, pl. 2, Fig. 8-10.
- 1937. *Favosites goldfussi* Orbigny ; Jones, p. 94, pl. 13 Fig. 6, pl. 14, Fig. 1 [*cum syn.*].
- v· 1939. *Favosites goldfussi* forma *pyriformis* ; Lecompte, p. 83, pl. 13, Fig. 7-13, pl. 14, Fig. 1-4 [*cum syn.*].
- v· 1939. *Favosites goldfussi* forma *regularis* ; Lecompte, p. 89, pl. 13, Fig. 1-6.
- ? 1947. *Favosites goldfussi* forma *regularis* Lecompte ; Le Maître, p. 60, pl. 22, Fig. 4.
- 1952. *Favosites goldfussi* Orbigny; Sokolov, p. 24, pl. 1, Fig. 1-4, pl. 2, Fig. 1 [*cum syn.*].
- 1954. *Favosites goldfussi* Orbigny; Stasinska, p.281, Fig. 1-3.
- ? 1954. *Favosites* cf. *goldfussi* Orbigny; Fontaine, p. 36.
- 1954. *Favosites goldfussi* forma *regularis* Lecompte; Fontaine, p. 38, pl. 3, fig. 4-5.
- 1955. *Favosites goldfussi* Orbigny; Sokolov, pl. 4, Fig. 3-4.
- 1958. *Favosites goldfussi* Orbigny; Stasinska, p.189, pl.1, Fig. 3, pl. 5, Fig. 1-3, pl. 4, Fig. 1-3.
- 1959. *Favosites goldfussi* Orbigny; Yanet, p. 86, pl. 39, Fig. 3.
- 1960. *Favosites goldfussi* Orbigny; Mironova, p. 351, pl. 17, Fig. 3.
- 1962. *Favosites goldfussi* Orbigny; Dubatolov, p. 26, pl. 12, Fig. 1, pl. 17, Fig. 1 [*cum syn.*].
- ? 1967. *Favosites goldfussi* Orbigny; Tong-Dzuy, p. 10, pl. 1, Fig. 2 [*cum syn.*].
- 1970. *Favosites goldfussi* Orbigny; Jell & Hill, p. 10, pl. 5, Fig. 1-3.
- 1972. *Favosites goldfussi goldfussi* Orbigny; Dubatolov, p. 54, pl. 8, Fig. 1.
- 1974. *Favosites goldfussi* Orbigny; Tchudinova, p. 39, pl. 7, Fig. 1.
- 1976. *Favosites goldfussi* Orbigny; Stasinska & Nowinski, p. 301, pl. 31, Fig. 1.
- ? 1982. *Favosites goldfussi* Orbigny; Dubatolov, p. 58.
- 1985. *Favosites goldfussi* Orbigny ; Tourneur, p. 312, Fig. 164-165, pl. 28-32 [*cum syn.*].
- 1985. *Favosites goldfussi* Orbigny ; Birenheide, p. 53, pl. 8.
- ? 1988. *Favosites goldfussi* Orbigny ; Al'chovik & Ivanovskij, p. 45, pl. 7, Fig. 1-9.
- 1993a. *Favosites goldfussi* Orbigny ; May, p. 110, pl. 1, Fig. 1-2.
- 2007. *Favosites goldfussi* Orbigny; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 274.3A ; 274.4A).

Mont d'Haus : 24 spécimens (PR29.1 ; PR 21.1 ; PR21.2A, B, C ; PR8.3 ; PR22 ; A-MH 148.4 ; 149.3 ; 149.7 ; 149.11 ; 149.12 ; 241.1 ; 241.1A ; 241.3A ; 241.4A, B ; 241.5A ; 241.6A ; 246A ; 256.4A ; 257 ; 257.2A ; 30.2A).

Description :

Colonies colonnaires, bulbeuses, en dôme ou tabulaires de hauteur comprise entre 30 et 70 mm. Spécimens très recristallisés.

Corallites à section transversale polygonale régulière. Lumens également polygonaux de 1,65-2,40 x 2,30-3,00 mm de diamètre.

Paroi très fine de 0,10-0,15 mm de double épaisseur. Ligne médiane parfois visible.

Pores relativement rares, ronds, de 0,19-0,28 mm de diamètre et espacés de 0,50 mm en moyenne.

Planchers complets, très nombreux, horizontaux, plats, convexes ou légèrement concaves. Espacement des planchers très variables, de 0,50 à 1,55 mm.

Appareil septal représenté par de petites épines souvent rares mais pouvant être localement abondantes dans certains corallites.

Discussion :

Les colonies décrites ci-dessus présentent les traits caractéristiques du lectotype de l'espèce *Favosites goldfussi* définie par Jones (1936) et décrit par Tourneur (1985). Elles présentent, toutefois, des lumens parfois plus étroits et un espacement entre pores plus faibles.

L'identification de cette espèce, et des espèces de *Favosites* en général, est rendue difficile par le très grand nombre d'études réalisées dont les points de vue divergents ont engendré un grand nombre de sous espèces et de variétés. Par conséquent, je ne peux être totalement certaine de cette détermination.

Il est à noter que les spécimens récoltés, au contraire du matériel de Tourneur (1985), présentent une variabilité morphologique très faible. Cela est sûrement lié au fait qu'ils ont été récoltés dans les mêmes types de faciès.

Une comparaison avec *Favosites antipertusus* est effectuée dans la discussion de cette espèce.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien), Asturies en Espagne (Eifélien), Afrique du Nord (Eifélien), Oural en Russie (Eifélien, Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Eifélien), Vietnam (Dévonien moyen).

Favosites antipertusus Lecompte, 1939

Pl. II, Fig. 4.

- * v · 1939. *Favosites antipertusus* sp. nov. ; Lecompte, p. 92, pl. 14, Fig. 6-7.
- 1952. *Favosites antipertusus* Lecompte ; Sokolov, p. 37, pl. 6, Fig. 4-5, pl. 7, Fig. 4-5.
- 1959. *Favosites antipertusus* Lecompte; Yanet, p. 89, pl. 40, Fig. 2.
- ? 1971. *Gephuropora antipertusus* (Lecompte) ; Mironova, p.41.
- 1975. *Favosites (Favosites) antipertusus* Lecompte; Oekentorp, p. 15, pl. 1, Fig. 1-2.
- ? 1982. *Favosites antipertusus* Lecompte; Dubatolov, p.59.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 272.1A ; 272.4A).

Description :

Colonies bulbeuses ou en dôme de hauteur comprise entre 35 et 44 mm.

Corallites polygonaux réguliers en section transversale. Lumens de forme polygonale de 1,72-2,09 x 1,84-2,59 mm de diamètre.

Paroi fine d'aspect parfois ondulé, à double épaisseur très variable de 0,13-0,22 mm en moyenne. Amincissement de la paroi au contact des pores muraux. Ligne médiane discontinue parfois discernable.

Pores très fréquents, petits et ronds, de 0,29-0,42 mm de diamètre, souvent fermés par des « pores plates » (expression anglaise qui désigne le diaphragme fermant les pores) et espacés 0,50-0,64 mm.

Planchers plats ou convexes, horizontaux ou parfois obliques, d'écartement variable de 0,55-2,16 mm en moyenne.

Épines petites à base large, très nombreuses (jusqu'à 14 épines sur une section de corallite) observées exclusivement en coupe transversale.

Discussion :

Les dimensions des caractères et la morphologie interne des colonies permettent d'assigner les spécimens à l'espèce *Favosites antipertusus*. En effet, à l'exception de

corallites un peu plus petits et des pores plus grands, toutes les autres valeurs biométriques semblent être les mêmes.

Cette espèce a rarement été reconnue par les auteurs et certains dont Tourneur (1985), l'ont mise en synonymie avec *Favosites goldfussi*. Cependant, elle en diffère par des parois plus épaisses et ondulées, par un appareil septal de morphologie nettement différente ce qui lui confère un aspect général bien particulier. Je considère donc ces caractères comme assez différents pour maintenir cette espèce.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), versant ouest de l'Oural en Russie (Givétien).

Sous Famille Pachyfavositinae MIRONOVA, 1965

Genre *Pachyfavosites* SOKOLOV, 1952

Espèce type: *Calamopora polymorpha* var. *tuberosa* GOLDFUSS, 1926 (d'après la désignation d'origine).

Diagnose: voir HILL 1981, p. F548, voir aussi TOURNEUR 1985, p. 285.

Pachyfavosites polymorphus (GOLDFUSS, 1826)

Pl. III, Fig. 1.

- * 1826. *Calamopora polymorpha* var. *tuberosa*. ; Goldfuss, p. 74, pl. 27, Fig. 2.
- p 1936. *Favosites polymorphus* (Goldfuss) ; Lecompte, p. 34, pl. 7, Fig. 1-2 [*cum syn.*].
- v p 1939. *Thamnopora polymorpha* (Goldfuss) ; Lecompte, p. 104.
- 1951. *Favosites polymorphus* (Goldfuss) ; Tchernychev, p. 33, pl. 7, Fig. 6-8.
- 1952. *Favosites (Pachyfavosites) polymorphus* (Goldfuss) ; Sokolov, p. 44, pl. 9, Fig. 1-4, pl. 10, Fig. 1-3.
- 1964. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Tchudinova, p. 18, pl.1, Fig. 1.
- ? 1967. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Tong-Dzuy, p. 53, pl. 9, Fig. 1.
- 1985. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Birenheide, p. 68, pl. 17.
- p 1985. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Tourneur, p. 287, pl. 22-27.
- 1993. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Lütte, p. 61, pl.1, Fig. 2-6.
- 1993a. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; May, p. 123, pl. 3, Fig. 1. [*cum syn.*].
- 2005. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Stadelmaier *et al.*, p. 18, pl. 7, Fig. 1-8.
- 2007. *Pachyfavosites polymorphus* (Goldfuss) ; Hubert *et al.*, p. 250

Matériel :

Baileux : 13 spécimens (A-BX 380.1B ; 380.1D ; 380.1E ; 380.3B ; 380.3C ; 380.4A ; 380.5A ; 380.8 ; 388.2A ; 388.3A ; 460.1 ; 460.3 ; 623.2A).

Description :

Colonies bulbeuses ou en dôme de hauteur comprise entre 24 et 56 mm.

Corallites prismatiques en coupe transversale de diamètre. Lumens de 0,79-1,11 x 0,94-1,17 mm arrondis en raison d'un épaissement de la paroi au niveau des angles des corallites.

Paroi mince de 0,15-0,25 mm de double épaisseur. Ligne médiane non observée.

Pores bisériés, alternés et ronds, de 0,15-0,24 mm de diamètre, espacés de 0,42-0,74 mm. Pores situés sur les faces des corallites et souvent fermés par des « pores plates ».

Planchers abondants, horizontaux, plats ou légèrement concaves, complets ou incomplets. Espacement des planchers irréguliers, compris entre 0,23 et 0,61 mm.

Appareil septal absent.

Discussion :

Les spécimens récoltés sont forts semblables au lectotype défini par Sokolov (1952) et aux paralectotypes de Tourneur (1985). Ils diffèrent, cependant, par des corallites un peu plus petits.

Les données concernant l'épaisseur de la paroi varient, en fonction des auteurs. Si Birenheide (1985) évoque des valeurs comprises entre 0,20 et 0,40 mm, celles données par Lecompte (1939) et Tourneur (1985) sont nettement plus faibles (inférieures à 0,15 mm). De toute évidence, l'épaisseur de la paroi observée dans le matériel d'étude se rapproche des valeurs indiquées par Birenheide (1985) pour cette espèce.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Eifel en Allemagne (Givétien), Oural en Russie (Givétien), Vietnam (Givétien ?).

Pachyfavosites sp.

Pl. III, Fig. 2.

Matériel :

Mont d'Hours : 29 spécimens (A-MH D167.5 ; 33A ; 33.1 ; 33.2 ; 33.3 ; 33.4 ; 33.4A ; 33.5 ; 33.5A ; 33.5B ; 33.6 ; 33.6A ; 33.7 ; 33.7A ; 33.9 ; 33.10 ; 33.11 ; 33.11A ; 33.12 ; 33.13 ; 33.15A ; 42 ; 49.1 ; 49.2 ; 52.1 ; 52.2 ; E42.1 ; D76.1B ; D52.2).

Description :

Colonies branchues de 17-25 mm de diamètre.

Corallites à section polygonale. En coupe longitudinale, organisation des corallites en éventail et ouverture de ceux-ci presque perpendiculairement à la surface. Lumens ronds ou ovales en coupe transversale de 0,80-1,07 x 0,90-1,13mm de diamètre.

Paroi de 0,23-0,35 mm de double épaisseur, plus épaisse au niveau des angles des corallites. Pas de ligne médiane visible. Amincissement de la paroi à proximité des pores muraux.

Pores nombreux, unisériés (?), ronds, de 0,18-0,23 mm de diamètre, faiblement espacés (0,53-0,78 mm).

Planchers abondants, horizontaux ou inclinés, plats, espacés irrégulièrement (0,23-0,76 mm).

Pas d'appareil septal observé.

Discussion :

Les colonies étudiées ne sont pas sans rappeler les spécimens attribués à l'espèce *Pachyfavosites polymorphus*, dont elles se différencient, toutefois, par une morphologie externe branchue et par des parois plus épaisses.

L'habitus branchu est intimement lié au contexte environnemental du milieu et ne peut donc pas constituer un caractère diagnostique. Se pose alors encore le problème de l'épaisseur de la paroi. Des études, dans l'actuel (Todd, 2008), ont démontré que la morphologie externe des colonies pouvaient avoir une nette influence sur celle des corallites. L'espèce *Pachyfavosites sp.* pourrait donc correspondre à un morphotype de l'espèce *Pachyfavosites polymorphus*. Cependant, n'ayant pas retrouvé ces deux espèces dans les mêmes sites et les mêmes formations, j'ai préféré les distinguer.

Cette espèce présente également une forte ressemblance avec *Thamnopora cervicornis*. Elle s'en distingue pourtant par un diamètre de branche plus important, une épaisseur de paroi plus forte et par un recourbement plus faible des corallites vers l'extérieur.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Super Famille Pachyporicae GERTH, 1921

Famille Pachyporidae GERTH, 1921

Genre *Cladopora* HALL, 1851

Espèce type: *Cladopora seriata* HALL, 1851

Diagnose: voir HILL, 1981, p. F576.

Cladopora sp.

Pl. III, Fig. 3.

Matériel :

Mont d'Haus : 5 spécimens (PR21.3 ; PR19.13 ; A-MH 149.5A et B ; 241.5).

Description :

Colonies branchues de 1,50 à 1,87 mm de diamètre (estimation en coupe longitudinale) souvent encroûtées par des bryozoaires. Aucun spécimen n'a permis de fournir une coupe transversale des colonies, en conséquent, seuls les caractères observés en section longitudinale sont décrits.

Corallites et lumens (0,09-0,19 mm) étroits, ouverts à la surface avec un angle très aigu.

Paroi mince dans la zone axiale de 0,03-0,06 mm d'épaisseur.

Epaississement de la paroi en périphérie puis régression de celle-ci dans la partie la plus distale donnant à la colonie, un aspect d'épi de blé.

Ni pore, ni plancher ou appareil septal n'ont été observés.

Discussion :

Les spécimens étudiés se rapprochent un peu de *Cladopora gracilis* par les dimensions des corallites et des parois.

Cependant, l'absence de coupe transversale empêche une observation optimale de l'ensemble des caractères diagnostiques. De plus, l'encroûtement par des bryozoaires altère la vision de la morphologie externe des colonies, ce qui ne facilite guère la détermination. C'est pourquoi j'ai choisi de les laisser en nomenclature ouverte.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Genre *Gracilopora* TCHUDINOVA, 1964

Espèce type: *Gracilopora acuta* TCHUDINOVA, 1964.

Diagnose: voir TCHUDINOVA, 1964, p. 31.

Gracilopora sp.

Pl. III, Fig. 4.

Matériel :

Cul d'Houille : 15 spécimens (A-CUH 11E4 ; 17E ; 17.9A ; 20A ; 49.2A ; 52.4A ; 58.4A ; 64B ; 64.2A ; 64.2C ; 64.2G ; 64.2H ; 64.2I ; 64.3 ; 117B).

Description :

Colonies branchues à section transversale ovale. Branches minces de 4 à 6 mm de diamètre. Zone axiale occupant un peu plus de la moitié du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux arrondis en coupe transversale, et lumens ronds, petits et étroits de 0,21-0,34 mm de diamètre dans la zone axiale. En section longitudinale, ouverture des corallites perpendiculairement à la surface.

Paroi assez fine de 0,06-0,10 mm d'épaisseur dans la zone axiale. Epaissement important de la paroi en périphérie (jusqu'à 0,50 mm de double épaisseur). Ligne médiane visible uniquement dans la zone axiale.

Pores ronds de 0,15-0,22 mm de diamètre, assez abondants notamment en périphérie et espacés de 0,44-0,56 mm.

Planchers horizontaux ou inclinés, concaves ou convexes, irrégulièrement espacés (0,19-0,58 mm). Pas de plancher visible en périphérie.

Epines rares.

Discussion :

Par la forme des corallites et des lumens, l'arrangement des corallites, et par la taille des branches, le matériel décrit ci-dessus se rapproche du genre *Gracilopora*. Je n'ai pu rapprocher le matériel d'étude à aucune espèce de *Gracilopora* connue.

Cependant, il est à noter que les colonies présentent une convergence morphologique forte avec l'espèce *Scoliopora denticulata* avec laquelle elles cohabitent. Les spécimens s'en distinguent par des parois plus minces, une ligne médiane généralement plus visible, par des corallites plus polygonaux et par des épines très rares.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Genre *Hillaepora* MIRONOVA, 1960

Espèce type: *Hillaepora spica* MIRONOVA, 1960

Diagnose: voir HILL, 1981, p. F581.

Hillaepora spicata (GOLDFUSS, 1829)

Pl. III, Fig. 5.

- * 1829. *Aulopora spicata nobilis* nov. sp ; Goldfuss, p. 83, pl. 29, Fig. 3.
- 1985. *Hillaepora spicata* (Goldfuss) ; Tourneur, p. 404, pl. 37-39, Fig. 189-193, 195-204 [*cum syn.*].
- 1988. *Hillaepora spicata* (Goldfuss) ; Tourneur, p. 300, Fig. 5.
- 2007. *Hillaepora spicata* (Goldfuss) ; Hubert *et al.*, p. 250.

Matériel :

Baileux : 5 spécimens (A-BX 342.1 ; 346.3A ; 380.6A ; 380.6B ; 388.1A).

Description :

Colonies branchues de 5-6 mm de diamètre.

Corallites jointifs dans la zone axiale, s'écartant plus ou moins en périphérie. En section transversale, corallites de 1,45-1,60 x 1,60-1,80 mm de diamètre polygonaux dans la zone axiale, et ovales, arrondis ou faiblement polygonaux dans la partie distale. Lumens ronds

ou ovales de 0,50-0,97 mm de diamètre. En coupe longitudinale, ouverture des corallites à la surface, selon un angle aigu ou proche de 90°.

Parois de 0,13-0,50 mm d'épaisseur. Epaissement de la paroi au niveau des angles des corallites.

Planchers rarement conservés. Quand ils sont visibles, planchers concaves ou convexes et horizontaux en coupe longitudinale, à aspect concentrique en section transversale, espacés de 0,24-0,37 mm.

Ni pore ni épine septale observés.

Discussion :

La comparaison du matériel d'étude avec la redescription de l'holotype (Tourneur, 1985) met en évidence une très forte similarité.

En Ardenne, une autre espèce du genre *Hillaepora* a été autrefois signalée (Lecompte, 1939 ; Tourneur, 1985), à savoir *Hillaepora circulipora*. *Hillaepora spicata*, bien que présentant une forte ressemblance avec cette dernière, s'en différencie par des dimensions plus importantes de l'ensemble des caractères.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Eifel en Allemagne (Givétien).

Genre *Striatopora* HALL, 1851

Espèce type: *Striatopora flexuosa* HALL, 1852.

Diagnose: voir HILL, 1981, p. F584.

Striatopora sciuricauda ZAPALSKI *n. n.*

Pl. IV, Fig. 1.

· 2008. *Striatopora sciuricauda* ; Zapalski, p. 36, pl. 2, Fig. 1, pl. 3, Fig. 1-2. *nomen nudum* (thèse non publiée).

Matériel :

Cul d'Houille : 6 spécimens (A-CUH 97'' ; 97''1A ; 100''A, B, C ; 199.1).

Description :

Colonies branchues à section arrondie en coupe transversale de 7 à 8 mm de diamètre.

Corallites polygonaux de 0,65-0,75 x 0,8-1,00 mm de diamètre dans la zone axiale mais de forme plus arrondie et allongée en périphérie. Lumens arrondis. En section longitudinale, ouverture oblique des corallites à la surface.

Paroi fine de 0,12 à 0,19 mm d'épaisseur, s'épaississant fortement en périphérie. Ligne médiane bien marquée mais s'estompant généralement en périphérie.

Pores fréquents, arrondis et larges, de 0,15-0,25 mm de diamètre et situés généralement au centre des parois.

Planchers fins, généralement complets, horizontaux ou obliques, concaves ou convexes, distribués irrégulièrement. Espacement entre planchers de 0,43-1,20 mm.

Epines petites à base large distribuées irrégulièrement.

Discussion :

Les organismes étudiés sont très similaires à l'espèce *Striatopora sciuricauda* créée par Zapalski (2008) mais non publiée. Elles s'en distinguent par des corallites légèrement plus longs et par des pores plus grands. Cependant, ces variations peuvent être consécutives à un angle de coupe un peu mal ajusté.

Le matériel étudié est constitué de fragments de branches. Aucune colonie entière n'a pu être récoltée, c'est pourquoi je n'ai pas pu vérifier l'existence d'un dimorphisme de corallites entre des petites ou grandes branches (Oliver, 1966).

Il est à noter que cette espèce est bien plus grande, tant par le diamètre de la branche que par celui des corallites que celle habituellement répertoriée en Ardenne, à savoir *Striatopora tenuis*.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien).

Striatopora sp. 1

Pl. IV, Fig. 2.

Matériel :

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 17''3).

Mont d'Hairs : 13 spécimens (A-MH Z21A ; Z12.5B ; D204.5A ; D202.7D ; D202.6A ; D140.4 ; D140.1 ; D139.7 ; D139.3A ; D139.2A ; D122A ; D39.5 ; D39.4A).

Description :

Colonies branchues de 4 à 6 mm de diamètre. En coupe transversale, branche à section circulaire.

Corallites polygonaux de 0,35-0,75 x 0,45-0,8 mm de diamètre dans la partie centrale de la branche. En périphérie, corallites plus grands et plus arrondis. Ouverture des corallites à 45° par rapport à la surface. Lumens arrondis ou un peu polygonaux en section transversale.

Paroi peu épaisse de 0,08-0,13 mm. Epaisseur relativement constante entre la zone axiale et la périphérie. Ligne médiane continue et sombre.

Pores unisériés, fréquents, arrondis, larges, de 0,12-0,20 mm de diamètre, localisés sur les faces des corallites et espacés de 0,52-1,23 mm. Amincissement de la paroi à proximité des pores.

Planchers peu nombreux, complets, horizontaux, concaves ou convexes et espacés de 0,18-0,80 mm.

Pas d'appareil septal.

Discussion :

Les spécimens décrits ci-dessus présentent des caractères très différents de *Striatopora sciuricauda*. En effet, ils s'en distinguent par des branches plus graciles, des corallites plus petits, des parois plus minces et l'absence d'épines.

Occurrence :

Ardenne (Givétien).

Striatopora sp. 2

Pl. IV, Fig. 3.

Matériel :

Mont d'Hairs : 1 spécimen (A-MH Z25.4B).

Description :

Colonies branchues à section arrondie en coupe transversale de 4,3 mm de diamètre.

Corallites polygonaux et petits dans la zone axiale de 0,5-0,62 x 0,5-0,65 mm de diamètre, plus large et plus arrondie dans la zone périphérique en section transversale. Lumens ovales et étroits dans la partie centrale de la branche. En coupe longitudinale, ouverture oblique des corallites par rapport à la surface de la colonie.

Paroi épaisse de 0,12-0,17 mm. Pas d'épaississement notable de la paroi en périphérie. Ligne médiane sombre et continue.

Pores assez nombreux, petits et ronds de 0,10-0,17 mm de diamètre situés au centre de la paroi des corallites et parfois fermés par des « pores plates ».

Planchers non visibles, peut être en raison de la conservation du spécimen.

Absence d'épine.

Discussion :

Cette colonie présente des parois plus épaisses et des lumens plus étroits que l'espèce *Striatopora* sp.1. J'ai considéré ces différences comme suffisantes pour en faire deux espèces distinctes.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Striatopora sp. 3

Pl. IV, Fig. 4.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 609.7A).

Mont d'Hairs : 3 spécimens (A-MH Z20.3A ; Z20.2 ; Z20.10).

Description :

Colonies branchues circulaires en coupe transversale de 4,1 à 5,1 mm de diamètre.

En section transversale, corallites polygonaux de 0,45-0,65 x 0,5-0,8 mm de diamètre dans la partie axiale, polygonaux arrondis dans la partie périphérique. Ouverture des corallites à environ 45° par rapport à la surface en section longitudinale. Lumens de forme variable, polygonaux ou arrondis.

Paroi fine de 0,04-0,10 mm d'épaisseur. Léger épaississement de la paroi en périphérie. Ligne médiane sombre et continue.

Pores unisériés de 0,12-0,20 mm de diamètre, fréquents, souvent fermés par des « pores plates », localisés au centre des parois des corallites et espacés de 0,49-0,55 mm.

Planchers peu nombreux espacés de 0,37-0,50 mm.

Epines nombreuses, fortement développées, longues, émoussées et à base large.

Discussion :

Les spécimens décrits ci-dessus ne sont pas sans rappeler *Striatopora* sp. 1 dont ils diffèrent, toutefois, par des parois plus fines et par le développement d'épines nombreuses et longues.

Il n'est pas impossible qu'il s'agisse en réalité de la même espèce d'autant plus que les formes épineuses sont associées à un faciès de type agité (j'ai démontré le lien probable existant entre agitation et appareil septal ; cf. Chapitre Relations formes/habitat), mais le faible nombre de spécimens ne me permet pas de confirmer indubitablement mes affirmations.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Genre *Thamnopora* STEININGER, 1831

Espèce type: *Alveolites cervicornis* DE BLAINVILLE, 1830 (d'après la désignation d'origine).

Diagnose: TOURNEUR, 1986, p. 1255.

Thamnopora cervicornis (DE BLAINVILLE, 1830)

Pl. V, Fig. 1.

- * 1830. *Alveolites cervicornis* ; de Blainville, p. 369.
- p 1936. *Favosites cervicornis* (de Blainville) ; Lecompte, p.9, pl. 2, Fig. 3, pl. 3 Fig. 1.
- v 1939. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Lecompte, p. 109.
- 1951. *Pachypora cervicornis* (de Blainville) ; Tchernychev, p. 44, pl. 10, Fig. 6-7.
- ? 1952. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Sokolov, p. 57, pl. 12, Fig. 1-2, pl. 13, Fig. 6.
- ? 1958. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Stasinska, p. 200, pl. 12, Fig. 1-3.
- ? 1959. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Dubatolov, p. 101, pl. 32, Fig. 1-5, pl. 33, Fig. 1.
- ? 1959. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) var. *obtusispinosa* n. var. ; Dubatolov, p. 102, pl. 33, Fig. 2.
- 1972. *Thamnopora cervicornis* (Blainville) ; Yanet, p. 62, text-Fig. 7, pl. 19, Fig. 4.
- 1977. *Thamnopora cervicornis* (Blainville) ; Brice *et al.*, p. 145
- 1985. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Tourneur, p. 57, pl. 1-4, Fig. 13-25 [*cum syn.*].
- 1985. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Birenheide, p. 70, Fig. 3b (?), 17, pl. 18, Fig. 1.

- ? 1992. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Nowinski, p. 188.
- 1993b. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; May, p. 82, pl. 2, Fig. 5-7.
- 2003. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Nowinski, p. 135, pl. 73, Fig. 1-3.
- 2005. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Stadelmaier *et al.*, p.14, pl. 5, Fig. 1-7.
- ? 2006. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Mistiaen, p. 339.
- 2007. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Hubert *et al.*, p. 249.
- 2008. *Thamnopora cervicornis* (de Blainville) ; Zapalski, p. 41, pl. 5 Fig. 3-5.

Matériel :

Cul d'Houille : 2 spécimens (A-CUH 12''5 ; 199.5A).

Mont d'Hours : 6 spécimens (A-MH D206.1A ; D205A ; D193.4 ; D174.4 ; D181.1B ; D74A).

Description :

Colonies branchues à section transversale ronde ou ovale de 12-15 mm de diamètre. En coupe transversale, corallites polygonaux de 0,91-1,36 x 1,04-1,46 mm de diamètre.

Ouverture des corallites à la surface à un angle proche de 90° en section longitudinale. Lumens arrondis ou polygonaux arrondis au niveau des angles en coupe transversale.

Paroi mince de 0,10-0,16 mm d'épaisseur. Épaississement de la paroi au niveau des angles et vers la périphérie. Ligne médiane sombre et continue.

Pores muraux peu nombreux de 0,15-0,19 mm de diamètre situés au centre des faces des corallites et espacés de 0,21-0,90 mm.

Planchers fins, horizontaux ou inclinés, parfois irréguliers. Espacement variable de 0,49-1,84 mm.

Appareil septal absent ou présent très occasionnellement.

Discussion :

Les colonies étudiées sont très voisines du lectotype décrit par Tourneur (1985), à une exception près, l'épaisseur plus importante des parois.

J'ai également rattaché à cette espèce des formes épineuses bien que le type soit dépourvu de tout appareil septal. La mise en évidence au cours de cette étude (cf. Chapitre Relation formes/habitat) de l'influence environnementale sur la présence des épines, a évincé ce caractère des caractères diagnostiques.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Boulonnais en France (Givétien), Eifel en Allemagne (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Oural en Russie (Givétien), plateforme Russe (Frasnien), Mongolie (Dévonien moyen).

Thamnopora ex gr. boloniensis (GOSSELET, 1877)

Pl. V, Fig. 2.

- 1840. *Alveolites cervicornis* Blainville ; Michelin, p. 187, pl. 48, Fig. 2, pl. 49, Fig. 3.
- * 1877. *Favosites boloniensis* ; Gosselet, p. 271
- 1880. *Favosites boloniensis* ; Gosselet, p. 53, (?) pl. 4, Fig. 22.
- v p 1939. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Lecompte, p. 122, pl. 17, Fig. 1.
- p 1958. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Stasinska, p. 198, pl. 9, Fig. 1-4, pl. 10, Fig. 2-4, pl. 11, Fig. 1-2. non pl. 10, Fig. 1.
- ? 1959. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Dubatolov, p. 111, pl. 29, Fig. 2.
- ? 1969. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Stasinska, p. 169.
- 1976. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Nowinski, p. 53, pl. 5, Fig. 3-8.
- ? 1977. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Brice *et al.*, p. 145.
- ? 1979. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Hladil, p. 179.
- ? 1984a. *Thamnopora boloniensis boloniensis* (Gosselet) ; Hladil, p. 36, pl. 2, Fig. 6.
- non 1984a. *Thamnopora boloniensis langi* subsp. n. ; Hladil, p. 37, pl. II, Fig. 4-5.
- p 1985. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Tourneur, p. 262, text-Fig. 144-150.
- ? 1985. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Birenheide, p. 74.
- 1986. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Nowinski & Prejbisz, p. 243.
- 1988. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Tong-Dzuy *et al.* p. 81, pl. 36, Fig. 1.
- ? 1992. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Nowinski, p. 188.
- 1995b. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; May, p. 484, pl. 2, Fig. 9-11.
- 2003. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Nowinski, p. 135, pl. 70, Fig. 1-3, pl. 72, Fig. 3-4.
- 2006. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Mistiaen, p. 346.
- 2007. *Thamnopora boloniensis* (Gosselet) ; Hubert *et al.*, p. 249.
- 2008. *Thamnopora ex gr. boloniensis* (Gosselet) ; Zapalski, p. 42, pl. 4, Fig. 1-3.

Matériel :

Mont d'Hairs : 9 spécimens (A-MH D202.8A ; D202.1B ; D202.1 ; D192.4A ; D175A ; D140.6A ; D130A ; D51.1A ; D41.3A).

Description :

Colonies branchues de 8-11 mm de diamètre à section transversale circulaire. Zone axiale large.

Corallites polygonaux en coupe transversale, larges de 0,88-1,30 x 1,04-1,34 mm de diamètre. En coupe longitudinale, ouverture des corallites à environ 90°. Lumens ronds, ovales ou polygonaux arrondis en section transversale.

Paroi modérément épaisse de 0,13-0,23 mm. Augmentation de l'épaisseur de la paroi en périphérie et au niveau des angles des corallites. Ligne médiane sombre, fine dont l'épaisseur semble s'accroître en périphérie.

Pores ronds de diamètre variable (de 0,17-0,22 mm), faiblement espacés en périphérie et couramment fermés par des « pores plates ».

Planchers complets, horizontaux ou inclinés, plats, concaves, convexes, parfois pliés ou présentant une petite encoche concave. Espacement des planchers de 0,28-0,79 mm.

Présence d'épines courtes, à base large et à distribution variable.

Discussion :

Le matériel décrit ci-dessus coïncide fortement avec la description de *Thamnopora boloniensis* réalisée par Tourneur (1985).

Cette espèce actuellement mal définie pose problèmes. En effet, la disparition du type des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris rend impossible la vérification des caractères diagnostiques. De plus, un trop grand nombre de spécimens ont été attribués par erreur à cette espèce.

La création d'un néotype est indispensable et a déjà été souligné par Tourneur (1985) et Zapalski (2008) afin de redéfinir les caractères et la distribution de cette espèce.

Par conséquence, en l'absence d'un néotype, les spécimens décrits ci-dessus sont attribués au groupe *Thamnopora boloniensis*.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Boulonnais en France (Frasnien), Eifel en Allemagne (Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Moravie en République Tchèque (Frasnien ?), Vietnam (Frasnien ?).

Thamnopora fromelennensis TOURNEUR *n. n.*

Pl. V, Fig. 3.

1985. *Thamnopora fromelennensis* Tourneur ; p. 236, text-Fig. 123-137, pl. 18, Fig. 1-4. *nomen nudum* (thèse non publiée).

2007. *Thamnopora fromelennensis* Tourneur ; Hubert *et al.*, p. 249. *nomen nudum* (pas de description).

Matériel :

Mont d'Hairs : 2 spécimens (A-MH D202.2A ; D39.6A).

Description :

Colonies à branches graciles de section transversale ronde ou ovale de 5-6 mm de diamètre.

Corallites polygonaux en section transversale de 0,40-0,65 x 0,57-0,73 mm de diamètre dans la zone axiale, s'arrondissant et s'allongeant dans la partie distale de la branche. En coupe longitudinale, recourbement brusque des corallites à 90° par rapport à la surface. Lumens à section arrondie irrégulière.

Paroi mince dans la zone axiale de 0,06-0,08 mm d'épaisseur. Epaissement distale marqué (jusqu'à 0,35 mm). Ligne médiane sombre nettement visible dans la zone axiale mais s'estompant en périphérie.

Pores unisériés, ronds de 0,18-0,28 mm de diamètre, situés au centre des parois des corallites. L'espace entre pores n'a pu être estimé.

Planchers peu abondants, inclinés, convexes ou concaves.

Appareil septal absent.

Discussion :

Les deux échantillons présentent de nettes similitudes avec l'holotype de Tourneur (1985), tant par les caractères quantitatifs que par leur morphologie.

Bien que non publiée et donc normalement considérée en tant que *nomen nudum*, j'ai tout de même choisi de reconnaître cette espèce par ces caractéristiques très marquées, à savoir un épaissement distal très marqué des parois et un recourbement brusque des corallites à la surface de la colonie qui en font incontestablement une espèce facilement reconnaissable.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Thamnopora irregularis LECOMPTE, 1939

Pl. V, Fig. 4.

- * v. 1939. *Thamnopora irregularis* sp. nov. ; Lecompte, p. 113, pl. 15, Fig. 6-9.
- ? 1969. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Stasinska, p. 770.
- 1985. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Tourneur, p. 107, text-Fig. 45-50.
- 1985. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Birenheide, p. 70.

- ? 1992. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Nowinski, p. 188.
- 2003. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Nowinski, p. 136, pl. 74, Fig. 2–3.
- ? 2005. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Stadelmaier *et al.* p. 16, pl. 6, Fig. 1–4.
- ? 2007. *Thamnopora irregularis* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 249.
- ? 2008. *Thamnopora cf. irregularis* Lecompte ; Zapalski, p. 45, pl. 4, Fig. 4.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 322.10A).

Cul d'Houille : 2 spécimens (A-CUH 4''3A ; 4'' 5A).

Mont d'Hours : 6 spécimens (A-MH D204.5B ; D176.1 ; D176.4 ; D176.4A ; D151.3A ; D151.3B).

Description :

Colonies branchues, rondes en section transversale de 10-12 mm de diamètre. Zone axiale large occupant les $\frac{3}{4}$ du diamètre des branches.

Corallites polygonaux en section transversale ; lumens de forme irrégulière : ronds, ovales ou polygonaux mesurant de 0,62-0,78 x 0,63-0,98 mm de diamètre. En coupe longitudinale, ouverture des corallites perpendiculairement à la surface.

Paroi de 0,11-0,17 mm d'épaisseur dans la zone axiale. Epaissement nette en périphérie (jusqu'à 0,38 mm).

Pores muraux nombreux de 0,15-0,24 mm de diamètre, unisériés (?), fermés généralement par des « pores plates » et espacés de 0,83-1,37 mm.

Planchers complets ou incomplets, horizontaux ou inclinés, plats, concaves ou convexes. Espacement des planchers de 0,37-1,57 mm.

Appareil septal souvent absent. Parfois présence en périphérie de rares épines, fines, coniques courtes ou longues.

Discussion :

Par leurs caractères morphologiques, les spécimens étudiés présentent une forte analogie avec le lectotype décrit par Tourneur (1985). Toutefois, ils s'en distinguent par des corallites un peu plus réguliers et plus petits, ainsi que par un espacement de pores et de planchers plus variables.

Certaines colonies sont attribuées à cette espèce bien que présentant, à la différence du lectotype, quelques rares épines en périphérie. Cependant, je ne considère pas ce caractère comme suffisant pour les dissocier de cette espèce.

L'espèce *Thamnopora irregularis*, bien que très proche morphologiquement de l'espèce *Thamnopora cervicornis*, se différencie par une inégalité plus importante des corallites et par un diamètre plus faible de ces derniers. Par ailleurs, Lecompte (1939) évoquait la possibilité que *Thamnopora irregularis* soit l'ancêtre de *Thamnopora cervicornis*, néanmoins, je n'ai pu vérifier cette hypothèse compte tenu du faible nombre d'individus récoltés.

Occurrences : Ardenne en France/Belgique (Givétien), Eifel en Allemagne (Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Frasnien).

Thamnopora lecomptei DUBATOLOV, 1963

Pl. VI, Fig. 1.

- * 1963. *Thamnopora lecomptei* sp. nov. ; Dubatolov, p. 70, pl. 26, Fig. 2-3.
- 1985. *Thamnopora lecomptei* Dubatolov ; Tourneur, p. 126, Fig. 60-65.
- 2007. *Thamnopora lecomptei* Dubatolov ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 4'1A).

Mont d'Hairs : 2 spécimens (A-MH D202.3C ; D202.1A).

Description :

Colonies branchues à section circulaire et de 9-10 mm de diamètre. Zone axiale occupant en moyenne la moitié du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux de 0,99-1,14 x 1,12-1,35 mm de diamètre dans la zone axiale. Lumens arrondis ou nettement polygonaux. Ouverture des corallites perpendiculairement à la surface.

Parois minces de 0,04-0,09 mm d'épaisseur dans la partie centrale de la branche. En périphérie, léger épaissement de la paroi (jusqu'à 0,20 mm). Ligne médiane claire discontinue.

Pores peu fréquents, ronds, de 0,20-0,27 mm de diamètre, fermés par des « pores plates ». L'espacement entre pores n'a pu être mesuré.

Planchers complets ou incomplets, horizontaux ou inclinés, plats ou concaves, à espacement variable compris entre 0,37 et 1,69 mm de diamètre. Réduction de l'espace entre les planchers vers la périphérie de la branche.

Appareil septal peu fréquent.

Discussion :

L'ensemble des caractères des spécimens étudiés est très comparable à ceux du type de *Thamnopora lecomptei* décrit par Dubatolov (1963).

Par sa morphologie générale, cette espèce rappelle *Thamnopora cervicornis* dont elle diffère principalement par des corallites plus polygonaux et par une épaisseur de paroi plus faible. Tourneur (1985) évoquait la possibilité que ces deux espèces soient en réalité une seule et même espèce. Toutefois, au regard des observations réalisées, je les considère assez différentes pour les dissocier.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Eifélien).

Thamnopora cf. micropora LECOMPTE, 1939

Pl. VI, Fig. 2.

- * v.. 1939. *Thamnopora micropora* sp. nov. ; Lecompte, p. 118, pl. 16, Fig. 21
- ? 1954. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Fontaine, p. 55, pl. 6, Fig. 9–10.
- ? 1985. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Birenheide, p. 70
- ? 1987. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Boulvain *et al.*, p. 227, Fig. 10.
- ? 1992. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Nowinski, p. 188.
- p 2003. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Nowinski, p. 137, pl. 74, Fig. 4–5, pl. 75, fig 1.
- 2007. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 250.
- 2008. *Thamnopora micropora* Lecompte ; Zapalski, p. 45, pl. 5, Fig. 1–2.

Matériel :

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 53''5A).

Mont d'Haus : 3 spécimens (A-MH D140.4A ; D140.2B ; D51.5A).

Description :

Colonies branchues de taille réduite à section transversale arrondie ou ovale de 6-7 mm de diamètre. Zone axiale occupant un peu plus de la moitié du diamètre.

Corallites polygonaux en coupe transversale de 0,5-0,8 x 0,56-0,90 mm de diamètre. Lumens à section ronde, ovale ou légèrement polygonale. Ouverture des corallites par rapport à la surface selon un angle aigu ou parfois proche de 90°.

Paroi de 0,10-0,16 mm d'épaisseur. Ligne médiane sombre bien visible.

Pores fréquents de faible diamètre (0,10-0,12 mm), ronds, espacés de 0,41-0,76 mm.

Planchers rares, plats, parfois épaissis par recristallisation. L'espace des planchers n'a pu être quantifié.

Epines septales absentes.

Discussion :

Les dimensions et la morphologie des spécimens décrits concordent très bien avec ceux des syntypes de Lecompte (1939). Le matériel d'étude expose néanmoins des parois plus fines et plus régulières que celles du type. De plus, les planchers sont rarement visibles en raison d'une mauvaise conservation des organismes. Par conséquent, bien que présentant une nette affinité avec les syntypes de Lecompte (1939), il persiste un doute quant à l'attribution systématique des échantillons.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Frasnien).

Thamnopora patula TCHUDINOVA, 1964

Pl. VI, Fig. 3.

- * 1964. *Thamnopora patula* sp. nov.; Tchudinova, p. 43, pl. 17, Fig. 1-3.
- 1985. *Thamnopora patula* Tchudinova ; Tourneur, p. 146, text-Fig. 74-83, pl. 11, Fig. 1.
- 1997. *Thamnopora patula* Tchudinova ; May, Tab. 1.
- 1998. *Thamnopora patula* Tchudinova ; May, Tab. 1.
- 2007. *Thamnopora patula* Tchudinova ; Hubert *et al.*, p. 250.

Matériel :

Baileux : 10 spécimens (A-BX 609.1A ; 610A ; 611.3B ; 614.1B ; 618.8A ; 619.5A ; 621.1A ; 622.1B ; 624.2 ; 626.11A).

Cul d'Houille : 3 spécimens (A-CUH 5''A8 ; 7''3A ; 7''4A).

Mont d'Hairs : 31 spécimens (A-MH E50.5A ; E50.5B ; E50.4 ; E49.3B ; E48A ; E43.5B ; D202.7A ; D202.6C ; D202.5A ; D202.4A ; D202.4B ; D201.6A ; D197.3A, B ; D174.3A ; D174.4A ; D156.4 ; D156.11B ; D156.11C ; D156.14B ; D140C ; D140.9B ; D97.4A ; D97.1B ; D83B ; D83A ; D76.1A ; D71.6A ; D71.5A ; D71.4A ; D71.2A).

Description :

Colonies branchues de 10-14 mm de diamètre à section ronde ou ovale en coupe transversale. Zone axiale occupant de la 1/2 au 2/3 du diamètre des branches.

Corallites à section transversale polygonale de 0,68-1,40 x 0,82-1,53 mm de diamètre dans la zone axiale. En coupe longitudinale, ouverture des corallites perpendiculairement à la surface. Lumens à section arrondie ou faiblement polygonale.

Paroi mince de 0,05-0,14 mm d'épaisseur. Epaissement distal variable, faible à modéré. Ligne médiane sombre bien marquée.

Pores unisériés, petits, ronds de 0,15-0,22 mm de diamètre, répartis sur les faces des corallites, souvent fermés par des « pores plates » et espacés de 0,43-0,80 mm.

Planchers très nombreux, souvent incomplets suspendus aux squamules, horizontaux, concaves, convexes ou régulièrement ondulés. Espacement des planchers de 0,38-0,82 mm.

Appareil septal représenté par des squamules de 0,14-0,37 mm de long et espacées de 0,23-0,54 mm, fines, concaves et particulièrement abondantes en périphérie.

Discussion :

Par les dimensions et l'aspect général des colonies, le matériel d'étude est très proche des descriptions de *Thamnopora patula* de Tourneur (1985) et May (1997, 1998). Il s'en distingue, néanmoins, par une variabilité plus marquée de la taille des corallites, avec notamment des corallites parfois plus petits que ceux du spécimen type et par des pores de taille réduite.

Thamnopora patula présente une ressemblance marquée avec *Thamnopora cervicornis* dont elle se différencie, cependant, principalement par des parois un peu plus minces et par la présence de squamules nombreuses. La valeur taxonomique des squamules est largement remise en cause dans le présent travail.

L'espèce est aussi très proche morphologiquement de *Thamnopora proba*. Une comparaison est réalisée dans la discussion de cette espèce (cf. ci-dessous).

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Devon en Angleterre (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Frasnien).

Thamnopora proba DUBATOLOV, 1952

Pl. VII, Fig. 1.

- * 1952. *Thamnopora proba* sp. nov.; Dubatolov, p. 130, pl. 4, Fig. 5.
- ? 1953. *Thamnopora proba acrospina* nov.sub sp. ; Dubatolov, p. 208, Fig. 1-4
- ? 1959 *Thamnopora proba acrospina* Dubatolov. ; Dubatolov, p. 106-107, pl. 38, Fig. 1-2.
- 1985. *Thamnopora proba* Dubatolov ; Tourneur, p. 135, text-Fig. 66-73, pl. 10, Fig. 1-2.
- 1997. *Thamnopora proba* Dubatolov ; May, Tab. 1.
- 1998. *Thamnopora proba* Dubatolov ; May, Tab. 1.
- 2007. *Thamnopora proba* Dubatolov ; Hubert *et al.*, p. 250.

Matériel :

Baileux : 21 spécimens (A-BX 380.1 ; 380.1F ; 380.3A ; 380.6A ; 380.9 ; 460.1A ; 588A ; 609.2A, B ; 609.4A, B ; 609B, C ; 613.1 ; 614.1A, B ; 615.1C ; 615.2 ; 615.2E ; 615.3A ; 620.4B).

Cul d'Houille : 2 spécimens (A-CUH 4''3B ; 7''3B).

Mont d'Hours : 30 spécimens (A-MH 237.4A ; 237.5A ; 43 ; E50.4 ; E50.2 ; E50.1A ; E49.6A ; E41.2A ; E15A ; Z25.5A ; D203.1B ; D197.3A ; D193.3A ; D187.1 ; D156.2A ; D150A ; D98.1A ; D97.3A ; D93A ; D78.5A ; D78.5C ; D78.3A ; D78.2A et B ; D78.1 ; D71.6B ; D71.3A ; D67.4A ; D40.2A et B).

Description :

Colonies branchues. Branches à section transversale circulaire de 8-10 mm de diamètre. Zone axiale occupant les $\frac{3}{4}$ du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux en coupe transversale de 0,67-0,97 x 0,75-1,16 mm de diamètre. Lumens à section fortement arrondie. En coupe longitudinale, ouverture perpendiculaire des corallites à la surface de la colonie.

Paroi de 0,05-0,11 mm d'épaisseur, s'épaississant distalement. Ligne médiane sombre bien visible.

Pores unisériés, ronds de 0,17-0,23 mm de diamètre, espacés de 0,63-1,03 mm et souvent fermés par des « pores plates ».

Planchers plats ou concaves, horizontaux, souvent suspendus aux squamules et espacés de 0,39-0,71 mm.

Appareil septal représenté par des squamules très abondantes, à base large et à pointe effilée, droites ou concaves de 0,25-0,36 mm de long et espacées de 0,41-0,81 mm.

Discussion :

Les caractères des colonies décrites concordent indubitablement avec les descriptions de *Thamnopora proba* de Tourneur (1985) et May (1997, 1998).

J'ai choisi d'attribuer à cette espèce, certains spécimens présentant des parois un peu plus épaisses (0,20 mm), l'épaisseur de la paroi pouvant être nettement influencée par l'environnement (Todd, 2008) et par la diagenèse.

Cette espèce n'est pas sans rappeler *Thamnopora patula* dont elle diffère, pourtant, par des caractères généralement plus petits. Tourneur (1985) indiquait que ces deux espèces n'étaient pas contemporaines. Or, dans cette étude, celles-ci sont retrouvées dans les mêmes formations et dans les mêmes sites. De ce fait, leur nette ressemblance m'amène à penser qu'il s'agirait peut être de stades de croissance différents d'une seule et même espèce. Néanmoins, n'ayant pour le moment pas eu l'opportunité de tester cette hypothèse, j'ai choisi de différencier ces deux espèces.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Eifélien, Givétien).

Thamnopora reticulata (DE BLAINVILLE, 1830)

Pl. VII, Fig. 2.

- 1826. *Calamnopora spongites* var. *ramosa* ; Goldfuss, p. 76, pl. 28, Fig. 2a-b
- * 1830. *Alveolites reticulata* sp. nov. ; De Blainville, p. 369.
- ? 1851. *Favosites reticulata* sp. nov. ; Milne-Edwards & Haime, p. 241.
- ? 1896. *Pachypora reticulata* (De Blainville) ; Gürich, p. 135, pl. 5, Fig. 4a-d.
- ? 1936. *Favosites reticulatus* (De Blainville) ; Lecompte, p. 45, pl. 8, Fig. 5, pl. 9, Fig. 1-2.
- ? 1937. *Pachypora reticulata* (De Blainville) ; Tchernychev, p. 25, pl. 4, Fig. 4-5.
- v p 1939. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Lecompte, p. 111, pl. 16, Fig. 3-6.
- ? 1953. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Kropfitch & Schouppé, p. 98, Fig. 4.
- ? 1958. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Stasinska, p. 203, pl. 14, Fig. 1-4, pl. 15, Fig. 1-3.
- ? 1959. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Tchudinova, p. 72, pl. 10, Fig. 1-4, pl. 11, Fig. 1-4, pl. 12, Fig. 1-3.
- ? 1959. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Yanet, p. 109, pl.49, Fig. 3.
- ? 1964. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Tchudinova, p. 35, pl. 14, Fig. 1-2.
- ? 1985. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Birenheide, p. 71, pl. 19, Fig. 2.
- p 1985. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Tourneur, p. 81, Fig. 26-44, pl. 5-9 [*cum syn.*].
- ? 1991. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Coen-Aubert *et al.*, p. 41, pl. 11, Fig. 1.
- ? 1992. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Hubmann, p. 367, pl. 2, Fig. 3-4 [*cum syn.*].
- ? 1997. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; May, Tab. 1.
- ? 1998. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; May, Tab. 1.
- ? 1999. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Brühl, p. 43, pl. 29, Fig. 136-141.
- 2005. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Stadelmaier *et al.*, p.16, pl. 6, Fig. 5-8.
- 2007. *Thamnopora reticulata* (De Blainville) ; Hubert *et al.*, p. 250.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 605.2B).

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 17''1A).

Mont d'Hairs : 7 spécimens (A-MH K2.2A et B ; K3.2 ; D178.1 ; D51.2A ; D39.5A ; D39.2A).

Description :

Colonies branchues de 10-13 mm de diamètre, à section transversale ovale. Zone axiale occupant les 2/3 du diamètre des branches.

Corallites de 0,70-0,91 x 0,74-1,09 mm de diamètre et lumens polygonaux en section transversale. Lumens très légèrement arrondis au niveau des angles des corallites. En coupe longitudinale, ouverture des corallites perpendiculairement à la surface après un recourbement brutal.

Paroi fine de 0,04-0,12 mm à épaissement distal généralement faible. Ligne médiane sombre généralement observée sauf en périphérie où elle s'estompe.

Pores unisériés, ronds de 0,15-0,30 mm de diamètre, souvent fermés par des « pores plates » et espacés de 0,44-0,60 mm.

Planchers rarement observés en raison notamment de la faible préservation des colonies. Planchers horizontaux ou inclinés, plats ou légèrement convexes. L'espacement entre les planchers n'a pu être quantifié.

Appareil septal absent.

Discussion :

Le matériel récolté par ses dimensions et sa morphologie coïncident parfaitement avec les lectotypes et paralectotypes de *Thamnopora reticulata* décrits par Tourneur (1985).

Cette espèce bien que souvent signalée dans la littérature est souvent mal déterminée et de nombreux spécimens de formes très différentes lui ont été attribués (Lecompte, 1939). Une révision de cette espèce serait par conséquent nécessaire.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien).

Thamnopora sp. 1

Pl. VII, Fig. 3.

Matériel :

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 198B5).

Description :

Colonies branchues de 11,6 mm de diamètre (estimée en coupe longitudinale). Le matériel n'a pas permis d'obtenir une section transversale de la colonie.

Corallites polygonaux de 0,78-1,29 mm de large en section tangentielle. Ouverture de ces derniers à la surface à un angle aigu proche des 90°. Lumens arrondis (en section tangentielle) et étroits.

Paroi modérément épaisse dans la zone axiale (0,14-0,28 mm d'épaisseur) et d'épaisseur importante en périphérie (jusqu'à 0,49 mm de double épaisseur). Ligne médiane sombre visible uniquement dans la zone axiale.

Pores petits et ronds de 0,14-0,19 mm de diamètre fermés par des « pores plates » et espacés de 0,86-1,16 mm. A noter un fort amincissement de la paroi à leur contact.

Planchers d'épaisseur variable, complets ou incomplets, horizontaux ou inclinés, concaves ou plats. Espacement entre planchers de 0,58-0,66 mm.

Epines septales larges, non effilées et donnant un aspect ondulé à la paroi.

Discussion :

Le spécimen étudié est très similaire à *Thamnopora nicholsoni* (FRECH, 1885) par la dimension de ses caractères et par son aspect général. Il présente uniquement une largeur de branche légèrement plus grande, mais cette mesure est peut être faussée par l'estimation en coupe longitudinale.

L'absence de section transversale ne permet pas d'observer l'ensemble des caractères et donc de confirmer le rapprochement avec *Thamnopora nicholsoni*. Par conséquent, j'ai choisi de le laisser en nomenclature ouverte.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Thamnopora sp. 2

Pl. VII, Fig. 4.

Matériel :

Cul d'Houille : 4 spécimens (A-CUH 17''2A ; 20''A ; 20''2 ; 53''1).

Description :

Colonies branchues de 7-9 mm de diamètre, à section transversale circulaire ou ovale. Zone axiale de la branche occupant plus ou moins la moitié du diamètre.

Corallites polygonaux en coupe transversale, anguleux, de 0,57-0,84 x 0,60-0,91 mm de diamètre. En coupe longitudinale, ouverture des corallites généralement perpendiculaire à la surface mais parfois avec un angle plus aigu. Lumens à section arrondie en raison d'un épaissement de la paroi au niveau des angles des corallites.

Parois minces de 0,08-0,15 mm, s'épaississant nettement dans la partie distale de la colonie. Ligne médiane sombre discontinue, non observée dans les zones les plus périphériques.

Pores unisériés peu nombreux, ronds ou ovales de 0,16-0,22 mm de diamètre et espacés de 0,58-0,75 mm.

Planchers plats ou concaves, horizontaux ou obliques, à espacement irrégulier (de 0,26-1,38 mm).

Appareil septal rare représenté par des épines courtes et larges.

Discussion :

Les spécimens étudiés ne sont pas sans affinités avec *Thamnopora reticulata*. Toutefois, ils se différencient par des branches plus graciles, des lumens plus arrondis et des corallites plus petits.

J'ai considéré pour le moment ces différences comme suffisantes pour ne pas attribuer le matériel ardennais à cette espèce.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Sous ordre Alveolitina SOKOLOV, 1950

Famille Alveolitidae DUNCAN, 1872

Sous Famille Alveolitinae DUNCAN, 1872

Genre: *Alveolites* LAMARCK, 1801

Espèce type: *Alveolites suborbicularis* LAMARCK, 1801.

Diagnose: voir Hill 1981, p F591.

Alveolites suborbicularis LAMARCK, 1801

Pl. VIII, Fig. 1.

- * 1801. *Alveolites suborbicularis* sp. nov. ; Lamarck, p. 186.
- 1851. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Milne-Edwards & Haime, p. 153, 255.
- ? 1860. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Eichwald, p. 472
- 1879. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Nicholson, p. 126, text-Fig. 20, pl. 6, Fig. 2.
- 1880. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Gosselet, p. 101.
- ? 1887. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Tschernychev, p. 122, pl. IV, Fig. 24.
- ? 1896. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Gürich, p. 148.
- ? 1896. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Sardeson, p. 316.
- 1904. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Sobolev, p. 27, pl. 3 Fig. 5.
- non 1908. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Reed, p. 20, pl. 4, Fig. 3–4.
- v ? 1933. *Alveolites labechei* Milne-Edwards & Haime ; Lecompte, p. 25, pl. I, Fig. 3–4.
- v · 1933. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Lecompte, p. 15, pl. 1, Fig. 1–2. [cum syn.]
- 1933. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Smith, p. 137, pl. 2, Fig. 2–3.
- 1936. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Lecompte, p. 6, pl. 1 fig 1–2, pl. 2, Fig. 1–2.
- ? 1938. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Radugin, p. 77.
- v· 1939. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Lecompte, p. 19, pl. I, Fig. 1–18.
- v· 1939. *Alveolites suborbicularis* forma *gemmans* ; Lecompte, p. 22, pl. I, Fig. 1–12.
- v ? 1939. *Alveolites suborbicularis* forma *subramosa* ; Lecompte, p. 23, pl. I, Fig. 13–16.
- non v· 1939. *Alveolites suborbicularis* forma *contorta* ; Lecompte, p. 23, pl. I, Fig. 17–18.
- v· 1939. *Alveolites suborbicularis* var. *lamellosus* n . var. ; Lecompte, p. 24, pl. II, Fig. 3.
- 1939. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Kelus, p. 46, Fig. 39 a, b.
- 1952. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Sokolov, p. 78, pl. 17, Fig. 1–4.
- ? 1952. *Alveolites suborbicularis* Lamarck var. *minor* Frech ; Sokolov, p. 80, pl. 18, Fig. 3–6.
- non 1952. *Alveolites suborbicularis* Lamarck var. *lamellosa* Lecompte ; Sokolov, p. 81, pl. 18, Fig. 1–2, pl. 19 Fig. 1–2.
- 1953. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Stasinska, p. 232, text-Fig. 12, 13, pl. 4, Fig. 1–3.
- ? 1954. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Fontaine, p. 26, pl. 1, Fig. 3.
- 1959. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Dubatolov p. 142; pl. 47, Fig. 4A–G.
- 1976. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Nowinski, p. 59, pl. 9, Fig. 1–2.
- ? 1977. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Brice *et al.*, p. 145.
- 1980. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Iven, p. 136, pl. 1, Fig. 6–9; pl 2, Fig. 1–7.
- ? 1980. *Alveolites pseudorbicularis* sp. nov. ; Iven, p. 137, pl. 3, Fig. 1–3.
- 1985. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Birenheide, p. 79, pl. 21, Fig. 1.
- ? 1992. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Nowinski, p. 194.
- 1993a. *Alveolites (Alveolites) suborbicularis* Lamarck ; May, p. 145.
- 1996. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Brühl, p. 10, pl. 1, Fig 1–2, pl. 2, Fig. 3.
- ? 1998. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Birenheide, p. 182, pl. 2, Fig. 3.
- ? 2002. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Mistiaen, p. 86.

- 2003. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Nowinski, p. 144, pl. 87, Fig. 3.
- ? 2006. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Mistiaen, p. 346
- 2007. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Hubert *et al.*, p. 250.
- 2008. *Alveolites suborbicularis* Lamarck ; Zapalski, p.48, pl. 6, Fig. 1-3.

Matériel :

Baileux : 8 spécimens (A-BX 610.3A ; 611.1A ; 613.2A ; 614.8A ; 620.11A ; 622.6A ; 622.6D ; 626.14B).

Cul d'Houille : 7 spécimens (A-CUH 93''1 ; 93''1A ; 93''3 ; 100''2A ; 100''3A ; 100''4A ; 100''5A).

Mont d'Hours : 32 spécimens (PR 16.5 ; 17 ; 17.3 ; A-MH 149.15 ; K53A ; E49.3A ; E13.7 ; D207A ; D205A ; D201.6B ; D199.2 ; D197.4 ; D197.3A, B et C ; D197.2A et B ; D197.1 ; D197.1B ; D194.5A ; D194.3A ; D193.4A ; D193.1A ; D192.1A ; D182.3A et B ; D181.1 ; D181.1A ; D181.2 ; D181.2B ; D151.4A ; D121.1A).

Description :

Colonies bulbeuses, lamellaires, tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 7 et 60 mm.

Corallites de forme variable en coupe transversale : alvéolitoïde plus ou moins allongée, subtriangulaire, parfois polygonale ou subrectangulaire. Lumens de forme similaire aux corallites mais plus arrondis au niveau des angles. En section longitudinale, corallites droits ou courbes.

Parois relativement minces bien que l'épaisseur peut varier assez nettement. Ligne médiane sombre, visible exclusivement en coupe transversale dans la paroi supérieure des corallites.

Pores peu nombreux, ronds, localisés au niveau des angles des corallites et parfois fermés par des « pores plates ».

Planchers nombreux, généralement complets, horizontaux ou obliques, plats ou légèrement convexes. Espacement irrégulier entre planchers.

Appareil septal très différent selon les colonies ou les secteurs observés. Epines absentes, rares ou fréquentes. Au sein d'un corallite, l'appareil septal peut être représenté par de petites épines assez abondantes ou par une épine principale située sur la paroi inférieure des corallites.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 15.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,63	0,36	0,11	0,19	0,56	0,48
Valeur minimale [mm]	0,48	0,22	0,06	0,10	0,28	0,12
Valeur maximale [mm]	0,82	0,50	0,18	0,34	1,22	1,16

Tableau 15 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites suborbicularis* LAMARCK (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT : Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 16.

Discussion :

L'espèce *Alveolites suborbicularis* est l'espèce type du genre *Alveolites*. Elle est largement reconnue à travers le monde, et particulièrement abondante en Ardenne au Givétien (voir ce présent travail).

Bien que parfois considérée comme une espèce « fourre tout » (Zapalski, 2008), il semble qu'elle présente une variabilité morphologique importante liée à une incroyable capacité d'adaptation. En effet, elle a été retrouvée dans divers environnements sous des formes différentes impliquant également une variation de la structure interne (cf. chapitre relations formes/habitats).

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Eifélien, Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Givétien, Frasnien), Devon en Angleterre (Dévonien moyen), Oural en Russie (Dévonien moyen), Yunnan en Chine (Eifélien).

Alveolites compressus MILNE-EDWARDS & HAIME, 1853

Pl. VIII, Fig. 2.

- * 1853. *Alveolites compressa* sp. nov. ; Milne-Edwards & Haime, p. 221, Pl. 49, Fig. 3.
- v. 1933. *Alveolites compressa* Milne-Edwards & Haime ; Lecompte, p. 27, pl. 1, Fig. 5–6.
- v p 1939. *Alveolites complanatus* sp. nov. ; Lecompte, p. 25, pl. 2, Fig. 5-9.
- ? 1992. *Alveolites compressus* Milne-Edwards & Haime ; Nowinski, p. 192, text-Fig. 5.
- ? 1992. *Alveolites complanatus* Lecompte ; Nowinski, p. 190.
- 2003. *Alveolites compressus* Milne-Edwards & Haime ; Nowinski, p. 140, pl. 82, Fig. 1–2.
- ? 2003. *Alveolites complanatus* Lecompte ; Nowinski, p. 140, pl. 81, Fig. 2–3.
- 2007. *Alveolites compressus* Milne-Edwards & Haime ; Hubert *et al.*, p. 249.
- 2008. *Alveolites compressus* Milne-Edwards & Haime ; Zapalski, p. 52, pl. 6, Fig. 4-5.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 621.2A).

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 100''9).

Mont d'Haus : 8 spécimens (PR23 ; A-MH D198A ; D197.1A ; D195.3A ; D195.3 ; D195.2A, B et C).

Description :

Colonies tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 21 et 56 mm

Corallites droits ou faiblement méandriiformes en coupe longitudinale, s'ouvrant selon un angle aigu à la surface. En section transversale, corallites et lumens alvéolitoïdes, subtriangulaires ou réniformes.

Paroi mince, s'épaississant sur le bord supérieur des corallites. Ligne médiane sombre et discontinue.

Pores unisériés, ronds, situés au niveau des angles des corallites ou parfois des parois, souvent fermés par des « pores plates ».

Planchers nombreux, plats, concaves ou rarement convexes, parfois pliés, horizontaux ou inclinés souvent suspendus aux épines. Espacement des planchers variables.

Appareil septal absent, ou représenté soit par une épine principale, conique localisée au centre de la paroi inférieure des corallites, soit par de petites épines.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 16

Remarque : un des spécimens présente une zone de régénération suite à un apport sédimentaire (morphologie ragged). Dans ce secteur, les corallites sont larges, polygonaux irréguliers, en demi-lune ou alvéolitoïdes. Les parois sont très fines et dépourvues d'épines.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,71	0,36	0,11	0,188	0,58	0,43
Valeur minimale [mm]	0,54	0,24	0,04	0,10	0,225	0,14
Valeur maximale [mm]	0,98	0,44	0,18	0,34	0,85	0,95

Tableau 16 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites compressus* MILNE-EDWARDS & HAIME (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 10.

Discussion :

Les organismes décrits présentent une forte similarité avec les spécimens d'*Alveolites compressus* figurés par Lecompte (1933) et les spécimens types de Lecompte (1939) d'*Alveolites complanatus*. Ils se différencient par une paroi généralement plus mince (inférieure à 0,20 mm). Tous les autres paramètres sont semblables à ceux du matériel belge de la collection de M. Lecompte.

Cette espèce ressemble beaucoup à *Alveolites suborbicularis*, mais elle en diffère pourtant par des corallites légèrement plus allongés. La valeur diagnostique de cette faible variation de diamètre entre ces deux espèces a sûrement besoin de faire l'objet d'études complémentaires approfondies. Une révision permettrait d'évaluer si celles-ci constituent ou non des variations morphologiques d'une même espèce.

Il est à noter que le phénomène de régénération de la colonie en contexte d'apport sédimentaire est presque identique chez toutes les espèces d'Alveolitidae, soulignant ainsi leur étroite parenté.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Frasnien), Devon en Angleterre (Frasnien).

Alveolites densatus LECOMPTE, 1939

Pl. VIII, Fig. 3.

* v . 1939. *Alveolites densatus* sp. nov. ; Lecompte, p. 54, pl. 7, Fig. 3-5.

? 1985. *Alveolites densatus* Lecompte ; Birenheide, p. 80.

2007. *Alveolites densatus* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 322.12B ; 626.14B).

Mont d'Hairs : 5 spécimens (A-MH Z1.4A ; D178.2A ; D178.2B ; D139.9A ; D139.9).

Description :

Colonies branchues, à section transversale ronde de 8 à 10 mm de diamètre.

Zone axiale occupant la moitié ou plus du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux dans la zone axiale, alvéolitoïdes dans la région périphérique en section transversale. Lumens également polygonaux dans la partie centrale et arrondie dans le secteur le plus distal. En coupe longitudinale, ouverture des corallites à la surface selon un angle aigu.

Paroi très mince dans la zone axiale, s'épaississant assez nettement en périphérie.

Pores peu abondants.

Planchers plats, concaves ou convexes, horizontaux ou inclinés, espacés de manière plus condensée en périphérie.

Appareil septal absent.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 17

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,53	0,41	0,08	0,18	0,60	0,59
Valeur minimale [mm]	0,42	0,28	0,04	0,10	0,38	0,10
Valeur maximale [mm]	0,72	0,54	0,18	0,24	0,98	1,60

Tableau 17 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites densatus* LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 5.

Discussion :

Les spécimens décrits sont très semblables à l'holotype d'*Alveolites densatus* de Lecompte (1939). Ils diffèrent par un espacement des pores et des planchers plus faibles. Néanmoins, l'écartement entre les planchers est intimement lié à la vitesse de croissance des individus. Par conséquent, il se peut que cette différence résulte de rythme de croissance distinct entre l'organisme type et nos organismes. Tous les autres paramètres sont similaires à ceux du matériel type de Lecompte.

Cette espèce se rapproche de *Alveolitella fecunda*. Elle s'en distingue par des corallites plus polygonaux dans la zone axiale, une épaisseur de paroi plus faible et par l'absence stricte d'épines septales.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Givétien, Frasnien).

Alveolites edwardsi LECOMPTE, 1939

Pl. VIII, Fig. 4.

- * v. 1939. *Alveolites edwardsi* sp. nov. ; Lecompte, p. 51, pl. 7, Fig. 6-8.
- 1980. *Alveolites edwardsi* Lecompte ; Iven p. 141, pl. 3, Fig. 7-9, pl. 4, Fig. 1.
- 1993a. *Alveolites (Alveolites) edwardsi* Lecompte ; May, p. 148, pl. 5, Fig. 3, pl. 6, Fig. 1.
- ? 1999. *Alveolites edwardsi* Lecompte ; Brühl, p. 47, pl. 33, Fig. 158-160.
- 2007. *Alveolites edwardsi* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Baileux : 4 spécimens (A-BX 610.1B ; 610.2A ; 613.3A ; 615.5A).

Description :

Colonies bulbeuses, tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 13 et 37 mm.

Corallites allongés, subtriangulaires aplatis en section transversale.

Parois très fines. Ligne médiane visible dans la paroi supérieure des corallites et parfois en coupe longitudinale.

Pores très rares.

Planchers minces, nombreux, horizontaux ou inclinés, plats ou très légèrement concaves, complets.

Epines septales nombreuses, fines et petites. Parfois, une épine plus grande est présente sur le bord inférieur des corallites.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 18

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,70	0,34	0,08	0,22	0,36	0,47
Valeur minimale [mm]	0,52	0,26	0,04	0,14	0,22	0,26
Valeur maximale [mm]	0,76	0,44	0,16	0,30	0,50	0,90

Tableau 18 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites edwardsi* LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 4.

Discussion :

Le matériel observé est très semblable au spécimen type d'*Alveolites edwardsi* décrit par Lecompte (1939). Il faut tout de même noter des diamètres de lumens plus faibles et des diamètres de pores plus importants. A l'exception de ces deux caractères, l'ensemble des autres paramètres est très similaire à ceux de l'holotype.

Cette espèce, facilement reconnaissable, qui offre de nombreux traits de ressemblance avec *Alveolites suborbicularis*, diffère par des corallites plus allongés et une paroi plus fine.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien).

Alveolites elongatus LECOMPTE, 1939

Pl. IX, Fig. 1.

- * v 1939. *Alveolites elongatus* sp. nov. ; Lecompte, p. 28, pl. 2, Fig. 10-11.
non 1992. *Alveolites elongatus* Lecompte ; Nowinski, p. 194, Fig. 6C-D.
2007. *Alveolites elongatus* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Mont d'Hauris : 3 spécimens (A-MH D195.3B, C et D).

Description :

Colonies de type dôme, pluricentimétriques.

Corallites et lumens très allongés, réniformes, subtriangulaires ou subrectangulaires en coupe transversale.

Paroi modérément épaisse. Ligne médiane sombre habituellement visible.

Pores muraux très nombreux, localisés au niveau des angles des corallites et fermés par des « pore plates ».

Planchers horizontaux, plats ou faiblement concaves. Espacement entre les planchers assez réguliers.

Appareil septal représenté par la présence d'une épine unique, forte et à base large localisée sur la paroi inférieure des corallites.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 19.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,77	0,32	0,16	0,26	0,36	0,32
Valeur minimale [mm]	0,58	0,24	0,06	0,22	0,30	0,10
Valeur maximale [mm]	0,92	0,48	0,20	0,30	0,40	0,54

Tableau 19 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites elongatus* LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 3.

Discussion :

Les organismes présentent de nombreux caractères communs avec l'holotype de Lecompte (1939). Ils s'en distinguent par un lumen de diamètre maximum plus faible, par une paroi un peu plus mince et par des diamètres de pores plus grands. Les autres paramètres et l'aspect général des corallites sont semblables à ceux du matériel de Lecompte.

Lecompte (1939) émet un doute quant à la validité de cette espèce toute nouvellement créée. Cependant, compte tenu du faible nombre de spécimens en ma possession, je n'ai pas pu faire une étude complète de celle-ci. Par ailleurs, il convient tout de même de souligner sa forte ressemblance avec des espèces telles que *Alveolites edwardsi* et *Alveolites compressus* dont elle diffère principalement par une paroi plus épaisse.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien).

Alveolites intermixtus LECOMPTE, 1939

Pl. IX, Fig. 2.

- * v · 1939. *Alveolites intermixtus* sp. nov. ; Lecompte, p. 50, pl. 9, Fig. 4.
- 1958. *Alveolites intermixtus* Lecompte ; Stasinska, p. 208, pl. 19, Fig. 1-2.
- ? 1978. *Alveolites intermixtus* Lecompte ; Stasinska et Nowinski, p. 207, pl. 20, Fig. 3.
- ? 1980. *Spongialveolites intermixtus* Iven ; p. 151.
- non 1983. *Alveolites intermixtus* Lecompte ; Byra, p. 35, pl. 9, Fig. 20-21.
- 1999. *Alveolites intermixtus* Lecompte ; Brühl, p. 48.
- 2007. *Alveolites intermixtus* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Mont d'Hairs : 4 spécimens (PR 30.2 ; 30.3 ; 18.1 ; A-MH 149.30).

Description :

Colonies bulbeuses ou en dôme de hauteur comprise entre 19 et 27 mm.

Corallites et lumens subrectangulaires, ovales ou réniformes en section transversale.

Parois d'épaisseur variable, mince à la base de la colonie, épaisse dans le reste des spécimens. Parois amincies à proximité des pores. Pas de ligne médiane visible.

Pores très abondants donnant un aspect « boudiné » à la paroi. Pores situés au niveau des angles des corallites et fermés par des « pores plates ».

Planchers abondants, fins, plats, complets, horizontaux ou inclinés et espacés irrégulièrement.

Appareil septal représenté par une épine proéminente, longue et large, occupant au moins la moitié de la largeur du lumen.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 20

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,75	0,39	0,12	0,31	0,51	-
Valeur minimale [mm]	0,60	0,24	0,06	0,15	0,37	0,10
Valeur maximale [mm]	0,90	0,54	0,18	0,42	0,55	1,23

Tableau 20 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites intermixtus* LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT : Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 4.

Discussion :

Les organismes décrits concordent très bien avec l'holotype d'*Alveolites intermixtus* de Lecompte (1939). A l'exception de l'espacement plus important que dans le matériel type, tous les autres caractères sont identiques à ceux de l'holotype.

Cette espèce est facilement identifiable car nettement caractérisée par des pores très abondants et une variation d'épaisseur entre la paroi inférieure et supérieure des corallites.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien).

Alveolites maillieuxi SALEE in LECOMPTE, 1933

Pl. IX, Fig. 3.

- * v · 1933. *Alveolites maillieuxi* sp. nov. Salée ; Lecompte, p. 36, pl. 3, Fig. 1–2.
- non v 1933. *Alveolites maillieuxi* var. *cavernosa* ; Lecompte, p. 38, pl. 3, Fig. 4.
- ? 1952. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Sokolov, p. 93; pl. 24, Fig. 3.
- non 1955. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Kraevskaya, p. 200; pl. 28, Fig. 3.
- non 1956. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Dubatolov, p. 102; pl. 4, Fig. 6a–b.
- 1958. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Stasinska, p. 210, pl. 22, Fig. 1–2.
- 1959. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Dubatolov, p. 146; pl. 47, Fig. 2.
- ? 1975. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Khaiznikova, p. 64, pl. 11, Fig. 1.
- ? 1976. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Stasinska & Nowinski, p. 303, pl. 22, Fig. 1–2.
- ? 1977. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Brice *et al.*, p. 145
- ? 1992. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Nowinski, p. 194.
- ? 2003. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Nowinski, p. 142, pl. 85, Fig. 1–3.
- ? 2006. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Mistiaen, p. 339
- ? 2007. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Hubert *et al.*, p. 249.
- ? 2008. *Alveolites maillieuxi* Salée ; Zapalski, p. 54, pl. 7, Fig. 1-3.

Matériel :

Baileux : 6 spécimens (A-BX 614.4A ; 621.1B ; 621.4A ; 621.5A ; 621.7A ; 622.3A).

Mont d'Hairs : 8 spécimens (A-MH E50.9B ; E26.5A ; E26.3A ; E26.1A ; D192.7A ; D192.6A ; D192.3A ; D192.2A).

Description :

Colonies lamellaires, tabulaires, branchues ou en dôme, pluricentimétriques.

Corallites droits ou courbés en section longitudinale. En coupe transversale, corallites arrondis, subrectangulaires, subtriangulaires ou parfois polygonaux. Il en est de même pour le lumen.

Paroi à épaisseur variable, tantôt fine (particulièrement chez les corallites polygonaux), tantôt plus épaisse. Ligne médiane généralement non visible.

Pores muraux fréquents, distribués assez irrégulièrement et souvent fermés par des « pores plates ».

Planchers nombreux, horizontaux, rarement inclinés, plats et espacés assez régulièrement.

Épines nombreuses, coniques et très petites. Dans de nombreux corallites, présence également d'une épine forte sur la paroi inférieure, encadrée sur la paroi supérieure par deux petites épines. A noter, certains sont totalement dépourvus d'appareil septal.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 21.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,61	0,43	0,12	0,16	0,61	0,41
Valeur minimale [mm]	0,40	0,34	0,06	0,10	0,47	0,22
Valeur maximale [mm]	0,76	0,54	0,18	0,20	0,72	0,67

Tableau 21 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites maillieuxi* SALEE in LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 14.

Discussion :

Les spécimens décrits sont très voisins de l'holotype d'*Alveolites maillieuxi* de Lecompte (1933). Ils diffèrent uniquement par un diamètre de pores plus faible. Tous les autres paramètres sont identiques à ceux du matériel type de Lecompte.

Cette espèce, très proche de *Alveolites suborbicularis*, s'en différencie, toutefois, par un appareil septal nettement différent.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Eifélien, Givétien, Frasnien), Boulonnais en France (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Givétien).

Alveolites multispinosus DUBATOLOV, 1959

Pl. X, Fig. 1.

- * . 1959. *Alveolites multispinosus* sp. nov. ; Dubatolov, p. 143, pl. 48, Fig. 1.
- ? 1969. *Alveolites multispinosus* Dubatolov ; Stasinska, p. 771.
- . 2008. *Alveolites multispinosus* Dubatolov ; Zapalski, p. 56, pl. 8, Fig. 1.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 605.1A ; 613.1A).

Mont d'Hauris : 11 spécimens (A-MH E51.3A, E51.3B ; E51.1A ; E50.6A ; E50.3A ; E43.6A ; E43.1A ; E42.3A ; E41.1 ; D191.1 ; D79).

Description :

Colonies colonnaires, branchues, bulbeuses, tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 7 et 45 mm.

Corallites à section ovale, subcirculaire, réniforme ou subtriangulaire. En section longitudinale, corallites droits et obliques par rapport à la surface de la colonie.

Paroi fine. Ligne médiane sombre discontinue visible notamment en section transversale.

Pores nombreux, généralement fermés par des « pores plates ».

Planchers abondants, complets ou parfois incomplets, horizontaux ou inclinés, plats ou concaves. Espacement irréguliers.

Appareil septal très développé. Epines nombreuses, longues à base large. Souvent, présence d'un épine plus forte sur la paroi inférieure des corallites.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 22.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,62	0,41	0,12	0,17	0,46	0,48
Valeur minimale [mm]	0,46	0,28	0,04	0,10	0,26	0,20
Valeur maximale [mm]	0,78	0,58	0,24	0,27	0,70	1,00

Tableau 22 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites multispinosus* DUBATOLOV (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 10.

Discussion :

L'espèce *Alveolites multispinosus*, d'abord définie dans le Givétien du Bassin de Kouznetsk, est signalée pour la première fois en Ardenne.

Les données quantitatives et qualitatives sont particulièrement similaires à celles de l'holotype décrit par Dubatolov (1959).

Cette espèce est très nettement apparentée à *Alveolites suborbicularis* dont elle se distingue par des épines septales plus nombreuses et plus longues.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Frasnien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Givétien).

Alveolites parvus Lecompte, 1939

Pl. X, Fig. 2.

- * v · 1939. *Alveolites parvus* sp. nov. ; Lecompte, p. 43, pl. 6, Fig. 1–3.
- non 1952. *Alveolites parvus* Lecompte ; Sokolov, p. 95, pl. 25, Fig. 1–2.
- ? 1953. *Alveolites parvus* Lecompte ; Stasinska, p. 230, pl. 3, Fig. 2.
- ? 1979. *Alveolites parvus* Lecompte ; Hladil, p. 180, Fig. 3.
- ? 1992. *Alveolites parvus* Lecompte ; Nowinski, p. 194
- 2003. *Alveolites parvus* Lecompte ; Nowinski, p. 143, pl. 86, Fig. 3–4.
- ? 2003. *Alveolites parvus* Lecompte ; Fernández-Martínez & Mistiaen, p. 262, pl. 17, Fig. 1–5, pl. 18, Fig. 1–4.
- non 2005. *Alveolites parvus* Lecompte ; Tsyganko & Lukin, p. 22, pl. 1, Fig. 6–7.
- 2007. *Alveolites parvus* Lecompte ; Hubert *et al.*, p. 250.
- 2008. *Alveolites parvus* Lecompte ; Zapalski, p. 58, pl. 9, Fig. 1-3.

Matériel :

Baileux : 5 spécimens (A-BX 609.1A ; 609.2B ; 609A ; 610.7A ; 610.8A).

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 108'').

Mont d'Hours : 3 spécimens (A-MH E26.5B ; E26.4A ; E26.2A).

Description :

Colonies lamellaires, tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 8 et 23 mm

Corallites arrondis, ovales, subtriangulaires ou allongés en section transversale. Lumens arrondis au niveau des angles des corallites.

Paroi modérément épaisse, mais pouvant présenter des variations importantes d'épaisseurs. Ligne médiane sombre discontinue observable presque exclusivement en coupe longitudinale.

Pores peu abondants fermés par des « pores plates ».

Planchers plats ou légèrement concaves, horizontaux, rarement inclinés, espacés relativement régulièrement.

Épines septales nombreuses, fines et longues (longueur des épines pouvant atteindre la moitié du diamètre du calice).

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 23.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,57	0,34	0,09	0,19	0,56	0,51
Valeur minimale [mm]	0,42	0,24	0,02	0,14	0,42	0,14
Valeur maximale [mm]	0,74	0,42	0,16	0,30	0,72	0,80

Tableau 23 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites parvus* LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 9.

Discussion :

Les caractères de l'ensemble du matériel sont parfaitement identiques à ceux des syntypes décrits par Lecompte (1939).

Cette espèce n'est pas sans rappeler l'espèce *Alveolites suborbicularis* mais s'en distingue par des corallites de diamètre plus restreint et par des épines nombreuses et particulièrement longues.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Iran (Frasnien), Moravie en République Tchèque (Frasnien ?).

Remarques sur les espèces *Alveolites maillieuxi*, *Alveolites multispinosus* et *Alveolites parvus* :

Il convient de souligner que l'influence environnementale sur la présence des épines est mise en évidence dans cette étude. De ce fait, la validité de ces trois espèces peut être remise en cause. Il serait donc nécessaire de faire une révision complète du genre *Alveolites* afin de distinguer les morphoespèces des « vraies » espèces.

Alveolites tenuissimus SALEE in LECOMPTE, 1933

Pl. X, Fig. 3.

- * v. 1933. *Alveolites tenuissimus* Salée, sp. nov. ; Lecompte, p. 42, pl. 4, fig 1, 1a, 2.
- v. 1939. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Lecompte, p. 59, pl. X, fig 1–8.
- v. 1939. *Alveolites tenuissimus* Salée var. *spinus* var. nov. ; Lecompte, p. 61, pl. X, fig 11, 11a.
- v ? 1939. *Alveolites tenuissimus* Salée var. *crassus* var. nov. ; Lecompte, p. 61, pl. X, fig 9, 9a.
- 1953. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Stasinska, p. 218, text-Fig. 5, pl. 1, Fig. 1.
- 1970. *Tetralites tenuissimus* (Salée) ; Mironova, p. 126.
- ? 1977. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Brice *et al.*, p. 145.
- 1985. *Alveolites tenuissimus* Lecompte ; Birenheide, p. 81.
- 1992. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Nowinski, p. 196.
- . 2003. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Nowinski, p. 146, pl. 89, Fig. 2–3, pl. 90, Fig. 1.
- ? 2006. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Mistiaen, p. 346.
- . 2007. *Alveolites tenuissimus* Salée ; Hubert *et al.*, p. 250.
- . 2008. *Lefeldolites tenuissimus* (Salée) ; Zapalski, p. 66, pl. 11, Fig. 1-3.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 610.5 ; 611.1B).

Mont d'Hours : 4 spécimens (A-MH E49.5 ; D128.4B ; D195.1).

Description :

Colonies lamellaires, tabulaires ou en dôme de hauteur moyenne de 25 mm.

Corallites allongés, étroits et subrectangulaires en coupe transversale. Organisation méandriforme des corallites. Lumens également de forme allongée, légèrement arrondis au niveau des angles.

Paroi fine s'épaississant au niveau des plus petits côté des corallites. Ligne médiane non visible.

Pores très rares, petits et ronds.

Planchers horizontaux, complets, espacés assez régulièrement.

Epines septales absentes ou très rares.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 24.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,43	0,12	0,06	0,12	0,39	0,43
Valeur minimale [mm]	0,30	0,10	0,04	0,12	0,28	0,22
Valeur maximale [mm]	0,56	0,16	0,10	0,14	0,52	0,82

Tableau 24 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites tenuissimus* SALEE in LECOMPTE (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 4.

Discussion :

Le matériel présente de nombreuses affinités avec les syntypes d'*Alveolites tenuissimus* de Lecompte (1933). Il diffère par des corallites un peu moins longs en coupe transversale et par un espacement entre pores plus faible. Tous les autres paramètres sont similaires à ceux du matériel type de Lecompte.

Cette espèce est facilement reconnaissable par la forme subrectangulaire des corallites et par l'agencement régulier et parallèle de ces derniers.

L'attribution générique de cette espèce a fortement évolué au cours du temps. D'abord définie comme appartenant à l'espèce *Alveolites* par Lecompte (1933), elle a ensuite été attribuée dans un premier temps au genre *Tetralites* par Mironova (1970) puis, dans un second temps au genre *Lefeldolites* par Zapalski (2008). Le genre *Tetralites* est principalement caractérisé par des corallites de forme rectangulaire. Le genre *Lefeldolites* est défini lui aussi par des corallites de morphologie rectangulaire mais également par l'absence d'épines. La validité de ces deux genres me semble soumise à caution (par exemple, je ne peux considérer l'absence d'épines comme un caractère diagnostique en raison d'une part de leur lien avec les conditions environnementales, d'autre part du fait que *Alveolites tenuissimus* peut présenter des épines parfois nombreuses), c'est pourquoi j'ai préféré garder l'attribution générique première de cette espèce.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Frasnien).

Alveolites sp.

Pl. XI, Fig. 1.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 273.1A ; 273.2A).

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 97''A).

Description :

Colonies de morphologie de type dôme de 50 mm de hauteur en moyenne.

Corallites faiblement méandriiformes en section longitudinale, alvéolitoïdes, subtriangulaires ou polygonaux en coupe transversale. Lumens ronds ou de forme identique aux corallites.

Paroi d'épaisseur très variable, parfois fine ou très épaisse donnant un aspect boursoufflé à celle-ci. Ligne médiane non observée.

Pores rares fermés par des « pores plates ».

Planchers complets, plats, horizontaux ou faiblement inclinés, espacés irrégulièrement.

Appareil septal rare représenté par une épine unique courte à base large sur la paroi inférieure des corallites en coupe transversale.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 25.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,63	0,37	0,12	0,20	0,38	-
Valeur minimale [mm]	0,52	0,26	0,04	0,14	0,22	0,32
Valeur maximale [mm]	0,76	0,54	0,26	0,28	0,52	1,50

Tableau 25 : Données biométriques de l'espèce *Alveolites* sp. (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 3.

Discussion :

Les spécimens présentent des corallites de formes très diverses dont les parois apparaissent parfois « boursoufflées ».

Bien que les caractères quantitatifs soient sensiblement identiques à ceux de l'espèce *Alveolites suborbicularis*, je n'ai pas pu attribuer mes spécimens à cette espèce tant l'aspect des corallites et la structure interne sont différents et variables. Ces différences me sont apparues suffisantes pour la distinguer des autres espèces.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien)

Genre *Crassialveolites* SOKOLOV, 1955

Espèce type: *Alveolites crassiformis* SOKOLOV, 1952 (d'après la désignation d'origine).

Diagnose: voir HILL 1981, p. F591.

Crassialveolites cavernosus (LECOMPTE, 1933)

Pl. XI, Fig. 2.

- * v · 1933. *Alveolites maillieuxi* var. *cavernosa* ; Lecompte, p. 38, pl. 3, Fig. 4.
- v · 1939. *Alveolites cavernosus* Lecompte ; Lecompte, p. 45, pl. 7, Fig. 1–2.
- ? 1959. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Dubatolov p. 152; pl. 48, Fig. 2.
- ? 1967. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Tong-Dzuy, p. 112, pl. 22, Fig. 4.
- ? 1977. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Brice *et al.*, p. 145.
- ? 1992. *Alveolites obtortus* Lecompte ; Nowinski, p. 194.
- p 1992. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Nowinski, p. 196, text-Fig. 7C–D.
- ? 1996. *Alveolites cavernosus* Lecompte ; Brühl, p. 18, pl. 7, Fig 22.
- p 2003. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Nowinski, p. 148, pl. 94, Fig. 1–2.
- ? 2006. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Mistiaen, p. 339.
- 2007. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Hubert *et al.*, p. 249.
- 2008. *Crassialveolites cavernosus* (Lecompte) ; Zapalski, p.68, pl. 11, Fig. 4-5.

Matériel :

Baileux : 10 spécimens (A-BX 508.3A ; 605.2A ; 605.3A ; 609.1D ; 609.5D ; 613.4B ; 614.2A ; 615.2C ; 618.2A ; 621.8B).

Cul d'Houille : 4 spécimens (A-CUH 12''4A ; 93'' ; 209.1A ; 209.3A).

Mont d'Hours : 20 spécimens (A-MH E11.4A ; E11.4 ; D202.4C ; D191.2A et B ; D186.1 ; D186.1A, B et C ; D163.2A ; D167.3 ; D167.3A ; D169.1A ; D138.4C ; D138.4A ; D138.3A ; D67.3A ; D66.2A ; D66.2 ; D16.2A).

Description :

Colonies lamellaires, tabulaires, bulbeuses ou de type dôme, de hauteur comprise entre 14 et 55 mm.

Corallites et lumens généralement arrondis ou ovales en coupe transversale.

Paroi épaisse. Diminution de l'épaisseur de la paroi à proximité des pores. Ligne médiane parfois visible en section longitudinale.

Pores nombreux, arrondis et larges parfois fermés par des « pores plates ».

Planchers nombreux, fins, complets, horizontaux, plats ou concaves.

Appareil septal généralement absent ou rare mais parfois représenté par des épines courtes et larges très localement abondantes.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 26.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,55	0,39	0,16	0,18	0,60	0,43
Valeur minimale [mm]	0,38	0,20	0,04	0,08	0,16	0,06
Valeur maximale [mm]	0,74	0,64	0,34	0,34	1,02	1,12

Tableau 26 : Données biométriques de l'espèce *Crassialveolites cavernosus* (LECOMPTE) (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 34.

Discussion :

Les organismes décrits présentent une ressemblance très importante avec les syntypes de Lecompte (1939). Ils se différencient uniquement par une paroi légèrement plus fine (les autres caractères correspondent en tout point à ceux du matériel de Lecompte).

Une comparaison de cette espèce avec *Crassialveolites crassus* est exposée dans la discussion de ce dernier.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Boulonnais en France (Givétien), Oural en Russie (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Givétien), Eifel en Allemagne (Dévonien moyen).

Crassialveolites crassus (LECOMPTE, 1939)

Pl. XI, Fig. 3.

- * v . 1939. *Alveolites crassus* sp. nov. ; Lecompte, p. 46, pl. 8 figs. 1–2.
- 1952. *Alveolites crassus* Lecompte ; Sokolov, p. 83, pl. 20, Fig. 1–3.
- ? 1953. *Alveolites crassus* Lecompte ; Stasinska, p. 222, text-Fig. 7, pl. 1, Fig. 3.
- ? 1959. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Dubatolov, p. 148-149; pl. 49, Fig. 2, 3A–B, 4A–B.
- ? 1971. *Crassialveolites crassus multiaculatus* ssp. n. ; Dubatolov in Dubatolov & Spasski, p. 57, pl.12, Fig. 1–5.
- 1972. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Yanet, p. 77, pl. 24, Fig. 1.
- ? 1974. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Hladil, p. 219, pl. 1, Fig. 1, pl. 2, Fig. 2.
- 1975. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Khaiznikova, p. 72, pl. 14, Fig. 1–2.
- ? 1977. *Crassialveolites* cf. *crassus* (Lecompte) ; Brice *et al.*, p. 145.
- 1984b. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Hladil, p. 251, pl. 2, Fig. 1.
- ? 1985. *Alveolites crassus* Lecompte ; Birenheide, p. 81, pl. 25 Fig. 1.
- non 1988. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Tong-Dzuy *et al.* p. 89, pl. 38, Fig. 1, 3.
- ? 1992. *Crassialveolites multiperforatus* (Lecompte) ; Baikuchkarov, p. 107, text-Fig. 1.
- 1992. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Nowinski, p. 196.
- ? 1993a. *Alveolites* (*Crassialveolites*) *crassus* Lecompte ; May, p. 158, Pl. 7, Fig. 2.
- ? 1993. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Lütte, p. 62, pl. 2, Fig. 12.
- ? 1996. *Alveolites crassus* Lecompte ; Brühl, p. 17, pl. 7, Fig 20, pl. 11, Fig. 34.
- 2003. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Nowinski, p. 149, pl. 94, Fig. 3–4.
- ? 2006. *Crassialveolites* cf. *crassus* (Lecompte) ; Mistiaen, p. 346.

2007. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Hubert *et al.*, p. 249.
 p 2008. *Crassialveolites crassus* (Lecompte) ; Zapalski, p. 70, pl. 12, Fig. 2, pl. 13, Fig. 1.

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 607.1A ; 618.9A).

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 199.4).

Mont d'Hours : 32 spécimens (PR 10 ; 4.1 ; 4.2 ; 4.3 ; 18.2 ; 25.3 ; A-MH 147.2 ; 148.2 ; 149.5 ; 149.8 ; 149.13 ; 149.16 ; 30.4A ; E43.5A ; Z44A ; D204.4B ; D201.8A ; D186.4A, B, C et D ; D148.2A et B ; D140.5A ; D140.2A ; D138A ; D129.1A ; D128.1B ; D128.2A ; D126.3B ; D126.1A ; D71.1A).

Description :

Colonies lamellaires, tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 12 et 34 mm. Corallites très irréguliers. Lumens de forme variable en coupe transversale : subronds, ovales, subtriangulaires irréguliers.

Paroi très épaisse, mais pouvant varier nettement selon les secteurs de la colonie. Ligne médiane parfois visible en section longitudinale.

Pores petits, ronds, parfois fermés par des « pores plates ».

Planchers horizontaux, rarement inclinés, généralement complets, plats et nombreux.

Epines courtes et peu développées.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 27.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,49	0,32	0,28	0,16	0,63	0,38
Valeur minimale [mm]	0,36	0,22	0,06	0,08	0,32	0,10
Valeur maximale [mm]	0,68	0,46	0,50	0,24	1,28	0,94

Tableau 27 : Données biométriques de l'espèce *Crassialveolites crassus* (LECOMPTE) (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 35.

Discussion :

Les spécimens décrits sont très similaires au matériel type de *Crassialveolites crassus* de Lecompte (1939). On peut noter une épaisseur moyenne légèrement plus faible et un diamètre de pores un peu plus important. A l'exception de ces deux caractères, les autres paramètres sont semblables à ceux du matériel type.

Cette espèce, très semblable à *Crassialveolites cavernosus*, en diffère par des corallites plus petits et une paroi plus épaisse.

Il convient de souligner que la détermination de ces spécimens n'a pas toujours été aisée. En effet, parfois la variabilité intracoloniaire est telle, que certains secteurs, s'ils avaient été étudiés séparément, auraient sûrement reçu une attribution spécifique voire générique différente.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien), Boulonnais en France (Frasnien), Moravie en République Tchèque (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Givétien), Vietnam (Dévonien moyen).

Crassialveolites oliveri ZAPALSKI *n. n.*

Pl. XI, Fig. 4.

2008. *Crassialveolites oliveri* ; Zapalski, p. 76, pl. 12, Fig. 1. *nomen nudum* (these non publiée).

Matériel :

Baileux : 2 spécimens (A-BX 607.2A ; 613.4A).

Cul d'Houille : 5 spécimens (A-CUH 5''A3 ; 91''4A ; 100''8 ; 198/199 ; 209.2A).

Mont d'Haus : 8 spécimens (A-MH E14.2A ; D182.4A et B ; D174.5 ; D129.2 ; D129.2A ; D67.2A ; D61.1).

Description :

Colonies tabulaires ou en dôme dont la hauteur est comprise entre 9 et 53 mm.

Corallites irréguliers. Lumens arrondis, subtriangulaires ou polygonaux en section transversale.

Paroi relativement épaisse, s'affinant à proximité des pores. Ligne médiane discontinue, visible rarement et uniquement en coupe longitudinale.

Pores nombreux et ronds, souvent fermés par des « pores plates ».

Planchers horizontaux ou obliques, plats parfois concaves, généralement complets.

Epines petites réparties de manière irrégulière au sein de la colonie.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 28.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,50	0,37	0,20	0,19	0,58	0,38
Valeur minimale [mm]	0,34	0,22	0,04	0,12	0,20	0,06
Valeur maximale [mm]	0,68	0,56	0,40	0,30	1,18	1,64

Tableau 28 : Données biométriques de l'espèce *Crassialveolites oliveri* ZAPALSKI (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 15.

Discussion :

Les colonies décrites ci-dessus ressemblent fortement au spécimen de *Crassialveolites oliveri* décrit par Zapalski (2008). Elles se différencient, néanmoins, par une double épaisseur moyenne de la paroi légèrement plus faible et par des pores muraux plus grands. Les autres caractères semblent identiques à ceux de l'holotype. La diagnose de l'espèce souligne la morphologie externe lamellaire du type et son auteur semble y attacher une forte importance au cours de sa discussion. Cependant, la morphologie externe étant directement liée aux conditions d'agitation, je ne considère pas ce caractère comme diagnostique.

Cette espèce n'est pas sans rappeler *Crassialveolites cavernosus* et *Crassialveolites crassus*. Elle se distingue de la première, principalement par des parois plus épaisses, et de la seconde par des corallites plus larges et des parois plus fines.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Frasnien).

Remarques sur les espèces *Crassialveolites cavernosus*, *Crassialveolites crassus* et *Crassialveolites oliveri*

Une ACP a été réalisée sur quatre variables (diamètre maximal, diamètre minimal, épaisseur minimum et maximum) après avoir vérifié la normalité de la distribution des données. Les deux premiers axes principaux (PC1 avec 46% et PC2 avec 34%) décrivent 80% de la variabilité où peuvent être localisées les variables correspondantes mises en jeu (Fig. 47).

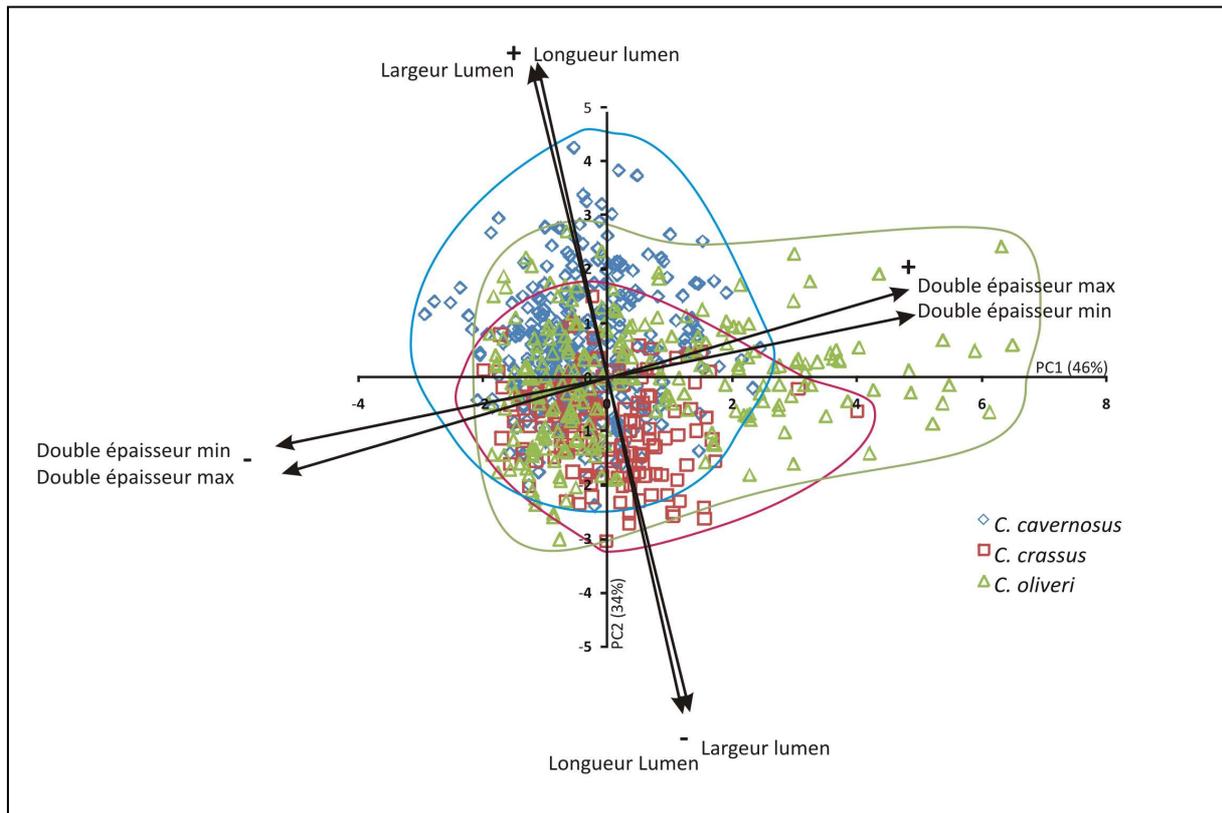


Figure 47 : Distribution des 753 corallites répartis dans 25 colonies et des 4 variables dans l'espace de forme constitué deux premiers axes principaux (80% de la variabilité totale) de l'ACP.

L'espèce *Crassialveolites oliveri* présente un fort recouvrement avec *Crassialveolites crassus* et *Crassialveolites cavernosus*. De ce résultat, trois hypothèses sont envisageables :

- soit *Crassialveolites oliveri* est une forme intermédiaire entre *Crassialveolites crassus* et *Crassialveolites cavernosus* ;
- soit compte tenu du recouvrement très important entre ces espèces, il est plausible qu'il s'agit en fait d'une seule et même espèce qui présenterait une très forte variabilité.
- soit il existerait une forte convergence morphologique entre ces trois espèces.

Dans l'état actuel des connaissances, il s'avère impossible de confirmer ou d'infirmer les dites hypothèses. Une étude approfondie portant sur du matériel plus abondant serait nécessaire.

Genre *Alveolitella* SOKOLOV, 1952

Espèce type: *Alveolitella fecunda* (SALÉE in LECOMPTE, 1939).

Diagnose: MAY 1993a, p. 152.

Alveolitella fecunda (SALÉE in LECOMPTE, 1939)

Pl. XII, Fig. 1.

- * v · 1939. *Alveolites fecundus* sp. nov. Salée ; Lecompte, p. 57, pl. 9, Fig. 2–3.
- 1952. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Sokolov, p. 77.
- 1953. *Alveolites fecundus* Salée ; Stasinska, p. 225, pl. 1, Fig. 4, pl. 2 Fig. 1.
- 1959. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Dubatolov, p. 1960, pl. 52, Fig. 4.
- ? 1969. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Stasinska, p. 772.
- 1972. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Yanet, p. 79, text-Fig. 13, pl. 25, Fig. 2.
- 1976. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Nowinski, p. 61, pl. 7, Fig. 1.
- ? 1985. *Alveolites fecundus* Lecompte ; Birenheide, p. 80.
- ? 1986. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Nowinski & Prejbsiz, p. 242.
- ? 1992. *Alveolitella fecunda* (Lecompte) ; Nowinski, p. 197.
- 1993. *Alveolitella fecunda* (Lecompte) ; Lütte, p. 62, pl. 2, Fig. 10–11, 13.
- 2003. *Alveolitella fecunda* (Lecompte) ; Nowinski, p. 146, pl. 90, Fig. 2–4.
- 2005. *Alveolites (Alveolitella) fecundus* Lecompte ; Stadelmaier *et al.*, p. 7, pl. 1, Fig. 1–7.
- 2007. *Alveolitella fecundus* (Lecompte) ; Hubert *et al.*, p. 249.
- 2008. *Alveolitella fecunda* (Salée) ; Zapalski, p. 81, pl. 15, Fig. 3-5.

Matériel :

Baileux : 22 spécimens (A-BX 272.2A ; 272.3 ; 272.7A ; 274.4B ; 322.3A ; 322.5A ; 322.5C ; 322.6A ; 322.7B et C ; 322.8B ; 322.8D ; 322.10B ; 322.11B ; 322.12A ; 322.14A ; 346.1 ; 623.4 ; 624.1A ; 624.6A ; 626.2a ; 626.3A).

Cul d'Houille : 1 spécimens (A-CUH 62''5).

Mont d'Haus : 54 spécimens (A-MH 178.3 ; 256.3 ; 30.7A ; 30.8 ; 30.9 ; 30.9A ; 52.1A ; Z12.2A ; Z.1.1A, B, C et D ; D201.6B ; D189A ; D187.3A et B ; D187.2A ; D182.3A ; D182.2A, B et C ; D176.3B ; D181.3 ; D181.3A ; D158.17A et B ; D158.16B ; D158.14A ; D158.9 ; D156.14A ; D156.13A et B ; D156.10 ; D156.8A ; D156.5A et B ; D156.1A et B ; D140A et B ; D140.9A ; D140.6B ; D140.2C ; D140.1B ; D140.1A ; D139.6A ; D139.5B ; D139.4A ; D139.3B ; D139.2A ; D139.1A ; D138.1A ; D39.5B ; D39.3A).

Description :

Colonies branchues à section transversale arrondie de 7 à 19 mm de diamètre. Zone axiale occupant la moitié du diamètre de la branche.

Corallites à section polygonale arrondie dans la zone axiale et de forme alvéolitoïde dans la zone périphérique. Ouverture des corallites à la surface à un angle aigu. Lumens arrondis ou ovales dans la zone axiale, ronds ou méandriformes distalement.

Paroi assez fine, s'épaississant nettement en périphérie. Ligne médiane sombre visible uniquement dans la zone axiale.

Pores abondants, ronds situés au niveau des angles des corallites.

Planchers plats, horizontaux ou inclinés.

Epines septales présentes exclusivement en périphérie, très petites et coniques.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 29.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,53	0,39	0,13	0,18	0,61	0,59
Valeur minimale [mm]	0,32	0,24	0,04	0,08	0,20	0,14
Valeur maximale [mm]	0,76	0,64	0,24	0,34	1,18	1,62

Tableau 29 : Données biométriques de l'espèce *Alveolitella fecunda* (SALEE in LECOMPTE) (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 21.

Discussion :

Les caractères quantitatifs et qualitatifs des spécimens étudiés sont, en tout point, semblables aux syntypes de Lecompte (1939) et au lectotype défini par Sokolov (1952).

La ressemblance avec *Alveolites densatus* a déjà été soulignée dans la discussion de cette espèce.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Oural en Russie (Givétien).

Genre *Squamealveolites* MIRONOVA, 1969

Espèce type : *Alveolites fornicatus* SCHLÜTER, 1889 (d'après désignation d'origine).

Diagnose : voir Hill, 1981, p F596.

Squameoalveolites fornicatus (SCHLÜTER, 1889)

Pl. XII, Fig. 2.

- * 1889. *Alveolites fornicatus* sp. nov. ; Schlüter, p. 125.
- v · 1933. *Alveolites megastomus* Schlüter ; Lecompte, p. 30, pl. 1, Fig. 7.
- v · 1939. *Alveolites fornicatus* Schlüter ; Lecompte, p. 50.
- ? 1947. *Alveolites fornicatus* Schlüter ; Le Maître, p. 76, pl. 12, Fig. 1-4, pl.13, Fig. 1-2.
- ? 1951. *Alveolites fornicatus* Schlüter ; Tchernychev, p. 59, pl. 15, Fig. 5-6.
- 1958. *Alveolites fornicatus* Schlüter ; Stasinska, p. 206, pl. 16, Fig. 1-3, pl. 17, Fig. 1-3, pl. 18, Fig. 1-2.
- ? 1969. *Squameoalveolites fornicatus* (Schlüter) ; Mironova, p. 86.
- 1980. *Squameoalveolites fornicatus* (Schlüter) ; Iven, p. 148, pl. 6, Fig. 4-5, pl. 7 Fig. 1.
- 1983. *Squameoalveolites fornicatus* (Schlüter) ; Byra, p. 38, pl.8, Fig. 17, pl; 9 Fig. 18-19.
- 1985. *Squameoalveolites fornicatus* (Schlüter) ; Birenheide, p. 84, pl. 28.
- 1999. *Squameoalveolites fornicatus* (Schlüter) ; Brühl, p. 50, pl. 36, Fig. 169-172.
- 2007. *Squameoalveolites fornicatus* (Schlüter) ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Mont d'Haus : 18 spécimens (PR6 ; 17.1A et B ; 18.2C et D ; 25.4 ; 25.5 ; 25.7 ; 25.8 ; 25.10 ; 25.11 ; 25.12 ; 25.13 ; A-MH 148.3 ; 148.5 ; 149.2 ; 149.6 ; 149.29).

Description :

Colonies tabulaires ou de type dôme de hauteur comprise entre 19 et 48 mm.

Corallites irréguliers en coupe transversale, allongés, alvéolitoïdes, subtriangulaires, subrectangulaires ou à aspect méandrique (en raison de la présence de pores). Lumens larges à section irrégulière. En section longitudinale, corallites droits, courbés à la base.

Parois épaisses. Ligne médiane sombre discontinue visible uniquement en coupe transversale.

Pores ronds unisériés, nombreux, situés au niveau des angles des corallites et parfois fermés par des « pore plates ».

Planchers minces, nombreux, complets ou incomplets, fréquemment suspendus aux épines, plats, concaves ou convexes, horizontaux ou obliques.

Épines septales à base large, très nombreuses en coupe longitudinale et espacées faiblement mais régulièrement. En section transversale, généralement deux épines sont visibles par corallites.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 30.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	1,14	0,56	0,20	0,25	0,45	-
Valeur minimale [mm]	0,88	0,38	0,10	0,14	0,32	0,06
Valeur maximale [mm]	1,48	0,74	0,30	0,32	0,56	0,80

Tableau 30 : Données biométriques de l'espèce *Squameoalveolites fornicatus* (SCHLÜTER) (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 10.

Discussion :

Les spécimens étudiés sont très voisins du matériel figuré par Lecompte (1933, 1939) à l'exception de leurs corallites un peu plus grands.

Cette espèce se distingue aisément des autres espèces du matériel d'étude, par ses corallites très irréguliers et de très grande taille pour un Alveolitidae ainsi que par ses parois épaisses.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien), Afrique du Nord (Eifélien ?).

Famille Caliaporidae MIRONOVA, 1974

Genre *Caliapora* SCHLÜTER, 1889

Sous Genre *Caliapora (Caliapora)* SCHLÜTER, 1889

Espèce type: *Alveolites battersbyi* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851 (d'après la désignation d'origine).

Diagnose: voir FERNANDEZ-MARTINEZ & TOURNEUR, 1993.

Caliapora (C.) battersbyi battersbyi (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851)

Pl. XII, Fig. 3.

- * 1851. *Alveolites battersbyi* sp. nov. ; Milne-Edwards & Haime, p. 257.
- 1889. *Caliapora battersbyi* Milne-Edwards & Haime ; Schlüter, p. 95, pl. 14, Fig. 8–9.
- v · 1939. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Lecompte, p. 136, pl. 19, Fig. 1–7.
- 1955. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Sokolov, pl. 33, Fig. 1–2.
- ? 1959. *Caliapora battersbyi* Milne-Edwards & Haime ; Fontaine, p. 320.

- ? 1961. *Caliapora battersbyi* Milne-Edwards & Haime ; Fontaine, p. 206.
- ? 1967. *Caliapora battersbyi* (M. Edwards & Haime) ; Tong-Dzuy, p. 118, text-Fig. 10 a-b, pl. 23, Fig. 1,
- ? 1969. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Stasinska, p. 773, pl. 1, Fig. 1-2, 4.
- ? 1972. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Yanet, p. 83, text-Fig. 16, pl. 26, Fig. 3.
1976. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Nowinski, p. 68, pl. 11, Fig. 1-2.
1976. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Stasinska & Nowinski, p. 305, pl. 24, Fig. 4.
- ? 1977. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Brice *et al.*, p.145.
- 1981. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Hladil, p. 159, pl. 1, Fig. 3-5.
1983. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Byra, p. 26, pl. 6, Fig. 12, 13, pl. 7 Fig. 14-16.
- ? 1983. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Kulicka & Nowinski, p. 480.
- ? 1984b. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Hladil, p. 252, pl. 1, Fig. 2.
1985. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Coen-Aubert *et al.*, p. 33, Fig. 9.
- 1985. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Tourneur, p. 360, text-Fig. 176, pl. 33, Fig. 1-3.
1985. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Birenheide, p. 64, text-Fig. 16, pl. 16, Fig. 1.
- ? 1988. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Tong-Dzuy *et al.* p.96, pl.40, Fig. 2, pl.43, Fig.3.
1992. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Nowinski, p. 198.
1997. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Iven *et al.*, text Fig. 1, pl. 1, Fig. 1-6.
- ? 1998. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Birenheide, p. 181, pl. 8, Fig. 2.
2003. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Nowinski, p. 150, pl. 97, Fig. 1-4.
2006. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Mistiaen, p. 339.
2007. *Caliapora battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Hubert *et al.*, p. 249.
- 2008. *Caliapora (C.) battersbyi battersbyi* (Milne-Edwards & Haime) ; Zapalski, p; 85, pl. 14, Fig. 3.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 622.4A).

Cul d'Houille : 3 spécimens (A-CUH 12''6A ; 50.1A ; 118A, B et C).

Mont d'Hours : 10 spécimens (A-MH Z12.4A ; D202.7C ; D202.3B ; D158.16A ; D158.10A ; D156.15 ; D139.3 ; D79.2A ; D79.2 ; D79.1B).

Description :

Colonies bulbeuses, colonnaires ou en dôme d'une hauteur de 30 à 60 mm.

Corallites polygonaux réguliers parfois allongés de 0,55-0,95 mm de diamètre.

Lumens polygonaux ou arrondis.

Parois peu épaisse de 0,07-0,2 mm. Ligne médiane sombre discontinue visible.

Pores abondants, unisériés de 0,15-0,3 mm de diamètre situés préférentiellement sous les squamules.

Planchers fins, plats ou concaves, complets ou fixés sur les squamules, espacés de 0,26-0,53 mm.

Squamules très nombreuses, bien développées, à base large, concaves, longues de 0,25-0,50 mm et espacées de 0,50-0,70 mm.

Discussion :

Le matériel d'étude possède des caractères très similaires avec le néotype de *Caliapora battersbyi* défini par Byra (1983) et redécrit par Tourneur (1985) et Tourneur *et al.* (*in prep*). Il en diffère par des valeurs extrêmes d'épaisseur de paroi plus importantes. Les autres valeurs biométriques sont identiques.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Montagnes Sainte-Croix en Pologne (Givétien), Eifel en Allemagne (Givétien), Boulonnais en France (Givétien), Oural en Russie (Givétien), Angleterre (Givétien), Moravie en République Tchèque (Givétien), Vietnam (Givétien).

Caliapora (C.) sp. 1

Pl. XIII, Fig. 1.

Matériel :

Cul d'Houille : 2 spécimens (A-CUH 53''4 ; 54''2).

Description :

Colonies colonnaires de 35 mm de diamètre et de 50 mm de hauteur.

Corallites polygonaux réguliers de 0,50-0,60 mm de diamètre. Lumens polygonaux. Paroi mince de 0,05-0,10 mm d'épaisseur. Ligne médiane sombre est discontinue.

Pores peu nombreux de 0,15-0,20 mm de diamètre localisés sous les squamules.

Planchers fins, plats ou concaves, complets ou suspendus aux squamules, espacés de 0,25-0,79 mm.

Distribution irrégulière de l'appareil septal. Squamules longues (0,25-0,45 mm), courbées vers le haut et espacées de 0,6-0,85 mm.

Discussion :

Les deux colonies étudiées présentent une nette similarité avec le genre *Caliapora* notamment par des squamules bien développées et des corallites de morphologie identique ce qui les apparente ainsi sans aucun doute à ce genre.

Ces spécimens sont caractérisés par des parois très fines et des squamules minces et distribuées très irrégulièrement, ce qui ne permet pas de les rattacher à l'espèce *Caliapora (C.) battersbyi*, espèce de *Caliapora* la plus répandue au Givétien en Ardenne.

Il convient, cependant, de noter que nos deux spécimens sont uniquement trouvés en milieu lagunaire, alors l'espèce *Caliapora (C.) battersbyi* est signalée au sein du récif *stricto sensu*. Or, au regard des éléments mis en évidence dans cette étude (cf. chapitre Relations formes/habitats), les différences évoquées entre ces deux espèces pourraient résulter de conditions environnementales différentes.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Caliapora (C.) sp. 2

Pl. XIII, Fig. 2.

Matériel :

Mont d'Haus : 5 spécimens (A-MH Z1.4B, C et D ; D203.4 ; D203.3).

Description :

Colonies colonnaires de 28 à 35 mm de diamètre.

Corallites polygonaux en section transversale, de 0,45-0,70 mm de diamètre et lumens arrondis et irréguliers.

Paroi épaisse de 0,15-0,25 mm. Ligne médiane sombre discontinue.

Pores abondants, ronds de 0,20-0,35 mm de diamètre.

Planchers horizontaux ou concaves, généralement incomplets suspendus aux squamules et espacés de 0,30-0,72 mm.

Appareil septal représenté par des squamules nombreuses relativement droites et larges orientées perpendiculairement à la paroi, longues de 0,25-0,40 mm et espacées de 0,50-0,70 mm.

Discussion :

Les spécimens décrits ressemblent fortement à l'espèce *Caliapora (C.) battersbyi* par la morphologie générale des corallites (bien que plus petits) et des squamules,

ainsi que par un espacement identique de ces dernières. Néanmoins, ils s'en différencient par des parois plus épaisses et des diamètres de pores plus grands.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Caliapora (Mariusilites) chaetoides (LECOMPTE, 1939)

Pl. XIII, Fig. 3.

- * v · 1939. *Caliapora chaetoides* sp. nov. ; Lecompte, p. 138, pl. 18, Fig. 15.
- 1959. *Caliapora chatetoides* Lecompte ; Yanet, p. 124, pl. 57, Fig. 1.
- ? 1967. *Caliapora chatetoides* Lecompte ; Tong-Dzuy, p. 124, Fig. 11, pl. 25, Fig. 1.
- 1974. *Caliapora chatetoides* Lecompte ; Hladil, p. 220.
- 1981. *Mariusilites chaetoides* (Lecompte) ; Hill, p. F553 Fig. 367.
- ? 1981. *Caliapora chatetoides* Lecompte ; Hladil, p. 163, pl. 1, Fig. 1-2.
- 1985. *Mariusilites chaetoides* (Lecompte) ; Tourneur, p. 381, pl. 34-35, Fig. 177-179 [cum syn.].
- 1985. *Mariusilites chaetoides* (Lecompte) ; Birenheide, p. 63, pl. 14.
- ? 1993. *Caliapora (Mariusilites) cf. chaetoides* Lecompte ; Fernández-Martínez et Tourneur, p. 62, pl. 1, Fig. 1-3.
- 2007. *Mariusilites chaetoides* (Lecompte) ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Mont d'Hairs : 1 spécimen, (A-MH-258.4B).

Description :

Colonie de morphologie de type dôme de 80 mm de diamètre et de 26 mm de hauteur.

Corallites polygonaux en section transversale. Lumens également polygonaux anguleux de 0,34-0,65 x 0,52-0,81 mm de diamètre.

Paroi mince d'épaisseur relativement uniforme (0,08-0,21 mm de double épaisseur).
Ligne médiane faiblement visible.

Pores peu abondants de 0,12-0,14 mm de diamètre.

Planchers distribués irrégulièrement, plats ou concaves, souvent complets, parfois suspendus à des squamules. Espacement entre les planchers de 0,50-1,15 mm en moyenne.

Squamules fines de formes variables, concaves ou convexes. Répartition irrégulière des squamules, longues de 0,25-0,37 mm. Espacement compris entre 0,63 et 1,53 mm.

Discussion :

A l'analyse, j'ai hésité dans un premier temps à attribuer ce spécimen au genre *Chaetetes*, toutefois, la présence de pores et de squamules m'en a définitivement dissuadée.

Cependant, par les dimensions de ses corallites et par ses squamules, il se rapproche nettement de l'espèce *Caliopora (M.) chaetetoïdes*. Il présente toutefois des valeurs extrêmes d'épaisseur de paroi plus importantes et une distribution plus irrégulière des squamules. Pour les parois, la grande variabilité de leur épaisseur est probablement liée à la mauvaise conservation de la colonie.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Eifel en Allemagne (Eifélien), Moravie en République Tchèque (Givétien), Oural en Russie (Eifélien), Vietnam (Emsien, Eifélien).

Sous Famille Natalophyllinae SOKOLOV, 1950

Genre *Scoliopora* LANG, SMITH & THOMAS, 1940

Espèce type: *Scoliopora denticulata* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851.

Diagnose: Voir HILL 1981, p. F600.

Scoliopora denticulata (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851)

Pl. XIV, Fig. 1-2.

- * 1851. *Alveolites denticulata* Milne-Edwards & Haime ; p. 258, pl. 16, Fig. 4, 4a.
- v 1939. *Plagiopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Lecompte, p. 140, pl. 20, Fig. 1-7.
- 1959. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Dubatolov, p. 178, pl. 56, Fig. 6-7 [cum syn.].
- ? 1965. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Tong-Dzuy, p. 135, pl. 26, Fig. 4-5.
- ? 1969. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Stasinska, p. 774.
- ? 1972. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Yanet, p. 90, pl. 31, Fig. 1-3.
- ? 1976. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Nowinski, p. 75, pl. 11 Fig. 3, pl. 12, Fig. 1-5.
- ? 1978. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Stasinska & Nowinski, p.209, pl. 21, Fig. 3a-b.
- ? 1980. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Iven, p. 159, pl. 25, Fig. 2-5.
- ? 1985. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Birenheide, p. 90, pl. 32, Fig. 1.
- ? 1992. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Nowinski, p. 199.
- ? 1993a. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; May, p. 189, pl. 12, Fig. 5.
- ? 1996. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; May & Becker, p. 226, pl. 2, Fig. 6 [cum syn.].
- ? 2005. *Scoliopora* cf. *denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Stadelmaier *et al.*, p. 10, pl. 2, Fig. 5-6.
- ? 2006. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Mistiaen, p. 339.
- ? 2007. *Scoliopora denticulata* (Milne-Edwards & Haime) ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Baileux : 14 spécimens (A-BX 346.5A ; 346.6A ; 380.1A ; 460.2B ; 609.1A ; 609.2C ; 609D ; 611.1A ; 611.2 ; 611.3D ; 615.2B ; 620.4A ; 623.2B ; 625.3).

Cul d'Houille : 85 spécimens (A-CUH 5''A2A ; 5''A11 ; 26''8 ; 54''5 ; 11A1A, 11A1C ; 11A1E ; 11A5 ; 11A6A ; 11A8A ; 11B1 ; 11C3A ; 11C10A ; 11E7 ; 11E8 ; 17A, 17C ; 17F ; 17.1A ; 17.1C ; 17.1D ; 17.2B ; 18A2 ; 18B2 ; 18B4A, B et C ; 18C2A ; 18C2C ; 18C3A ; 18D5A ; 18E1B ; 19.1A ; 19.2A et B ; 24.7 ; 24.7A ; 24.7D ; 28.2A ; 28.3A et B ; 28.4 ; 28.7 ; 33.6B et C ; 35.1 ; 35.2 ; 35.3 ; 35.5 ; 35.6 ; 35.7 ; 35D ; 37.6 ; 46.1A ; 46.2A et B ; 46.3A et B ; 46.4B ; 46.5A ; 52A ; 52D ; 52.2A ; 52.2C ; 52.3 ; 52.4B ; 58.3B ; 58.4C ; 58.5B ; 58.6A ; 64.1 ; 64.2 ; 64.3 ; 65A et B ; 110A et B ; 117B2 ; 156.1 ; 156.1A, B et C, 160A, 160.2 ; 165.3).

Mont d'Hours : 33 spécimens (A-MH K3.2A, B et C ; E49.1A ; E48.1A ; E48.1 ; Z14.2A ; Z14.1A ; Z12.7A ; D206.2A ; D203.1A ; D202.6B ; D201.7 ; D193.2 ; D189 ; D187.2A et B ; D182.4 ; D182.3 ; D158.1A, B et C ; D156.11A ; D156.4A ; D156.2A et B ; D156.1A ; D139.5A ; D139.4A ; D126.3 ; D67.4B ; D63.2 ; D39.12A).

Description :

Colonies branchues de faible diamètre (4-10 mm). Section transversale circulaire ou ovale. Zone axiale occupant un peu plus de la moitié du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux irréguliers en coupe transversale. Dans la zone axiale, lumens de 0,14-0,19 x 0,24-0,36 mm de diamètre, subpolygonaux très arrondis au niveau des angles ou réniformes. Les coupes tangentielles montrent nettement la forme de type scolioporide du lumen. Ouverture des corallites perpendiculairement à la surface.

Paroi fine dans la zone axiale présentant parfois une ligne médiane discontinue. Épaississement très nette de la paroi en périphérie. Double épaisseur de la paroi de 0,18-0,31 mm.

Pores ronds nombreux, notamment en périphérie de 0,14-0,16 mm de diamètre et espacés de 0,33-0,83 mm.

Planchers parfois rares, plats, horizontaux ou inclinés espacés de 0,16-0,21 mm.

Épines fortes et coniques. Typiquement trois épines visibles : une sur une face et deux de part et d'autre sur la paroi opposée.

Discussion :

Les dimensions des caractères des organismes étudiés sont très proches de celles données par Lecompte (1939), Birenheide (1985) et May (1993a) pour l'espèce *Scoliopora denticulata*. Seule l'épaisseur de la paroi (valeurs plus faibles) diffère un peu.

Il est à noter que cette espèce est assez mal connue et qu'il n'est pas rare que des spécimens mal conservés du Genre *Scoliopora* lui soient attribués. A ma connaissance, aucune étude approfondie n'a été réalisée et une révision complète s'imposerait.

On peut également souligner sa forte représentation en Ardenne (cette étude) et dans le Boulonnais (Comm. Pers. Mistiaen), notamment lors des conditions environnementales difficiles liées à l'évènement Taghanic (Coen-Aubert, 2004 ; Hubert *et al.*, 2011).

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Eifel en Allemagne (Givétien, Frasnien), Boulonnais en France (Givétien, Frasnien), Oural en Russie (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien), Vietnam (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Frasnien).

Scoliopora longispina (LECOMPTE, 1939)

Pl. XIV, Fig. 3.

* v 1939. *Plagiopora denticulata* var. *longispina* ; Lecompte, p. 143, pl. 20, Fig. 8-10.
2007. *Scoliopora longispina* (Lecompte) ; Hubert *et al.*, p. 249.

Matériel :

Baileux : 3 spécimens (A-BX 611.3 ; 626.9 ; 626.14).

Cul d'Houille : 27 spécimens (A-CUH 28''2 ; 50''1 ; 50''2A ; 50''3A, B et C ; 11A1B ; 11A1D ; 11A2A ; 24.1A et B ; 24.4 ; 24.6 ; 28.4 ; 28.6 ; 33.1 ; 33.6A ; 37.5 ; 37.6 ; 46.4A ; 46.7A ; 52.1B et C ; 156.2A ; 160.1 ; 165.2 ; 241.7).

Mont d'Hours : 10 spécimens (A-MH D190.1 ; D187.1 ; D182.4 ; D182.3B ; D182.2 ; D182.2A ; D182.1A et B ; D156.13C ; D156.1).

Description :

Colonies branchues de 12-15 mm de diamètre en moyenne, à section ovale ou circulaire. Zone axiale bien délimitée occupant un peu moins de la moitié du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux irréguliers en section transversale. Suivant l'épaississement de la paroi, lumens polygonaux ou réniformes de 0,20-0,34 x 0,30-0,47 mm de diamètre. Ouverture de corallites à la surface avec un angle proche de la perpendiculaire.

Paroi fine dans la zone axiale de 0,10-0,20 mm de diamètre. Epaississement modéré de la paroi en périphérie. Ligne médiane visible uniquement dans la zone axiale.

Pores muraux nombreux et petits de 0,10-0,19 mm de diamètre, espacés de 0,50-0,69 mm.

Planchers assez nombreux, complets, horizontaux ou inclinés, plats ou concaves. Espacement entre les planchers de 0,38-0,72 mm.

Epines fortes, coniques et effilées. Généralement, appareil septal représenté par une épine très longue dans chaque corallite dont la longueur peut occuper les $\frac{3}{4}$ de la largeur du lumen.

Discussion :

Les nombreuses branches récoltées présentent des caractères quantitatifs et qualitatifs fortement similaires à ceux de l'holotype de *Scoliopora denticulata* var. *longispina* de Lecompte (1939). Elles se distinguent uniquement par des corallites parfois plus petits et par des diamètres de pores plus grands.

Je considère la variété créée par Lecompte comme une espèce à part entière. En effet, elle se différencie nettement de *Scoliopora denticulata* par des parois plus fines et par un appareil septal très différent. Ce dernier est constitué d'une épine forte, longue et effilée sur la paroi inférieure des corallites chez *Scoliopora longispina*, tandis que *Scoliopora denticulata* expose typiquement en coupe transversale une épine forte sur la paroi inférieure, encadrée par deux épines sur la paroi supérieure (aspect scolioporide).

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Scoliopora sp.

Pl. XV, Fig. 1-2.

Matériel :

Baileux : 34 spécimens (A-BX 623.1A et B ; 623.1 ; 623.3 ; 623.3A ; 623.4A ; 624.1C ; 624.4 ; 624.6 ; 624.6B ; 625.1A ; 625.2A, B et C ; 626.1B et C ; 626.1 ; 626.3B et C ; 626.6A et B ; 626.7A ; 626.8A, B et C ; 626.9B et C ; 626.11C ; 626.13A, B et C ; 626.14 ; 626.14A ; 626.14C).

Description :

Colonies branchues. Branches minces de 7 à 10 mm de diamètre, à section transversale circulaire ou ovale. Zone axiale occupant plus de la moitié du diamètre de la branche.

Corallites polygonaux arrondis dans la zone axiale, de forme plus alvéolitoïde en périphérie. Lumens larges arrondis, polygonaux ou réniformes. Ouverture des corallites perpendiculaires à la surface.

Paroi fine dans la zone axiale, s'épaississant très fortement en périphérie. Ligne médiane sombre observable uniquement dans les parois des corallites de la zone axiale.

Pores nombreux observables exclusivement dans la partie distale des colonies en coupe longitudinale.

Planchers complets, horizontaux parfois inclinés, espacés irrégulièrement.

Appareil septal peu abondant représenté par une épine courte à base large par corallites en section transversale.

Les données biométriques sont indiquées dans le tableau 31.

	Max DL	Min DL	DEp	DP	EsP	EsT
Moyenne [mm]	0,54	0,39	0,10	0,17	0,71	0,66
Valeur minimale [mm]	0,40	0,20	0,04	0,10	0,52	0,16
Valeur maximale [mm]	0,66	0,52	0,26	0,28	0,98	1,72

Tableau 31 : Données biométriques de l'espèce *Scoliopora* sp. (DL : diamètre lumen ; DEp : double épaisseur des parois ; DP : diamètre des pores ; EsP : espacement des pores ; EsT ; Espacement des planchers). Nombre de colonies mesurées : 16.

Discussion :

L'épaississement important des parois en périphérie et le recourbement à 90° des corallites vers la surface, indiquent une grande affinité des spécimens étudiés avec le genre *Scoliopora*.

Les différents caractères quantifiables, à l'exception de l'épaisseur de la paroi plus faible, sont similaires à ceux de l'espèce *Scoliopora denticulata*. Cependant, la forme plus polygonale des corallites et l'absence d'épines fortes, m'oblige à les définir comme une espèce distincte.

Une étude complémentaire est nécessaire afin de déterminer s'il s'agit d'un morphotype de *Scoliopora denticulata* ou d'une autre espèce.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Famille Coenitidae SARDESON, 1896**Genre *Coenites* EICHWALD, 1829**

Espèce type: *Coenites juniperinus* EICHWALD, 1829.

Diagnose: Voir HILL 1981, p. F600.

Coenites sp. 1

Pl. XV, Fig. 3.

Matériel :

Mont d'Hairs : 2 spécimens (A-MH Z14.4A et B).

Description :

Colonies branchues à section transversale circulaire de 6-7 mm de diamètre.

Corallites polygonaux irréguliers ou arrondis en coupe transversale. Lumens arrondis ou réniformes de 0,17-0,33 x 0,29-0,53 mm de diamètre. Ouverture des corallites à la surface selon un angle aigu.

Parois de 0,09-0,20 mm de double épaisseur, à aspect ondulé. Ligne médiane discontinue parfois visible.

Pores muraux ronds de 0,13-0,20 mm de diamètre, faiblement espacés (0,35-0,40 mm) souvent fermés par des « pores plates ».

Planchers rares, horizontaux et plats ou très faiblement concaves. Espacement irrégulier des planchers (0,39-1,10 mm).

Appareil septal représenté par de larges rides septales.

Discussion :

Les deux spécimens décrits ci-dessus présentent l'ensemble des caractères du genre *Coenites*.

Ils sont très différents de *Coenites* sp 2. Ils s'en distinguent par des branches plus larges, des lumens et des pores plus grands ainsi que par leur aspect général.

Pour le moment, je n'ai, toutefois, pu attribuer ces colonies à aucune espèce de *Coenites*.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Coenites sp. 2

Pl. XV, Fig. 4.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 609.1A).

Mont d'Hairs : 3 spécimens (A-MH D201.7B ; D128.4A ; D128.2).

Description :

Colonies branchues à section transversale ronde de 5-6 mm de diamètre.

Corallites polygonaux arrondis dans la zone axiale, de forme plus allongée en périphérie. Ouverture des corallites à la surface selon un angle aigu. Lumens étroits arrondis ou réniformes de 0,13-0,16 x 0,28-0,34 mm de diamètre.

Paroi modérément épaisse dans la zone axiale de 0,08-0,14 mm de double épaisseur. Épaississement distal des parois (jusqu'à 0,44 mm de double épaisseur). Ligne médiane non visible.

Pores rares, ronds et petits de 0,09-0,13 mm de diamètre.

Planchers fins, complets ou incomplets, horizontaux ou inclinés, plats ou concaves et espacés de 0,12-1,00 mm.

Pas d'épine septale visible.

Discussion :

Par la dimension de leurs corallites qui présentent toutefois une taille plus réduite, les colonies étudiées présentent une forte similitude avec *Coenites laminosa* GÜRICH, 1896 décrite par Stasinska (1958) et illustrée par Nowinski (1992).

Cependant, au regard des illustrations données par ces deux auteurs, je ne suis pas sûre qu'ils aient la même conception de cette espèce. Par conséquent, je n'ai pas donné de nom d'espèce à mon matériel en raison du doute existant quant à la définition de *Coenites laminosa*.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Genre *Platyaxum* DAVIS, 1887

Espèce type: *Platyaxum turgidum* DAVIS, 1887 (= *P. undosum* DAVIS, voir STUMM, 1965).

Diagnose: Voir HILL 1981, p. F602.

Platyaxum cf. *escharoides* (STEININGER, 1849)

Pl. XVI, Fig. 1.

- * 1849. *Limaria escharoides* sp. nov. ; Steininger, p. 11.
- 1889. *Coenites escharoides* Steininger ; Schlüter, p. 126, pl. 5, Fig. 12–13.
- 1908. *Coenites escharoides* (Steininger) ; Reed, p. 25, pl. 4, Fig. 5–6.
- v. 1939. *Coenites escharoides* (Steininger) ; Lecompte, p. 65, pl. 11, Fig. 5–7. [*cum syn.*].
- ? 1947. *Coenites escharoides* (Steininger) ; Le Maître, p. 81, pl. 21, Fig. 3.
- non 1958. *Coenites escharoides* (Steininger) ; Stasinska, p. 217, pl. 28, Fig. 1-3.
- 1959. *Placocoenites escharoides* (Steininger) ; Dubatolov, p. 174, pl. 55, Fig. 4.
- ? 1969. *Placocoenites escharoides* (Steininger) ; Stasinska, p. 774.
- 1985. *Platyaxum (Platyaxum) escharoides* (Steininger) ; Birenheide, p. 86, pl. 30, Fig. 1.
- 1993a. *Platyaxum (Platyaxum) escharoides* (Steininger) ; May, p. 171, pl. 9, fig; 3-4.
- 1999. *Platyaxum (Platyaxum) escharoides* (Steininger) ; Brühl, p. 52, pl. 38, Fig. 178-179.
- 2007. *Platyaxum escharoides* (Steininger) ; Hubert *et al.*, p. 249.
- ? 2008. *Platyaxum escharoides* (Steininger) ; Zapalski, p. 94, pl. 16, Fig. 7-9.

Matériel :

Baileux : 9 spécimens (A-BX 272.2B ; 272.3A ; 273.4A ; 273.6 ; 273.6B ; 274.1A ; 274.2 ; 277.2A ; 322.15B).

Mont d'Hairs : 16 spécimens (PR 13 ; 17.4 ; 18.2E et F ; 19.8 ; 19.9 ; 19.10 ; A-MH 149.14 ; 149.19 ; 149.31 ; 234.1 ; 234.1A ; 234.2 ; 234.2A ; 234.3A et B).

Description :

Colonies branchues à section transversale ovale de 5-6 mm de diamètre.

Ouverture des corallites de part et d'autre de la colonie. Lorsque la paroi est fine, corallites et lumens ovales de 0,13-0,16 x 0,26-0,39 mm de diamètre. En périphérie, lumens allongés ou en croissant.

Paroi fine de 0,04-0,10 mm de double épaisseur dans la zone axiale. Épaississement de la paroi vers la périphérie (jusqu'à 0,50mm de double épaisseur). Ligne médiane absente.

Pores muraux non observés dans le matériel d'étude.

Planchers très rares.

Pas d'épines septales visibles. « Visor » visible en périphérie.

Discussion :

Les spécimens décrits ci-dessus semblent être très voisins de l'espèce *Patyaxum escharoides* tant par les dimensions des différents caractères quantitatifs que par son aspect général.

Cependant, la faible conservation des organismes et la difficulté que représente l'étude de cette espèce notamment en raison de la taille réduite des colonies et donc, de la difficulté à obtenir des coupes correctes, ne m'ont pas permis d'observer l'ensemble des caractères. Ces obstacles ont souvent été signalés par d'autres auteurs (Lecompte, 1939 ; Zapalski, 2008).

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Eifélien, Givétien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Givétien), Afrique du Nord (Dévonien moyen).

Genre *Roseoporella* SPRIESTERBACH, 1935

(=*Planocoenites* SOKOLOV, 1952)

Espèce type: *Roseoporella rhenana* SPRIESTERBACH, 1935.

Diagnose: voir HILL 1981 p. F600 (= *Planocoenites* SOKOLOV, 1952).

Roseoporella media (LECOMPTE, 1939)

Pl. XVI, Fig. 2.

- * v. 1939. *Coenites medius* sp. nov. ; Lecompte, p. 73, pl. 12, Fig. 3.
- 1959. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Dubatolov, p. 171, pl. 55, Fig. 1-2.
- 1960. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Dubatolov & Mironova, p. 362, pl. 22, Fig. 7a-b.
- 1962. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Dubatolov, p. 61, pl. 22, Fig. 1.
- ? 1963. *Planocoenites medius* (Lecompte) ; Scharikova, p. 169, pl. 35, Fig. 6-7.
- ? 1964. *Planocoenites medius* (Lecompte) ; Tchudinova p. 54, pl. 25, Fig. 3-4.
- ? 1969. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Stasinska, p. 773.
- ? 1976. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Nowinski, p. 69, pl. 10, Fig. 3a-c.
- ? 1981. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Scharikova, p.74, pl. 16, Fig. 1-4.
- ? 1985. *Platyaxum (Roseoporella) gradatum* (Lecompte) ; Birenheide, p. 88, pl. 30, Fig. 3.
- 2006. *Placocoenites medius* (Lecompte) ; Mistiaen, p. 339.

Matériel :

Baileux : 6 spécimens (A-BX 609.5B ; 609.9B ; 613.1 ; 613.1A ; 613.2A ; 614.3B).

Mont d'Haus : 8 spécimens (PR14 ; 19.4 ; 19.6 ; A-MH 149.4 ; 149.19 ; 149.26 ; D201.7C ; D197.3).

Description :

Colonies lamellaires, tabulaires ou en dôme de hauteur comprise entre 6 et 69 mm.

Corallites en section transversale, de forme elliptique irrégulière, en croissant ou parfois subtriangulaires. Lumens de forme semblable aux corallites ou plus souvent d'apparence ronde de 0,18-0,24 x 0,53-0,58 mm de diamètre en raison de la présence de zones très sombres au niveau des angles. En coupe longitudinale, corallites droits ou faiblement ondulés, horizontaux ou obliques.

Paroi modérément épaisse de 0,05-0,19 mm de double épaisseur. Ligne médiane claire ou faiblement pigmentée visible localement en coupe transversale.

Pores rares de 0,14-0,25 mm de diamètre.

Planchers peu nombreux, complets, horizontaux, plats ou légèrement convexes et espacés de 0,22-0,77 mm.

Appareil septal absent.

Discussion :

Par les dimensions et la morphologie des corallites, les colonies présentent les traits caractéristiques de l'espèce *Roseoporella media*. Elles s'en distinguent seulement par des parois légèrement plus minces.

J'ai été tentée de les rattacher à l'espèce *Roseoporella taenioforme* (SCHLÜTER, 1889), mais la forme en croissant des corallites et l'épaississement uniforme des parois les rapprochent davantage de *Roseoporella media*.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Roseoporella sp. 1

Pl. XVI, Fig. 3.

Matériel : Mont d'Hairs : 1 spécimen (A-MH 148.3).

Description :

Colonie lamellaire de 2,60 mm de haut (détermination en lame mince) encroûtant un stromatopore. Matériel ne permettant d'obtenir qu'une coupe longitudinale de la colonie.

Corallites horizontaux à la base de la colonie puis se redressant légèrement dans la partie supérieure avant de s'ouvrir à la surface selon un angle aigu. Lumens étroits de 0,13-0,19 mm de large (estimation en coupe longitudinale).

Parois fines de 0,03-0,05 mm de double épaisseur. Ligne médiane visible dans la paroi de certains corallites.

Pores muraux non observés.

Planchers rares, plats ou faiblement concaves, rarement convexes et horizontaux ou inclinés.

Pas d'épine septale visible.

Discussion :

De par ses caractères, à savoir une ouverture des corallites d'un seul côté de la colonie et des pores et planchers très rares, ce spécimen se rapproche du genre *Roseoporella*.

Cet organisme est également caractérisé par une paroi extrêmement fine et des lumens étroits.

Seul un matériel plus abondant et la possibilité d'obtenir des coupes transversales et longitudinales correctes permettraient de réaliser une détermination au niveau spécifique.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Roseoporella sp. 2

Pl. XVI, Fig. 4.

Matériel : Baileux : 1 spécimen (A-BX 272.1).
Mont d'Hairs : 1 spécimen (A-MH 149.13).

Description :

Colonies lamellaires de 1,93 mm d'épaisseur. Spécimens n'ayant pas permis de fournir de coupe transversale.

Corallites rampants, se redressant pour s'ouvrir à la surface de la colonie avec un angle aigu. Lumens étroits de 0,09-0,15 mm de large (estimation en coupe longitudinale).

Paroi mince des corallites (0,11-0,26 mm de double épaisseur) à la base de la colonie. Epaissement distal de la paroi. Ligne médiane non visible.

Planchers très rares, horizontaux ou inclinés et plats.

Pores et épines septales non visibles.

Discussion :

L'ouverture des corallites d'un seul côté de la colonie et, la rareté des pores et des planchers permettent d'assigner ce matériel au genre *Roseoporella*.

Les deux spécimens décrits ci-dessus se distinguent de *Roseoporella* sp. 1 par des lumens très étroits et des parois beaucoup plus épaisses.

L'absence de section transversale et le faible nombre d'individus récoltés ne me permettent pas de les attribuer à une quelconque espèce.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Ordre Auloporida SOKOLOV, 1952
(= Auloporacea SOKOLOV, 1952 sensu HILL, 1981)

Famille Auloporidae MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851

Genre *Aulopora* GOLDFUSS, 1826

Espèce type: *Aulopora serpens* GOLDFUSS, 1826.

Diagnose: HILL 1981 p. F631.

Aulopora (Mastopora) cf. compacta TCHERNYCHEV, 1941

Pl. XVII, Fig. 1-2.

- * 1941. *Aulopora compacta* sp. nov.; Tchernychev, p. 122, pl. 1, Fig. 7, (pl. 3).
- 1952. *Mastopora compacta* (Tchernychev) ; Sokolov, p. 156, pl. 40, Fig. 1-3.
- 1985. *Mastopora cf. compacta* (Tchernychev) ; Birenheide, p. 115, pl. 37, Fig. 5, pl. 39, Fig. 1.
- v p 1988. *Aulopora stasinskae* sp. nov. ; Mistiaen, p. 205-206, pl. 24, Fig. 12-15. [*cum syn.*].
- 1993a. *Aulopora (Mastopora) compacta* Tchernychev ; May, p ; 195-197, pl. 13, Fig. 5, pl. 14, Fig. 3.
- ? 1999. *Aulopora (Mastopora) compacta* Tchernychev ; Brühl, p. 56, pl. 40, Fig. 188-191.
- 2006. *Aulopora stasinskae* Mistiaen ; Mistiaen, p. 339.
- 2008. *Aulopora cf. compacta* Tchernychev , Zapaslki, p. 110, pl. 19, Fig. 5.

Matériel :

Baileux : 4 spécimens (A-BX 508.2A ; 608.7A ; 609.1A ; 611.3).

Cul d'Houille : 9 spécimens (A-CUH 5''A11F ; 26''8 ; 93''2 ; 93''2A ; 17.1E ; 35.3A ; 35.5 ; 35.6 ; 35.7).

Mont d'Hours : 11 spécimens (PR19.14 ; A-MH 128.4A ; E33.2A ; E16.1 ; D197.3 ; D197.3A ; D197.2 ; D140.9A ; D140.8 ; D139.4A ; D139.2A).

Description :

Petite colonies tubulaires encroûtant des stromatopores ou des coraux tabulés. Matériel n'ayant pas permis de fournir de coupe longitudinale.

Corallites subrectangulaires en raison de la compression engendrée par l'accolement des corallites voisins, de 0,85-0,96 mm de haut et de 0,77-1,14 mm de large en section transversale. Lumens ronds ou ovales, larges ou parfois étroits de 0,48-0,56 mm de diamètre.

Paroi d'épaisseur variable, fine sur les côtés accolés des corallites (0,12-0,17 mm d'épaisseur), très épaisse sur le bord supérieur (0,25-0,27 mm d'épaisseur). Amincissement de la paroi au contact des pores.

Un seul pore visible mais non mesurable.

Planchers non visibles dans le matériel observé.

Epines absentes.

Discussion :

Les spécimens décrits présentent une forte ressemblance morphologique avec le matériel de Tchernychev (1941) en coupe transversale. Cependant les dimensions des corallites étudiés sont plus faibles.

En l'absence de section longitudinale, la similarité des autres caractères (ex : planchers et pores) n'a pas pu être vérifiée. Il reste donc une relative incertitude quant à leur détermination.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Givétien, Frasnien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien), Boulonnais en France (Givétien), Oural en Russie (Givétien).

Aulopora serpens GOLDFUSS, 1826

Pl. XVII, Fig. 3-4.

- * 1826. *Aulopora serpens* sp. nov. ; Goldfuss, p. 82, pl. 29, Fig. 1a-d.
- v. 1939. *Aulopora serpens* Goldfuss ; Lecompte, p. 177.
- v. 1988. *Aulopora serpens* Goldfuss ; Mistiaen, p. 201, text-fig ; 2-3, pl. 24, Fig. 1-9. [*cum syn.*]
- 2006. *Aulopora serpens* Goldfuss ; Mistiaen, p. 339.
- 2007. *Aulopora serpens* Goldfuss ; Hubert *et al.*, p. 251.

Matériel :

Baileux : 3 spécimens (A-BX 322.8 ; 322.10 ; 380.1).

Cul d'Houille : 1 spécimen (A-CUH 93''2).

Mont d'Hours : 7 spécimens (A-MH 30.12 ; K2.7 ; K3.2A et B ; K3.3A et B ; K23.2).

Description :

Colonies tubulaires rampantes organisées en réseau régulier.

Corallites à section transversale ronde ou ovale de 1,15-1,25 mm de diamètre. Lumens larges, arrondis ou ovales de 0,47-0,87 mm de diamètre. Longueur des calices entre 3 et 4 mm.

Paroi modérément épaisse de 0,30-0,35 mm.

Pas de pores mesurables.

Planchers difficilement observables, concentriques en section transversale, convexes en coupe longitudinale. Distribution irrégulière des planchers.

Pas d'épines septales.

Discussion :

Le matériel décrit possède la plupart des caractéristiques de l'espèce *Aulopora serpens*, à savoir les dimensions des corallites et de leur paroi, ainsi que l'absence d'épines. Cependant, il se différencie par des planchers de morphologie un peu différente en section longitudinale et par une distribution irrégulière de ces derniers.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Givétien, Frasnien), Monts Sainte-Croix en Pologne (Eifélien), Eifel en Allemagne (Eifélien, Givétien, Frasnien), Boulonnais en France (Givétien).

Famille Aulocystidae SOKOLOV, 1950

Genre *Remesia* KETTNER, 1934

Espèce type: *Remesia tubulosa* KETTNER, 1934

Diagnose: HILL 1981 p. F639

Remesia tubulosa KETTNER, 1934

Pl. XVII, Fig. 5-6.

- * 1934. *Remesia tubulosa* sp. nov. ; Kettner, p. 11.
- 1937. *Remesia tubulosa* Kettner ; Kettner, p. 16, Fig. 10-13.
- 1985. *Remesia tubulosa* Kettner ; Birenheide, p. 124, Fig. 78.

Matériel :

Baileux : 5 spécimens (A-BX 322.1 ; 322.4A et B ; 322.8 ; 609.3A).

Mont d'Hairs : 17 spécimens (PR 5 ; 32.1 ; 17.7 ; A-MH 149.4 ; 149.32 ; 237.2A et B ; 237.3A et B ; 237.5 ; 237.6 ; 244 ; 255 ; 255A ; 256.1 ; 256.1A ; D176.4).

Description :

Colonies tubulaires rampantes.

Corallites ronds ou légèrement ovales de 2,65-3,00 mm de diamètre. Lumens étroits et allongés de 0,50-0,97 mm de diamètre.

Parois épaisses de 0,60-0,75 mm d'épaisseur, présentant deux zones distinctes, dont une zone périphérique d'apparence fibreuse et une zone plus interne lamellaire.

Un seul pore observé en coupe transversale, dont la forme n'est pas déterminable.

Planchers généralement convexes, distribués irrégulièrement, tantôt rares, tantôt abondants.

Epines septales très petites et nombreuses.

Discussion :

Les spécimens étudiés sont très proches du type de *Remesia tubulosa* décrit par Kettner (1934) dont les caractéristiques principales sont redéfinies par Birenheide (1985). Cependant, l'espèce est habituellement caractérisée par une absence de planchers or, notre matériel en est pourvu irrégulièrement. Cette présence peut rappeler l'espèce *Remesia crispa*, mais les dimensions des corallites nous amènent indubitablement à attribuer notre matériel à *Remesia tubulosa*.

Occurrence :

Ardenne en France/Belgique (Givétien).

Remesia crispa (SCHLÜTER, 1885)

Pl. XVII, Fig. 7-8.

- * 1885. *Syringopora crispa* nov sp ; Schlüter, p. 12.
- 1889. *Syringopora crispa* Schlüter ; Schlüter , p. 169, pl. 16, Fig. 5-7.
- v ? 1939. *Syringopora crispa* Schlüter ; Lecompte, p. 167, pl. 11, Fig. 1-3.
- 1954. *Syringopora crispa* Schlüter ; Stasinska, p. 287.
- 1959. *Syringopora crispa* Schlüter ; Dubatolov, p. 193, pl. 61, Fig. 2a-b.
- 1962. *Syringopora crispa* Schlüter ; Dubatolov, p. 66, pl. 14, Fig. 1.
- 1972. *Syringopora crispa* Schlüter ; Dubatolov, p. 44, pl. 3, Fig. 1-2.
- ? 1977. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Brice *et al.*, p. 145.
- 1983. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Byra, p. 61, pl. 21, Fig. 60-63.
- 1985. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Birenheide, p. 126, pl. 42, Fig. 2.
- v p 1988. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Mistiaen, p.217-218, pl. 27, Fig. 1-6. [*cum syn.*].
- 1993a. *Remesia cf. crispa* (Schlüter) ; May, p. 203-204, pl. 15, Fig. 4-5.
- ? 1999. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Brühl, p. 57, pl. 41, Fig. 192-197, pl. 42, Fig. 198-202.
- 2006. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Mistiaen, p. 339.
- 2007. *Remesia crispa* (Schlüter) ; Hubert *et al.*, p. 251.

Matériel :

Baileux : 1 spécimen (A-BX 623.1).

Mont d'Haur : 4 spécimens (A-MH Z44 ; D201.8B ; D201.4 ; D139.5A).

Description :

Colonies tubulaires, rampantes parfois encroûtées par des stromatopores.

Corallites (1,80-2,25 mm de diamètre) et lumens (1,15-1,22 mm de diamètre) ronds. En section longitudinale, corallites droits et horizontaux le long du substrat puis élévation à la verticale au-dessus du dit substrat.

Parois épaisses de 0,50-0,70 mm de diamètre, dont la partie interne est vraisemblablement lamellaire et la périphérie composée de fibres. En coupe transversale, amincissement de la paroi au contact des rares planchers observables, qui apparaissent concentriques.

Pores et planchers non observés.

Epines septales nombreuses, courtes ou longues et généralement à base large.

Discussion :

Les dimensions et la morphologie tubulaire rampante des corallites coïncident parfaitement avec celles du spécimen type redécrit par Lecompte (1939) et Birenheide (1985). En revanche, l'absence de planchers au sein de notre matériel ne permet pas de vérifier la morphologie infundibuliforme de ces derniers.

A noter que Byra (1983) indique des parois moins épaisses (0,40-0,50 mm d'épaisseur) lors de sa révision du matériel type de Schlüter.

Occurrences :

Ardenne en France/Belgique (Eifélien, Givétien), Eifel en Allemagne (Givétien), Boulonnais en France (Givétien), Bassin de Kouznetsk en Sibérie (Eifélien).

CHAPITRE XI. CONCLUSION

1. Bilan

Le travail effectué tout au long de cette thèse, a porté sur l'étude des coraux tabulés et plus particulièrement sur ceux de l'étage du Givétien où ils ont connu leur apogée. L'intérêt de ce travail est d'appréhender les fluctuations de la biodiversité et d'évaluer l'influence du milieu sur cette dernière ainsi que sur la répartition et la forme des organismes. Pour se faire, des levés de terrain ont été menés sur trois coupes, à savoir la carrière du Cul d'Houille, les Fortifications du Mont d'Haur et la carrière des Monts de Baileux. A partir des échantillons récoltés, quelques 2600 lames minces ont été réalisées et étudiées. Leur analyse a permis de reconnaître et de décrire 57 espèces de coraux tabulés appartenant aux ordres des Heliolitida, Favositida et Auloporida.

Les résultats obtenus mettent en évidence que la diversité des coraux tabulés est largement contrôlée par le faciès sédimentaire. En effet, il apparaît clairement que, tout au long du Givétien, la diversité la plus importante est relevée dans les faciès les plus récifaux ou lagunaires. Cependant, il convient de nuancer la forte présence de coraux en milieu lagunaire car celle-ci est souvent liée à une accumulation de colonies arrachées au récif par l'action des vagues.

Par ailleurs, il s'avère que les formations caractérisées globalement par un faciès plus silicoclastique sont moins diversifiées et peuvent présenter des faunes particulières telles que des *Platyaxum* dans la Formation de Hanonet par exemple.

Il ne faut toutefois pas perdre de vue que la qualité de l'échantillonnage influe grandement sur les résultats obtenus. Ainsi, en se basant uniquement sur les indices classiques de biodiversité comme l'indice de Shannon par exemple, la Formation de Trois-Fontaines présente une diversité très faible et inférieure à celle de la Formation d'Hanonet, alors qu'après correction par des courbes de raréfaction, il s'avère que les faunes sont bien plus diversifiées.

Cette étude permet également de mettre en évidence une réelle succession faunique au cours du temps, de la base vers le sommet du Givétien, et ceci indépendamment de l'environnement rencontré. Cependant, il faut noter, que les faunes de tabulés ainsi observées,

sont principalement représentées par des espèces appartenant aux familles des Pachyporidae et des Alveolitidae.

Pour compléter ces différents aspects, il m'est apparu tout à fait intéressant de mener une approche méthodologique originale à travers l'utilisation de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) sur les faunes de tabulés. Cette démarche a permis pour la première fois, (1) de mettre en exergue un diachronisme faunique entre les sites de Baileux et du Mont d'Haus pour la base du Givétien et (2) de confirmer le sens de la transgression d'est en ouest évoquée par les sédimentologues.

L'étude des relations entre la forme des organismes et l'habitat montre l'existence de deux grandes catégories de faunes : (1) celles inféodées à un seul type de milieu, ou (2) celles que l'on peut qualifier d'ubiquistes. Ces dernières ont la particularité de pouvoir présenter différents types d'adaptations en fonction du milieu dans lequel elles se situent.

Parmi les principales adaptations, on peut noter tout d'abord le développement important de l'appareil septal en zone agitée, ce qui leur permettrait d'accroître la surface de fixation du « corps mou » au sein du polypier et de leur assurer ainsi une meilleure résistance à la houle.

Dans un deuxième temps, il convient également de souligner qu'en fonction de l'augmentation de l'agitation, j'ai constaté un épaississement de la paroi des spécimens observés leur garantissant une meilleure résistance mécanique.

Enfin, certaines espèces présentent la particularité de pouvoir modifier leur morphologie externe en fonction du milieu concerné. C'est ainsi qu'elles peuvent se présenter, par exemple, sous une forme branchue en milieu calme et sous une forme en dôme en milieu fortement agité.

Les différents résultats obtenus soulèvent, néanmoins, un certain nombre de questions fondamentales quant-à la définition actuelle des espèces. En effet, il apparaît de toute évidence que certains caractères actuellement considérés comme diagnostiques, tels que la présence d'épines, sont sujets à caution et méritent d'être reconsidérés.

Toujours au cours de cette étude, nous avons eu l'opportunité de mener des observations sur une particularité que constitue le « patch-reef » des Fortifications du Mont d'Haus. En effet, malgré sa taille très réduite (1,5 x 2,5 m), il a permis de mettre en évidence

une dynamique et une évolution similaire à celles d'une construction récifale classique. Cette approche souligne que la taille d'une construction récifale n'est pas un critère discriminant.

Par ailleurs, lors de l'examen des différentes lames minces, il a été possible de relever dans 86 colonies d'Alveolitidae, principalement au sein de leur paroi, la présence de quatre genres d'endobiontes (*Helicosalpinx*, *Phragmosalpinx*, *Torquaysalpinx* et *Trypanopora*). Leur analyse montre que leur présence induit généralement des modifications conséquentes du squelette de l'hôte telles qu'un épaissement de la paroi dans laquelle ils se situent et une organisation différente des corallites adjacents.

De même, cette étude a montré que l'endobionte choisissait de manière préférentielle son hôte. On peut supposer (sans pouvoir le prouver) que ce choix repose, comme pour les coraux actuels, sur une reconnaissance des émissions chimiques de l'hôte par l'endobionte.

Enfin, on a pu relever qu'il existe une corrélation entre l'abondance de ces endobiontes et la diversité élevée des coraux tabulés. En effet, ces endobiontes, s'installeraient dans les organismes les plus présents dans le milieu concerné sans doute du fait de leur capacité à leur assurer un meilleur potentiel de survie.

Pour finir, l'analyse paléogéographique a mis en exergue le fait que les faunes givétiennes du bord sud du synclinorium de Dinant présentent la plus forte affinité avec les faunes du Bergischen Land (Allemagne). En effet, on remarque que globalement la puissance des affinités fauniques est en accord avec la situation géographique lors du Dévonien. Ainsi, on relève une affinité plus faible des faunes ardennaises avec la région la plus lointaine étudiée, à savoir le versant ouest de l'Oural. Cependant, ce constat ne se vérifie pas pour le Boulonnais. En effet, pour cette région, faute de données suffisantes, il m'est impossible de tirer une quelconque conclusion.

2. Perspectives

Cette étude a porté sur de nombreux aspects divers mais complémentaires, tels que l'analyse de la biodiversité, l'influence de l'environnement sur la morphologie des coraux tabulés et les interactions biologiques de ces derniers avec des endobiontes. Il est toutefois évident que cette étude n'est pas une fin en soi. En effet, elle mérite d'être complétée et enrichie par des analyses et des recherches complémentaires.

Celles-ci devront notamment permettre de vérifier si les résultats des observations ainsi menées peuvent être transposés pour d'autres bassins sédimentaires. De même, il serait particulièrement intéressant d'évaluer l'impact d'autres facteurs environnementaux, tels que la température ou encore les apports sédimentaires, sur la distribution et la morphologie des tabulés. Une telle démarche suppose la mise en place d'une approche pluridisciplinaire, à travers la constitution et le travail d'une équipe composée notamment de paléontologues, de sédimentologues et de géochimistes.

Par ailleurs, ces études pourraient également être approfondies pour chaque groupe afin, par exemple, de mesurer, voire de mettre en évidence l'influence du milieu sur les caractères usuellement considérés comme diagnostiques.

Des études supplémentaires pourraient également porter sur la dynamique, les évolutions spatio-temporelles d'autres biohermes et biostromes dévoniens comme par exemple les biostromes des Formations des Trois-Fontaines et de Terres d'Hauris de la carrière de Resteigne (Belgique).

Il serait également tout à fait pertinent de poursuivre les recherches sur les organismes endobiontes notamment en essayant de caractériser de manière encore plus étroite, leurs relations avec l'hôte (parasites, symbiontes, cryptobiontes, etc.). Pour se faire, des études comparatives pourraient être menées sur les coraux actuels afin de mettre en évidence l'influence de chaque type d'interaction sur leur morphologie interne.

De même, il serait intéressant d'essayer de caractériser les types d'associations existants entre les coraux tabulés et d'autres organismes tels que par exemple les stromatopores, les bryozoaires ou encore les algues.

Enfin, une dernière approche concernerait la mesure du potentiel de calcification et du taux de croissance des tabulés pour les comparer avec des faunes actuelles afin de déterminer l'éventuelle présence d'organismes symbiontes comme des zooxanthelles (sachant toutefois, que ce type d'étude suppose de disposer de spécimens de grande taille et peu altérés par la diagenèse).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

-A-

- ALBERSTADT L. P., WALKER K. R. & ZURAWSKI R. P., 1974.** Patch reefs in the Carters Limestone (Middle Ordovician) in Tennessee, and vertical zonation in Ordovician reefs. *Geological Society of America, Bulletin*, **85**, 1171-1182.
- AL'CHOVIK T. S. & YVANOVSKIJ A. B., 1988.** Korally i biostratigrafija niznego Devona Severo-Vostocnoj Jakutii. *Trudy Paleontologiceskogo Instituta Akademija Nauk SSSR*, **237**, 4-94.
- AVERBUCH O., 2010.** Contribution à l'étude géodynamique du système orogénique varisque : Relations de la chaîne avec le bassin de Paris, dynamique du front de chaîne septentrional dans le nord de la France et impact de la surrection sur le climat et les environnements terrestres. Habilitation à diriger des recherches, Université des Sciences et Technologies de Lille, 396 pp.
- ALROY J., 2002.** Global database will yield reliable measures of global biodiversity. *Paleobiology*, **29**, 26-29.

-B-

- BAIKUCHKAROV A. G., 1992.** On the variability in the species *Crassialveolites multiperforatus* (Salée) (Tabulata). *Paleontologicheskii Zhurnal*, **26** (1), 104-108.
- BAMBACH R. K., 1977.** Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, **3**, 152-167.
- BENTON M. J., 1999.** The history of life: large databases in palaeontology. In: Harper D. A. T. (ed.), *Numerical Palaeobiology*, Wiley, 249-293.
- BIRENHEIDE R., 1985.** Chaetetida und tabulate Korallen des Devon. *Leitfossilien*, **3**, 1-158.
- BIRENHEIDE R., 1998.** Rugose und tabulate Korallen aus der Bohrung Viersen 1001. *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **37**, 161-213.
- BLAINVILLE H. (DE.), 1830.** Zoophytes. *Dictionnaire des Sciences naturelles*, **60**, 1-546.
- BLAKEY R. C., 2007.** Detailed global palaeogeography, Mollweide Globes – World Wide Web : <http://jan.ucc.nau.edu/>.
- BONTE A. & RICOUR J., 1948.** Structure du massif du Mont d'Haurs. *Bulletin du Service de la Carte Géologique de France et des topographies souterraines*, **47** (225), 25-33.
- BOTQUELEN A., 2003.** Impact des variations eustatiques sur les assemblages benthiques à brachiopodes : l'Ordovicien Sarde et le Dévonien Ibero-armoricain : paléoécologie, taphonomie, stratigraphie séquentielle, systématique. Thèse de doctorat non publiée, Université de Bretagne Occidentale, 325 pp.
- BOUCOT A. J., 1975.** *Evolution and extinction rate controls*. Elsevier, New York, 427pp.
- BOUCOT A. J., 1981.** *Principles of benthic marine paleoecology*. Academic Press, London, New York, 463 pp.

- BOUROCHE J.-M. & SAPORTA G., 1992.** *L'analyse des données*. 5ème édition corrigée. Collection "Que sais-je?" Presses Universitaires de France, Paris, 127 pp.
- BOULVAIN F., COEN-AUBERT M. & TOURNEUR F., 1987.** Sédimentologie et coraux du bioherme de marbre rouge frasnien (« F2j ») de Tapoumont (Massif de Philippeville, Belgique). *Annales de la Société géologique de Belgique*, **110**, 225-240.
- BOULVAIN F., MABILLE C., POULAIN G. & DA SILVA A.-C., 2009.** Towards a palaeogeographical and sequential framework for the Givetian of Belgium. *Geologica Belgica*, **12**, 161-178.
- BRENCHLEY P. J. & HARPER. D. A. T., 1998.** *Palaeoecology, Ecosystems, Environments and Evolution*. Chapman & Hall, London, 402 pp.
- BRICE D., BIGEY F., MISTIAEN B., PONCET J. & ROHART J.-C., 1977.** Les organismes constructeurs (Algues, Stromatopores, Rugueux, Tabulés, Bryozoaires) dans le Dévonien de Ferques (Boulonnais- France). Associations – Répartition stratigraphique. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques Minières*, Paris, **89**, 136-151.
- BRICE D., MILHAU B. & MISTIAEN B., 1994.** Affinités nord-américaines de taxons dévoniens (Givétien-Frasnien) du Boulonnais, Nord de la France. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **165**, 291-306.
- BROWER J. C. & KILE K. M., 1988.** Seriation of an original data matrix as applied to palaeoecology. *Lethaia*, **21**, 79-93.
- BROOD K., 1970.** The systematic position of *Coenites* EICHWALD. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, **92**, 469-480.
- BRÜHL D., 1996.** Die Gattungen *Alveolites* LAMARCK 1801 und *Squamealveolites* MIRONOVA 1969 (Anthozoa, Tabulata) im Unteren Mittel-Devon (Eifelium) der Dollendorfer Mulde/Eifel (Rheinisches Schiefergebirge). *Senckenbergiana lethaea*, **76**, 1-51.
- BRÜHL D., 1999.** Stratigraphie, Fazies und Tabulaten-Fauna des oberen Eifelium (Mittel-Devon) der Dollendorfer Mulde/Eifel (Rheinisches Schiefergebirge). *Kölner Forum für Geologie und Paläontologie*, **4**, 1-155.
- BULTYNCK P., 1974.** Conodontes de la Formation de Fromelennes du Givétien de l'Ardenne Franco-belge. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la terre*, **50**, 1-30.
- BULTYNCK P. & DEJONGHE L., 2001.** Devonian lithostratigraphic units (Belgium). *Geologica Belgica*, **4** (1-2), 39-69.
- BULTYNCK P., COEN-AUBERT M., DEJONGHE L., GODEFROID J., HANCE L., LACROIX D., PRÉAT A., STAINIER P., STEEMANS P., STREEL M. & TOURNEUR F., 1991.** Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mémoires pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique*, **30**, 1-106.
- BYRA H., 1983.** Revision der von Cl. Schlüter (1880-1889) beschriebenen Chaetetida und Tabulata aus dem Rheinischen Devon. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **59**, 1-78.

- CASIER J.-G., CAMBIER G., DEVLEESCHOUWER X., PETITCLERC E. & PRÉAT A., 2010. Ostracods, rock facies and magnetic susceptibility of the Trois-Fontaines and Terres d'Hairs Formations (Early Givetian) in the Rancennes quarry at the Mont d'Hairs (Givet, France). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **80**, 85-114.
- CECCA F., 2002. *Palaeobiogeography of Marine Fossil Invertebrates. Concepts and Methods*. Taylor & Francis, London, 273 pp.
- CHENEY K. L. & COTÉ I., 2005. Mutualism or parasitism ? The variable outcome of cleaning symbioses. *Biology letters*, **1**, 162-165.
- COCKS L. R. M. & TORSVIK T. H., 2006. European geography in a global context from the Vendian to the end of the Palaeozoic. *Geological Society of London*, **32**, 83-95.
- COCKS L. R. M., MC KERROW W. S. & STAAL C. R., 1997. The margins of Avalonia. *Geological Magazine*, **134**, 627-636.
- COEN-AUBERT M., 1991. Formation de Fromelennes. In : P. Bultynck *et al.* (eds.), Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mémoires pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique*, **30**, 61-64.
- COEN-AUBERT M., 2004. Two new species of Temnophyllids (Rugosa) from the Upper Givetian of Belgium. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **74**, 19-34.
- COEN-AUBERT M., DEJONGHE L., CNUDE C. & TOURNEUR F., 1985. Etude stratigraphique, sédimentologique et géochimique de trois sondages effectués à Membach (Massif de la Vesdre). *Ministère des Affaires Economiques, Professional paper*, **223** (10), 3-57.
- COEN-AUBERT M., MAMET B., PREAT A. & TOURNEUR F., 1991. Sédimentologie, Paléoécologie et Paléontologie des calcaires crinoïdiques au voisinage de la limite Couvinien-Givétien à Wellin (Bord Sud du Synclinorium de Dinant, Belgique). *Mémoires pour servir à l'explication des cartes géologiques et Minières de la Belgique*, Bruxelles, **31**, 61 pp.
- COMBES C., 2001. *Parasitism: The Ecology and Evolution Intimate Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, 552 pp.
- COPPER P., 1974. Structure and development of early Palaeozoic reefs. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium*, **6**, 362-386.
- COPPER P., 1985. Fossilized polyyps in 430-Myr-old *Favosites* corals. *Nature*, **316**, 142-144.
- COPPER P., 1988. Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystem: is it real? *Palaios*, **3**, 136-152.
- COPPER P., 2002. Silurian and Devonian reefs: 80 millions years of global greenhouse between two ice ages. In: Phanerozoic Reef Patterns. *SEPM Special Publication*, **72**, 181-238.
- COPPER P. & SCOTSESE C. R., 2003. Megareefs in Middle Devonian supergreenhouse climates. *Special Publications of Geological Society of America*, **370**, 209-230.
- CORNET P., 1975. Morphogenèse, caractères écologiques et distribution des stromatoporoides dévoniens au bord sud du bassin de Dinant (Belgique). Thèse de doctorat non publiée, Université catholique de Louvain, 195 pp.

CUGNY P., 1988. Analyse quantitative des faciès de diverses formations crétacées des marges néotéthysiennes et atlantiques. Associations paléontologiques et paléoenvironnementales. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse, *Strata*, série 1, **10**, 331 pp.

-D-

DAVIS J. C., 1986. *Statistics and Data Analysis in Geology*. John Wiley & Sons, New York, 656 pp.

DAWKINS R., 1982. *The Extended Phenotype*. Freeman and Company, Oxford. 307 pp.

DEVLEESCHOUWER X., PETITCLERC E., HUBERT B. L. M., PINTE E., MAILLET S., CRÔNIER C., BIGNON A. , SPASSOV S. & PRÉAT A. 2010. New insights from rock magnetism, sedimentology, reefal and peri-reefal faunas in the Mont d'Hauris and Fromelennes Formations (Late Givetian) at "Cul d'Houille" section (Flohimont, France). Abstract, Congrès. STRATI 2010, Paris, p. 79-80.

DEVLEESCHOUWER X., HUBERT B. L. M., PINTE E., PETITCLERC E. & PRÉAT A., in prep. The Taghanic event in shallow water platform : microfacies, magnetic susceptibility and reef faunas changes revealing sea-level oscillations (Cul d'Houille section, France). *Terra Nova*, special volume.

DE WEVER P., DAVIS B. & NERAUDEAU D., 2010. *Paléobiosphère : Regards croisés des sciences de la vie et de la terre*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Société Géologique de France, Vuibert, 796 pp.

DIXON A., 1974. Late Ordovician *Propora* (Coelenterata: Heliolitidae) from Anticosti Island, Quebec, Canada. *Journal of Paleontology*, **48**, 568-585.

DUBATOLOV V. N., 1952. Anthozoa, Tabulata n Rzonznitskaya M. A., Contribution à l'étude de la faune du Synclinal de Tatchtip dans la dépression de Minousinsk, *Paleontologia I Stratigrafia.*, 124-134 (en russe).

DUBATOLOV V. N., 1953. Quelques Tabulés du Dévonien moyen de la dépression de Minousinsk. *Outch. Zap. Leningrad Our-ta*, **159**, 207-212 (en russe).

DUBATOLOV V. N., 1956. Tabuliaty i Geliolitidy Severo-Vostochnago Prislairia. *Ezhegodnik Vsesoyuznogo Paleontologicheskago obschestva*, **15**, 83-114.

DUBATOLOV V. N., 1959. Tabuliaty, Heliolitidi i Chetetidi Silura i Devona Kuznetskogo Basseina. *Trudy VNIGRI*, **139**, 292 pp.

DUBATOLOV V. N., 1962. Tabuljaty i geliolitidy silurijskich i devonskich otlozenij Rudnogo Altaja. *Trudy Institut Geologii i Geofiziki Akademija Nauk SSSR, sibirskoe otdelenie, Leningrad & Moskva*, 5-109.

DUBATOLOV V. N., 1963. Pozdniesilurijskie I Devonskie Tabuliaty, Heliolitidi i Chetetidi Kuznetskogo Basseina. AN SSSR, Sibirskoe otdelenie, *Institut Geologii i Geofiziki, Izdatielstvo Akademija Nauk, Moskva*, 194 pp.

DUBATOLOV V. N. 1972. Tabuljaty i biostratigrafija srednego i verchnego devona Sibiri. *Trudy Institut Geologii i Geofiziki Akademija Nauk SSSR, sibirskoe otdelenie, Moskva*, 184 pp.

DUBATOLOV V. N. 1982. Corrélations entre les dépôts mésodévoniens de Sibérie et de l'Ardenne (au moyen des Tabulés). In : Biostratigraphie des dépôts de la limite Dévonien inférieur-Dévonien moyen. *Akademija Nauk SSSR, Otd. Geologii i Geofiziki, Geox., Tr. Pol. Sess. Mejd. Podk. Strat. Dev.* Samarkand, 58-64.

DUBATOLOV V. N. & MIRONOVA N. V., 1960. Tabulés, Héliolitidés et Chaetétidés, In : Biostratigraphie du Paléozoïque de la région de Gornoy dans le Saïano-Altai ; tome II : Paléozoïque moyen. *Trudy Sibirskij*

Nauncno-issledovatel'skij Institut (Geologii, Geofiziki i Mineral'nogo Syr'ja), **20**, 256-266 et 349-368 (en russe).

DUBATOLOV V. N. & SPASSKI N. YA., 1971. Devonskie korally Dzhungaro-Balkhachskoi Provincii. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki*, **74**, 1-131.

DUNHAM R. J., 1970. Stratigraphic reefs versus ecologic reefs. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **54**, 1931-1932.

-E-

EICHWALD C. E. (VON), 1860. *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Premier volume.* E. Schweizerbart, Stuttgart. 1657 pp.

ELIAS R. J., DONG-JIN L. & BOO-YOUNG B., 2010. Did storms have a role in the great Ordovician biodiversification event? Evidence from corals in a Laurentian storm-swept epicontinental sea. Abstract, Third International Paleozoic congress, London, 158.

ELLOY R., 1972. Réflexions sur quelques environnements récifaux du Paléozoïque. *Bulletin du Centre de Recherche de Pau – SNPA.*, **6**, 109-112.

ERRERA M., MAMET B. & SARTENAER P., 1972. Le Calcaire de Givet et le Givetien à Givet. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **48**, 1-159.

-F-

FAGERSTRÖM J. A., 1991. Reef-building guilds and a checklist for determining guild membership: a new approach for study of communities. *Coral Reefs*, **10**, 47-52.

FENTON M. A. & FENTON C. L., 1937. Aulopora: A Form-Genus of Tabulate Corals and Bryozoans. *American Midland Naturalist*, **18**, 109-115.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ E., 1993. Tabulados y chaetétidos de las Formaciones Moniello-Santa Lucia y Candás-Portilla (Devónico, Cordillera Cantábrica, NW de España). Thèse de doctorat non publiée, Universidad de Oviedo, 530 pp.

FERNANDEZ-MARTINEZ E., 1999. Heliolitidae (Cnidaria, Tabulata) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (NW de España). *Trabajos de Geología. Volumen homenaje al profesor D. J. Truyols*, 97-110.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ E. & MISTIAEN B., 2003. *Alveolites parvus*, tabulate coral from Upper Devonian of Iran. *Annales de la Société Géologique du Nord, série 2*, **10**, 261-273.

FERNANDEZ-MARTINEZ E. & TOURNEUR F., 1993. El genero *Caliapora* (Tabulata) en el Devónico de la Cordillera Cantábrica (NW de España). *Revista Española de Paleontología*, No. Extraordinario, 58-70.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ E., MÉNDEZ-BEDIA I. & SOTO F., 2001. Los arrecifes devónicos de la Cordillera Cantábrica: organismos constructores y tipos de bioconstrucciones. *Memorias de las VII Jornadas aragonesas de Paleontología*, 147-168.

FLÜGEL H. W., 1976. Ein Spongienmodell für die Favositidae. *Lethaia*, **9**, 405-419.

FLÜGEL E., 1982. *Microfacies analysis of limestones.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 633 pp.

- FLÜGEL E. & FLÜGEL-KAHLER E., 1992.** Phanerozoic Reef Evolution : Basic Question and Data Base. *Facies*, **26**, 167-278.
- FONTAINE H., 1954.** Etude et révision des tabulés et héliolitides du Dévonien d'Indochine et du Yunnan. *Archives Géologiques du Vietnam*, **2**, 1-86.
- FONTAINE H., 1959.** Les Madréporaires paléozoïques du Vietnam, du Cambodge et du Laos. Thèse de doctorat non publiée, Faculté des Sciences de l'Université de Paris, 430 pp.
- FONTAINE H., 1961.** Les Madréporaires paléozoïques du Vietnam, du Laos et du Cambodge. *Archives Géologiques du Vietnam*, **5**, 1-276.
- FOOTE M. & SEPKOSKI J. JR., 1999.** Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature*, **398**, 415-417.
- FRAKES L. A., FRANCIS J. E. & SYKTUS J. I., 1992.** *Climate Modes of the Phanerozoic*. Cambridge University Press, Cambridge, 286 pp.

-G-

- GOLDFUSS A., 1826.** *Petrefacta Germaniae, I*. Arnz, Düsseldorf, 1-76.
- GOLDFUSS A., 1829.** *Petrefacta Germaniae, I*. Arnz, Düsseldorf, 77-164.
- GOSSELET J., 1877.** Le calcaire dévonien supérieur dans le N.-E. de l'arrondissement d'Avesnes. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **4**, 238-272.
- GOSSELET J., 1879.** Description géologique du Canton de Maubeuge. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **6**, 129-211.
- GOSSELET J., 1880.** *Esquisse géologique du Nord de la France et contrées voisines. 1er volume, terrains primaires*. Imprimerie Six-Horemans, Lille, 343 pp.
- GOUWY S. & BULTYNCK P., 2003.** Conodont based graphic correlation of the Middle Devonian formations of the Ardenne (Belgium): implication for stratigraphy and construction of regional composite. *Revista española de Micropaleontología*, **35**, 315-344.
- GÜRICH G., 1896.** Das Palaeozoikum im Polnischen Mittelgebirge. *Verhandlungen der Russisch Mineralogischen Kaiserlichen Gessellschaft zu St.Petersburg II*, **32**, 1-539.

-H-

- HALAMSKI A. T., 2004.** Faunistic analysis of Middle Devonian Brachiopods from the Northern Part of the Holy Cross Mountains. Thèse de doctorat non publiée, Institute of Paleobiology, Polish Academy of Science, and Université Lyon I, U.F.R. des Sciences de la Terre, Varsovie – Lyon, 354 pp.
- HALAMSKI A. T., 2008.** Paleobiogeographical signature of the Middle Devonian Łysogóry Region brachiopod fauna. *Fossils and Strata*, **54**, 87-98.
- HAMMER Ø., HARPER D. A. T. & RYAN P. D., 2001.** PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**, 9 pp.
- HAMMER Ø. & HARPER D. A. T., 2006.** *Paleontological Data Analysis*. Blackwell, Oxford, 351 pp.

- HARLAND W. B., ARMSTRONG R. L., COX A. V., CRAIG L. E., SMITH A. G. & SMITH D. G., 1989.** *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, 279 pp.
- HARPER D.A.T. (ed.), 1999.** *Numerical Palaeobiology. Computer-Based Modelling and Analysis of Fossils and their Distributions*. John Wiley & Sons, New-York, 468 pp.
- HARTMAN W. D. & GOREAU T. F., 1972.** *Ceratoporella* (porifera : Sclerospongiae) and the Chaetetid “corals”. *Transaction of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **44**, 133-148.
- HARTMAN W. D. & GOREAU T. F., 1975.** A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of sclerosponges. *Postilla*, **167**, 1-21.
- HECKEL P. H., 1974.** Carbonate buildups in the geologic record. In: Laporte L. F. (ed.) *Reefs in time and space. Special Publication of the Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*, **18**, 90-154.
- HEYWOOD V. H. & BASTE I., 1995.** Introduction. In : V. H. Heywood (ed.), *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, 5-19.
- HILL D., 1981.** Tabulata. F430-667. In : Moore R. C., Robinson R. A. & Teichert C. (eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology Part F: Coelenterata. Supplement 1(2)*. The Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence, 388 pp.
- HILL M. O. & GAUCH H. G., 1980.** Detrended Correspondence Analysis: An Improved Ordination Technique. *Vegetatio*, **42**, 47-58.
- HLADIL J., 1974.** Tabulate corals from the Paleozoic basement of the Carpathian foredeep (borehole Nitkovice-2). *Vestník Ústředního ústavu geologického*, **49**, 219-222.
- HLADIL J., 1979.** Reefal fauna from the Devonian limestones at Malhostovice (eastern border of the Boskovice furrow). *Vestník Ústředního ústavu geologického*, **53**, 179–183.
- HLADIL J., 1981.** The genus *Caliapora* Schlüter (tabulate corals) from the Devonian of Moravia. *Vestník Ústředního ústavu geologického*, **56**, 157-168.
- HLADIL J., 1984A.** Tabulate corals of the genus *Thamnopora* Steininger from the Devonian of Moravia. *Vestník Ústředního ústavu geologického*, **59**, 29-39.
- HLADIL J., 1984B.** Tabulární koralí z vrtu NP-824 Ostravice. *Acta Universitatis Carolinae-Geologica*, **3**, 251-259.
- HLADIL J., 1989.** Function morphology of Alveolitinae and its dependence on the Kellwasser and other events (Tabulata, M. to U. Devonian, Moravia, CSSR). *Newsletter on Stratigraphy*, **21**, 25-37.
- HLADIL J., GERSL M., STRNAD L., FRANA J., LANGROVA A. & SPISIAK J., 2006.** Stratigraphic variation of complex impurities in platform limestones & possible significance of atmospheric dust : a study with emphasis on gamma-ray spectrometry & magnetic susceptibility outcrop logging (Eifelian - Frasnian, Moravia, Czech Republic). *International Journal of Earth Sciences*, **95**, 703-723.
- HOLLAND S. M., MILLER A. I., MEYER D. L. & DATTOLO B. F., 2001.** The detection and importance of subtle biofacies within a single lithofacies. The Upper Ordovician Kope Formation of the Cincinnati, Ohio. Region. *Palaios*, **16**, 205-217.
- HOUSE M. R. (ed.), 1979.** *The origin of major invertebrate groups. Systematics*. Association special volume 12. Academic Press, London, 525 pp.
- HUBERT B. L. M., ZAPALSKI M. K., NICOLLIN J.-P., MISTIAEN B. & BRICE D., 2007.** Selected benthic faunas from the Devonian of the Ardennes: an estimation of palaeobiodiversity. *Acta Geologica Polonica*, **57**, 223-262.

- HUBERT B. L. M., 2008A.** Detailed lithology and faunal abundance of the historical Givetian section: the fortifications of the Mont d'Hauris (Givet, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, **15** (série 2), 45-57.
- HUBERT B. L. M., 2008B.** Les stromatopores givétiens et frasniens de l'Ardenne méridionale et du Boulonnais (France et Belgique) : sédimentologie, paléobiodiversité et paléogéographie, Thèse de doctorat non publiée, Université Catholique de Lille et Université de Liège, 358 pp.
- HUBERT B. L. M. & PINTE E., 2009.** Detailed lithology, faunal abundance and correlations of the Cul d'Houille Sections (Middle Devonian, Givetian, Avesnois, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, série 2, **16**, 76-89.
- HUBERT B. L. M., PINTE E., DEVLEESCHOUWER X., PETITCLERC E. & PREAT A., 2011.** Tabulate corals and stromatoporoids in the Mont d'Hauris and Fromelennes Formations (Late Givetian) at "Cul d'Houille" section (Flohimont, France). In : Aretz M., Delculée S., Denayer J. & Poty E. (eds.). Abstract, 11th Symposium on Fossil Cnidaria and sponges Congress, Liège August 19-29, 2011, *Kölner Forum für Geologie und Paläontologie*, 53.
- HUBMANN B., 1992.** Die Korallenfauna aus dem Devon von Feke (Antitaurus, SE-Türkei) I. Tabulata. *Mitteilungen der Österreichische Geologische Gesellschaft*, **84**, 355-372.
- HUDSON P. J., DOBSON A. P. & LAFFERTY K. D., 2006.** Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites ? *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 381-385.
- HUNTE W. MARSDEN J. R. & CONLIN B. E., 1990.** Habitat selection in the tropical polychaete *Spirobranchus giganteus* : III ; Effects of coral species on body size and body proportions. *Marine Biology*, **104**, 101-107.

-I-

- INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC CHART, 2009.** *International Commission on Stratigraphy IUGS. Disponible sur Internet : <http://www.stratigraphy.org/>.*
- IVEN C., 1980.** Alveolitiden und Heliolitiden aus dem Mittel- und Oberdevon des Bergischen Landes (Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontographica*, **167**, 121-179.
- IVEN C., MISTIAEN B. & TOURNEUR F., 1997.** New data on the morphology and microstructure of the genus *Caliapor* Schlüter, 1889 (Tabulata, Middle Devonian): systematic implications and reflections on the function of squamulae. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **91**, 261-271.

-J-

- JABLONSKI, D., ROY, K., VALENTINE, J. W., PRICE, R. M., AND ANDERSON, P. S., 2003.** The impact of the Pull of the Recent on the history of bivalve diversity. *Science*, **300**, 1133-1135.
- JELL J. & HILL D., 1970.** The Devonian Coral fauna fauna of the Point Hibbs Limestone, Tasmania. *Papers and Proceedings of Royal Society of Tasmania*, **104**, 1-16.

- JOACHIMSKI M. M., VAN GELDERN R., BREISIG S., BUGGISCH W. & DAY J., 2004.** Oxygen isotope evolution of biogenic calcite & apatite during the Middle & Late Devonian. *International Journal of Earth Sciences*, **93**, 542-553.
- JOACHIMSKI M. M., BREISIG S., BUGGISCH W., TALENT J. A., MAWSON R., GEREKE M., MORROW J. R., DAY J. & WEDDIGE K., 2009.** Devonian climate and reef evolution: Insights from oxygen isotopes in apatite. *Earth and Planetary Science Letters*, **284**, 599-609.
- JOHNSON J. G., KLAPPER G. & SANDBERG C. A., 1985.** Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. *Geological Society of America Bulletin*, **96**, 567-587.
- JONES O. A., 1936.** The controlling effect of environment upon the corallum in Favosites, with a revision of some massive species on this basis. *Annual Magasin of Natural History*, **97**, 1-24.
- JONES O. A., 1937.** The Australian massive species of the coral genus Favosites. *Records Australian Museums*, **XX(2)**, 79-102.

-K-

- KATO M., 1963.** Fine skeletal structures in Rugosa. *Hokkaido University, Journal of the Faculty of Sciences*. série 4, **11**, 571-630.
- KAUFMANN B., 2006.** Calibrating the Devonian Time Scale: A synthesis of U-Pb ID-TIMS ages and conodont stratigraphy. *Earth Science Reviews*, **76**, 175-190.
- KAZMIERCZAK J., 1984.** Favositid Tabulates: Evidence for Poriferan Affinity. *Science*, **225**, 835-837.
- KAZMIERCZAK J., 1989.** Halysitid tabulates: sponges in corals' clothing. *Lethaia*, **22**, 195-205.
- KAZMIERCZAK J., 1993.** Sclerite-bearing alveolitid favositids from the Devonian of Central Poland. *Paläontologische Zeitschrift*, **67**, 27-44.
- KAZMIERCZAK J., 1994.** Confirmation of the poriferan status of favositid tabulates. *Acta Palaeontologica Polonica*, **39**, 233-245.
- KELUS A., 1939.** Devonische Brachiopoden und Korallen der Umgebung von Pelcza in Volhynien. *Biuletyn Państwowe Instytutu Geologicznego*, **8**, 1-51.
- KENT M. & COKER P., 1992.** The nature and properties of vegetation data. *Chap 3. In : Kent M. & Cocker P. Vegetation description and analysis: A practical approach*, CRC Press, 77-95.
- KERSHAW S., 1998.** Stromatoporoid palaeobiology and its applications in palaeoenvironment analysis. *Palaeontology*, **41**, 509-544.
- KETTNER R., 1934.** Paleontologické studie z Celechovického Devonu, Cast 5: o nektých Alcyonariich. *Casopis Vlasteneckého Muzea spolku Olomuckého*, **47** (175-176), 1-15.
- KETTNER R., 1937.** Palaeontological studies of the Devonian of Celechovice (Moravia). Part V. On some Alcyonarians. *Publications de la Faculté des Sciences de l'Université Charles*, **155**, 1-20.
- KHAIZNIKOVA K. B., 1975.** *Biostratigrafia i Tabuliaty Devona Hrebeta Sette-Daban (yuzhnoye verkhoynnie)*. Nauka, Novosibirsk. 112 pp.
- KIESSLING W., FLÜGEL E. & GOLONKA J., 1999.** Paleoreef maps : Evaluation of a comprehensive database on Phanerozoic reefs. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **83**, 1552-1587.

- KIESSLING W., FLÜGEL E. & GOLONKA J., 2003.** Patterns of Phanerozoic carbonate platform sedimentation. *Senckenbergiana lethaea*, **36**, 195-226.
- KLAPPER G., FEIST R. & HOUSE M., 1987.** Decision on the boundary stratotype for the Middle/Upper Devonian Series boundary. *Episodes*, **10** (2), 97-101.
- KRAEVSKAYA L. N., 1955.** Podklass Tabulata i grupa Heliolitida. In: Khalfin L. L. (ed.) *Atlas rukovodyastschikh*. 191-206.
- KREBS W., 1974.** Devonian carbonate complexes of Central Europe. In: Laporte L. F. (Hrsg.): Reefs in time and space. *Special Publication of the Society Economic Paleontology and Mineralogy*, **18**, 155-208.
- KREBS C. J., 2001.** *Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, Menlo Park, Brooklin, 608 pp.
- KROPFITSCH M. & SCHOUPE A. VON, 1953.** Revision der Tabulaten aus dem Paläozoikum von Graz; Teil I: Thamnoporen und Striatoporen. *Mitteilungen des Naturwissenschaften Vereines für Steiermark*, **83**, 90-117.
- KULICKA R. & NOWINSKI A., 1983.** The Devonian Tabulata of the southern part of the Swietokrzyskie (Holy Cross Mts.), Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **28**, 467-490.

-L-

- LAFUSTE J. G., 1958.** Sur la microstructure des éléments horizontaux chez *Heliolites* DANA. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **246**, 443-446.
- LAFUSTE J. G., 1959A.** Murailles à parois lamellaires certains Tabulés. *Comptes rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences*, Paris, **248** (D), 2373-2375.
- LAFUSTE J. G., 1959B.** Sur la microstructure du genre *Striatopora* Hall, 1851. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris. Annales Hebert et Haug*, **9**, 85-88.
- LAFUSTE J. G., 1963.** Note on the microstructure of the Permian tabulate coral *Bayhaium*. *Journal of Paleontology*, **37** (5), 1127-1128.
- LAFUSTE J. G., 1979.** Microstructure de *Cladochonus* McCoy, 1847 (Tabulata, Carbonifère). *Géobios*, **12** (3) 353-363.
- LAFUSTE J. G., 1981.** Structure et microstructure de *Dendropora* Michelin, 1846 (Tabulata, Dévonien). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **23** (3), 271-277.
- LAFUSTE J. G., 1986.** Polymorphisme de fibres du sclérenchyme chez les Tabulés (Cnidaria, Paléozoïque). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **302**, série 2, 761-763.
- LAFUSTE J. G., 1987.** Sous-classe des Tabulata. In : Doumenc, D. (ed.). *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome III, cnidaires, Anthozoaires, fascicule 3*. Masson, Paris. 815-821.
- LAFUSTE J. G. & TOURNEUR F., 1991.** Microstructure du genre *Acaciapora*. Moore & Jeffords, 1945 (Tabulata, Pennsylvanien de l'Oklahoma, USA). *Geologica et Palaeontologica*, **25**, 99-109.
- LAFUSTE J. G., SEMENOFF-TIAN-CHANSKY P. & TOURNEUR F., 1992.** Successions microlamelles-lamelles dans le sclérenchyme pariétal de *Syringopora* Goldfuss, 1826 (Tabulata, Carbonifère). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, **14** (C, 3-4), 249-265.

- LAMARCK J. B., 1801.** Système des animaux sans vertèbres ou Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. Libraire Deterville, Paris. **VIII**, 432 pp.
- LECOMPTE M., 1933.** Le genre *Alveolites* LAMARCK dans le Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **55**, 1-50.
- LECOMPTE M., 1936.** Révision des tabulés dévoniens décrits par GOLDFUSS. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **75**, 1-112.
- LECOMPTE M., 1939.** Les tabulés du Dévonien moyen et supérieur du bord sud du Bassin de Dinant. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **90**, 1-229.
- LE MAITRE D., 1947.** Contribution à l'étude du Dévonien du Tafilalt. II. Le récif coralligène de Ouhalane. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **67**, 1-112.
- LINDSTRÖM G., 1899.** Remarks on the Heliolitidae. *Kunglia Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, **32** (1), 1-140.
- LOVEJOY T. E., 1980.** In: Soulé M. E. & Wilcox (eds.), *Conservation biology: An Evolutionary-Ecological perspective*. Sinauer Associates, Massachusetts, 395 pp.
- LÜTTE B.-P., 1993.** Zur stratigraphischen Verteilung tabulater Korallen im Mittel-Devon der Sötenicher Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Nord-Eifel). *Geologica et Palaeontologica*, **27**, 55-71.

-M-

- MABILLE C., 2008.** Dynamique sédimentaire de l'Eifélien et de la base du Givétien en Belgique et dans les régions limitrophes. Thèse de doctorat non publiée, Université de Liège, 293 pp.
- MABILLE C. & BOULVAIN F., 2007.** Sedimentology and magnetic susceptibility of the Upper Eifelian – Lower Givetian (Middle Devonian) in southwestern Belgium: insights into carbonate platform initiation. In: Álvaro J., Aretz M., Boulvain F., Munnecke A., Vachard D. & Vennin E. (eds.). *Palaeozoic Reefs and Bioaccumulations: Climatic and Evolutionary Controls*. *Geological Society of London, Special Publications*, **275**, 109-124.
- MABILLE C. & BOULVAIN F., 2008.** Les Monts de Baileux section: detailed sedimentology and magnetic susceptibility of Hanonet, Trois-Fontaines and Terres d'Haus formations (Eifelian-Givetian boundary and Lower Givetian, SW Belgium). *Geologica Belgica*, **11**, 93-121.
- MAILLIEUX E. & DEMANET F., 1928.** L'échelle stratigraphique des terrains primaires de la Belgique. *Bulletin de la Société géologique de Belgique*, **XXXVIII**, 124-131.
- MAMET G. & PREAT A., 1986.** Algues givétiennes du bord sud du Bassin de Dinant et des régions limitrophes. *Annales de la Société géologique de Belgique*, **109**, 431-454.
- MARSDEN J. R. & MEEUWIG J., 1990.** Preferences of planktotrophic larvae of the tropical serpulid *Spirobranchus giganteus* (Pallus) for exudates of corals from Barbados reef. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **137**, 95-104.
- MAY A., 1993A.** Korallen aus dem Höheren Eifelium und Unteren Givetium (Devon) des Nordwestlichen Sauerlandes (Rheinisches Schiefergebirge). Teil 1: Tabulate Korallen. *Palaeontographica*, **227**, 87-224.
- MAY A., 1993B.** *Thamnopora* und verwandte ästige tabulate Korallen aus dem Emsium bis Unter-Eifelium von Asturien (Devon; Nord-Spanien). *Geologica et Palaeontologica*, **27**, 73-101.

- MAY A., 1995A.** Relationship among sea-level fluctuation, biogeography, and bioevents of the Devonian: an attempt to approach a powerful, but simple model for complex long-range control of biotic crises. *Geolines*, **3**, 38-49.
- MAY A., 1995B.** *Thamnopora* (Anthozoa; Tabulata) aus dem Givetium bis Frasnium von Asturien (Devon; Nord-Spanien). *Münster Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **77**, 479-491.
- MAY A., 1997.** Statistics on *Thamnopora* (Tabulata, Devonian). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **91**, 217-230.
- MAY A., 1998.** Statistische Untersuchungen an der tabulaten Koralle *Thamnopora* (Anthozoa; Devon). *Geologica et Palaeontologica*, **32**, 141-159.
- MAY A. & BECKER R. T., 1996.** Ein Korallen-Horizont im Unteren Bänderschiefer (höchstes Mittel-Devon) von Hohenlimburg-Elsey in Nordsauerland (Rheinisches Schiefergebirge). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **18**, 209-241.
- MCKERROW W. S. & SCOTese C. R., 1990.** Palaeozoic Palaeogeography & Biogeography. *Geological Society of London*, Memoir, **12**, 435 pp.
- MEILLIEZ F., 1989.** Tectonique distensive et sédimentation à la base du Dévonien, en bordure NE du massif de Rocroi (Ardennes). *Annales de la Société géologique du Nord*, **107**, 281-295.
- MEILLIEZ F. & MANSY J. L., 1990.** Déformation pelliculaire différenciée dans une série à lithologie hétérogène : le Dévono-Carbonifère de l'Ardenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **8**, 177-188.
- MEILLIEZ F., ANDRE L., BLIECK A., FIELITZ W., GOFFETTE O., HANCE L., KHATIR A., MANSY J. L., OVERLAU P. & VERNIERS J., 1991.** Ardenne-Brabant. *Bulletin de la Société Géologique de Strasbourg*, **44**, 3-29.
- MENNING M., ALEKSEEV A. S., CHUVASHOV B. I., DAVYDOV V.I., DEVUYST F.-X., FORKE H. C., GRUNT T. A., HANCE L., HECKEL P. H., IZOKH N. G., JIN Y.-G., JONES P. J., KOTLYAR G. V., KOZUR H. W., NEMYROVSKA T. I., SCHNEIDER J. W., WANG X.-D., WEDDIGE K., WEYER D. & WORK D. M., 2006.** Global time scale & regional stratigraphic reference scales of Central & West Europe, Tethys, South China, & North America as used in the Devonian-Carboniferous-Permian Correlation Chart 2003 (DCP2003). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **240**, 318-372.
- MICHELIN H., 1840.** Iconographie zoophytologique, descriptions par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnants. Libraire Bertrand, Paris. 348 pp.
- MILLER M.R., WHITE A., BOOTS M., 2006.** The evolution of parasites in response to tolerance in their hosts : the good, the bad and apparent commensalism. *Evolution*, **60**, 945-956.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J., 1850-1855.** *A monograph of British fossil corals*. 5 volumes. Palaeontographical Society Monographs, London.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J., 1851.** Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, **5**, 1-502.
- MINCHIN P. R., 1987.** An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, **6**, 89-107.
- MIRONOVA N. V., 1960.** Novye rody tabuljat. *Trudy Sibirskij Naucno-issledovatel'skij Institut (Geologii, Geofiziki i Mineral'nogo Syr'ja)*, **8**, 95-98.

- MIRONOVA N. V., 1969.** Novye rody tabuljat. In : Materialy po stratigrafii i paleontologii Sibiri. *Trudy Sibirskij Naucno-issledovatel'skij Institut (Geologii, Geofiziki i Mineral'nogo Syr'ja)*, **84**, 85-87.
- MIRONOVA N. V., 1970.** Novye rody tabuljat iz siemiejstva Alveolitidae. *Trudy Sibirskij Naucno-issledovatel'skij Institut (Geologii, Geofiziki i Mineral'nogo Syr'ja)*, **110**, 126-130.
- MIRONOVA N. V., 1971.** O rode *Gephuropora* Etheridge i stroyenii stenok u favozitid [The genus *Gephuropora* and the wall structure of favositids]. In: Tabulyaty i geliolitoidei paleozoya SSSR. **1**, 34-45.
- MISTIAEN B., 1984.** Comments on the caunopore tubes : stratigraphic distribution and microstructure. *Palaeontographica Americana*, **54**, 510-508.
- MISTIAEN B., 1988.** Tabulés Auloporida du Givétien et du Frasnien de Ferques (Boulonnais, France). In: BRICE, D., (ed.) Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **7**, 197-230.
- MISTIAEN B., 1989.** Importance de la symétrie d'ordre douze chez *Tabulata*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2, **308**, 451-456.
- MISTIAEN B., 2002.** Stromatopores et coraux tabulés du Membre de Pâtures, Formation de Beaulieu (Frasnien de Ferques, Boulonnais). *Annales de la Société Géologique du Nord*, série 2, **9**, 85-90.
- MISTIAEN B., 2006.** Annotations to the Devonian Correlation Table B 144–145 dm–ds 06 : Stromatoporoid and Tabulate Coral biostratigraphy in the Middle and Upper Devonian of Ferques area, Boulonnais (North of France). *Senckenbergiana Lethaea*, **86**, 321, 339, 346.
- MISTIAEN B. & PONCET J., 1983.** Stromatolithes, serpulides et *Trypanopora* (vers?), associés dans de petits biohermes givétiens du Boulonnais (France) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **41**, 125-138.
- MÓTUS M.–A., 2001.** Environment related morphological variation in Early Silurian tabulate corals from the Baltic Sea. *Bulletin of the Tohoku University Museum*, **1**, 62-69.
- MÓTUS M.–A., 2005.** Silurian (Llandovery-Wenlock) Tabulate corals of Baltoscandia: taxonomy, palaeoecology, distribution. Thèse de doctorat non publiée, Université de Tartu, 73 pp.
- MURGUIA M. & VILLASENOR J. L., 2003.** Estimating the effect of the similarity coefficient and the cluster algorithm on biogeographic classifications. *Annales Botanici Fennici*, **40**, 415-421.

-N-

- NICHOLSON H. A., 1879.** *On the structure and affinities of the « tabulate corals » of the palaeozoic period with critical descriptions of illustrative species.* William Blackwood and Sons, Edinburgh & London, 342 pp.
- NORSE E. A., ROSENBAUM K. L., WILCOVE D. S., WILCOX B. A., ROMME W. H., JOHNSON D. W. & STOUT L. M., 1986.** *Conserving biological diversity in our national forests.* The Wilderness Society, Washington D.C., 116 pp.
- NOTHDURFT L. D. & WEBB G. E., 2007.** 'Shingle' microstructure in scleractinian corals : a possible analogue for lamellar and mirolamellar microstructure in Palaeozoic tabulate corals. In : Hubmann B. & Piller W. E. : Fossil Corals and Sponges. *Proceedings of the 9th International Symposium on Fossil Cnidria and Porifera*, **17**, 85-99.

- NOWINSKI A., 1976.** Tabulata and Chaetetida from the Devonian and Carboniferous of southern Poland. *Palaeontologia Polonica*, **35**, 1-125.
- NOWINSKI A., 1992.** Tabulate corals from the Givetian and Frasnian of the Holy Cross Mountains and Silesian Upland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **37**, 183-216.
- NOWINSKI A., 2003.** Podgromada Tabulata Milne Edwards et Haime, 1850. In: L. Malinowska (ed.), *Budowa Geologiczna Polski, vol.3, part 1b. Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych. Devon*, Państwowy Instytut Geologiczny, Warszawa, 124-166.
- NOWINSKI A. & PREJBISZ A., 1986.** Devonian tabulate corals from western Pomerania, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **31**, 237-251.

-O-

- ODIN G.-S. & ODIN C., 1990.** Echelle numérique des temps géologiques, mise à jour 1990. *Géochronique*, **35**, 12-19.
- OEKENTORP K., 1969.** Kommensalismus bei Favositiden. *Münster Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **12**, 165-217.
- OEKENTORP K., 1972.** Sekundärstrukturen bei paläozoischen Madreporaria. *Münster Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **24**, 35-108.
- OEKENTORP K., 1975.** Beschreibung und Systematik devonischer Favositidae Asturiens und Betrachtungen zur Biogeographie nordspanischer Korallenfaunen. *Münster Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **37**, 1-129.
- OEKENTORP K., 1989.** Diagenesis in corals: Syntaxial cements as evidence for post-mortem skeletal thickenings in Palaeozoic corals. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, **8**, 169-177.
- OEKENTORP K., 2001.** Review on diagenetic microstructures in fossil corals – a controversial discussion. *Bulletin of the Tohoku University Museum*, **1**, 193-209.
- OEKENTORP K., 2007.** The microstructure concept – coral research in the conflict of controversial opinions. *Bulletin of Geosciences*, **82**, 95-97.
- OEKENTORP K. & BRÜHL D., 1999.** Tabulaten-Fauna im Grenzbereich Unter-/Mittel-Devon der Eifeler Richtschnitte (S-Eifel/Rheinisches Schiefergebirge). *Senckenbergiana lethaea*, **79**, 63-87.
- OGG J. G., 2004.** Status of Divisions of the International Geologic Time scale. *Lethaia*, **37**, 182-201.
- OMALIUS D'HALLOY J. B. J. (D'), 1828.** *Mémoires pour servir à la description géologique des Pays Bas, de la France et de quelques contrées voisines*. Imprimerie de Gerard, Namur, 308 pp.
- OMALIUS D'HALLOY J. B. J. (D'), 1862.** *Abrégé de géologie, 7ème édition*, Bruxelles, Leipzig, Paris, 626 pp.
- OLIVER W. A. 1966.** Description of dimorphism in *Striatopora flexuosa* Hall. *Palaeontology*, **9**, 448-454.
- ORBIGNY M. A. (D'), 1850.** *Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnées, Tome I*. Masson, Paris, 394 pp.

-P-

- PEARSON K., 1901.** On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine*, **2**, 559-572.
- PEL J., 1975.** Etude sédimentologique et stratigraphique du Givetien Synclinorium de Dinant, de Givet à liège. *Extrait de la collection des Publications de la faculté des Sciences Appliquées de l'Université de Liège*, **53**, 61-114.
- PEL J. & LEJEUNE M., 1975.** Le Givetien de Givet (coupe du Mont d'Hairs). In : R. Conil *et al.* (eds.), Livret Guide du 2^{ème} Symposium International sur les Coraux et Récifs coralliens fossiles, Excursion C, 1-9.
- PERRIN C. & CUIF J. P., 2001.** Ultrastructural controls on diagenetic patterns of scleractinian skeletons: evidence at the scale of colony lifetime. *Bulletin of the Tohoku University Museum*, 210-218.
- PETITCLERC E., DEVLEESCHOUWER X., HUBERT B. L. M., PINTE E., MAILLET S., CRÔNIER C., BIGNON A. , SPASSOV S. & PRÉAT A., 2010.** Rock magnetism, sedimentology, gamma-ray logging, reefal and peri-reefal fauna in the Mont d'Hairs and Fromelennes formations (Late Givetian) at "Cul d'Houille" section (Flohimont, France). Abstract, IGCP580, Guilin, South China, 14-15.
- PHILIP J., 1983.** On the geological approach of the reef phenomenon. *Bulletin de la Société géologique de France*, **25** (4), 543-546.
- PINTE E., 2008.** Tabulés syringoporides dévono-carbonifères d'Europe occidentale et de Chine du Sud : études morphométriques et microstructurales en relation avec les changements climatiques. Master Environnement parcours Géosciences spécialité Paléontologie, Université des Sciences et Technologies de Lille, 37 pp.
- PINTE E., HUBERT B. L. M., MISTIAEN B. & CRONIER C., 2011.** A lower Givetian Patch-reef (Hanonet Formation) from the Mont d'Hairs fortifications (Givet, Ardenne, France) : environment, stromatoporoids and tabulate corals. In : Aretz M., Delculée S., Denayer J. & Poty E. (eds.). Abstract, 11th Symposium on Fossil Cnidaria and sponges Congress, Liège August 19-29, 2011, *Kölner Forum für Geologie und Paläontologie*, 127.
- PINTE E., HUBERT B. L. M., MISTIAEN B. & CRONIER C., in prep.** A lower Givetian patch-reef (Hanonet Formation) from the Mont d'Hairs fortifications (Givet, Ardenne) : Environment, stromatoporoids and tabulate corals. *Palaios*.
- PLUSQUELLEC Y., 1968A.** Commensaux des Tabulés et Stromatoporoides du Dévonien armoricain. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **88**, 47-56.
- PLUSQUELLEC Y., 1968B.** De quelques commensaux de Coelentérés paléozoïques. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **88**, 163-171.
- PLUSQUELLEC Y., 1992.** Géologie de la Presqu'île de Plougastel. *Penn ar Bed*, **144-145**, 1-63.
- PLUSQUELLEC Y., 1993.** Un tabulé pleurodictyforme 'biface' *Procteroiodictyum* n. gen. (Emsien du Nord Gondwana). *Geologica et Palaeontologica*, **27**, 103-121.
- PLUSQUELLEC Y. & SANDO W. J., 1987.** The microstructure of *Michelinia meekana* GIRTY, 1910. *Journal of Paleontology*, **61**, 10-13.
- PLUSQUELLEC Y. & TCHUDINOVA I. I., 1977.** The microstructure of *Parastriatopora* Sokolov, 1949 (Siluro - Devonian Tabulata). *Annales de la Société Géologique du Nord*, **97**, 127-130.

- PLUSQUELLEC Y., FERNANDEZ-MARTINEZ E., MISTIAEN B. & TOURNEUR F., 2004.** Révision de *Crenulipora difformis* Le Maître, 1956 (Tabulata, Dévonien du Nord Gondwana): morphologie, structure et microstructure. *Revue de Paléobiologie*, **23** (1), 181-208.
- PREAT A. & BULTYNCK P., (Coll. D. BRICE), 2006.** Givetian. In: L. Dejonghe (ed.), Current status of chronostratigraphic units named from Belgium and adjacent areas. *Geologica Belgica*, **9**, 9-18.
- PREAT A. & CARLIEZ D., 1994.** Microfaciès et cyclicité dans le Givétien supérieur de Fromelennes (Synclitorium de Dinant, France. *Annales de la Société géologique de Belgique*, **117** (1), 227-243.
- PREAT A. & MAMET B., 1989.** Sédimentation de la plate-forme carbonatée givétienne francobelge. *Bulletin des Centres de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **13** (1), 47-86.
- PREAT A., COEN-AUBERT M., MAMET B. & TOURNEUR F., 1984.** Sédimentologie et paléoécologie de trois niveaux récifaux du Givetien inférieur de Resteigne (bord sud du Bassin de Dinant, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **93**, 227-240.

-R-

- RACHEBOEUF P., 1981.** Chonétacés (Brachiopodes) siluriens et dévoniens du sud-ouest de l'Europe (systématique – phylogénie – biostratigraphie – paléobiogéographie). *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **27**, 1-294.
- RADUGIN K. V., 1938.** Coelenterata of the Middle Devonian of Lebediansk area. *Izvestia Tomskogo Industrialnogo Instituta*, **56**, 49-109.
- REED C. F. R., 1908.** The Devonian faunas of the northern Shan states. *Memoirs of the Geological Survey of India – Palaeontologia Indica – new series*, **2** (5), 1-183.
- RICHTER R., 1948.** *Introduction à la Nomenclature Zoologique par l'explication des règles internationales* [Traduction 1448, M. M. Bayle, Del Medico & Roger] (*Einführung in die Zoologische Nomenklatur dem Erlängterung der internationalen regeln*). 2^{ème} édition. Frankfurt am Main, 252 pp.

-S-

- SAINT-JEAN J. JR., 1971.** Paleobiologic considerations of reef stromatoporoids. *North American Paleontological Convention Chicago Proceedings*, **2**, 1389-1429.
- SANDSTRÖM S. & KERSHAW S., 2008.** Palaeobiology, ecology, and distribution of stromatoporoid faunas in biostromes of the mid-Ludlow of Gotland, Sweden. *Acta Palaeontologica Polonica*, **53** (2), 293-302.
- SARDESON W., 1896.** Ueber die Beziehungen der Fossilen Tabulaten zu den Alcyonarien. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Beilband*, **10**, 249-362.
- SCARPONI D. & KOWALEWSKI M., 2004.** Stratigraphic paleoecology: Bathymetric signatures and sequence overprint of mollusk associations from the upper Quaternary sequences of the Po Plain, Italy. *Geology*, **32**, 989-992.
- SCHARKOVA T. T., 1963.** Tabulés mésodévoniens. In : Stratigraphie et faune de Paléozoïque de la chaîne de Tarbagataï, Gosoudarst. *Nauchno-tek. Isdat. Liten. Geol. Okr. Nedr.*, 161-177 (en russe).

- SCHARKOVA T. T., 1981.** Tabulés siluriens et dévoniens de Mongolie. *Akademii Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskoy Institut*, **14**, 1-103 (en russe).
- SCHLÜTER C., 1885.** Einige neue Anthozoen aus dem Devon. *Sitzungs-Berichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur-Heilkunde*, **42**, 144-151.
- SCHLÜTER C., 1889.** Anthozoen des rheinischen Mittel-Devon. *Abhandlungen zur Geologischen Specialkarte von Preussen und den thüringischen Staaten*, **8** (4), 1-207.
- SCOFFIN T. P., TUDHOPE A. W., BROWN B. E., CHANSANG H. & CHEENY R. F., 1991.** Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. *Coral Reefs*, **11**, 1-11.
- SCOTESE C. R., BAMBACH R. K., BARTON C., VAN DER VOSS R. & ZIEGLER A. M., 1979.** Paleozoic base maps. *Journal of Geology*, **87**, 217-277.
- SCRUTTON C. T., 1987.** A review of favositid affinities. *Paleontology*, **30**, 485-492.
- SCRUTTON C. T., 1988.** Patterns of extinction and survival in Palaeozoic corals. In: G. P. Larwood (ed.), *Extinction and Survival in the Fossil Record. Systematics Association Special Volume*, **34**, 65-88.
- SCRUTTON C. T., 1989.** Intracolony and intraspecific variation in tabulate corals. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, **8**, 33-43.
- SCRUTTON C. T., 1997.** Growth strategies and colonial form in tabulate corals. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural*, **91**, 179-191.
- SCRUTTON C. T., 1999.** Palaeozoic corals : their evolution and palaeoecology. *Geology Today*, **15**, 184-193. (Doi : 10.1046/j.1365-2451.1999.1505005).
- SEPKOSKI J. JR., 1988.** Alpha, beta, or gamma: Where does all the diversity go? *Paleobiology*, **14**, 221-234.
- SHI G. R., 1993.** Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography – a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **105**, 199-234.
- SINTUBIN M., 2008.** L'Ardenne varisque : un témoin de la marge septentrionale de l'océan Rhéique. *Géochronique*, **105**, 26-29.
- SINTUBIN M., DEBACKER T. N. & VAN BAELEN H., 2009.** Early Palaeozoic orogenic events north of the Rheic suture (Brabant, Ardenne) : A review. *Comptes rendus Geoscience*, **341**, 156-173.
- SMITH S., 1933.** Sur des espèces d'*Alveolites* de l'Eifélien inférieur du Nord de la France et de la Belgique. *Annales de la Société géologique du Nord*, **58**, 134-145.
- SNEATH P. H. A. & SOKAL R. R., 1973.** Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. *Freeman*, San Francisco, 573 pp.
- SOBOLEV D., 1904.** Devonские otlozhenia profilia Grzegorzovice-Skaly-Vlohy. *Izdanie Varshavskogo Politechnicheskogo Instituta*, [volume inconnu], 1-107 (en russe).
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J., 1995.** Biometry : the principles and practice of statistics in biological research (3rd edition). *Freeman*, New York, 887 pp.
- SOKOLOV B. S. 1948.** Commensalism among the favositids. *Izvestia Akademii Nauk SSSR, seria biologicheskaya*, **1**, 101-110 (en russe).
- SOKOLOV B. S., 1952.** Tabuliaty palieozoya yevropeiskoi chasti SSSR. Chast IV. Devon Russkoi Platformy I Zapadnogo Urala. *Trudy VNIGRI*, **62**, 1-208.
- SOKOLOV B. S., 1955.** Tabuliaty palieozoya yevropeiskoi chasti SSSR. Vvedenie: Obshchie voprosy sistematiki I istorii razvitiya tabuliat. *Trudy VNIGRI, Novaya Seriya*, **85**, 527 pp.

- SOKOLOV B. S. & OBUT A., 1955.** In: Sokolov, B. S. (ed.). Tabuliaty palieozoia yevropeiskoi chasti SSSR. (Tabulés paléozoïques de la partie européenne de l'U.R.S.S.). *Trudy. VNIGRI, Novaya Serira* **85**, 527 pp.
- STADELMAIER M., NOSE M., MAY A., SALERNO C., SCHRÖDER S. & LEINFELDER R. R., 2005.** Ästige tabulate Korallen-Gemeinschaften aus dem Mitteldevon der Sötenicher Mulde (Eifel): Faunenzusammensetzung und fazies Umfeld. *Zitteliana*, **B25**, 5-38.
- STASINSKA A., 1953.** Genus *Alveolites* Lamarck from Devonian of the Holy Cross Mountains *Acta Geologica Polonica*, **3**, 211-237 (en polonaise).
- STASINSKA A., 1954.** Korallowce Tabulata z dewonu Grzegorzowic (badania wstepne). *Acta Geologica Polonica*, **4**, 277-290.
- STASINSKA A., 1958.** Tabulata, Heliolitida et Chaetetida du Devonien moyen des Monts de Sainte-Croix. *Acta Palaeontologica Polonica*, **3**, 161-241.
- STASINSKA A., 1969.** Korallowce dewonskie Tabulata z otworu Miastko-1 w północno-zachodniej Polsce. *Acta Geologica Polonica*, **19**, 265-280.
- STASINSKA A. & NOWINSKI A., 1976.** Tabulata from the Givetian of the south-eastern Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **21**, 293-309.
- STASINSKA A. & NOWINSKI A., 1978.** Frasnian Tabulata of the south-eastern Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **23**, 199-218.
- STEARNS C. W., 1982.** The shapes of Paleozoic and modern reef builders: a critical review. *Paleobiology*, **8**, 228-241.
- STEARNS C. W. & RIDING R., 1973.** Forms of the hydrozoan *Millepora* on recent coral reef. *Lethaia*, **6**, 187-200.
- STEININGER J., 1849.** Die Versteinerungen des Uebergangsgebirges der Eifel. Jahresbericht über den Schul-Cursus 1848/49 an dem zu Trier, 1-34.
- STEL J. H., 1978.** Studies on the Palaeobiology of Favositids. *Stabo/all-round*, Groningen. 246 pp.
- STREEL M., CAPUTO M. V., LOBOZIAK S. & MELO J. H. G., 2000.** Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses & the question of the Late Devonian glaciations. *Earth-Science Reviews*, **52**, 121-173.
- STUMM E. C., 1965.** Silurian and Devonian Corals of the Falls of the Ohio. *The Geological Society of America, Memoir*, **93**, 1-184.
- SUTTON I. D., 1966.** The value of corallite size in the specific determination of the tabulate corals *Favosites* and *Palaeofavosites*. *Mercian Geologist*, **1**, 255-263.

-T-

- TAPANILA L., 2002.** A New Endosymbiont in Late Ordovician Tabulate Corals from Anticosti Island, Eastern Canada. *Ichnos*, **9**, 109-116.
- TAPANILA L., 2004.** The earliest *Helicosalpinx* from Canada and the global expansion of commensalism in Late Ordovician sarcinulid corals (Tabulata). *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **215**, 99-110.

- TAPANILA L., 2005.** Palaeoecology and diversity of endosymbionts in Palaeozoic marine invertebrates: Trace fossil evidence. *Lethaia*, **38**, 89-99.
- TAPANILA L., 2006.** Macroborings and bioclastrations in a late Devonian reef above the Alamo Impact Breccia, Nevada, USA. *Ichnos*, **13**, 129-134.
- TCHERNYCHEV V. V. 1937.** Silurijskie i devonskie tabuliaty Mongolii i Tuvy. *Trudy Mongolskoi Komissi*, **30**, 1-34.
- TCHERNYCHEV V. V., 1941.** Tabulata Glavnogo Devonskogo Polia. Fauna Glavnogo Devonsogo Polia 1. *Izдание Akademii Nauk SSSR* [volume, pagination inconnue].
- TCHERNYCHEV V. V., 1951.** Silurijskie i devonskie Tabulata i Heliolitida okrain Kuzneckogo uglenesnogo bassejna. *Vsesojuznyj naucno-issledovatel'skij geologiceskij Institut*, Moskva, 1-104.
- TCHUDINOVA I. I., 1959.** Devonskiye Tamnoporidy Yuzhnoy Sibirii. *Trudy Paleontologitscheskogo Instituta*, **73**, 1-144.
- TCHUDINOVA I. I., 1964.** Tabuliaty Nizhnego i Srednyego Devona Kuznetskogo Bassina. *Trudy Paleontologitscheskogo Instituta*, **101**, 3-79.
- TCHUDINOVA I. I., 1974.** Tabulata. In: Sokolskaya A. N., Atlas des faunes fossiles d'Arménie. *Akademii Arm. SSSR, Institut Geologii Nauk, Izdatel*, 39-45 (en russe).
- THE PACE TMR NETWORK TEAM & WINCHESTER J. A., 2002.** Paleozoic amalgamation of Central Europe: new result from recent geological and geophysical investigations. *Tectonophysics*, **360**, 5-21.
- TODD P. A., 2008.** Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, **83**, 315-337.
- TONG-DZUY T., 1965.** Distribution des Tabulés dévoniens au Nord-Vietnam. In : Sololov B. S. & Dubatolov V. N. ; Tabulatomorphes du Dévonien et du Carbonifère d'U.R.S.S. *Akademii Nauk SSSR, Trudy I Vsesoyuznogo Simpoziuma po Izucheniyu Iskopaemykh Korallov SSSR*, **2**, 25-39 (en russe).
- TONG-DZUY T., 1967.** Les coelentérés du Dévonien au Vietnam. Partie I. Les coraux tabulatomorphes du Dévonien au Nord Vietnam. *Acta Scientiarum Vietnamicarum, sectio scientiarum geologicarum et geographicarum*, **3**, 1-304.
- TONG-DZUY T., NGUYEN D. C. & KHROMYKH V. G., 1988.** Devonian stratigraphy and coelenterata of Vietnam. Vol. 2: Coelenterata. In: Dubatolov V. N. & Tesakov Yu. I (eds.). *Devonian stratigraphy and coelenterata of Vietnam*. Nauka, Novosibirsk. 248 pp.
- TORSVIK T. H. & COCKS L. R. M., 2004.** Earth geography from 400 to 250 Ma : a palaeomagnetic, faunal & facies review. *Journal of the Geological Society of London*, **161**, 555-572.
- TOURNEUR F., 1985.** Contribution à l'étude des Tabulés du Dévonien moyen de la Belgique. Thèse de doctorat non publiée, Université Catholique de Louvain, 568 pp.
- TOURNEUR F., 1986.** Microstructure des genres *Thamnopora* Steininger, 1831 et *Lecomtopora* nov. gen., Tabulés branchus du Dévonien moyen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série 2.*, **303** (13), 1255-1258.
- TOURNEUR F., 1988.** Mise au point sur le genre *Trachypora* Milne Edwards & Haime 1851 (Tabulata, Dévonien). *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **110** (2), 297-308.
- TOURNEUR F., GOODGER K., IVEN C. & MISTIAEN B., in prep.** The genus *Caliapora* SCHLÜTER, 1889 (Tabulata) : Occurrences in the Middle Devonian of Western Europe and of Afghanistan. *Manuscript*.

- TSCHERNYCHEV T., 1887.** Die fauna des Mittelereen und Oberen Devon am West-Abhange des Urals. *Mémoires du Comité Géologique*, **3** (3), 1-208.
- TSIEN H. H., 1974.** Paleocology of Middle Devonian and Frasnian in Belgium. *International Symposium on Belgian Micropaleontological Limits*, **12**, 1-53.
- TSIEN H. H., 1980.** Les régimes récifaux dévoniens en Ardenne. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **89**, 71-102.
- TSYGANKO V. S. & LUKIN V. YU., 2005.** Tabulata and Rugosa of Uhtinsk Anticline (Southern Timan). *Syktvykarski Paleontologicheskii Sbornik, Trudy Instituta geologii Komi Nauchnogo Centra UrO Rossijskoj Akademii Nauk*, **117**, 14-48.

-V-

- VAIL P. R., MITCHUM R. M. J. & THOMPSON S., 1977.** Seismic stratigraphy & global changes of sea level, Part 4 : Global cycles of relative changes of sea level. In : C.E. Payton (ed.). Seismic stratigraphy – applications to hydrocarbon exploration, *Memoir of the American Association of Petroleum Geologists*, **26**, 83-97.
- VIMAL J., 2007.** Physiopathologie des Coraux. Thèse non publiée, Université Claude Bernard Lyon I, 121 pp.

-W-

- WALKER K. R. & ALBERSTADT L. P., 1975.** Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. *Paleobiology*, **1**, 238-257.
- WALLISER H. O., BULTYNCK P., WEDDIGE K., BECKER R. T. & HOUSE M. R., 1995.** Definition of the Eifelian-Givetian stage boundary. *Episodes*, **18**, 107-115.
- WATKINS R., 2000.** Corallite size and spacing as an aspect of niche-partitioning in tabulate corals of Silurian reefs, Racine Formation, North America. *Lethaia*, **33**, 55-63.
- WHITTAKER R. H., 1960.** Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.
- WIELGUS J., GLASSOM D., BEN-SHAPRUT O. & CHADWICK-FURMAN N. E., 2002.** An aberrant growth form of Red Sea corals caused by polychaete infestations. *Coral reefs*, **21**, 315-316.
- WILLIAMSON J. P., PHARAOH T. C., BANKA D., THYBO H., LAIGLEM. & LEE M. K., 2002.** Potential field modelling of the Baltica–Avalonia (Thor–Tornquist) suture beneath the southern North Sea. *Tectonophysics*, **360** (1-4), 47-60.
- WILLIS B. L., 1985.** Phenotypic plasticity versus phenotypic stability in reef corals *Turbinaria mesenterina* and *Pavona cactus*. *Proceeding of the Fifth International Coral Reef Congress*, **4**, 107-112.
- WILSON J. L., 1975.** *Carbonate facies in Geologic History*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 471 pp.
- WILSON E. O., 1988.** *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D.C., 538 pp.

-Y-

- YANET F. E., 1959.** Podklass Tabulata. *In* : Brachiopody I korally iz eifel'skich boksitonosnykh otlozenij vostochnogo sklona Srednego i Severnogo Urala. 86-133.
- YANET F. E., 1972.** Subclass Tabulata. *In*: Kodalevitch A. N. (ed.). *Coelenterata and Brachiopoda from the Givetian deposits of western slopes of Ural*. Miniserstvo Geologii SSSR, Moscow, 48-97.
- YOUNG G. A., 1995.** Classification and controls of internal banding in Palaeozoic stromatoporoids and colonial corals. *Palaeontology*, **48**, 623-651.

-Z-

- ZAPALSKI M. K., 2004.** Parasitism on favositids (Tabulata). *Palaeontology Newsletter*, **57**, 194.
- ZAPALSKI M. K., 2007.** Parasitism versus commensalism – the case of tabulate endobionts. *Palaeontology*, **50** (6), 1375-1380.
- ZAPALSKI M. K., 2008.** Tabulata (Anthozoa) from the Devonian of the Southern Region of the Holy Cross Mts. (Poland), Thèse de doctorat, Université Catholique de Lille et Université de Varsovie, 184 pp.
- ZAPALSKI M. K., 2011.** Is absence of proof a proof of absence ? Comments on commensalism. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **302** (3-4), 484-488.
- ZAPALSKI M. K., HUBERT B. & MISTIAEN B., 2007B.** Estimation of palaeoenvironmental changes : can analysis of distribution of tabulae in tabulates be a tool ? *In* : Álvaro J., Aretz M., Boulvain F., Munnecke A., Vachard D. & Vennin E. (eds.) *Palaeozoic Reefs and Bioaccumulations : Climatic and Evolutionary Controls*. *Geological Society, London, Special Publications*, **275**, 275-281.
- ZAPALSKI M.K., PINTE E. & MISTIAEN B., 2008.** Late Famennian ?*Chaetosalpinx* in *Yavorskia* (Tabulata): the youngest record of tabulate endobionts. *Acta Geologica Polonica*, **58** (3), 321-324.
- ZAPALSKI M. K., HUBERT B. L. M., NICOLLIN J.-P., MISTIAEN B. & BRICE D., 2007A.** The palaeobiodiversity of stromatoporoids, tabulates and brachiopods in the Devonian of the Ardennes – changes through time. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **178**, 383-390.
- ZIEGLER P. A., 1984.** Caledonian and Hercynian crustal consolidation of western and central Europe – A working hypothesis. *Geologie en Mijnbouw*, **16**, 93-108.

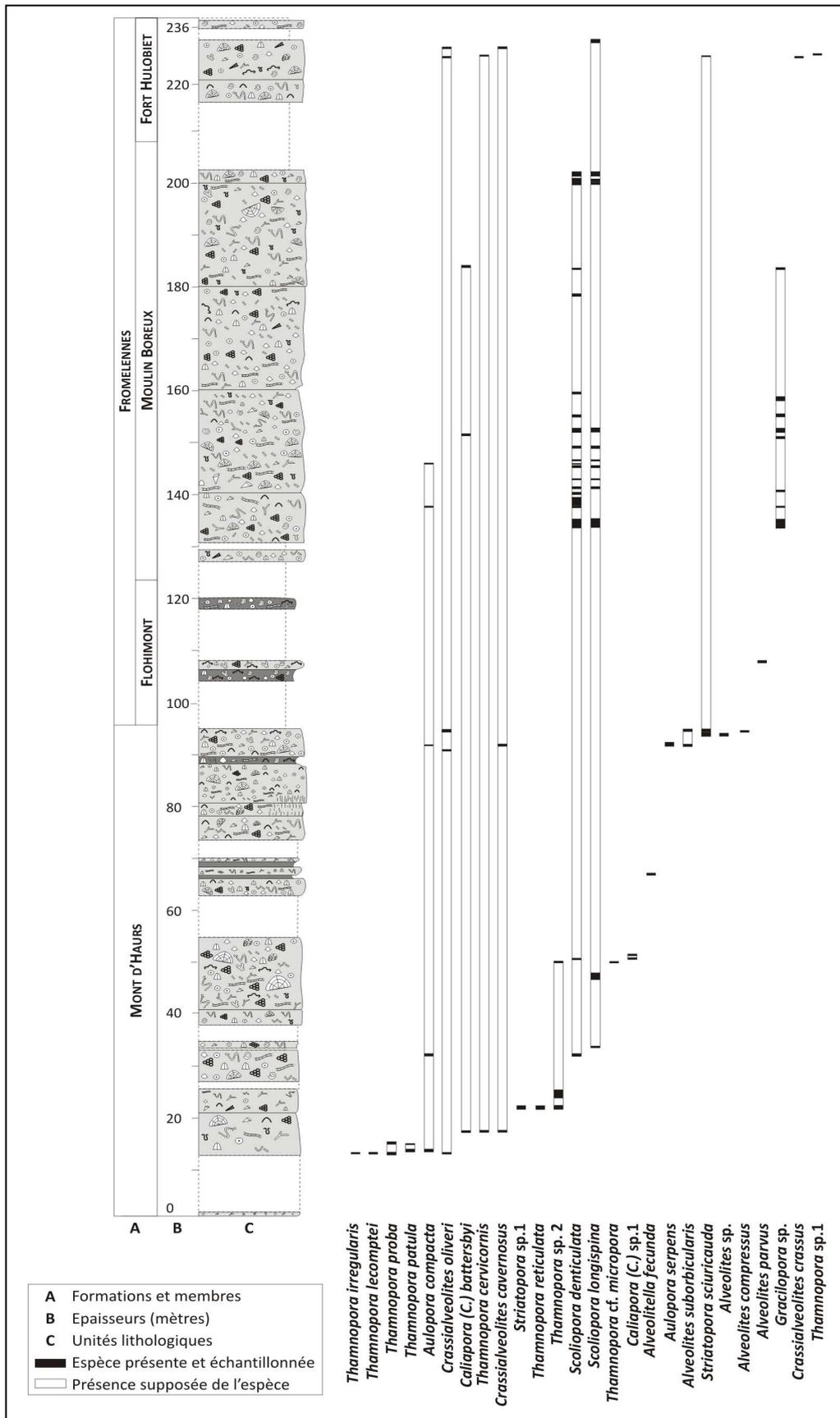
ANNEXES

Annexe 1. Distribution des faunes de coraux tabulés dans la coupe du Cul d'Houille (Flohimont, France).

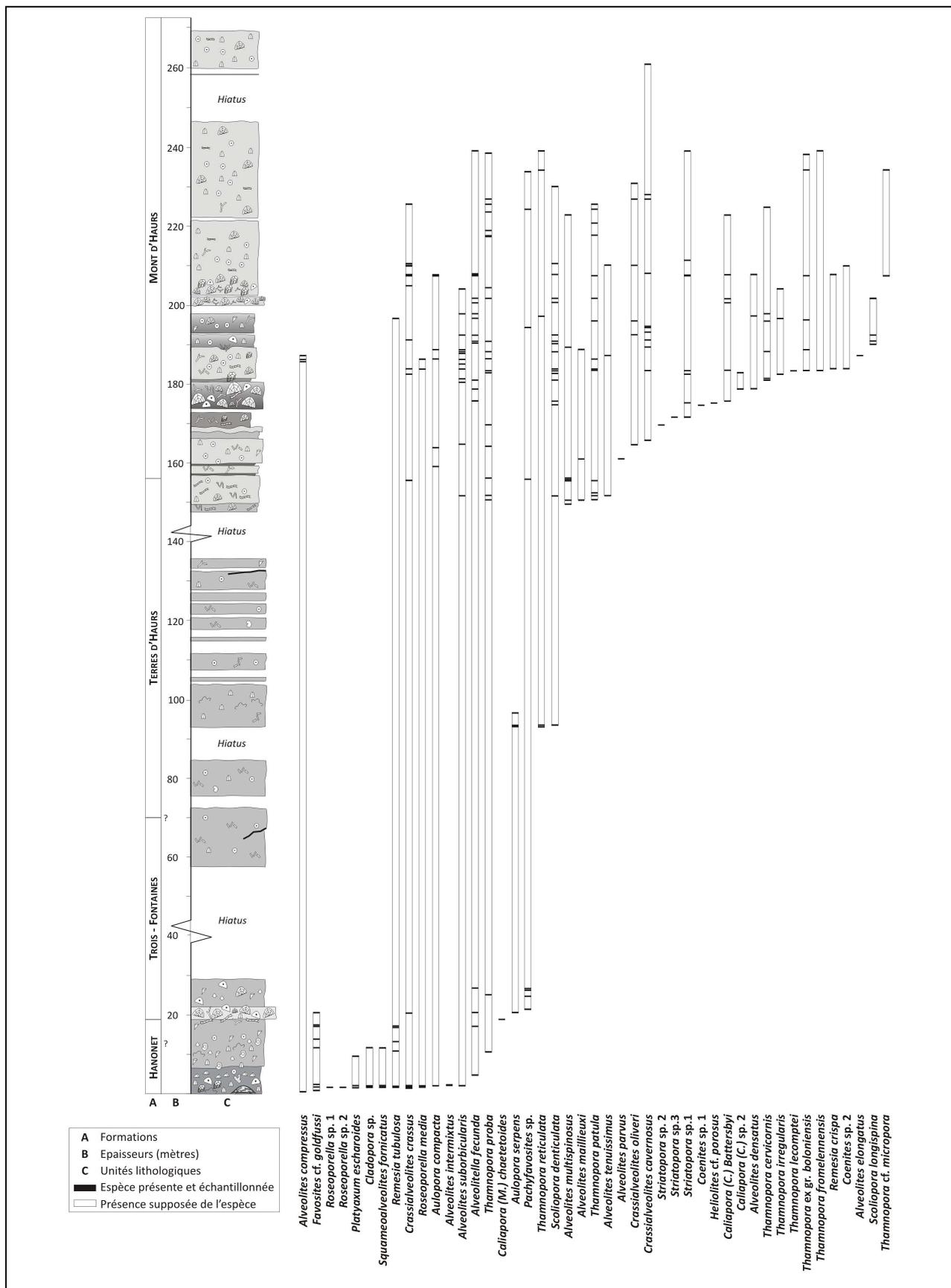
Annexe 2. Distribution des faunes de coraux tabulés dans la coupe des Fortifications du Mont d'Hours (Givet, France).

Annexe 3. Distribution des faunes de coraux tabulés dans la coupe des Monts de Baileux (Baileux, Belgique).

Annexe 1. Distribution des faunes de coraux tabulés dans la coupe du Cul d’Houille (Flohimont, France).



Annexe 2. Distribution des faunes de coraux tabulés dans la coupe des Fortifications du Mont d'Hours (Givet, France).



Annexe 3. Distribution des faunes de coraux tabulés dans la coupe des Monts de Baileux (Baileux, Belgique).

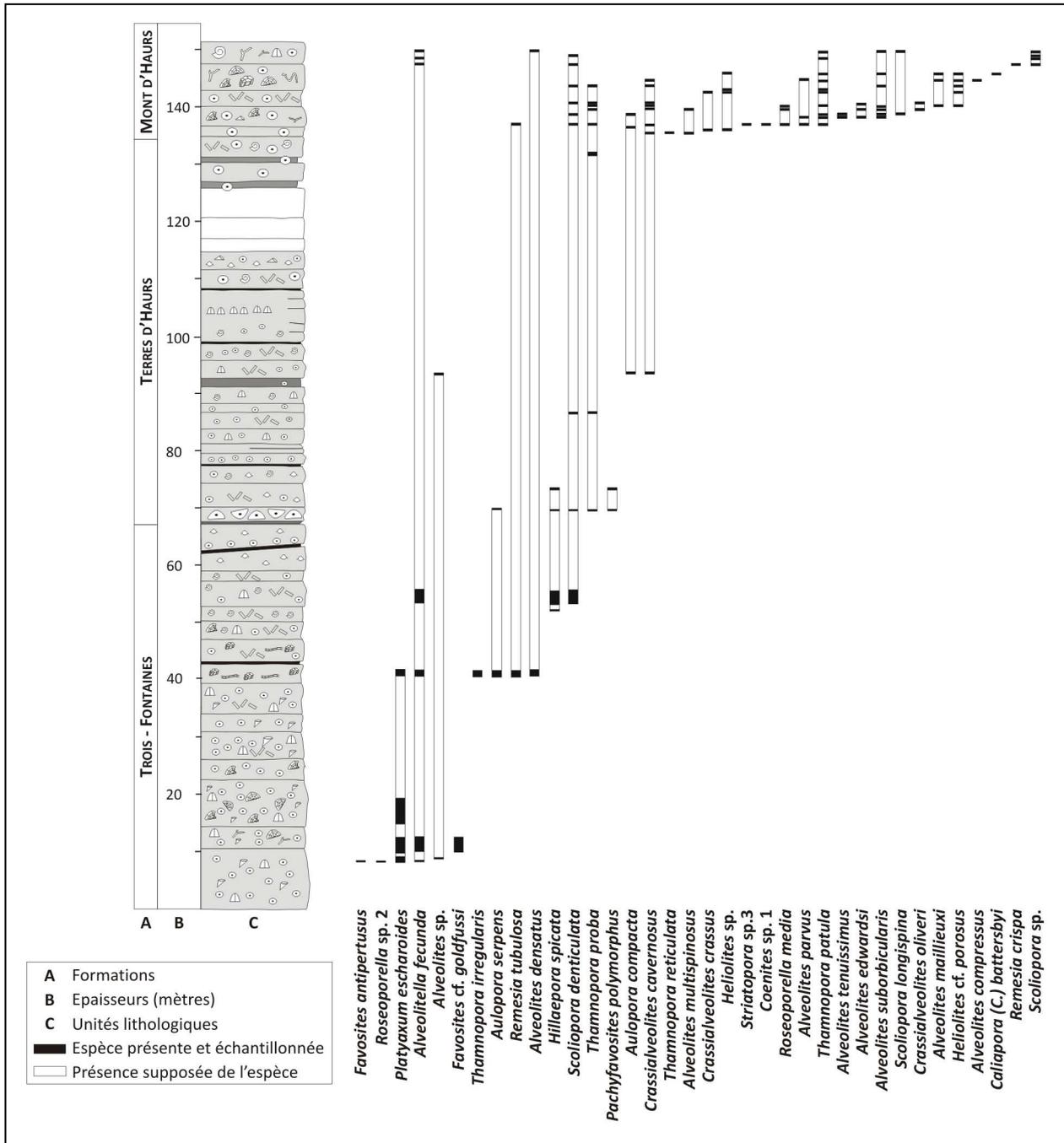


PLANCHE I

PLANCHE I

Helicosalpinx sp.

1. Spécimen A-MH D187.2, coupe du Mont d'Haur, Formation du Mont d'Haur.
Coupe longitudinale
2. Spécimen A-MH K3.2, coupe du Mont d'Haur, Formation des Terres d'Haur.
Coupe transversale

Phragmosalpinx sp.

3. Spécimen A-RE 84K5.2.4C, coupe de Resteigne, Formation des Trois-Fontaines.
Coupe longitudinale. Une flèche indique la présence d'un plancher.
4. Spécimen A-MH D156.11A, coupe du Mont d'Haur, Formation du Mont d'Haur.
Coupe transversale.

Torquaysalpinx sp.

5. Spécimen PR4.3, coupe du Mont d'Haur, Formation de Hanonet.
Coupe longitudinale.
6. Spécimen PR17A, coupe du Mont d'Haur, Formation de Hanonet.
Coupe transversale. Une flèche indique la présence d'un plancher.

Trypanopora sp.

7. Spécimen A-MH D192.7A, coupe du Mont d'Haur, Formation du Mont d'Haur.
Coupe transversale.
8. Spécimen A-MH D201.8A, coupe du Mont d'Haur, Formation du Mont d'Haur.
Coupe transversale.

Barre d'échelle : 1 mm

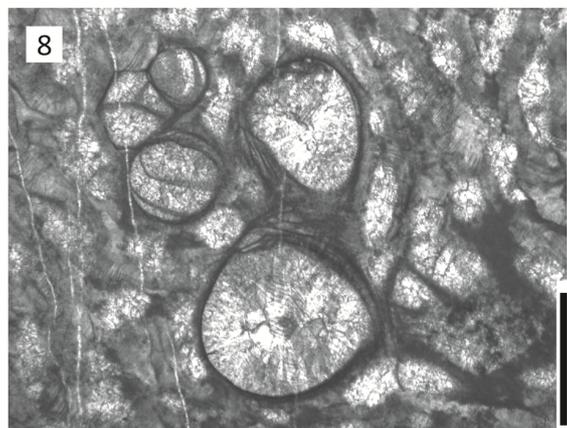
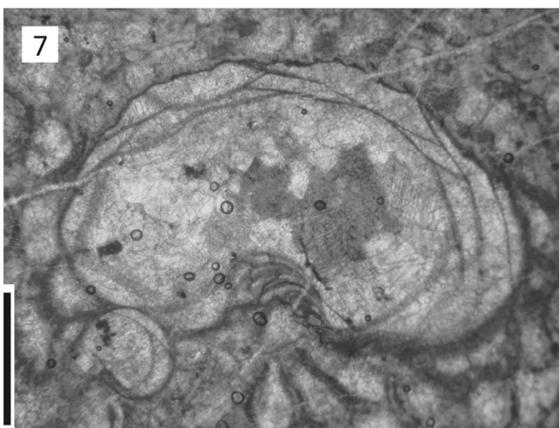
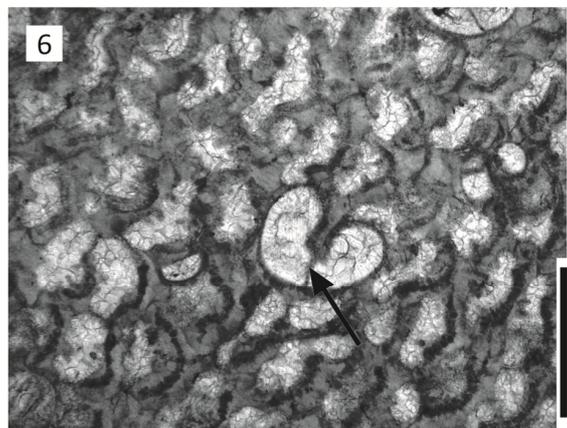
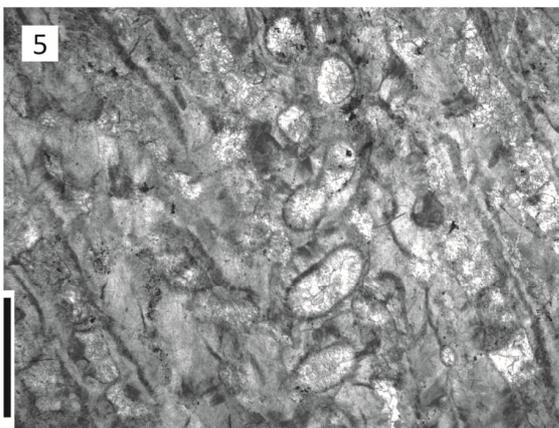
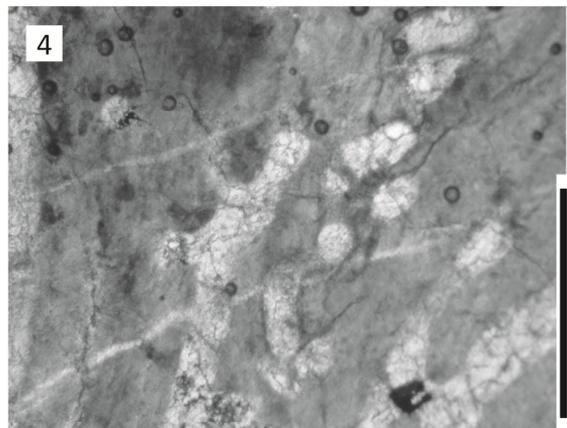
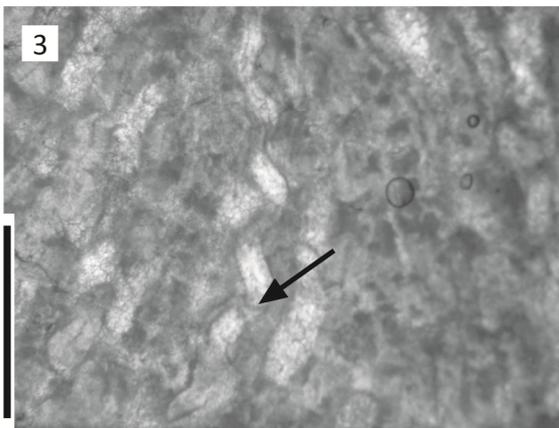


PLANCHE II

PLANCHE II

Heliolites cf. porosus (GOLDFUSS, 1826)

1. Spécimen A-BX 614.5A, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Heliolites sp.

2. Spécimen A-BX 618.11A, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Favosites cf. goldfussi D'ORBIGNY, 1850

3. Spécimen A-MH 241.3A, coupe du Mont d'Haus, Formation de Hanonet.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Favosites antipertusus LECOMPTE, 1939

4. Spécimen A-BX 272.4A, coupe de Baileux, Formation des Trois-Fontaines.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

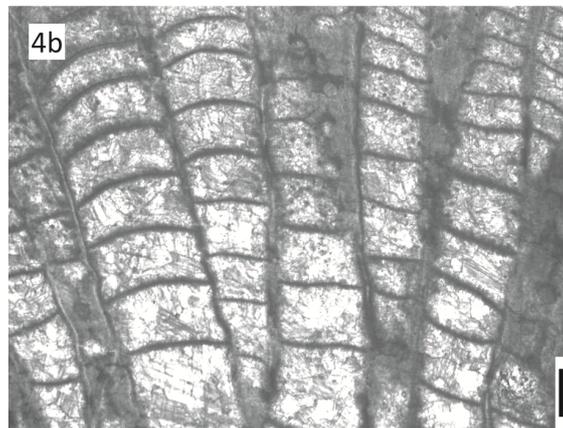
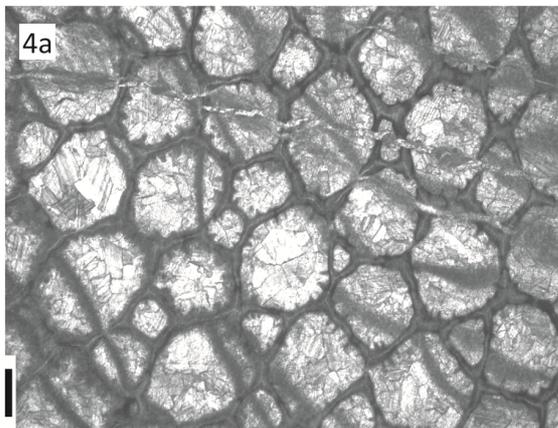
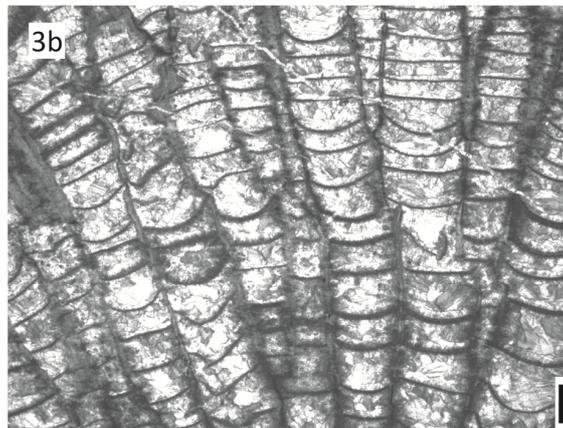
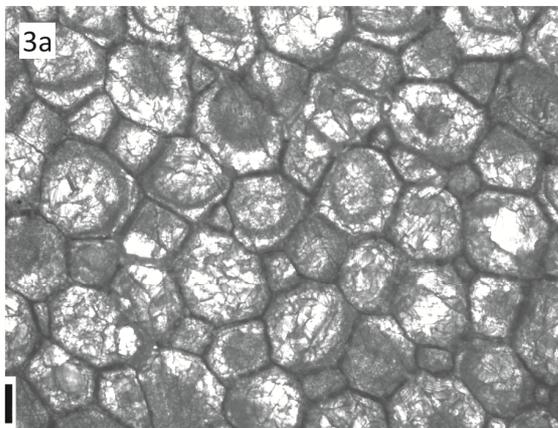
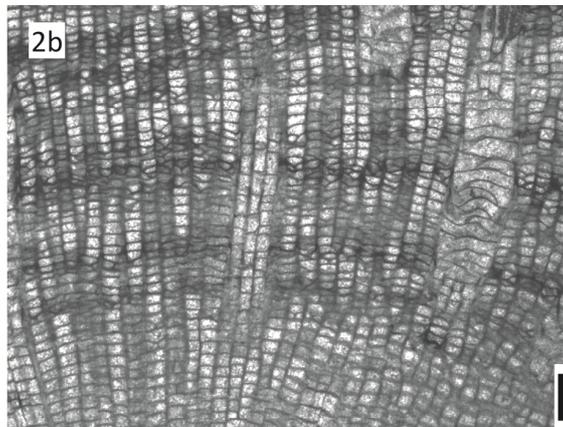
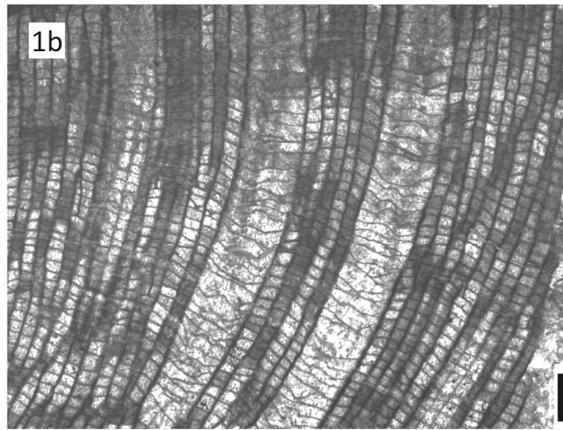
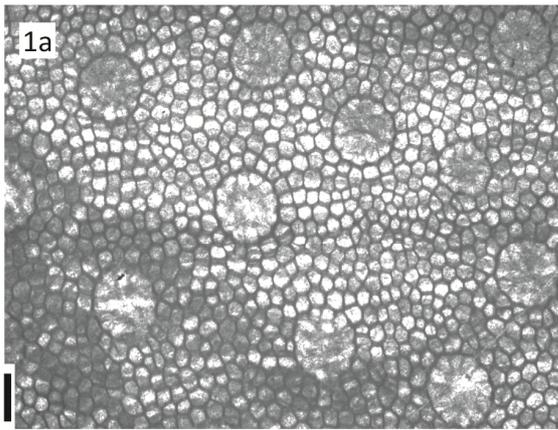


PLANCHE III

PLANCHE III

Pachyfavosites polymorphus (GOLDFUSS, 1826)

1. Spécimen A-BX 388.3A, coupe de Baileux, Formation des Terres d'Hours.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Pachyfavosites sp.

2. Spécimen A-MH 33.6A, coupe du Mont d'Hours, Formation des Trois-Fontaines.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des corallites en coupe transversale.

Cladopora sp.

3. Spécimen A-MH 149.5A, coupe du Mont d'Hours, Formation de Hanonet.
Coupe longitudinale.

Gracilopora sp.

4. Spécimen A-CUH 52.4A, coupe du Cul d'Houille, Formation de Fromelennes,
Membre du Moulin Boreux.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Hillaepora spicata LECOMPTE, 1939

5. Spécimen A-BX 388.1A, coupe de Baileux, Formation des Terres d'Hours.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

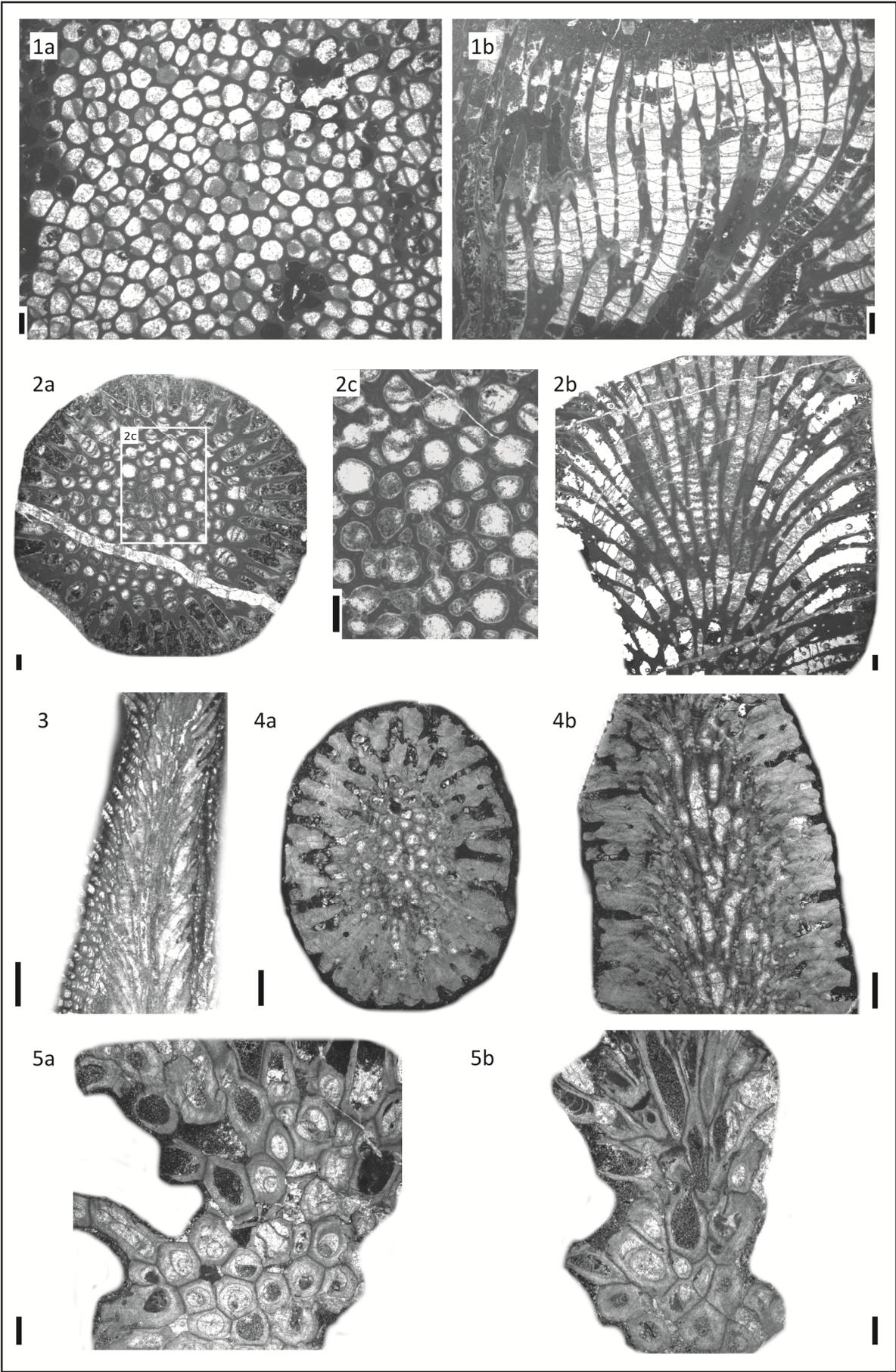


PLANCHE IV

PLANCHE IV

Striatopora sciuricauda ZAPALSKI, n. n.

1. Spécimen A-CUH 100'B, coupe du Cul d'Houille, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Striatopora sp. 1

2. Spécimen A-MH D202.7D, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Striatopora sp. 2

3. Spécimen A-MH Z25.4B, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Striatopora sp. 3

4. Spécimen A-MH Z20.10, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des épines en coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

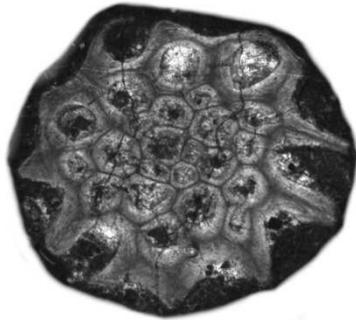
1a



1b



2a



2b



3a



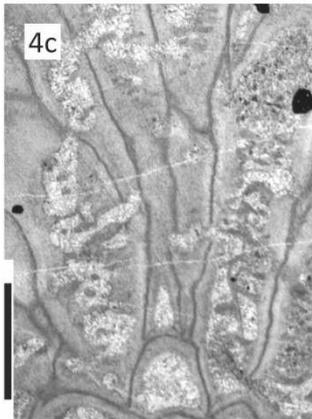
3b



4a



4c



4b

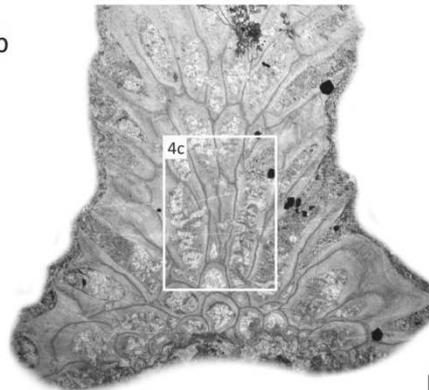


PLANCHE V

PLANCHE V

Thamnopora cervicornis (DE BLAINVILLE, 1830)

1. Spécimen A-MH D181.1B, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora ex gr. boloniensis (GOSSELET, 1877)

2. Spécimen A-MH D202.1B, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora fromelennensis TOURNEUR, *n. n.*

3. Spécimen A-MH D39.6A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora irregularis LECOMPTE, 1939

4. Spécimen A-MH D176.4A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

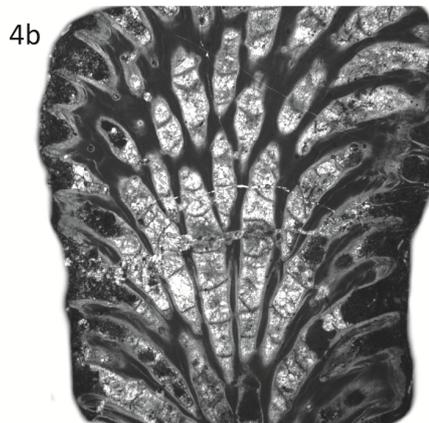
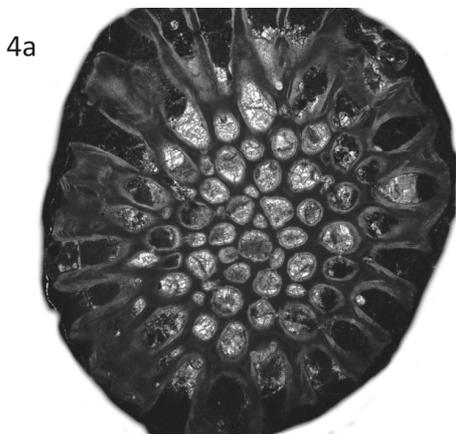
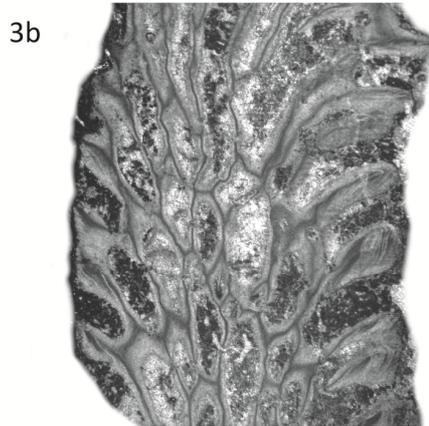
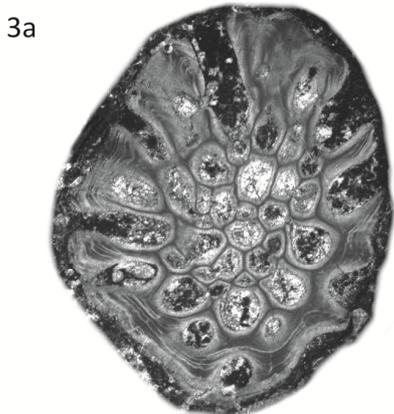
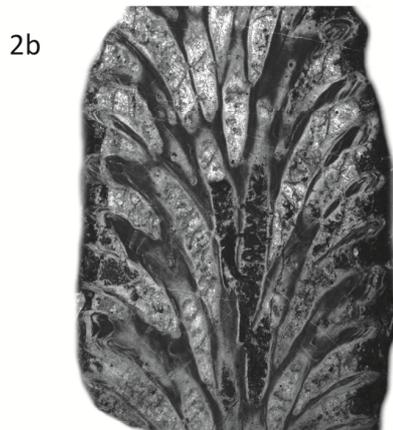
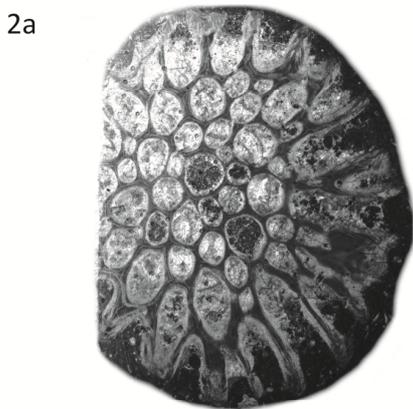
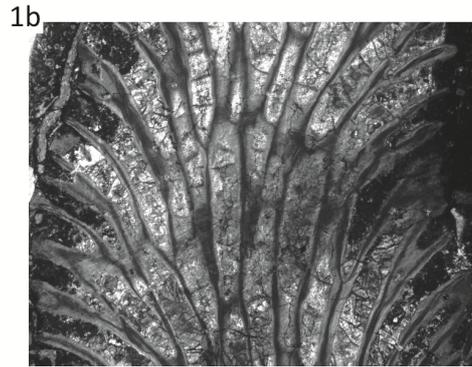
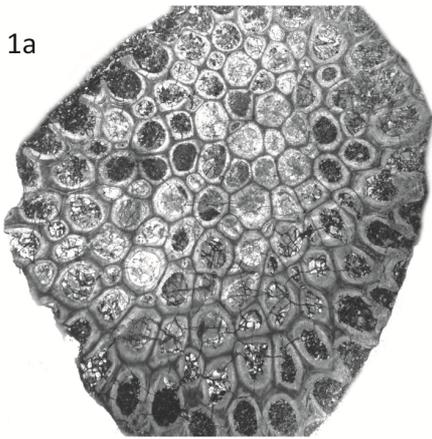


PLANCHE VI

PLANCHE VI

Thamnopora lecomptei DUBATOLOV, 1963

1. Spécimen A-MH D202.1A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora cf. *micropora* LECOMPTE, 1939

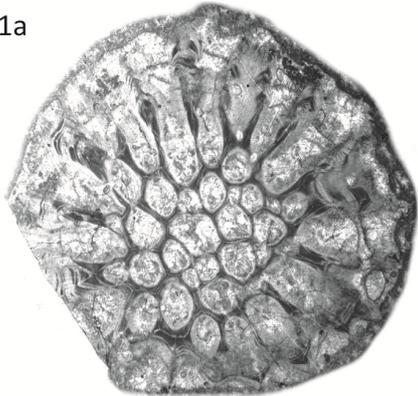
2. Spécimen A-MH D140.2B, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora patula TCHUDINOVA, 1964

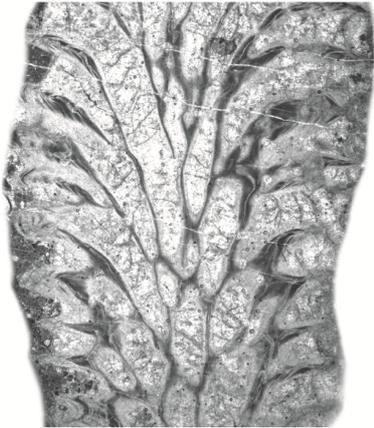
3. Spécimen A-MH E43.5B, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des squamules en coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

1a



1b



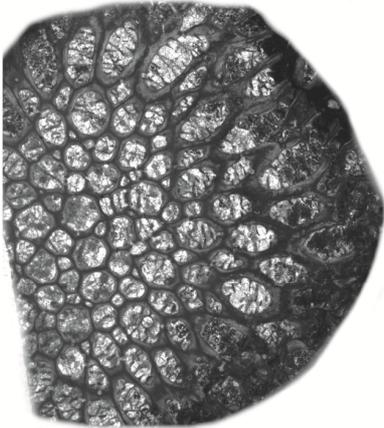
2a



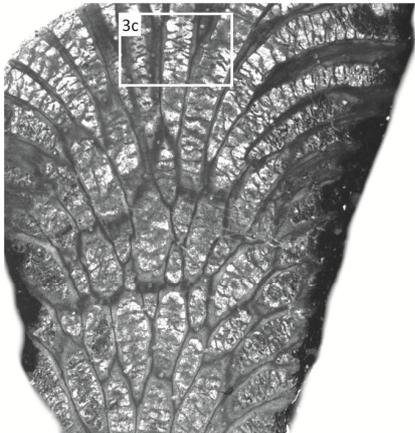
2b



3a



3b



3c

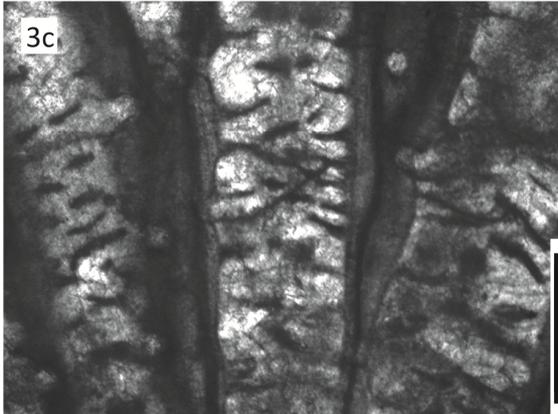


PLANCHE VII

PLANCHE VII

Thamnopora proba DUBATOLOV, 1952

1. Spécimen A-MH D98.1A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des squamules en coupe longitudinale.

Thamnopora reticulata (DE BLAINVILLE, 1830)

2. Spécimen A-MH K2.2A, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora sp. 1

3. Spécimen A-CUH 198B5, coupe du Cul d'Houille, Formation de Fromelennes, Membre du Fort Hulobiet.
 - a. Coupe tangentielle.
 - b. Coupe longitudinale.

Thamnopora sp. 2

4. Spécimen A-CUH 20''A, Cul d'Houille, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

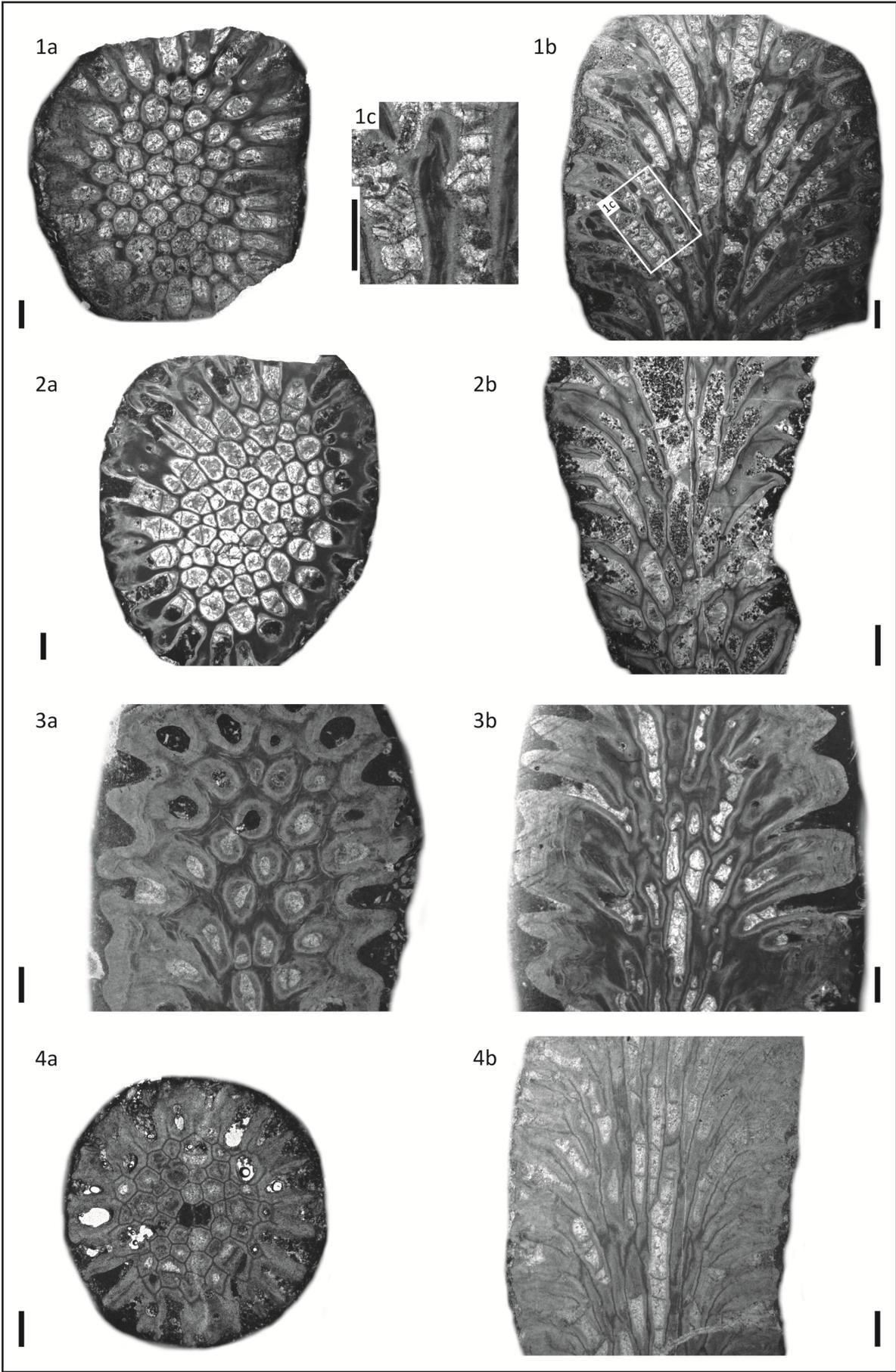


PLANCHE VIII

PLANCHE VIII

Alveolites suborbicularis LAMARCK, 1801

1. Spécimen A-CUH 100''5A, coupe du Cul d'Houille, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Alveolites compressus MILNE-EDWARDS & HAIME, 1853

2. Spécimen PR23, coupe du Mont d'Haus, Formation de Hanonet.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Alveolites densatus LECOMPTE, 1939

3. Spécimen A-BX 322.12B, coupe de Baileux, Formation des Trois-Fontaines.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Alveolites edwardsi LECOMPTE, 1939

4. Spécimen A-BX 610.2A, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

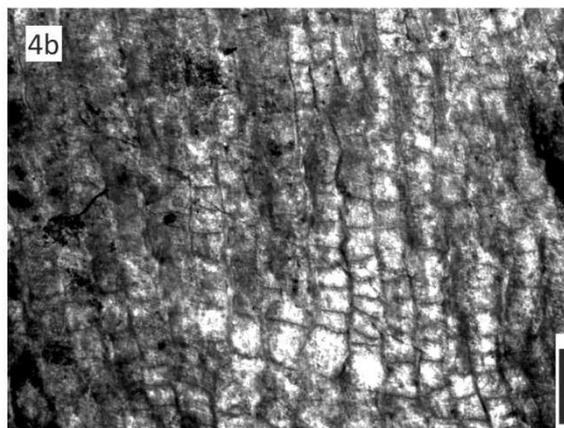
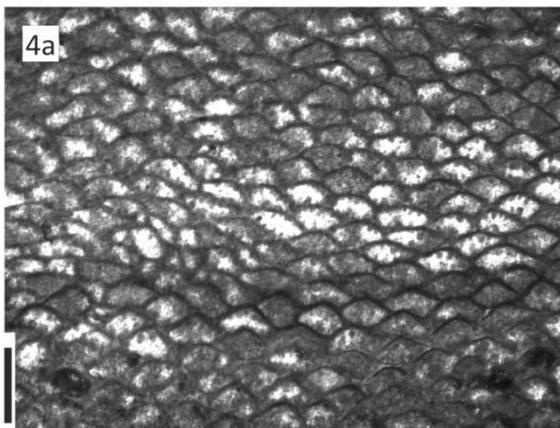
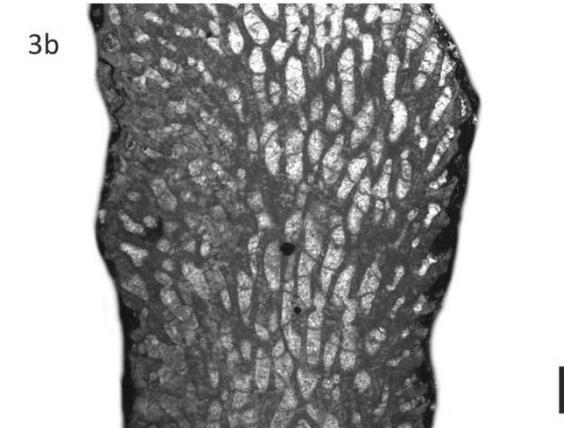
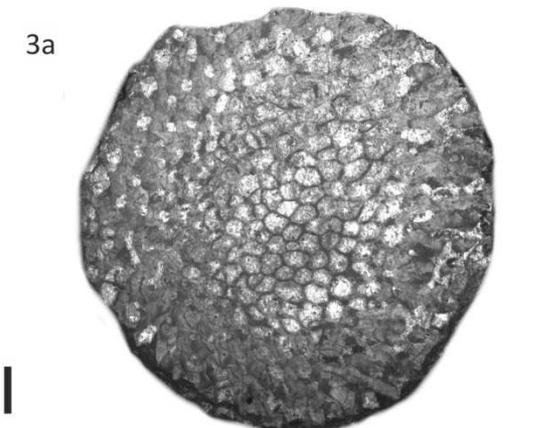
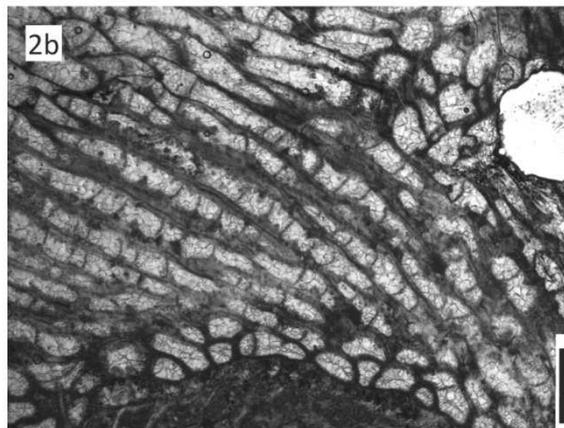
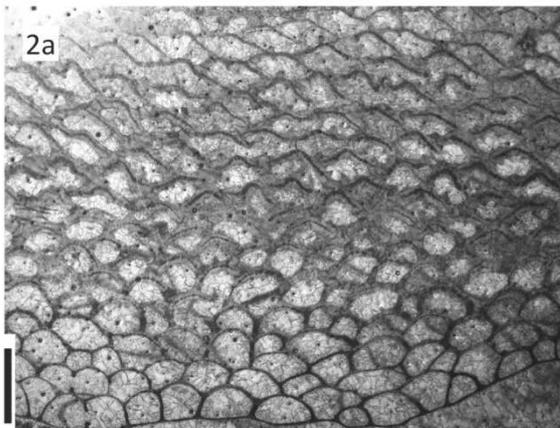
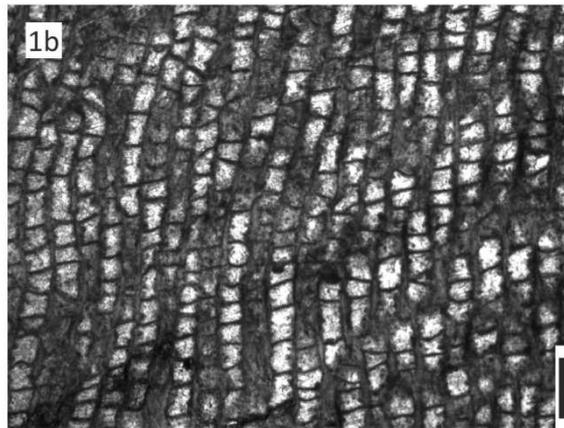
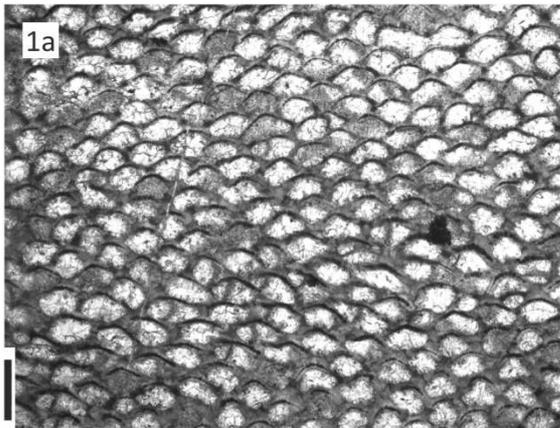


PLANCHE IX

PLANCHE IX

Alveolites elongatus LECOMPTE, 1939

1. Spécimen A-MH D195.3B, coupe du Mont d'Haur, Formation du Mont d'Haur.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Alveolites intermixtus LECOMPTE, 1939

2. Spécimen PR30.3, coupe du Mont d'Haur, Formation de Hanonet.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Coupe transversale montrant une variation de formes des corallites.

Alveolites maillieuxi SALEE in LECOMPTE, 1939

3. Spécimen A-BX 621.1B, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haur.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des épines en coupe transversale.

Barre d'échelle : 1 mm

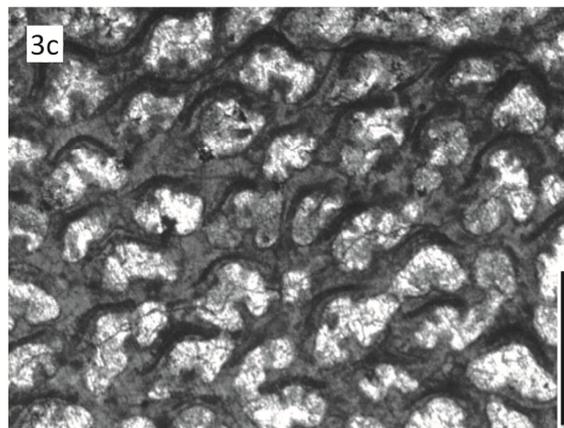
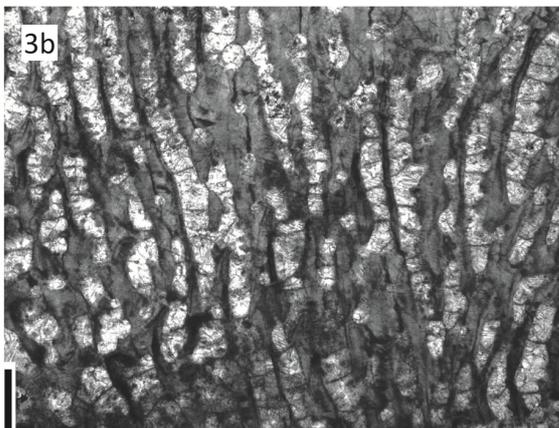
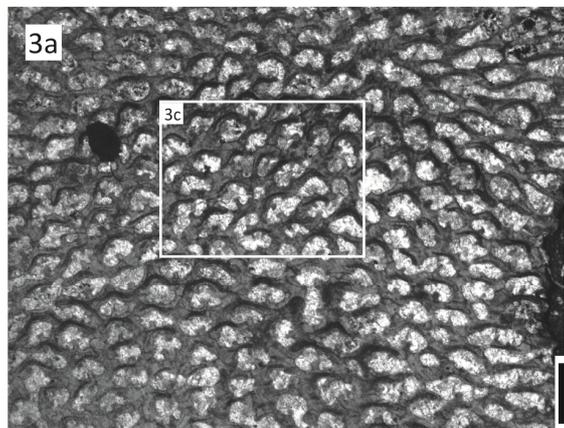
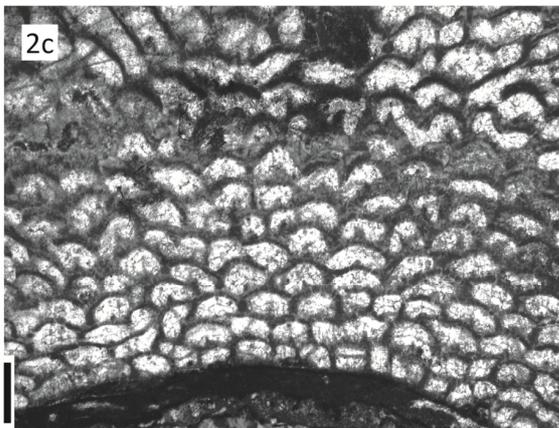
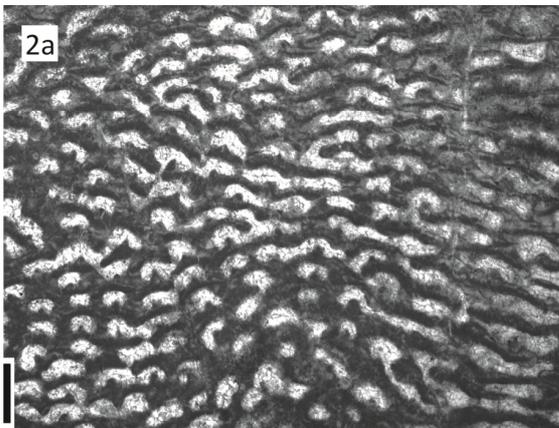
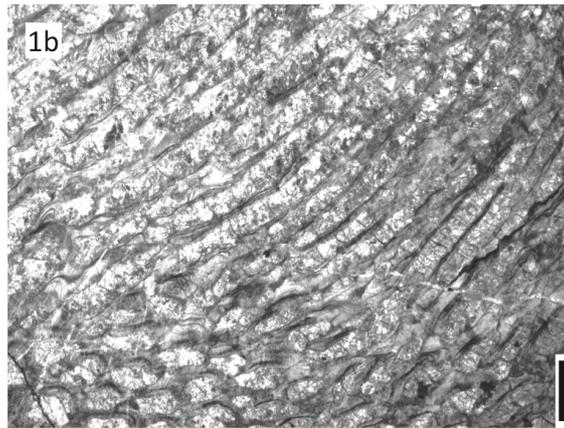
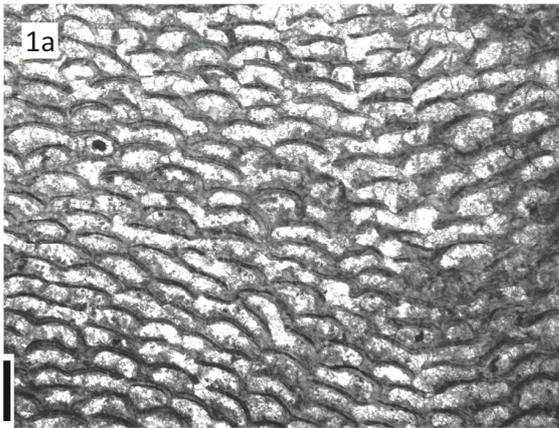


PLANCHE X

PLANCHE X

Alveolites multispinosus DUBATOLOV, 1959

1. Spécimen A-MH E43.6A, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des épines en coupe transversale.

Alveolites parvus LECOMPTE, 1939

2. Spécimen A-MH E26.4A, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des épines en coupe transversale.

Alveolites tenuissimus SALEE in LECOMPTE, 1933

3. Spécimen A-BX 610.5, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

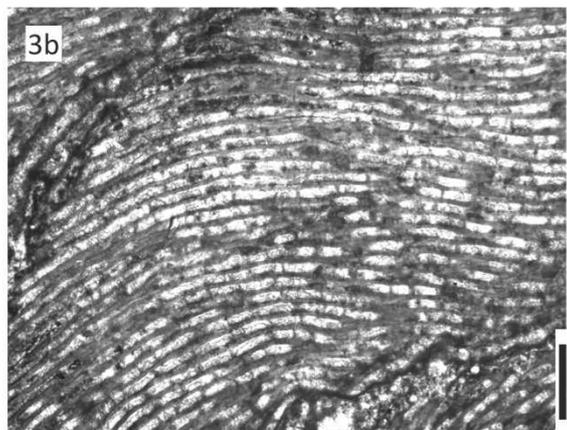
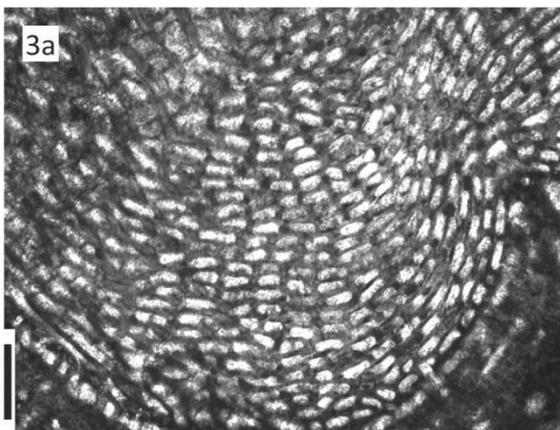
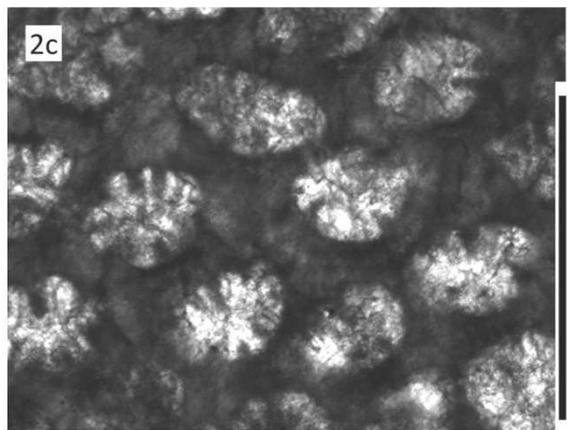
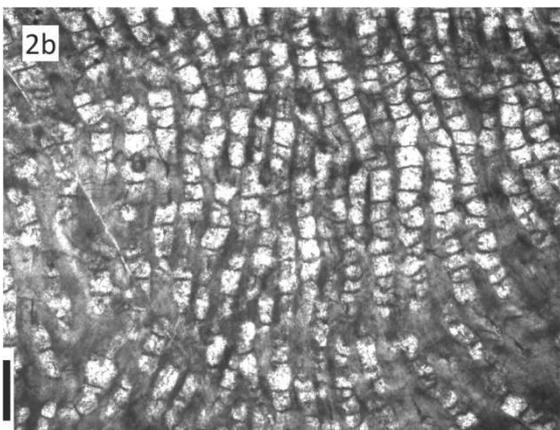
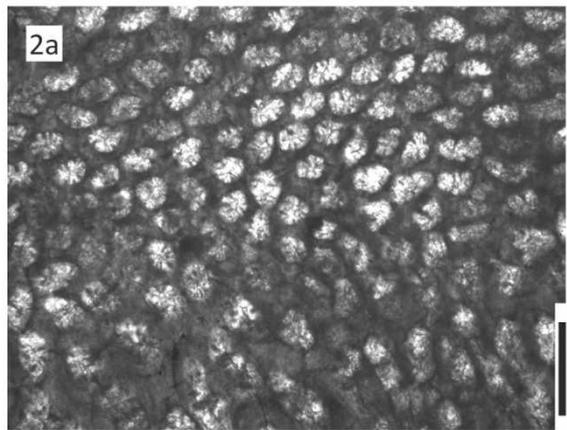
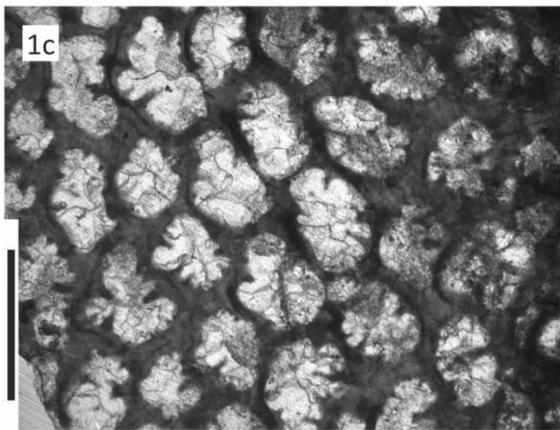
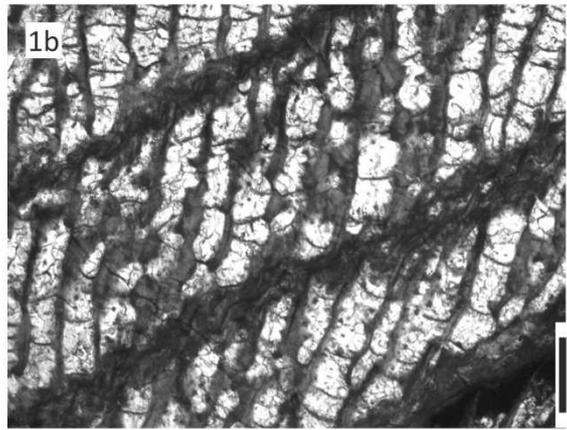
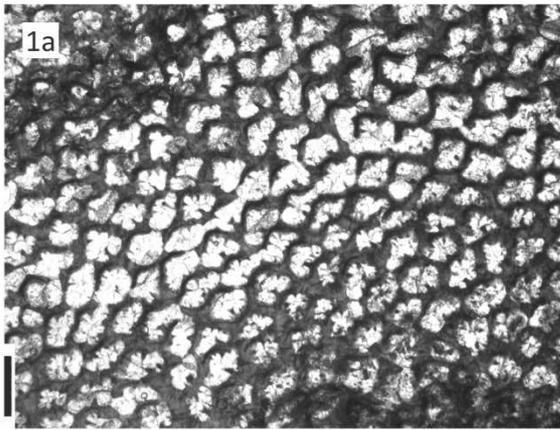


PLANCHE XI

PLANCHE XI

Alveolites sp.

1. Spécimen A-BX 273.2A, coupe de Baileux, Formation des Trois-Fontaines.
 - a. Coupe transversale montrant des corallites à parois minces.
 - b. Coupe transversale montrant des corallites à parois « boursoufflées ».
 - c. Coupe longitudinale.

Crassialveolites cavernosus (LECOMPTE, 1933)

2. Spécimen A-MH D186.1B, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Crassialveolites crassus (LECOMPTE, 1939)

3. Spécimen A-MH E43.5A, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Crassialveolites oliveri ZAPALSKI, *n. n.*

4. Spécimen A-MH D67.2A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

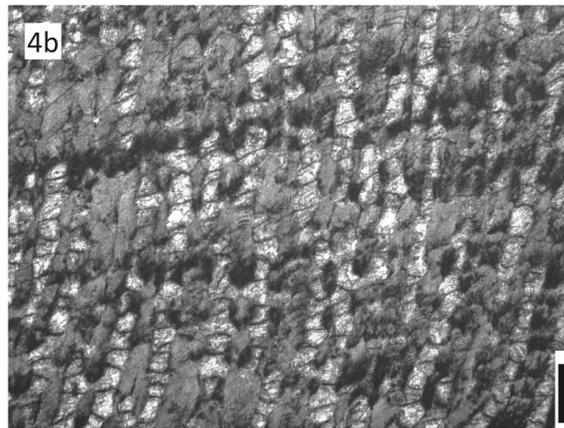
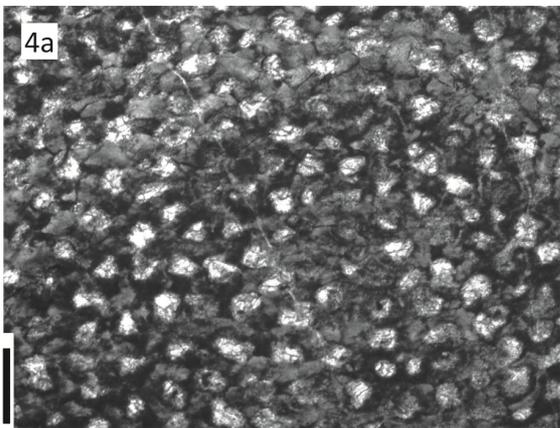
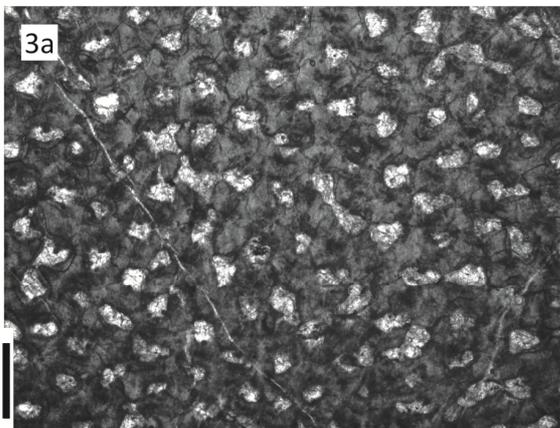
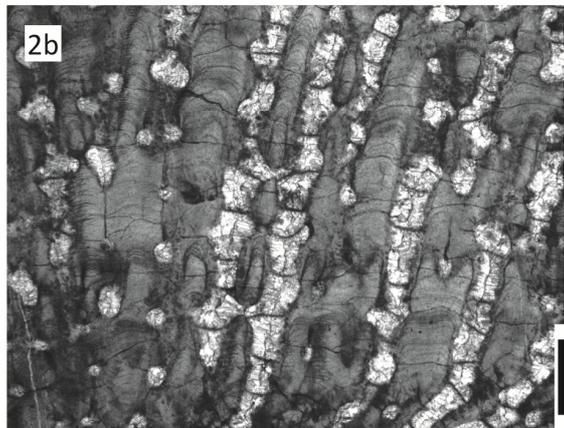
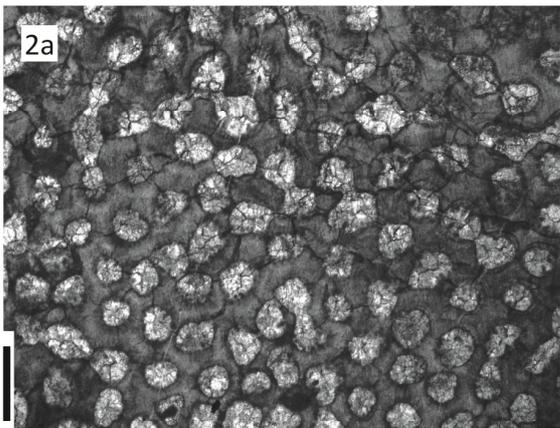
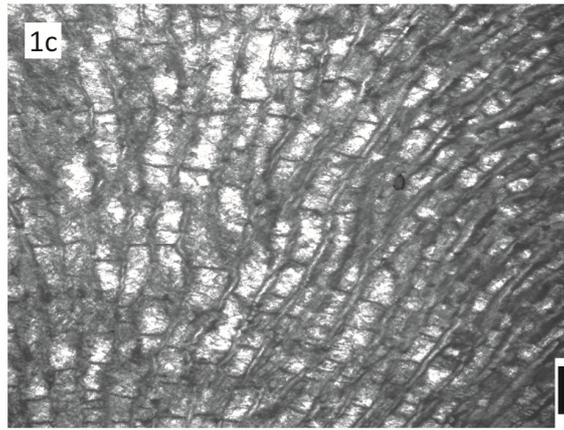
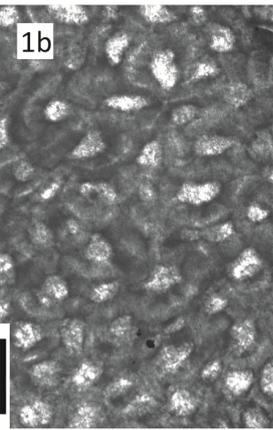
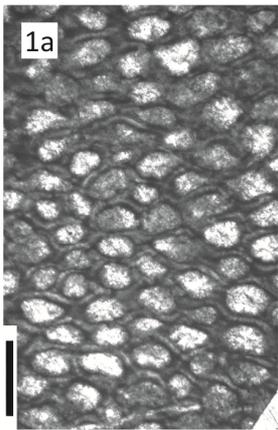


PLANCHE XII

PLANCHE XII

Alveolitella fecunda SALEE in LECOMPTE, 1939

1. Spécimen A-MH D156.13A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Squameoalveolites fornicatus (SCHLÜTER, 1889)

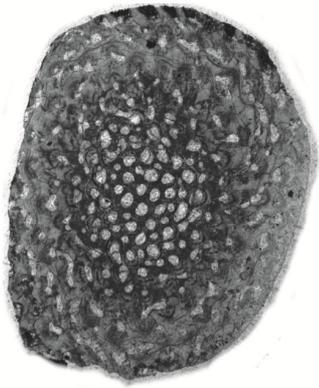
2. Spécimen PR25.11, coupe du Mont d'Haus, Formation de Hanonet.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Caliapora (Caliapora) battersbyi battersbyi (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851)

3. Spécimen A-CUH 12''6A, coupe du Cul d'Houille, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des squamules en coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

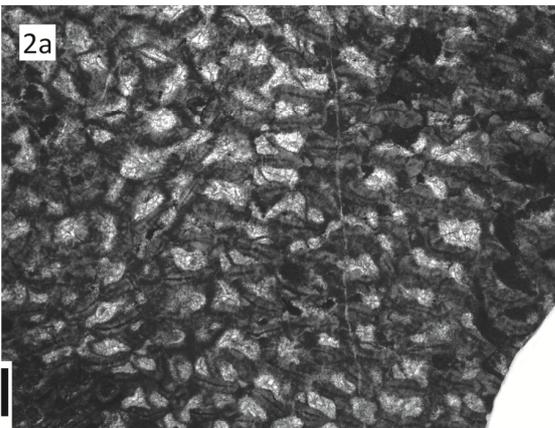
1a



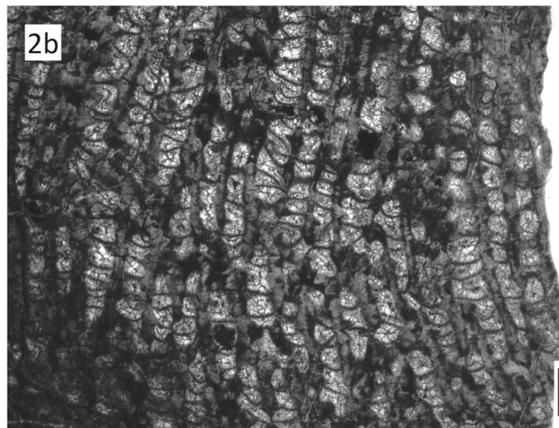
1b



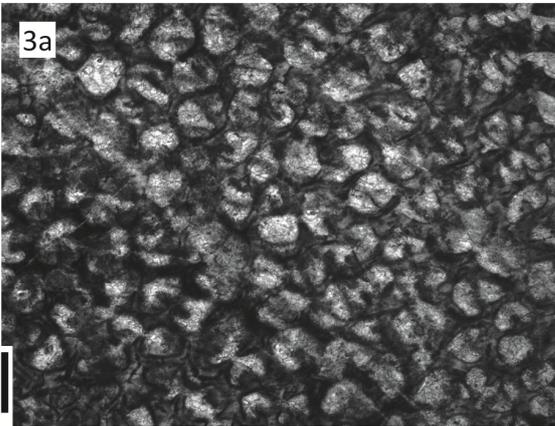
2a



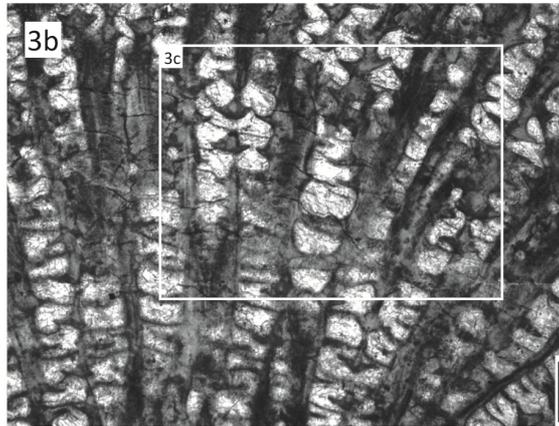
2b



3a



3b



3c

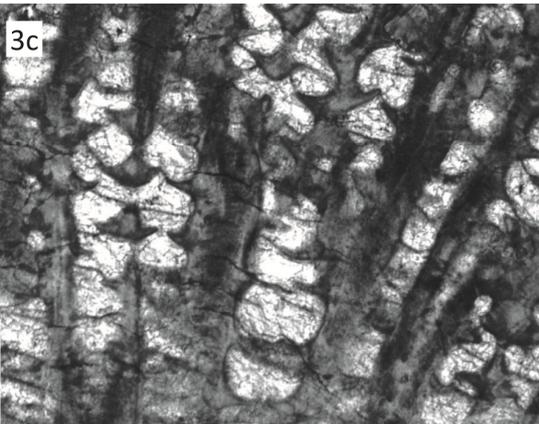


PLANCHE XIII

PLANCHE XIII

Caliapora (Caliapora) sp. 1

1. Spécimen A-CUH 54''2, coupe du Cul d'Houille, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe longitudinale.
 - b. Détail des squamules en coupe longitudinale.

Caliapora (Caliapora) sp. 2

2. Spécimen A-MH Z1.4B, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des squamules en coupe longitudinale.

Caliapora (Mariusilites) chaetetoïdes (LECOMPTE, 1939)

3. Spécimen A-MH 258.4B, coupe du Mont d'Haus, Formation de Hanonet.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des squamules en coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

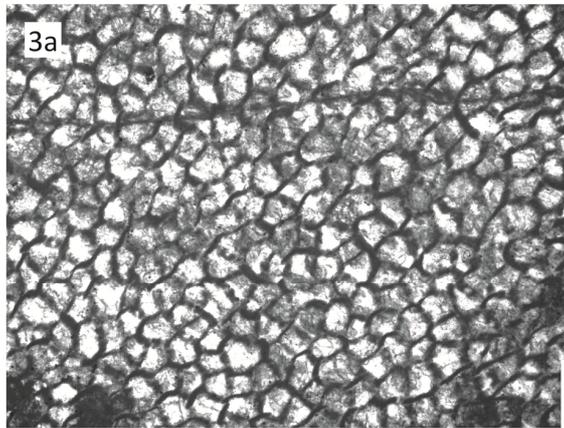
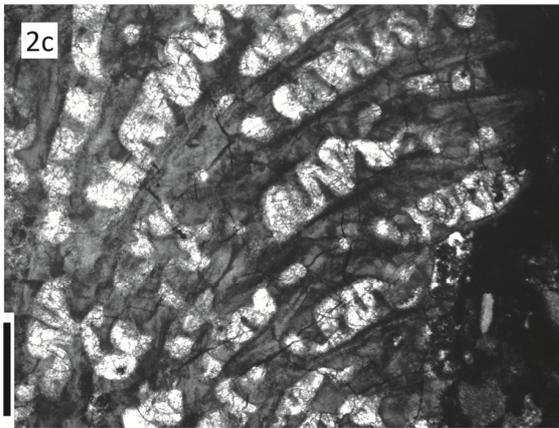
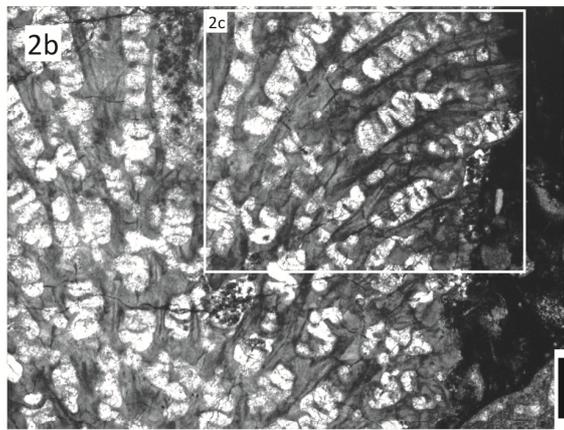
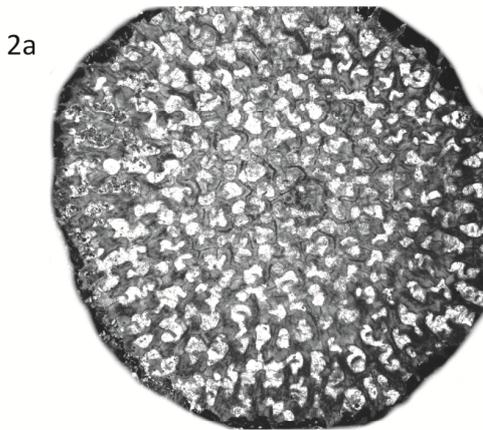
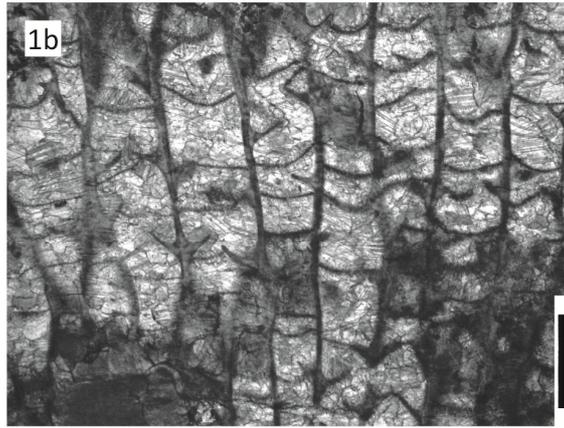


PLANCHE XIV

PLANCHE XIV

Scoliopora denticulata LANG, SMITH & THOMAS, 1940

1. Spécimen A-MH E48.1A, coupe du Mont d'Haus, Formation des Terres d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
2. Spécimen A-CUH 46.2A, Cul d'Houille, Formation de Fromelennes, Membre du Moulin Boreux.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Scoliopora longispina LECOMPTE, 1939

3. Spécimen A-MH D182.2A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
 - c. Détail des épines en coupe transversale.

Barre d'échelle : 1 mm

1a



1b



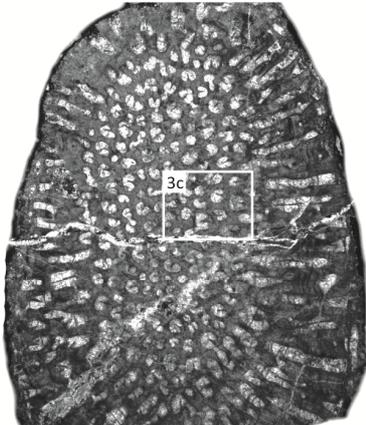
2a



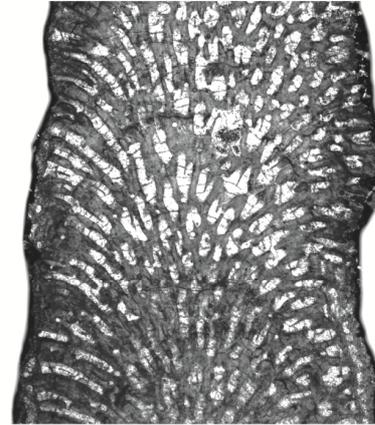
2b



3a



3b



3c

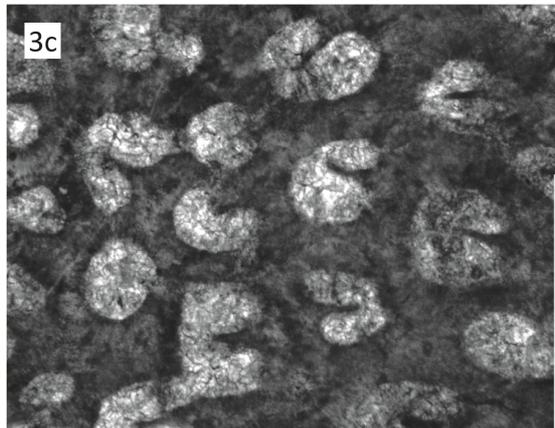


PLANCHE XV

PLANCHE XV

Scoliopora sp.

1. Spécimen A-BX 626.8C, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.
2. Spécimen A-BX 626.3C, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Coenites sp. 1

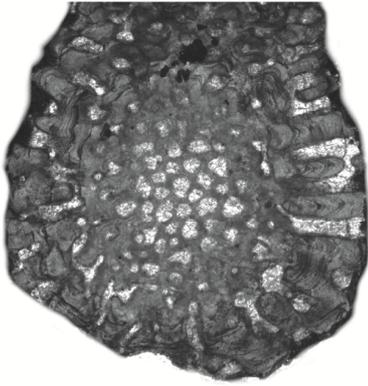
3. Spécimen A-MH Z14.4A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Coenites sp. 2

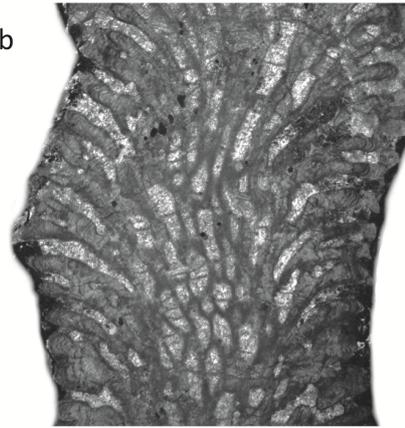
4. Spécimen A-MH D128.4A, coupe du Mont d'Haus, Formation du Mont d'Haus.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

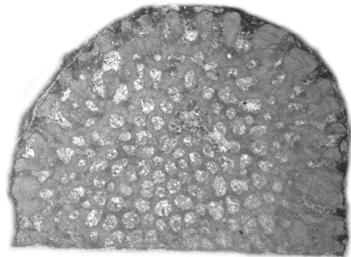
1a



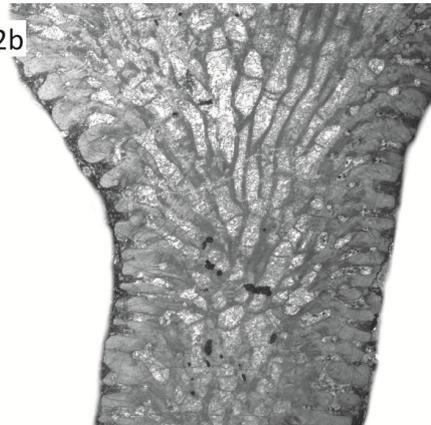
1b



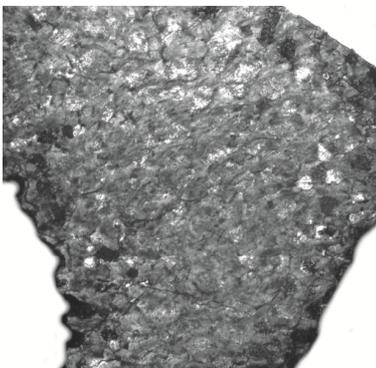
2a



2b



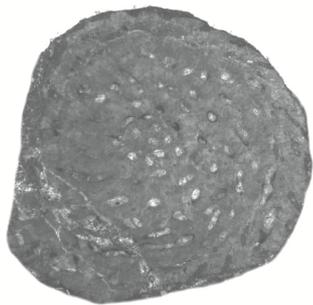
3a



3b



4a



4b



PLANCHE XVI

PLANCHE XVI

Platyaxum cf. escharoides (STEININGER, 1849)

1. Spécimen A-MH 234.3A, coupe du Mont d'Haur, Formation de Hanonet.
 - a. Coupe longitudinale.
 - b. Coupe transversale.
 - c. Détail des corallites en coupe longitudinale.

Roseoporella media (LECOMPTE, 1939)

2. Spécimen A-BX 613.2A, coupe de Baileux, Formation du Mont d'Haur.
 - a. Coupe transversale.
 - b. Coupe transversale.
 - c. Coupe longitudinale.

Roseoporella sp. 1

3. Spécimen A-MH 148.3, coupe du Mont d'Haur, Formation de Hanonet.
Coupe longitudinale.

Roseoporella sp. 2

4. Spécimen A-MH 149.13, coupe du Mont d'Haur, Formation de Hanonet.
Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm

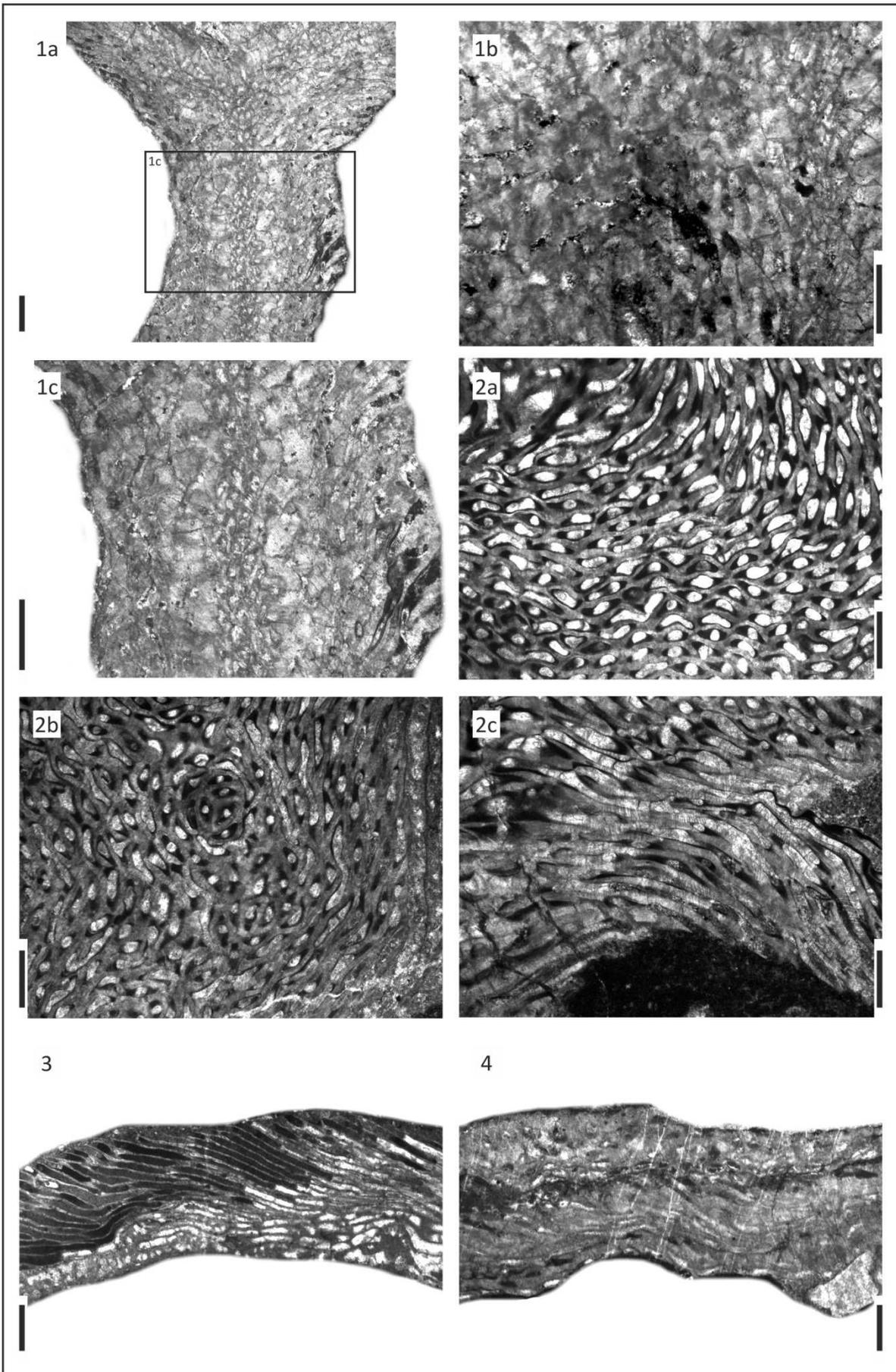


PLANCHE XVII

PLANCHE XVII

Aulopora (Mastopora) cf. compacta TCHERNYCHEV, 1941

1. Spécimen A-MH D140.8, coupe du Mont d'Hairs, Formation du Mont d'Hairs.
Coupe transversale.
2. Spécimen A-CUH 26''8, coupe du Cul d'Houille, Formation de Fromelennes,
Membre du Moulin Boreux.
Coupe longitudinale.

Aulopora serpens GOLDFUSS, 1826

3. Spécimen A-BX 322.10, coupe de Baileux, Formation des Trois-Fontaines.
Coupe transversale.
4. Spécimen A-MH K3.3A, coupe du Mont d'Hairs, Formation des Terres d'Hairs.
Coupe longitudinale.

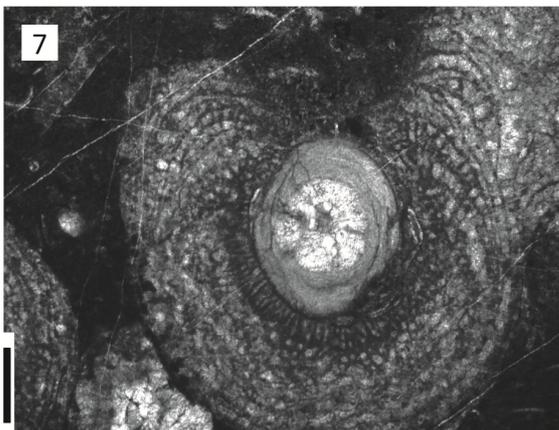
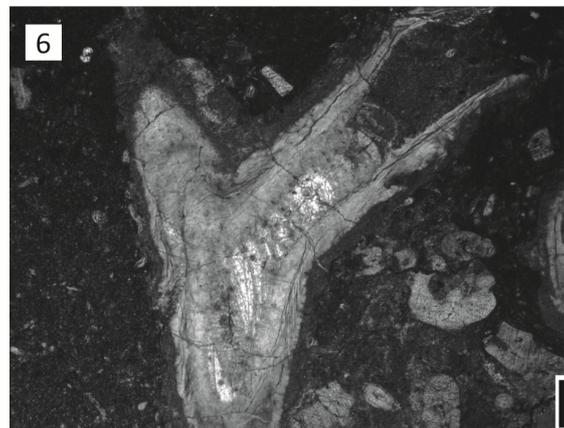
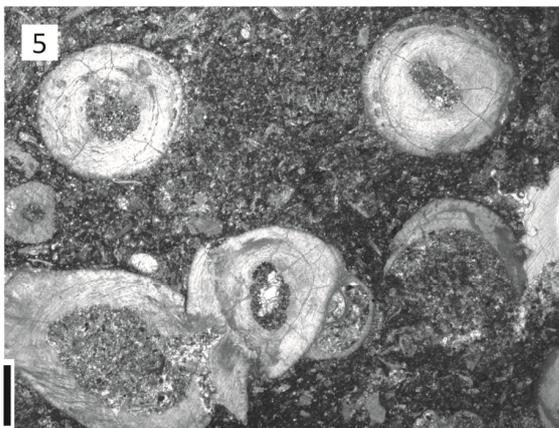
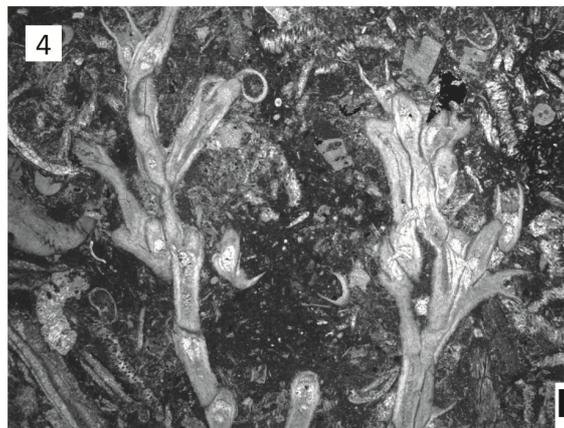
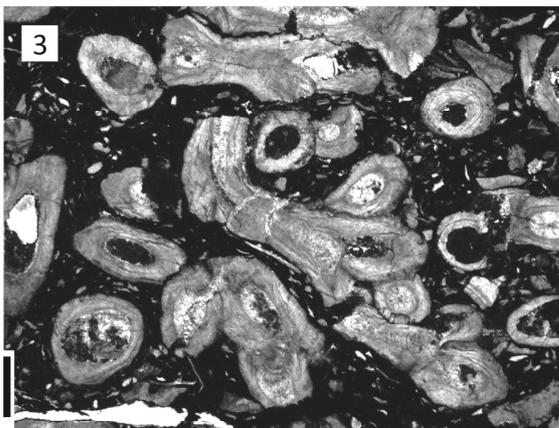
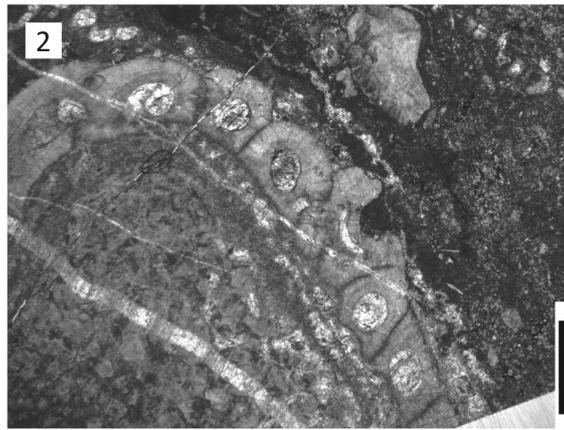
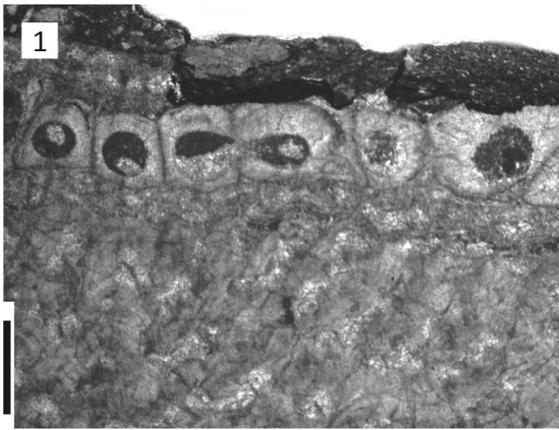
Remesia tubulosa KETTNER, 1934

5. Spécimen A-MH 255A, coupe du Mont d'Hairs, Formation de Hanonet.
Coupe transversale.
6. Spécimen A-MH 237.2A, coupe du Mont d'Hairs, Formation de Hanonet.
Coupe longitudinale.

Remesia crispa (SCHLÜTER, 1885)

7. Spécimen A-MH D201.4, coupe du Mont d'Hairs, Formation du Mont d'Hairs.
Coupe transversale.
8. Spécimen A-MH D201.8B, coupe du Mont d'Hairs, Formation du Mont d'Hairs.
Coupe longitudinale.

Barre d'échelle : 1 mm



RESUME

Les coraux tabulés connaissent leur apogée au Dévonien moyen. A cette époque et plus particulièrement au Givétien, la présence de plates-formes carbonatées peu profondes et un climat chaud favorisent leur installation et leur développement sur le bord sud du synclinorium de Dinant. L'objectif de ce travail est d'étudier l'influence du milieu sur les faunes de coraux tabulés et notamment sur la biodiversité, la morphologie des organismes et sur les interactions avec des endobiontes. Pour se faire, cette étude a nécessité l'analyse de 1670 spécimens de tabulés (répartis en 57 espèces) récoltés dans trois coupes : le Cul d'Houille, le Mont d'Hours et les Monts de Baileux. Les analyses de biodiversité montrent que l'abondance et la richesse spécifique sont largement contrôlées par l'environnement. Les coraux tabulés bien que présents dans tous les environnements de la plate-forme récifale sont fortement représentés dans le récif *stricto sensu*. L'étude a mis en évidence des adaptations des faunes aux contraintes du milieu telles que le développement de l'appareil septal et/ou un épaississement de la paroi en zone très agitée. Il est également à noter la mise en place de morphologies différentes en fonction de l'intensité de la houle. Des endobiontes (*Helicosalpinx*, *Phragmosalpinx*, *Torquaysalpinx* et *Trypanopora*) ont été repérés dans 86 colonies d'Alveolitidae. L'étude montre que l'endobionte choisit préférentiellement son hôte et induit des modifications du squelette. Leur présence est corrélée à l'abondance et à la biodiversité des coraux dans le milieu. Enfin, les faunes ardennaises présentent une affinité forte avec le Bergischen Land et les Monts Sainte-Croix.

Mots clés : Anthozoaires, Tabulés, Givétien, Ardenne méridionale, paléobiodiversité, paléoécologie, interactions biologiques, paléobiogéographie, systématique.

ABSTRACT

Tabulate corals know their apogee during the Middle Devonian. At this time and especially during the Givetian, the presence on the southern part of Dinant synclinorium of shallow carbonated platforms and the tropical climate support their installation and their development. This study focuses on the influence of the environment on tabulate faunas and particularly on the biodiversity, morphology of these corals and on the interactions with endobionts. The analysis were performed on 1670 specimens of tabulates (57 species) collected in three outcrops: the Cul d'Houille, the Mont d'Hours and the Monts de Baileux sections. The analyses of biodiversity show that abundance and specific richness are strongly controlled by the environment. Tabulate corals are present in all environments of reefal platform but they are strongly represented in the reef *stricto sensu*. The study highlights adaptations of faunas to the constraints of the environment like great development of septal apparatus and/or a thickening of the wall in strongly agitated zone. The study shows also the variation of external morphology according to the intensity of the swell. Endobionts (*Helicosalpinx*, *Phragmosalpinx*, *Torquaysalpinx* and *Trypanopora*) were located in 86 colonies of Alveolitidae. The study shows that the endobionts preferentially choose its host and induced modifications of the skeleton. Their presence is correlated with the abundance and the biodiversity of tabulate corals in environment. Finally, tabulate corals of Ardenne have a strong affinity with faunas of Bergischen Land (Germany) and Holy Cross Mountains (Poland).

Key words : Anthozoa, Tabulata, Givetian, Southern Ardenne, palaeobiodiversity, palaeoecology, biological interactions, palaeobiogeography, systematic.