

Révision de *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956, (Tabulata, Dévonien du Nord Gondwana) : morphologie, structure et microstructure

Yves PLUSQUELLEC¹, Esperanza M. FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ², Bruno MISTIAEN³
& Francis TOURNEUR⁴

Résumé

Une révision de *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956, espèce-type du genre est présentée et son attribution à une nouvelle sous-famille de Favositidae proposée. La révision est basée sur l'examen des types et de nombreux topotypes. Les données concernant le contexte géographique et stratigraphique se résument comme suit: Maroc, Hamar Laghdad, toit de la Formation Kess-Kess et base de Amerboh, Emsien supérieur. Une diagnose révisée du genre est fournie et l'espèce-type décrite en détail. Elle apparaît extrêmement variable et à un point inhabituel chez les tabulés. Rameaux aplatis à calices de 12 à quelques files d'épines, à symétrie axiale ou bilatérale, operculum fréquente mais non diagnostique, muraille sinueuse en coupe transversale, sans épaissements périphériques, très épineuse, planchers de densité variable typiquement « bifurqués », certains verticaux, pores P1 et P2. Microstructure microlamellaire. Une analyse biométrique approfondie (histogrammes, diagrammes, analyse hiérarchique de caractères) a permis de reconnaître deux formes extrêmes dites graciles et robustes reliées par un groupe mixte mais il n'a pas pu être formellement défini de nouvelles unités taxonomiques. Le genre est reconnu en Ougarta (Algérie), Massif armoricain (France) et probablement dans la Chaîne cantabrique (Espagne).

Mots-clé

Tabulata, opercule, Dévonien, Nord Gondwana, Hamar Laghdad, Maroc, systématique, paléobiogéographie.

Abstract

Revision of *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956, (Tabulata, Devonian of North Gondwana): Morphology, structure and microstructure.- A revision of *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956, type species of the genus, is presented and its attribution to a new subfamily of Favositids is proposed. The revision includes the examination of type specimens and numerous topotypes. The geographical and stratigraphical data are as follow: Morocco, Hamar Laghdad, top of the Kess-Kess Formation and basis of Amerboh, Upper Emsian. A revised diagnosis of the genus is given and the type species described in detail; its variations are extremely important and unusual in Tabulata. The main features of *C. difformis* are: more or less flat branches, calices bearing from 12 (usual) to only a few rows of spines showing a bilateral or axial symmetry, operculum frequent, wall sinuous in transverse section, without peripheral thickening, spiny, tabulae numerous or not, very often "forked", some vertical, pores of P1 and P2 type. Microlamellar microstructure. An accurate biometric analysis allows to recognize two opposite forms, one called "weak" and the other "strong" with between a group of "composite" specimens, but no new taxonomic units have been defined. The genus is recorded in Ougarta (Algeria), Armorican Massif (France) and probably in the Cantabrian Mountains (Spain).

Key words

Tabulata, operculum, Devonian, North Gondwana, Hamar Laghdad, Morocco, systematic, paleobiogeography.

Resumen

Revisión de *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956, (coral tabulado, Devónico, norte de Gondwana): Morfología, estructura y microestructura.- En este artículo se realiza una revisión de *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956, especie tipo del género, para el cual se propone una nueva subfamilia de Favositidae. La revisión está basada en el examen de los ejemplares tipo y de numerosos topotipos, procedentes de Hamar Laghdad (Marruecos). Este material ha sido recolectado en el techo de la Formación Kess-Kess y en la base de la Fm. Amerboh, ambos de edad Emsiense superior. Se proporciona una diagnosis revisada de la especie y se describe en detalle la especie tipo, la cual está caracterizada por una variabilidad extrema, inhabitual en los tabulados. Se trata de ramas aplastadas, con cálices portadores de unas 12 filas de espinas, con simetría axial o bilateral; pared sinuosa en sección transversal, sin espesamientos periféricos y muy espinosa; tábulas de densidad variable, típicamente « bifurcadas » y algunas verticales; poros de tipos P1 y P2.

¹ Université de Bretagne occidentale. UMR 6538 domaines océaniques, Laboratoire de Paléontologie, Faculté des Sciences, 6 av. le Gorgeu, F-29285 Brest cedex, France, E-mail: Yves.Plusquellec@univ-brest.fr

² Universidad de León. Departamento de Ingeniería Minera. 2 c/ Jesús Rubio, E- 24071 León, Espagne, E-mail: dimefm@unileon.es

³ Laboratoire de Paléontologie stratigraphique, FLS et ISA, Université Catholique de Lille. UMR 8014 et FR 1818 du CNRS. 13 rue de Toul, F-59046 Lille cedex, France, E-mail: bruno.mistiaen@fls.fupl.asso.fr

⁴ 21 Impasse du Blanc Bou, B-5340 Faulx-les-Tombes, Belgique, E-mail: francis.tourneur@wanadoo.be

Microestructura microlamelar. Presencia de opérculos frecuente, pero no diagnóstica. Su análisis biométrico ha permitido reconocer dos formas extremas, denominadas grácil y robusta, unidas por ejemplares intermedios. No obstante, ninguna unidad taxonómica nueva ha podido ser definitivamente establecida. El género es conocido en Ougarta (Argelia), Macizo Armorican (Francia) y posiblemente también en Cordillera Cantábrica (España).

Palabras clave

Tabulata, opérculo, Devónico, Norte de Gondwana, Hamar Laghdad, Marruecos, sistemática, paleobiogeografía.

1. INTRODUCTION

Dans une courte note à l'Académie des Sciences, D. LE MAÎTRE présentait en 1956 trois nouveaux genres de tabulés du Dévonien d'Afrique du Nord: *Hamarilopora*, *Crenulipora* et *Pachystriatopora*. Longtemps après, et pour une meilleure connaissance de la faune corallienne du Domaine ibarmaghien (Massif ibérique, Massif armoricain, Afrique du Nord), nous avons entrepris la révision de quelques genres anciens ou plus récents en nous appuyant – autant que faire se peut – à la fois sur les types et sur du matériel nouvellement récolté dans un contexte stratigraphique précis.

Le genre *Crenulipora*, pour lequel nous disposons du matériel original de D. LE MAÎTRE et d'une abondante collection de topotypes (récoltes FT, 1992 et YP, 1995) permettait la réalisation d'une révision bien documentée apportant des éléments nouveaux sur la morphologie, la microstructure et sur la très grande variabilité de l'espèce-type.

Nous avons présenté en 1999 (FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.*) quelques résultats préliminaires concernant le seul matériel original: identification et statut du type de *Crenulipora difformis* (espèce type du genre *Crenulipora*), description et figuration de la structure et de la microstructure de l'holotype et d'un topotype, précisions sur leur position stratigraphique. Nous complétons ce travail par une étude approfondie de l'ensemble du matériel topotypique et par l'examen de spécimens inédits provenant de l'Ougarta (Algérie) et du Massif Armorican (France).

2. CONTEXTE STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Parmi les quatre spécimens retrouvés dans les collections LE MAÎTRE à la Faculté Libre des Sciences de Lille, et formellement identifiés par cet auteur comme *Crenulipora difformis*, trois d'entre eux, à savoir: l'holotype (voir ci-après), le spécimen figuré par LE MAÎTRE (1956, figs 3-4) ainsi qu'un topotype sans statut particulier, proviennent de Hamar Laghdad (= Hmar Laghdad ou plus rarement Hamar-el-Khad). Cette localité marocaine est située à une vingtaine de kilomètres au sud-est d'Erfoud, dans le Tafilalt, à l'extrémité orientale de l'Anti-Atlas.

La coupe de Hamar Laghdad est célèbre pour le spectaculaire développement, sur environ trois

kilomètres, d'une cinquantaine de monticules ou « mud mounds » connus dans la toponymie locale sous le nom évocateur de Kess-Kess. Ils ont fait l'objet – en particulier à la fin du siècle dernier – de nombreux travaux principalement axés sur les problèmes stratigraphiques et paléoécologiques (MASSA *et al.*, 1965; HOLLARD, 1967; GENDROT, 1973; ALBERTI, 1981a; BRACHERT *et al.*, 1992; MONTENAT *et al.*, 1996; HILALI *et al.*, 1998; BELKA, 1998; MOUNJI *et al.*, 1998; HILALI *et al.*, 2001). Paradoxalement, peu de publications monographiques sont consacrées à la paléontologie; citons pour ce qui concerne les Tabulés des travaux ponctuels: TERMIER & TERMIER, 1950; LE MAÎTRE, 1956; POTTHAST & OEKENTORP, 1987; TOURNEUR, 1991; TOURNEUR *in* BRACHERT *et al.*, 1992; PLUSQUELLEC & TOURNEUR, 1998 et HILALI *et al.*, 2001.

L'étude du grand monoclinale de Hamar Laghdad par ALBERTI (1983), BRACHERT *et al.* (1992) et MONTENAT *et al.* (1996) a mis en évidence l'originalité de la succession stratigraphique de cet ensemble par rapport à celle des coupes voisines de Hamar Laghdad Sud et de Bou Tchrafine (BULTYNCK, 1985). La série de Hamar Laghdad est principalement caractérisée par le développement très localisé d'un important champ récifal à la limite Zlichovien - Dalejien suivi de récurrences à l'Eifelien - Givetien, en relation avec la mise en place précoce d'un corps volcanodétritique d'âge lochkovien (ALBERTI, 1983) et/ou de phénomènes hydrothermaux (BELKA, 1998; PECKMANN *et al.*, 1999).

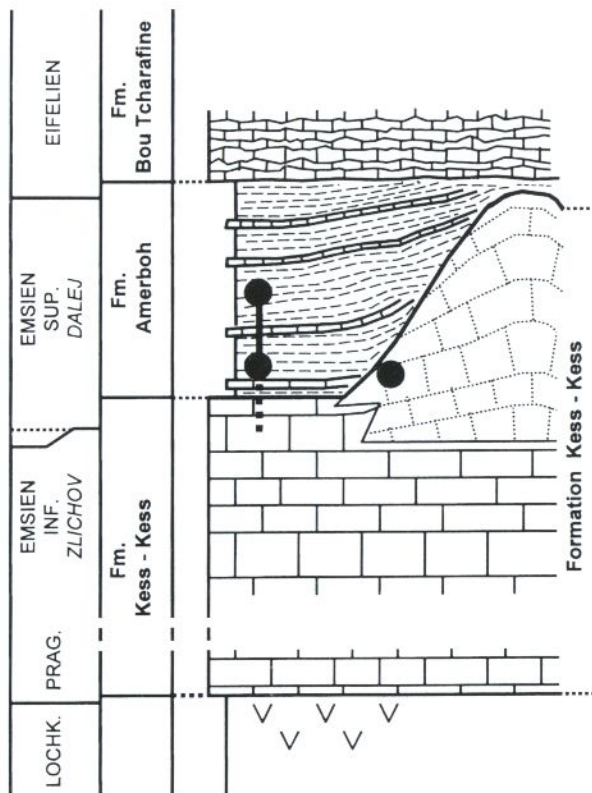
Lithostratigraphie

Schématiquement, la succession stratigraphique dévonienne comporte de bas en haut les unités suivantes (Fig. 1):

1. des tufs volcaniques (<100 m);
2. une barre de calcaire crinoïdique, en bancs souvent métriques, atteignant 160 à 180 m d'épaisseur et sur laquelle se développent les monticules micritiques ou Kess-Kess. Elle est responsable de la cuesta principale de Hamar Laghdad;
3. des marnes admettant quelques petits bancs de calcaire et de calcaire marneux (25-30 m);
4. des calcaires noduleux formant la base de la corniche méridionale (ils sont surmontés par des calcaires bitumineux, hors étude).

La dénomination formelle de ces unités lithostratigraphiques nécessite quelques commentaires. L'ensemble constitué par la dalle de calcaire crinoïdique et par les monticules micritiques constitue d'après la

Fig. 1: Hamar Laghdad, données stratigraphiques avec localisation des niveaux à *Crenulipora difformis* (pastille noire). Inspiré de ALBERTI (1983); sans échelle.



définition originale (BRACHERT *et al.* 1992, p. 26) la Formation Kess-Kess. Cette proposition est reprise par MONTENAT *et al.* (1996, p. 299), BULTYNCK & WALLISER (2000, fig. 5) et dans la présente note par nous-mêmes. La Formation Kess-Kess est un équivalent carbonaté des argilites et calcaires de la Formation Seheb el Rhassel de la coupe de Bou Tchrafine (ALBERTI, 1981c, fig. 2 p. 209; MORZADEC, 2001, fig. 6 p. 60). Notons pour mémoire que 1) ALBERTI (1969, p. 478) utilise le terme de « Calcaire de Hamar Laghdad » pour la dalle crinoïdique (« Unteren Hamar Laghdad-kalke » et « Mittleren Hamar Laghdad-Kalke »); bien que n'étant pas explicitement utilisée comme nom de formation, cette dénomination pourrait avoir priorité, et que 2) HOLLARD (1967), dans la légende de la carte géologique au 1/200000 Tafilalt-Taouz, parle de « calcaire inférieur du Tafilalt - faciès massif de Ahmar el Khdad ».

Le niveau marneux qui cache l'épisode récifal peut être attribué à la Formation de Amerboh et la corniche de calcaire noduleux à la Formation de Bou Tchrafine (BULTYNCK & WALLISER, 1999, fig. 10, coupe 2 km SW de Hamar Laghdad, HLS II).

La Formation de Hamar Laghdad, telle que définie par HILALI *et al.* en 1998 [« L'ensemble de la Formation de Hamar Laghdad (semelle crinoïdique, édifices et

couverture) forme le flanc » etc. p. 18] nous semble contestable. Elle modifie le sens premier de la définition et de plus, la « couverture » ou Formation de Amerboh qui ne constitue pas un faciès latéral des mud-mounds, comme le montre bien les données chronostratigraphiques, marque un net changement dans les conditions de sédimentation (« Daleje Event » voir-ci après).

Chronostratigraphie

Des données basées sur l'étude des conodontes (BRACHERT *et al.*, 1992) sont disponibles pour la totalité de la Formation Kess-Kess tandis que celles basées sur les dacroconarides (ALBERTI, 1981a) concernent l'extrême sommet de cette formation et les Formations sus-jacentes de Amerboh et base de Bou Tchrafine.

Les points de récolte de *Crenulipora* concernant la partie emsienne de la coupe, il nous a semblé utile, compte tenu des discussions en cours sur les limites Emsien inférieur-Emsien supérieur et Zlichovien-Dalejien, de préciser le sens que nous adoptons ici pour ces unités en terme de conodontes et de dacroconarides.

Pour CHLUPAC (1982) la base du Dalejien coïncide avec la base de la zone à *Nowakia cancellata* et avec la partie supérieure de la zone à *Polygnathus laticostatus*. Suivant les précisions apportées par BULTYNCK pour cette zone, il s'agit probablement de la zone à *inversus/laticostatus* ou partie supérieure de la zone à *inversus*. Toutefois, CHLUPAC (1995) admet la quasi coïncidence de la base des zones à *inversus* et *cancellata* ... Pour notre part nous suivons la proposition de BULTYNCK & WALLISER (2000) qui place, dans l'Anti Atlas, la base de la zone à *cancellata* dans la partie moyenne de la zone à *inversus/laticostatus*.

Plusieurs auteurs, comme CHLUPAC (1995) et WEDDIGE (1996), admettent l'équivalence Zlichovien-Emsien inférieur, Dalejien-Emsien supérieur et considèrent que la limite de ces sous étages coïncide avec (ou est très proche de) la base de *cancellata*. Pour P. CARLS (*in* BRICE *et al.*, 2000, fig. 2) les limites Emsien inférieur-Emsien supérieur et Zlichovien-Dalejien se situent dans la zone à *inversus* mais la base de l'Emsien supérieur pourrait être légèrement plus ancienne que celle du Dalejien.

Dans la coupe de Hamar Laghdad, la présence des premiers *N. cancellata* encore associés à *N. elegans* à environ 2 m au dessous du contact des calcaires crinoïdiques de la Formation Kess-Kess et des marnes de la Formation de Amerboh (ALBERTI, 1981a, fig. 6) permet de placer la limite Zlichovien-Dalejien à ce niveau. La limite Zlichovien-Dalejien retenue ici est compatible avec la présence de conodontes de la zone à *inversus* à 10-15 mètres sous le sommet de la dalle crinoïdique (BRACHERT *et al.*, 1992).

Au sommet de la Formation de Amerboh, à environ 1,5 m du mur de la Formation de Bou Tchrafine, la première apparition de *N. procera* (ALBERTI, 1981a, fig. 6) indique la base de l'Eifelien (ALBERTI, 1985, p. 375).

L'âge des Kess-Kess proprement dit est sensiblement identique à celui du toit de la dalle crinoïdique et donc proche de la limite Zlichovien-Dalejien. Ainsi, pour ALBERTI (1981b, p. 193), les calcaires des mud-mounds livrent des dacryoconarides des zones à *N. elegans* et *N. barrandei* (Zlichovien supérieur) et leur sommet atteint la partie basale de la zone à *N. cancellata* (Dalejien basal), pour BRACHERT *et al.* (1992, p. 25) la plupart des monticules se sont édifiés pendant la période de transition Zlichov-Dalej, enfin pour BULTYNCK & WALLISER (2000, p. 216-217) la fin de l'épisode récifal se situe près de la limite entre l'Emsien inférieur et l'Emsien supérieur et coïncide avec l'Événement du Dalejien.

Localisation des *Crenulipora*

L'abondant matériel récolté lors de nos missions de 1992 et 1995 provient des marnes de la Formation de Amerboh et, compte tenu du mode de préservation, il en est très probablement de même du matériel de D. LE MAÎTRE. Les indications portées sur nos étiquettes de terrain indiquent généralement, en plus d'une localisation par rapport au Kess-Kess le plus proche (nomenclature BRACHERT *et al.*, 1992), une imprécision stratigraphique de type «partie inf. de la couverture» ou «moitié sup. de la couverture». Ceci permet néanmoins de se positionner sur la coupe de référence publiée par ALBERTI (1981a, fig. 6 et pl. 7) et de proposer pour la répartition stratigraphique de *C. difformis*: zone à *N. cancellata* et, possiblement, base de la zone à *N. richteri*, c'est-à-dire un âge Dalejien basal ou Emsien supérieur basal.

Des exemplaires non dégagés de *Crenulipora difformis* sont également signalés dans le cortex des monticules micritiques (HILALI *et al.*, 2001) toutefois les auteurs précisent que les «favositides» (comprendre *Favosites*, *Crenulipora*, *Taouzia*) y sont relativement rares. Dans les Kess-Kess, compte tenu des données stratigraphiques globales disponibles et d'un certain flou concernant la position exacte des récoltes, le genre *Crenulipora* se situe soit dans la zone à *cancellata* (ce qui est le plus probable), soit dans la zone de transition Zlichovien-Dalejien et dans ce cas, sa présence dans la partie terminale de la zone à *N. elegans* (Zlichovien tardif) ne peut être exclue.

La répartition spatiale de *Crenulipora* dans les Kess-Kess (HILALI *et al.*, 2001) et dans la Formation de Amerboh (nos récoltes) n'est pas quelconque. Dans le monoclin de Hamar Laghdad, les Kess-Kess se localisent sur une aire bien précise limitée par des failles synsédimentaires NE-SW (MONTENAT *et al.*, 1996) et se répartissent de plus sur trois blocs identifiés comme Ouest, Central et Est par HILALI *et al.* (2001, p. 5). Dans les Kess-Kess proprement dits, *Crenulipora* n'est présent que dans le bloc Ouest, il en est de même pour les spécimens des niveaux marneux qui les surmontent où les colonies sont particulièrement fréquentes au sud-ouest du récif 20 et au sud du 27.

Si l'espèce est présente dans le bloc Central et le bloc Est, elle y est certainement très rare. En effet, elle peut échapper à l'observation dans les monticules micritiques

mais elle est par contre facile à récolter dans les marnes où les rameaux sont dégagés par l'érosion.

Du point de vue bathymétrique, *Crenulipora* se rencontre dans des milieux relativement profonds. Les monticules se sont édifiés «dans un secteur effondré d'une cinquantaine de mètres, en contrebas des fonds marins avoisinants» (MONTENAT *et al.*, 1996) et les marnes de la Formation de Amerboh qui les recouvrent traduisent une remontée du niveau marin associé à l'Événement dalejien (WALLISER, 1996).

3. DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE ET MICROSTRUCTURE

Classe Anthozoa EHRENBERG, 1834

Sous-classe Tabulata MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850

Ordre Favositida WEDEKIND, 1937

Famille Favositidae DANA, 1846

Sous-famille Crenuliporinae nov.

Si l'attribution de *Crenulipora* à l'ordre des Favositida est incontestable, et d'ailleurs proposée par SOKOLOV (1962), HILL (1981) et LIN (1988), les affinités familiales sont plus difficiles à cerner.

Brève analyse:

- 1) L'absence d'épaississement périphérique notable permet d'éliminer l'appartenance du genre à la superfamille des Pachyporicae telle que définie par HILL (1981) et constituée par les Pachyporidae et les Parastriatoporidae. La proposition de BIRENHEIDE (1985, p. 58) d'une attribution aux Parastriatoporinae ne peut donc, à notre avis, être retenue.
- 2) Le genre présente des caractères de Favositidae à savoir: colonie cérioïde, «épitèque» inexistante, muraille généralement mince, pas d'épaississements périphériques, planchers en partie complets, pores P1 et P2. C'est dans cette famille qu'il est classé par HILL (1981) et LIN *et al.* (1988).
- 3) Le genre affiche – pour un Favositidae – une originalité certaine par son habitus branchu (c'est la règle chez la superfamille voisine des Pachyporicae) et par une proportion importante de planchers incomplets (inhabituelle chez les Favositidae et rare chez les Pachyporicae). Ces planchers n'ont toutefois pas le caractère vésiculeux de ceux des Michelinidae et par conséquent un rapprochement avec cette famille n'est pas souhaitable. Pas plus que n'est acceptable son attribution aux Beaumontiidae (formes non cérioïdes) par TCHUDINOVA (1997).
- 4) La forme parfois légèrement comprimée des calices, avec développement d'une épine forte dans le plan de symétrie de celui-ci, n'est pas sans évoquer certains Alveolitidae.

En définitive le genre *Crenulipora* pourrait appartenir à une nouvelle sous-famille de Favositidae ainsi définie: habitus branchu non buissonnant, pas d'épaississements

périphériques, planchers complets et incomplets, pores d'angle (P1) et pariétaux (P2) et muraille microlamellaire épineuse. C'est la proposition que nous soumettons ici.

Genre *Crenulipora* LE MAÎTRE, 1956

Espèce-type: *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956

Diagnoses originales: D. LE MAÎTRE (1956) fournit une diagnose succincte de son nouveau genre. «*Le genre Crenulipora est caractérisé par : 1° des calices de forme irrégulière, à bord distal crénelé; 2° l'irrégularité des planchers; 3° la présence d'épines massives en leur base, arrondies ou acérées en leur extrémité, et de débris d'épines éparses dans les polypierites.*»

Elle en reprend les principaux termes dans un manuscrit resté inédit. «*Les caractères essentiels du genre Crenulipora sont : 1) l'irrégularité des calices à bord distal crénelé; 2) l'irrégularité non moins grande des planchers; 3) la présence d'épines courtes, massives en leur base, arrondies ou acérées en leur extrémité. Les pores sont présents et de densité variable.*»

Nous proposons ci-dessous une version plus complète de ces diagnoses prenant en compte des caractères morphologiques nouveaux, leurs variations et les données microstructurales.

Diagnose révisée: Tabulés branchus peu ou pas ramifiés, rameaux modérément aplatis, corallites s'ouvrant perpendiculairement à la surface des branches. Calices de morphologie variable, régulièrement polygonaux avec 12 files d'épines, ou étirés transversalement, à symétrie bilatérale avec couple d'épines opposées et épines latérales offrant souvent une formule régressée du système 12. Muraille sinueuse, parfois crénelée. Pores muraux présents dans les calices. Caractères internes: muraille sans épaissement périphérique, sinueuse, appareil septal épineux très développé, pores muraux de type angulaire (P1) et pariétal (P2). Planchers irréguliers, complets ou incomplets, «bifurqués», horizontaux ou obliques, certains verticaux, déformés au contact des épines. Bourgeonnement latéral. Microstructure fondamentalement microlamellaire avec couche externe de fibroïdes facultative, épines fibreuses.

Le genre *Crenulipora* se distingue de l'ensemble des tabulés branchus microlamellaires par la hiérarchie suivante des caractères: 1) l'absence d'épaississement périphérique des éléments squelettiques, 2) la présence de planchers irréguliers complets ou incomplets, «bifurqués», parfois verticaux, 3) la muraille sinueuse, 4) le contour irrégulièrement polygonal ou transverse des calices, 5) l'importance du système épineux et 6) le sommet aminci et parfois crénelé de la muraille.

Discussion et comparaisons

Le genre *Crenulipora* se distingue nettement des tabulés branchus microlamellaires comme *Parastriatopora* SOKOLOV, 1949 et *Argentinella* FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2002 par l'absence d'épaississement périphérique. Il partage néanmoins avec ce dernier genre quelques

caractéristiques de l'appareil septal (type 12) et de la disposition des planchers (irréguliers et même verticaux).

Les caractères internes de *Striatopora baculoides* LE MAÎTRE, 1952, forme branchue microlamellaire de l'Emsien supérieur de l'Ougarta (révision en cours, probablement un nouveau genre) présentent de réelles ressemblances avec ceux de *Crenulipora*, muraille très épineuse, planchers irréguliers parfois verticaux, pores P1 et P2 et lame médiane discrètement sinueuse. Les différences essentielles concernent, d'une part l'épaisseur de la muraille (elle est relativement forte dans la zone axiale et elle s'épaissit nettement mais sans excès dans la zone périphérique), d'autre part les calices qui débouchent obliquement à la surface des branches et qui portent des rides septales essentiellement développées sur la lèvre supérieure, enfin les planchers dont beaucoup sont légèrement épaissis, surtout dans la zone périphérique.

Répartition géographique et stratigraphique du genre

Malgré déjà un demi-siècle d'existence, le genre *Crenulipora* n'a été que très rarement reconnu en dehors de son gisement d'origine (voir ci-après la remarque concernant le matériel original). L'espèce *C. aculeatissimus*, créée par DUBATOLOV & SPASSKY (1964) pour une forme de l'Eifelien d'URSS, ne peut être retenue et le matériel semble devoir être rapporté à un genre voisin de *Astrocerium* HALL, 1851. Une forme du Dévonien inférieur du nord-ouest de la Chine, *C. qinghegouensis* LI, 1983, paraît par contre acceptable au vu des figurations originales (nous n'avons malheureusement pas vu le matériel original). FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.* (1999) indiquent la présence possible du genre dans l'Emsien des Monts d'Ougarta (Algérie) et dans la Cordillère Cantabrique (Espagne). Le présent travail confirme ces informations prudentes.

En Algérie le genre est connu par une forme qui semble très proche de *C. difformis*. Les spécimens (LPB 14169 - 14174) proviennent de la coupe de Marhouma dans l'Ougarta, Formation de Chefhar el Ahmar (niveau coralligène, bancs MH 27-28 in PARIS *et al.*, 1997), Emsien supérieur tardif, zone de conodontes à serrotinus ou plus probablement à patulus. Les spécimens sont donc plus récents que ceux de Hamar Laghdad.

Dans le Massif armoricain une seule colonie (LPB 14204), provenant des calcaires de la base de la Formation de Kerdréolet (rade de Brest), Emsien supérieur, zone à *patulus*, peut être attribuée, avec quelques réserves, au genre *Crenulipora*. En effet la morphologie calicinale n'est pas observable (spécimen inclus dans la roche), la muraille, bien que ne présentant pas d'épaississements périphériques, est plus forte que chez l'espèce-type, et dans certaines parties de la colonie les calices sont obliques.

En Espagne, le genre est cité par FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ

& TOURNEUR (1995) dans l'Emsien supérieur des Monts Cantabriques. Le matériel est peu abondant, les rameaux de petite taille et une étude plus complète sera nécessaire pour confirmer cette probable occurrence.

Crenulipora difformis LE MAÎTRE, 1956

1956. *Crenulipora difformis* n.g. n.sp. LE MAÎTRE, p. 1340-1341, figs 3-4.
 1965. *Crenulipora difformis* LEM.- MASSA *et al.* p. 65, 67, 69, 142 (listes non commentées, det. LE MAÎTRE).
 1985. *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE 1956a.- BIRENHEIDE, p. 58, fig 54 (reprise des figures de LE MAÎTRE).
 1985. *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1965.- LAFUSTE & PLUSQUELLEC, p. 38-39.
 1981. *Crenulipora difformis* HILL., p. F541, figs 355 2a-b (reprise des figures de LE MAÎTRE).
 1988. *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956.- LIN *et al.*, p. 128, fig. 125 (reprise des figures de LE MAÎTRE légèrement modifiées et trait épaissi).
 1992. *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE.- BRACHERT *et al.*, p. 35, fig. 221-J (figures inédites).
 1999. *Crenulipora difformis* LE MAÎTRE, 1956.- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.*, p. 596-598, figs 1-2 (figures inédites, fig. 2A-B = fig. 3-4 de LE MAÎTRE).

Diagnose: Espèce de *Crenulipora* à caractéristiques morphologiques et biométriques variant entre deux extrêmes correspondants aux formes gracile et robuste. Forme gracile à rameaux de diamètre inférieur à 15 mm, diamètre 11 mm le plus fréquent, à corallites adultes (en surface de colonie) de diamètre inférieur à 2,5 (1,7-2,4) mm et possédant de 5-6 à 24 planchers par cm, appareil septal à symétrie bilatérale. Forme robuste à rameaux de diamètre supérieur ou égal à 15 mm mais pouvant dépasser 30 mm, à corallites adultes de diamètre supérieur ou égal à 2,5 mm (2,5-3,7 mm) et généralement à moins de 14 planchers/cm, appareil septal de type radiaire ou bilatéral. Assez nombreux spécimens à caractères mixtes. Pores muraux nombreux dans les deux formes, généralement de 0,2 à 0,3 mm de diamètre; muraille d'épaisseur majoritairement comprise entre 0,2 et 0,3 mm.

Matériel: Les spécimens étudiés appartiennent à deux ensembles: 1) le matériel original de D. LE MAÎTRE conservé dans les collections de la Faculté libre des sciences de Lille (France) et inventorié sous le préfixe GFCL, 2) le matériel récolté par nous-mêmes (F.T. et Y.P.) et regroupé dans les collections du Laboratoire de paléontologie de la Faculté des sciences de Brest (France), numérotation LPB.

Seuls quatre exemplaires identifiés comme *C. difformis* par D. LE MAÎTRE ont été retrouvés, GFCL 3560, 3561, 3562 et 3563. Le premier d'entre-eux ne provient pas de Hamar Laghdad mais des Monts d'Ougarta (Algérie),

gisement dit du km 30, et son attribution spécifique, et peut-être même générique, pose question. En effet, la morphologie calicinale n'est pas observable, les corallites sont de très grande taille et quelques planchers légèrement épaissis se développent en périphérie. Il serait de plus d'âge Emsien terminal ou limite Emsien-Eifelien, c'est-à-dire légèrement plus récent que ceux de la localité-type.

Le matériel LE MAÎTRE, GFCL 3 561-63 comporte 7 lames d'épaisseur pétrographique, 10 lames «LFP» (lames ultra minces à faces polies, technique Lafuste, 1970), 10 empreintes à l'acétate et 3 moulages. Des doubles des acétates et des moulages sont conservés dans les collections de Brest sous les numéros LPB 12400-402.

Le matériel complémentaire en provenance de Hamar Laghdad, LPB 12404-497, est constitué de 27 lames pétrographiques, 2 lames «LFP», 65 acétates et quelques moulages.

Identification du type: Le problème de l'identification du type de *C. difformis* se pose d'emblée en prélude à la révision de cette espèce. Dans son travail original, LE MAÎTRE (1956 p. 1340) se réfère à deux moments différents à un «génotype». La première fois, au début du paragraphe consacré à *Crenulipora*, elle emploie correctement ce terme pour désigner l'espèce-type du genre. Quelques lignes plus loin, elle l'utilise malencontreusement pour désigner un exemplaire particulier dont elle donne les caractéristiques; à l'évidence ceci correspond à la notion d'holotype. Cet exemplaire peut être facilement identifié comme le spécimen GFCL 3 561. De plus, dans son manuscrit inédit D. LE MAÎTRE précise lors de la description de *C. difformis* «la colonie type est rameuse, comprimée, présentant un bourgeon latéral rudimentaire». Ceci s'accorde bien avec les caractéristiques du spécimen GFCL 3561. Mais rien n'est simple car les sections figurées appartiennent à un autre individu: GFCL 3563. En résumé, on peut conclure qu'il existe un exemplaire concret mais non figuré (GFCL 3 561) qui, s'il n'a pas été explicitement désigné comme holotype dans la publication originale, a néanmoins été utilisé comme spécimen de référence. Il n'y a donc pas à choisir un lectotype au sein de la série-type, mais à affirmer le statut d'holotype pour le spécimen GFCL 3561. C'est la position que nous avons déjà défendue dans une note préliminaire (FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 1999).

3. 1. Description

L'étude détaillée – tant morphologique que structurale – d'une centaine de spécimens de *Crenulipora difformis* a permis de mettre en évidence la très grande variabilité de plusieurs caractères d'intérêt systématique tels que ceux relatifs aux calices, à l'organisation des épines, à la disposition des planchers etc. L'analyse quantitative sera traitée dans la seconde partie de ce travail. Toutefois

il nous a semblé utile d'anticiper sur les conclusions finales et d'indiquer, dans la partie descriptive, à laquelle des formes de l'espèce *difformis* – gracile, robuste (cf. diagnose) ou groupe mixte, les colonies ou les caractères étudiés se rapportent.

3. 1. 1. Caractères externes

Morphologie générale

Les rameaux, dont le diamètre maximum varie du simple au quintuple, offrent un éventail de morphologies qui se développent autour d'une forme basique branchue légèrement ou nettement comprimée.

Les branches sont droites, rarement arquées, simples ou ramifiées (Pl. I, figs 1-7). Les ramifications, sont rudimentaires (holotype) ou très développées, simples ou plus rarement multiples (LPB 12404, Pl. I fig. 2), dichotomiques (LPB 12497), obliques ou orthogonales à la branche mère, voire même rabattues en direction proximale (LPB 12412, Pl. I, fig. 7). Les ramifications se situent aussi bien à l'extrémité des rameaux qu'à leur base.

Le diamètre des branches non ramifiées est en général à peu près constant; toutefois certaines colonies – toujours des petites formes – montrent une brusque augmentation de diamètre et prennent un aspect de massue. Cette morphologie très particulière est apparemment liée à une operculation (voir ci-dessous) envahissante de la partie proximale de la colonie (LPB 12424, Pl. I, fig. 3, LPB 12416, Pl. I, fig. 5).

Il y a peu de colonies complètes ou à peu près complètes et leur région apicale est mal conservée ou, sur les plus jolis spécimens (LPB 12424), masquée par le développement des opercules. Autant que l'on peut en juger, la base est conique, dépourvue d'épithèque et d'organisme support. L'extrémité distale des rameaux, généralement arrondie ne présente pas de caractéristiques particulières.

Calices

Les calices s'ouvrent perpendiculairement, ou avec une faible inclinaison, à la surface des branches (Fig. 5A, C, Fig. 6F, Fig. 8; Pl. I, figs 1-9) sauf dans de rares cas où ils sont nettement obliques et constituent un indice de colonies immatures.

La morphologie des calices présente une grande variabilité qui affecte principalement l'importance de l'appareil épineux; il apparaît de plus que la grande amplitude de variations du diamètre des corallites – et de son corollaire le diamètre des calices – est globalement liée au diamètre des rameaux. Schématiquement les petits corallites adultes se rencontrent principalement sur les branches de petit diamètre et les grands corallites sur les branches les plus robustes, par exemple chez GFCL 3561, l'holotype (voir partie biométrie).

Des contre-exemples intéressants sont fournis par les spécimens LPB 12435 et 12461, colonies de petit

diamètre (11x9 mm) mais à grands calices (\emptyset voisins de 3 mm) dont l'obliquité sur la surface de la branche indique le caractère immature; à l'état adulte il correspondrait au schéma général.

Forme des corallites ou des calices: Indépendamment du diamètre des rameaux ou de celui des corallites, un groupe majoritaire de colonies est caractérisé par des corallites polygonaux, subadultes et adultes principalement (7, 8 et plus de 8 pans de muraille), à contour nettement à fortement transverse. Le rapport diamètre maximum du corallite/diamètre minimum est de l'ordre de 1,5-1,6, c'est-à-dire que le petit diamètre est légèrement supérieur au demi grand diamètre. L'orientation des axes des corallites aplatis semble quelconque, mais il est très rare que leur grand axe soit parallèle à celui des rameaux. Le tracé de chaque pan de muraille est typiquement sinueux; c'est particulièrement net sur les grands cotés des corallites (LPB 12424 Fig. 2L; LPB 12459 Fig. 2G; LPB 12474). Parfois l'un d'eux est nettement convexe, le corallite prend alors une forme de croissant (LPB 12419 Fig. 2K).

Un autre groupe de colonies possède des corallites assez régulièrement polygonaux et à muraille peu sinueuse, ce sont généralement des formes à grands corallites (LPB 12406 Fig. 2C; LPB 12430; GFCL 3561 Fig. 2A). Enfin, la coexistence de corallites transverses et d'individus régulièrement polygonaux n'est pas une rareté (holotype GFCL 3561, LPB 12459).

D. LE MAÏTRE résume cette variabilité par la formule «calices de forme irrégulière».

Muraille des calices: Abstraction faite des épines qui peuvent en changer l'apparence, la muraille est généralement peu épaisse et son bord distal aminci ne présente pas un aspect particulièrement crénelé, caractère que D. LE MAÏTRE (1956) semblait considérer comme important puisqu'elle en fait dériver le nom de son nouveau genre. Le bord distal de la muraille peut néanmoins montrer, par exemple chez l'holotype, quelques irrégularités; il s'agit de protubérances au point de jonction de trois corallites, d'encoches correspondant à un pore pariétal en formation ou de l'usure du petit élément de muraille situé au toit de celui-ci.

La muraille des calices est en effet percée de pores situés entre les files d'épines ou plus souvent entre les épines d'une même file ou sur le côté d'une file. La plupart semblent être des pores pariétaux (P2), les pores d'angle (P1) facilement reconnus en coupe sont ici difficiles à identifier. Quelques pores liés au bourgeonnement (pore basal), entre corallite parent et corallite fils à trois pans de muraille, sont reconnaissables (LPB 12461).

Épines et rides septales: Les calices des rameaux de toute taille portent des épines dont le nombre, la forme et l'organisation se caractérise par une grande variabilité. Elles sont généralement mieux développées sur la partie distale de la muraille (c'est-à-dire celle qui précède son bord aminci). Sur les corallites jeunes (3-5 pans de muraille), les épines sont souvent mal exprimées et peu

nombreuses, seuls les corallites adultes et sub-adultes (6-8 pans) montrent les dispositifs caractéristiques décrits ci-après.

Les épines sont courtes, à base large et à extrémité arrondie (LPB 12404) ou plus rarement pointue (LPB 12410 Fig. 2F), certaines en bec crochu au-dessus d'un pore, parfois légèrement spatulée (LPB 12406 Fig. 2C) ou bifides (LPB 12410 Fig. 2F; LPB 12421 Fig. 2D; LPB 12461); elles peuvent être également étroites et relativement longues, atteignant l'axe du calice (LPB 12440 Fig. 3). Enfin il n'est pas rare de voir des épines partiellement intégrées au plancher calicinal (holotype GFCL 3561).

Dans la plupart des colonies, les épines sont disposées en files verticales de 2 ou 3 éléments sur la surface des pans de muraille. Chez quelques spécimens, il y a de véritables rides septales, épineuses, larges et peu proéminentes.

Le schéma d'organisation de l'appareil épineux permet de distinguer deux types principaux: le type axial (ou radiaire) et le type bilatéral (Fig. 2).

- Type axial. Dans plusieurs colonies à grands corallites régulièrement polygonaux (holotype GFCL 3561 Fig. 2A; LPB 12404; 12418; 12420 Fig. 2B), les épines subégales des corallites adultes s'organisent sur le mode « 12 » (MISTIAEN, 1989) et la symétrie des calices est grossièrement axiale. Le décompte des épines (ou plus précisément des files d'épines) peut être perturbé par la présence de plusieurs éléments bifides, pas toujours faciles à identifier, et l'on peut trouver des corallites à 14 ou 16 files ou pseudo files d'épines (LPB 12421 Fig. 2D).

Dans le cas de branches à grands calices régulièrement polygonaux mais immatures, l'obliquité qui caractérise cet état se répercute sur la disposition des épines qui sont bien développées sur la « lèvre » supérieure et très émoussées ou inexistantes sur le côté opposé (LPB 12461). Dans ce cas leur nombre devient difficile à évaluer.

Chez les formes à petits calices, et en particulier chez les formes graciles, aucun exemple typique du type axial n'a pu être reconnu.

- Type bilatéral. Lorsque les corallites montrent une tendance à l'étirement ou deviennent franchement transverses, l'appareil septal se modifie et il apparaît un plan de symétrie bilatéral perpendiculaire au grand axe du calice. Ce plan est déterminé par le développement important d'une épine ou d'un couple d'épines opposées situé dans la région médiane d'un ou des grands côtés du calice. De plus il arrive fréquemment que, la muraille étant sinueuse, l'un des grands côtés soit convexe et c'est sur cette face que se trouve l'épine médiane la plus forte.

Quelques exemples (dont la plupart sont représentés Figure 2):

- calice à 12 épines dont une forte, les autres sont subégales (LPB 12410 calice non figuré adjacent à celui de la Fig. 2F); forme robuste;

- calice à 12 épines dont un couple d'épines opposées très inégales, la plus forte étant de plus bifide (LPB 12410 Fig. 2F); forme robuste;

- calice à couple d'épines opposées fortes et de même taille, épines latérales inégales et parfois mal différenciées, 6 ou 7 sont clairement identifiables (LPB 12459 Fig. 2G); groupe mixte;

- calice à couple d'épines opposées égales, fortes et trapues, épines latérales petites et inégales (LPB 12416 Fig. 2H); forme gracile proche des spécimens du groupe mixte;

- calice à appareil épineux pratiquement réduit au couple d'épines opposées, l'une très globuleuse, l'autre double (LPB 12433); forme robuste probable;

- calice à armature épineuse réduite à une seule grosse épine globuleuse médiane (LPB 12412 Fig. 2J); individu à caractères mixtes proche des formes robustes;

- calice en croissant avec épine dominante sur un pan de muraille convexe, épine opposée peu différenciée, épines latérales en nombre réduit, 4 à 6 (LPB 12424, Fig. 2L; LPB 12441); formes graciles;

- calice en croissant, couple d'épines opposées bien différenciées, mais l'épine située sur la face convexe est « double » (épine bifide ou épines jumelles?), épines latérales émoussées et localisées sur la face concave (LPB 12419, Fig. 2K); forme gracile;

- calice en croissant, couple d'épines opposées peu inégales, épines latérales rudimentaires (LPB 12485); forme gracile;

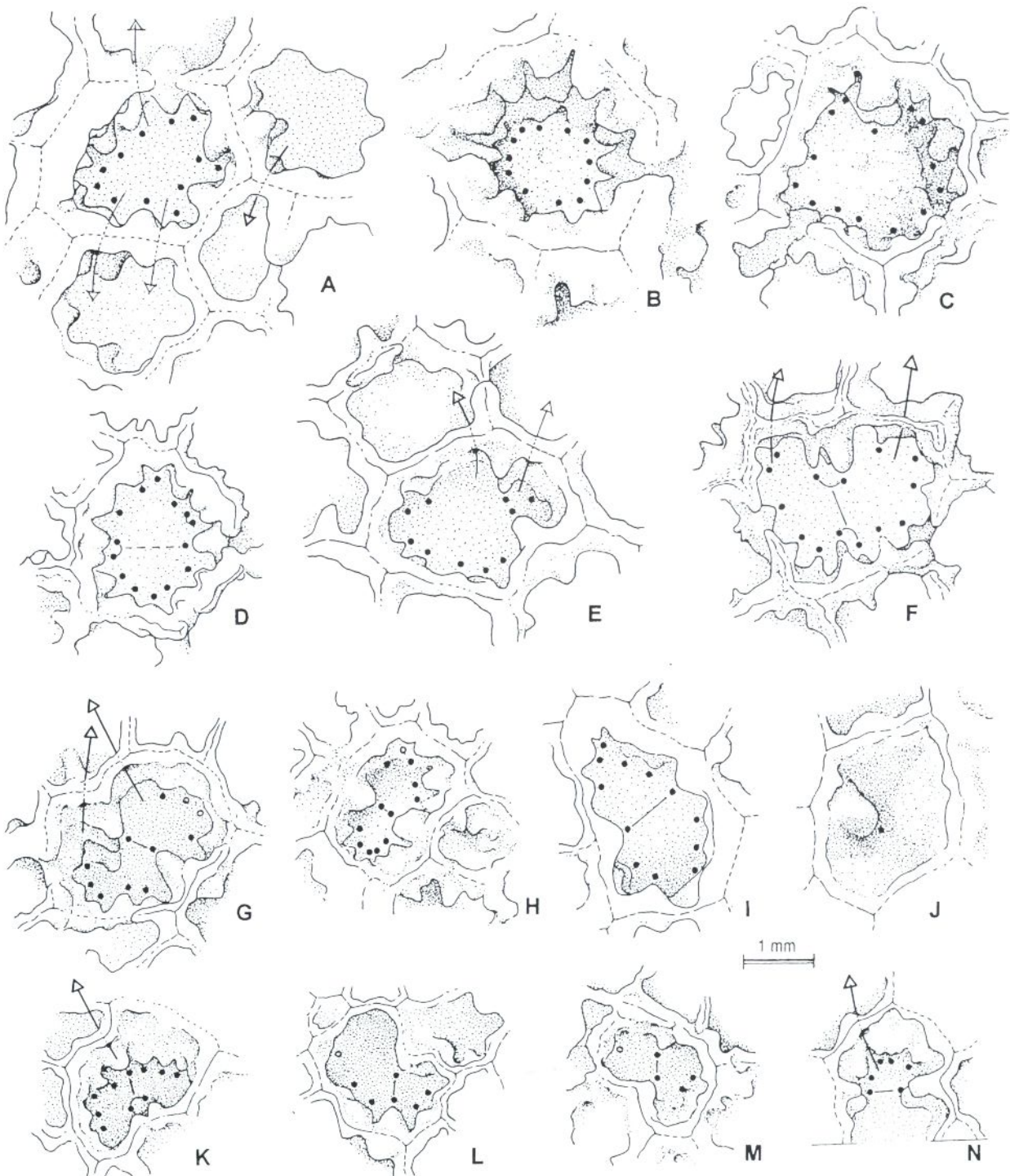
- calice à constriction médiane, couple d'épines opposées égales situées au milieu des deux faces convexes (LPB 12432, Fig. 2N; LPB 12479); formes graciles.

Le schéma calicinal de type bilatéral peut coexister avec celui de type axial. Chez l'holotype en particulier (GFCL 3561), on reconnaît des calices transverses à 12 épines dont un couple d'épines opposées bien caractéristique. Par ailleurs, dans la majorité des colonies, à côté des calices appartenant à l'un des types décrits, on peut trouver des formes tout à fait atypiques. Par exemple, chez le spécimen LPB 12420 coexistent des zones à calices à muraille épaisse et très épineuse (Fig. 2B) et des zones à calices aux murailles minces, ou plus minces, portant des épines disposées de façon anarchique (Fig. 2E).

En plus des exemples décrits ci-dessus, quelques colonies grandes ou petites montrent des calices dont l'appareil épineux est mal développé, voire inexistant.

Fonds calicinaux: Les fonds ou planchers calicinaux – expression morphologique du ou des derniers planchers sécrétés – présentent un éventail de variations modéré. Ils sont horizontaux ou obliques, plans, concaves ou convexes; une géniculation (LPB 12424) ou le contact franc de deux surfaces d'inclinaison différente (holotype GFCL 3561) traduit la présence d'un plancher incomplet. Des surfaces gauches, complexes, avec parfois une forte dépression périphérique ponctiforme ou

Fig. 2: *Crenulipora difformis*, morphologie du système épineux dans les calices. Épines incontestables repérées par un point noir plein, épines douteuses par un cercle vide, ligature arquée pour les épines bifides, couple d'épines opposées reliées par un trait droit; les flèches indiquent l'emplacement des pores muraux (P1 ou P2). A: GFCL 3561, holotype, type axial à 12 épines; forme robuste. B: LPB 12420, type axial à 12 épines, certaines à tendance bifide; forme robuste. C: LPB 12406, type axial atypique (grosse épine spatulée en position « nord ») à 14 épines; forme robuste. D: LPB 12421, type axial (ou subaxial) à 12 épines dont deux bifides; forme intermédiaire. E: LPB 12420, organisation des épines mal définissable, 10 épines visibles; forme robuste. F: LPB 12410, type bilatéral à 12 épines, épines opposées inégales et bifides; forme robuste. G: LPB 12459, type bilatéral, tendance à la constriction médiane du calice, 11 épines; forme du groupe mixte. H: LPB 12416, type bilatéral, 12 (?) épines; forme gracile. I: GFCL 3561, holotype, type bilatéral à 12 épines; forme robuste. J: LPB 12412, type bilatéral très atypique à épine unique; groupe mixte. K: LPB 12419, type bilatéral, calice en croissant, 9 (ou 10 ?) épines; forme gracile. L: LPB 12424, type bilatéral, calice en croissant, 7 (?) épines; groupe mixte. M: LPB 12485, type bilatéral, 5 (?) épines; forme gracile. N: LPB 12432, type bilatéral, calice à constriction médiane; forme gracile.



arquée (holotype), une voûte médiane à axe horizontal ou plongeant (LPB 12432), sont l'indice de la déformation des planchers sur les épines. Celles-ci peuvent également apparaître sous forme de protubérances multiples au centre des fonds calicinaux (LPB 12406, Fig. 2C; LPB 12418).

Opercules

Des zones d'importance variable, continues ou lacunaires, où chaque calice est fermé par un opercule (Fig. 6A-B, Fig. 7D, Pl. I, figs 2, 3, 5, 9), se développent dans de nombreux rameaux, soit dans leur partie proximale, soit préférentiellement sur une de leurs faces ou encore en des points quelconques de la branche. Le phénomène est parfois envahissant et la surface «aveugle» peut dépasser 50% de la surface totale.

Les zones operculées apparaissent comme des surfaces plus ou moins lisses «tendues» au sommet des murailles dont la lisibilité fortement atténuée ne se marque généralement plus, même sur des spécimens très peu érodés, que par une variation de couleur dans la transparence de la calcite. Il peut néanmoins apparaître un discret facetage trahissant les calices sous-jacents. Dans quelques cas seulement, l'opercule est situé légèrement en contre-bas du sommet de la muraille (LPB 12489, Pl. I, fig. 9).

Chaque opercule présente de fines stries de croissance dont la concavité fait face à l'extrémité distale du rameau, montrant ainsi que la sécrétion de cette structure progresse depuis une muraille proximale vers la muraille opposée et non vers un point central ou diversement excentré comme chez *Favosites clausus* (LINDSTRÖM, 1896, fig. 15), *Favosites alpenensis* (SWANN, 1947, pl. II, fig. 4) ou *Favosites forbesi* (DUNBAR, 1927, fig. 4).

La présence d'opercules n'est liée ni à la taille – grands ou petits – ni à la morphologie générale des spécimens – simples ou ramifiés – mais c'est à l'évidence chez les petites formes, et en particulier chez celles en massue, que le phénomène est le plus démonstratif.

Les opercules partagent l'essentiel de leurs caractéristiques avec les prétendues «épithèques» développées sur la face proximale des colonies de certains tabulés (*Michelinia*, *Beaumontia*, etc.), mais leur orientation par rapport aux directions de croissance de la branche est fondamentalement différente et constitue un caractère diagnostique: l'opercule est perpendiculaire à l'axe du corallite (Fig. 6B) tandis que l'épithèque lui est parallèle.

Le mode de sécrétion et la fonction des opercules reste quelque peu problématique; une petite synthèse de la question a été présentée par P. COPPER & Y. PLUSQUELLEC (1993), certaines des conclusions de ce travail ne sont pas reprises ici, en particulier l'assimilation des opercules et des planchers. En effet, l'étude morphologique et microstructurale (voir ci-après) des opercules indiquent une sécrétion vers le centre de la colonie. L'opercule est sécrété de l'extérieur vers l'intérieur et progresse

en direction distale enfermant progressivement le polype. C'est ce qu'exprime en substance D.H. SWANN (1947) qui écrit dans la légende de la planche IV, fig. 1 «*the pseudopericulum is homologous to half of the intercorallite wall and consists of a primary wall above and a peripheral stereozone below*».

Durant la phase de sécrétion de l'opercule il est probable que le polype se rétracte pour présenter son ectoderme sécréteur au futur «plafond» du calice et que pendant cette période il reste en communication avec ses voisins par l'intermédiaire des pores muraux. Une confirmation indirecte de ce point de vue nous est fournie par l'image d'un plancher de *Favosites favosus* (SORAUF, 1970, fig. 1) dont les stries de croissance se situent sur la face inférieure ou proximale de la structure tandis que la face supérieure est lisse (SORAUF, 1970, fig. 2); la surface à stries concentriques est l'équivalent du «*primary wall*» de SWANN (1947); par rapport aux opercules, la polarité est inversée.

Les zones operculées correspondent selon toute vraisemblance à des zones de nécrose cicatrisées par des polypes «suicidaires» et l'operculation serait une réponse minéralisée à des conditions défavorables, envasement partiel ou autre.

3. 1. 2. Caractères internes

Une série de lames minces et d'empreintes à l'acétate, transversales et longitudinales principalement, permettent de reconstituer l'architecture du squelette et d'en cerner les variations. Nous décrirons successivement les corallites, leur muraille et les planchers ainsi que les figures de bourgeonnement et la microstructure.

Corallites, forme et organisation

En section transversale de rameau, les corallites de la région axiale (c'est-à-dire ceux coupés transversalement) sont de tailles très inégales, polygonaux à légèrement transverses. Leur nombre de pans de muraille varie de 3 à 11, les corallites adultes ayant généralement 8 à 9 côtés. Fréquemment les corallites en voie de croissance (3-5 côtés) s'organisent autour de quelques individus adultes à 8-9, voire plus, pans de muraille qui jouent ainsi le rôle d'éléments polaires (LPB 12404, LPB 12409 Fig. 7D, LPB 12418, LPB 12451).

La zone axiale, telle que définie ci-dessus, occupe un peu plus de la moitié du diamètre total des rameaux. La zone périphérique, plus réduite, se caractérise par des sections obliques généralement prolongées par de courtes sections sub-axiales et axiales. Dans de rares spécimens, ces sections présentent un développement nettement plus important et la zone axiale n'occupe plus alors que le tiers du diamètre de la branche. Ceci explique probablement la forte section atteinte par ce type de colonies (LPB 12420, Ø 28x23 mm, Fig. 8; LPB 12490, Ø 25x20 mm).

En coupe longitudinale, les corallites sont parallèles à l'axe du rameau au centre de la zone axiale puis ils s'incurvent avec accentuation de la courbure au contact zone axiale-zone périphérique sans que leur diamètre augmente de façon sensible.

Muraille

Elle montre les mêmes caractéristiques en coupe transversale et longitudinale, elle est mince à modérément épaisse et ne présente pas de renforcements particuliers en périphérie des rameaux comme chez la plupart des formes branchées. Ceci constitue un des caractères diagnostiques du genre *Crenulipora*.

De façon générale, l'épaisseur de la muraille montre peu de variations d'une colonie à l'autre et des valeurs voisines peuvent se rencontrer chez des petites et des grandes formes (LPB 12419, 12420). Il en résulte que certaines colonies à petits corallites apparaissent relativement massives (LPB 12416 Figs 6C-D).

En coupe transversale, la muraille des corallites de la zone axiale apparaît sinueuse. Ce caractère très affirmé dans la plupart des spécimens, grands ou petits, est particulièrement évident lorsque l'on suit ou l'on dessine uniquement la lame médiane (LPB 12409, Fig. 7D). Il constitue l'une des originalités du genre *Crenulipora*.

La muraille porte de très nombreuses épines, généralement plus développées dans la partie périphérique des branches. Elles présentent les mêmes caractéristiques que celles décrites dans les calices. Toutefois certains aspects sont mieux exposés en coupe, comme leur inclinaison (orthogonales ou à légère obliquité distale), leur disposition sur les pans de muraille (anarchique ou en files verticales), leur relation avec les planchers (voir ci-après) et leur longueur (certaines dépassent l'axe du corallite, LPB 12418, Fig. 3). La disposition générale des épines est plus difficile à observer que sur les calices dégagés, à noter néanmoins quelques belles figures de couple d'épines opposées (LPB 12486 non figuré et LPB 12427, Fig. 4) et de symétrie bilatérale (LPB 12425) avec localisation des épines majeures sur un pan convexe de muraille.

Les pores sont nombreux et se localisent soit aux angles des corallites (pores angulaires ou P1), soit sur leurs faces (pores pariétaux ou P2), (LPB 12427, Fig. 4). Quelques coupes tangentielles à la muraille montrent la disposition des pores P2 en une ou deux files parallèles (LPB 12417 Fig. 6B, LPB 12420, LPB 12427). Des diaphragmes parfois épaissis peuvent obturer les pores (LPB 12417).

Planchers

L'un des éléments caractéristiques de l'espèce-type de *Crenulipora* réside dans la disposition et la nature de ses nombreux planchers à surface généralement irrégulière et souvent déformés au contact des épines (Figs 3-8). Ils sont: 1) complets, rarement plans, le plus souvent convexes, concaves ou les deux à la fois, souvent obliques (jusqu'à 65-70°) par rapport à l'axe du corallite;

Fig. 3: *Crenulipora difformis*, LPB 12418, lame mince B 42129. Coupe longitudinale montrant le grand développement des épines; forme robuste.



Fig. 4: *Crenulipora difformis*, LPB 12427, lame mince B 39605. Coupe transversale montrant principalement les différents types de pores muraux, P1 pore d'angle, P2 pore pariétal, pp diaphragme mural, double flèche pp/P1 pores d'angle apparemment triple (voir OEKENTORP & SCHOUPE, 1969, fig. 4) avec diaphragmes, Sp couple d'épines opposées, * axe de la colonie.

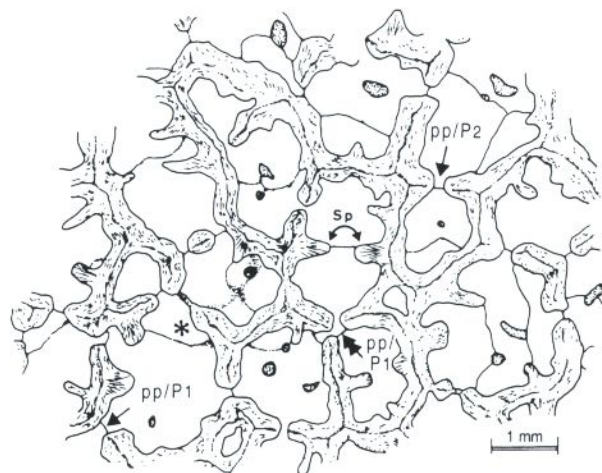


Fig. 5: *Crenulipora difformis*, structure du squelette.

A: GFCL 3 561, lame mince récente GFCL 3 561c, holotype. Coupe longitudinale, b (flèche noire) figure de bourgeonnement latéral, elle est située sur le dos du corallite parent et le pore basal est obturé par un diaphragme; forme robuste. B: même spécimen, lame mince GFCL 3 561a réalisée pour D. LE MAÎTRE. Coupe transversale, P1 & P2 respectivement pore d'angle et pore pariétal (avec diaphragme). C: GFCL 3 563, lame mince GFCL 3 563a figurée par D. LE MAÎTRE (1956, fig. 4). Coupe longitudinale, b (flèche noire) figure de bourgeonnement latéral, f (flèche blanche) figure de multiplication fissipare; forme robuste à forte densité de planchers. D: même spécimen, lame mince GFCL 3 563b figurée par D. LE MAÎTRE (1956, fig. 3). Coupe transversale, figuration partielle, voir coupe complète *in* FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.* (1999, fig. 2A).

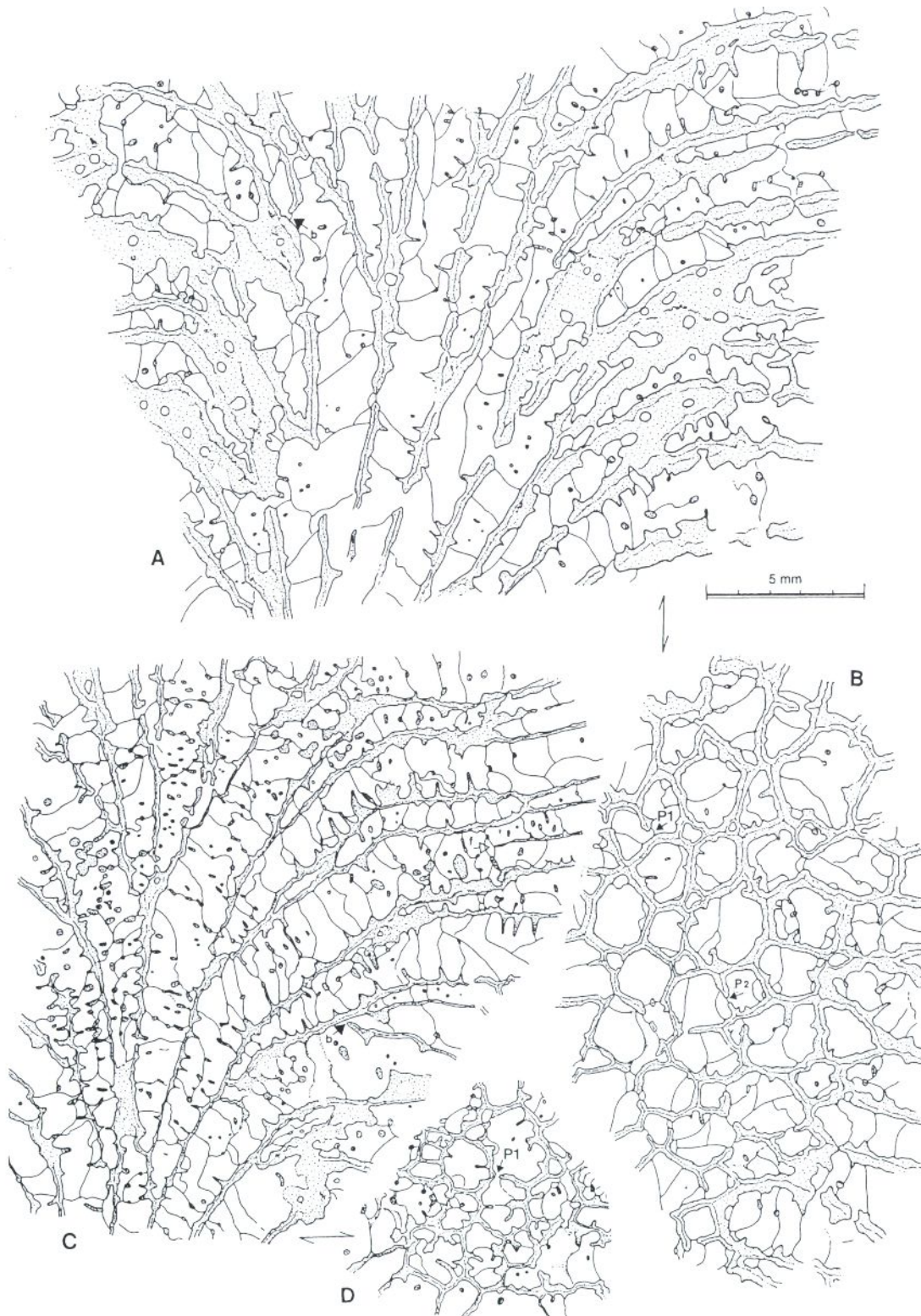


Fig. 6: *Crenulipora difformis*, structure du squelette.

A-B: LPB 12417, lame mince B 46804. A - coupe transversale, B - coupe longitudinale, Op (flèche noire) calice operculé; forme robuste. C-D: LPB 12416, empreintes à l'acétate. C - coupe transversale, D - coupe longitudinale. Spécimen à muraille anormalement épaisse, lame médiane non figurée (invisible sur les empreintes); forme gracile. E-F: LPB 12414, lame mince B 46847. E - coupe transversale, F - coupe longitudinale, remarquer un début de dichotomie du rameau.

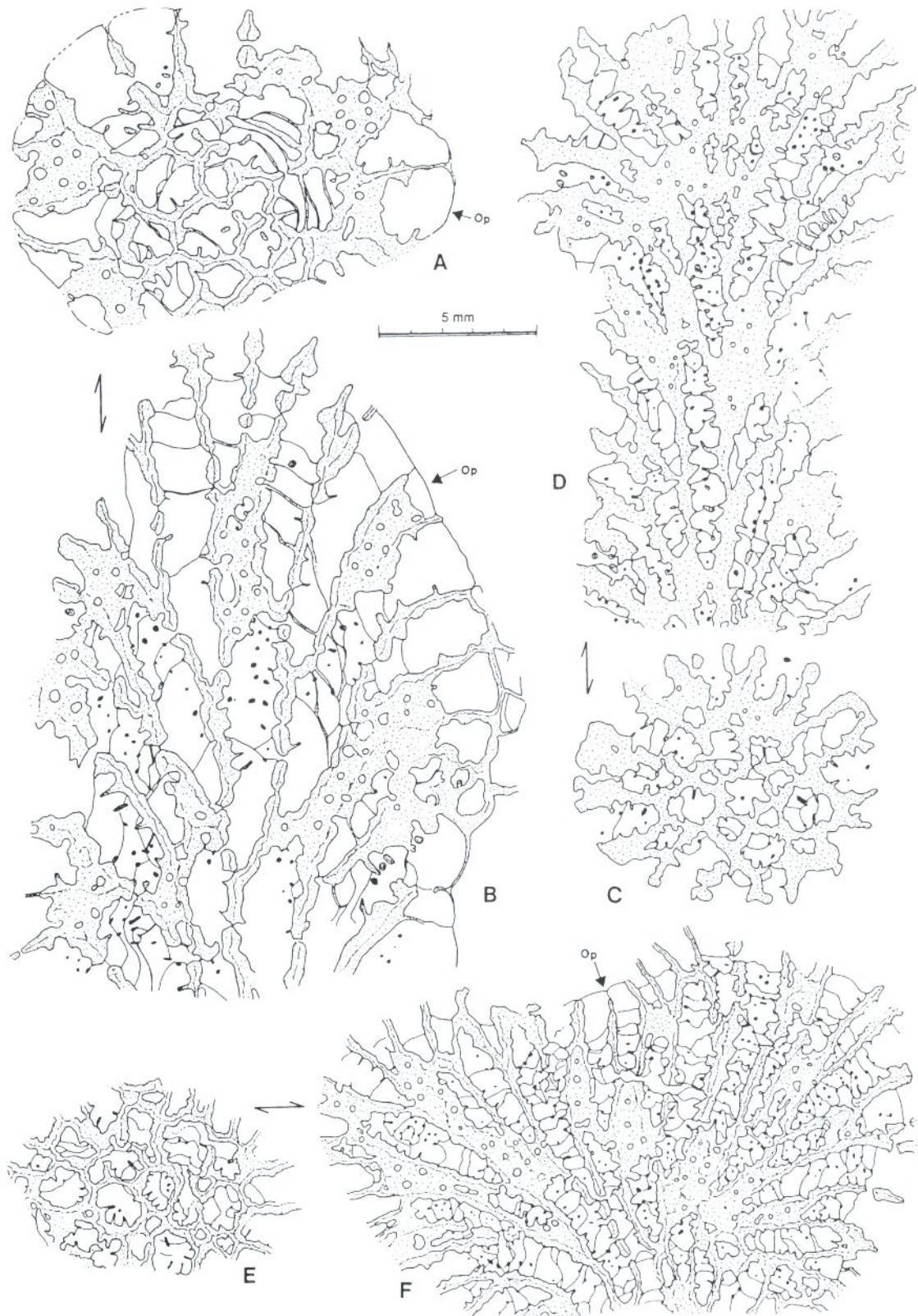
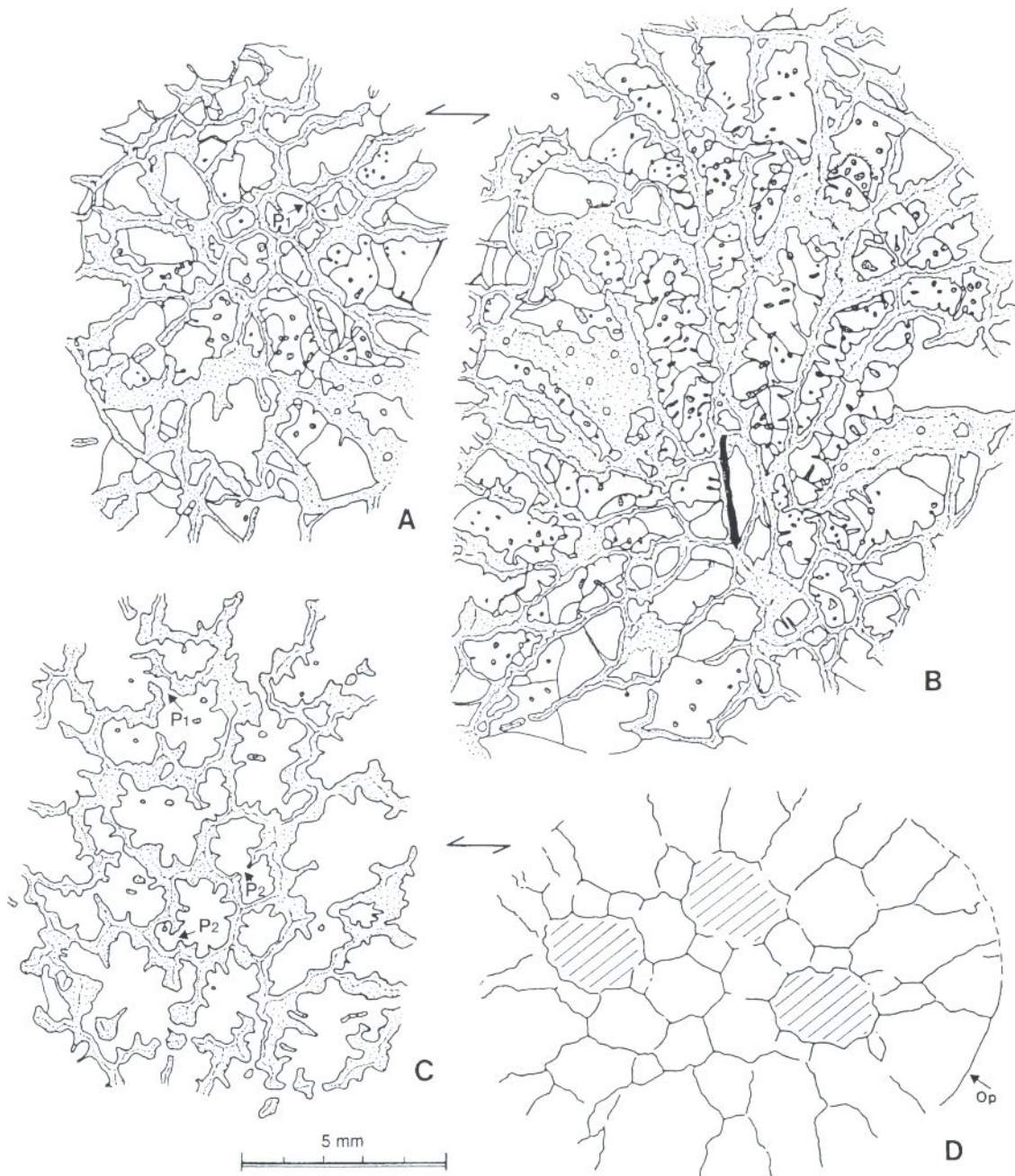


Fig. 7: *Crenulipora difformis*, structure du squelette.

A-B: LPB 12431, lame mince B 39601. A - coupe transversale, B - coupe longitudinale, remarquer au milieu de la coupe un fragment de test d'invertébré ayant pu servir de support à la colonie; forme gracile. C-D: LPB 12409, lame mince B 46846. C - coupe tangentielle, D - coupe transversale, seule la lame médiane est représentée pour bien montrer son caractère sinueux, remarquer un certain dimorphisme des corallites (hachures sur les corallites « polaires »); spécimen du groupe mixte.

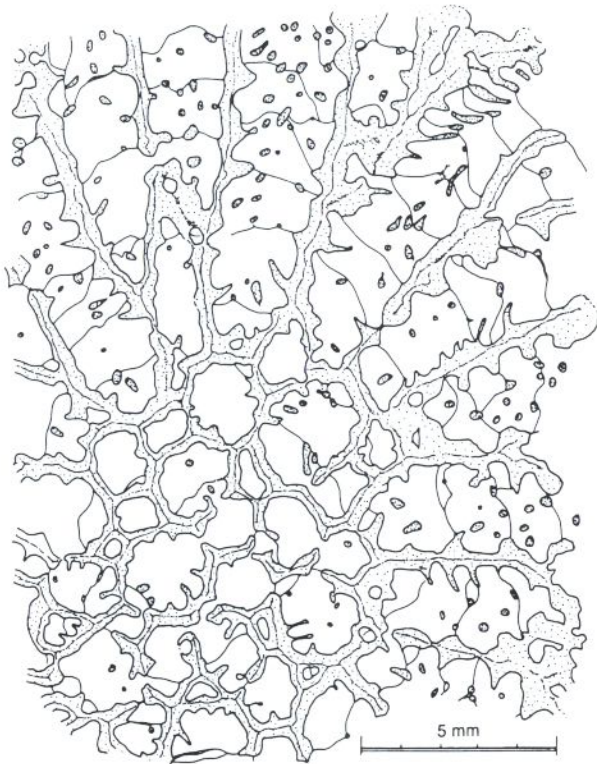


2) incomplets, majoritairement convexes à inclinaison généralement assez prononcée; 3) incomplets, subverticaux et verticaux, parfois sur une longueur importante, préférentiellement localisés en périphérie de rameau; 4) incomplets, prenant appui en deux points d'une même muraille; 5) minces dans l'ensemble de la colonie, très rarement légèrement épaissis en périphérie

des branches (LPB 12417 Fig. 6B, LPB 12419, LPB 12420).

Le couple plancher complet-plancher incomplet, très fréquent, apparaît comme une structure « bifurquée » pour reprendre le terme utilisé par D. LE MAÎTRE dans la description originale. La coexistence de planchers verticaux et « bifurqués » confère à l'espèce-type l'une

Fig. 8: *Crenulipora difformis*, LPB 12420, lame mince B 42130. Structure du squelette; coupe transversale (dessin partiel de la section) dans une colonie à croissance périphérique prolongée; forme robuste.



de ses caractéristiques. La colonie GFCL 3563 figurée par D. LE MAITRE (1956, fig. 4), puis par FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.* (1999, fig. 2B) et dans le présent travail (Fig. 5C) donne une excellente image de la disposition des planchers chez *C. difformis* et peut être prise comme référence.

Des variations se développent autour de ce modèle. La plus intéressante concerne la densité des planchers (plus facile à estimer que leur espacement compte tenu de la présence d'éléments verticaux ou «tordus»). Elle est extrêmement variable et les plus fortes densités de planchers se rencontrent chez certaines petites colonies à calices de petit diamètre (formes gracieuses «extrêmes») tandis que les grosses colonies à calices de fort diamètre ont généralement des planchers espacés (formes robustes). Un bon exemple de ce dernier cas est fourni par l'holotype (Fig. 5A). Toutefois, ceci ne saurait être généralisé et l'on peut trouver des petites colonies à grands calices où les planchers sont, soit relativement denses, soit très peu nombreux. On rencontre également de petites colonies à calices de petit diamètre et à planchers espacés, par exemple chez LPB 12480, où de plus les planchers sont presque tous complets.

On considère généralement que la densité des planchers est liée à la vitesse de croissance du squelette: forte

densité = croissance lente, faible densité = croissance rapide.

Figures de bourgeonnement

Il n'a pas été procédé à la fabrication d'empreintes à l'acétate sériées pour étudier le mode d'apparition des nouveaux corallites, mais la présence de figures caractéristiques, tant en coupes transversales que longitudinales, indique un bourgeonnement de type latéral (= intracalicular-visceral budding de NOWINSKI, 1976).

Les «cellae» (PLUSQUELLEC, 1976), observables sur les seules coupes transversales, sont curieusement rares (LPB 12432), par contre plusieurs coupes longitudinales axiales montrent le pore basal obturé ou non par un diaphragme (holotype GFCL 3561 Fig. 5A, LPB 12420, LPB 12429).

Exceptionnellement apparaissent en périphérie des rameaux des figures de type fissipare (GFCL 3563 Fig. 5C). Cette «anomalie» est fréquente chez les tabulés à bourgeonnement latéral comme les *Parastriatopora* (PLUSQUELLEC, 1976, fig. 38; TOURNEUR *et al.*, 2000, fig. 15).

3. 2. Microstructure

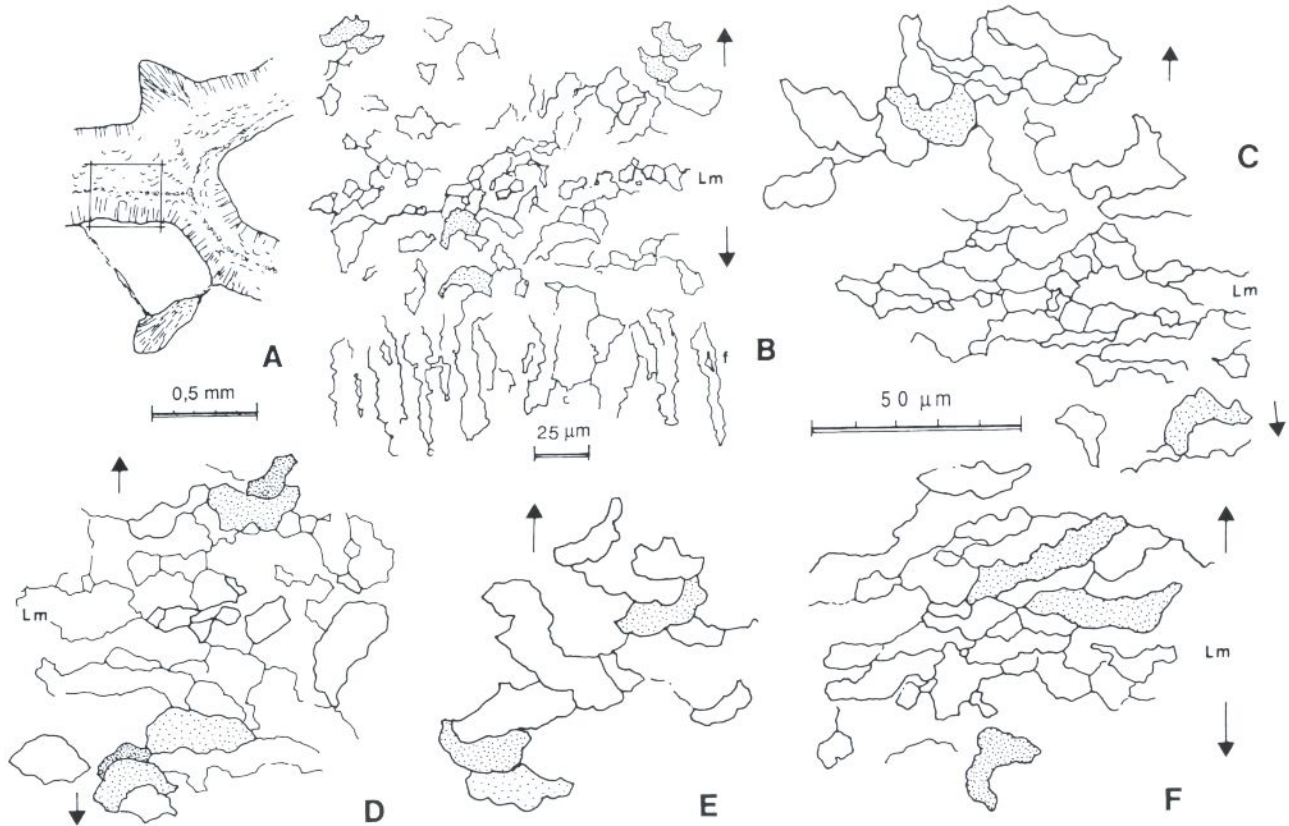
Les données concernant la microstructure sont principalement fournies par l'étude des lames ultra-minces à faces polies, dites «LFP» (quelques microns d'épaisseur), complétée par l'observation des lames d'épaisseur pétrographique (30 μm) et celle des empreintes à l'acétate (Fig. 9).

Les lames pétrographiques montrent une muraille constituée de deux éléments: une lame médiane sombre, continue et typiquement sinueuse, flanquée d'un stéréoplasme clair, finement feuilleté. Les épines sont légèrement plus pigmentées et dépourvues de structure axiale. En lame «LFP», réalisées dans la partie axiale des rameaux, la lame médiane apparaît formée d'une étroite ligne de granules polygonaux plus ou moins réguliers, de diamètre variant de 5 à 10 μm . Le stéréoplasme est fondamentalement constitué de microlamelles disposées parallèlement, ou à l'oblique (mais sans orientation privilégiée), par rapport à la lame médiane (Fig. 9B). Ces microlamelles sont épaisses, arquées, nettement cupulées et la convexité de leur face proximale plus marquée que la concavité distale. Cette dernière tournée vers le lumen du corallite indique le sens d'accrétion du squelette (Fig. 9C-D).

La longueur ou diamètre des microlamelles se situe entre 14 et 34 μm , et pour 60% d'entre elles entre 20 et 24 μm (moyenne 22,4 μm); la hauteur est généralement comprise entre 10 et 14 μm (moyenne 11,6 μm) et leur épaisseur maximum entre 7 et 12 μm (moyenne 9 μm). Par comparaison avec les microlamelles standards de *Parastriatopora rhizoides* dont le diamètre maximum est

Fig. 9: *Crenulipora difformis*, microstructure de la muraille, lames ultra minces à faces polies dites «LFP».

A-B, E: GFCL 3 561, «LFP» GFCL 3 561d, holotype. A - coupe transversale de la muraille montrant la localisation de B, noter en dehors de ce secteur, deux épines fibreuses, B - à moyen grossissement, la lame médiane granulaire (Lm), les microlamelles et le sens d'accrétion du squelette (flèches opposées) et une couche de fibroïdes, E - morphologie des microlamelles. C: LPB 12431, «LFP» B 40821. Coupe transversale, même légende que B. D, F: GFCL 3 563, lame «LFP» GFCL 3 563d, coupe transversale, même légende que B-E.



d'environ 15-20 μm , les microlamelles de *C. difformis* tendent vers les «grandes» microlamelles (PLUSQUELLEC & TOURNEUR, 1998).

Dans certaines zones de la muraille, ces microlamelles coexistent avec des éléments atypiques (Fig. 9F) qui peuvent être décrits comme des lamelles courtes (dimensions longueur/hauteur/épaisseur de type 42/10/9 μm).

L'holotype montre localement, en périphérie de la muraille, une couche de fibroïdes pouvant atteindre 60 μm d'épaisseur (Fig. 9B).

Les épines implantées dans la muraille sont constituées par un bouquet de fibres divergentes; elles sont de type à bosselures, leur diamètre est de quelques microns.

La microstructure des opercules est très difficile à observer, d'une part pour une raison technique (la structure se trouvant en périphérie du squelette) et d'autre part à cause d'une conservation partielle due à l'usure éolienne. On peut néanmoins observer sur certains rameaux (LPB 12483) une continuité entre la muraille et l'opercule, ainsi qu'un raccord souple entre

les deux éléments. Ce raccord est comparable à celui que l'on observe entre la muraille et la face **supérieure** d'un plancher épaissi. De plus une empreinte à l'acétate, prélevée sur une coupe transversale du spécimen LPB 12423, permet d'observer quelques microlamelles dont la face concave est tournée vers l'axe du rameau. Ceci conforte – sinon démontre – l'hypothèse d'une sécrétion centripète évoquée lors de l'étude morphologique.

4. MENSURATIONS ET ANALYSE BIOMÉTRIQUE

Afin de déterminer la variabilité des caractéristiques biométriques de *C. difformis*, une étude détaillée prenant en compte les données suivantes a été entreprise: diamètre maximum (D_{max}) et diamètre minimum correspondant (D_{min}) des rameaux; diamètre moyen des «calices» (ce n'est pas le diamètre des calices proprement dit qui a été mesuré mais celui des corallites en surface des branches, c'est-à-dire calice + muraille)

à divers stades de croissance, c'est-à-dire des calices à 6 (Dcal6), 7 (Dcal7), 8 et plus de 8 (Dcal8) pans de muraille; nombre moyen de planchers sur 10 mm (Epl); diamètre des pores muraux et épaisseur de la muraille. L'amplitude de variation des deux derniers caractères est très restreinte tandis que pour les six premiers elle est importante et sera exprimée dans ce travail à l'aide d'histogrammes. De plus les valeurs moyennes de chaque caractère, pour les 99 spécimens analysés, seront données dans un tableau placé en annexe.

Par ailleurs, la grande quantité de données disponibles a permis la réalisation de quelques analyses statistiques utilisées pour tester les relations entre les différents caractères et tenter de reconnaître et de définir des variétés (génétiques, écologiques) au sein de *C. difformis*. Toutes les analyses biométriques ont été faites avec le programme statistique SPSS.

4. 1. Description quantitative des variables

- **Taille des colonies (longueur et diamètre).** La longueur atteinte par les rameaux est globalement liée à leur diamètre mais difficile à quantifier de façon précise car de nombreux spécimens sont fragmentaires. A titre indicatif une forme gracile quasi complète (LPB 12485, Ø 9x7 mm) fait 24 mm de long tandis que la longueur de l'holotype (Ø 37x22) – une forme robuste de belle taille – est évaluée à 80-90 mm.

L'histogramme du diamètre maximum des rameaux (Fig. 10) montre un étalement très important des valeurs, diamètre maximum compris entre 7 et 37 mm; le record, détenu par l'holotype, souligne la tendance des anciens auteurs à choisir comme représentant d'une espèce un spécimen exceptionnel. L'analyse des données brutes montre que les deux diamètres les plus fréquents sont 11 et 15 mm, la moyenne (14,4 mm) est de ce fait peu significative. Le test de Kolmogorov-Smirnov (K-S) appliqué à ce cas de figure montre que la probabilité que la distribution observée soit normale est très faible ($0,052 > 0,05$), mais la probabilité d'un autre type de distribution étant nulle, nous retenons l'hypothèse d'une distribution normale.

Le diagramme montrant les relations entre le diamètre maximum et minimum des rameaux (Fig. 11) indique qu'ils sont presque tous aplatis; 75% d'entre eux ont un indice d'aplatissement ($\text{Ø max}/\text{Ø min}$) compris entre 1 et 1,4; environ 25% entre 1,4 et 1,83 (dont le type); un seul spécimen (LPB 12439) se situe au-delà de ce chiffre avec un indice de 2,43. La valeur de l'indice d'aplatissement n'est pas liée au diamètre de la branche. Un aplatissement important affecte aussi bien les petites colonies que les grandes.

- **Diamètre des «calices».** Ces données concernant les «calices» à 6, 7, 8 et plus de 8 pans de muraille sont synthétisées dans les histogrammes de la Figure 12.

Le diamètre moyen des «calices» à 6 pans de muraille, mesuré sur 60 colonies, varie entre 1,38 et 2,98 mm. La

Fig. 10: *Crenulipora difformis*. Histogramme du diamètre maximum des rameaux.

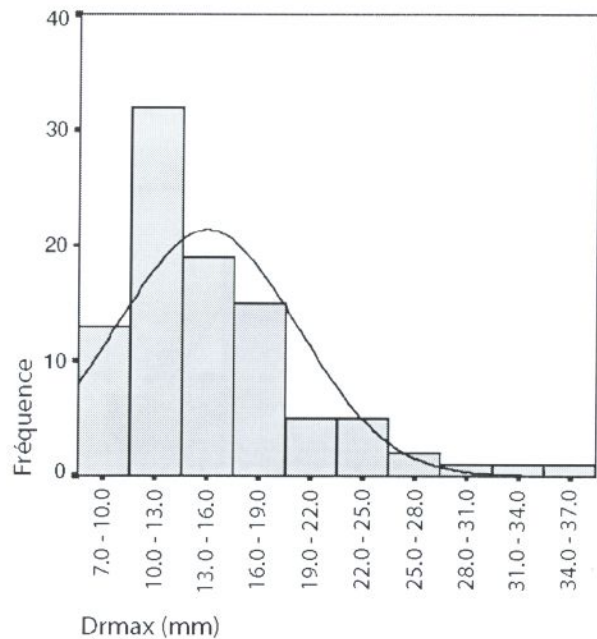
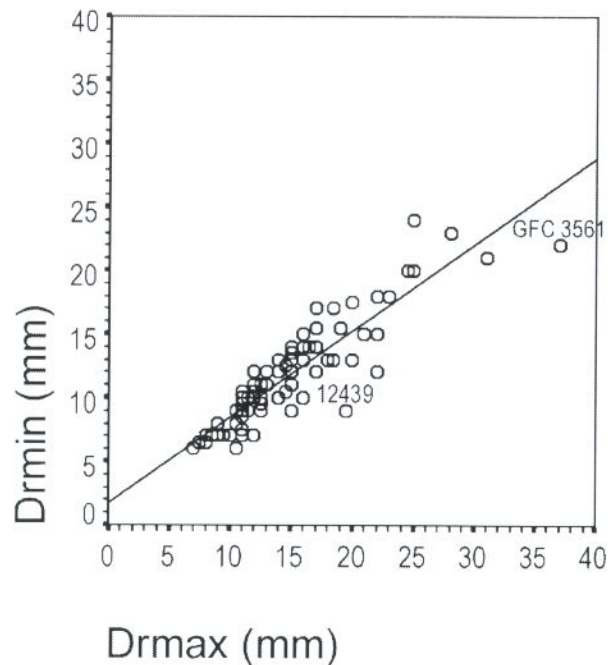


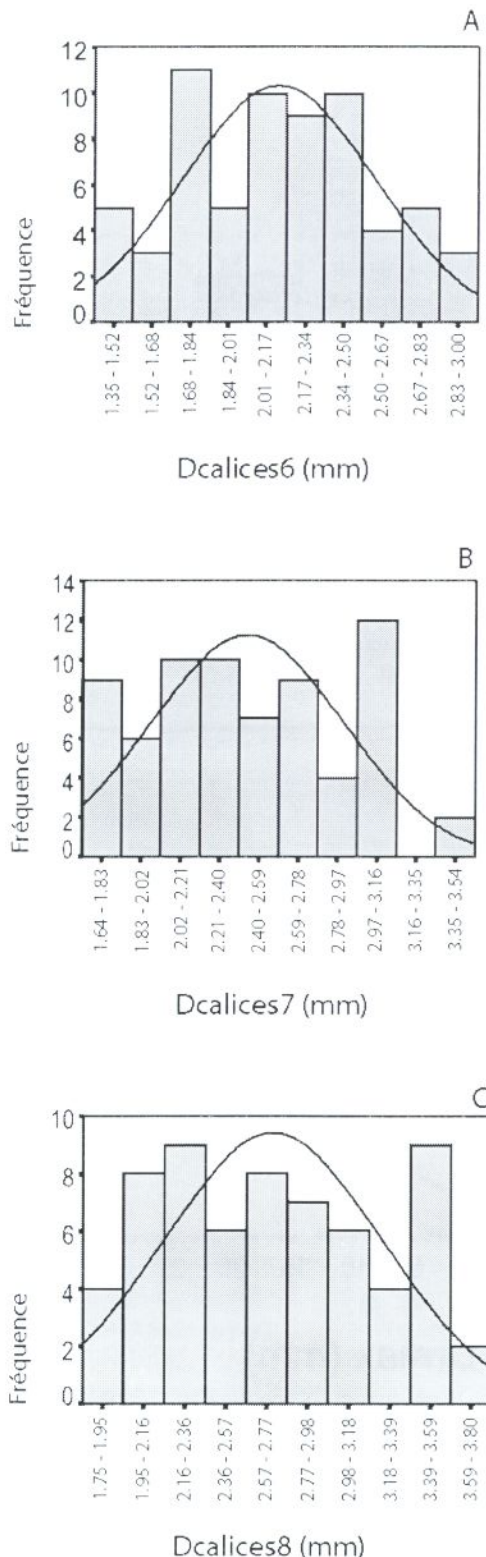
Fig. 11: *Crenulipora difformis*. Diagramme montrant le rapport entre les diamètres maximum et minimum des rameaux. GFC 3561 (= GFCL 3561): holotype. $R^2=0.8110$.



valeur moyenne est de 2,15 mm, tandis que l'écart-type est de 0,42.

Le diamètre moyen des «calices» à 7 pans de muraille, mesuré sur 64 colonies, varie entre 1,67 et 3,48 mm. La valeur moyenne est de 2,43 mm, tandis que l'écart-type est de 0,46.

Fig. 12: *Crenulipora difformis*. Distribution des fréquences des mesures des diamètres des «calices» à 6, à 7 et à 8 et plus de 8 pans de muraille. Histogramme Dealices6: nombre de mesures: 65; moyenne: 2,14; écart-type: 0,41. Dealices7: nombre de mesures: 69; moyenne: 2,44; écart-type: 0,46. Dealices8: nombre de mesures: 63; moyenne: 2,70; écart-type: 0,55.



Le diamètre moyen des «calices» à 8 et plus de 8 pans de muraille, mesuré sur 59 colonies, fluctue entre 1,77 et 3,77 mm. La valeur moyenne est de 2,7 mm, tandis que l'écart-type est de 0,54.

Le test de K-S appliqué à ces données a montré que la probabilité que ces variables possèdent une distribution normale est très forte: 0,888 pour les «calices» à 6 pans de muraille; 0,638 pour ceux à 7 pans de muraille et 0,409 pour les «calices» à 8 et plus de 8 pans de muraille.

Le diamètre des corallites, mesuré dans la partie axiale des coupes transversales pour les corallites à 6, 7, 8 et plus de 8 pans de muraille, fournit des résultats semblables à ceux apportés par l'étude des «calices». Ceci indique clairement que le diamètre des corallites est constant au cours de la croissance des rameaux.

- **Épaisseur de la (double) muraille.** Cette donnée montre une grande stabilité intra et intercoloniale. Sur 100 mesures prises au sein des colonies, l'épaisseur de la muraille entre deux corallites adjacents oscille entre 0,15 et 0,50 mm, et 75% des valeurs se situent entre 0,20 et 0,30 mm. L'épaisseur mesurée au niveau des calices est tout à fait semblable, mais ici le nombre de mesures dépassant 0,4 mm est plus grand.

- **Diamètre des pores muraux.** Il a été mesuré sur les coupes tangentielles de la muraille (sections longitudinales où apparaissent principalement les pores P2) mais aussi sur quelques coupes transversales. Le nombre total de mesures est de 100. Le diamètre varie de 0,15 à 0,35 mm, et 75% des mesures se place entre 0,2 et 0,3 mm.

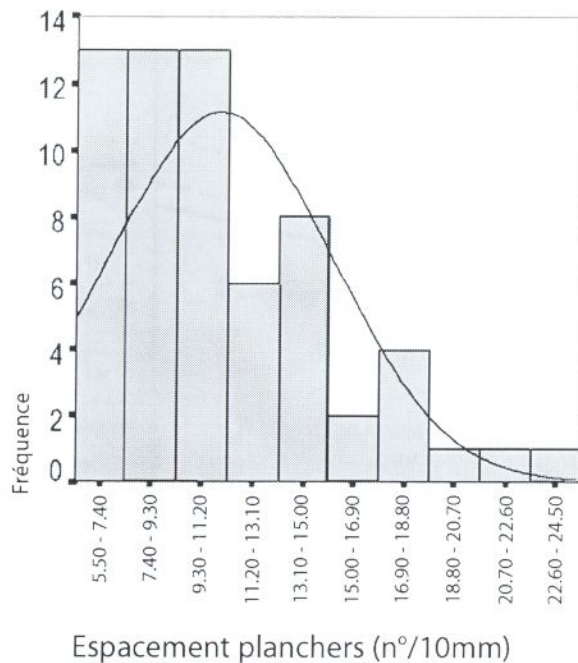
- **Densité des planchers.** Dans chaque colonie, le nombre moyen de planchers rencontré sur 10 mm, dans les sections axiales des corallites et suivant une ligne passant par l'axe de ceux-ci, est extrêmement variable et compris entre 7 et 24. Les rameaux ne présentant pas de différenciation particulière entre la région axiale et la région périphérique, qu'il s'agisse de l'épaisseur de la muraille ou de l'espacement des planchers, la densité de ceux-ci est établie toutes zones confondues. Cette densité est représentée sur un histogramme (Fig. 13). Le test de K-S indique que la probabilité pour que cette variable présente une distribution normale n'est pas très forte ($0,201 > 0,05$). La valeur moyenne de la densité des planchers est de 10,9 et l'écart-type de 4,21.

4. 2. Relations entre les variables

Le grand nombre de mesures a permis de réaliser quelques analyses qui montrent les relations entre trois caractères variables et importants de *C. difformis*: le diamètre des colonies, le diamètre des «calices» et l'espacement des planchers. Les relations entre ces variables ont été analysées à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson et elles apparaissent sur les diagrammes des Figures 11, 14, 15 et 17.

Le diagramme de la Figure 11 montre une très forte

Fig. 13: *Crenulipora difformis*. Distribution des fréquences de l'espace des planchers, représenté par le nombre de planchers sur 10 mm mesuré dans l'axe des corallites. N: 62; moyenne: 10,9; écart-type: 4,21.



corrélation entre le Drmax et le Drmin, celle-ci est confirmée par la valeur du coefficient de Pearson (0,901).

Le diagramme de la Figure 14 montre la présence d'une corrélation positive significative entre le diamètre maximum des branches et le diamètre moyen des «calices» (à 6, 7, 8 et plus de 8 pans de muraille). Le coefficient de Pearson se situe autour de 0,5 (0,521 pour les «calices» à 6 pans, 0,540 pour les «calices» à 7 pans et 0,543 pour ceux à 8 et plus de 8 pans), indiquant ainsi que la relation entre la taille des colonies et celle des calices n'est pas très importante. La corrélation entre les trois mesures des «calices» montre toujours un coefficient supérieur à 0,9.

Le diagramme «diamètre maximum des branches-densité des planchers» (Fig. 15) montre une corrélation non significative au seuil de 95% (coefficient de Pearson -0,235), elle est de plus négative. Une corrélation également négative, mais plus nette (corrélation de Pearson -0,474), s'observe entre le diamètre des «calices» à 8 et plus de 8 pans de muraille et la densité des planchers (Fig. 16). Ceci peut être lié au fait que le diamètre des corallites reste constant au cours de la croissance du rameau.

4. 3. Le choix des variables

Parmi les six variables étudiées, trois d'entre elles ont

été sélectionnées pour tenter une «classification» des spécimens: le Drmax (bien corrélé avec le Drmin), le Dcal 8 (corrélé avec le Dcal 6 et 7) et le Epl. A noter qu'une corrélation existe entre les deux premières variables, c'est-à-dire qu'elles nous donnent à peu près la même information.

4. 4. Classification des spécimens

Sur le diagramme de la Figure 15 qui montre les relations entre Drmax et Epl, on a matérialisé par un artifice graphique la variable «diamètre des calices» en distinguant les spécimens à «calices» de diamètre supérieur ou égal à 2,5 mm et ceux de diamètre inférieur à 2,5 mm. De même, sur le diagramme de la Figure 16 qui montre les relations entre Dcal 8 et Epl, on a identifié les spécimens à rameau de diamètre supérieur ou égal à 15 mm et ceux de diamètre inférieur à 15 mm. Ceci permet les constatations suivantes:

- les colonies de diamètre inférieur à 15 mm correspondent principalement à des formes à «calices» de diamètre inférieur à 2,5 mm; celles de diamètre compris entre 15 et 20 mm sont principalement des formes à grands «calices» et au-delà tous les spécimens ont des calices supérieurs ou égal à 2,5 mm (Fig. 15);
- au sein des colonies à densité de planchers inférieur à 14/cm, une très forte majorité de colonies à calices de diamètre supérieur ou égal à 3 mm ont des branches de diamètre supérieur à 15 mm (Fig. 16);
- le nombre de planchers/cm montre une grande amplitude de variations pour les formes à petits calices, celle-ci se réduit nettement chez les formes à grands calices. Pour les formes à calices de diamètre inférieur à 2,5 mm, le nombre de planchers/cm est compris entre 5-6 et 24, pour celles à calices de diamètre compris entre 2,5 et 3,0 mm il varie entre 7 et 13, au-delà il ne dépasse généralement pas 11 (Fig. 16).

4. 5. Interprétation de l'étude descriptive qualitative et quantitative

L'étude d'une population de plus de 100 colonies appartenant à *Crenulipora difformis* a permis de constater l'existence d'une grande variabilité, inhabituelle chez les Tabulés avec une telle ampleur. Cette variabilité se situe entre deux pôles morphologiques: à une extrémité des formes «graciles» de petite taille, à petits calices et avec une densité des planchers très variable, de l'autre des formes «robustes» à grands rameaux, grands calices, et avec une densité de planchers dont la variabilité se situe dans une fourchette beaucoup plus réduite.

Ce modèle de variabilité est confortée par:

- 1) La relation positive entre le diamètre des colonies et celui des calices (Fig. 14). A noter que, contrairement au type de distribution du diamètre des rameaux, celle

Fig. 14: *Crenulipora difformis*. Rapports entre le diamètre maximum des rameaux et le diamètre des « calices » à 6 (croix), à 7 (carré) et à 8 et plus de 8 pans de muraille (losange).

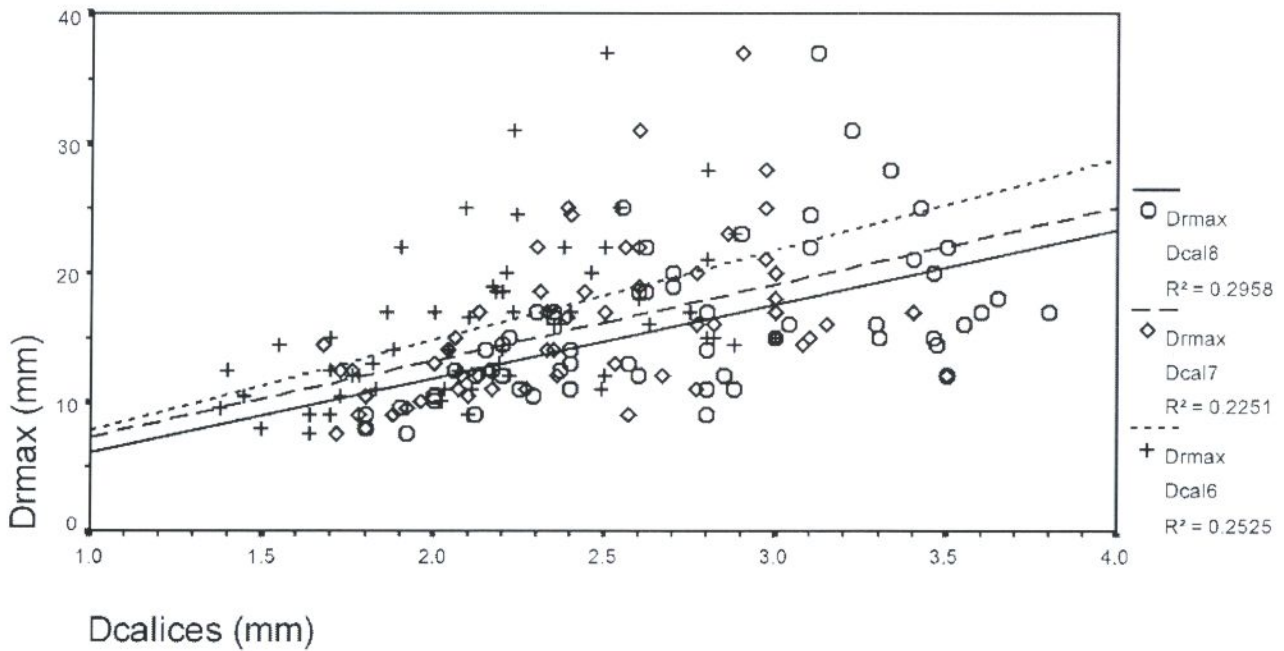


Fig. 15: *Crenulipora difformis*. Relation entre le diamètre maximum des rameaux et l'espacement des planchers (représenté par le nombre de planchers sur 10 mm). On a identifié par un figuré les spécimens dont le diamètre des « calices » à 8 et plus de 8 pans de muraille est inférieur à 2,5 mm (cercle vide) ou égal et supérieur à 2,5 mm (cercle plein) ; pas de données (losange).

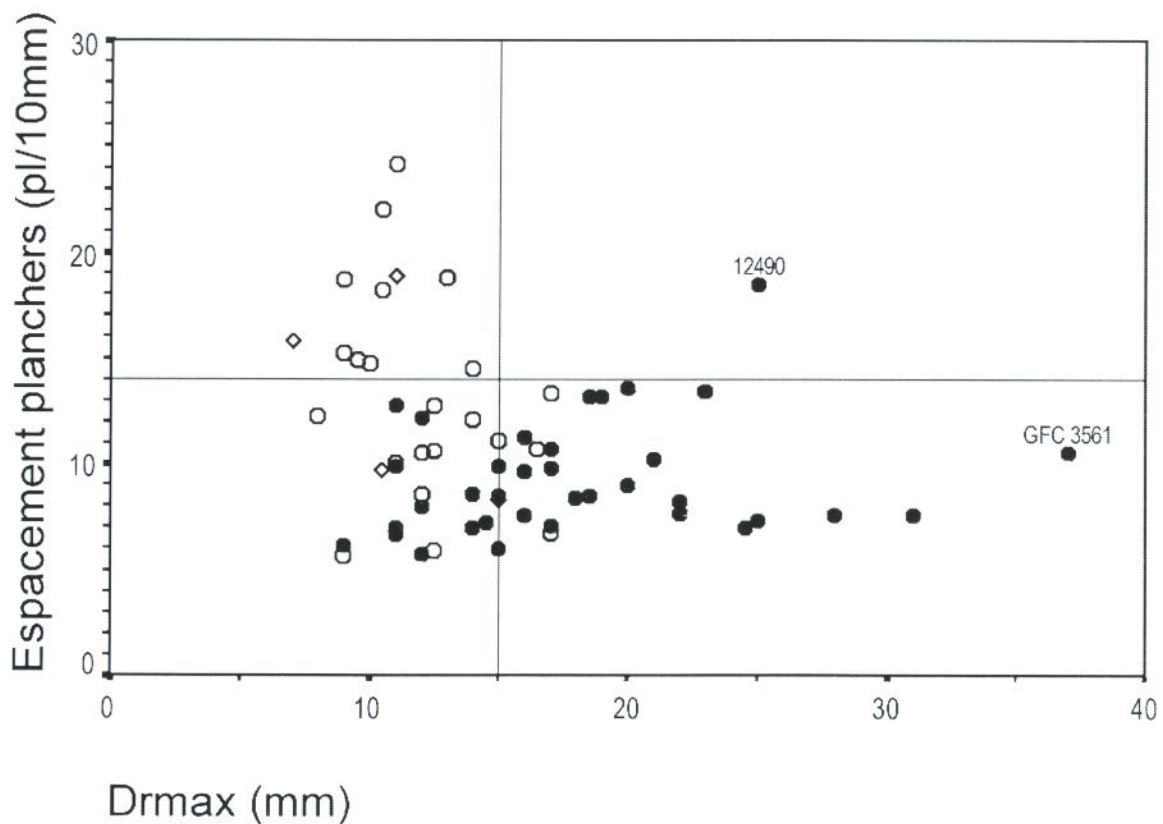
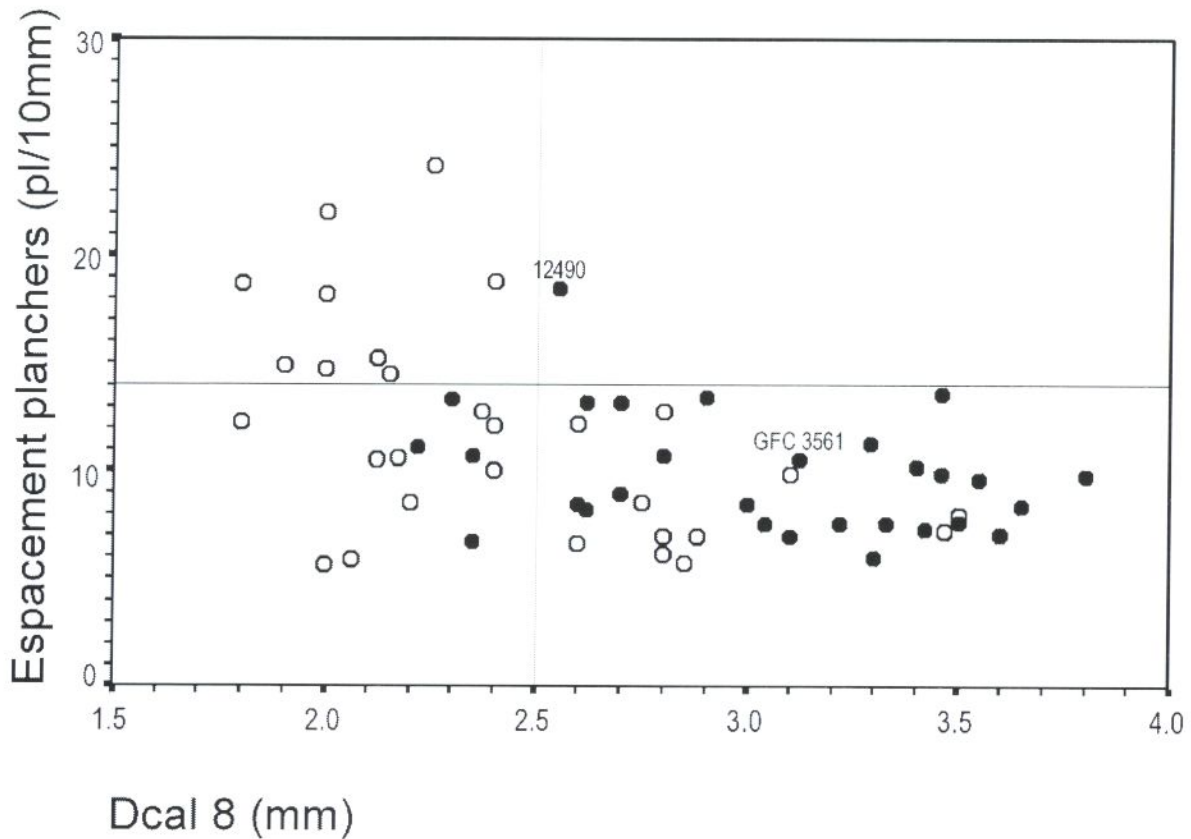


Fig. 16: *Crenulipora difformis*. Relation entre le diamètre des «calices» à 8 et plus de 8 pans de muraille et l'espacement des planchers (représenté par le nombre de planchers sur 10 mm). On a identifié par un figuré les spécimens dont le diamètre des rameaux est inférieur à 15 mm (cercle vide) ou égal et supérieur à 15 mm (cercle plein). GFC 3561 (= GFCL 3561): holotype.



du diamètre des «calices» (6, 7 ou 8 et plus de 8 pans de muraille) peut être considérée comme normale (voir début chapitre analyse biométrique et Figure 12) et aucune répartition bimodale ou coupure n'indique l'existence de deux ou trois sous-groupes. Le seul trait remarquable de ces diagrammes est la corrélation positive entre le diamètre des colonies et la taille des calices de tous âges.

2) Les changements dans l'amplitude de variabilité de la densité des planchers. En effet, la distribution des planchers est caractérisée par une variabilité extrême et une répartition normale mais très asymétrique des valeurs (Fig. 13). De plus, le diagramme de corrélation entre la taille des colonies et la densité des planchers (Fig. 15) montre que les densités supérieures à 14 planchers/cm se rencontrent surtout – voire exclusivement – chez les petites formes, tandis que les faibles densités se trouvent à la fois chez les petites et chez les plus grandes colonies (une exception LPB 12490, avec Ø rameau 25x20, Epl 18,44). Chez les petites formes de surcroît, par exemple celles de diamètre 11 mm, l'amplitude des variations du nombre moyen de planchers/cm est considérable: 6,5-24!

On peut se demander maintenant si, avec les données

dont on dispose, il est possible de définir des groupes dans la population de *Crenulipora difformis*, ou bien s'il s'agit d'une variabilité continue et sans coupures entre deux pôles opposés. L'étude des diagrammes précédents permet une première approche et une définition chiffrée mais quelque peu arbitraire de trois groupes ou formes, ainsi:

- * les **formes graciles** (g) seront caractérisées par des rameaux de diamètre inférieur à 15 mm, des calices adultes de diamètre inférieur à 2,5 mm et une densité de planchers hautement variable et avec fréquence parfois supérieure à 14 planchers/10 mm;
- * les **formes robustes** (r) seront caractérisées par des branches de grande taille, entre 15 et 37 mm, des calices adultes de diamètre supérieur ou égal à 2,5 mm et des planchers en nombre normalement inférieur à 14/10 mm;
- * entre les deux extrêmes, le **groupe mixte** (i) serait constitué par des formes atypiques (juvéniles des formes robustes), avec de petites branches (<15 mm) mais de grands calices (Ø supérieur ou égal à 2,5 mm), comme LPB 14435, LPB 14475 et LPB 14461, par des formes à croissance anormalement prolongée donc à branches de grand diamètre mais à calices de diamètre

à peine supérieur à 2,5 mm et présentant de plus une densité de planchers très élevée comme LPB 12490), ainsi que par de possibles formes intermédiaires au sens strict à grands rameaux (diamètre supérieur ou égal à 15 mm) mais à petits calices (<2,5 mm).

Enfin il y a quelques rameaux que l'absence de certaines mesures ne permet pas de positionner, ils sont nommés spécimens x.

Une question se pose également, y a-t-il une relation entre la variabilité de l'espèce et la position stratigraphique et géographique des gisements? Dans le cortex des monticules nous ne disposons que d'un seul spécimen non dégagé et mal localisé (BRACHERT *et al.*, 1992, fig. 22 I-J); il semble pouvoir être rapporté à la forme robuste. Cette forme est également présente dans plusieurs localités de la formation sus-jacente de Amerboh.

Pour bon nombre de spécimens des marnes de cette formation, la localisation par rapport aux monticules (nomenclature BRACHERT *et al.*, 1992) permet une approche de la répartition spatiale des différents morphotypes de *C. difformis*. Toutefois les données biométriques complètes ne sont pas disponibles pour l'ensemble des branches, certaines récoltes ne sont pas suffisamment précises et toutes les localités n'ont pas été échantillonnées avec la même « intensité ».

Dans le bloc occidental, d'ouest en est on note :

Monticule 27SW - gracieuse 50%, mixte 10%, robuste 40%; N = 9

Monticule 28 - 1 spécimen mixte

Monticule 24-25 - gracieuse 40%, mixte 60%; N = 5

Monticule 20SW - gracieuse 43%, mixte 57%; N = 7

Monticule 20NE - mixte 52%, robuste 48%; N = 21

Monticule 3 - 1 spécimen robuste.

Ces données quelque peu disparates quant au nombre de spécimens récoltés et/ou utilisables montre la coexistence des trois formes dans la localité 27 et l'impossibilité de mettre en évidence une relation claire entre les pourcentages des formes représentées et les gisements.

Par ailleurs si on prend en compte le seul diamètre des rameaux – ce qui permet l'utilisation d'un plus grand nombre de spécimens – on obtient pour les rameaux de diamètre inférieur à 15 mm et ceux de diamètre supérieur ou égal à 15 mm et dans cet ordre les résultats suivants :

Monticule 27SW - 50 et 50%; N = 12

Monticule 24-25 - 80 et 20%; N = 5

Monticule 20SW - 100% de petits diamètres; N = 10

Monticule 20NE - 19 et 51%; N = 30

Là encore aucune tendance particulière n'est évidente. L'abondance des formes de petit diamètre sur la face SW du Kess-Kess 20, c'est-à-dire côté flanc long, pourrait faire penser à une influence des conditions écologiques sur le développement des colonies, mais les récoltes sur le même flanc du monticule 27 où grandes et petites formes se répartissent à égalité ruine cette hypothèse. Toutefois, compte tenu des conditions géologiques locales, ce n'est que globalement que les rameaux récoltés en surface appartiennent au même gisement et des variations

mineures dans les apports de nutriment ou de lumière pourraient conduire à des morphotypes différents.

4.6. Caractérisation des groupes (boîtes à moustaches)

La caractérisation statistique des groupes apparaît sur les graphiques de type boîtes à moustaches, qui permettent d'évaluer en un coup d'œil les principaux paramètres statistiques (médiane, intervalle interquartile et valeurs extrêmes) de chaque groupe et de chaque variable utilisés.

A) Pour la variable « diamètre des colonies », les groupes gracieux et robustes sont bien différenciés mais des spécimens à caractères mixtes empêchent clairement d'en définir les limites (Fig. 17a).

B) L'analyse de la variable « diamètre des calices adultes » montre que la plupart des spécimens des formes gracieux et robustes sont bien caractérisés tandis que ceux du groupe i montrent des valeurs des diamètres de calices à 8 et plus de 8 pans de muraille qui pourraient correspondre aux groupes r ou g (Fig. 17b).

C) Pour la variable « densité des planchers », les formes gracieux montrent une très grande variation d'amplitude qui recouvre celle des groupes r et i (Fig. 17c).

4.7. Classification hiérarchique

Pour vérifier la validité de notre classification en gracieuse, robuste et mixte nous avons effectué une analyse discriminante et une classification hiérarchique. Les deux méthodes donnent des résultats semblables et, afin de ne pas répéter la même information, nos commentaires porteront uniquement sur le dendrogramme.

La classification hiérarchique a été réalisée par une analyse de type cluster, en utilisant la méthode de Ward, en mesurant le carré de la distance euclidienne et en standardisant les variables avant analyse. Pour cette analyse on a envisagé deux tests, avec deux et trois clusters et les résultats ont été réassignés à un cluster de type K-medias. Après cette réassignation un seul spécimen (LPB 12491) pour le cluster à deux groupes et trois spécimens (LPB 12492, 12427 et 12407) pour le cluster à trois groupes ont changé de destination.

Le dendrogramme de la Figure 18 illustre les résultats obtenus avec trois clusters. Tous les spécimens de type gracieux sont classés dans le même groupe, avec 1 spécimen de type « x » et 5 de type mixtes. Un peu plus de 50% des spécimens de type « robuste » sont regroupés dans le cluster « inférieur »; ils constituent un groupe homogène. Le cluster le plus important (cluster « central ») est constitué par l'autre moitié des spécimens robustes, accompagnés du reste des mixtes.

En conclusion, les groupes extrêmes gracieux et robustes sont reconnus par cette méthode de classification, tandis

Fig. 17: *Crenulipora difformis*. Diagramme de type boîte à moustaches représentant le diamètre des branches (en haut), le diamètre des «calices» à 8 et plus de 8 pans de muraille (milieu) et l'espacement des planchers (en bas) pour chacun des groupes définis dans ce travail. Boîte: intervalle interquartile ou IQR. Ligne dans la boîte: médiane. Lignes hors de la boîte (moustaches): 1,5 x IQR. O (outliers): valeurs extrêmes. GFC 3561 (= GFCL 3561): type.

que les spécimens mixtes s'associent principalement avec ceux du groupe robuste. Par ailleurs, dans l'analyse discriminante les coefficients standardisés des fonctions discriminantes canoniques indiquent, avec un seuil de 99% de confiance, que les trois groupes que nous avons distingués sont différents. De plus, sept spécimens seulement ont changé de groupe et, dans tous les cas, il s'agit de changements gracile-mixte ou robuste-mixte mais jamais de robuste à gracile.

5. CONCLUSIONS

L'ensemble des données morphologiques et structurales ainsi que celles relatives à la dimension des rameaux et au diamètre des «calices» sont en faveur de l'existence de deux morphotypes extrêmes et ces formes sont de plus partiellement caractérisées par une différence de vitesse dans le développement des planchers.

Néanmoins, les analyses biométriques réalisées n'ont pas permis de déterminer des limites chiffrées précises entre ces deux groupes, indiquant ainsi l'existence d'un nombre non négligeable de spécimens qui montrent des caractères mixtes. Deux interprétations sont alors possibles:

- les formes graciles et robustes représentent les extrêmes d'une variabilité continue et très grande.
- les groupes extrêmes existent comme des classes discrètes mais la présence de nombreux spécimens à caractères atypiques (croissance prolongée, morphologies juvéniles, pathologies...) empêchent d'en préciser les limites.

Il nous a donc paru préférable de ne pas définir d'unités taxonomiques nouvelles infra-spécifique et d'utiliser pour *Crenulipora difformis*, en plus de la nomenclature binominale, des appellations informelles telles que forme robuste, forme gracile ou groupe mixte.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier le Dr. Pablo A. MUÑOZ GALLEGU, Universidad de Salamanca, pour la révision de la partie statistique du texte, et Remi GOURVENNEC de l'Université de Bretagne occidentale pour la traduction de cette partie et Bernard LATHUILIERE de l'Université

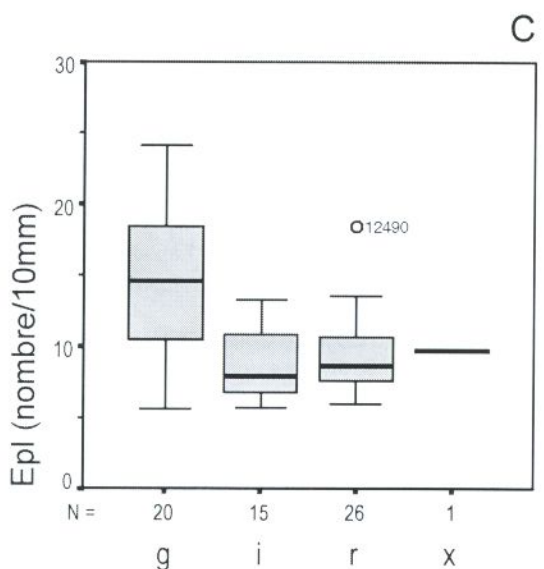
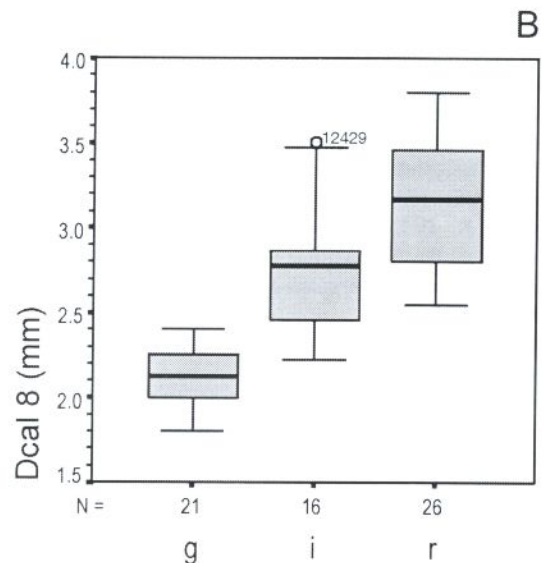
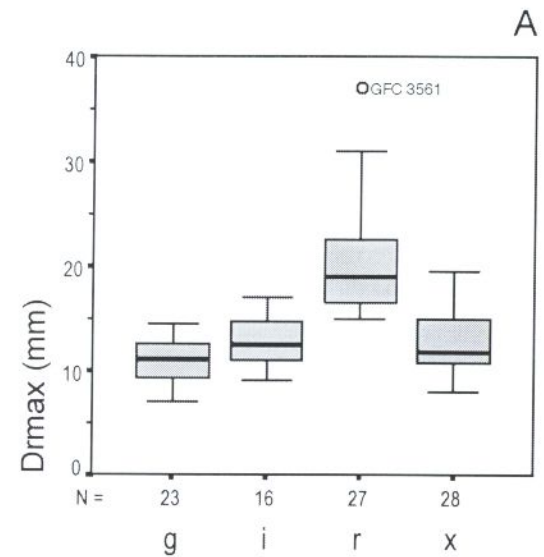
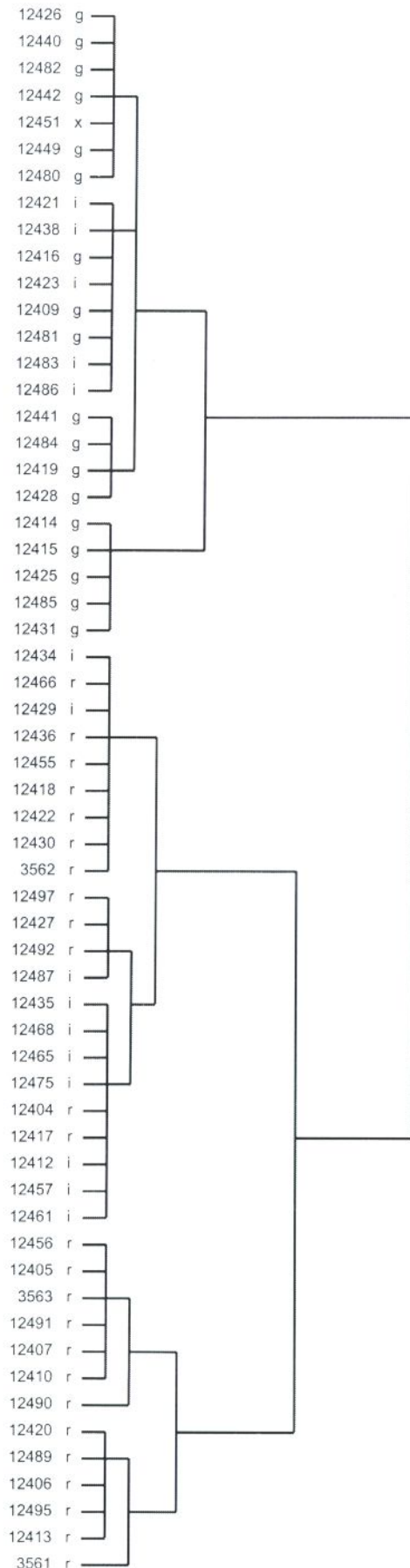


Fig. 18: *Crenulipora difformis*. Classification hiérarchique (méthode Ward), dendrogramme. Chaque spécimen est identifié par son numéro d'inventaire (LPB 12... et GFCL 35...). Le groupe auquel il est attribué est également indiqué. On trouvera dans l'annexe les données biométriques de chaque spécimen.

Henri Poincaré de Nancy pour l'examen du manuscrit. Ce travail a été effectué dans le cadre du Projet de recherche PB98-1563 du Gouvernement espagnol.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTI, G. K. B. (1969) - Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mitteldevons. I. Mit Beiträgen zur Silur-Devon-Stratigraphie einiger Gebiete Marokkos und Oberfrankens. *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, Frankfurt a. M., 520: 692 p., 55 fig., 52 pl.
- ALBERTI, G. K. B. (1981a) - Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mittel-Devons. III. *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt a. M., 62 (1): 1-75, 10 fig. 8 pl.
- ALBERTI, G. K. B. (1981b) - Scutellidae (Trilobita) aus dem Unter-Devon des Hamar Laghdad (Tafilalt, SE-Marokko) und das Alter der «mud-mounds» (Ober-Zlichovium bis tiefstes Dalejum). *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt a. M., 62 (2/6): 193-204, 9 fig.
- ALBERTI, G. K. B. (1981c) - Daten zur stratigraphischen Verbreitung der Nowakiidae (Dacryoconarida) im Devon NW-Afrika. *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt a. M., 62 (2/6): 205-216, 3 fig.
- ALBERTI, G. K. B. (1983) - Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mittel-Devons. *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt a. M., 64 (1): 1-68, 10 fig. 9 pl.
- ALBERTI, G. K. B. (1985) - Zur Tentaculitenführung im Unter- und Mittel-Devon der Zentralen Karnischen Alpen (österreich). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., 75: 375-388, 3 fig., 1 tabl., 1 pl.
- BELKA, Z. (1998) - Early Devonian Kess-Kess carbonate mounds of the eastern Anti-Atlas (Morocco), and their relation to submarine hydrothermal venting. *Journal of Sedimentary Research, A: Sedimentary Petrology and Processes*, Tulsa, 68 (3): 368-377.
- BIRENHEIDE, R. (1985) - Chaetetida und tabulate Korallen des Devon. *Leitfossilien* 3, Berlin-Stuttgart: 158 p., 87 fig., 42 pl..
- BRACHERT, T. C., W. BUGGISCHE, E. FLÜGEL, H. M. HÜSSNER, M. M. JOACHIMSKI, F. TOURNEUR & O. H. WALLISER (1992) - Controls of mud mound formation: the Early Devonian Kess-Kess carbonates of the Hamar Laghdad, Antiatlas, Morocco. *Geologische Rundschau*, Stuttgart, 81 (1): 15-44, 25 fig.
- BRICE, D., P. CARLS, L. R. COCKS, P. COPPER, R. GARCIA-ALCALDE, J. GODEFROID & P. R. RACHEBOEUF (2000) - Brachiopoda. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., 220: 65-86, 7 fig.
- BULTYNCK, P. (1985) - Lower Devonian (Emsian) - Middle Devonian (Eifelian and lowermost Givetian) conodont successions from the Ma'der and Tafilalt, southern Morocco. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., 75: 261-286, 8 fig. 8 pl.



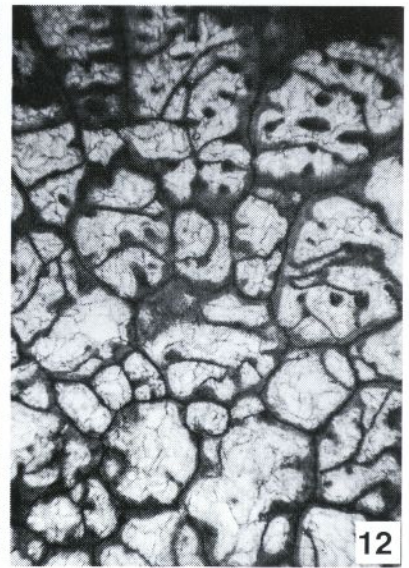
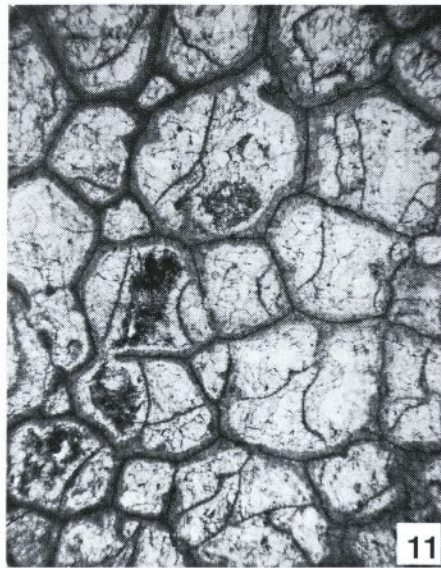
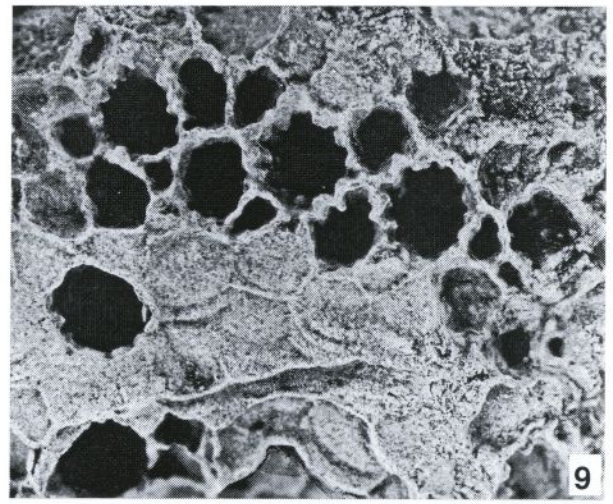
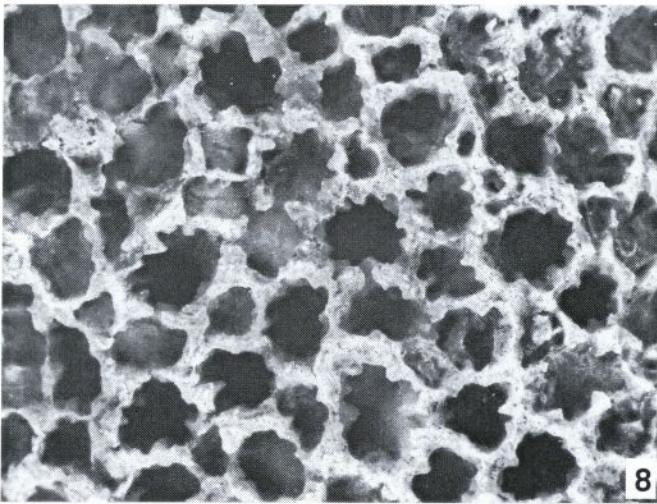
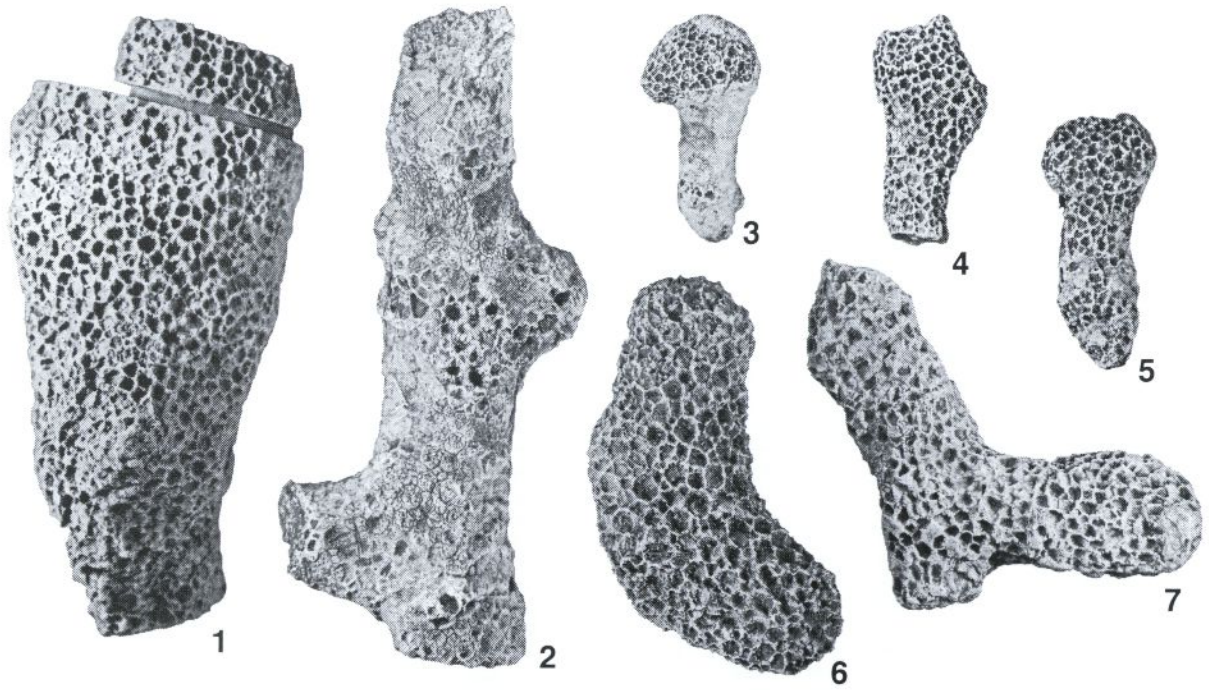
- BULTYNCK, P. & O. H. WALLISER (1999) - Emsian to Middle Frasnian sections in the northern Tafilalt. In: EL HASSANI, A. & A. TAHIRI (eds). SDS IGCP 421 Morocco Meeting, Excursion Guidebook, part I: Tafilalt and Maider (eastern Anti Atlas), Rabat-Errachidia: 1-20, 12 fig.
- BULTYNCK, P. & O. H. WALLISER (2000) - Devonian boundaries in the Moroccan Anti-Atlas. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., 225: 211-226, 6 fig.
- CHLUPAC, I. (1982) - The Bohemian Lower Devonian stages. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., 55: 345-400, 7 tabl.
- CHLUPAC, I. (1995) - Evaluation of Some Devonian Standard Boundaries. *Nova Acta Leopoldina*, Halle, NF 71: 41-52, 6 fig.
- COPPER, P. & Y. PLUSQUELLEC (1993) - Ultrastructure of the walls, tabulae and "polyps" in Early Silurian *Favosites* from Anticosti Island, Canada. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., 164: 301-308, 5 fig.
- DUBATOLOV, V. N. & N. Y. SPASSKY (1964) - Stratigrafichesky i geografichesky obzor Devonskikh korallov SSSR. *Akad. Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie Institut Geologii i Geofiziki*, Moskva: 112-137, 11 pl.
- DUNBAR, C.O. (1927) - Pseudopercula in the tabulate coral *Favosites*. *American Journal of Science*, New Haven, 74 (13): 101-114, 9 fig.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E., Y. PLUSQUELLEC, B. MISTIAEN & F. TOURNEUR (1999) - *Crenulipora* Le Maître, 1956 (Tabulata, Devonico): Revisión del material original y estado actual de conocimientos. *Temas Geológico-Mineros ITGE*, Madrid, 26: 594-598, 2 fig.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E., Y. PLUSQUELLEC & F. TOURNEUR (2002) - Revisión de *Favosites argentina* Thomas, 1905, especie tipo de *Argentinella* nov. gen. coral tabulado del Devónico inferior de Argentina. *Revista Española de Paleontología*, Madrid, 17 (1): 101-116, 8 fig.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. & F. TOURNEUR (1995) - Tabulate coral faunas from the Lower Devonian of Colle and "Plataforma de Arnao" (Cantabrian Mountains, NW Spain). Paleogeographical affinities. *VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, Abstracts*, Madrid: 23-24.
- GENDROT, C. (1973) - Environments du Dévonien récifal du Maroc. *Notes du Service géologique du Maroc*, Rabat, 34: 55-86, 3 fig., 16 pl.
- HALL, J. (1851) - New genera of fossil corals from the report by James Hall, on the palaeontology of New York. *American Journal of Science*, New Haven, 2 (11): 398-401.
- HILALI, A., H. LACHKHEM & F. BOULVAIN (1998) - Comparaison des Kess-Kess de Hmar Laghdad (Emsien, Maroc) et des monticules micritiques de l'anticlinorium de Philippeville (Frasnien, Belgique). *Geologica Belgica*, Bruxelles, 1: 17-31, 7 fig., 1 tabl., 2 pl.
- HILALI, A., H. LACHKHEM & F. TOURNEUR (2001) - Répartition des tabulés dans les kess-kess emsiens de Hmar Laghdad (SE d'Erfoud, Tafilalt, Maroc). *Geologica et Palaeontologica*, Marburg, 35: 53-61, 10 fig, 1 tabl., 1 pl.
- HILL, D. (1981) - Part F Coelenterata, suppl. I Rugosa and Tabulata. In: MOORE, R.C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Geological Society of America, Univ. Kansas, Boulder-Lawrence, 2: F379-762, 214 fig.
- HOLLARD, H. (1967) - Le Dévonien du Maroc et du Sahara nord-occidental. In: OSWALD, D.H. (ed.). International Symposium on the Devonian System. Alberta Society of Petroleum Geologists, Calgary, 1: 203-244, 16 fig.
- LAFUSTE, J. & Y. PLUSQUELLEC (1985) - Structure et microstructure de quelques Micheliniidae et Micheliniimorphes (Tabulata paléozoïques). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4^e sér., 7, C/1: 13-55, 32 fig., 4 pl.
- LE MAÎTRE, D. (1952) - La faune du Dévonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'Erg el Djemel (Sud-Oranais). *Matériaux pour la carte géologique de l'Algérie, Paléontologie*, Lille, 12: 170 p., 8 fig. 22 pl.
- LE MAÎTRE, D. (1956) - Tabulés des formations dévoniennes du nord de l'Afrique. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 243: 1339-1342, 4 fig.
- LI, Y. & B. LIN (1983) - Paleontological Atlas of Northwest China, Shaanxi, Gansu and Ningxia, Part II Upper Palaeozoic, Xi'an Institute Geol Miner Res (ed). Peking: 554 p., 166 fig., 183 pl.
- LIN, B., Y. TCHI, C. JIN, Y. LI & Y. YAN (1988) - Monography of Palaeozoic Corals Tabulatomorphic Corals. Geological publishing house, Beijing, vol. 1: 450 p., 469 fig., 13 pl. (en chinois, résumé anglais).
- LINDSTRÖM, G. (1896) - Beschreibung einiger Obersilurischer Korallen aus der Insel Gotland. *Bihang Till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar*, Stockholm, 21 (IV/7): 1-50, 3 fig., 8 pl.
- MASSA, D., A. COMBAZ & G. MANDERSCHIED (1965) - Observations sur les séries siluro-dévoniennes des confins algéro-marocains du sud. *Notes et mémoires C.F.P.*, Paris, 8: 187 p., 18 fig., 8 pl., 1 tabl.
- MISTIAEN, B. (1989) - Importance de la symétrie d'ordre douze chez les Tabulata. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 308, ser. II: 451-456, 2 fig.
- MONTENAT, C., L. BAIDDER, P. BARRIER, A. HILALI, H. LACHKHEM & J. MENNIG (1996) - Contrôle tectonique de l'édification des monticules biosédimentaires dévoniens du Hmar Laghdad d'Erfoud (Anti-Atlas oriental, Maroc). *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 323 (II a): 297-304, 2 fig.
- MORZADEC, P. (2001) - Les Trilobites Asteropyginae du Dévonien de l'Anti-Atlas (Maroc). *Palaeontographica A*, Stuttgart, 262 (1-3): 53-85, 6 fig., 15 pl.
- MOUNJIL, D., P.-A. BOURQUE & M. M. SAVARD (1998) - Hydrothermal origin of Devonian conical mounds (kess - kess) of Hmar Laghdad, Anti-Atlas, Morocco. *Geology*, Boulder, 26 (12): 1123-1126.
- NOWINSKI, A. (1976) - Tabulata and Chaetetida from the Devonian and Carboniferous of Southern Poland. *Paleontologia Polonica*, Warszawa-Krakow, 35: 125 p., 21 fig., 27 pl.
- OEKENTORP, K. & A. V. SCHOUPE (1969) - Kritische Betrachtungen über die Anordnung der Poren bei *Palaeofavosites* TWENHOFEL, 1914. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen.*, Stuttgart, 133 (1): 89-99, 4 fig. 1 pl.
- PARIS, F., K. BOUMENDJEL, P. MORZADEC & Y. PLUSQUELLEC (1997) - Synthèse chronostratigraphique du Dévonien de l'Ougarta (Sahara occidental, Algérie). *Annales de la Société Géologique du Nord*, Lille, 5 (2^{ème} ser.): 117-121, 1 fig.
- PECKMANN, J., O. H. WALLISER, W. REIGEL & J. REITNER (1999) - Signatures of hydrocarbon venting in a Middle Devonian carbonate mound (Hollard mound). *Facies*, Erlangen, 40: 281-296, 5 fig., 3 pl.
- PLUSQUELLEC, Y. (1976) - Les polypiers - Tabulata. In: LARDEUX, H. (coord.). Les Schistes et calcaires de Saint

- Céneré (Massif armoricain, France) Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie). *Mémoire de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, Rennes, 19: 183-215, 36 fig., 5 pl.
- PLUSQUELLEC, Y. & F. TOURNEUR (1998) - Persistance de Favositides microlamellaires (Cnidaria, Tabulata) dans le Dévonien. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la terre et des planètes*, 326: 283-289, 3 fig.
- POTTHAST, I. & K. OEKENTORP (1987) - Eine Favositiden-Fauna aus dem Emsium/Eifelium des Hamar Laghdad, Tafilalt (SE-Marokko). *Münster Forschung Geologie und Paläontologie*, Münster, 66: 57-94, 4 fig., 6 pl.
- SOKOLOV, B.S. (1949) - Tabulata i Heliolitida. In: Atlas rukovodjisch formiskopaemych faun SSSR. Silurjskaja sistema, Moskva, 2: 75-98, 18 fig., 5 pl.
- SOKOLOV, B.S. (1962) Gubki, arkeotsiaty, kishechnopolostnye, chervi; Podklass Tabulata. In: ORLOV, B.S. Osnovy Paleontologii, Moskva: 192-265, 74 fig., 18 pl.
- SORAU, J. E. (1970) - Microstructure and formation of dissepiments in the skeleton of the recent Scleractinia (hexacorals). *Biominalisation Forschungsberichte*, Stuttgart-New York, 2: 1-16, 6 fig., 6 pl.
- SWANN, D. H. (1947) - The *Favosites alpenensis* lineage in the Middle Devonian Traverse Group of Michigan. *Contributions from the Museum of Paleontology, Univ. Michigan*, Ann Arbor, 6 (9): 235-318, 1 fig., 17 pl.
- TCHUDINOVA, I. I. (1997) - On the Phylogeny and Systematics of the Micheliniina (Tabulata). *Paleontological Journal*, Washington, (English translation), 31 (1): 19-23, 1 fig.
- TERMIER, G. & H. TERMIER (1950) - Paléontologie marocaine. II: Invertébrés de l'ère primaire; Foraminifères, Spongiaires et Coelentérés, Hermann & Cie eds. Paris: 109 p., 51 pl.
- TOURNEUR, F. (1991) - The Bainbridgia-Dualipora association (Cnidaria, Tabulata): palaeogeographical and palaeoecological implications. *Hydrobiologia*, Belgique, 216/217: 419-425, 3 fig.
- TOURNEUR, F., Y. PLUSQUELLEC, E. M. FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ & E. DIAZ-MARTÍNEZ (2000) - Revision of *Parastriatopora gigantea* (Knod, 1908) (Anthozoa, Tabulata) from the Devonian of Bolivia. *Geobios*, Villeurbanne, 33 (6): 709-724, 15 fig.
- WALLISER, O. H. (1996) - Global Events in the Devonian and Carboniferous. In: WALLISER, O. H. (ed.). *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York: 225-250, 7 fig.
- WEDDIGE, K. (1996) - Devon-Korrelationstabelle. *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt a. M., 76 (1/2): 267-286.

Accepté avril 2004

Planche I
Crenulipora difformis LE MAÎTRE, 1956

- Fig. 1-7: Vue générale des colonies, partie proximale en bas de figure. x1.
1: holotype, GFCL 3561, forme robuste, remarquer au tiers proximal de la branche, et vu de face, le « bourgeon latéral rudimentaire » décrit par D. LE MAÎTRE. 2: LPB 12404, forme robuste largement operculée et à ramifications orthogonales. 3: LPB 12424, forme gracile probable en « massue » et à partie proximale operculée dans sa quasi totalité. 4: LPB 12415, forme gracile. 5: LPB 12416, forme gracile en « massue », faiblement operculée. 6: LPB 12406, forme robuste non ramifiée. 7: LPB 12412, forme du groupe mixte avec ramification à 120°.
- Fig. 8-9: Morphologie des calices. x5.
8: holotype. 9: LPB 12489, forme robuste, contact entre les calices ouverts et operculés; noter les stries de croissance arquées sur les opercules.
- Fig. 10-12: Caractères internes vus en lame mince. x 8.
10: lame mince GFCL 3561c, holotype, coupe longitudinale (voir aussi fig. 5A, partie supérieure droite). 11: lame GFCL 3561a, holotype, coupe transversale (voir aussi fig. 5B, partie centrale). 12: lame GFCL 3563b, coupe transversale dans le rameau (voir aussi fig. 5D – pars – et fig. 2 de FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 1999).



Annexe : *Crenulipora difformis*. Données biométriques. Dca16, 7, 8 sont les diamètres moyens des « calices », Pl le nombre moyen de planchers sur 10 mm.

Specimen	Drmax	Drmin	Dca16	Dca17	Dca18	Pl	Groupe
GFCL 3561	37.00	22.00	2.50	2.90	3.12	10.46	r
GFCL 3562	17.00	15.50	2.75	3.40	3.80	9.79	r
GFCL 3563	19.00	15.50	2.17	2.60	2.70	13.10	r
LPB 12404	16.00	15.00	2.37	2.82	3.04	7.50	r
LPB 12405	22.00	12.00	2.50	2.56	3.50	7.58	r
LPB 12406	21.00	15.00	2.80	2.97	3.40	10.17	r
LPB 12407	17.00	17.00	2.00	2.50	2.80	10.67	r
LPB 12408	11.00	10.50	1.81	1.90	-	18.82	g
LPB 12409	14.00	13.00	2.20	2.33	2.40	12.05	g
LPB 12410	23.00	18.00	2.88	2.86	2.90	13.38	r
LPB 12412	14.00	12.00	2.04	2.35	2.80	6.93	i
LPB 12413	24.50	20.00	2.24	2.40	3.10	6.98	r
LPB 12414	10.50	6.00	1.45	1.80	2.00	21.96	g
LPB 12415	11.00	7.50	2.03	2.07	2.25	24.11	g
LPB 12416	14.00	10.00	1.88	2.04	2.15	14.43	g
LPB 12417	15.00	14.00	2.80	3.10	3.00	8.41	r
LPB 12418	16.00	14.00	2.35	2.77	3.29	11.26	r
LPB 12419	9.00	7.00	1.70	1.88	2.12	15.20	g
LPB 12420	28.00	23.00	2.80	2.97	3.33	7.49	r
LPB 12421	12.00	11.00	2.17	2.36	2.60	12.16	i
LPB 12422	17.00	12.00	2.40	3.00	3.60	7.04	r
LPB 12423	17.00	14.00	2.23	2.33	2.30	13.29	i
LPB 12424	14.50	10.50	1.55	1.68	2.20	-	g
LPB 12425	10.50	9.00	1.45	1.80	2.00	18.22	g
LPB 12426	12.50	9.50	1.40	1.73	2.17	10.54	g
LPB 12427	20.00	17.50	2.21	2.77	2.70	8.93	r
LPB 12428	8.00	6.50	1.50	1.80	1.80	12.27	g
LPB 12429	12.00	10.00	2.50	3.50	3.50	7.91	i
LPB 12430	18.00	13.00	2.60	3.00	3.65	8.36	r
LPB 12431	13.00	11.00	1.82	2.00	2.40	18.80	g
LPB 12432	7.00	6.00	1.84	1.94	-	15.75	g
LPB 12433	22.00	15.00	2.38	2.60	3.10	-	r
LPB 12434	14.50	12.50	2.88	3.08	3.47	7.17	i
LPB 12435	11.00	9.00	2.49	2.77	2.88	6.98	i
LPB 12436	15.00	12.00	3.00	3.00	3.46	9.84	r
LPB 12437	15.00	13.00	2.60	2.89	-	8.26	r
LPB 12438	11.00	10.00	2.11	2.27	2.80	12.75	i
LPB 12439	19.50	9.00	2.37	2.40	-	-	x
LPB 12440	12.00	10.50	1.76	2.08	2.12	10.51	g
LPB 12441	10.00	7.00	2.02	1.96	2.00	14.69	g
LPB 12442	11.00	10.00	1.83	2.17	2.40	10.00	g
LPB 12443	11.00	9.00	-	-	-	-	x
LPB 12444	11.00	7.00	-	-	-	-	x
LPB 12445	9.00	8.00	-	-	-	-	x
LPB 12446	8.00	7.00	-	-	-	-	x
LPB 12449	12.50	9.50	1.70	1.76	2.06	5.88	g
LPB 12450	10.50	8.00	1.73	2.10	2.29	-	g
LPB 12451	10.50	9.00	2.00	2.30	-	9.68	x
LPB 12452	10.50	8.00	1.73	2.13	-	-	x
LPB 12453	8.50	7.00	-	-	-	-	x
LPB 12455	16.00	14.00	2.63	3.15	3.55	9.55	r
LPB 12456	20.00	13.00	2.46	3.00	3.46	13.55	r
LPB 12457	14.00	10.00	-	2.63	2.75	8.48	i
LPB 12458	12.50	11.00	-	-	-	-	x
LPB 12459	13.00	11.00	2.19	2.53	2.57	-	i
LPB 12460	12.00	12.00	-	-	-	-	x
LPB 12461	11.00	9.00	-	3.10	3.10	9.80	i
LPB 12462	12.50	9.00	-	-	-	-	x
LPB 12463	16.00	14.00	-	-	-	-	x
LPB 12464	11.50	9.00	-	-	-	-	x
LPB 12465	11.00	9.00	-	2.72	2.60	6.60	i
LPB 12466	15.00	12.00	2.82	3.10	3.30	5.92	r
LPB 12467	15.00	12.00	-	-	-	-	x
LPB 12468	12.00	12.00	2.22	2.67	2.85	5.70	i
LPB 12470	15.00	12.00	-	-	-	-	x
LPB 12471	15.00	9.00	-	-	-	-	x
LPB 12472	16.00	13.00	-	-	-	-	x
LPB 12473	11.50	10.00	-	-	-	-	x
LPB 12474	13.00	11.00	-	-	-	-	x
LPB 12475	9.00	8.00	2.10	2.57	2.80	6.08	i
LPB 12476	12.00	7.00	-	-	-	-	x
LPB 12478	13.00	12.00	-	-	-	-	x
LPB 12479	7.50	6.50	1.64	1.72	1.92	-	g
LPB 12480	9.00	-	-	1.80	2.00	5.64	g
LPB 12481	12.50	10.00	2.07	2.16	2.37	12.69	g
LPB 12482	12.00	10.00	1.78	2.13	2.20	8.48	g
LPB 12483	15.00	13.50	1.70	2.06	2.22	11.04	i
LPB 12484	9.50	7.00	1.38	1.92	1.90	14.85	g
LPB 12485	9.00	7.00	1.64	1.78	1.80	18.69	g
LPB 12486	16.50	14.00	2.10	2.39	2.35	10.66	i
LPB 12487	17.00	14.00	1.86	2.13	2.35	6.66	i
LPB 12488a	11.00	9.50	-	-	-	-	x
LPB 12488b	11.00	8.50	-	-	-	-	x
LPB 12488c	9.00	8.00	-	-	-	-	x
LPB 12488d	8.50	7.00	-	-	-	-	x
LPB 12489	31.00	21.00	2.23	2.60	3.22	7.56	r
LPB 12490	25.00	20.00	2.09	2.39	2.55	18.44	r
LPB 12491	18.50	13.00	2.18	2.31	2.62	13.18	r
LPB 12492	22.00	18.00	1.90	2.30	2.62	8.17	r
LPB 12493	11.00	7.00	-	-	-	-	x
LPB 12494	15.00	11.00	-	-	-	-	x
LPB 12495	25.00	24.00	2.54	2.97	3.42	7.30	r
LPB 12496	16.00	10.00	-	-	-	-	x
LPB 12497	18.50	17.00	2.20	2.44	2.60	8.40	r
Nbre mesures	91	90	62	66	60	59	-
Maximum	31.00	24.00	3.00	3.50	3.65	24.11	-
Minimum	7.00	6.00	1.38	1.68	1.80	5.64	-
Moyenne	14.13	11.33	2.13	2.41	2.68	10.91	-
Ecart-type	4.7461	3.8242	0.4137	0.4549	0.5384	4.3081	-