

# Révision de *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850 (Coelenterata, Rugosa) du Dévonien d'Amérique du Nord et discussion sur la systématique des Hadrophyllidae

Yves PLUSQUELLEC

Université de Bretagne occidentale, UMR 6535 Domaines océaniques,  
Laboratoire de Paléontologie, Faculté des Sciences,  
6 avenue Le Gorgeu, F-29238 Brest cedex 03 (France)  
Yves.Plusquellec@univ-brest.fr

Plusquellec Y. 2006. — Révision de *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850 (Coelenterata, Rugosa) du Dévonien d'Amérique du Nord et discussion sur la systématique des Hadrophyllidae. *Geodiversitas* 28 (2): 199-226.

## RÉSUMÉ

La révision des syntypes et de nombreux « topotypes » de *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850 apporte des données nouvelles sur l'espèce et sur le genre dont elle est l'espèce type. *Hadrophyllum orbigny* est une forme de l'Eifelien (zones de conodontes à *costatus costatus-kockelianus*) endémique de l'Eastern Americas Realm. Un lectotype est désigné dans le matériel original. Une étude détaillée de la morphologie met en évidence de nombreuses variations portant sur la forme du polypier, la forme et la longueur du proto-septe cardinal, la structure du secteur antipode-périantipodes. Deux éléments nouveaux sont définis: les crêtes interseptales et les fossuloïdes. Le polypier est dépourvu d'« épithèque », l'appareil septal est constitué de costoseptes. Il est massif, la muraille est septothécale, les costoseptes de nature fibreuse non trabéculaire. Le polype entoure très largement ou complètement (?) le polypier; la forme est automobile. La synonymie du genre *Hadrophyllum* est discutée, seules deux espèces lui sont attribuables: l'espèce type et *H. asturicum*. Enfin, la systématique des « Hadrophyllidae » est analysée, la classification de Weyer (1975) discutée et les sous-familles nouvelles des Hadrophyllinae n. status et Microcyclinae n. subfam. proposées.

## MOTS CLÉS

Coelenterata,  
Rugosa,  
*Hadrophyllum*,  
Dévonien,  
Amérique du Nord,  
morphologie,  
microstructure,  
systématique.

## ABSTRACT

*Revision of Hadrophyllum orbigny Milne-Edwards & Haime, 1850 (Coelenterata, Rugosa) from the Devonian of North America and discussion on the systematics of the Hadrophyllidae.*

The revision of the types and "topotypes" of *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850 brings new data on this species and on the genus *Hadrophyllum*. The type species, *H. orbigny*, is known from the Eifelien (*costatus*

**KEY WORDS**  
Coelenterata,  
Rugosa,  
*Hadrophyllum*,  
Devonian,  
North America,  
morphology,  
microstructure,  
systematics.

*costatus-kockelianus* conodonts zones) of Eastern Americas Realm. A lectotype is selected in the original material. A detailed study of the morphology shows important variations concerning the shape of the corallum, the length of the cardinal septum, the structure of the counter-counter lateral area; two new structures are defined, the interseptal ridges and the fossuloïds. The septal apparatus consists of costosepta, it is why the “epithecæ” is lacking. The corallum is massive, no dissepiments nor tabulae, and the wall is septothecal. The fibrous nature of the septa is pointed out. The polyp enclosed widely the corallum; *H. orbigny* was capable of automobility. The synonymy of the genus is reviewed; only two species can be referred to it, the type species and *H. asturicum*. The systematics of the “Hadrophyllidae” is revised, especially the Weyer’s one (1975) and two new sub-families, the Hadrophyllinae n. status and the Microcyclinae n. subfam., are erected.

## INTRODUCTION

Dans leur célèbre ouvrage de 1851, *Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques*, Henri Milne-Edwards et son collaborateur Jules Haime décrivent et figurent pour la première fois l’espèce type du genre *Hadrophyllum* qu’ils ont créé l’année précédente (à cette époque Milne-Edwards est Doyen de la Faculté des Sciences de Paris et Haime Procureur dans cette même Faculté; voir Archiac [1856] et Jeandet [1881]).

Disposant du matériel utilisé par Milne-Edwards et Haime (collection de Verneuil) et ayant eu la possibilité d’examiner un large éventail de spécimens des collections de l’U.S. National Museum of Natural History, Washington, D.C. (USNM), il nous a paru intéressant de présenter une révision détaillée de ce genre très original. Ce travail, entamé au début des années 1970, comprend: désignation d’un lectotype, variations de la morphologie et de l’organisation septale, données structurales et microstructurales, constitution du genre et analyse critique de la constitution du genre et de sa répartition paléogéographique.

## CONTEXTE STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Le matériel original étudié par Milne-Edwards & Haime provient, d’après les indications de ces

auteurs (1851 : 358), de deux localités des États-Unis: « Charleston Landing (Indiana) » et « Clarke County au-dessus de Louisville (Ohio) ». D’après ces mêmes auteurs il appartient aux collections de Verneuil et d’Orbigny.

La totalité des 16 spécimens disponibles provient de la collection de Verneuil (EM 15 139/1-3, EM 15 140/1-5 et EM 15 161/1-8). Cette collection est conservée au Centre commun des Collections de Géologie-Université Claude Bernard, Lyon 1. Aucun spécimen ne figure dans la collection d’Orbigny.

Nous devons à notre collègue W. A. Oliver (comm. pers. 1971) la plupart des nombreuses précisions géographiques et stratigraphiques que nous fournissons ici concernant les gisements à *H. orbigny* (Fig. 1):

1 – Charleston (*sic*) Landing (Charlestown Ldg de la carte géologique publiée en 1901) se trouve dans le Comté de Clark, Indiana, sur la rive droite de l’Ohio à 5,5 miles au NE de Utica ou à 12,2 miles au NE du pont de chemin de fer « New York Central » de Jeffersonville et 3 miles au SE de la petite ville de Charlestown. La localité, située en zone militaire, ne figure plus sur les cartes récentes;

2 – Clarke (*sic*) County fait référence pour Oliver (comm. pers. 1971) à plusieurs localités situées à 5 ou 6 miles au NE de Jeffersonville, c’est-à-dire au Nord de Utica (Indiana).

Postérieurement au travail de Milne-Edwards et Haime, *H. orbigny* est signalé dans d’autres localités: par Davis (1887) « near Louisville », par

Bassler (1937: 197) « Falls of the Ohio, Louisville, Kentucky and Oldham County, Kentucky », par Stewart (1938) dans une douzaine de localités de divers comtés de la partie centrale et septentrionale de l'État de l'Ohio (Sandusky County, Erie County, Delaware County, Franklin County).

Pour Oliver (comm. pers. 1971) *H. orbigny* n'est pas attesté dans la localité « Falls of the Ohio » ni dans aucune localité proche de Louisville. Cette opinion s'accorde avec les données fournies par Stumm (1964) qui dans « Silurian and Devonian corals of the Falls of the Ohio » indique, comme seuls gisements pour *H. orbigny*, l'État et non les chutes de l'Ohio et le Sud de l'Indiana; il figure d'ailleurs un spécimen provenant de Charlestown Landing.

Bassler (1937) signale la présence de *H. orbigny* dans le Comté de Oldham (Kentucky); il semble que cette occurrence soit basée sur une petite collection de l'U.S. National Museum probablement due à Ulrich (Oliver comm. pers. 1971). On ne dispose pas d'informations récentes concernant le gisement et Oliver admet comme possible l'affleurement du niveau à *H. orbigny* près des rives de l'Ohio.

Les gisements situés plus à l'Est dans la partie nord et centrale de l'État de l'Ohio sont par contre bien localisés (Stewart 1938: figs 1, 2).

Du point de vue lithostratigraphique (Fig. 2), dans l'Indiana (et probablement dans le Kentucky), *H. orbigny* semble limité au Speeds Limestone (Campbell 1942; Oliver comm. pers. 1971). Il s'agit d'un calcaire cristallin bleu (Campbell 1942: 1060) ou, dans la carrière de la Louisville Cement Company à Speeds (Stumm 1964: 8), d'un calcaire argileux gris de quelques mètres de puissance au maximum, dont les faciès d'altération permettent la récolte de spécimens dégagés de leur gangue.

Pour Stumm (1964), Oliver (comm. pers. 1971) et Woodrow *et al.* (1988: fig. 5), Speeds Ls. se situe stratigraphiquement entre Jeffersonville Ls. et Silver Creek Ls.

Dans l'Ohio, *H. orbigny* est très bien localisé dans la Formation Delaware (= Delaware Ls.), troisième bone bed, zone L de Stauffer (Wells 1947: fig. 1).

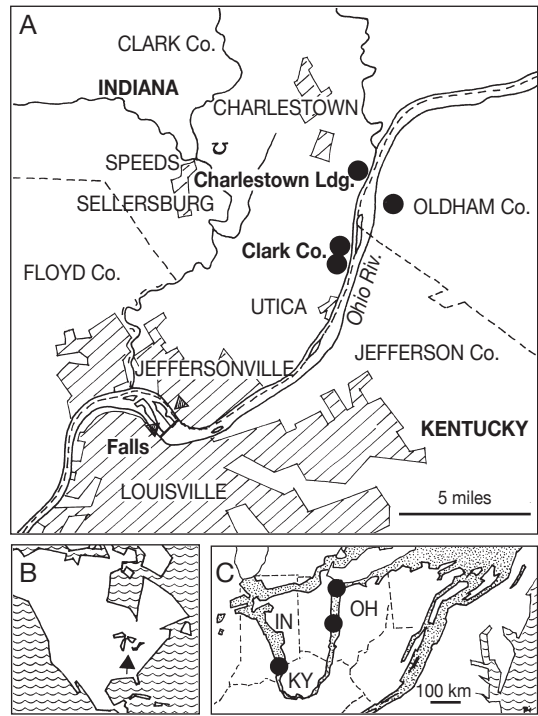


FIG. 1. — Gisements à *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850; **A**, Amérique du Nord; **B**, localités du Dévonien de l'Eastern Americas Realm, d'après Woodrow *et al.* (1988) modifié et Stewart (1938); **C**, localisation des gisements « historiques », d'après les indications de W. A. Oliver (comm. pers.), sur la carte topographique au 1/250 000 Louisville NJ 16-6.

Stewart (1938) signale également sa présence dans la formation sous-jacente, Columbus Ls., mais sans précision de niveau. Toutefois, Wells (1947) indique que les « button corals » comme *H. orbigny* sont inféodés aux faciès bioclastiques grossiers (« sandy ») des bone beds et sur la colonne lithostratigraphique du Dévonien moyen de la région de Columbus (Franklin Co., Ohio) il place le premier et le second bone beds dans la partie tout à fait supérieure de Columbus Ls. Les occurrences de Stewart pourraient concerner ces ou l'un de ces niveaux; en effet dans sa localité 9 (Franklin Co.) à *H. orbigny*, seules sont connues les zones G et H de Columbus Ls. La zone H qui correspond à la partie supérieure de la formation comporte vers sa base le premier bone bed et le second en constitue le toit.

Étages	Zones standard de conodontes	Indiana	Ohio
Givetien	Lower Varcus		
	Ensisensis	Silver creek M.	Plum Brook Sh.
Eifelien	Kockelianus	Speeds Ls.	Delaware Ls. M L K J I
	Australis		
	Costatus	Jeffersonville Ls.	* H
	Partitus		* G F ?
Emsien	Patulus		Lucas Fm.
	Serotinus		Bois Blanc Fm.

FIG. 2. — Corrélations stratigraphiques et zones de conodontes d'après Klapper & Oliver (1995), Oliver (comm. pers. 1971) et Woodrow *et al.* (1988). **Hachures obliques**, lacunes stratigraphiques; \*, zones de conodontes reconnues; **figuré noir**, position stratigraphique des niveaux à *Hadrophylllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850; **figuré gris**, extension potentielle.

En résumé, dans l'Ohio, *H. orbigny* serait présent dans la partie tout à fait supérieure de Columbus Ls. (probablement zone H) et dans Delaware Ls. (zone L).

Du point de vue chronostratigraphique les données fournies par Woodrow *et al.* (1988) et surtout par Klapper & Oliver (1995) – qui proposent de nouvelles corrélations avec la zonation à conodontes – permettent de préciser l'âge des niveaux à *H. orbigny*.

Dans l'Ohio, *H. orbigny* apparaît à l'Eifelien inférieur, zone de conodontes à *Polygnathus costatus costatus*, et se poursuit dans l'Eifelien supérieur, probablement zone à *Tortodus kockelianus*. Dans l'Indiana, l'espèce n'est connue que dans l'Eifelien supérieur; la corrélation admise entre Speeds Ls. et Delaware Ls. indique également la zone à *kockelianus*.

En bref, *H. orbigny* caractérise l'Eifelien, zones *P. costatus costatus* à *T. kockelianus*.

Du point de vue paléogéographique *H. orbigny* est une forme endémique de l'Eastern Americas Realm (EAR), localisée dans la Province Appohimchi (Oliver 1977). Les gisements appartiennent soit au Bassin appalachien (Ohio) soit au Bassin de l'Illinois (Indiana et Kentucky) (Oliver 1976: fig. 1). Toutefois le genre est incontestablement présent dans

le Dévonien moyen des Asturies (Altevogt 1967; Plusquellec 2005).

#### MATÉRIEL ET IDENTIFICATION DU TYPE

Milne-Edwards & Haime ne désignent pas de type et seule la figuration qu'ils donnent (1851: pl. 6, figs 4, 4a) permet de rechercher dans les collections de Verneuil un candidat possible au statut de lectotype.

La collection de Verneuil comporte 16 spécimens répartis en trois lots et originellement collés sur un rectangle de carton fort portant au dos les indications suivantes (la numérotation est récente, et bien que conservée dans les collections de Lyon 1, elle porte le sigle de la collection d'origine: EM pour École des Mines de Paris):

- EM 15 139/1-3: Charleston Landing Ohio du Devon de Louisville, Hadrophylllum;
- EM 15 140/1-5: env. de C..i (illisible) Devon;
- EM 15 161/1-8: Clark Co Indiana Dévonien.

Remarque préliminaire: l'utilisation de la lithographie pour l'impression des planches de l'ouvrage entraîne une inversion de l'image, les praticiens

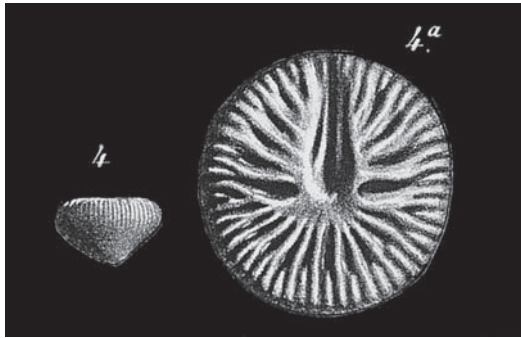


FIG. 3. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, figure originale de Milne-Edwards & Haime (1851): pl. 6, fig. 4. Grandeur nature.

dessinant directement sur la pierre les fossiles que leur confiaient les savants professeurs. On pourra s'en convaincre en comparant l'image lithographique de *Beaumontia venelorum* Milne-Edwards & Haime, 1851 (pl. 16, fig. 6) et sa photographie *in* Lafuste & Plusquellec (1988: pl. I, fig. 2). De façon plus générale on remarquera que toutes les ombres des corps sphériques, cylindriques ou coniques sont à gauche et non à droite comme le voudrait l'éclairage conventionnel qui permet une lecture correcte des volumes.

Par ailleurs la fidélité des représentations est parfois « élastique »; Rohart & Semenov (1981) ont montré le caractère composite de la figuration originale de *Hexagonaria davidsoni* Milne-Edwards & Haime, 1851 (pl. 9, fig. 4), deux spécimens ayant été utilisés pour cette « image de synthèse ».

Une indication précieuse pour la recherche du type est fournie par Milne-Edwards & Haime (1851) dans la légende de la planche:

« Fig. 4. Individu vu de profil, grandeur naturelle 4a. Son calice grossi »

Les deux figures (Fig. 3) représentent donc un seul et même individu et le diamètre du type devrait être d'environ 14 mm (la vue est perpendiculaire au plan C-K comme le suggère le profil asymétrique du polypier), sa hauteur de 8,5 mm.

Après examen de l'ensemble de la collection, c'est le profil du spécimen qui semble le plus facile à identifier et c'est ce caractère que nous avons choisi d'examiner en premier lieu.

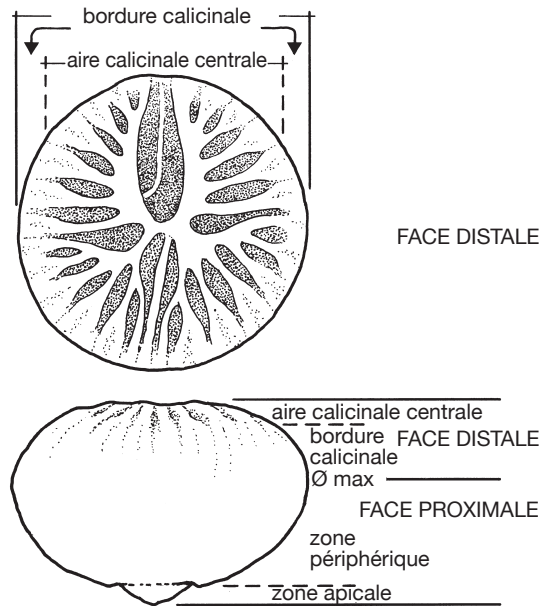


Fig. 4. — Morphologie et nomenclature utilisée pour la description de *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850. Sans échelle.

Parmi les candidats possibles au « profil idéal » on peut retenir trois spécimens: EM 15 140/1, EM 15 140/4 et EM 15 161/8. Le premier est légèrement caréné et sa base est en cône irrégulier nettement ouvert que sur la figure 4, sa hauteur (7 mm) et son diamètre (12,5 mm) sont inférieurs à l'estimation; le second présente également un angle apical plus obtus et des dimensions trop faibles (hauteur 7,5 mm et diamètre 11,5 mm); quant au troisième (Fig. 6A, B) il paraît tout à fait conforme à la figuration, profil et dimension (hauteur 8,7 mm et diamètre 13 mm). Toutefois le prolongement des septes sur la face proximale (côtes) est un peu renforcé et idéalisé, quelques microcavités non représentées et le diamètre réel suivant C-K de 13 mm au lieu des 14 estimés.

La face distale (calicinale) du spécimen EM 15 161/8 correspond-elle à celle de la figure 4a?

En ce qui concerne la forme et la longueur du septe cardinal (long et rectiligne sur tout son trajet), la réponse est oui et on peut noter également l'existence, de part et d'autre de celui-ci, de crêtes

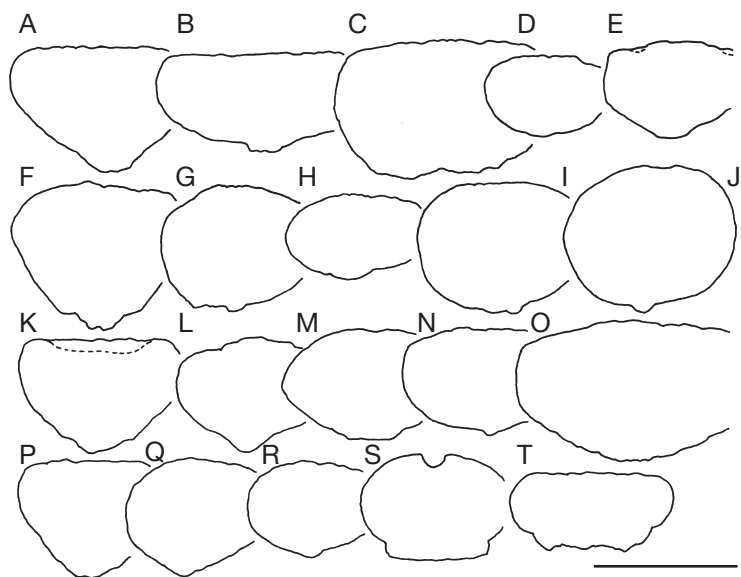


FIG. 5. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, profil suivant C-K, vue aire droite: **A**, EM 15 161/8 (lectotype); **B**, EM 15 139/2; **C**, USNM 52 905A (spécimen Bassler 1937); **D**, USNM 52 905C; **E**, USNM 52 905D (aire calicinale centrale concavo-convexe); **F**, USNM 52 905a-1 (forme très conique); **G**, USNM 52 905a-2; **H**, USNM 52 905a-5; **I**, USNM 52 905a-6; **J**, USNM 52 905a-15 (forme très globuleuse); **K**, USNM 52 905a-20 (aire calicinale centrale concave); **L**, USNM 52 905a-12; **M**, USNM 52 905a-14 (forme carénée); **N**, USNM 52 905a-17; **O**, USNM 52 905a-16; **P**, USNM 52 905a-32; **Q**, USNM 52 905a-29; **R**, USNM 52 905a-24; **S**, d'après la figure de Quenstedt (1881 : pl. 156, fig. 75), forme à manchon cylindrique proximal, probablement vue cardinale; **T**, USNM, «falls and vicinity», forme à manchon basal cylindro-conique. Échelle: 10 mm.

interseptales (voir la définition de cet élément morphologique dans la partie description) dont seule celle de «gauche» (la plus visible) serait représentée sur la figure 4a.

Un septe cardinal long et rectiligne (ou subrectiligne) avec une ou deux crêtes interseptales se rencontre aussi chez EM 15 140/5, EM 15 161/2 et EM 15 161/4, mais les autres caractéristiques font qu'ils ne peuvent correspondre au spécimen figuré en 4a.

Le spécimen EM 15 139/1 proposé par Oliver (inédit, inscription manuscrite jointe à la collection «middle sized specimen appears to be the original of E&H pl. 6, f. 4 & 4a Holotype of type sp. of gen. 9/22/69 WAO») ne peut être retenu: sa face proximale est relativement plate (hauteur 5,5 mm) et son septe cardinal, uniquement représenté par son extrémité proximale, est nettement oblique; il présente par contre une crête interseptale nette dans la fossule cardinale et un diamètre de 13 mm.

Conclusion partielle: si le calice de EM 15 161/8 est bien celui figuré par Milne-Edwards & Haime, il est très modifié et idéalisé (en fait il évoque davantage celui de EM 15 139/2, Fig. 6E): le contour de sa moitié antipode est devenu un demi-cercle parfait, le décalage des fossules alaires est inversé et les septes mineurs pratiquement invisibles sur le spécimen sont ici systématiquement représentés.

Quoi qu'il en soit – si comme ils l'écrivent, et il n'y a aucune raison d'en douter, les auteurs ont bien fait représenter, par un dessinateur lithographe, deux vues du même polypier – c'est le spécimen EM 15 161/8, au sein de la collection de Verneuil, dont les faces proximale (vue de profil) et calicinale présentent le plus de caractères communs avec la figuration originale. Nous considérons donc que EM 15 161/8 est très vraisemblablement le spécimen représenté.

Comme ce spécimen n'est pas désigné comme type ou holotype dans la publication originale par

les auteurs originaux, en application de la recommandation 73F (présomption d'holotype) et 74B (préférence en faveur d'un spécimen illustré) du *Code international de nomenclature zoologique* (ICZN 1999), nous choisissons EM 15 161/8 comme lectotype; malheureusement sa face calicinale est assez mal conservée et ce n'est certainement pas le spécimen le plus représentatif de l'espèce.

À noter que contrairement à l'indication donnée par Hill (1981 : F202) et compte tenu de ce qui précède, les syntypes n'appartiennent pas à la série des spécimens e139 a-c (= EM 15 139/1-3) mais à celle des e161 a-h (= EM 15 161/1-8).

## SYSTÉMATIQUE

Classe ANTHOZOA Ehrenberg, 1834

Sous-classe RUGOSA

Milne-Edwards & Haime, 1850

Famille HADROPHYLLIDAE Nicholson, 1889

Sous-famille HADROPHYLLINAE

Nicholson, 1889, n. status  
(voir Diagnose générique p. 218)

Genre *Hadrophyllum*

Milne-Edwards & Haime, 1850

ESPÈCE TYPE. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850 par désignation originale.

DIAGNOSE. — Une diagnose réactualisée du genre *Hadrophyllum* est proposée en conclusion de l'étude morphologique et structurale de l'espèce type (p. 218).

*Hadrophyllum orbigny*

Milne-Edwards & Haime, 1850

(Figs 3-14)

*Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850: 67; 1851: 357, pl. 6, fig. 4, 4a. — Fromentel 1861: 292. — Roemer 1883: 371. — Brown 1909: 78-80, fig. 22a-d. — Bassler 1937: 197, pl. 31, figs 25-30. — Shimer & Shrock 1944: 85, pl. 23, figs 24, 25. — Moore & Jeffords 1945: 165, pl. 14, fig. 12 (= spécimen de Bassler 1937: pl. 31, figs 27, 28). — Stumm 1949: pl. 2, figs 1-5 (fig. 2 = Milne-Edwards & Haime 1851:

fig. 4a, figs 2, 3 et 4, 5 = respectivement figs 27, 28 et 29, 30 de Bassler 1937); 1951: card 4. — Lecompte *in* Piveteau 1952: 484, fig. 134. — Jeffords 1955: 8, fig. 3 (11-14), pl. 3, fig. 3a-b. — Stumm 1964: 16, pl. 3, figs 1-3. — Cotton 1973: 90, 1984 75. — Weyer 1975: 23, fig. 9.1-4. — Hill 1981: F202, fig. 2a-b (= pl. 6, fig. 4-4a de Milne-Edwards & Haime 1851) et 2c-d (= fig. 9.1-2 de Weyer 1975).

*Parmasessor geinitzi* Ludwig, 1870: 132, pl. 29, figs 11-16.

*Cyathophyllum orbigny corniger* Quenstedt, 1881: 404-406, pl. 156, figs 72-76.

*Cyathophyllum spatangoides* Quenstedt, 1881: 406, pl. 156, fig. 77.

*Hadrophyllum orbignyanum* – Roemer 1883: fig. 78a, b.

*Hadrophyllum d'orbigny* – Davis 1887: pl. 103, figs 3-10. — Stewart 1938: 17, pl. 1, figs 1-3.

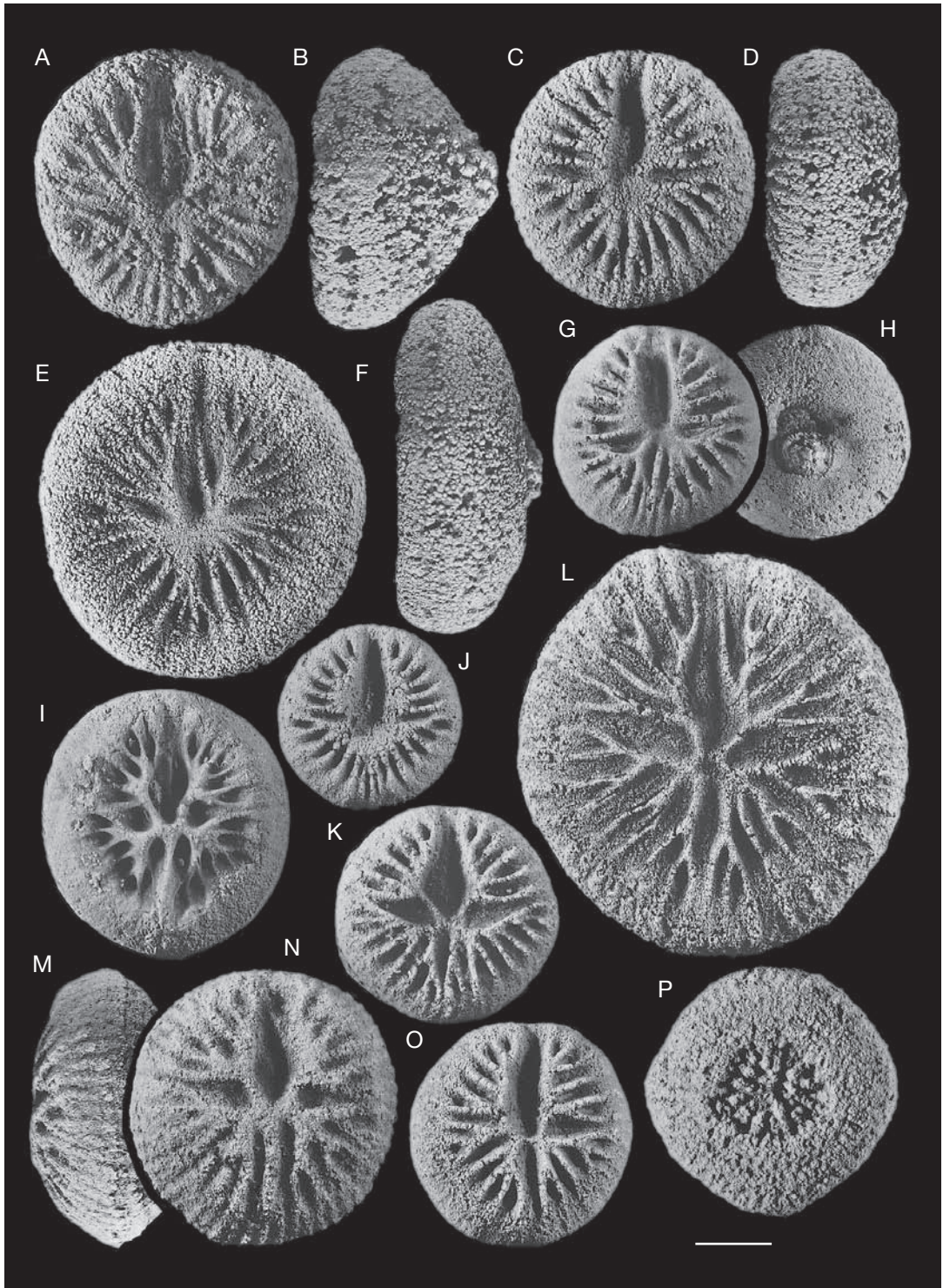
LECTOTYPE. — Spécimen EM 15 161/8 (Figs 5A; 6A, B).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Matériel original de Milne-Edwards & Haime (16 spécimens) et une sélection d'environ 50 spécimens des collections de l'USNM, comportant en particulier les figurés de Bassler (1937). Ce matériel est inventorié sous les n° USNM 52 905 A-E et USNM 52 905a 1-49. D'après Bassler il provient des « falls of the Ohio, vicinity of Louisville, Kentucky », mais (cf. *supra*) *H. orbigny* n'est pas connu dans cette localité ni dans aucune autre localité près de Louisville. À cette collection s'ajoutent deux spécimens de « Charleston, Indiana » (USNM 37 262) et trois spécimens non numérotés étiquetés « misc. locs. – Falls and vicinity ». Des moulages de ce matériel et quelques spécimens complémentaires sont déposés dans les collections du Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Bretagne occidentale sous les n° LPB 2 331-333, LPB 14 226-228 et LPB 14 230-232.

NIVEAU TYPE. — Speeds Limestone, Eifelien supérieur (Fig. 2).

LOCALITÉ TYPE. — Clark County, localité non précisée probablement située à 5 ou 6 miles au NO de Jeffersonville (Indiana) (Fig. 1).

DIAGNOSE. — Espèce d'*Hadrophyllum* de diamètre moyen voisin de 12 mm suivant C-K et de 11,5 mm suivant les alaires, de hauteur moyenne légèrement supérieure à 7 mm, à nombre de septes majeurs (proto + méta) visibles dans l'aire calicinale centrale principalement compris





entre 24 et 30, le plus souvent 26, à métaseptes mineurs des secteurs antipode-périantipodes bien différenciés et, par rapport à l'antipode, en dispositif convergent, divergent ou convergent-divergent, loculi interseptaux bien différenciés restreints à l'aire calicinale centrale, côtes mineures et majeures identiques, zone apicale pédonculée ou cicatricielle.

#### DESCRIPTION

Pour la description de ce tétracoralliaire aux caractéristiques un peu inhabituelles, il a paru intéressant d'introduire quelques termes morphologiques; la figure 4 en fournit la clé et certains d'entre eux seront redéfinis en cours d'étude.

#### *Morphologie générale*

Le polypier, solitaire et de petite taille, est fondamentalement globuleux ou grossièrement lenticulaire (« button shaped or cushion-shaped », Stumm 1964: 16) mais le profil (généralement examiné suivant C-K) montre en fait d'importantes variations; toutes les combinaisons sont possibles entre le profil de la zone proximale et celui de la zone distale. La limite entre ces deux parties correspond à la ligne de diamètre maximum. Elle est généralement très éoussée (section torique) parfois légèrement carénée (USNM 52 905a-14, Fig. 5M) mais jamais tranchante comme chez le genre *Microcyclus*. Ce caractère est souligné par Moore & Jeffords (1945: 165) qui notent « the periphery [...] of the corallite [...] lacks a rim separating theca from calyx ». Le passage progressif entre les deux faces du polypier – lié à la structure même du squelette – constitue un caractère diagnostique du genre *Hadrophyllum*.

La ligne de diamètre maximum est généralement plus proche de la surface calicinale que de l'apex, elle l'est très nettement chez les spécimens à face distale peu convexe et face proximale conique (USNM 52 905a-1, Fig. 5F; 52 905a-32, Fig. 5P) mais l'inverse est également reconnu.

Le profil de la face distale est convexe (= everted calice, everted kelch) et la limite entre la bordure calicinale (fortement pentue) et l'aire calicinale centrale (faiblement bombée) est marquée par une rupture de pente parfois très accusée.

Certains spécimens présentent une aire calicinale centrale plane ou sub-plane (EM 15 139/2, Fig. 5B), ou concavo-convexe (USNM 52 905-C, Fig. 5E) voire concave (USNM 52 905a-20, Fig. 5K), mais dans tous les cas de figures le raccord entre l'aire calicinale centrale et la bordure calicinale présente une section convexe.

Le profil de la face proximale est également convexe, rarement conique (USNM 52 905a-32, Fig. 5P; Weyer 1975: fig. 9/1) ou plan-convexe (EM 15 139/1). Dans de très rares cas la partie interne de la zone périphérique forme une sorte de manchon cylindrique. Deux spécimens montrant ce dispositif sont figurés par Quenstedt (1881: pl. 156, figs 74, 75; Fig. 5S). Un seul polypier présentant cette caractéristique a été identifié dans la vaste collection de l'USNM. Le manchon délimite une large zone apicale plane (Fig. 5T).

La zone apicale se présente généralement sous forme d'un petit pédoncule conique ou d'une cicatrice basale parfois bordée par un sillon plus ou moins complet (USNM 52 905a-25, 52 905a-27). La zone apicale est souvent légèrement excentrée et déportée côté antipode. Cela implique que, si l'on raisonne en terme de polypier cératoïde ou trochoïde, la fossule cardinale se situe sur le côté convexe du polypier.

En résumé, à partir d'un profil « moyen » ellipsoïdal ou en ovale aplati et asymétrique se développent des formes extrêmes sub-sphériques (USNM 52 905a-15, Fig. 5J) ou franchement coniques (USNM 52 905a-32, Fig. 5P). L'opinion de Weyer (1975) pour qui la forme discoïde est un aspect secondaire dû à l'érosion et à la silicification n'est pas soutenable. La preuve en est fournie par le spécimen USNM 52

FIG. 6. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, face distale, proximale et aire droite des spécimens: **A, B**, EM 15 161/8, lectotype; **C, D**, EM 15 139/3, fossule antipode de type convergent-divergent; **E, F**, EM 15 139/2, fossule antipode de type convergent, forme plate, pédonculée; **G, H**, USNM 52 905a-27, fossule antipode de type divergent; **I**, USNM 52 905a-1, voir coupes Figure 12; **J**, USNM 52 905a-34; **K**, USNM 52 905a-31, fossules à tendance rhombique; **L**, USNM 52 905a-16; **M, N**, USNM 52 905a-21, profil caréné et net développement des septes mineurs; **O**, USNM 52 905a-5, voir Figure 11; **P**, USNM 52 905a-43, septes mineurs identifiables, bien que peu marqués, sur toute la zone périphérique de la face proximale, zone apicale cicatricielle montrant les septes principalement (?) majeurs. Échelle: 5 mm.

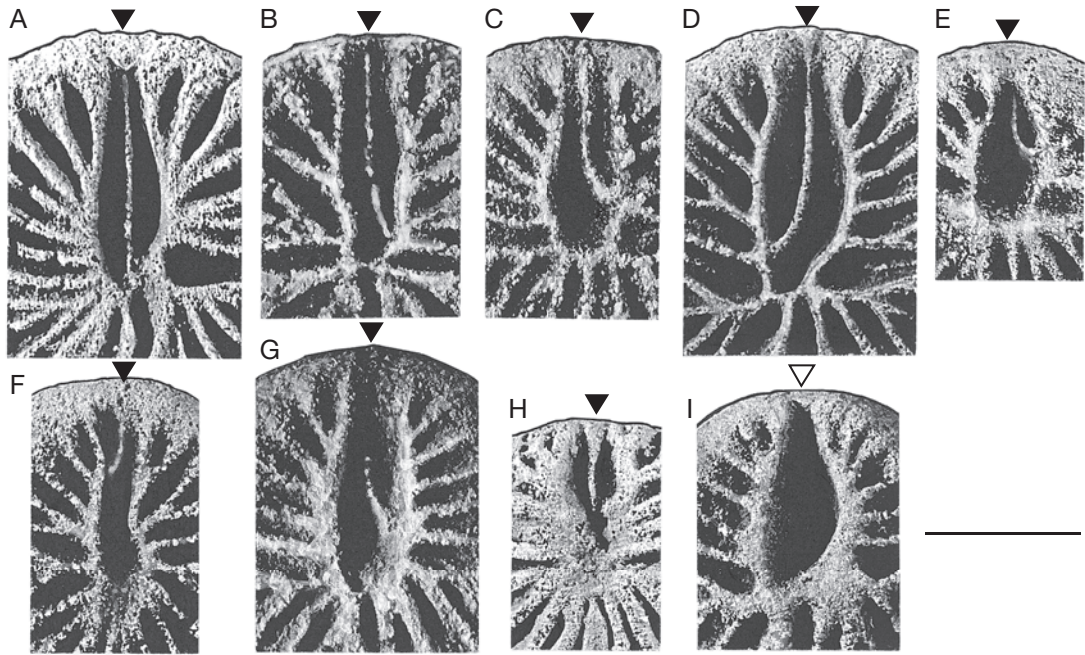


FIG. 7. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, variations de la morphologie du protosepté cardinal; explications dans le texte, photographies « travaillées »: A, USNM 52 905a-9; B, EM 15 161/5; C, EM 15 161/2; D, USNM 52 905A (spécimen Bassler 1937); E, USNM 52 905a-32; F, USNM 52 905a-14; G, EM 15 139/1; H, USNM 52 905a-24; I, USNM 52 905a-30. Échelle: 5 mm.

905a-25 (Fig. 10), ellipsoïdal et à face proximale parfaitement conservée.

Le contour du polypier au niveau du diamètre maximum est à peu près circulaire, le diamètre suivant C-K est légèrement supérieur à celui passant par les protoseptes alaires (cf. mensurations). Dans de rares cas il montre une tendance à devenir discrètement subquadrangulaire (USNM 52 905a-43), subpentagonal (USNM 52 905-A) ou spatangoïde par étirement du secteur antipode (USNM 52 905a-14 et Quenstedt 1881: pl. 156, fig. 77). C'est en se basant sur cette variation morphologique que Quenstedt crée l'espèce *spatangoïdes*. Nous la considérons comme invalide.

#### Face distale ou face calicinale

Compte tenu de la forme très particulière du polypier, le calice est difficile à définir (« calyx hardly differentiated », Stewart 1938: 17); on peut néanmoins distinguer (Fig. 4):

1) une aire calicinale centrale qui correspond à la

zone où les septes majeurs sont bien développés et par conséquent les espaces interseptaux et les fossules;

2) une bordure calicinale dont la limite interne coïncide avec le développement des septes mineurs et la limite périphérique avec la ligne de diamètre maximum.

Remarque: dans l'aire calicinale centrale les septes sont matérialisés par une crête étroite localisée au niveau du plan médio-septal; cette crête ne donne pas une image de l'épaisseur réelle des septes (nombreux exemples Fig. 6).

**Les fossules et les protoseptes.** Les fossules cardinale et alaires – et en particulier la fossule cardinale – sont bien marquées, rhopaloides et nettement déprimées. La fossule antipode, plus complexe et très variable d'aspect, n'est pas toujours clairement exprimée.

Les parties axiales des protoseptes alaires, antipode et périantipodes apparaissent jointives et de

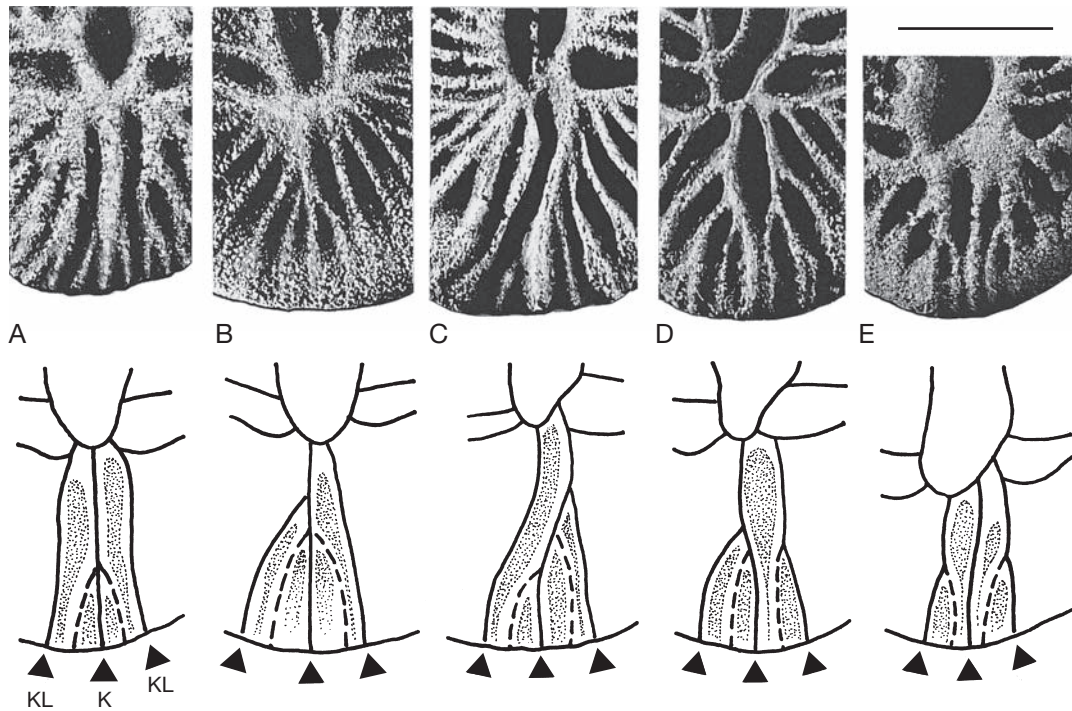


FIG. 8. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, variations morphologiques de la fosse antipode; explications dans le texte, photographies « travaillées » et dessin interprétatif correspondant : A, USNM 52 905a-21; B, EM 15 139/2; C, USNM 52 905a-9; D, USNM 52 905A (spécimen Bassler 1937); E, USNM 52 905a-30. Abréviations : K, protosepté antipode; KL, périanthropode; tireté, paire de métaseptes mineurs du secteur antipode. Échelle : 5 mm.

ce fait les fossules sont fermées. Dans certains cas, des portions de métaseptes du secteur périanthropode participent peut-être à ce dispositif.

Remarque : nous admettons comme de nombreux auteurs l'existence de six protoseptes; toutefois ils n'ont pas tous la même valeur. Le couple cardinal (C)-antipode (K) marque le plan de symétrie bilatérale du polypier; il est sans « descendance » tandis que la production de métaseptes par bifurcations successives est dévolue aux alaires (A) et aux périanthropodes (KL).

La fosse cardinale, la plus développée, est occupée par le protosepté cardinal. La crête qui le matérialise montre de grandes variations morphologiques. Les aspects suivants ont été reconnus et le nombre de cas identifiés exprimé en % :

- Protosepté cardinal atteignant la limite externe de l'aire calicinale centrale :
  - C long et rectiligne jusqu'au niveau des fossules

alaires : 16,4 % (Fig. 7A) ;

- C long et rectiligne sauf au niveau des fossules alaires où il est légèrement recourbé vers la droite ou vers la gauche : 9,8 % (Fig. 7B) ;

- C long et en crosse, c'est-à-dire nettement recourbé dans sa partie proximale, celle-ci étant de plus située entre le protosepté alaire et le premier métasepte majeur du secteur alaire ; crosse droite : 9,8 %, crosse gauche : 11,5 % (Fig. 7C, D) ;

- C court et en crosse, extrémité proximale située entre le deuxième et le troisième métasepte majeur ; crosse droite : 11,5 %, crosse gauche : 6,6 % (Fig. 7E, F) ;

- C rectiligne et très court : 1,6 % (Fig. 7H).

- Protosepté cardinal n'atteignant pas la limite externe de l'aire calicinale centrale :

- C uniquement représenté par un élément oblique (extrémité de la crosse) gauche ou droit : 3,3 % (Fig. 7G) ;

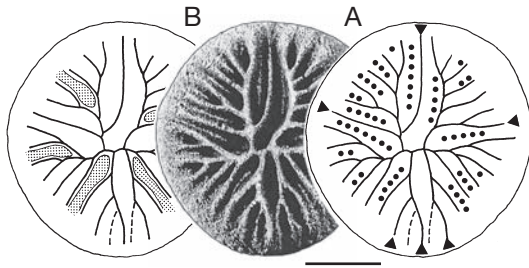


FIG. 9. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, photographie « travaillée » et dessins d'interprétation (spécimen Bassler 1937, USNM 52 905A): **A**, crêtes interseptales (gros pointillé) et crêtes septales majeures (proto et méta) en trait continu; **B**, fossuloïdes en pointillé. Échelle: 5 mm.

- C rectiligne et court, uniquement représenté par son extrémité proximale: 1,6 % (non représenté sur la Figure 7).

- Protosepte cardinal non visible ou très peu marqué: 27,8 % (Fig. 7I).

Remarque: la fréquence élevée de spécimens où le cardinal est indiscernable ou très mal exprimé ne semble pas liée à la qualité de la fossilisation. Par ailleurs les polypiers à septes cardinal long (rectiligne, subrectiligne ou en crosse droite ou gauche) constituent 37,5 % de l'échantillon.

Les fossules alaires, fermées et rhopaloïdes, sont légèrement obliques sur l'axe C-K, formant un angle d'environ 150-170° dans le secteur alaire.

La fossule antipode, dont les limites externes sont matérialisées par les protoseptes périanthropodes (KL), est une structure souvent asymétrique organisée autour du protosepte antipode (K). De plus la fossule – ou plus souvent l'un des éléments de la fossule – peut être rhopaloïde.

Le protosepte antipode est toujours bien développé et atteint l'axe du polypier, concourant à la fermeture des fossules cardinales et alaires.

Les variations morphologiques de la fossule antipode concernent les périanthropodes et la paire de métaseptes mineurs située entre K et KL.

Les protoseptes périanthropodes présentent deux dispositifs principaux:

1) disposés de façon symétrique ou subsymétrique de part et d'autre de K, ils divergent à partir de l'axe du polypier (Fig. 8A);

2) disposés de façon nettement asymétrique, l'un d'eux, le droit ou le gauche, s'appuie sur l'antipode bien au-delà de l'axe; il en résulte une fossule nettement inéquilatérale (Fig. 8C).

Les deux métaseptes mineurs qui occupent le secteur antipode se différencient nettement de leurs homologues des secteurs périanthropodes et alaires par une longueur beaucoup plus importante; ainsi leur développement débute dans l'aire calicinale centrale. Ils sont généralement de même taille.

Leur disposition par rapport à l'antipode correspond à trois types:

- 1) type convergent, les deux métaseptes mineurs s'appuient sur K: 47 % (Fig. 8A, C);
- 2) type convergent-divergent, l'un des métaseptes mineurs s'appuie sur K, l'autre sur KL (formes droites et gauches): 21 % (Fig. 8D);
- 3) type divergent, les métaseptes mineurs s'appuient sur KL: 32 % (Fig. 8E).

**Les crêtes interseptales (terme nouveau).** Certains spécimens montrent dans l'aire calicinale centrale, dans les fossules et/ou dans les espaces interseptaux des crêtes filiformes et peu élevées (Fig. 9A). Compte tenu de leur position, de part et d'autre de C dans la fossule cardinale, et dans l'axe des fossules alaires et des espaces interseptaux, ces crêtes matérialisent le plan de contact entre les septes majeurs (proto et méta). Les crêtes septales, quant à elles, reflètent la position du plan médio-septal (cf. coupe transversale, Figs 11; 12).

Les crêtes interseptales sont plus fréquentes dans les secteurs alaires que dans les secteurs périanthropodes; elles ne sont pas reconnues dans la fossule antipode.

Ces pseudostructures ne sont attestées chez aucun autre Hadrophyllidae. Les rares coupes transversales utilisables ne fournissent pas d'éclaircissements sur leur véritable nature. Peut-être y a-t-il un changement d'orientation des fibres du sclérenchyme septal au contact de deux septes adjacents; il n'a pu être mis en évidence ici.

Deux exemples de cette « structure »: sur la figure 4a de Milne-Edwards & Haime (1851) la crête interseptale « gauche » est particulièrement mise en évidence mais elle est beaucoup moins nette sur l'original; sur le très beau spécimen de Bassler

(1937: pl. 31, fig. 27; Fig. 9) elles sont nombreuses et particulièrement démonstratives.

**Les métaseptes majeurs et mineurs.** Dans l'aire calicinale centrale les crêtes septales correspondant aux métaseptes majeurs montrent une disposition globalement contratingente. Ainsi, dans le secteur périantipode, les parties proximales des métaseptes successifs s'unissent pour former une crête continue très légèrement festonnée qui limite le bord antipode-périantipode de la fossule alaire. De la même façon se construisent les crêtes qui bordent la fossule cardinale.

En périphérie de la face distale, les métaseptes majeurs – à l'exception du protosepte cardinal et de l'antipode – bifurquent et donnent naissance aux métaseptes mineurs (sur leur face alaire dans le secteur périantipode et sur leur face cardinale dans le secteur alaire). Il se forme ainsi un couple majeur-mineur, les deux éléments du couple ayant même morphologie et même relief. Les métaseptes mineurs sont contratingents.

La ligne d'apparition des septes mineurs marque la limite aire calicinale centrale/bordure calicinale. Malgré les apparences parfois trompeuses, le dernier métasepte formé – au contact des fossules alaires et cardinale – est toujours un métasepte majeur.

**Les fossuloïdes (terme nouveau).** Des anomalies fréquentes dans la régularité de la contratingence déterminent des espaces plus ou moins rhopaloïdes à allure de fossules au sein même des secteurs périantipodes et alaires. Nous les nommons fossuloïdes.

Le développement des fossuloïdes est lié à la présence de rétro-contratingences apparentes. Les coupes disponibles ne permettent malheureusement pas de mettre en évidence le phénomène au niveau structural.

Le spécimen USNM 52 905-A (figuré par Bassler 1937: pl. 31, fig. 27; Fig. 9B) en montre de bons exemples. Dans ses secteurs périantipodes droit et gauche le métasepte majeur 2 s'appuie sur la partie tout à fait axiale du protosepte KL (à droite) et du protosepte K (à gauche) au lieu de s'insérer sur le métasepte majeur 1 qui de ce fait occupe une position anormale. Toujours dans le secteur périantipode, à

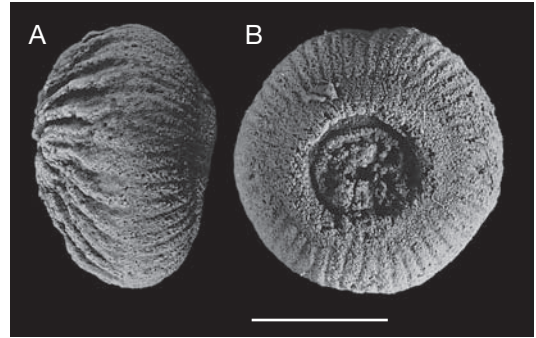


FIG. 10. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, spécimen USNM 52 905a-25: **A**, vue latérale; **B**, vue proximale; le nombre total de côtes est de 52 pour une formule septale dans l'aire calicinale centrale établie à 55 55, soit 20 métaseptes majeurs auxquels s'ajoute les six protoseptes et 22 métaseptes mineurs = 48. Il apparaît ainsi un déficit de quatre éléments, probablement les derniers métaseptes majeurs formés dont seule la partie costale est objectivement visible. Échelle: 5 mm.

droite, le métasepte majeur 5 s'appuie sur le métasepte majeur 3 tandis que à gauche le métasepte majeur 6 s'appuie sur le 3. Dans les secteurs alaires, à droite le métasepte majeur 2 s'appuie sur l'alaire tandis qu'à gauche le 3 s'appuie sur la partie proximale du 1. Il en résulte six fossuloïdes pas tout à fait homologues.

#### *Face proximale ou inférieure*

On y distingue deux parties d'inégale importance: la zone périphérique qui ne présente pas de discontinuité avec la bordure calicinale et la zone apicale ou apex.

**La zone périphérique de la face proximale.** La zone périphérique de la face proximale occupe l'essentiel de la face inférieure du polypier. Elle semble fondamentalement dépourvue de fines stries de croisances ou soi-disant épithèque. Moore & Jeffords (1945: 165) notent à ce propos « *Hadrophyllum* [...] lacks the prominent, concentrically wrinkled theca that terminates upwards as a sharply marked rim »; tout au plus quelques spécimens montrent des bourrelets transverses en nombre réduit (USNM 52 905a-1, 52 905a-9, 52 905a-21, Fig. 6M). Il est alors étonnant que Bassler (1937: 197) parle de « base covered by a thick epitheca »...

Très souvent la zone périphérique est lisse. Parfois les septes majeurs et mineurs – quant ils sont bien visibles sur la bordure calicinale – se prolongent sous forme de côtes en périphérie de la face proximale, puis s'atténuent rapidement.

De très rares spécimens montrent un dispositif plus complet comme par exemple USNM 52 905a-25 (Fig. 10). Sur ce polypier, plutôt de petite taille, la totalité de la zone périphérique porte des côtes, toutes identiques, et disposées de façon régulièrement radiaire (il est impossible sur cette face de distinguer les limites des secteurs périantipodes et alaires). Les sillons intercostaux sont étroits et peu profonds.

La limite interne de la zone périphérique est souvent marquée par un bourrelet circulaire rentrant plus ou moins complet (Figs 6H ; 10).

Les phénomènes de corrosion qui se surimposent à la silicification sur bon nombre de spécimens, masquent très probablement la morphologie originelle de la face proximale qui n'est préservée que sur de rares individus. Il est vraisemblable de plus que les côtes étaient peu marquées et très atténuées sur une large surface autour de la zone apicale. La conjonction de ces facteurs (silicification/corrosion et côtes de faible relief) peut expliquer partiellement le caractère plus ou moins lisse de la zone périphérique de la face proximale. Le phénomène doit également affecter la face proximale mais, compte tenu du fort relief des structures, il est beaucoup moins sensible et se remarque peu ou pas. L'importance du recouvrement de la face proximale par le polype – et ses conséquences sur la conservation de la morphologie initiale – peut également être prise en compte (voir ci-après « mode de vie »). Par ailleurs, on ne peut établir de relation particulière entre la taille des spécimens et la lisibilité des côtes, en effet, de petites formes apparemment bien conservées comme USNM 52 905a-27 (Fig. 6G, H) offrent une face inférieure très lisse.

Remarques :

1) la face proximale de *H. asturicum* Plusquellec, 2005 montre, comme chez *H. orbigny*, des côtes qui s'atténuent autour de la partie centrale du polypier et l'absence généralisée de fines stries de croissance du type « épithèque » ;

2) chez les sclérectiniaux actuels à costoseptes comme *Stephanocyathus nobilis* (Moseley, 1873), « la face inférieure en contact avec le sédiment, est souvent corrodée au point de paraître lisse, hémisphérique, sans trace de pédoncule et des côtes dominantes » (Zibrowius 1980 : 102) ;

3) la présence, simultanée ou non suivant l'état de conservation, de côtes et de grossières stries de croissance n'est pas incompatible. On en observe chez des formes actuelles comme par exemple *Vaughanella concinna* Gravier, 1915 (cf. Zibrowius 1980 : pl. 53, fig. E, K).

Ces remarques confortent notre interprétation de la face proximale de *H. orbigny*.

**La zone apicale ou apex.** La zone apicale, même quand elle est mal conservée ou corrodée/altérée, se distingue toujours du reste du polypier. Elle occupe une position axiale ou sub-axiale, souvent légèrement déportée côté antipode et elle occupe 1/3 à 1/5 du diamètre du polypier.

La zone apicale se présente sous forme d'un court « pédoncule » conique à angle apical relativement fermé (70-75°) ou sous forme d'une cicatrice plus ou moins plane.

Sous sa forme « pédoncule », elle ne montre généralement pas de structure identifiable et offre un aspect framboïde qui évoque une silicification incomplète. Sur un seul spécimen (USNM 52 905a-5) le pédoncule (très asymétrique) porte de discrètes stries de croissance. Signalons que pour Bassler (1937) ce « conspicuous peduncle of attachment » constitue une caractéristique du genre.

Sous sa forme « cicatrice » la zone apicale montre des éléments radiaires en disposition régulièrement rayonnante (USNM 52 905a-16, 52 905a-43) ou localement contratingente (USNM 52 905a-44). On peut en dénombrer de 16 à 20. Sur le spécimen USNM 52 905a-16 (individu de très grande taille) quelques éléments courts alternent de façon plus ou moins régulière avec des éléments longs (alternance probable septes majeur-septes mineur).

Si la morphologie de la zone apicale cicatricielle se distingue toujours très nettement de celle de la zone périphérique, il est possible que, dans certains cas, le mode de fossilisation accentue le phénomène.

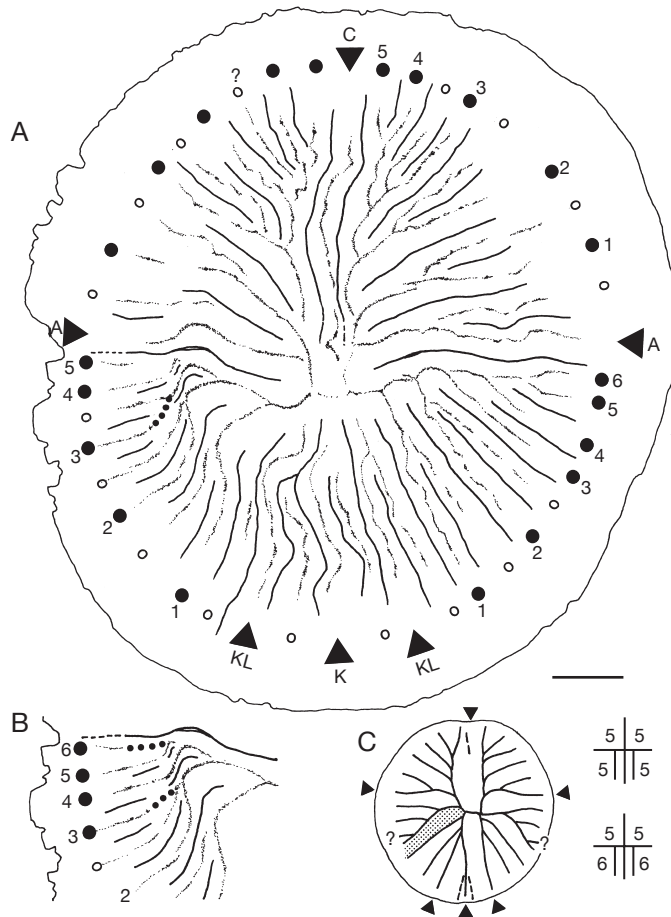


FIG. 11. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, spécimen USNM 52 905a-5, explications et commentaires dans le texte: **A, B**, deux interprétations de la coupe transversale (**pointillé**, lame médiane des septes; **trait continu**, limite interseptale; **▲**, protoseptes; **●**, métaseptes majeurs; **○**, métaseptes mineurs); **C**, diagramme septal de l'aire calcinale centrale et formules septales au niveau de l'aire calcinale centrale, soit 55 55 et 55 6?6? (la présence des métaseptes 4 dans les secteurs périantipodes est discutable, voir aussi Figure 6O). Échelle de la coupe: 1 mm.

Conclusion partielle: sur la face proximale du polypier, la présence de côtes envahissantes prolongeant les septes majeurs et mineurs jusqu'à la limite zone périphérique-zone apicale, indique clairement que toute cette région était enveloppée par les tissus mous du polype. Les éléments radiaires sont par conséquent des costo-septes et l'absence d'« épithèque » n'est donc pas fondamentalement due à une mauvaise conservation mais à une structure particulière du squelette.

L'interprétation de la zone apicale est plus déli-

cate; sous sa forme cicatricielle elle évoque les coraux à apex nu (« wall free apex », Birenheide & Soto 1977) mais chez *H. orbigny*, coexistent deux morphologies apicales. Une interprétation globale de la structure et du mode de vie du genre sera donnée plus loin.

#### *Structure interne et microstructure*

La silicification systématique du matériel contrarie grandement les possibilités d'études structurales et microstructurales. Seules trois lames minces et une

section polie fournissent des données sur la nature et l'organisation des septes. Ces données sont, semble-t-il, complètement inédites.

**L'organisation septale.** Coupe transversale dans le spécimen USNM 52 905a-5 (Fig. 11) :

Les septes, ou plus précisément les costo-septes, sont jointifs; il n'y a ni planchers ni dissépiments. Les six protoseptes sont parfaitement identifiables et, en première approximation, le dispositif contratingent des métaseptes majeurs dans les secteurs périanthropodes et alaires correspond au schéma général de développement des tétracoralliaires. Les septes mineurs sont en disposition rétroalternante.

La lame médiane d'un métasepte majeur se divise une première fois, sur sa face alaire ou cardinale, pour donner naissance à un métasepte majeur  $n+1$  et, une seconde fois, sur sa face alaire ou cardinale, pour engendrer le septe mineur associé. Ce type de bifurcation septale correspond au modèle de Vollbrecht (1928) pour lequel Hill (1981 : F21) remarque que « none is known that supports Vollbrecht's conception ».

Dans les secteurs alaires on observe clairement que le dernier métasepte formé (Fig. 11A, 5), au contact du cardinal, est un métasepte majeur.

Quelques irrégularités perturbent le schéma classique décrit ci-dessus :

– Dans le secteur périanthropode droit, compte tenu de la localisation des points de bifurcation de premier ordre des métaseptes au contact de l'alaire, les quatre derniers métaseptes visibles sont des métaseptes majeurs (Fig. 11A, 3, 4, 5, 6). Les bifurcations de second ordre, correspondant aux métaseptes mineurs, n'apparaissent pas sur la coupe. Si ces derniers sont présents – et ils le sont très vraisemblablement – leur développement est tardif et ils se trouvent dans la zone périphérique complètement recristallisée.

– Dans le secteur périanthropode gauche, les relations entre les quatre derniers métaseptes formés ne sont pas très claires (discontinuité locale de la lame médiane et des limites interseptales). Deux interprétations sont proposées : 1) une « classique » où le métasepte majeur 3 s'appuie sur le métasepte majeur 2 (Fig. 11A); et 2) une autre qui remet en cause le schéma de croissance fondamental des Rugosa et où le métasepte majeur 3 prend appui sur le métasepte

mineur associé au métasepte majeur 2 (Fig. 11B). Dans ce cas les quatre derniers septes visibles sont des septes majeurs. La comparaison entre la vue calicinale (Fig. 11C) et la section met en évidence certaines « discordances » entre la morphologie et la structure. En particulier, les contratingences anormales qui déterminent les fossuloïdes n'apparaissent pas clairement en coupe. La fossuloïde périanthropode gauche pourrait se situer, en coupe, entre les métaseptes majeurs 1 et 2 tandis que sur le calice elle se trouve entre 2 et 3. Interpréter les périanthropodes comme la paire de métaseptes mineurs du secteur antipode (ceux-ci sont difficilement visibles cf. Fig. 6O) ne paraît pas acceptable pour des raisons morphologiques et de plus, l'angle formé par les deux périanthropodes passerait d'à peine  $40^\circ$  (coupe) à près de  $70^\circ$  (calice). Il faut toutefois garder en mémoire que le plan de coupe étant situé au niveau du diamètre maximum, il y a un certain décalage entre les deux surfaces. Une dérive de l'extrémité proximale des septes en phase terminale de croissance est possible mais ne pourrait être confirmée que par des coupes sériées.

Notons au passage que la formule septale calicinale est 55 55 ou 55 66 suivant que l'on interprète le quatrième septe formé comme mineur ou majeur et la même formule établie d'après la coupe est 5(?)5 56 ou 5(?)5 66.

Les deux coupes transversales successives effectuées dans le spécimen USNM 52 905a-1 montrent sensiblement la même organisation générale des septes majeurs et mineurs.

Sur la demi-coupe équatoriale (Fig. 12A), secteur K et KL, apparaissent à nouveau des anomalies :

– Sur cette coupe la fossule K semble de type convergent-divergent tandis que sur le calice elle est de type divergent (Fig. 6I). À noter que sur la coupe sous équatoriale (Fig. 12B) la fossule est de type « neutre ».

– Sur la partie gauche de la coupe, la contratingence des septes mineurs dans le secteur KL est « normale » (modèle Vollbrecht); le septe mineur prend naissance par bifurcation de la lame médiane sur la face alaire du septe majeur et la succession septale est de type majeur-mineur.

– Sur la partie droite de la coupe les couples majeurs-mineurs semblent inversés ou aberrants. Le pre-



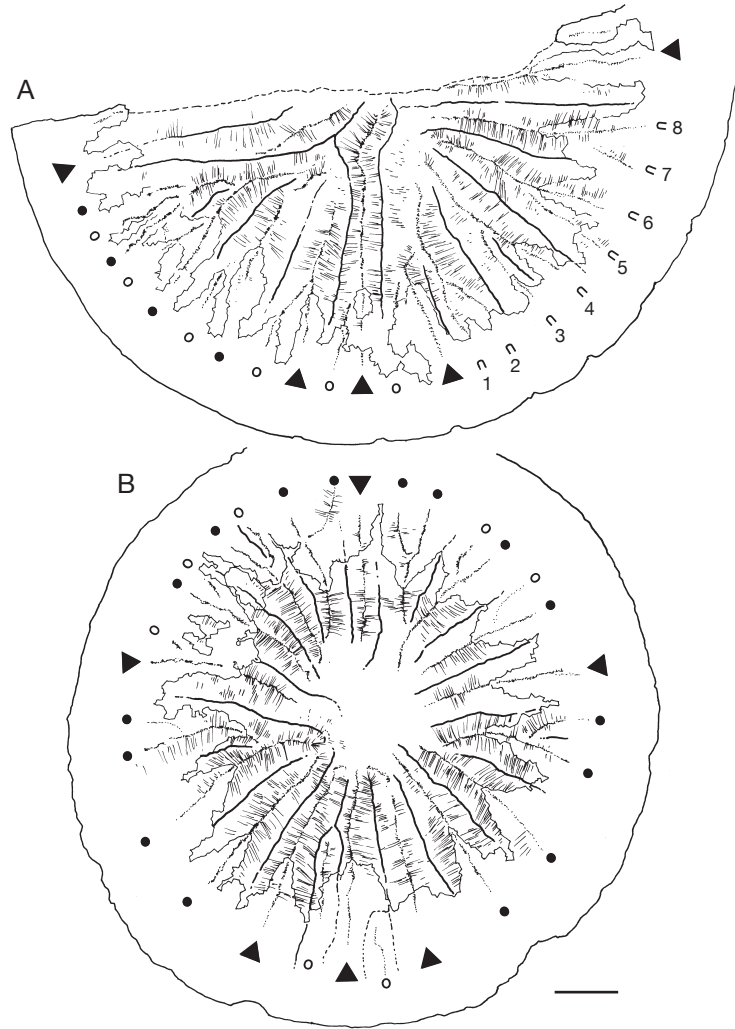


FIG. 12. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, spécimen USNM 52 905a-1, explications et commentaires dans le texte, zone périphérique silicifiée, remarquer que la silicification progresse plus rapidement suivant le plan médio-septal; mêmes légendes que Figure 11 et C, septes sans interprétation en terme de majeur mineur (voir aussi Figure 6I); **A**, coupe transverse équatoriale; **B**, coupe sous-équatoriale. Échelle: 1 mm.

mier couple qui succède à KL (1-2) paraît de type majeur-mineur mais dans ce cas le septa mineur associé à KL est soit manquant soit très tardif et de ce fait entièrement situé dans la zone silicifiée où l'espace disponible pour le placer fait visiblement défaut. Les couples suivants (3-4, 5-6 et peut-être 7-8) paraissent de type mineur-majeur, c'est-à-dire que le métasepta mineur prend naissance sur la

face antipode du septa majeur « parent » comme dans le modèle Weyer (1974). À gauche le modèle Vollbrecht, à droite le modèle Weyer!

*Coupe longitudinale axiale*

Une empreinte à l'acétate et une section polie assez difficilement lisible dans le spécimen EM 15 161/6 montrent néanmoins la disposition arquée

des lignes de croissance dans le plan médio-septal (Fig. 13). Elles indiquent que la croissance se fait dans trois directions, vers le haut dans la région distale, vers l'extérieur dans la région équatoriale et légèrement vers le bas au moins dans une partie de la région proximale. L'accrétion du squelette est de type concentrique.

Structure et morphologie (présence de côtes sur toute la zone périphérique de la face proximale de certains spécimens) sont donc en parfaite adéquation et les lames septales de *H. orbignyi* sont des costoseptes sauf peut-être dans la zone apicale non cicatricielle pour laquelle les données font défaut.

**La muraille.** Chez *H. orbignyi* les lames septales sont jointives en tous points du squelette. Chez ce type de polypier massif et à calice convexe y a-t-il véritablement une muraille, c'est-à-dire une « enveloppe calcaire périphérique qui sépare plus ou moins parfaitement la cavité du lumen d'un polypierite, du milieu extérieur » (Alloiteau 1952: 589)? Si l'on considère que la muraille existe bien ici, il s'agit d'un cas extrême où, en l'absence de lumen, elle atteint l'axe du polypier.

Bien que la partie périphérique du spécimen sectionné soit silicifiée, on peut supposer que la structure visible se prolonge sans modification jusqu'à la surface du squelette. Cette supposition un peu hasardeuse est cependant étayée par ce que l'on observe chez *H. asturicum* qui possède même structure et même morphologie que *H. orbignyi*. La muraille de *H. orbignyi* est donc très vraisemblablement d'origine septale et uniquement septale; c'est une muraille septothécale telle que définie par Vaughan & Wells (1943) et Alloiteau (1952: 594).

Le terme d'archéothèque appliqué par Weyer (1975) à la muraille de *H. orbignyi* ne nous semble pas convenir. En effet, Alloiteau (1952) caractérise ce type de muraille, fréquent « chez la plupart des formes simples paléozoïques », par la présence d'une « structure histologique particulière: le tissu septal est lamellaire ou fibrolamellaire et les fines lamelles, se recourbant au bord périphérique des septes, passent dans la muraille, s'unissent à celles des éléments voisins et forment un anneau périphérique ».

Cette définition s'applique par contre parfaitement à des formes carbonifères comme *Aulophyllum*

*fungites* (Semenoff-Tian-Chansky 1974: fig. 19). À noter que Stolarski (1995) propose l'abandon du terme archéothèque comme incorrectement défini et confus; il lui substitue celui de marginothèque. Si l'on s'en tient à la définition originale, ce dernier terme n'est pas utilisable pour les coraux du Paléozoïque.

Quoi qu'il en soit, la muraille « archéothécale » se distingue nettement de celle uniquement formée par les septes jointifs et que l'on rencontre chez plusieurs Hadrophyllidae comme *Microcyclus* Meek & Worthen, 1868 (Birenheide 1971; Plusquellec 1971), *Combophyllum* Milne-Edwards & Haime, 1850 (Plusquellec & Semenoff-Tian-Chansky 1972), *Crassicyclus* Soto, 1978 (Birenheide 1971) ou chez les Plerophyllidae tels *Plerophyllum radiceforme* Gerth, 1921 (Schindewolf 1942: pl. 15) ou *P. (Ufimia) formosum* Schindewolf, 1942 (Schindewolf 1942: pl. 10, fig. 1).

**La microstructure des septes.** La microstructure n'a été étudiée que sur des lames d'épaisseur pétrographique (30 µm) et principalement sur des coupes transversales (Fig. 12).

Les septes sont constitués d'un mésoplasme probablement granulaire (« ligne noire médiane ») flanqué d'un épais stéréoplasme fibreux (il peut atteindre 0,5 mm × 2). Les fibres forment un dispositif continu (pas de trabécularisation) et sont – en coupe transversale – légèrement obliques vers la périphérie du polypier. Cette disposition ne peut pas être liée à l'existence de costoseptes car, si elle se retrouve chez *Hadrophyllum asturicum* et chez *Angustiphyllum* sp. (Plusquellec & Jaouen inédit), formes à costoseptes et à microstructure fibreuse non trabécularisée, elle est également présente chez *Microcyclus* et *Crassicyclus*, formes à « épithèque ». Toutefois, chez « *Hadrophyllum* » *pauciradiatum*, forme également à « épithèque », l'obliquité des fibres se fait en sens inverse.

#### *Mode de vie*

Le développement des côtes et l'absence d'« épithèque » sur la zone périphérique de la face proximale indique que le polype entourait très largement – sinon totalement – le polypier (Fig. 14). Un tel dispositif était évoqué, mais sans argumenta-



FIG. 13. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, spécimen EM 15 161/6, coupe longitudinale axiale suivant C-K (section polie + empreinte à l'acétate), les flèches, perpendiculaires aux lignes de croissance, indiquent le sens d'accrétion du squelette. Échelle: 2 mm.

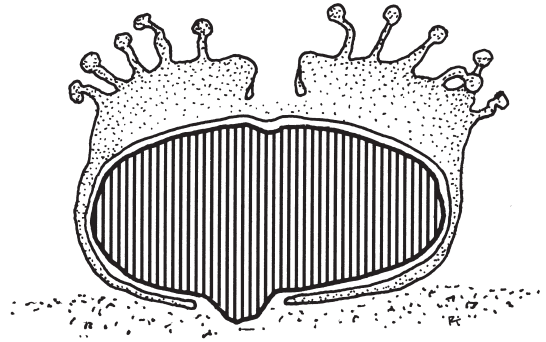


FIG. 14. — *Hadrophyllum orbigny* Milne-Edwards & Haime, 1850, reconstitution du polype (pointillé) entourant le polypier (hachures verticales).

tion détaillée, par Plusquellec *et al.* (1999 : 993). Néanmoins, on ne peut exclure qu'au cours de la croissance on assiste parfois à une rétraction partielle du polype, livrant à la corrosion – comme chez *Stephanocyathus nobilis* – le squelette en contact avec le sédiment. Le recouvrement du polypier par le polype, associé à la petite taille du squelette et à sa forme principalement biconvexe, laisse à penser que *H. orbigny* (espèce non fixée au substrat) était capable de mouvements verticaux de désenvasement et de déplacement latéraux. Le genre appartient donc au groupe des coraux automobiles avec *Combophyllum*, *Baryphyllum* et quelques Tabulata (Plusquellec *et al.* 1999).

Parmi les formes actuelles, *Deltocyathus moseleyi* Cairns, 1979 (cf. Zibrowius 1980) présente d'intéressantes analogies avec *H. orbigny* (Fig. 15). Il s'agit d'une petite forme (les plus grands individus ne dépassent pas 16 mm de diamètre) fréquent dans l'Atlantique Nord entre 110 et 1400 m. Le polypier est en forme de coupe peu profonde à profil bien arrondi au niveau équatorial ; les septes se prolongent sur la face proximale par des côtes toutes semblables qui s'atténuent vers la partie axiale du polypier. « Les individus typiques sont libres mais comportent une petite marque centrale cicatrisée, jusqu'à 2 mm de large » sur laquelle on « reconnaît les 24 septes des 3 premiers cycles. Dans d'autres cas, il existe un petit pédoncule conique. La cicatrice basale habituelle pourrait correspondre à un tel pédoncule détaché » (Zibrowius 1980 : 88). Cet

auteur précise (comm. pers. juillet 2004) que la cicatrice indique une division transversale analogue à celle observée chez *Truncatoflabellum* où l'on fait la distinction entre l'anthocaulus (fixé, issu d'une larve) et l'anthocyathus (partie distale devenue libre) ; Stolarski (1992) en fournit une illustration. Zibrowius (1980 : 83) rajoute « le corallite libre des *Deltocyathus* typiques, sans trace d'adhérence, ou avec cicatrice basale, est entièrement enveloppé par les tissus du polype tout comme chez les turbinoliinae ».

Les caractéristiques de *Deltocyathus* et de *Hadrophyllum* montrent de nombreux points de convergence et les observations et interprétations de la zone apicale de *Deltocyathus* s'appliquent très bien au genre *Hadrophyllum*. Les spécimens de *H. orbigny* à cicatrice basale représenteraient l'anthocyathus, les spécimens à « pédoncule » des individus où l'anthocaulus est resté attaché à la suite d'un dérèglement dans la division. Ce phénomène, bien que rare, est attesté chez *D. moseleyi* (Zibrowius comm. pers. juillet 2004).

#### Mesures

Les dimensions et les formules septales sont présentées sous forme de tableau (Tableau 1). Les principaux résultats s'établissent comme suit :

- diamètre moyen suivant CK (L) 12,13 mm (min.-max. 8,8-19,5 mm) ;
- diamètre moyen suivant les alaires (L') 11,66 mm (min.-max. 8,4-18,2) ;

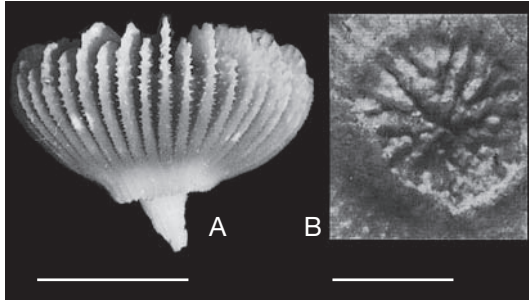


FIG. 15. — *Deltocyathus moseleyi* Cairns, 1979, Açores; **A**, vue latérale; **B**, vue de la cicatrice basale (clichés Zibrowius). Échelles: A, 5 mm; B, 1 mm.

- hauteur moyenne du polypier (H) 7,15 mm (min.-max. 4,5-10,5);
- diamètre moyen de la zone apicale (Za) 3,64 mm (min.-max. 1,5-6,5);
- nombre moyen de septes majeurs (proto + métaseptes) visibles sur l'aire calicinale centrale 26-27 (26,4), nombre le plus fréquent 26, entre 25 et 28 pour 73 % des spécimens;
- formule septale « moyenne » (nombre de métaseptes majeurs dans chaque secteur alaire et périantipode), au niveau de l'aire calicinale centrale, proche de 55 55; 28,3 % des spécimens ont le même nombre de métaseptes majeurs dans chacun des quatre secteurs (par exemple 55 55), 7,5 % ont le même nombre total de septes dans les secteurs alaires et périantipodes (par exemple 65 56) et 39,6 % ont un nombre de septes, dans les secteurs périantipodes, supérieur à celui des secteurs alaires (par exemple 55 66 ou 55 65).

#### Remarques taxinomiques

Quelques espèces ont été attribuées à tort à *H. orbigny* par les auteurs suivants :

- Cottreau (1940) : 190, figs 3-5 (= n. gen. P, espèce du groupe *pauciradiatum*) ;
- Le Maître (1950) : 991 (probablement même matériel que Le Maître 1952b) ;
- Altevogt (1967) : 760, pl. 1, fig. 5 (= *H. asturicum* Plusquellec, 2004) ;
- Soto (1977) : tableau 1 (= *H. asturicum* Plusquellec, 2005).

Et attribuées à *H. cf. orbigny* par Le Maître (1952b) : 318, 319, pl. 1, fig. 9 (= n. gen. P).

## LE GENRE *HADROPHYLLUM* ET LES « HADROPHYLLIDAE »

La révision de *Hadrophyllum orbigny*, espèce type du genre, complétée par l'étude de *H. asturicum*, permet de proposer une diagnose générique actualisée du genre et une comparaison avec les autres représentants de la famille.

### DIAGNOSE GÉNÉRIQUE

Polypier solitaire de petite taille, globuleux ou en coussin plus ou moins aplati et généralement asymétrique, aire calicinale centrale convexe, rarement concave ou concavo-convexe, face proximale toujours dépourvue d'« épithèque », ligne de contact entre la zone proximale et la zone distale toujours progressive et arrondie; apex pédonculé (conique) ou cicatriciel (plan), légèrement excentré côté antipode. Fossules cardinale et alaires bien marquées, rhopaloïdes et fermées, fossule antipode discrète, souvent asymétrique et appartenant à plusieurs types morphologiques. Protosepte cardinal mince, long ou court, complet ou incomplet, parfois non visible, rectiligne ou en crosse droite ou gauche; protoseptes antipode, périantipodes et alaires morphologiquement semblables aux métaseptes majeurs. Métaseptes majeurs à disposition contratingente avec fréquentes anomalies engendrant des fossuloïdes au sein des secteurs périantipodes et alaires; métaseptes mineurs contratingents, localisés sur la bordure calicinale. Présence fréquente de crêtes interseptales. Septes majeurs et septes mineurs se prolongeant sur la face proximale sous forme de côtes souvent atténuées autour de la zone apicale. Costoseptes jointifs à microstructure fibreuse non trabécularisée, muraille septothécale; ni planchers ni dissépiements. Polype entourant totalement ou très largement le polypier, forme automobile.

Remarque: la modification de la diagnose primitive proposée par Scrutton (1973 : 238) « partitions (? tabulae) may be developed », basée sur un spécimen problématique, à calice inconnu (« not seen ») et à face proximale usée (« slightly worn exterior »), ne peut être actuellement retenue.

### GENRES, FAMILLES ET/OU SOUS-FAMILLES

Les données nouvelles concernant la morphologie et la microstructure de l'espèce type du genre

*Hadrophyllum* conduisent à quelques réflexions sur les affinités des genres attribuables à la famille des Hadrophyllidae et sur la systématique proposée par Weyer (1975).

#### Les genres

De très nombreuses espèces ont, ou ont été rapportées au genre *Hadrophyllum* jusqu'à une époque relativement récente. En réalité, seulement deux d'entre elles sont à lui attribuer : l'espèce type (*H. orbigny*) et une autre forme récemment proposée (*H. asturicum*). Pourtant, dès 1861, Fromentel (p. 292) semble avoir soupçonné l'originalité de *Hadrophyllum* ; il indiquait en effet à propos de *H. pauciradiatum* Milne-Edwards & Haime, 1851, qui représente un type morphologique très fréquent d'« Hadrophyllidae » trochoïde à soi-disant épithèque, que « cette espèce [devait] très probablement appartenir au genre *Menophyllum* ». Ce genre n'est certainement pas un Hadrophyllidae, même au sens large, mais la remarque de Fromentel bien que pertinente n'a été que peu suivie.

Au fil des années, quelques formes seront choisies comme espèces types de nouveaux genres d'Hadrophyllidae, successivement par Roemer (1883), Moore & Jeffords (1945) et Weyer (1973) :

– *H. glans* (White, 1862) pour *Dipterophyllum* Roemer, 1883 ;

– *H. aplata* (Cummins, 1891) pour *Cumminsia* Moore & Jeffords, 1945 ;

– *H. ovale* (Bassler, 1937) pour *Barylasma* Weyer, 1973.

En 1955, Jeffords (p. 8 et légende fig. 3) remet en cause l'attribution générique de huit espèces d'« *Hadrophyllum* ». Il souligne « a considerable variation in the septal patterns of corals that have been referred to *Hadrophyllum* » et précise en conclusion – ce qui nous agréé parfaitement – que « the genotype, *H. orbigny*, differs materially from other described species ».

Les nombreux spécimens attribuées à *Hadrophyllum pauciradiatum* Milne-Edwards & Haime, 1851 (Roemer 1883 ; Frech 1886 ; Duerden 1905 ; Bassler 1937 ; Spriesterbach 1942 ; Le Maître 1950, 1952a ; Termier G. & H. 1950 ; Soto 1977 ; Birenheide 1978) ou les espèces plus « confidentielles » comme *H. ovatum* Ludwig, 1866, *H. irregulare* Le Maître,

1952a ou *H. septaonicum* Le Maître, 1952b, sont à rapporter à un nouveau genre (n. gen. P) ou à de possibles genres proches dont les caractéristiques ne sont pas encore clairement établies. Ce nouveau genre, dont *Hadrophyllum pauciradiatum* sera désigné comme espèce type, est en cours d'étude. En voici les principales caractéristiques : polypier trochoïde à face proximale portant des stries concentriques de croissance (« épithèque »), bord calicinal tranchant, calice concave ou concavo-convexe, fossule cardinale bien marquée, septes mineurs probablement contratingents, squelette massif (ni planchers ni dissépiements), muraille septothéciale (ou proche de ce type), septes fibreux non trabéculaires, obliquité des fibres en direction axiale.

Des variations morphologiques se développent chez des formes ayant la structure et la microstructure du nouveau genre P *sensu stricto*. Elles concernent d'une part la face proximale qui peut être patellée, plus ou moins hémispérique ou en coupe et d'autre part le calice dont le bord reste tranchant mais dont la partie centrale peut devenir fortement convexe. Faut-il créer des genres distincts pour ces formes ? L'étude en cours permettra d'en décider.

Certaines espèces, primitivement rapportées à *Hadrophyllum*, appartiennent à des genres qui en sont parfois fort éloignés ; c'est le cas de *H. edwardsianum* De Koninck, 1872 (= *Probeterelasma omaliusi* Milne-Edwards & Haime, 1851), *H. linguoideum* Herzer, 1901 (= n. gen. 13 *sensu* Oliver & Pedder 1979) et *H. ou Microcyclus echinatum* Le Maître, 1952a (= *Crassicyclus* Soto, 1978), d'autres, mal connues ou mal préservées, sont pour l'heure indéterminables ou nécessiteront la création de nouveau(x) genre(s) comme *H. conicum* Barrois, 1882, *H.?* sp. (Stache 1883), *H. intercalare* Yin, 1938, *H. wellingtonensis* Packham, 1945 et *Hadrophyllum* sp. (Scrutton 1973).

#### La famille et les sous-familles

Concernant la composition de la famille des Hadrophyllidae deux conceptions s'opposent. D'une part celle de Sokolov (1971) – très compréhensive – pour qui la famille est constituée des genres *Porpites* Schlotheim, 1820, *Palaeocyclus* Milne-Edwards & Haime, 1849, *Baryphyllum* Milne-Edwards & Haime, 1850, *Combophyllum* Milne-Edwards &

Haime, 1850 (il faut y ajouter le genre ou le sous-genre voisin *Ludwigacia* Weyer, 1975), *Hadrophyllum* Milne-Edwards & Haime, 1850, *Microcyclus* Meek & Worthen, 1868, *Dipterophyllum* Roemer, 1883, *Decaphyllum* Frech, 1885 (*Decaphyllum* est un genre très mal connu, colonial et peut-être mésozoïque), *Xenocyathellus* Bassler, 1937, *Bojocyclus* Prantl, 1939, *Gymnophyllum* Howell, 1945 et *Cumminsia* Moore & Jeffords, 1945 (ce n'est pas trahir la pensée de Sokolov que d'y ajouter deux genres définis postérieurement à son travail, *Angustiphyllum* Altevogt, 1965 et *Crassicyclus* Soto, 1978), d'autre part celle de Weyer (1975) – pulvérisatrice – qui réduit la famille aux seuls genres *Hadrophyllum* et *Microcyclus*. Cette conception est suivie par Hill (1981).

Quelques remarques et réflexions sur la classification de Weyer: elle est intéressante en ce sens qu'elle tente de traquer les homéomorphies d'une « famille » dont le polyphylétisme fut suspecté il y a déjà 40 ans par Bassler (1937: 189) « these so-called simple corals may be derivatives of species of quite different affinities ».

On peut remarquer que certains critères systématiques retenus par Weyer, ceux par exemple concernant les septes, sont sujets à de grandes variations: il s'agit de la longueur du septe cardinal et de la contrainte des septes mineurs.

Chez *Hadrophyllum orbigny*, le protosepte cardinal peut être long ou très réduit, il en est de même chez *Gymnophyllum wardi* Howell, 1945 (Sutherland & Haugh 1969: fig. 10) où son raccourcissement ne paraît pas toujours lié au développement d'une bosse axiale.

Chez *Microcyclus thedfordensis* Bassler, 1937 (Bassler 1937: figs 8, 9), les septes mineurs ne sont visiblement pas contrainants alors que cela semble la règle chez *M. discus*.

Si la création d'une famille distincte, les Combophyllidae Weyer, 1975, pour les formes à microstructure trabéculaire, *Combophyllum* et *Ludwigacia*, est tout à fait justifiée, en revanche la place de *Baryphyllum* et de *Barylasma* parmi les Plerophyllidae Koker, 1924 nous paraît contestable. En effet, ces genres – dont la microstructure est inconnue – ne présentent pas les caractéristiques principales de la famille où « five septa (cardinal, alar, and counter-lateral) are longer, thicker, taller, and more rhopa-

loid than others, while counter septum is shorter » (Hill 1981: F326); seul le dernier élément de la diagnose leur est applicable.

Cette dernière caractéristique, attestée chez *Baryphyllum* (*B. verneuilanum* Milne-Edwards & Haime, 1850), se retrouve également chez *Barylasma* (*B. ovale* (Bassler, 1937)) et chez *Barylasma?* (*B. ? tennesseense* (Miller & Gurley, 1895) et *B. ? pedunculatum* (Bassler, 1937)). De plus, chez toutes ces espèces, les septes mineurs ne sont pas exprimés (ou sont rudimentaires: *B. ? tennesseense* figuré par Bassler 1937: pl. 32, fig. 12) ce qui n'est pas le cas d'un certain nombre de Plerophyllina et Plerophyllidae. Enfin, chez *Barylasma* et *Barylasma?* la fossule cardinale se trouve sur le côté long ou convexe du polypier (chez *Baryphyllum* l'apex paraît central) tandis que chez *Plerophyllum* – seul genre de la famille pour lequel nous ayons des données – Hill (1981: F326) indique « cardinal side commonly concave ». On notera au passage que chez *Cumminsia* la fossule cardinale se trouve sur le côté long/convexe du polypier tandis que chez les Hapsiphyllidae, parmi lesquels le genre est classé par Weyer, cette fossule est située côté concave...

Les genres *Baryphyllum*, *Barylasma* et *Barylasma?* forment un ensemble homogène et leur regroupement est tout à fait satisfaisant mais il nous semble préférable de placer la sous-famille des Baryphyllinae en dehors des Plerophyllina.

Les affinités cyathaxonides du genre *Gymnophyllum* sont confortées par un caractère qui ne semble pas avoir été clairement distingué par les auteurs et ne figure pas dans les diagnoses. Chez certains spécimens (Sutherland & Haugh 1969: pl. 4, figs 6, 12a, 13) le développement d'espaces interseptaux médio-périphériques individualise une structure axiale de type columelle qui constitue l'une des caractéristiques de la famille. Par ailleurs, chez *Combophyllum osismorum* Milne-Edwards & Haime, 1850, entre les septes de la zone centrale et ceux de la zone périphérique, on observe très souvent une discontinuité qui délimite une indécise structure axiale (Plusquellec & Semenov-Tian-Chansky 1972: figs 7-10). C'est cette disposition que Hill (1981) a retenue pour placer les Combophyllidae Weyer, 1975 dans les Metriophyllina aux côtés des Cyathaxoniidae Milne-Edwards & Haime, 1850.

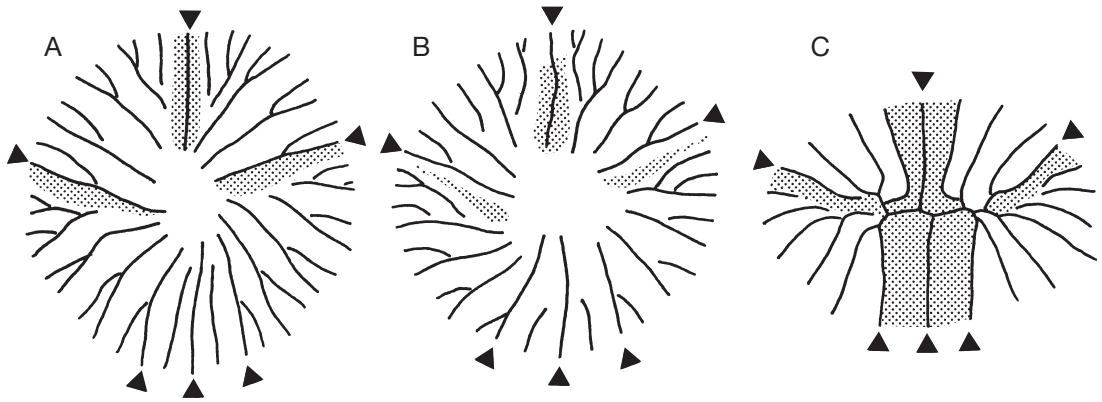


FIG. 16. — Diagramme septal de quelques Hadrophyllidae; A, *Crassicyclus*; B, n. gen. P; C, *Angustiphyllum*.

À quelle famille ou sous-famille de la classification de Weyer rattacher les genres *Crassicyclus* Soto, 1978, *Angustiphyllum* Altevogt, 1965 et le nouveau genre P? Faut-il créer des sous-familles au sein des Hadrophyllidae *sensu stricto*?

Le genre *Hadrophyllum*, représenté par les espèces *H. orbigny* et *H. asturicum*, possède de nombreux caractères originaux; son dispositif septal à fossules fermées et rhopaloïdes se différencie très nettement de celui de *Microcyclus* et nécessite la création de deux sous-familles chez les Hadrophyllidae: Hadrophyllinae n. status et Microcyclinae n. subfam.

Quant aux genres *Crassicyclus*, *Angustiphyllum* et n. gen. P, ils possèdent un squelette principalement ou totalement massif, une muraille septothécale (ou proche de ce type chez n. gen. P) et des septes fibreux non trabéculaires dits « fibro-lamellaires »; les éléments horizontaux du squelette sont représentés par des tabellae chez *Crassicyclus* (Plusquellec inédit) et *Angustiphyllum* (Altevogt 1965) mais ils n'ont pas été observés chez le nouveau genre P.

– *Crassicyclus*: les fossules sont nettes mais ouvertes, la fossule cardinale plus marquée, les protoseptes antipode, périantipodes et alaires sont longs et de même taille, le protosepte cardinal un peu raccourci, les septes mineurs contratingents. L'apex est déporté côté antipode. *Crassicyclus* partage de nombreux caractères avec *Microcyclus*, genre avec lequel il a souvent été confondu, mais chez ce dernier genre

la fossule cardinale a une tendance rhopaloïde et le cardinal – bien que raccourci – est souvent plus long que les métaseptes des secteurs alaires. *Crassicyclus* peut néanmoins être placé dans la même unité taxonomique que *Microcyclus*.

– *Angustiphyllum*: ce genre semble être à première vue un *Combophyllum* « replié » perpendiculairement au plan C-K. Toutefois sa microstructure – septes fibreux non trabéculaires – montre des affinités avec les genres *Hadrophyllum*, *Microcyclus* et *Crassicyclus*. Les protoseptes, très longs, sont tous courants dans la région axiale du polypier. Les fossules cardinale et antipode, parfois alaires, sont fermées (cf. matériel armoricain inédit et très bien conservé), elles sont élargies en direction axiale et de ce fait, bien que de forme trapézoïdale, montrent une tendance rhopaloïdale. Ainsi, malgré la forme transverse du calice, le système de fossule est voisin de celui de *Hadrophyllum*. Un autre point de convergence qui mérite d'être souligné réside dans le caractère peu apparent des septes mineurs, dans un genre comme dans l'autre ainsi que la présence de contratingences anormales (Fig. 16). Ces caractères morphologiques, associés aux caractères microstructuraux, justifient l'attribution du genre aux Hadrophyllidae comme le proposait déjà Birenheide (1978). De plus nous le plaçons parmi les Hadrophyllinae n. status. L'attribution du genre *Angustiphyllum* aux Homalophyllinae (Altevogt 1965) ou la création d'une sous-famille basée sur

la présence de très contestables synaptiques (Soto 1986) ne nous paraît pas justifiée.

– Nouveau genre P : le dispositif septal de ce genre est du même type que celui de *Crassicyclus*, septes cardinal bas et raccourci, antipode et alaires longs, fossules ouvertes, fossule cardinale côté convexe/long du polypier, septes mineurs principalement contratingents. À l'exception d'une caractéristique morphologique, la concavité du calice (au moins chez l'espèce type) et peut-être de caractéristiques microstructurales, à savoir l'orientation « inverse » des fibres du sclérenchyme septal et certains éléments additionnels de la muraille, les autres caractères permettraient de rapporter le genre aux Hadrophyllidae. Nous le plaçons provisoirement dans cette famille, en revanche, son attribution sous-familiale définitive est prématurée et la création d'une nouvelle unité du groupe sous-famille est à envisager.

Pour conclure nous proposons quelques modifications à la systématique de Weyer en scindant les Hadrophyllidae en au moins deux sous-familles :

1) les Hadrophyllinae n. status représentés par les genres *Hadrophyllum* et *Angustiphyllum*, et définis comme suit : Hadrophyllidae à fossules fermées et rhopaloïdes, à appareil septal constitué de costoseptes et à face proximale dépourvue d'« épithèque » ; Dévonien moyen ;

2) les Microcyclinae n. subfam. avec les genres *Microcyclus* et *Crassicyclus* : Hadrophyllidae à fossules ouvertes, à appareil septal formé de septes *sensu stricto* et à face proximale pourvue de stries de croissances concentriques (« épithèque ») ; Dévonien inférieur et moyen.

Les Cumminsiinae sont rapportés avec réserve aux Hapsiphyllidae et les Baryphyllinae placés en *Familiae incertae sedis*.

## Remerciements

L'auteur remercie vivement W. A. Oliver pour son aide, amicale, précieuse et maintes fois renouvelée, relative aux gisements à *Hadrophyllum* (renseignements inédits, communication de cartes topographiques et géologiques avec annotations manuscrites) et à la bibliographie, P. Semenoff-Tian-Chansky pour les références concernant la vie et l'œuvre de H. Milne-Edwards et de son collabo-

rateur J. Haime, H. Zibrowius pour d'intéressantes informations sur les coraux actuels, E. Poty pour les renseignements relatifs à *H. edwardsianum*, P. Morzadec pour la traduction de l'incontournable « Weyer 1975 », R. Gourvenec pour la relecture pointue du tapuscrit ainsi que les rapporteurs B. Mistiaen et F. Soto pour leurs remarques constructives et pertinentes.

## RÉFÉRENCES

- ALLOITEAU J. 1952. — Madréporaires post-paléozoïques, in PIVETEAU J. (ed.), *Traité de Paléontologie*. 1. Masson et Cie, Paris: 539-684.
- ALTEVOGT G. 1965. — Die systematische Stellung von *Angustiphyllum cuneiforme* n. gen. n. sp., einer eigenartigen Tetrakoralle aus dem Mitteldevon Nordspaniens. *Paläontologische Zeitschrift* 39 (1/2): 84-93.
- ALTEVOGT G. 1967. — Devonian tetracorals from Spain and their relation to North America species, in OSWALD D. H. (ed.), *International Symposium on the Devonian System*. Volume 2. Alberta Society of Petroleum Geologists, Calgary: 755-769.
- ARCHIAC A. D' 1856. — *Notice sur la vie et les travaux de Jules Haime*. Imprimerie L. Martinet, Paris, 12 p.
- BASSLER R. S. 1937. — The Paleozoic rugose coral family Paleocyclusidae. *Journal of Paleontology* 11 (3): 189-201.
- BIRENHEIDE R. 1971. — Untersuchungen an *Microcyclus chypeatus* (Goldfuss) (Rugosa: Mitteldevon). *Senckenbergiana Lethaea* 52 (5/6): 501-527.
- BIRENHEIDE R. 1978. — *Rugose Korallen des Devon. Leitfossilien Begründet von Georg Gürich*, 2. Gebrüder Borntraeger, Berlin; Stuttgart, 265 p.
- BIRENHEIDE R. & SOTO F. 1977. — Rugose corals with wall-free apex from the Lower Devonian of the Cantabrian Mountains, Spain. *Senckenbergiana Lethaea* 58 (1/3): 1-23.
- BROWN T. C. 1909. — Studies on the morphology and development of certain rugose corals. *Annals of the New York Academy of Sciences* 19 (3) pt. 1: 45-97.
- CAMPBELL G. T. 1942. — Middle Devonian stratigraphy of Indiana. *Geological Society of America, Bulletin*: 691-754, 1055-1071.
- COTTON G. 1973. — *The Rugose Coral Genera*. Elsevier, Amsterdam; London; New York, 358 p.
- COTTON G. 1981. — *The Rugose Coral Species*. G. Cotton, Kidderminster, 278 p.
- COTTON G. 1984. — *The Revised Rugose Coral Genera*. G. Cotton, Kidderminster, 283 p.
- COTTREAU J. 1940. — Coralliaires, brachiopodes et crinoïdes mésodévonien du Sahara mauritanien et



- occidental. *Bulletin de la Société géologique de France* 5 (X): 187-200.
- DAVIS W. J. 1887. — *Kentucky Fossil Corals, a Monograph of the Fossil Corals of the Silurian and Devonian Rocks of Kentucky*. Kentucky Geological Survey, Frankfort, 139 pls (daté 1885, publié en 1887).
- DUERDEN J. E. 1905. — The morphology of the Madreporaria, VI. The fossula in rugose corals. *Bulletin of Marine Biological Laboratory* 9: 27-52.
- FRECH F. 1886. — Die Cyathophylliden und Zaphrentiden des Deutschen Mitteldevon. *Palaeontologische Abhandlungen* 3: 3-119.
- FROMENTEL E. DE 1858-1861. — *Introduction à l'étude des polypiers fossiles*. F. Savy, Paris, 357 p.
- HILL D. 1981. — Coelenterata, Rugosa and Tabulata, in TEICHERT C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Volumes 1 et 2. The Geological Society of America, Inc.; The University of Kansas, Boulder, Colorado; Lawrence, Kansas, 429 p.
- ICZN 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London, xxix + 306 p.
- JEANDET F.-A. 1881. — Henri Milne-Edwards, notice biographique. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de Saône-et-Loire* 1: 197 (portrait), 249-259.
- JEFFORDS R. M. 1955. — Septal arrangement and ontogeny in some porpitud corals. *University of Kansas Paleontological Contributions*: 2-16.
- KLAPPER G. & OLIVER W. A. 1995. — The Detroit River Group is Middle Devonian: Discussion on "Early Devonian age of the Detroit River Group, inferred from Arctic stromatoporoids". *Canadian Journal of Earth Sciences* 32: 1070-1073.
- LAFUSTE J. & PLUSQUELLEC Y. 1988. — Révision des *Beaumontia* décrits par Milne-Edwards & Haime (Tabulata; Dévonien, Carbonifère). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., sect. C, 10 (3): 179-197.
- LE MAÎTRE D. 1950. — Observations nouvelles sur les coraux du Dévonien de la Saoura (Sud-Oranais). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 230: 990-992.
- LE MAÎTRE D. 1952a. — 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*, 1<sup>ère</sup> sér., *Paléontologie* 12: 1-171.
- LE MAÎTRE D. 1952b. — Contribution à l'étude des faunes paléozoïques de l'Adrar mauritanien (Sahara occidental). *Bulletin de la Direction des Mines* 15: 295-383.
- LECOMPTE M. 1952. — Madrépores paléozoïques, in PIVETEAU J. (ed.), *Traité de Paléontologie*. 1. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris: 419-538.
- LUDWIG R. 1867-1870. — Korallenstöcke aus palaeolithischen Formationen. *Palaeontographica* 17: 129-135.
- MILNE-EDWARDS H. M. & HAIME J. 1850. — *A Monograph of the British Fossil Corals*. Part I. Introduction. Palaeontographical Society, London, 85 p.
- MILNE-EDWARDS H. M. & HAIME J. 1851. — Monographie des Polypiers fossiles des terrains palaeozoïques, précédée d'un tableau général de la classification des Polyypes. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle* 5: 1-502.
- MOORE R. C. & JEFFORDS R. M. 1945. — Description of Lower Pennsylvanian corals from Texas and adjacent states. *University of Texas Publication* 4401: 63-208.
- OLIVER W. A. 1976. — Noncystimorph colonial rugose corals of the Onesquethaw and Lower Cazenovia Stages (Lower and Middle Devonian) in New York and adjacent areas. *Geological Survey Professional Paper* 869: 1-156.
- OLIVER W. A. 1977. — Biogeography of Late Silurian and Devonian rugose corals. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 22: 85-135.
- OLIVER W. A. & PEDDER A. E. H. 1979. — Rugose corals in the Devonian stratigraphical correlation, in HOUSE M. R., SCRUTTON C. T. & BASSETT M. A. (eds), *The Devonian system*. *Special Papers in Palaeontology* 23: 233-248.
- PLUSQUELLEC Y. 1971. — Révision du genre *Microcyclus* Meek et Worthen 1868 (Tétracoralliaire). *Annales de la Société géologique du Nord* 91 (2): 129-138.
- PLUSQUELLEC Y. 2005. — *Hadrophyllum asturicum* n. sp., Rugosa du Dévonien de la Chaîne Cantabrique (Espagne): seul représentant du genre hors l'Amérique du Nord. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mh.* 1: 46-64.
- PLUSQUELLEC Y. & SEMENOFF-TIAN-CHANSKY P. 1972. — Révision de *Combophyllum osismorum* M. E. et H., 1850 (Tétracoralliaire dévonien). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3<sup>e</sup> sér., sect. C, Sciences de la Terre, 100: 411-461.
- PLUSQUELLEC Y., WEBB G. E. & HOEKSEMA B. W. 1999. — Automobility in Tabulata, Rugosa, and extant Scleractinian analogues: stratigraphic and paleogeographic distribution of Paleozoic mobile corals. *Journal of Paleontology* 73 (6): 985-1001.
- QUENSTEDT F. 1879-1881. — *Die Röhren- und Sternkoralle in Petrefactenkunde Deutschlands* 6. Fues's Verlag, Leipzig: 145-624; Atlas (1881): pls 143-184.
- ROEMER F. 1883. — *Lethaea geognostica*, I. Theil. *Lethaea palaeozoica. Coelenterata*. Schweizerbart'sche Verlags-handlung, Stuttgart: 324-543 (daté 1880, publié en 1883).
- ROHART J.-C. & SEMENOFF-TIAN-CHANSKY P. 1981. — Description des types de *Hexagonaria davidsoni* (Milne-Edwards et Haime) et de « *Pseudoacervularia* » profunda (Michelin), tétracoralliaires du Dévonien du Boulonnais. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., sect. C, 3 (1): 3-29.
- SCHINDEWOLF O. H. 1942. — Zur Kenntnis der Polycœlien und Plerophyllen. Eine Studie über den Bau

- der "Tetrakorallen" und ihre Beziehungen zu den Madrepোরarien. *Abhandlungen des Reichsamts für Bodenforschung*, N. F. 204: 1-324.
- SCRUTTON C. T. 1973. — Palaeozoic coral fauna from Venezuela, II. Devonian and Carboniferous corals from the Sierra de Perijá. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 23 (4): 223-281.
- SEMENOFF-TIAN-CHANSKY P. 1974. — *Recherches sur les tétracoralliaires du Carbonifère du Sahara occidental*. CNRS, Paris, sér. Géologie 21, 316 p.
- SHIMER H. W. & SHROCK R. R. 1944. — *Index Fossils of North America*. The MIT Press, Cambridge, Mass., 837 p.
- SOKOLOV B. S. 1971. — Porifera, Archaeocyatha, Coelenterata, Vermes, in ORLOV Y. A. (ed.), *Fundamentals of Paleontology*. Volume II. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 900 p. (traduction de l'original de 1962).
- SOTO F. 1977. — Sur la distribution des Hadrophyllidae dans le Dévonien de la Péninsule Ibérique. *Mémoires du BRGM* 89: 108-111.
- SOTO F. 1986. — Consideraciones sobre la posición sistemática del género *Angustiphyllum* Altevogt (Coelenterata, Rugosa) del Devónico media de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Revista Española de Paleontología* 1: 63-72.
- SPRIESTERBACH J. 1942. — Der Lenneschiefer (Stratigraphie, Fazies und Fauna). *Abhandlungen des Reichsamts für Bodenforschung*, N. F. 203, 219 p.
- STACHE G. 1883. — Fragmente einer afrikanischen Kohlenkalkfauna aus dem Gebiete der West-Sahara. *Denkschriften der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 46: 369-418.
- STEWART G. A. 1938. — Middle Devonian corals of Ohio. *Geological Society of America Special Papers* 8, 119 p.
- STOLARSKI J. 1992. — Transverse division in a Miocene scleractinian coral. *Acta Palaeontologica Polonica* 36 (4): 413-426.
- STOLARSKI J. 1995. — Ontogenetic development of the thecal structures in caryophylline scleractinian corals. *Acta Palaeontologica Polonica* 40 (1): 19-44.
- STUMM E. C. 1949. — Revision of the families and genera of the Devonian tetracorals. *Geological Society of America, Memoir* 40: 1-92.
- STUMM E. C. 1951. — *Type Invertebrate Fossils of North America (Devonian)*. Tetracoralla; Hadrophyllidae, Syringaxonidae, Acrophyllidae, and Halliidae [unit 1-F, pt. A]. Wagner Free Institute of Science: cards 1-88.
- STUMM E. C. 1964. — Silurian and Devonian corals of the Falls of the Ohio. *The Geological Society of America, Memoir* 93: 1-184.
- SUTHERLAND P. K. & HAUGH B. N. 1969. — The discoid rugose coral *Gymnophyllum*: growth form and morphology, in CAMPBELL K. S. W. (ed.), *Stratigraphy and Palaeontology, Essays in Honour of Dorothy Hill*. A. N. U. Press, Canberra: 27-42.
- TERMIER G. & H. 1950. — *Paléontologie marocaine*. II. Invertébrés de l'Ère Primaire fasc. 1 Foraminifères, spongiaires et coelentérés. Hermann & Cie, Paris, 220 p.
- VAUGHAN T. W. & WELLS J. W. 1943. — Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. *Geological Society of America, Special Papers* 44: 1-363.
- VOLLBRECHT E. 1928. — Die entwicklung des Septalapparates bei Semiaphyllum: ein Beitrag zur Entwicklung des Septalapparates der Rugosen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage band* 59 (B): 1-30.
- WELLS J. W. 1947. — Provisional paleoecological analysis of the Devonian Rocks of the Columbus Region. *Ohio Journal of Science* 47 (3): 119-126.
- WEYER D. 1974. — Das Rugosa-Genus *Antiphyllum* Schindewolf, 1952 (Unternamur, Oberschlesisches Steinkohlenbecken). *Casopis pro Mineralogii a Geologii* 19 (4): 345-365.
- WEYER D. 1975. — Combophyllidae (Anthozoa, Rugosa) im Mitteldevon des Thüringer Schiefergebirges. *Freiberger Forschungshefte C* 304: 7-31.
- WOODROW D. L., DENNISON A. F., ETTENSOHN F. R., SEVON W. T. & KIRCHGASSER W. T. 1988. — Middle and Upper Devonian stratigraphy and paleogeography of the Central and Southern Appalachians and Eastern Midcontinent, USA, in McMILLAN N. J., EMBRY N. J. & GLASS D. J. (eds), *Devonian of the world*. *Canadian Society of Petroleum Geologists* 1: 277-301.
- ZIBROWIUS H. 1980. — Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mémoires de l'Institut océanographique Fondation Albert I<sup>er</sup> de Monaco* 11: 1-284.

Soumis le 12 janvier 2005;  
accepté le 31 mai 2005.

ANNEXE

TABLEAU 1. — *Hadrophyllum orbigny*, données numériques. Abréviations : **L**, diamètre suivant C-K; **L'**, diamètre suivant les alaires; **H**, hauteur maximale du polypier; **Za**, diamètre de la zone apicale; **F sept**, formule septale de l'aire calcinale centrale (successivement nombre de septes majeurs dans le secteur alaire gauche, droit, dans le secteur périanthipode gauche puis droit, voir exemple Figure 11); **N sept maj**, nombre total de septes majeurs de l'acc + 6 protoseptes.

Spécimen	L	L'	H	Za	F sept	N sept maj
EM 15 139/1	13,0	12,6	5,5	5,5	55 55	(20+6) 26
2	15,5	15,0	6,5	4,0	55 66	(22+6) 28
3	12,0	11,4	6,5	3,0		(21+6) 27
EM 15 140/1	12,5	12,0	7,0	5,0		
2	10,5	10,0	7,3	1,5		
3	10,5	10,2	6,3	2,0	56 65	(22+6) 28
4	11,5	10,6	7,5	1,5		
5	17,0	16,3	9,0	4,0		
EM 15 161/1	14,0	13,4	5,8	3,0		
2	11,5	12,2	6,0	5,0	55 65	(21+6) 27
3	14,7	13,5	9,1			
4	13,5	12,1	4,5			
5	14,0	12,9	7,2		56 55	(21+6) 27
6	13,0	12,5	7,5			
7	13,0	11,4	8,5	2,5	55 65	(21+6) 27
8	13,0	12,1	8,7	3,0	65 56	(22+6) 28
USNM 52 905.A	15,9	15,2	9,6	6,0	56 76	(24+6) 30
B	13,4	13,1	8,5	7,0	56 65	(22+6) 28
C	8,8	8,4	5,6	3,0	55 54	(19+6) 25
D	10,7	10,3	7,0	3,0	55 55	(20+6) 26
E	13,1	13,0	8,1	6,0	66 55	(22+6) 28
USNM 52 905a.1	12,2	11,4	10,4	4,5	55 56	(21+6) 27
2	11,0	10,2	9,1	3,5	55 55	(20+6) 26
3	12,5	12,0	7,4	2,0	55 55	(20+6) 26
4	10,6	10,0	8,6	2,5	45 55	(19+6) 25
5	10,5	10,3	6,0	3,5	55 55	(20+6) 26
6	12,0	11,1	9,4	2,5	54 -6	
7	9,3	9,2	4,8	3,5	55 44	(18+6) 24
8	13,5	13,3	5,8	3,5	55 55	(20+6) 26
9	16,1	16,2	8,7		66 55	(22+6) 28
10	13,7	13,7	6,8	4,0	44 55	(18+6) 24
11	13,0	12,7	8,4	6,0	77 65	(25+6) 31
12	11,8	11,3	7,6	1,5	55 45	(19+6) 25
13	13,1	12,7	7,8	3,5	44 55	(18+9) 24
14	12,2	11,5	6,4	2,5	44 56	(19+6) 25
15	12,2	11,8	10,5	2,5	45 67	(22+6) 28
16	19,5	18,2	9,6	5,5	66 77	(26+6) 32
17	11,6	11,1	7,5	4,0	55 44	(18+6) 24
18	12,1	11,5	8,0	2,5	55 56	(21+6) 27
19	12,5	11,5	7,5	3,0	55 66	(22+6) 28
20	11,4	10,6	7,7	4,0		
21	13,1	12,5	7,8	2,5	55 65	(21+6) 27
22	10,5	10,3	8,1	3,5	54 55	(19+6) 25
23	11,1	10,7	5,5	5,0	55 54	(19+6) 25
24	9,6	9,5	6,6	3,0	55 44	(18+6) 24
25	10,1	10,2	6,6	4,0	55 55	(20+6) 26
26	10,1	9,5	8,3	2,5	54 56	(20+6) 26
27	9,9	9,7	6,3	2,5	65 45	(20+6) 26
28	11,4	10,6	7,0	3,5	55 55	(20+6) 26
29	10,7	10,3	8,3	2,0	54 65	(20+6) 26
30	11,8	11,5	6,6	3,5	55 66	(22+6) 28
31	10,2	10,4	7,0	3,5	55 66	(22+6) 28

Spécimen	L	L'	H	Za	F sept	N sept maj
32	10,2	9,6	8,2		55 55	(20+6) 26
33	11,9	11,5	7,5	2,0	55 66	(22+6) 26
34	8,7	8,6	6,4	2,0	55 55	(20+6) 26
35	9,0	9,3	5,7		44 44	(16+6) 24
36	10,5	10,0	7,5		55 54	(19+6) 25
37	9,3	9,1	7,3	3,0	44 45	(17+6) 23
38	9,6	9,1	6,3	2,5	44 44	(16+6) 22
39	9,7	9,3	6,5	3,0	65 55	(21+6) 27
40	10,6	10,2	8,8	2,5	54 45	(18+6) 24
41	11,2	10,1	7,0			
42	14,5	13,6	8,2	6,5	66 66	(24+6) 30
43	11,3	11,4	4,4	4,5		
44	15,5	14,8	4,5	7,0		
45	14,2	13,3	5,9	4,0	66 66	
46	13,1	13,0	6,0	5,5		
47	12,9	12,2	3,9	3,5		
48	14,2	14,4	6,7	5,5		
49	9,9	9,6	5,8	2,5		
USNM 37262.1	13,9	14,1	6,0	7,0		
2	12,5	12,3	4,5			
Somme	873,1	839,2	514,9	226,0		1401
Nombre	72	72	72	62		53
Moyenne	12,13	11,66	7,15	3,64	4,9 5,1 5,2 5,2	26,4