AVERTISSEMENT

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

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

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

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

THESE DE DOCTORAT

Présentée et soutenue publiquement par

Raphaël VASSEUR

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LORRAINE

Spécialité : Paléontologie

Extinctions et recouvrements de coraux au cours de la crise Pliensbachien - Toarcien

Soutenue le 12 décembre 2018 devant le jury composé de :

M. ARETZ Markus	Maître de conférences – Université Paul Sabatier	Rapporteur
Mme VENNIN Emmanuelle	Professeur – Université de Bourgogne Franche-Comté	Rapporteur
M. CHARBONNIER Sylvain	Maître de conférences – Muséum National d'Histoire Naturelle	Examinateur
M. HUAULT Vincent	Maître de conférences – Université de Lorraine	Examinateur
Mme LAZAR Iuliana	Professeur – Université de Bucarest	Examinateur
Mme MARTINDALE Rowan C.	Professeur assistant – Université du Texas (Austin)	Examinateur
M. NEIGE Pascal	Professeur – Université de Bourgogne Franche-Comté	Examinateur
M. LATHUILIERE Bernard	Professeur – Université de Lorraine	Directeur de thèse

Laboratoire de recherches : GeoRessources - Campus Aiguillettes Université de Lorraine Faculté des Sciences et Technologies, "Entrée 3B" Rue Jacques Callot BP 70239 54506 Vandoeuvre-lès-Nancy CEDEX – France - Tél : +33 (0)3 72 74 55 15

Résumé

Le passage entre les étages géologiques du Pliensbachien et du Toarcien au Jurassique inférieur est suivi au Toarcien inférieur par un évènement anoxique d'importance planétaire (TOAE pour Toarcian Oceanic Anoxic Event). Dans les archives de l'histoire de la terre, ce moment correspond en bien des endroits à un temps de fossilisation massive de matière organique donnant ici où là des roches mères d'intérêt pétrolier. Si, en termes de fluctuation du niveau eustatique, ces évènements sont souvent situés dans une zone d'inondation maximale de 2ème ordre, ils sont aussi interprétés comme une perturbation globale du cycle du carbone avec acidification des océans, liée à la mise en place des provinces ignées du Karroo-Ferrar en Afrique du Sud et en Amérique du Sud, contrées jointives à ce moment-là. Il s'agit d'une période de réchauffement global faisant suite à une période particulièrement froide au Pliensbachien. Cette perturbation écologique globale a certainement affecté la biosphère dans une mesure qui reste aujourd'hui très mal connue. Nous connaissons des études par exemple sur des ammonites ou des bivalves dont la définition stratigraphique permet rarement de distinguer l'impact du passage de la limite entre les deux étages du passage au Toarcien inférieur de la TOAE et la seule étude disponible sur les coraux est une étude purement bibliographique (Lathuilière et Marchal 2009) qui laisse supposer une extinction significative sur la même période. Les coraux sont très généralement des marqueurs particulièrement précieux des perturbations écologiques majeures comme on peut le voir pour les cinq grandes extinctions et même pour la sixième extinction en cours. Cette extinction au Pliensbachien-Toarcien pour l'instant considérée de second ordre mérite donc d'être analysée de ce point de vue.

Dans le cadre de cette thèse, des collectes de coraux ont été effectuées sur le terrain au Maroc et en Italie dans un contexte sédimentologique défini de part et d'autre de la limite Pliensbachien - Toarcien.

Les prélèvements ont été réalisés de façon à pouvoir évaluer la diversité ainsi que, dans la mesure du possible, la variabilité intraspécifique. Le traitement statistique des données a été réalisé dans le souci d'assurer une bonne connaissance de la variabilité pour fournir une taxinomie fiable dans l'optique de comparer des populations comparables en termes d'analyse de la diversité, des extinctions et des apparitions de taxons.

Au total, 107 espèces ont été décrites (dont au moins 19 nouvelles espèces) réparties parmi 60 genres (dont 5 nouveaux) dans au moins 22 familles (dont 1 nouvelle).

Cette étude nous révèle pour les eaux froides et chargées en matière organique du Pliensbachien des assemblages de coraux présentant une grande part d'affinité avec les faunes du Trias (en termes de genres et familles). Ils partagent une partie de leurs niches écologiques sur les plateformes internes de l'ouest téthysien avec des bivalves constructeurs de récifs connaissant alors un succès évolutif fulgurant : les lithiotidés. Les données récoltées témoignent de conditions ayant contraint les coraux à s'adapter et à se diversifier pour se maintenir lors de cette période peu propice, au profit des formes solitaires et phacéloïdes et au détriment des formes de plus hauts niveaux d'intégration.

Au Toarcien inférieur, le réchauffement global des eaux couplé à la disparition quasi-totale des concurrents des coraux a permis une explosion de diversité déterminante pour l'avenir de ce groupe avec la mise en place de faunes d'assemblages très similaires à celles du Jurassique

moyen et supérieur (en terme de genres, familles et morphologies coloniales). Il s'agit d'un évènement d'extinction biphasé dont la première phase se produit au passage entre Pliensbachien et Toarcien, la seconde phase correspondant au passage du TOAE. L'évènement pris dans son ensemble amène à l'extinction de près de 97% des espèces de coraux présentes au Pliensbachien.

Summary

The transition from the Pliensbachian to the Toarcian geological stages in Lower Jurassic is followed by a global oceanic anoxic event during the lower Toarcian (TOAE for Toarcian Oceanic Anoxic Event). This moment corresponds to a massive fossilization time for organic matter in the worldwide geological record that produced here and there source rocks of petroleum interest. Concerning the eustatic fluctuations, these events are associated to a second-order maximal flooding zone. They are also interpreted as the remains of a global carbon-cycle perturbation case associated with oceanic acidification and correlated with the setup of Karoo-Ferrar igneous provinces in the southern Pangea territories corresponding to present-day Southern Africa and Southern America. It corresponds to a period of global warming that directly follow a global cooling at the Pliensbachian. This worldwide ecological perturbation probably disturbed the biosphere in a degree that is still poorly quantified. For example, studies about ammonites and bivalvs are known but the stratigraphic definition generally do not allow to distinguish the Pliensbachian-Toarcian boundary itself to the TOAE effect on these fauna. One single available study about corals is purely bibliographic (Lathuiliere and Marchal 2009) and suggests a significant extinction event for this group at the same period. Corals are generally precious indicators for major ecological disruptions as it is testified in the case of the big-five major crisis and the current sixth one. The Pliensbachian-Toarcian extinction has been considered up-to-now as a second-order crisis event and require to be studied as such.

In the context of this thesis, fossilized corals have been collected in the field in Morocco and Italy in a well-defined sedimentological context before and after the Pliensbachian-Toarcian boundary.

Sampling has been in view to quantify the diversity and as far as possible, the intraspecific variability. The statistical treatment of the data has been realized in view to provide a satisfying quantification of the variability in order to supply a strong taxonomy and be able to compare comparable populations in analyses of diversity, extinctions and apparitions of taxons.

In total, 107 species have been describes (including at least 19 new species) as part of 60 genera (including 5 new ones) among 22 families (including a new one).

According to this study, the cold and highly concentrated in organic matter oceanic waters of the Pliensbachian contained corals faunas with an important affinity with Triassic faunas (in terms of genera and families). They shared the ecological niches of the western tethysian inner platforms with the lithiotids, a group of aberrants reefal bivalvs that demonstrated a stupendous evolutive success during the same period. Collected data attest of conditions that constrained corals to adapt and diversify in view to maintain during these unfavourable times, for the benefit of the solitary and phaceloid form but at the expense of the highly integrated forms.

During the Lower Toarcian, global warming of oceanic waters associated with the almost total disparition of the competitors premised an explosion of diversity that is determinant for the future of the corals, with the apparition of faunal assemblages very similar to the typical Middle and Upper Jurassic ones (in terms of genera, families and colonial morphologies). It is a two-folded extinction event with a first phase during the Pliensbachian –Toarcian transition and a second phase at the onset of the TOAE. In the end, this pulsed event led to the extinction of approximately 97% of the Pliensbachian coral species.

Remerciements

Merci à Emmanuelle Vennin, Markus Aretz, Vincent Huault, Rowan Clare Martindale, Pascal Neige et Sylvain Charbonnier d'avoir accepté de prendre part au jury de ce travail de thèse.

La tentation fût grande de me contenter pour mes remerciements d'une citation très inspirée prêtée à Nietzsche par un artiste du théâtre français : "Je ne reconnais le *droit* à personne de *m'accorder ses louanges*". Ceux qui m'auront un tant soit peu côtoyé reconnaitront certainement dans cette idée l'insidieuse paresse qui teinte mes entreprises dès que je la laisse faire. La suite de ce texte ne racontera pas si l'allongement de mes remerciements s'explique par une volonté de fer de résister à mes tendances naturelles, par le fait que je n'ai retrouvé trace dans Nietzsche de la citation sus-citée ou par une profonde envie d'exprimer ma sincère gratitude aux personnes qui, de près ou de loin, ont collaboré (parfois à leur insu) au bon déroulement de ces trois années de thèse. Nous passerons également sous silence tout soupçon prononcé que je puisse prendre plaisir à m'exprimer ici, malgré la culpabilité (mêlée de fierté) d'avoir tant à amputer au règne végétal pour la matérialisation concrète de ce magnifique cale-porte que représente ce travail de thèse (qui est aussi tout indiqué comme presse-herbier). Avant de perdre mes lecteurs ennuyés, je m'engage pour la suite de cet exposé à museler autant que possible ces envolées lyriques verbeuses qui se bousculent dans un esprit fatigué et satisfait de fin de rédaction. Qui plus-est, je crains que la nature très particulière (teintée de sado-masochisme latent) des relations amico-professionnelles des jeunes et moins jeunes chercheurs du laboratoire GéoRessources ne me fasse glisser, tôt ou tard, dans un registre bien moins mélodieux.

Je souhaite en premier lieu remercier mes Directeurs de thèse, Iuliana Lazar et Bernard Lathuilière. Merci Bernard pour cette confiance que tu m'as accordée en m'acceptant comme « thésard » malgré un parcours universitaire peu habituel et accéléré dans le domaine de la géologie. Merci également pour ces rapports professionnels intelligents, teintés de profonde humanité et de respect mutuel qui m'ont permis de développer avec joie et sérénité mes capacités de Paléontologue en herbe. J'ai beaucoup appris de nos échanges, et dans un large spectre qui dépasse allègrement les limites de la paléontologie des coraux. Merci Iuliana pour ta confiance et ta bienveillance rayonnante.

Cette même confiance m'a également été accordée par Jacques Pironon qui a consenti avec enthousiasme à mon entrée en thèse. Merci Jacques pour cela et pour cette ouverture de dialogue qui a permis de résoudre harmonieusement les difficultés matérielles liées au travail de la thèse.

Je voudrais aussi exprimer ma sincère gratitude aux personnes qui ont collaboré à la réalisation de ce travail. Je pense notamment aux collègues de bords multiples qui ont participé à la mise en place des missions de terrain.

Un énorme merci à Christophe Durlet pour son implication, sa bienveillance et ses conseils. Merci Christophe de m'avoir permis de bénéficier de ton expertise sur le secteur d'Amellagou couplé au plaisir du terrain en ta compagnie dynamique. Merci à Ali et Moha Ousri ainsi que leurs familles pour leur accueil chaleureux.

Je remercie grandement également Stéphane Bodin avec qui j'ai eu le plaisir de découvrir la vallée du Ziz et la vallée de Dadès et les joies de la cuisine d'Akhmed. Et oui, mes oreilles se dressent toujours lorsque j'entends le mot « corals ».

Merci à André Charrière et Hassan ElArabi qui nous ont fait découvrir le Lias supérieur du Moyen Atlas et ses richesses coralliennes.

Merci à Massimo Santantonio, Simone Fabbi et toute l'équipe italienne de l'Université de Rome avec qui j'ai pu partager la connaissance du bassin de Longobucco ainsi que les exquises spécialités de notre hôte, le majestueux « Piccolo Signore ». Cela restera une semaine de terrain mémorable.

Merci à Marc Chesnier qui a aimablement accepté de me faire découvrir ses collections personnelles de coraux du Lias français ainsi qu'à Philippe Fauré qui a fourni une partie du matériel décrit dans cette thèse.

Je remercie Khalid Elhmidi ainsi que le gouvernement Marocain qui m'ont permis d'exploiter et d'exporter du matériel national à des fins scientifiques.

Merci à Dieter Weyer, Helmut Zibrowius, Stephen D. Cairns et Edouard Poty pour nos échanges d'e-mails éclairants concernant la question de *Neorylstonia pseudocolumellata*.

Je suis redevable également à Pascal Neige qui nous a grandement aidés dans l'identification des ammonites marocaines.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance envers Sylvain Charbonnier et Jean-Michel Pacaud qui m'ont ouvert les portes des collections du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris ainsi qu'à Magali Auriat qui nous a permis de visiter les collections du Muséum Aquarium de Nancy.

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans l'aide qui m'a été prodiguée pour la réalisation des nombreuses lames minces et sections polies. Merci à Alexandre Flammang et John Moine, les « Maîtres litholamelleurs » de Géoressources pour leur aide technique et tous ces agréables moments passés en leur compagnie. Merci mille fois pour m'avoir mille fois supporté dans vos pattes tout au long de cette thèse. Merci aussi à Gilles Bessaque pour ses aides ponctuelles précieuses et son agréable compagnie.

Un chaleureux merci également à Cyrille Delangle et l'association *Terrae Genesis* qui ont mis à ma disposition le matériel m'ayant permis de réaliser une partie des lames minces dans les locaux de l'association.

Je profite de ces remerciements pour transmettre mes amitiés sincères et mes meilleurs vœux de réussite à mon compère Simon Boivin. Simon nous formons le yingyang de l'étude des coraux du Lias et j'espère avoir encore le plaisir de travailler avec toi à l'issue de nos thèses.

Ma gratitude va également à Rossana Martini pour son aide et sa bienveillance tout au long de cette thèse.

Je remercie Christophe Morlot et Jérôme Sterpenich pour m'avoir permis d'utiliser la plateforme de tomographie ainsi que pour nos rapports plus que cordiaux ayant contribué à l'atmosphère de travail agréable de ma thèse.

Je voudrais exprimer mon affection et ma gratitude à Rachida Elouardani et Patrick Lagrange que j'associe pour ces remerciements car ils partagent une même joie solaire et rayonnante. Merci pour votre aide dans le cadre de vos fonctions respectives et aussi pour tout le reste.

Merci à nos collaborateurs d'outre-Atlantique Rowan Clare Martindale, Nicholas P. Ettinger et Hannah Brame avec qui j'espère avoir encore le plaisir de travailler par la suite.

Je remercie et présente mes amitiés à tous les permanents qui ont participé de concert à l'ambiance cordiale à tendance aisément joyeuse du travail de laboratoire ainsi qu'au personnel administratif qui a su m'alléger la pénible tâche des dédales procéduriers. L'ambiance de travail saine de ce laboratoire est à mon sens en grande partie due à l'intelligence des rapports qui se maintiennent entre ses parties, suivant une hiérarchie de fonctions stricte couplée à une hiérarchie sociale modérée qui permet à chacun de trouver sa place et un espace d'expression.

Merci Zira pour ta bienveillance, tes encouragements et ta bonne humeur.

Mais cette thèse a été aussi une expérience de partage et d'amitié avec une meute étrange de spécimens hétéroclites tous plus attachants les uns que les autres, j'ai nommé mes collègues thésards et post-doctorants. La survie au sein de ce groupe n'est pas sans conséquence et j'ai dû grandement aiguiser

mon sarcasme puisque c'est le moyen le plus apprécié d'y exprimer son affection. Je n'ai nulle intention de déroger à la règle maintenant.

Seul rejeton d'une portée malingre de nouveaux arrivants, j'ai dû m'intégrer bon gré mal gré parmi un gang sous domination numérique de dangereux maniaques des inclusions fluides dont la suprématie bien qu'abolie aujourd'hui demeure ancrée comme un traumatisme clinique dans mon esprit perturbé. La Turle, Migros dit « La Grosse » et Chaton dit « Martzouille » se tirant la bourre au sommet, triptique insidieusement manipulée par « L'Escroc » et son acolyte « Le Pire ». Sous le giron de cette meute, un charmant petit couple d'innocents et joyeux drilles, Doudou et celui que je nommerai ici « Soufreman » ainsi que le bureau incorruptible (ou presque) des valeureux compères Max et Julien déjà sortis de leur chrysalide avant mon arrivée. En marge, dans son grand bureau solitaire où je fus jeté en pâture, un être à la réputation douteuse, celui qui deviendra mon cher ami Jeremy, attendait ma venue avec suspicion. Il me fallut gagner sa confiance et son estime et c'est à l'heure d'or de notre fraternelle cohabitation que nous fûmes rejoins par Valou, créature énigmatique et fascinante au cri reconnaissable entre tous et avec qui nous partageâmes des aventures rocambolesques. Enfin, la douce Maïa veillait perpétuellement, d'un œil tendre mais ferme, à ce que la marmaille vociférante des protothésards ne se blesse pas en s'amusant. Vous l'aurez compris, j'affectionne bien trop cette bande de fripouilles pour risquer de le leur dire, conformément aux règles en vigueur dans le clan.

Pourtant, tout est une fin et tout est un commencement et des cendres des départs successifs au sein de ma désormais très chère meute naquirent une nouvelle génération de protodocteurs. Très tôt, un feu latin annonça le renouveau avec la venue de Nora et de son accent chantant accompagnée de Yoram, avec qui nous fondâmes, avec le soutien actif de Max, un groupe de résistance contre les vannes sur la perte des cheveux. Puis vint ma chère Héloïse dite.. eh bien.. Héloïse, et qui fût une nouvelle aurore et une personnalité fascinante dont je découvre encore les joyeuses facettes aujourd'hui. Une licorne a également élu domicile dans le sillage encore lumineux de Valou, « La Gigue » et ses arcs-en-ciels perpétuels. Nous sommes également forts d'un protodocteur prometteur dans son aptitude à faire le café, Monsieur Perret à qui je ne manque pas de témoigner quotidiennement mon affection et notre ami Dimitri toujours prêt à partager un repas tiré du sac.

Ma chère Audrey, puisses-tu trouver à l'ENSG cet équilibre entre les canards et les hommes et opérer des migrations régulières pour nous transmettre ton savoir.

Je n'évoquerai que brièvement l'avènement terrible de « La Que » qui apporta avec lui le vent de l'entropie dans le laboratoire avec son compère « La Cheule » ; afin de préserver les âmes sensibles qui pourraient me lire. Il est des secrets qui doivent rester cachés.

Bref, tout ça pour vous dire merci à tous pour tous ces moments !

Merci également aux autres thésards et post-doctorants, Alexis, Hoan, Rodrigues, Agnès et tous les autres que je connais moins bien mais qui m'apparaissent très prometteurs.

J'ai la chance infinie d'avoir trop d'amis précieux pour pouvoir leur rendre hommage à tous aujourd'hui et j'espère qu'ils ne douteront pas du fait que je ne manquerai pas de leur exprimer mon affection en d'autres circonstances si ce n'est fait ici. Les Shuppats-Fu, Thibthib et tous les autres, with love.

Je terminerai en remerciant du fond du cœur ma famille. Andrée, pour avoir cultivé chez moi l'amour de la contemplation naturaliste tu n'es certainement pas étrangère à mon chemin jusqu'à ce travail de thèse.

Merci à mes parents qui persistent en une présence bienveillante d'amour et de tendresse tout au long de ma vie. Mes pensées vont également à ma sœur adorée.

Merci à ma tendre Dafné qui m'a supporté lors des hauts et des bas du travail de rédaction et qui illumine mes jours.

Sommaire :

Introduction générale 1

Chapitre 1 : Crise Pliensbachien - Toarcien, état de l'art 7

I/ Etages géologiques considérés 9

1- Le Pliensbachien 9
2- Le Toarcien 10

II/ Paléogéographie, géodynamique et paléotempératures terrestres au Lias supérieur 11

1- Paléogéographie au Lias supérieur 11
2- Géodynamique au Lias supérieur 13
3- Paléotempératures au Lias supérieur 14

III/ Les données physicochimiques paléoenvironnementales associées à la limite Pliensbachien-Toarcien 16

1- Les black shales du Pliensbachien-Toarcien 16
2- Une excursion négative de $\delta^{13}C$ 17
3- Une pCO2 particulièrement élevée 19
4- Les variations du rapport $^{87}Sr/^{86}Sr$ 20
5- Les taux en phosphore au Toarcien inférieur 21
6- Les variations du taux de $CaCO_3$ 21
7- Une dénitrification océanique 21
8- Une intensification des catastrophes naturelles 22
9- Les variations dans les dimensions de certains organismes 22

IV/ Les phénomènes d'extinctions et de recouvrements biologiques remarquables au Pliensbachien-Toarcien 24

1- Ammonites 25
2- Brachiopodes 26
3- Bivalves 27
4- Gastropodes 29
5- Ostracodes 29
6- Foraminifères 30
7- Nannoplancton 31
8- Dinoflagellés 32
9- Dasycladales 32
10- Radiolaires 32
11- Cnidaires 33
12- Corrélation entre crises d'écosystèmes récifaux et extinctions de masse ? 34

V/ Les différentes hypothèses et arguments associés pour expliquer les phénomènes d'extinctions 35

1- L'hypothèse de l'effet de serre volcanique 35
2- Une glaciation Pliensbachienne ? 36
3- Salinité et stratification des eaux 37
4- La libération massive d'hydrates de méthane 38
5- Les cycles de Milankovitch 40
6- L'hypothèse de l'impact météoritique 40

VI/ Conclusion 41

Chapitre 2 : Généralités sur les coraux 43

I/ Phylogénie 45

II/ Anatomie du polype 51

III/ Structure et organisation du squelette 54

III – A/ Les différentes niveaux d'intégration 55

III – B/ Microstructure et ultrastructure du squelette 58

1- Les éléments radiaires 60
1.1- Architecture des éléments radiaires 61
1.2- Ornementation des faces latérales 62
1.3- Les pennules 64
1.4- Les synapticules 65
1.5- Les pali 65
2- L'endothèque 67
3- La muraille 67
4- La columelle 70
5- Réjuvénéscence et réparation 71

IV/ Ecologie et reproduction 72

1- Ecologie 72
1.1- La question des récifs coralliens 72
1.1.1- La notion de récif 72
1.1.2- Distribution des récifs à l'échelle mondiale 73
1.2- La question des zooxanthelles 74
2- Reproduction 78
2.1- La reproduction sexuée 78
2.2- La reproduction par bourgeonnement 79

V/ Histoire géologique des coraux 80

VI/ Lexique 83

Chapitre 3 : Monographie de coraux des étages Pliensbachien et Toarcien de France, Maroc, Espagne et Italie (marges de la Tethys) 97

Liste des espèces classées selon leur famille 103

Aggomorphastraea (Alloiteau, 1958) 106

Allocoenia sp1 109

Allocoenia sp2 112

Alloiteausmilia (Beauvais, 1986) 114

Ampakabastraea ampakabensis (Alloiteau, 1958) 116

Ampakabastraea sp.1 119

Apocladophyllia sp.1 122

Araiophyllum liasicum (Beauvais, 1986) 124

Archaeosmilia menchikoffi (Beauvais, 1986) 127

Archaeosmiliopsis densus (Melnikova, 1975) 129

Astraeomorpha confusa (Reuss, 1854) 131

Axosmilia outitensis (Beauvais, 1986) 134

Axosmilia sp.1 137

Calamophylliopsis phaceloida (Beauvais, 1986) 140

Cladophyllia sp.1 143

Complexastrea sp.1 145

Complexastrea sp.2 147

Coryphyllia regularis (Cuif, 1975) 150

Coryphyllia sp1 152

Coryphyllia sp2 154

Coryphyllia subregularis (Beauvais, 1986) 156

Cyathocoenia faugeresi (Beauvais, 1986) 158

Cyathocoenia sp.1 161

Dermosmilia sp.1 164

Dimorpharaea sp.1 166

Dimorphastrea? *menchikoffi* (Beauvais, 1986) 168

Dimorphastrea sp.1 170

Diplocoenia sp.1 173

Distichophyllia sp.1 176

Distichophyllia sp.2 178

Distichophyllia sp.3 180

Distichophyllia sp.4? 182

Ellipsoidastraea lucasi (Alloiteau, 1957) 184

Ellipsoidastraea sp.1 187

Enallocoenia sp.1 189

Epismilia sp.1 192

Epismiliopsis liasicus (Fromentel & Ferry, 1865) 194

Epismiliopsis sp.1 196

Funginella? sp.1 199

Gen indet.1 sp.1 202

Gen indet.2 sp.1 205

Gen indet.3 sp.1 207

Gen indet.4 sp.1 210

Gillismilia fromenteli (Alloiteau, 1956) 212

Haimeicyclus haimei (Chapuis and Dewalque, 1853) 214

Hispaniastraea murciana (Turnšek et Geyer, 1975) 216

Hispaniastraea sp.1 219

Isastrea sp.1 222

Isastrea sp.2 224

Isastrea toarciensis (Beauvais, 1986) 226

Latiastrea sp.1 229

Latomeandra sp.1 231

Margarosmilia? sp.1 234

Margarosmilia? *gemminata* (Beauvais, 1986) 236

Microphyllia irregularis (Koby, 1885) 239

Microphyllia sp.1 242

Microphyllia? *convergens* (Beauvais, 1986) 245

Microsolena sp.1 248

Montlivaltia sp.1 250

Montlivaltia sp.2 252

Montlivaltia subcaryophyllata (Alloiteau, 1957) 254

Montlivaltia? *schlumbergeri* (Fromentel & Ferry, 1869) 257

Neorylstonia pseudocolumellata (Beauvais, 1986) 259

Nov. gen. 1 sp.1 263

Nov. gen. 2 sp.1 265

Nov. gen. 3 sp.1 267

Nov. gen. 4 sp.1 270

Nov. gen. 5 sp.1 273

Paravolzeia sp.1 275

Periseris elegantula (d'Orbigny, 1850) 277

Phacelophyllia fasciculata (Beauvais, 1986) 279

Phacelophyllia? sp.1 282

Phacelophyllia termieri (Beauvais, 1986) 284

Phacelostylophyllum sp.1 286

Phacelostylophyllum sp.2 289

Plesiophyllum fritillus (Fromentel & Ferry, 1866) 292

Proleptophyllia fragilis (Fromentel & Ferry, 1866) 295

Proleptophyllia granulum (Fromentel & Ferry, 1866) 297

Proleptophyllia multiradiata (Beauvais, 1986) 300

Proleptophyllia punctulum (Fromentel & Ferry, 1866) 304

Proleptophyllia sp.1 306

Proleptophyllia sp.2 309

Proleptophyllia sp.3 312

Protostylophyllum praenuntians (Volz, 1896) 315

Pseudodiplocoenia sp.1 317

Retiophyllia sensu (Roniewicz, 1989) sp.1 320

Rodinosmilia elegantula (Beauvais, 1986) 322

Siderosmilia toarciensis (Beauvais, 1986) 325

Stylophyllopsis sp.1 328

Stylophyllopsis sp.2 330

Stylophyllopsis vetusum (Beauvais 1986) 332

Stylophyllopsis zitteli (Frech, 1890) 335

Stylosmilia? *dresnayi* (Beauvais, 1986) 338

Stylosmilia sp.1 340

Stylosmilia? sp.2 342

Thamnasteria sp.1 344

Thecocyathus mactrus (Goldfuss, 1826) 346

Thecosmilia sp.1 349

Thecosmilia sp.2 352

Thecosmilia sp.3 355

Trocharea sp.1 357

Trocharea sp.2 359

Trocharea sp.3 361

Trochocyathus provincialis (Alloiteau, 1948) 363

Trochoplegma sp.1 365

Trochoplegma? *ilerdensis* (Beauvais, 1962) 368

Vallimeandropsis lineata (Beauvais, 1986) 370

Chapitre 4: Articles de publication 375

Lower Jurassic corals from Morocco with skeletal structures convergent with those of Paleozoic rugosan corals. 377

ABSTRACT 378

PLAIN LANGUAGE SUMMARY 378

1. INTRODUCTION 379
2. GEOLOGICAL SETTING 380
3. MATERIALS, METHODS AND TERMINOLOGY 384
   - 3.1 Materials 384
   - 3.2 Terminology: the concept of pseudocolumella 385
   - 3.3 Methods 386
4. RESULTS 389
   - 4.1 Systematic paleontology 389
   - 4.2 Statistical approach – univariate and bivariate analyses 400
   - 4.3 Statistical approach – multivariate analyses 403
5. DISCUSSION 405

CONCLUSION 411

Stratigraphic distribution and paleoecological significance of Early Jurassic (Pliensbachian-Toarcian) lithiotid-coral reefal deposits from the Central High Atlas of Morocco. 419

ABSTRACT 419

1. Introduction 419
2. Geological setting and previous research on study localities 421
   - 2.1. Ait Athmane - latest Pliensbachian (*Emaciatum* Zone) 423
   - 2.2. Dades Valley - earliest Toarcian (*Polymorphum* zone) 423
3. Methods 423

4. Results 424
4.1. Ait Athmane - late Pliensbachian lithiotid-coral buildups 424
4.2. Jebel Toksine - lower Toarcian lithiotid-coral biostromes 428
4.2.1. Lower lithiotid units 429
4.2.2. Upper lithiotid units 432
5. Depositional environments at Ait Athmane and Jebel Toksine 435
6. Discussion 436
6.1. Interpretation of lithiotid-coral biostromes 436
6.1.1. Upper Pliensbachian lithiotid biostromes (Ziz Valley) 437
6.1.2. Lower Toarcian lithiotid biostromes (Dades Valley) 437
6.1.3. General ecological interpretations (Pliensbachian and Toarcian coral and lithiotid facies) 437
6.1.4. Did the Moroccan corals and lithiotids have photosymbionts? 439
6.2. Biotic changes at the Pliensbachian/Toarcian boundary and TOAE 439
6.3. Comparison with other lithiotid deposits and the significance of Moroccan lithiotid-coral biostromes 439
7. Conclusions 440
Acknowledgments 440
References 441

Chapitre 5 : Analyse des résultats et discussion 445

I/ Analse des résultats 447

1- Le Pliensbachien 450
2- Le Toarcien pré-TOAE 454
3- Le Toarcien post-TOAE 455
4- Taux d'extinctions spécifiques et analyse à l'échelle des familles 456
5- La question des biais d'échantillonnages 457

II/ Discussion 462

Conclusion générale et perspectives 467

Références bibliographiques 475

Liste des figures et tableaux 495

Annexes 501

Introduction

Introduction générale

Le passage entre les étages géologiques du Pliensbachien et du Toarcien au Jurassique inférieur est suivi au Toarcien inférieur par un évènement anoxique d'importance planétaire (TOAE pour Toarcian Oceanic Anoxic Event). Dans les archives de l'histoire de la terre, ce moment correspond en bien des endroits à un temps de fossilisation massive de matière organique donnant ici où là des roches mères d'intérêt pétrolier. Si, en termes de fluctuation du niveau eustatique, ces évènements sont souvent situés dans une zone d'inondation maximale de 2ème ordre, ils sont aussi interprétés comme une perturbation globale du cycle du carbone avec acidification des océans, liée à la mise en place des provinces ignées du Karroo-Ferrar en Afrique du Sud et en Amérique du Sud, contrées jointives à ce moment-là. Cette perturbation écologique globale a certainement affecté la biosphère dans une mesure qui reste aujourd'hui très mal connue. Nous connaissons des études par exemple sur des ammonites ou des bivalves dont la définition stratigraphique permet rarement de distinguer l'impact du passage de la limite entre les deux étages du passage au Toarcien inférieur de la TOAE et la seule étude disponible sur les coraux est une étude purement bibliographique (Lathuilière et Marchal, 2009) qui laisse supposer une extinction significative sur la même période. Les coraux sont très généralement des marqueurs particulièrement précieux des perturbations écologiques majeures comme on peut le voir pour les cinq grandes extinctions et même pour la sixième extinction en cours. Cette extinction au Pliensbachien-Toarcien pour l'instant considérée de second ordre mérite donc d'être analysée de ce point de vue.

La paléontologie des coraux est une spécialité difficile parce que les auteurs ont mis beaucoup de temps à comprendre que les structures les plus significatives des relations de parenté sont les plus cachées, alors que les structures les plus manifestes sont souvent directement contrôlées par des facteurs environnementaux dans des proportions qui ont été tout à fait négligées. Ceci a conduit à une très nette surproduction d'espèces dont la nomenclature constitue un labyrinthe redoutable.

Pour ce qui concerne le sujet présenté ici, l'essentiel de nos connaissances sur les coraux pliensbachiens et toarciens repose sur le travail de L. Beauvais (1986) sur les coraux du Maroc, seul pays où l'on connaît à la fois des récifs coralliens pliensbachiens et toarciens. C'est un travail qui repose sur un échantillonnage réalisé par des tiers, avec trop souvent des localisations

imprécises voire inexistantes, sur un nombre extrêmement limité de lames minces, dans un contexte paléoécologique et sédimentologique non précisé et sur une approche typologique hautement critiquable. La connaissance des coraux pliensbachiens est un peu complétée par les trouvailles anciennes de coraux solitaires réalisées en Europe (surtout en France) et traitées par les auteurs du 19ème siècle, repris par J. Alloiteau en 1957 avec la même démarche typologique négligeant tout ce que l'on sait aujourd'hui sur la variabilité de ces organismes. Un complément très ponctuel a été aussi récemment apporté par B. Lathuilière (2011) sur les coraux toarciens du Maroc.

Dans le cadre de cette thèse, des collectes de coraux ont été effectuées sur le terrain au Maroc et en Italie dans un contexte sédimentologique défini de part et d'autre de la limite Pliensbachien - Toarcien.

Les prélèvements ont été réalisés de façon à pouvoir évaluer la diversité ainsi que, dans la mesure du possible, la variabilité intraspécifique.

Le traitement statistique des données fût réalisé dans le souci d'assurer une bonne connaissance de la variabilité pour fournir une taxinomie fiable et dans l'optique de comparer des populations comparables en termes d'analyse de la diversité, des extinctions et des apparitions de taxons.

Nous passerons dans un premier temps en revue les connaissances actuelles concernant la crise Pliensbachien-Toarcien dans sa globalité avec les bouleversements paléoenvironnementaux associés qui seront abordés dans le premier chapitre.

Nous orienterons ensuite notre étude sur le groupe des coraux avec un rappel des connaissances et outils nécessaires à la paléontologie des coraux au deuxième chapitre.

Une monographie détaillée décrivant et figurant l'ensemble des espèces de coraux provenant des étages du Pliensbachien et du Toarcien que nous avons pu observer dans le cadre de cette étude est proposée en chapitre 3. Chaque espèce est attribuée à un genre et une famille et des révisions argumentées sont proposées lorsque nécessaire en vue d'assainir la taxinomie de ces taxons.

Le chapitre 4 rend compte d'un travail de fond effectué sur des populations d'une espèce énigmatique de coraux solitaires observés dans le Pliensbachien et s'éteignant au passage du Toarcien, dont les caractères morphologiques évoquent fortement les coraux du Paléozoïque.

Enfin, le chapitre 5 présente les résultats issus des descriptions de populations, avec discussion de ces résultats associée à une synthèse des connaissances rapportées dans l'ensemble du corps de la thèse et conclusions ou hypothèses qui en découlent.

Chapitre 1 :
Crise Pliensbachien – Toarcien, état de l'art

Chapitre 1 : Crise Pliensbachien – Toarcien, état de l'art

I/ Etages géologiques considérés :

1- Le Pliensbachien :

Le Pliensbachien est le troisième étage du Lias (ou Jurassique inférieur). Il est actuellement daté par la Commission Internationale pour la Stratigraphie (ICS) entre -190.8 +/- 1.0 et -182.7 +/- 0.7 millions d'années (Ma) bien qu'une étude récente sur les rapports U-Pb sur zircon situe avec doute la limite Pliensbachien-Toarcien plus tôt que -183.5 Ma sur la base d'une datation (Sell *et al.* 2014). Le nom de l'étage fût introduit par A.Oppel en 1853 pour remplacer le nom « Liasien » de d'Orbigny.

Depuis qu'ils avaient été nommés pour la première fois par d'Orbigny en 1849 les étages du Jurassique ont été subdivisés en zones d'ammonites contribuant ainsi à leur définition. Ainsi, le Pliensbachien fût-il défini par Oppel comme allant de la Zone à *Jamesoni* à sa base jusqu'à la Zone à *Spinatus* à son sommet (figure 1.1). Ce n'est qu'après 1970 que la commission internationale de Stratigraphie reconnût officiellement la nécessité d'une définition plus précise de la base des étages par l'introduction d'un point dans une coupe stratotype (GSSP : Global Stratotype Section Point). Le premier GSSP date en effet de 1972 et définit la base du Dévonien.

Le GSSP pour la base du Pliensbachien fût ratifié en 2005 suite à la proposition du groupe de travail pour le Pliensbachien (*Pliensbachian working group*). Il est localisé au niveau de la Wine Heaven section, à 3km au S-SE de la petite ville de Robin Hood's Bay (Yorkshire, UK).

L'étage du Pliensbachien est parfois divisé en deux sous-étages : le Carixien correspondant aux zones à *Jamesoni*, *Ibex* et *Davoei* en Europe du NW et le Domérien qui correspond, toujours en Europe du NW, aux zones à *Margaritatus* et à *Spinatum* (figure 1.1).

<table>
<tr><td></td><td></td><td colspan="3">NW-Europe</td><td colspan="3">Mediterranean</td></tr>
<tr><td>My</td><td>Stages</td><td>Zones</td><td>Subzones</td><td>Horizons</td><td>Horizons</td><td>Subzones</td><td>Zones</td></tr>
<tr><td rowspan="17">-182.7</td><td rowspan="9">Toarcian
16
15
14
13
12
11
10
9</td><td rowspan="4">H. bifrons</td><td rowspan="4">H. lusitanicum</td><td>H. semipolitum</td><td>H. semipolitum</td><td rowspan="4">H. lusitanicum</td><td rowspan="6">H. bifrons</td></tr>
<tr><td>H. bifrons</td><td>H. bifrons</td></tr>
<tr><td>H. apertum</td><td>H. apertum</td></tr>
<tr><td>H. lusitanicum</td><td>H. lusitanicum</td></tr>
<tr><td rowspan="2">H. laticosta</td><td>H. tethysi</td><td>H. tethysi</td><td rowspan="2">H. laticosta</td></tr>
<tr><td>H. laticosta</td><td>H. laticosta</td></tr>
<tr><td rowspan="3">H. serpentinum</td><td rowspan="2">H. falciferum</td><td>O. douvillei</td><td>H. douvillei</td><td rowspan="2">H. latifalcatum</td><td rowspan="4">H. serpentinum</td></tr>
<tr><td>H. pseudoserp.</td><td>P. convergens</td></tr>
<tr><td rowspan="2">E. exaratum</td><td>H. strangewaysi</td><td>E. iblanense</td><td rowspan="2">E. elegantulum</td></tr>
<tr><td>E. elegantulum</td><td>E. elegantulum</td></tr>
<tr><td rowspan="4">D. tenuicostatum</td><td rowspan="3">D. semicelatum</td><td>D. semicelatum</td><td rowspan="3"></td><td rowspan="3">D. semicelatum</td><td rowspan="5">D. polymorphum</td></tr>
<tr><td>D. tenuicostatum</td></tr>
<tr><td>D. clevandicum</td></tr>
<tr><td>P. paltum</td><td>P. paltum</td><td>D. mirabile</td><td rowspan="2">D. mirabile</td></tr>
<tr><td>8</td><td colspan="3">?</td><td>D. simplex</td></tr>
<tr><td rowspan="9">Pliensbachian
7
6
5
4
3
2
1</td><td rowspan="3">P. spinatum</td><td rowspan="2">P. hawskerense</td><td>P. hawskerense</td><td>C. elisa</td><td rowspan="3">C. elisa</td><td rowspan="3">E. emaciatum</td></tr>
<tr><td>P. elaboratum</td><td>E. emaciatum</td></tr>
<tr><td rowspan="2">P. apyrenum</td><td>P. solare</td><td>E. imitator</td></tr>
<tr><td>P. solare</td><td>P. solare</td><td>P. solare</td></tr>
<tr><td rowspan="6">A. margaritatus</td><td rowspan="6">A. gibbosus</td><td>P. transiens</td><td>E. levidorsatum</td><td>E. levidorsatum</td><td rowspan="8">A. algovianum</td></tr>
<tr><td>A. salebrosum</td><td>P. meneghinii</td><td>P. meneghinii</td></tr>
<tr><td>A. ruthenense</td><td>?</td><td rowspan="4">L. accuratum</td></tr>
<tr><td>A. algovianum</td><td>L. accuratum</td></tr>
<tr><td>A. bertrandi</td><td rowspan="2">L. canavarii</td></tr>
<tr><td>P. kurrianum</td></tr>
<tr><td>L. ugdulenai</td><td>L. ugdulenai</td></tr>
<tr><td>A. macrum</td><td>A. bertrandi</td><td>A. bertrandi</td></tr>
<tr><td rowspan="3">A. subnodosus</td><td>R. ragazzonii</td><td>R. ragazzonii</td><td>R. ragazzonii</td></tr>
<tr><td>F. boscense</td><td>F. boscense</td><td>F. boscense</td><td rowspan="6">F. lavinianum</td></tr>
<tr><td>P. depressum</td><td rowspan="2">P. celebratum</td><td rowspan="5">F. ambiguum</td></tr>
<tr><td rowspan="4">A. stokesi</td><td>P. celebratum</td></tr>
<tr><td>P. nitescens</td><td>F. marianii
F. isseli</td></tr>
<tr><td>P. monestieri</td><td>F. lavinianum</td></tr>
<tr><td>P. occidentale</td><td>F. ambiguum</td></tr>
<tr><td>P. davoei</td><td>O. figulinum</td><td>O. figulinum</td><td>F. costicillatum</td><td>F. costicillatum</td><td>F. dilectum</td></tr>
</table>

Figure 1.1 : Zones, sous-zones et horizons des étages Pliensbachien et Toarcien dans les domaines du NW européen et méditerranéen (modifié d'après Macchioni et Cecca, 2002).

2- Le Toarcien :

Le Toarcien est le quatrième étage du Lias. Il est daté par ICS entre -182.7 +/- 0.7 et -174.1 +/- 1.0 Ma. Cet étage tient son nom du stratotype originel situé à Thouars dans les Deux Sèvres (Nouvelle Aquitaine, France), lequel souffre d'une lacune stratigraphique à sa base observée à

l'échelle des bassins ouest-téthysiens (Mouterde *et al.*, 1980 ; Guex *et al.*, 2001 ; Morard *et al.*, 2003). Un point GSSP fût proposé à Ponta de Trovão à proximité de la péninsule de Peniche au Portugal (environ 80km au Nord de Lisbonne) ; il fût officiellement documenté en 2013 par Rocha *et al.* et ratifié en 2014. L'étage est divisé parfois en deux ou trois sous-étages : les sous-étages Whitbien - Yeovilien (Buckman, 1910 ; Bécaud *et al.*, 2005) correspondant plus ou moins à la succession Toarcien inférieur - Toarcien supérieur (Knitter & Ohmert, 1983) ou la division tripartite Toarcien inférieur, moyen et supérieur (Monestier, 1921b ; Elmi, 1967 ; Guex, 1972 ; Elmi *et al.*, 1994 et 1997).

II/ Paléogéographie, géodynamique et paléotempératures terrestres au Lias supérieur :

1- Paléogéographie au Lias supérieur :

Le Lias est la première série du système Jurassique dans l'échelle des temps géologiques. C'est une période marquée par le démantèlement de la Pangée, continent unique hérité de l'orogénèse Varisque (aussi appelée orogénèse hercynienne) au Paléozoïque. Une géodynamique à large dominance extensive caractérise ce démantèlement initié au début du Trias supérieur par rifting intracontinental (Steiner *et al.*, 1998 ; Bartolini et Larson, 2001). Deux supercontinents s'individualisent alors : le Gondwana au Sud et la Laurasia au Nord.

Le Pliensbachien inférieur marque l'ouverture du Viking Corridor (« Laurasian seaway », e.g. Mitchell, 2011) qui connecte les eaux boréales de l'océan Arctique et l'océan Tethys, ainsi que l'ouverture du Corridor Hispanique qui relie la marge Ouest de l'Océan Téthys à la marge Est de l'Océan Panthalassa (Aberhan, 2001 ; Bjerrum *et al.*, 2001) (figure 1.3).

A noter que l'ouverture du Corridor Hispanique pourrait même survenir à l'Hettangien voire même à la fin du Trias d'après Jingeng Sha, (2002).

C'est également au cours du Pliensbachien entre -187 et -184 Ma que commence à s'ouvrir le proto-atlantique suite à la mise en place de la dorsale médio-atlantique (Pálfy & Smith, 2000 ; Hermoso, 2007). La propagation du *rifting* continental induit aussi dans un second temps l'éclatement du supercontinent Gondwana en deux masses continentales africaine et antarctique aux environs de -183 Ma.

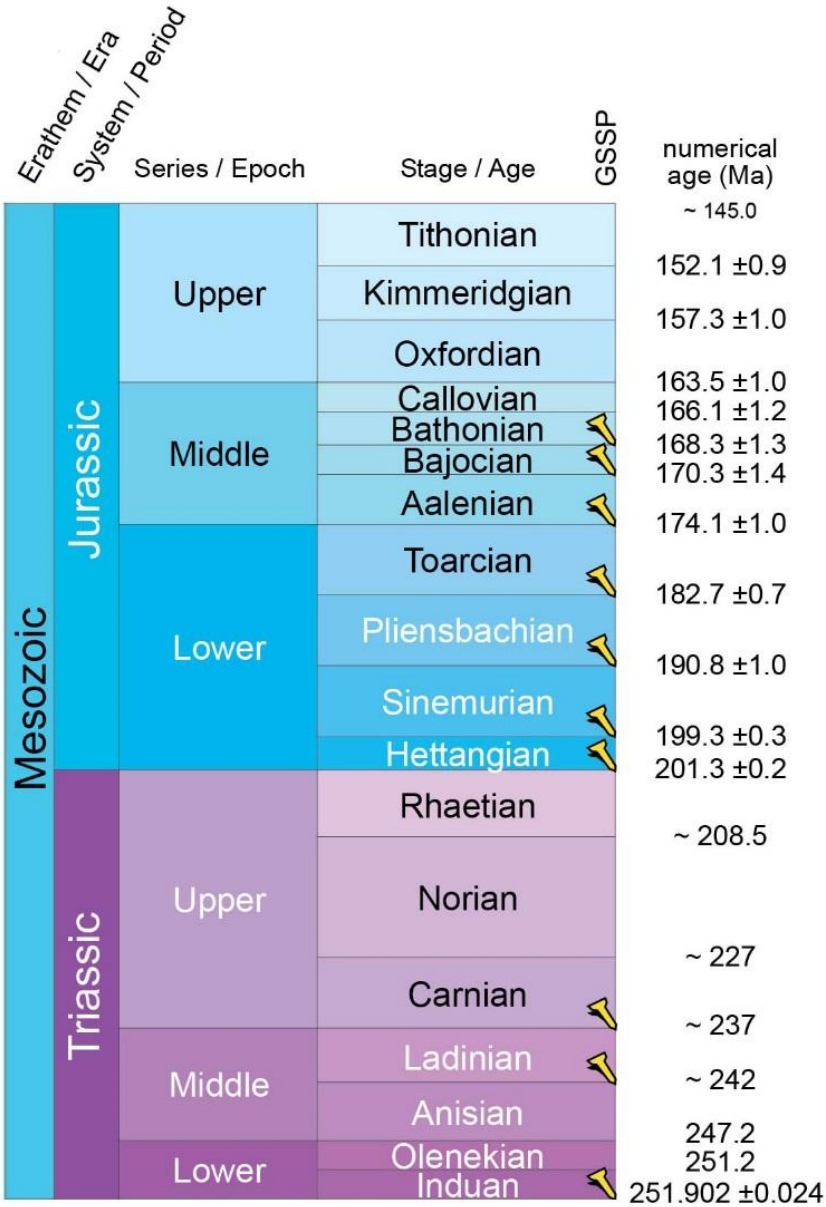
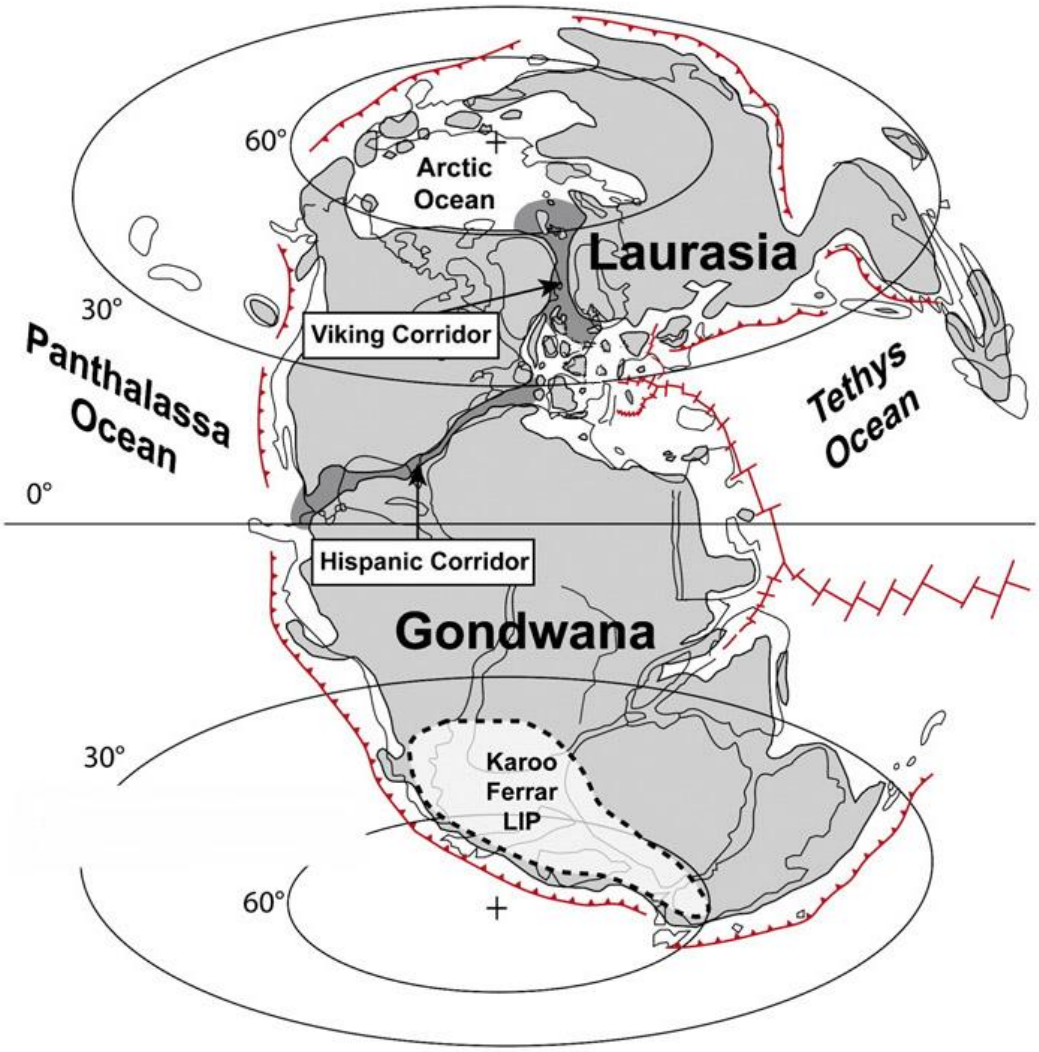


Figure 1.2 : extrait de l'échelle des temps géologiques présentant les étages et séries des systèmes Trias et Jurassique de l'ère Mésozoïque et âges des limites, modifié d'après la charte chronostratigraphique de la commission internationale de stratigraphie 2017 (ICS).

Figure 1.3 : Reconstruction paléogéographique pour la période du Pliensbachien - Toarcien (modifié d'après Dera *et al.*, 2009).



2- Géodynamique au Lias supérieur :

Les différents *riftings* associés à la dislocation de la Pangée génèrent des variations du niveau marin correspondant à une augmentation globale du niveau eustatique à l'échelle du premier ordre du Trias au Crétacé moyen. Sur cette tendance générale de basse fréquence se superposent des cycles de second et troisième ordre (de plus haute fréquence). Le Toarcien inférieur enregistre ainsi une phase transgressive communément appelée « transgression liasique » qui démarre à l'Hettangien et dont le maximum transgressif se situe au Toarcien inférieur, à la base de la Zone à *Falciferum* (Haq *et al.*, 1987).

La phase régressive qui succède à la transgression s'expliquerait d'après Hermoso 2007 par une accélération de la subsidence des bassins via la structuration en blocs basculés du domaine

Ouest européen du fait du contexte tectonique extensif (Guillocheau, 1991 ; Hallam, 1997 ; Guillocheau *et al.*, 2000 ; Hermoso, 2007) ou par l'ouverture de la ride médio-océanique (Guillocheau, 1991 ; Guillocheau *et al.*, 2000 ; Hermoso, 2007). Néanmoins, certains auteurs soutiennent que des phénomènes de mouvements tectoniques ne peuvent s'opérer sur une échelle de temps suffisamment courte pour permettre les variations de niveau marin de second et troisième ordres proposés par Haq et al, 1987 (Haq *et al.*, 1988 ; Price, 1999) et favorisent l'hypothèse d'un glacio-eustatisme au Pliensbachien (Morard *et al.*, 2003). Rappelons que beaucoup d'auteurs considèrent le Mésozoïque comme une période chaude totalement dépourvue d'épisode glaciaire (e.g. Hallam, 1985, 1994 ; Sellwood & Valdès 2006). La présence de glendonites en Sibérie du Nord, de tillites et de dropstones à priori pliensbachiens appuient malgré tout cette hypothèse de glacioeustatisme (Kaplan, 1978 ; Price, 1999 ; Rogov & Zakharov, 2010 ; Korte & Hesselbo, 2011).

Cathles et Hallam, (1991) proposent un modèle où les variations eustatiques de hautes fréquences s'expliqueraient par des changements dans la densité des plaques lithosphériques induits par contraintes tectoniques. De tels mouvements épirogéniques pourraient également expliquer les variations d'eustatisme observées à la limite Trias-Jurassique (Hallam, 1997).

Au sein de la communauté scientifique, d'aucuns ne reconnaissent pas la courbe des paléo-eustatismes proposée par Haq *et al.* (1987). C'est le cas de Christie-Blick *et al.* (1988) qui suggèrent que les changements de niveau marin qui y sont invoqués sont purement conjecturaux et largement surestimés. De même, Miall (1992) souligne l'asynchronicité des variations décrites selon les localisations géographiques comme argument contre l'hypothèse du mécanisme glacio-eustatique (Price, 1999).

3- Paléotempératures au Lias supérieur :

Concernant les paléotempératures, les données paléontologiques, géochimiques et palynologiques indiquent pour le Lias des températures plutôt élevées avec un réchauffement au Toarcien inférieur (Vakhrameyev, 1982 ; Jenkyns, 2003). Les données isotopiques pour le carbone et l'oxygène montrent une excursion négative pour le $\delta^{13}C$ et pour le $\delta^{18}O$ dans les carbonates ainsi que les bélemnites de la zone à *Falciferum* en Italie, Bulgarie et dans les Iles Britanniques, laquelle interrompt une tendance générale positive dans la zone à *Tenuicostatum*

(Jenkyns & Clayton, 1986 ; Hesselbo *et al.*, 2000 ; Jenkyns *et al.*, 2002 ; Metodiev *et al.*, 2014), ce qui est interprété comme un réchauffement climatique au Toarcien inférieur/moyen, probablement dû à une phase d'effet de serre intense (Jenkyns, 2003 ; Wignall, 2005). Ces données couplées aux mesures des rapports Mg/Ca en ancienne Union Soviétique, Espagne et Angleterre (Naydin & Teys, 1976 ; Yasamanov, 1981 ; McArthur *et al.*, 2000 ; Rosales *et al.*, 2004) indiqueraient d'après l'équation des paléotempératures de Anderson et Arthur (1983) une élévation de température de 10°C (Jenkyns, 2003). Sellwood et Valdes, (2006) estiment une augmentation moyenne de la température du globe de 6°C. La nature des lithofaciès et des distributions faunistiques de l'Europe du Nord-Ouest lors de cette phase de réchauffement a amené certains auteurs à évaluer les paléotempératures des eaux de surface marines à environ 26°C au Sud de la Tethys et 5-10°C au Nord dans la mer Arctique avec un climat général chaud et humide (Parrish & Curtis, 1982 ; Hallam, 1993 ; Rees *et al.*, 2000 ; Bjerrum *et al.*, 2001).

Gomez & Goy, 2011 concluent leur étude avec un premier épisode de réchauffement des eaux marines au début de la zone à *Tenuicostatum* (élévation de température de 3°C) suite au refroidissement du Pliensbachien supérieur ; les courants marins vers le Sud à cette époque entravant la remontée des espèces d'eaux froides vers les hautes latitudes. S'ensuit une élévation brutale de la température des eaux (+ 6 - 7 °C) au niveau de la limite entre les zones à *Tenuicostatum* et *Serpentinum*. Cette élévation de température se poursuivrait ensuite dans la chronozone à *Bifrons* où la moyenne calculée atteint les 22.5°C.

Rosales *et al*., 2004 obtiennent par des mesures de variations du $\delta^{18}O$ dans des rostres de bélemnites non diagénétisés issus des sédiments du Nord de l'Espagne (Ouest téthysien) des tendances de variations des paléotempératures des eaux marines cohérentes avec les résultats ci-dessus même si les valeurs absolues déduites varient :

- une première période de températures élevées au Pliensbachien, de la zone à *Uptonia jamesoni* à la zone à *Amaltheus stokesi* inférieure (moyenne de température estimée à 17.9°C) ;

- une seconde période plus froide allant de la sous-zone à *Protogrammoceras celebratum* (zone *A. stokesi*) du Pliensbachien à la zone à *Dactylioceras tenuicostatum* au Toarcien (la température moyenne chuterait brusquement à 14°C) ;

- une troisième période de réchauffement rapide au cours de la zone à *Harpoceras serpentinum* où les températures moyennes seraient de 21°C.

Ces données sont confirmées par les mesures isotopiques sur rostres de bélemnites de la plateforme ibérique réalisées par Gómez *et al.* (2010).

III/ Les données physicochimiques paléoenvironnementales associées à la limite Pliensbachien-Toarcien :

La limite Pliensbachien-Toarcien a fait l'objet d'un certain nombre d'études et de mesures physicochimiques en vue de caractériser les facteurs responsables des extinctions d'espèces citées précédemment. Avant de passer en revue les différents scénarios proposés dans la littérature scientifique, il convient de prendre connaissance de la façon la plus exhaustive possible des données à disposition.

1- Les *black shales* du Pliensbachien-Toarcien :

Les enregistrements sédimentaires correspondant au Pliensbachien supérieur et au Toarcien inférieur présentent de façon semble-t-il globale (e.g. Jenkyns 1985, 1988; Jenkyns and Clayton 1997; Schmid-Röhl 2002) des niveaux sédimentaires appauvris en faune benthique et de teneur en carbone organique élevée (TOC = Total Organic Carbon > 0.5 %). Il s'agit généralement de faciès de type mudstones ou marnes de couleurs sombres plus ou moins laminés que l'on nomme communément *black shales*. Ces dépôts ont été clairement identifiés dans le bassin Basque-Cantabrique du Nord de l'Espagne (Rosales *et al.*, 2004) ; en France (Schistes cartons) ; en Allemagne (Posidonienschiefer) ; en Grande Bretagne (Jet rocks) ; en Italie (Farrimond *et al.* 1988, Parisi *et al.* 1995) et des schistes bitumineux d'âge Toarcien furent également décrits au Canada ; Alaska ; Japon (cherts d'Inuyama, voir Masayuki & Hori 2014) ; Australie ; Madagascar et Argentine (Farrimond, *et al.,* 1988). Certains auteurs estiment que les dépôts correspondant aux pics de TOC possèdent une grande part de bois terrestre pour origine de la matière organique qu'ils contiennent car celle-ci contient des résidus phénoliques et napthaléniques ainsi que des signatures chimiques interprétées comme essentiellement terrestres (Prauss *et al.* 1991 ; Prauss et Riegel 1989 ; Hesselbo *et al.* 2000 ; Guex *et al.* 2001). D'un autre côté, il est admis généralement que la matière organique des passées bitumineuses des « schistes cartons » au voisinage du passage zone à *Tenuicostatum* - zone à *Falciferum* est principalement d'origine marine (Farrimond *et al.*, 1988 ; Baudin *et al.*, 1990, Hanzo &

Espitalié 1993 ; 1994) mais Guex *et al.*, 2001 précisent qu'une telle signature marine n'exclut pas une influence terrigène car les spores et feuilles, riches en lipides, ont une signature similaire à celle de la matière organique marine (Wignall, 1994 ; Guex *et al.*, 2001). Jenkyns (1985) relève un fait intéressant : les intervalles qui précèdent les dépôts de *black shales* sont caractérisés en Europe du NW et dans la région téthysienne par des enregistrements sédimentaires faibles.

Si Hesselbo (2007) considère que le synchronisme de la mise en place des *black shales* semble être actuellement admis pour son déclenchement avec une diachronie éventuelle pour la fin du dépôt; Wignall *et al.* (2005) argumentent l'impossibilité de concilier une synchronie en Europe avec les niveaux à ammonites, les dépôts de *black shales* se trouvant tantôt en dessous (en Italie) tantôt au-dessus (Allemagne, Angleterre) de la première occurrence de *Eleganticeras elegantulum*.

D'autre part, certaines localités présentent des dépôts dépourvus de faciès de type *black shales*. C'est le cas par exemple de la marge Ibérique (Goy *et al.* 2006, Gomez *et al.*, 2008 , Arias, 2009 , Gomez & Arias, 2010, Fraguas & Young, 2011) et de la région d'Amellagou au Maroc (Baudin *et al.*, 2010).

Les faciès de black shales sont interprétés comme la résultante de conditions anoxiques qui limitent l'activité des décomposeurs et entraîne une accumulation de matière organique dans les sédiments. Ainsi, on parle pour le Toarcien inférieur de T-OAE (Toarcian Oceanic Anoxic Event) comme cause potentielle d'extinctions d'espèces. Reste à savoir si « l'accumulation de matière organique résulte d'une augmentation de la productivité primaire générant une surcharge de «déchets» » (Ebli *et al.*, 1998 ; Bellanca *et al.*, 1999) ou d'un déficit d'oxygène dû par exemple à la stagnation de la colonne d'eau sans qu'il soit nécessaire d'invoquer une augmentation de la productivité (Röhl *et al.*, 2001 ; Morard, 2003).

2- Une excursion négative de $\delta^{13}C$:

Les données isotopiques de $\delta^{13}C$ semblent indiquer à une échelle globale un accident isotopique d'amplitude exceptionnelle au niveau de la sous-zone à *Elegantulum* ou à la fin de la zone à *Tenuicostatum* (Pálfy, Smith & Mortensen, 2002). D'autres auteurs identifient une excursion négative également au niveau de la limite Pliensbachien - Toarcien (Hesselbo *et al.*, 2007 ;

Littler *et al.*, 2010). Ces excursions négatives (multiphasées pour certains auteurs ; e.g. Morard, 2004 ; Kemp *et al.*, 2005 ; Bodin *et al.*, 2010) affectent l'ensemble des réservoirs du carbone et s'enregistrent dans les productions sédimentaires associées : carbonates, matières organiques continentales et marines (Kemp *et al.* 2005 ; Wignall *et al.* 2006 ; Hermoso 2007 ; Hesselbo 2007 ; Korte & Hesselbo, 2011 ; Jenkyns & Clayton, 1997). Les variations au niveau du rapport *Taux de sédimentation/Taux d'enfouissement* lors d'une crise de production carbonatée permettrait d'expliquer la libération d'une grande quantité de carbone « léger » et donc l'excursion négative observée lors de la crise (Morard, 2004).

L'excursion négative interrompt une période d'augmentation régulière du $\delta^{13}C$ au cours de la zone à *Tenuicostatum* (Hesselbo *et al.*, 2000). Cette augmentation régulière aboutissant à des valeurs globalement élevées de $\delta^{13}C$ en dehors des excursions négatives est également un argument en faveur de la TOAE. En effet, la matière organique se caractérise par un $\delta^{13}C$ très négatif, ce qui entraîne des valeurs de $\delta^{13}C$ plus positives dans les carbonates produits durant les contextes anoxiques puisqu'ils incorporent moins d'isotopes ^{12}C, lesquels sont piégés dans la matière organique fossilisée (Hermoso, 2007).

	Auteur	Année	Coupe	Type d'analyses	Amplitude
(1)	Küspert	1982	Bohrung (A)	carbonate	-10‰
				MO	-5‰
			Mende (F)	MO	-4‰
(2)	Jenkyns	1985	Dogna (I)	carbonate	-3‰
(3)	Jenkyns et Clayton	1986	Colle di Sogno (I)	carbonate	-5‰
			Monte Brughetto (I)	carbonate	-3‰
(4)	Jiménez *et al.*	1996	Fuente de la V. (E)	carbonate	-2‰
			Sotillo (E)	carbonate	néant
			Colomera (E)	carbonate	néant
(5)	Jenkyns et Clayton	1997	Mochras (R.U.)	carbonate	-6‰
				MO	-7‰
			Winterborne K. (R.U.)	carbonate	-3‰
(6)	Morettini et Bartolini	1999	Pozzale (I)	carbonate	-3,3‰
(7)	Schouten *et al.*	2000	Dotternhausen (A)	MO	-5‰
				biomarqueurs	-4‰
(8)	Hesselbo *et al.*	2000	Hawker Bottoms (UK)	MO	-6‰
				bois	-5‰
(9)	Röhl *et al.*	2001	Dotternhausen (A)	carbonate	-6‰
	Schmid-Röhl *et al.*	2002		MO	-6‰
(10)	Morard *et al.*	2003	St-Paul-des-Fonts (F)	carbonate	-?‰
(11)	Duarte *et al.*	2003	Coimbra (P)	carbonate	-3‰
	Gröcke *et al.*	2003	Inuyama (Japon)	MO	-6‰
(12)	Kemp *et al.*	2005	Hawker Bottoms (UK)	MO	-7‰
(13)	van Shootbrugge *et al.*	2005	Dotternhausen (A)	bélemnites	néant
			Hawker Bottoms (R.U)		
(14)	Emmanuel *et al.*	2006	Penne (F)	carbonate	-6‰
(15)	van Breugel *et al.*	2006	ANDRA HTM 102 (F)	carbonate	-6‰
				phytane	-4‰
(16)	Hesselbo *et al.*	2007	Peniche (P)	carbonate	-3,5‰
				phytane	-7‰

Figure 1.4 : Principales publications antérieures à l'année 2007 documentant l'excursion négative des $\delta^{13}C$ au cours du Toarcien inférieur (d'après Hermoso 2007).

Néanmoins, il convient de ne pas négliger les travaux effectués par Van de Shootbrugge *et al.*, (2005) qui ont mesuré les valeurs de $\delta^{13}C$ dans des rostres de bélemnites de Dotternhausen (Allemagne) et Hawker Bottoms (R.U. – Yorkshire) et qui n'y ont pas retrouvé d'excursion négative lorsque ces rostres sont issus des niveaux où la matière organique et les carbonates présentent cette excursion négative. Ils avancent également l'argument de l'hétérogénéité des valeurs mesurées entre les sédiments d'un lieu à l'autre en faveur d'une hypothèse de causes régionales et non globales.

De même, les travaux de Jiménez *et al.* (1996) sur des coupes du Domaine Subbétique en Espagne révèlent des tendances positives pour les valeurs de $\delta^{13}C$ au Toarcien inférieur et moyen mais ne détectent aucune excursion négative.

Les excursions négatives enregistrées dans le Yorkshire (UK) semblent se rythmer selon les cycles de précession des équinoxes (Kemp *et al.,* 2005).

3- Une pCO_2 particulièrement élevée :

Une étude de McElwain *et al.* (2005) sur les densités de stomates des feuilles de végétaux fossilisés des niveaux correspondants au Pliensbachien supérieur et au Toarcien inférieur propose d'évaluer à partir de ce facteur les pressions partielles en CO_2 atmosphérique à cette époque. La méthode employée utilise une relation inverse liant l'index stomatal d'un matériau végétal fossilisé et la pression partielle en CO_2 de l'atmosphère au moment du vivant de l'organisme. Les résultats indiquent une augmentation importante de la pCO_2 au niveau de la sous-zone à *Exaratum*. Toutefois il semblerait qu'un biais puisse exister dans ce type d'analyses, dû à la négligence des effets de l'humidité ou des effets ontogéniques pouvant modifier considérablement la densité stomatale au sein d'une même lignée (Royer, 2001 ; Hermoso, 2007).

Les résultats exposés restent néanmoins en accord avec les extrapolations issues des comparaisons de compositions isotopiques du carbone organique marin et du carbone inorganique lors de la seconde perturbation du $\delta^{13}C$, lesquelles suggèrent une importante

augmentation de la pCO_2 (Van de Schootbrugge *et al.* 2005a et Mc Elwain *et al.* 2005 ; Suan *et al.* 2008). Cela est également en cohérence avec les augmentations de température estimées pour cette époque à partir des données de $\delta^{18}O$ (voir partie II).

4- Les variations du rapport $^{87}Sr/^{86}Sr$:

Les données pour les isotopes du strontium dans les bélemnites et les huîtres d'Angleterre (Jones & Jenkyns, 2001) et de Bulgarie (Metodiev *et al.,* 2014) indiquent une diminution progressive des valeurs de $^{87}Sr/^{86}Sr$ depuis l'Hettangien jusqu'au Pliensbachien avec un minimum au niveau de la limite Pliensbachien - Toarcien (figure 1.5). Les valeurs croissent ensuite rapidement avec une pente maximum au niveau de la zone à *Falciferum* (Palfy, Smith & Mortensen, 2002 ; Morard, 2004). Il est intriguant de constater que la courbe est décroissante avant la TOAE puis croissante après, ce qui est l'inverse de ce que l'on observe pour les AOE de l'Aptien inférieur et de la limite Cénomanien – Turonien.

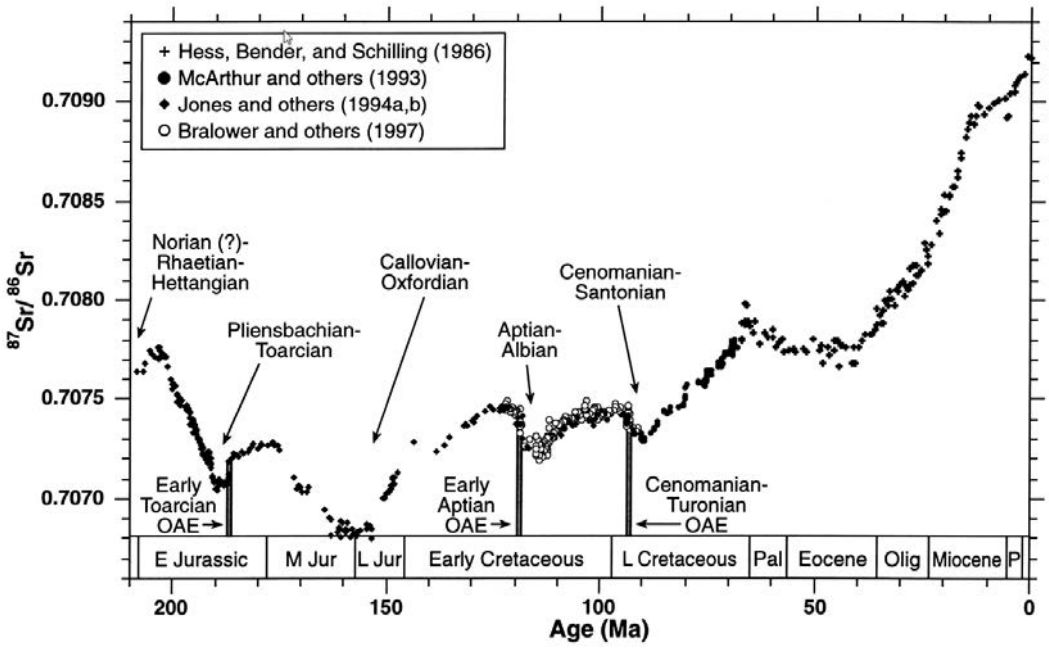


Figure 1.5 : Rapports $^{87}Sr/^{86}Sr$ mesurés dans les sédiments d'Angleterre pour les derniers 210 Ma (d'après Jones & Jenkyns, 2001).

Les fluctuations au niveau des rapports isotopiques du strontium sont interprétées comme des témoins soit de variations des apports fluviatiles (s'expliquant par un refroidissement global/glaciation d'après Korte & Hesselbo, 2011, soit de variations d'activité volcanique/hydrothermale (Jones & Jenkyns, 2001).

5- Les taux en phosphore au Toarcien inférieur :

Bodin *et al.* (2010) mesurent au Toarcien inférieur deux excursions positives des taux de phosphore dans la roche totale de sédiments non-condensés. Le phosphore est un nutriment essentiel des organismes vivants et il est proposé comme le facteur biolimitant principal à l'échelle des temps géologiques, révélateur des « taux nutritifs » (Tyrrell, 1999, Bodin *et al.,* 2010). Les taux de phosphore seraient contrôlés par les quantités de phosphore délivrées aux océans, le degré d'oxygénation des eaux profondes et les taux d'accumulation de sédiments.

6- Les variations du taux de $CaCO_3$:

Les pourcentages de $CaCO_3$ produits par les nannofossiles dans les sédiments correspondant à la limite Pliensbachien - Toarcien d'Espagne (Tremolada *et al.* 2005), du Portugal (Suan *et al.* 2008), d'Italie (Mattioli & Pittet, 2002) et de France (Clémence, Gardin & Bartolini, 2015) indiquent une ou plusieurs crise(s) de biocalcification qui semblent corrélées aux variations dans l'abondance et les dimensions du taxon *Schizosphaerella punctata* (Suan *et al.,* 2008 ; Clémence, Gardin & Bartolini, 2015).

7- Une dénitrification océanique :

Les données isotopiques issues des niveaux du Toarcien inférieur de Winterborne Kingston (Wessex, R.U.), Mochras farm (Cardigan Bay, R.U.), Hawsker Bottom (Cleveland Basins, R.U.) et la fosse de Belluno (Dogna, Italie) montrent une augmentation des valeurs de $\delta^{15}N$ dans la partie inférieure de la zone à *Falciferum* (probablement sous-zone à *Exaratum*) dans des sédiments présentant des valeurs importantes en TOC ou juste avant de tels sédiments. La corrélation avec les excursions négatives du $\delta^{13}C$ est assez bonne : les pics sont simultanés dans

les sections de Winterborne Kingston et Mochras alors que l'excursion négative de $\delta^{13}C_{org}$ précède l'excursion positive de $\delta^{15}N$ à Hawsker Bottoms et Dogna. Cela traduirait une dénitrification partielle des eaux océaniques puis le transfert de cette signature chimiostratigraphique à la matière organique planctonique et par conséquent aux sédiments du Toarcien inférieur (Jenkyns *et al.,* 2001). Cette dénitrification pourrait être attribuée à une augmentation de la productivité organique favorisant l'euxinie/anoxie et l'activité de bactérie dénitrifiantes qui utilisent préférentiellement l'isotope léger de l'azote (^{14}N) et libèrent du N_2 dans l'atmosphère. De plus, l'augmentation de productivité primaire est susceptible de faire baisser progressivement la teneur en N^{14} des masses d'eau même sans anoxie car les organismes planctoniques intègrent préférentiellement le N^{14} dans leur matière organique.

8- Une intensification des catastrophes naturelles :

Une étude de Krenker *et al.* (2015) identifie dans les séries sédimentaires du Toarcien inférieur du Haut Atlas marocain et de l'Ouest européen une augmentation de la fréquence des tempestites (présence de structures HCS) associée à un élargissement de leur répartition spatiale au niveau de la plateforme continentale. Ceci, associé au réchauffement global déduit des données isotopiques (voir précédemment, partie II- Paléogéographie, géodynamique et paléotempératures terrestres au Lias supérieur) révèle pour ces auteurs une augmentation du nombre de cyclones tropicaux au passage de l'évènement anoxique du Toarcien inférieur.

9- Les variations dans les dimensions de certains organismes :

Un certain nombre d'études relèvent des variations de taille des organismes fossiles appartenant à différents groupes au Toarcien inférieur. C'est le cas notamment pour le taxon nannoplanctonique *Schizosphaerella punctata* qui, au niveau de la limite Pliensbachien-Toarcien présente une diminution de la taille moyenne de son axe majeur concomitant avec la diminution en abondance de ce taxon (Clémence, Gardin & Bartolini, 2015). De même, le genre de Coccolithophoridae *Lotharingius* présente dans les sédiments espagnols du Lias supérieur trois espèces distinctes : *L. hauffii, L. sigillatus et L. crucicentralis* (citées par ordre de taille croissant, *L. crucicentralis* présentant la structure centrale la plus complexe). Au cours du Toarcien inférieur, l'étude révèle une diminution de taille des taxons *L. hauffii* et *L. sigillatus*

alors que *L. crucicentralis* est absent de l'échantillonnage (Fraguas & Young, 2011). Les deux premiers taxons retrouvent par la suite (après la perturbation observée au Toarcien inférieur) leurs dimensions pré-toarciennes et *L. crucicentralis* réapparaît fortement représenté dans les sédiments.

Morten & Twitchett (2009) observent dans le bassin de Cleveland au Nord de l'Angleterre une diminution de taille chez le genre d'ammonites *Dactylioceras* et chez une espèce de bivalve benthique particulièrement abondante : *Pseudomytiloides dubius* (effet *Lilliput*) au niveau de l'intervalle d'extinction (zone à *tenuicostatum* - sous-zones à *tenuicostatum* et *semicelatum*). Cela ne se retrouve pas de façon significative pour les rostres de bélemnites dont au moins un taxon connaît une augmentation de taille sur cette période (*Passaloteuthis bisulcata*) ce qui incite les auteurs à considérer que le phénomène affecterait davantage le benthos (ici des bivalves) et nektobenthos (ammonites) que le necton (bélemnites). Il est à noter que suite à l'extinction, tous les taxons étudiés à l'exception de l'espèce de bélemnite *Acrocoelites subtenuis* connaissent une augmentation de leur taille moyenne lors de la phase post-extinction (« *later survival interval* »). Les mêmes auteurs relèvent une tendance globale des espèces étudiées à une plus grande variabilité lors de l'intervalle de survie post-extinction, interprétée comme la résultante d'une diminution de la compétition interspécifique pour les taxons ayant survécu à la crise.

Un travail similaire fût proposé par Maxwell & Vincent (2016) sur les représentants du groupe des ichtyosaures issus des *Posidonia Shales* (Allemagne) de la même période. Il semble d'après les résultats que les taxons de grande taille étaient absents des faunes au cours de l'épisode d'extinction mais devinrent très rapidement plus abondant lors de la phase post-extinction. L'espèce d'ichtyosaure la plus représentée lors de la phase d'extinction présumée, *Stenopterygius quadriscissus*, augmente en taille dès la fin de l'évènement biotique, ce qui s'accompagne à la fin de la zone à *Tenuicostatum* d'une rapide invasion de taxons de grandes dimensions alors que des formes de petite taille dominaient jusqu'alors au Toarcien inférieur (*Stenopterygius, Hauffiopteryx*).

Martindale & Aberhan (2017) mesurent une diminution de taille des organismes des faunes macrobenthiques de Ya Ha Tinda (Alberta, Canada) au passage du TOAE, associée à la disparition des terriers fossilisés et une restructuration des populations depuis des populations constituées d'organismes matures à des populations dominées par des formes juvéniles.

Des résultats présentés par Rita *et al.* (2018) attestent d'une réduction statistiquement significative des dimensions de rostres de bélemnites au passage de la limite Pliensbachien-Toarcien au niveau des assemblages du bassin Lusithanien au Portugal, qui semble principalement impactée par les spécimens adultes de *Pseudohastites longiformis*.

Enfin, des résultats statistiques sur une compilation de plus de 6000 variations de dimensions d'organismes entre intervalles furent présentés par Kiessling & De Baets (2018) au congrès IPC5, résultats qui confirment la corrélation entre l'effet *Lilliput* et les périodes de crises biologiques et placent la crise Pliensbachien-Toarcien comme principal témoin de cette corrélation.

IV/ Les phénomènes d'extinctions et de recouvrements biologiques remarquables au Pliensbachien-Toarcien :

Les étages géologiques du Pliensbachien et du Toarcien ont enregistré plusieurs évènements de type extinctions et recouvrements/diversification à différentes échelles taxinomiques et en plusieurs impulsions. Les études statistiques sur les données taxinomiques enregistrent au cours de la période correspondante une chute significative de la diversité à l'échelle des familles et des genres (figure 1.6) (Raup & Sepkoski, 1984, 1986, Sepkoski, 1989 ; Harries & Little, 1999).

Danise *et al.* (2013) quantifient les taux d'extinctions au Toarcien inférieur à approximativement 5% pour les familles et 26% pour les genres en milieu marin. Ce même travail propose des analyses multivariées sur les faunes marines benthiques du bassin de Cleveland (North Yorkshire, UK) avec un set de données comprenant 12283 individus parmi 56 espèces de bivalves, gastropodes, scaphopodes, brachiopodes, échinodermes et serpulides. Il en ressort que la diversité décline de manière abrupte à la base de la sous-zone à *semicelatum* et atteint son minimum à la base de la sous-zone à *exaratum* ce qui coïncide avec la mise en place d'une période à niveau d'oxygène minimum. La tendance s'inverse avec une augmentation de la diversité dans la partie supérieure de la sous-zone à *exaratum* mais une véritable relaxation des conditions de stress n'est observable qu'au niveau de la zone à *bifrons* avec une augmentation générale de la valeur de diversité.

Un remaniement faunistique correspondant à la même période géologique est décrit par Martindale & Aberhan (2017) à Ya Ha Tinda (Canada).

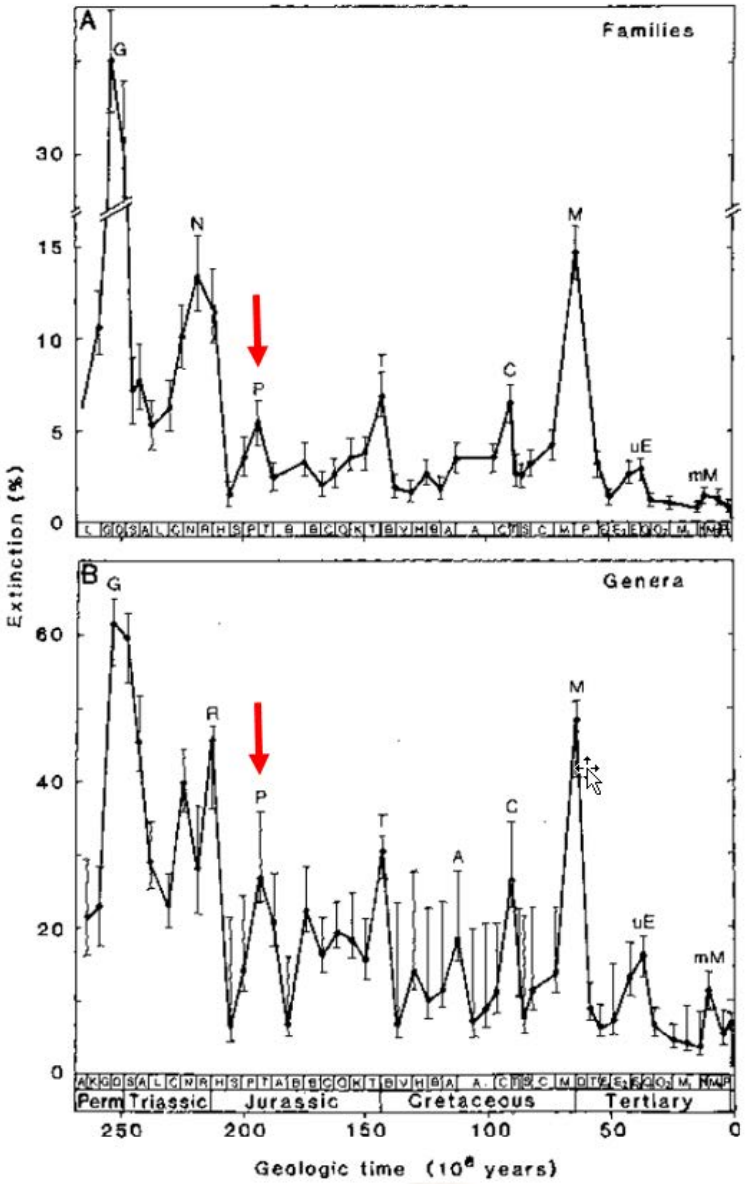


Figure 1.6 : Pourcentages d'extinctions des familles (A) et genres (B) marins du Permien au Tertiaire calculés à partir de données pondérées (modifié d'après Raup & Sepkoski, 1986). Les flèches indiquent la limite Pliensbachien-Toarcien.

1- Ammonites :

Plusieurs modèles d'extinction ont été proposés par les paléontologues concernant le groupe des ammonites. Deux chutes de diversité distinctes furent observées pour les espèces d'ammonites par Macchioni & Cecca (2002) au niveau de l'Ouest Téthysien :

Un premier évènement au niveau de la sous-zone à *Dactylioceras mirabile* ; laquelle correspond à la limite entre les étages Pliensbachien et Toarcien ; avec la disparition des *Amaltheidae* boréales (famille endémique du NW européen) et des *Ammonitina* endémiques des zones méditerranéennes, accompagné par le développement des Dactyliocératidés (Bassoulet & Baudin, 1994).

Un second évènement situé par ces auteurs dans la partie supérieure de la sous-zone à *Dactylioceras semicelatum* qui aurait également affecté des clades d'ammonoides épiocéaniques tels que les *Phylloceratacea*e et *Lytoceratacea*e.

Certains auteurs ne reconnaissent pas la seconde extinction d'ammonites comme significative à l'échelle des genres (Wignall *et al.*, 2005). Bassoulet et Baudin (1994) considèrent l'interruption des Hildoceratidés et le développement des Grammocératidés et Hammatocératidés au Toarcien moyen comme significatifs.

Dera *et al.* (2010) distinguent quant à eux 5 phases de crise entre -185 et -177 millions d'années pour les ammonites des domaines NW téthysien et arctique (à l'échelle des espèces et des genres) alors que Caruthers *et al.* (2013 ; 2014) en enregistrent six sur les domaines NW américains, européens et arctiques à l'échelle des espèces (206 espèces considérées pour le seul domaine NW américain).

Enfin, Bilotta *et al.* (2010) relèvent dans les faunes d'ammonites des Apennins (Italie centrale) des phénomènes d'extinctions, survivance et radiation adaptative de nombreux taxons à l'échelle générique et supragénérique parmi les Phylloceratida, Eoderoceratoidea, Hildoceratoidea et subséquemment Hammatoceratoidea au passage de l'évènement anoxique, évènements qu'ils estiment de signification évolutive de loin supérieure à ceux liés à l'apparition massive des *Eodactylites* classiquement présentés pour caractériser le passage de la limite Pliensbachien-Toarcien (proposé par ces auteurs comme évènement possiblement diachronique par rapport à ceux présentés ici).

2- Brachiopodes :

Les brachiopodes échantillonnés en France, Hongrie et Caucase présentent une forte diversification et augmentation du nombre d'espèces de l'Hettangien au Pliensbachien

inférieur, suivie au Pliensbachien supérieur d'une importante perte de diversité qui se poursuit au cours du Toarcien inférieur (Vörös, 1993, 1995 ; Ruban, 2004).

Baeza-Carratalá (2013) identifie 5 assemblages distincts de brachiopodes (à l'échelle des espèces) dans les sédiments espagnols correspondants à l'Ouest téthysien qui témoignent de différents évènements à l'échelle régionale ou globale de radiations et extinctions. A l'échelle globale, il souligne l'existence d'une diversification progressive du Sinémurien au Pliensbachien supérieur avec un maximum de biodiversité et d'abondance à la transition Domérien - Toarcien ; après quoi une forte baisse de la diversité est enregistrée au cours du Toarcien inférieur, suivie d'un recouvrement avec dans un premier temps la présence généralisée dans la marge Ibérique et l'Ouest Téthys du taxon *Soaresirhynchia bouchardi* à morphologie simple, pauvre en caractères dérivés, formant de denses populations à haute diversité morphologique. Ces caractéristiques correspondent à une espèce opportuniste au sens de Levinton (1970) et Harries *et al.* (1996) qui occuperait un environnement dépourvu de compétiteurs (García *et al.*, 2011). Il s'agirait d'après ces auteurs d'un pionnier post-crise et non d'un « survivant ». La diversité d'espèces de brachiopodes atteinte au cours du Pliensbachien ne connaîtra plus d'équivalent par la suite.

Alméras *et al.* (1979) observent dans le Lias toulonnais un sévère appauvrissement dans la faune de brachiopodes au passage Domérien - Toarcien et à la base de l'Aalénien.

3- Bivalves :

A l'instar des brachiopodes, les bivalves connaissent au cours du Pliensbachien une hausse de la diversité au moins au niveau du NW européen et des Andes (Aberhan, 2002) suivie d'une diminution de cette diversité observable principalement au cours du Toarcien malgré une augmentation des taux d'extinction dès le Pliensbachien moyen (figure 1.7)

Harries & Little (1999) constatent également cette tendance en précisant que les faunes benthiques ne sont néanmoins virtuellement pas significativement affectées.

Le Pliensbachien marque également la radiation spectaculaire de bivalves constructeurs de récifs : la faune à *Lithiotis* ou lithiotidés (Posenato *et al.,* 2012, Franceschi *et al.*, 2014). Le groupe s'éteint ensuite vraisemblablement au Toarcien (Brame *et al*. 2018 ; Posenato *et al*.,

2018) à l'exception de *Mytiloperna* sp. que l'on retrouve jusqu'au Jurassique supérieur (Oxfordien – Posenato, 2013).

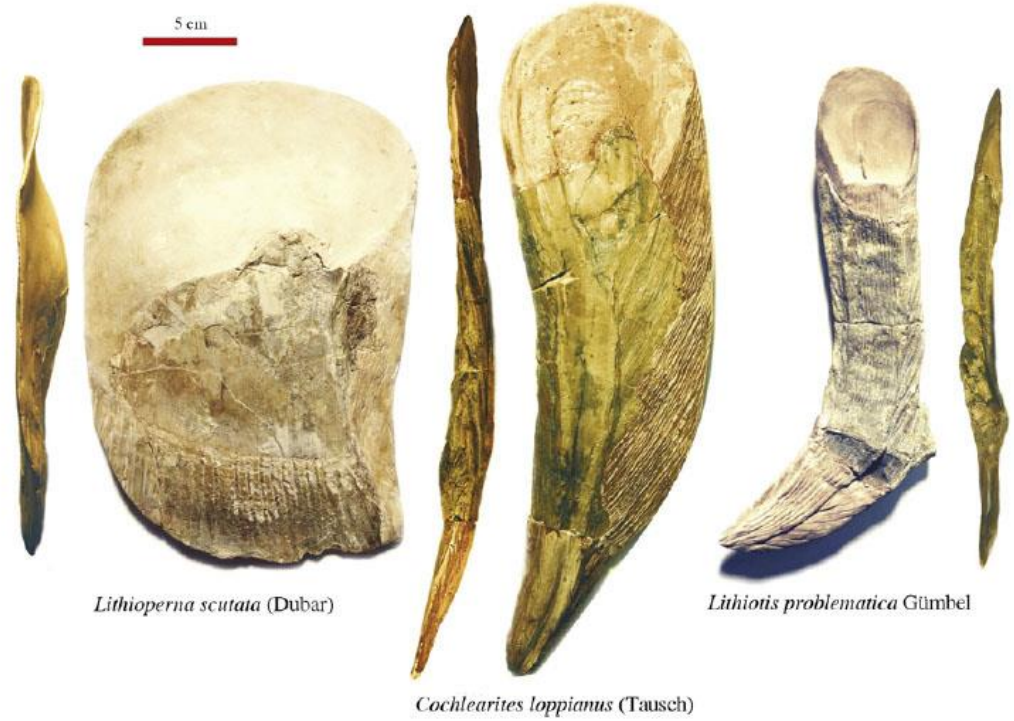
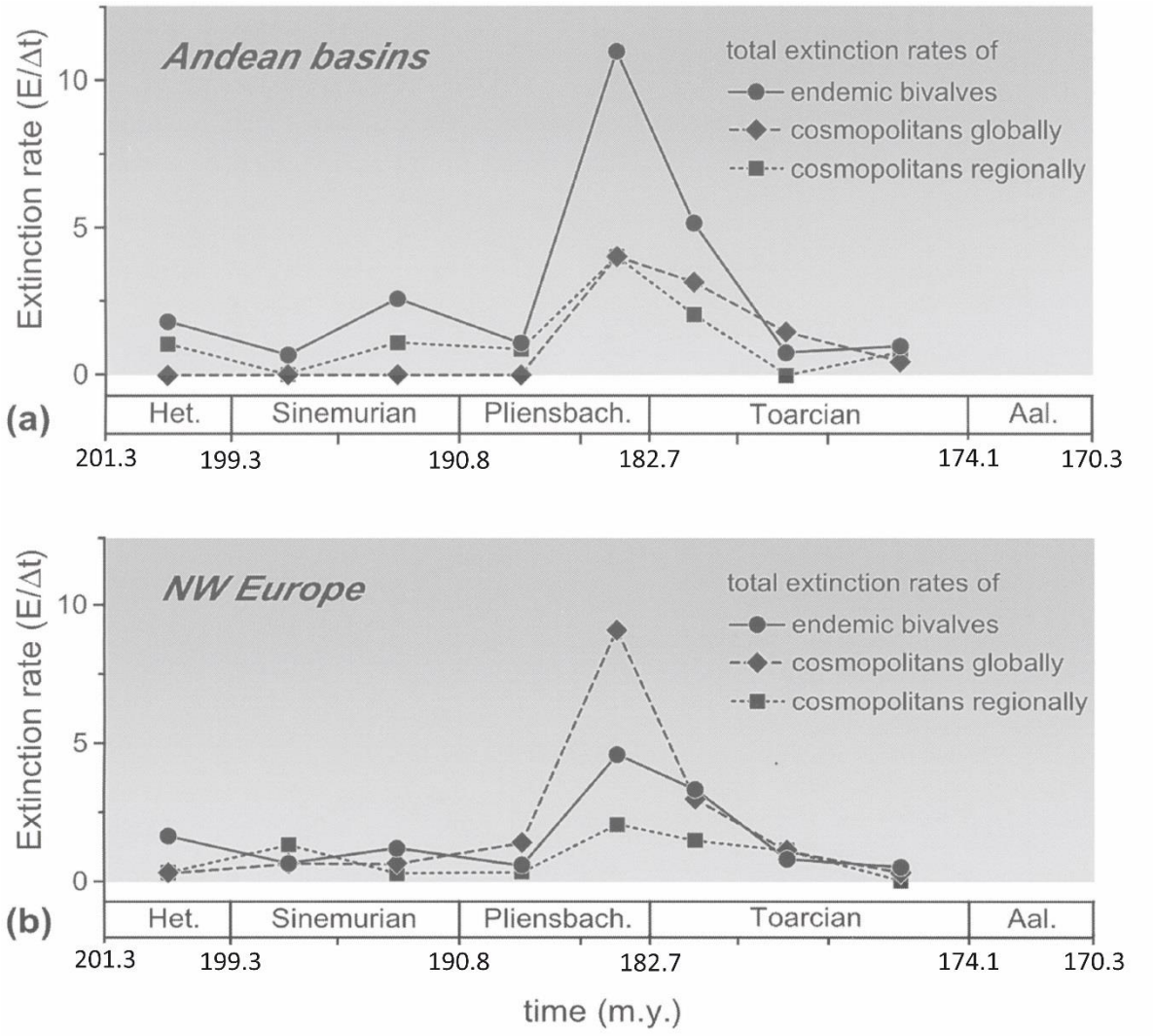


Figure 1.7 : exemples de spécimens issus de différentes espèces du groupe des lithiotidés (d'après Posenato *et al.*, 2002).

D'après les données de Hallam (1986, 1987) une disparition importante d'espèces de bivalves issues de faunes de milieux différents marque le Pliensbachien terminal ; il s'agirait de la plus grande crise que ce groupe ait connu durant tout le Jurassique (Bassoulet & Baudin, 1994).

Figure 1.8 : Taux d'extinction totaux d'espèces de bivalves par millions d'années au cours du Lias dans les bassins des Andes (a) et dans le NW européen (b) (modifié d'après Aberhan, 2002).



4- Gastropodes :

Les données recueillies par Caswell *et al.* (2009) dans le bassin de Cleveland et par Harries et Little (1999) en Allemagne et au Royaume-Uni témoignent de la disparition simultanée de plusieurs espèces au niveau supérieur de la zone à *Tenuicostatum*.

5- Ostracodes :

Les ostracodes subissent au niveau des zones à *Spinatum*, *Tenuicostatum* et *Serpentinum* des renouvellements fauniques brusques et tranchés (Bassoulet et Baudin, 1994) associés à une diminution significative de la diversité et de l'abondance observables au niveau de la Cordillère

Ibérique en Espagne (Arias, 2008, 2009). Ce dernier auteur invoque l'ouverture du corridor hispanique comme facteur de réorganisation des circulations d'eaux profondes et de surfaces et propose cet évènement comme possible co-facteur du phénomène d'extinction observé.

6- Foraminifères :

Les foraminifères à test hyalin de la famille des Nodosariidés, représentants largement majoritaires du groupe dans les bassins à sédimentation argileuse, ont fait l'objet de nombreuses études qui semblent en accord sur l'existence d'une faune d'affinité domérienne dans la zone à *Tenuicostatum* suivie de l'apparition de nouvelles formes dans la zone à *Serpentinum* (Bassoulet et Baudin, 1994 ; Nicollin *et al.,* 1995). Ce renouvellement faunistique s'accompagnerait d'une crise partielle au sommet de la zone à *Tenuicostatum* (Caswell *et al.*, 2009).

Nikitenko *et al.* (2013) observent également en actuelle Sibérie du Nord (correspondant au Pôle Nord au Jurassique Inférieur) l'incidence du TOAE au niveau des assemblages de foraminifères : le début du Toarcien est le théâtre d'une chute abrupte de l'abondance et de la diversité des foraminifères, associée à une augmentation des valeurs de TOC et une excursion négative du $\delta^{13}C$. Seul le genre opportuniste *Trochammina* généralement associé à des environnements peu oxygénées à l'interface eau-sédiment et à TOC élevée présente une rapide augmentation de représentativité dès le début des niveaux de black shales. Plus tard dans l'histoire géologique du Toarcien inférieur, une chute dans les valeurs de TOC est enregistrée, interprétée comme l'instauration de conditions d'oxygénation favorable des eaux. Au Toarcien inférieur, les auteurs observent un recouvrement des faunes de foraminifères via une augmentation significative de la diversité et de l'abondance des taxons. A noter que le réchauffement climatique dans les paléobassins arctiques est associé à une remontée eustatique majeure.

Les foraminifères des régions NW américaines enregistrent cinq phases d'extinction et une valeur minimale de diversité au Toarcien inférieur (zone à *Kanense*) à la suite d'un pic de diversité au Pliensbachien supérieur (partie supérieure de la zone à *Kunae*) lorsqu'on ne considère pas les espèces dont la répartition stratigraphique dépasse six zones d'ammonites (Caruthers *et al.,* 2013).

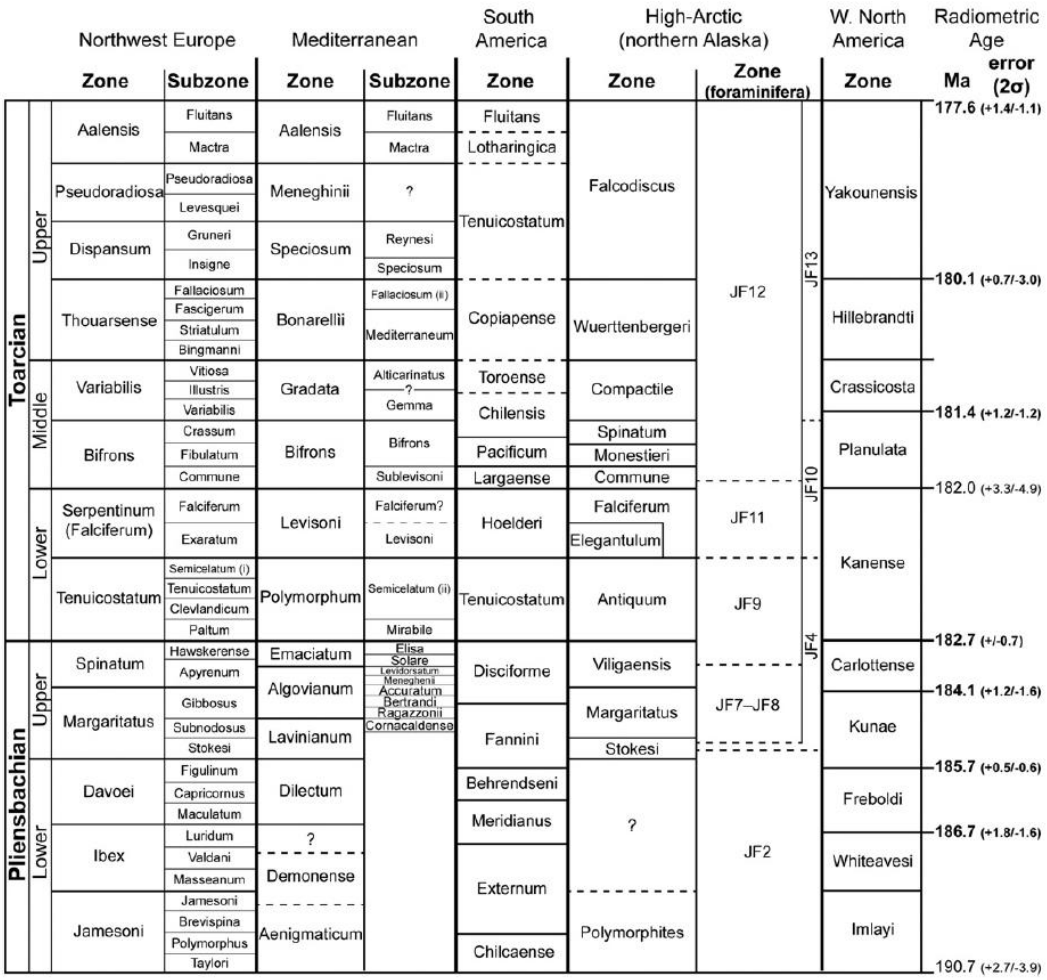


Figure 1.9 : Correspondances entre zones et sous-zones à ammonites du Pliensbachien et du Toarcien américains, arctiques et européens (d'après Caruthers *et al.* 2013).

7- Nannoplancton :

Clémence, Gardin & Bartolini 2015 identifient chez les nanofossiles du bassin de Paris une crise majeure de biocalcification au Toarcien, suite à une phase de diversification prononcée. Cette crise s'accompagne d'une domination d'espèces considérées comme opportunistes de type stratège R du fait de leur écologie ; vivant en eaux peu profondes, plus résistantes aux stress anoxiques et aux baisses de salinité (Tremolada *et al.,* 2005, Mattioli *et al.,* 2004). Au niveau de la limite Pliensbachien - Toarcien, une diminution en taille de l'axe majeur de

Schizosphaerella punctata est enregistrée conjointement à la diminution en abondance de ce taxon.

8- Dinoflagellés :

Le groupe des dinoflagellés connaît une période de radiation importante marquée par une forte diversification à l'intervalle Plienbachien-Toarcien qui est néanmoins ponctuée d'un évènement d'extinctions significatif au Toarcien inférieur (Bucefalo, Palliani & Riding, 2003).

9- Dasycladales :

Les algues marines du groupe des Dasycladales présentent à l'échelle des espèces des phénomènes non négligeables d'extinctions au cours du Sinémurien puis du Pliensbachien avec surtout une absence (tout du moins bibliographique) de ces organismes du registre fossile pendant tout le Toarcien (Bassoulet et al., 1978).

10- Radiolaires :

Le groupe des radiolaires connaît d'après Goričan *et al.* (2013) une évolution globale dans sa diversité corrélable positivement à celle des autres faunes marines (nektoplancton et benthos) et inversement corrélée à celle du phytoplancton. Cela se traduit pour ces auteurs par :

- Des apparitions régulière d'espèces au cours du Pliensbachien inférieur (prédominance des FADs = First Appearance Datum sur les LADs = Last Appearance Datum).

- Un intervalle d'extinction au Pliensbachien supérieur – Toarcien inférieur (prédominance des LADs sur les FADs : baisse des taux d'origination au Pliensbachien supérieur puis augmentation des taux d'extinction au Toarcien inférieur).

- Une période de recouvrement au Toarcien moyen et supérieur.

Le minimum de diversité se situerait à la fin du Toarcien inférieur. Il s'agirait d'une extinction sélective puisque l'étude distingue au sein des radiolaires trois groupes présentant des modèles évolutifs distincts : le premier groupe, le plus large connaît les tendances décrites ci-dessus, qui sont donc généralisées à l'ensemble des radiolaires dans la synthèse générale. Le second groupe semble stable tout au long de l'épisode d'extinction, ne présentant pas de modifications majeures. Le troisième groupe (« spongy spumellarians ») est prospère durant l'épisode d'extinction avec une diversification accrue.

11- Cnidaires :

Une compilation de données bibliographiques effectuée par Lathuilière et Marchal (2009) met en évidence l'existence d'une extinction chez les coraux constructeurs de récifs au Pliensbachien supérieur faisant suite à un maximum de diversité découlant d'une augmentation progressive de cette dernière depuis le Sinémurien. Au cours du Pliensbachien, de nombreux coraux solitaires apparaissent (le Pliensbachien est plus connu pour ses récifs de bivalves que pour ses récifs à coraux) jusqu'à l'interruption de cette diversification par l'épisode d'extinction fini-Pliensbachien.

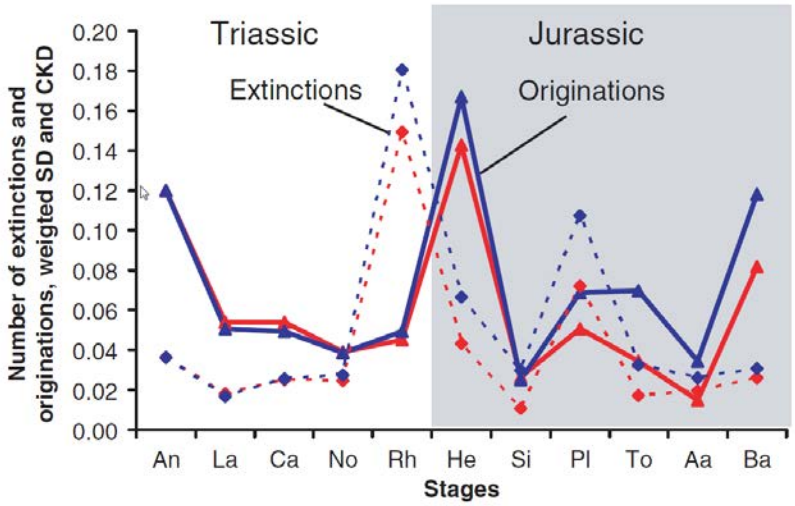


Figure 1.10 : Evaluations basse et haute des taux d'extinction et origination en relation avec la biodiversité absolue connue actuellement (CKD) et la durée des étages (SD) (d'après Lathuilière & Marchal 2009).

Beauvais (1986) subdivise les faunes coralliaires liasiques du Maroc en trois biozones distinctes :

- une association de genres d'affinité triasique et liasique à l'Hettangien – Sinémurien ;
- une association de genres typiquement triasiques, liasiques, du Jurassique moyen et supérieur et crétacés pour le Pliensbachien ;
- une association de genres typiquement liasiques, du Jurassique moyen et supérieur et crétacés au Toarcien.

Les observations de Lathuilière (2011) sur la faune coralliaire du Toarcien supérieur du Moyen Atlas Marocain indiquent une faune davantage semblable aux faunes du Dogger qu'à celles du Pliensbachien car totalement dépourvue de genres d'affinité triasique.

12- Corrélation entre crises d'écosystèmes récifaux et extinctions de masse ?

La question d'une corrélation entre les crises récifales et les extinctions de masse classiquement reconnues dans les archives géologiques a été traitée par Kiessling (2011) qui interroge dans un premier temps la pertinence de la méthode utilisée par Raup & Sepkoski (1986) pour caractériser une extinction de masse. L'auteur propose d'utiliser des lots de données (Kiessling 1999) transformées par log pour éliminer les biais de proportionnalité (voir publication de l'auteur pour démonstration). Par sa méthode qui se veut optimisée dans l'amortissement des différents biais d'échantillonnage et de méthodologie, Kiessling caractérise ainsi un certain nombre d'évènements marquants depuis l'Ordovicien qui diffèrent selon les critères choisis pour sélectionner les jeux de données (volumes récifaux totaux : 7 évènements ; systèmes récifaux squelettiques : 5 évènements ; récifs de métazoaires : 4 évènements). Il est intéressant dans le cadre de cette étude de constater que dans tous les cas le Toarcien est relevé comme période de perte dramatique de volumes récifaux avec de surcroît des taux d'extinction significatifs d'organismes hypercalcifiants qui précèdent l'évènement.

Shortcut for boundary	Stages in PaleoReefs	Rank	Decline of reef carbonate production	±	Decline of normalized reef abundance	Decline of mean reef thickness	Decline of debris potential	Diversity decline
Triassic–Jurassic	Rhaetian–Hettangian	1	**100.0%**	0.2%	**84%**	**72%**	65%	**61%**
Permian–Triassic	Changhsingian–Induan	2	**100.0%**	0.2%	**79%**	**96%**	92%	**80%**
end–Ordovician	Late Ashgillian–Rhuddanian	3	**99.8%**	1.1%	**85%**	72%	45%	2%
Pliensbachian–Toarcian	Pliensbachian–Toarcian	4	**99.0%**	3.1%	**70%**	0%	74%	6%
Frasnian–Famennian	Frasnian–Famennian	5	**98.9%**	1.4%	**84%**	**57%**	40%	**53%**
Mississippian–Pennsylvanian	Serpukhovian–Bashkirian	6	**97.1%**	4.5%	**75%**	40%	53%	16%
Late Early Permian	Artinskian–Kungurian	7	**96.2%**	5.2%	**72%**	40%	-76%	19%
Earliest Cretaceous	Berriasian–Valanginian	8	**93.1%**	7.4%	**65%**	33%	40%	-20%
Middle–Late Permian	Guadalupian–Wuchiapingian	9	**88.7%**	6.2%	**47%**	49%	59%	**48%**
Cenomanian–Turonian	Cenomanian–Turonian	10	**87.7%**	6.9%	**35%**	**61%**	53%	10%

Declines in reef carbonate production define reef crises. Significant changes are printed in bold.
Note that few reef crises are accompanied by significant diversity declines.

Figure 1.11 : Classement et caractéristiques des dix plus grandes crises récifales phanérozoïques d'après Fluegel & Kiessling, 2002. La colonne +/- indique les marges d'erreurs.

V/ Les différentes hypothèses et arguments associés pour expliquer les phénomènes d'extinctions :

1- L'hypothèse de l'effet de serre volcanique :

On peut observer en Afrique du Sud, Antarctique, Amérique du Sud, Inde, Australie et Nouvelle-Zélande les vestiges de grandes étendues de lave (« provinces ignées » ou « trapps ») du Karoo et du Ferrar qui ont été datées par des rapports isotopiques U-Pb sur zircons et ^{40}Ar - ^{39}Ar de feldspaths et roches totale entre 181 et 184 Ma (Duncan *et al.,* 1997 ; Sell *et al.*, 2014 ; Burgess *et al.*, 2015). On estime que la province magmatique du Karoo représentait lors de sa mise en place un volume minimum de 2.10^6 km^3 contre $0{,}5.10^6$ km^3 comme minimum pour la province ignée du Ferrar (Moulin, 2011). Les épisodes magmatiques génèrent des gaz et particules volatiles tels que le CH_4, CO_2, S, Cl, F et SO_2 (Burgess *et al.,* 2015) qui une fois dans l'atmosphère peuvent modifier les conditions écologiques des écosystèmes terrestres. Du fait de la grande quantité de gaz à effet de serre libérés lors de tels évènements volcaniques, un scénario dit d' « effet de serre volcanique » a été proposé par Wignall (2005) pour lier les extinctions biologiques précédemment décrites à la mise en place des trapps (figure 1.12). L'activité volcanique serait également à l'origine de l'augmentation des valeurs du $^{87}Sr/^{86}Sr$ observée au Toarcien inférieur.

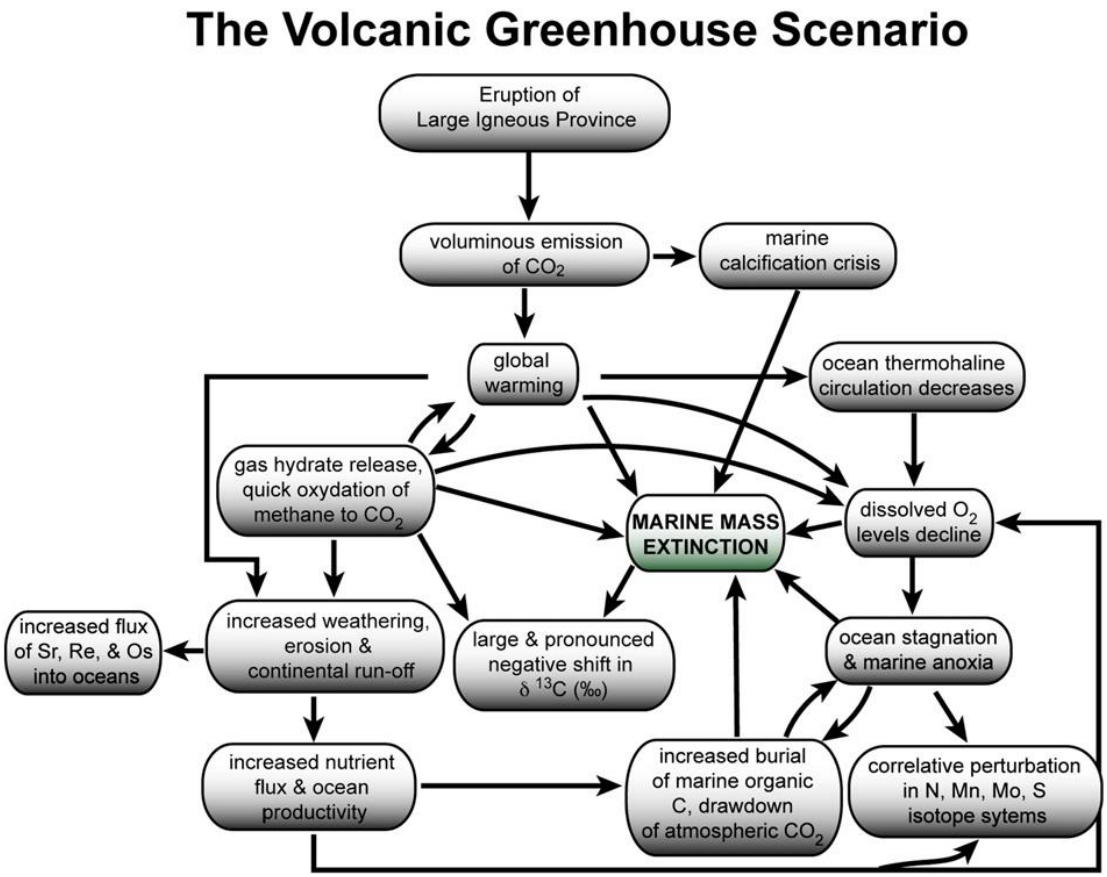


Figure 1.12 : Schéma de synthèse de l'hypothèse de l'effet de serre volcanique (d'après Caruthers *et al.* 2013, modifié d'après Wignall 2001, 2005)

A noter que des modèles alternatifs suggèrent que l'augmentation du ratio de carbone isotopique « léger » pourrait provenir d'un métamorphisme thermal de sédiments riches en carbone dans la province ignée du Karoo-Ferrar (Mc Elwain *et al.,* 2005 ; Svensen *et al.,* 2007 ; Bodin *et al.,* 2010).

2- Une glaciation Pliensbachienne ?

L'hypothèse d'une période de refroidissement au Pliensbachien est soutenue par plusieurs auteurs. C'est le cas de Morard, Guex *et al.* (2003), ainsi que Guex *et al.* (2016) qui proposent un scénario complexe pour expliquer la crise biologique observée : des émissions importantes et régulières de SO_2 libérées sur de longues périodes par une activité volcanique à grande échelle (Karoo ou Patagonia) auraient provoqué un isolement thermique global et une période

de refroidissement (« icehouse »). De telles émissions de SO_2 seraient issues de l'érosion thermique de la lithosphère cratonique subséquente à la mise en place de provinces ignées continentales. La glaciation induite aurait alors provoqué un glacioeustatisme et donc une régression généralisée par augmentation de l'englacement des pôles, avec un développement de végétation continentale sur les zones émergées et la formation d'une lacune dans l'enregistrement sédimentaire. Puis le CO_2 libéré dans l'atmosphère par le volcanisme aurait ensuite pris le dessus en générant un effet de serre au Toarcien inférieur (zone à *Tenuicostatum*). S'en serait suivi un réchauffement par effet de serre, une transgression marine généralisée immergeant des zones continentales végétalisées et un apport important de matière organique d'origine humique et bactérienne.

Korte & Hesselbo (2011) assument l'idée d'alternance entre périodes de glaciation, effet de serre et « super-effet de serre » au cours du Jurassique inférieur avec une périodicité qu'ils estiment entre 1 et 10 Ma, cela à partir de mesures isotopiques et de l'étude des cycles de niveau marin. Néanmoins ils n'avancent aucune hypothèse sur les raisons de la glaciation et lient l'effet de serre aux activités volcaniques.

3- Salinité et stratification des eaux :

Farrimond *et al.* (1988) ont mis en évidence la présence, dans les sédiments de type black shales (Toarcien inférieur - zone à *Falciferum*) du bassin de Paris (mer épicontinentale Nord) et de l'est des Alpes (marge téthysienne Sud), des marqueurs témoignant de conditions d'hypersalinité des eaux. Il s'agit des Δ7-stérols et de leur produit diagénétique précoce les αββ-stérane (Boon *et al.* 1983). Le caractère global de cette hypersalinisation reste à démontrer mais les phénomènes diagénétiques interdisent généralement toute interprétation dans les autres localités. De même, l'étude ne propose pas d'explication à ce phénomène. Un scénario de stratification des eaux due à la salinité peut néanmoins être imaginé avec des conditions anoxiques faisant suite à l'isolement physique d'une partie de la colonne d'eau entraînant au moins localement la mise en place de *black shales* (Farrimond *et al.,* 1988). Dans leur étude, Suan *et al.* (2010) proposent une explication aux résultats des analyses isotopiques à partir de coquilles de brachiopodes indiquant une variation de température de 10°C (ce qui est énorme par rapport aux variations entre cycles glaciaires et interglaciaires actuels qui font varier les températures des eaux de 3 à 5°C). Cela s'expliquerait par des modifications importantes de la

salinité, qui seraient susceptibles de modifier les rapports isotopiques des isotopes de l'oxygène. Rappelons que d'autres scénarios proposent un fonctionnement inverse avec l'arrivée d'eaux plus douces venant de l'Arctique dans la Téthys via le corridor Viking (e.g. Bjerrum *et al.,* 2001 ; Bucefalo, Pallini *et al.*, 2002 ; Bailey *et al.*, 2003).

4- La libération massive d'hydrates de méthane :

Hesselbo *et al.* (2000) proposent l'hypothèse d'une dissociation massive d'hydrates de méthane contenus dans les sédiments de marges continentales pour expliquer l'excursion négative de $\delta^{13}C$ observée au niveau du passage zone à *Tenuicostatum* - zone à *Falciferum*. Cela serait rendu possible grâce aux modifications environnementales induites par l'activité volcanique massive du Karoo-Ferrar (figure 1.13).

Kemp *et al.* (2005) reprennent cette hypothèse de dissociation d'hydrates de méthane et lient cette interprétation avec leurs résultats. En effet, leur étude établit une corrélation entre le rythme des excursions négatives de $\delta^{13}C_{org}$ dans des sédiments du Yorkshire (UK) et les périodicités astronomiques. Ils traduisent trois grandes excursions négatives en trois grands évènements de libération d'hydrates de méthane, expliquant que la combinaison d'un long réchauffement au Pliensbachien supérieur, de l'initiation de l'activité volcanique du Karoo-Ferrar et d'une insolation maximale contrôlée par la précession des équinoxes (cycles de Milankovitch) auraient entraîné le franchissement d'un palier climatique favorable à la libération au totale d'une quantité d'hydrates de méthane équivalente à celle libérée lors du PETM (Paleocene - Eocene Thermal Maximum).

Van de Schootbrugge *et al.* (2005) rejettent cette hypothèse suite au constat de l'absence d'excursion négative du $\delta^{13}C$ dans des rostres de bélemnites non-diagénétisés issus des niveaux à *black Shales* d'Allemagne (Dotternhausen) et du Yorkshire dont la matière organique et les carbonates présentent cette excursion. Si l'excursion était due à des hydrates de méthane, elle aurait dû se retrouver dans tous les réservoirs de carbone alors que les résultats sur ces céphalopodes vivant probablement dans un milieu différent de celui de leur fossilisation témoignent du contraire. Les auteurs favorisent alors la thèse d'évènements paléocéanographiques régionaux avec une combinaison de restriction de circulation et une stratification localement accrue entraînant le recyclage (par *upwelling* ?) de DIC (*Dissolved*

Inorganic Carbon) enrichis en isotopes légers issus de masses d'eau anoxiques (voir modèle de Küspert, 1982). Ce modèle n'explique pas en revanche la présence de l'excursion négative dans les bois fossilisés continentaux (Bodin *et al.,* 2010).

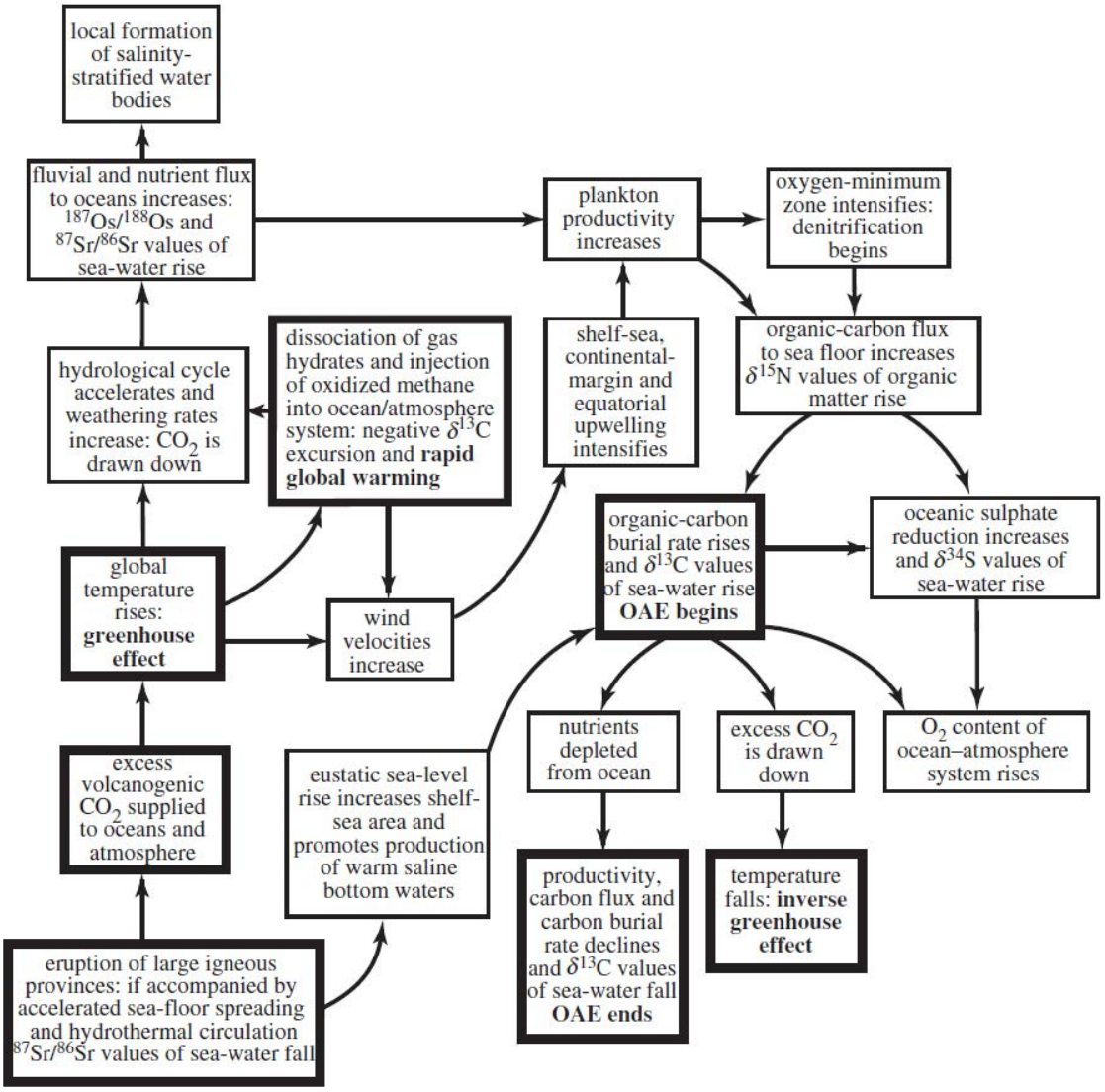


Figure 1.13 : Schéma récapitulatif du scénario d'effet de serre volcanique incluant une libération massive d'hydrates de méthane (d'après Jenkyns, 2003)

Wignall (2005) rejette quant à lui cet argument de libération d'hydrates de méthane comme cause éventuelle des extinctions en précisant que les excursions négatives de $\delta^{13}C$ apparaissent

tout juste après les phénomènes d'extinction et que cette excursion apparaissant dans les black shales semble résulter d'un signal régional de stratification propre au Cleveland Basin (Yorkshire).

5- Les cycles de Milankovitch :

A l'instar de Kemp *et al.* (2005) qui relèvent une corrélation entre les cycles astronomiques et les excursions négatives de $\delta^{13}C$, d'autres études tentent de corréler les cycles de Milankovitch avec certaines manifestations observées au Pliensbachien – Toarcien :

Les variations de susceptibilité magnétique mesurées dans les sédiments de Sancerre amènent Boulila *et al.* (2014) à la conclusion que les dépôts continus sont gouvernés par des paramètres astronomiques cycliques et ont enregistré les réponses climatiques et eustatiques à la précession des équinoxes et à l'obliquité.

Suan *et al.* (2007) observent que les dépôts correspondant au TOAE au Portugal (Peniche) et en Allemagne (Dotternhausen) présentent des variations de taux de $CaCO_3$ corrélables avec les cycles astronomiques et enregistrent une transition temporelle entre les dominances des différents paramètres de ces cycles (voir publications pour détails). Hinnov & Park (1999) ont obtenu des résultats similaires en Italie (Bassin de Lombardie).

Au Japon central, dans les cherts d'Inuyama, les dépôts sédimentaires seraient également liés aux cycles de Milankovitch qui rythmeraient les OAE (Ikeda *et al.,* 2013, 2014).

6- L'hypothèse de l'impact météoritique :

Un cratère d'impact d'environ 80km de diamètre fût découvert en Russie : le Puchezh-Katunki. Il s'agit du seul des 6 plus grands cratères connus au phanérozoïque qui n'a pas été considéré initialement comme un facteur d'extinction biologique. Cet impact est à priori daté au Bajocien par la palynostratigraphie des sédiments les plus anciens du lac du cratère (à noter que la sédimentation lacustre peut n'avoir débuté que tard après la formation de l'impact). Cependant, les valeurs isotopiques du K-Ar sur les impactites le datent en fin Trias ou Jurassique inférieur, entre 200±3 Ma et 183±5 Ma (Pálfy, 2004 d'après Masaitis *et al.,* 1996; Masaitis and Pevzner,

1999 - non disponible au téléchargement) ou entre 220 ± 10 to 167 ± 3 Ma (Schmieder & Buchner, 2008). De même que pour l'hypothèse de l'impact météoritique de Chicxulub au Mexique concernant la crise Crétacé-Tertiaire, l'influence d'un tel évènement pourrait expliquer des cas d'extinctions de masse au moment de son impact avec la Terre par effet de serre subséquent. Aucun(e) tectite, krystite, quartz choqué ou magnétites nickélifères n'ont été cités dans la littérature pour ces niveaux. Il n'existe pas pour l'heure d'indice direct d'un autre impact météoritique ailleurs au Pliensbachien – Toarcien.

VI/ Conclusion :

La limite Pliensbachien-Toarcien et le Toarcien inférieur sont marqués par les témoins d'une compilation impressionnante de bouleversements paléoécologiques majeurs à l'échelle planétaire et cette période est considérée actuellement comme la crise biologique de second ordre la plus importante référencée, venant juste après les cinq crises biologiques majeures. La question stratégique du sort des coraux à ce même moment demeure en suspens et retiendra notre attention pour la suite de cet exposé.

Chapitre 2 :
Généralités sur les coraux

Chapitre 2 : Généralités sur les coraux

Les questions traitées dans cette étude concernent surtout un groupe très particulier de coraux constructeurs de récifs : l'ordre des scléractiniaires, lesquels sont presque les seuls représentants du groupe des coraux pouvant faire l'objet d'une étude paléontologique pour la période du Jurassique inférieur. Dans les conditions de préservations bonnes à médiocres qui concernent nos affleurements d'étude, les parties molles (tissus vivants) des organismes ne peuvent en effet pas être conservées et seuls les squelettes calcaires des organismes marins ont pu se fossiliser, rendant totalement invisible aux yeux des paléontologues l'existence d'organismes contemporains dépourvus de squelette ou autres tissus minéralisés. Des cas de préservations exceptionnelles de tissus mous existent dans les archives géologiques, notamment le Lagerstätte de La Voulte en France (Callovien - voir par exemple Charbonnier 2014) ou le gisement d'Holzmaden en Allemagne (Lias - voir par exemple Montgelard et al., 1997) et fournissent de précieuses informations concernant la diversité biologique des faunes au cours des temps géologiques mais les scléractiniaires sont rarement concernés par ce type de gisement. Ce chapitre propose d'accompagner le lecteur dans la découverte du groupe des Scléractiniaires. Il ne s'agit pas de fournir de manière exhaustive toutes les informations détenues sur la question aujourd'hui mais d'offrir une vue d'ensemble synthétique sur les caractéristiques anatomiques et écologiques des représentants de ce groupe ainsi que concernant leur enracinement phylogénétique, ceci dans l'espoir que, armé de l'assortiment de connaissances sélectionnées ici pour lui, un lecteur « non coralliste » sera en mesure de comprendre l'ensemble de l'étude faisant suite et d'utiliser les fiches descriptives comme outil d'identification si nécessaire.

I/ Phylogénie :

Les scléractiniaires (ordre *Scleractinia* Bourne, 1900 ; anciennement appelés **madréporaires** post-paléozoïques) appartiennent à l'embranchement des cnidaires lesquels comprennent aujourd'hui les anémones de mer, les coraux, les hydres et les méduses. Le plus ancien fossile connu d'un cnidaire consiste en des méduses siphonophores retrouvées dans la faune d'Ediacara (Australie du Sud) datant de -680 Ma. Classiquement considérés dans les cours de zoologie et

dans les conditionnements collectifs comme des organismes simples voire primitifs, à la base d'une courbe croissante de complexité des organismes métazoaires, il apparaît aujourd'hui que la question est bien plus nuancée que cela. Comme il sera évoqué plus loin, les cnidaires ne se sont pas contentés, au cours de leur longue histoire évolutive, de retenir des plésiomorphies (c'est-à-dire des caractères ancestraux), ils sont également l'objet d'innovations évolutives propres à leur groupe (apomorphies) et d'une remarquable complexité. Ceci s'observe notamment dans les modes de reproduction, modes de vie coloniaux, moyens de défense sans oublier des structures moléculaires inconnues du reste du vivant et dont une grande part reste encore à découvrir aujourd'hui.

Les cnidaires (*Cnidaria* Verrill, 1865 anciennement coelentérés ou *Coelenterata*) sont tous des organismes diploblastiques, ce qui signifie qu'ils sont constitués fondamentalement de deux feuillets embryonnaires : l'ectoderme et l'endoderme (les Mammifères, à l'instar de tous les autres bilatériens possèdent trois feuillets embryonnaires aux stades précoce de développement : ectoderme, mésoderme et endoderme : ils sont triploblastiques). Entre les deux feuillets se trouve une gelée : la mésoglée. Il s'agit d'organismes à symétrie radiaire souvent associée à une symétrie bilatérale. Bien qu'il semble que la majorité des auteurs considèrent la symétrie radiaire comme l'état ancestral, d'autres considèrent que la symétrie originelle est bilatérale (Lecointre et Leguyader, 2001).

Un autre trait caractéristique des cnidaires concerne l'utilisation d'un mode de défense et de prédation particulier à l'aide de cellules urticantes très spécialisées : les **cnidoblastes** munies de vacuoles particulières, les **nématocystes**. Néanmoins, ces cellules urticantes sont rares et généralement non-fonctionnelles chez les scléractiniaires actuels.

On observe deux morphologies principales au sein de l'embranchement : le stade polype correspondant à un mode de vie fixée à un substrat et le stade méduse qui est quant à lui un mode de vie libre. Si le mode de développement des cnidaires commence classiquement par une phase fixée sous forme polype suivie d'une phase libre sous forme méduse, il existe selon les groupes des espèces à cycle de vie où la phase libre est uniquement limitée au stade planula (par exemple les anémones) et d'autres à cycle de vie exclusivement libre (c'est le cas chez la majorité des méduses pélagiques de la classe des scyphozoaires). Dans les cas où un stade polype précède à un stade méduse, tous les degrés d'importance relative des deux phases sont observés.

La larve typique est une planula ciliée nageuse (figure 2.1).

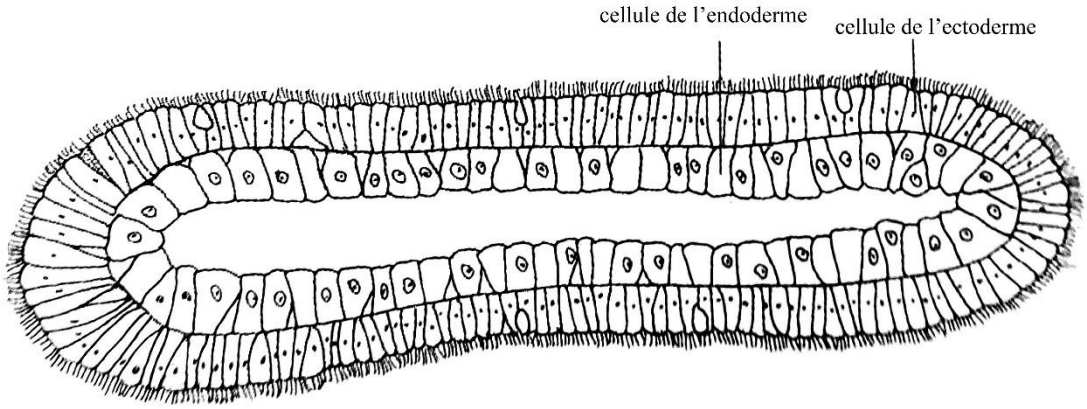


Figure 2.1: Dessin d'une larve planula. Modifié d'après Lecointre et Leguyader, (2001).

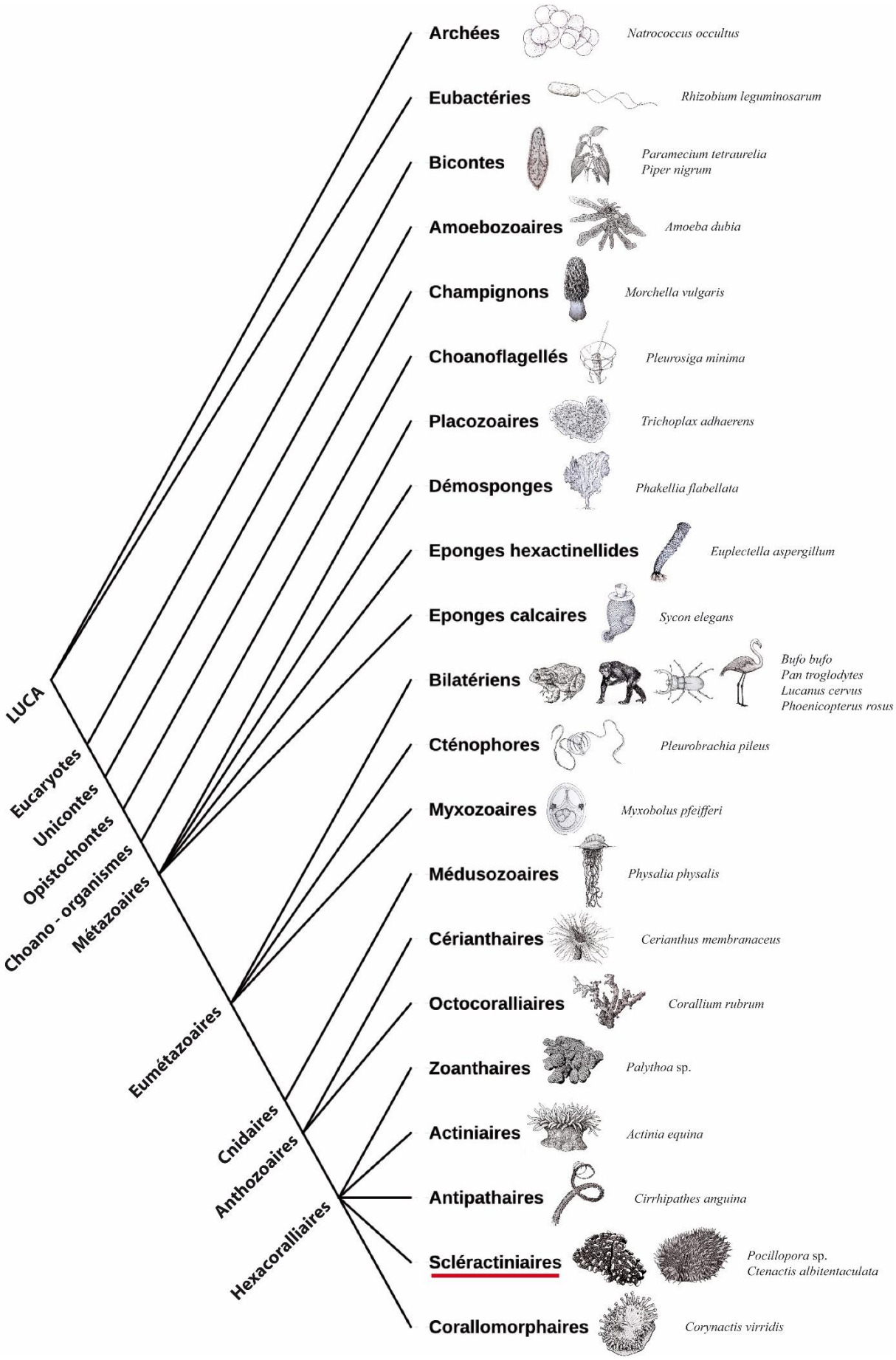
Au sein des cnidaires, les scléractiniaires appartiennent à la classe des anthozoaires ou Anthozoa Ehrenberg, 1834 (figure2.2a) dont le plus ancien fossile connu actuellement appartient au genre Archisaccophyllia et est daté à environ 15 Ma après le début du Cambrien (Hou et al., 2005). Ils se caractérisent par la présence d'un pharynx ectodermique : l'ectoderme s'invagine et forme un tube qui pend à l'intérieur de la cavité digestive, facilitant ainsi l'ingestion des proies. Ce pharynx définit une symétrie bilatérale qui s'ajoute à la symétrie radiaire. La cavité gastrique présente des replis (les mésentères) dont le bord interne libre est épaissi et ramifié, ce qui augmente la surface de l'épithélium et est interprété comme ayant un rôle dans la digestion.

Au sein des anthozoaires, les scléractiniaires appartiennent à la sous-classe des hexacoralliaires ou *Hexacorallia* Haeckel, 1896 (figure 2.2a,b) qui sont des organismes à vie fixée (stade polype quasi exclusif). Parmi les caractères dérivés propres au groupe, on rappellera, au risque de simplifier sévèrement la situation, la présence de 6 ou un multiple de 6 tentacules (Il existe des cas de scléractiniaires dépourvus de tentacules ou possédant une symétrie 8, 10 etc…), ainsi que l'acquisition du muscle sphincter permettant l'occlusion de la bouche et la rétractation des tentacules de l'animal en cas d'agression extérieure ou d'émersion. Les hexacoralliaires se

subdivisent en cinq taxons majeurs : les zoanthaires, les actiniaires, les antipathaires, les corallimorphaires et enfin les scléractiniaires.

Les scléractiniaires forment aujourd'hui le taxon le plus diversifié des anthozoaires avec plus de 1300 espèces vivantes décrites et dont le groupe le plus important, celui des constructeurs de récifs, comptabilise plus de 650 espèces.

Figure 2.2a : Arbre phylogénétique du Vivant simplifié développant les branches amenant au groupe des scléractiniaires. L'arbre a été réalisé grâce au logiciel ITOL : Letunic and Bork (2016) Nucleic Acids Res doi: 10.1093/nar/gkw290 design & development: biobyte solutions. Les illustrations sont modifiées à partir de Lecointre et Leguyader (2001). Les liens de parenté entre les différents groupes au sein des Hexacoralliaires font encore l'objet de diverses interprétations et ont ici été simplifiées. Deux exemples de modèles issus de la littérature sont présentés en figure 2.2b (voir page suivante).


Archées
Natrococcus occultus
Eubactéries
Rhizobium leguminosarum
Bicontes
Paramecium tetraurelia
Piper nigrum
Amoebozoaires
Amoeba dubia
Champignons
Morchella vulgaris
Choanoflagellés
Pleurosiga minima
Placozoaires
Trichoplax adhaerens
Démosponges
Phakellia flabellata
Eponges hexactinellides
Euplectella aspergillum
Eponges calcaires
Sycon elegans
Bilatériens
Bufo bufo
Pan troglodytes
Lucanus cervus
Phoenicopterus rosus
Cténophores
Pleurobrachia pileus
Myxozoaires
Myxobolus pfeifferi
Méduzozoaires
Physalia physalis
Cérianthaires
Cerianthus membranaceus
Octocoralliaires
Corallium rubrum
Zoanthaires
Palythoa sp.
Actiniaires
Actinia equina
Antipathaires
Cirrhipathes anguina
Scléractiniaires
Pocillopora sp.
Ctenactis albitentaculata
Corallomorphaires
Corynactis virridis
LUCA
Eucaryotes
Unicontes
Opistochontes
Choano - organismes
Métazoaires
Eumétazoaires
Cnidaires
Anthozoaires
Hexacoralliaires

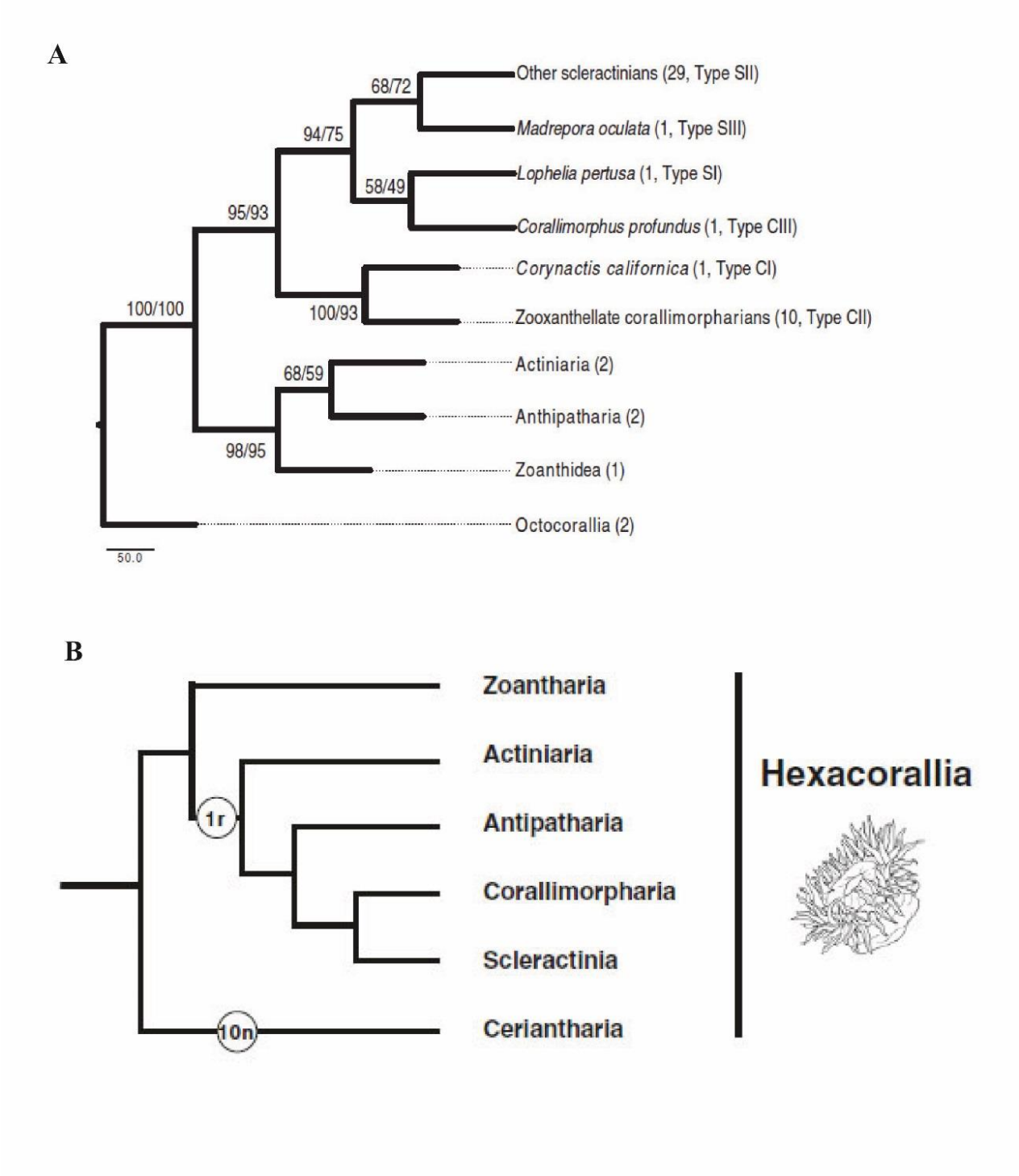


Figure 2.2b : Exemples de relations de parentés possibles au sein du groupe des Hexacoralliaires présentés dans la littérature et obtenus par comparaison des génomes mitochondriaux d'espèces actuelles. A- proposé par Lin *et al.* (2014). B- proposé par Kayal *et al.* (2013).

II/ Anatomie du polype :

Les scléractiniaires sont des organismes solitaires ou coloniaux qui présentent morphologiquement deux parties bien distinctes : d'une part les tissus mous, vivants, constituant l'animal à proprement parler, appelé **polype** ; et d'autre part un squelette calcaire sécrété par l'individu et sur lequel il repose, appelé le **polypiérite**.

Anatomiquement semblable à une actinie (anémone de mer), le polype a la forme d'une vésicule contractile à un seul orifice, qui s'ouvre vers l'extérieur par une bouche entourée de tentacules et qui se prolonge à l'intérieur par un pharynx ou **stomodeum**, lui-même débouchant sur une cavité gastro-vasculaire cloisonnée bien différenciée (figure 2.3).

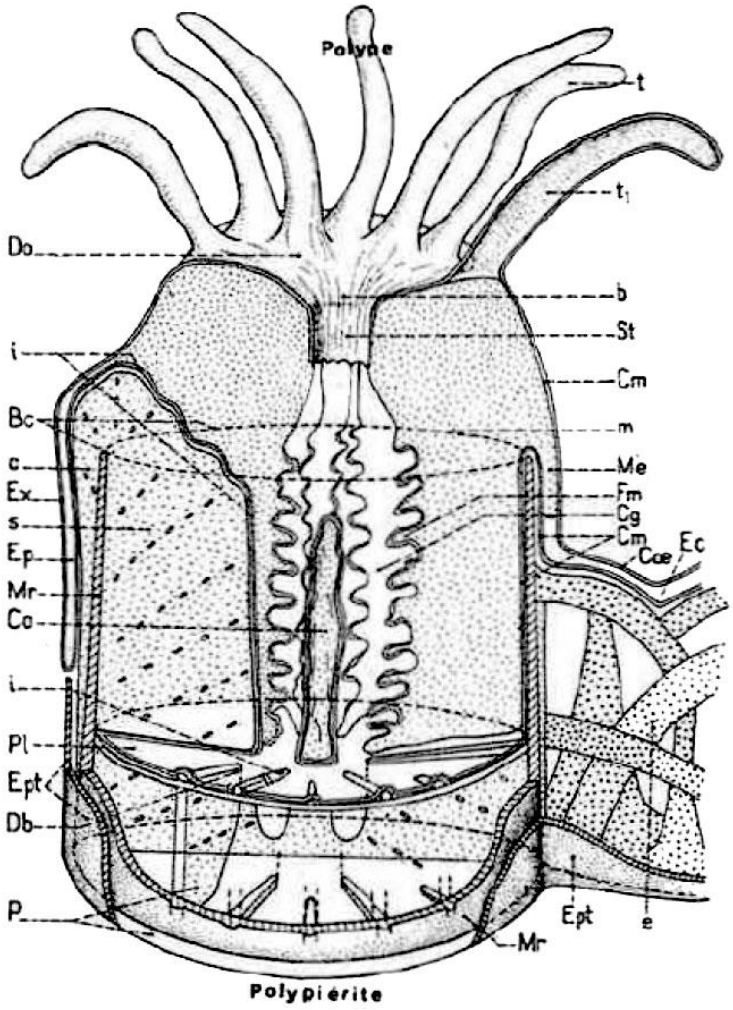


Figure 2.3 : Représentation schématique d'un polype de forme coloniale montrant les relations entre le polypiérite (en pointillés) et le squelette (en hachures). b, bouche; Be, bord calicinal ; c, côte ; Cg, cavité gastro-vasculaire : Cm, colonne murale ; Co, columelle ; Coe, coenosarque

; Db, disque basal ; Do, disque oral ;e, exothèque; Ec, espace coenosarqual; Ep, espace périmural; Ept, épithèque s.l. ; Ex, exosarque; Fm, entéroïdes (filaments mésentériaux); i, invagination septale (à la partie inférieure du polype on a représenté en partie l'invagination septale recouvrant un septe à sa partie supérieure); m, mésentéroïdes ; Me, mésentéroïdes externes; Mr, muraille ; p, plateau basal ; Pl, plancher; s, septe; St, stomodeum ; t, tentacule (t_1, tentacule en coupe). (Les cassures des différents éléments du squelette ont été indiquées en traits hachurés). Modifié d'après Chevalier, (1987).

Les tentacules sont classiquement au nombre de 6 ou multiples de 6, à l'instar des cloisons verticales molles qui divisent la cavité gastro-vasculaire : les **mésentéroïdes** et des invaginations septales soutenues par des cloisons squelettiques : les **septes *s.l.*** (figure 2.4).

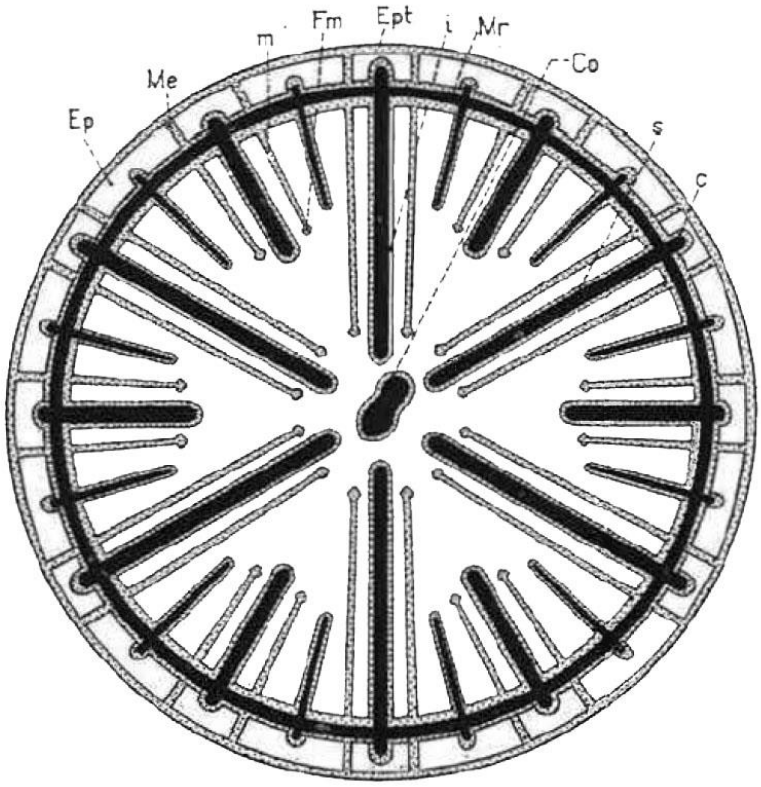


Figure 2.4 : Schéma d'une section transversale dans la partie moyenne d'un calice. Le squelette est représenté en noir, les tissus du polype en pointillé. C, côte ; Co, columelle ; Ep, espace périmural ; Ept, épithèque ; i, invagination septale ; m, mésentéroïde ; Me, mésentéroïde externe ; Mr, muraille ; s, septe. Modifié d'après Chevalier, (1987).

Les scléractiniaires constructeurs de récifs dits **hermatypiques** renferment dans leur couche endodermique des algues unicellulaires nommées zooxanthelles appartenant à l'embranchement des dinoflagellés et au genre *Symbiodinium* (figure 2.5). Par leur activité photosynthétique soutenue, ces dernières apportent une contribution significative aux besoins énergétiques de leur hôte symbiotique. Outre l'oxygène, la photosynthèse libère, entre autres, du glycérol, du glucose, des acides aminés, peptides, vitamines et lipides utilisables directement par le polype. En retour, les zooxanthelles utilisent le CO_2, les composés phosphorés et les composés azotés métabolisés/catabolisés par le polype.

La question de la nature symbiotique des scléractiniaires dans le cas des fossiles reste à ce jour problématique car aucune méthode ne permet de déterminer de façon indéniable qu'un corail fossilisé était ou non en symbiose avec des zooxanthelles. Qui plus-est, certaines espèces de scléractiniaires actuels sont capables de vivre tantôt avec ou sans algues photosynthétiques selon les conditions de leur milieu (Stanley, 2003).



Figure 2.5 : Vue d'artiste présentant en coupe un polype colonial et son squelette. Dans l'encart d'agrandissement on observe les cellules de l'ectoderme (en vert) et les cellules de l'endoderme (en orange) séparées par la mésoglée (en bleu). Les sphères jaunes dans les cellules de l'endoderme sont des zooxanthelles. Modifié d'après Stanley (2003), repris de Veron (2000).

III/ Structure et organisation du squelette :

Les scléractiniaires représentent de loin le groupe de cnidaires le plus répandu dans le registre fossile depuis le Mésozoïque jusqu'à aujourd'hui. En effet, tous les représentants connus du groupe sécrètent via leur **couche calicoblastique** un squelette calcaire externe d'aragonite ou beaucoup plus rarement de calcite (deux polymorphes de formule $CaCO_3$ – Stanley, 2003) parfois appelé exosquelette, dont la structure est directement liée à l'anatomie du polype. Le squelette construit par un scléractiniaire est appelé **polypier** et dans le cas d'une colonie de

polypes, ce squelette de la colonie ou polypier comprend de plusieurs **polypiérites** correspondant au squelette de chaque individu. Le polypiérite correspond basiquement à un plateau basal d'où s'élèvent des **éléments radiaires** et une **muraille** (ou **thèque**), cette dernière délimitant la cavité interne dans laquelle vit l'animal : le **lumen**. Le lumen s'ouvre sur l'extérieur par le **calice**. Au sein d'une colonie, les polypes sont plus ou moins indépendants les uns par rapport aux autres et les formes dites de haut niveau d'intégration partagent des structures communes d'un polype à l'autre comme par exemple la cavité digestive. Les différents niveaux d'intégration, allant de l'individu solitaire au stade de colonies où la distinction des différents individus est impossible, en passant par tous les stades intermédiaires selon les groupes de scléractiniaires, sont lisibles directement sur la morphologie squelettique (figure 2.7).

III - A/ Les différents niveaux d'intégration :

Les différentes formes coloniales décrites ci-dessous vont des formes les moins intégrées aux formes de plus haut niveau d'intégration (figure 2.7) :

- **Solitaire** (ou simple) : l'individu est totalement indépendant tant pour ses tissus mous que pour le squelette. Lorsqu'un nouvel individu pousse par bourgeonnement sur un polypiérite parent il s'en détache ensuite ou se développe de façon parricide.
- **Phacéloïde** : les individus partagent un polypier commun mais les parties molles sont indépendantes après bourgeonnement. Les polypiérites forment des branches. Un unique individu se développe à l'extrémité de chaque branche. Il en résulte pour la colonie une morphologie arborescente ou buissonnante caractéristique.
- **Plocoïde** : les polypiérites sont connectés sur toute leur hauteur par un tissu squelettique fait d'un ensemble d'éléments calcaires reliant entre elles les murailles produites par les polypes : le **coenosteum** ou **exothèque** (figure 2.8).
- **Cérioïde** : les murailles des polypiérites sont mitoyennes, il n'y a pas de coenosteum entre les calices.
- **Thamnastérioïde** : les polypiérites ne sont pas séparés par une muraille et partagent des éléments radiaires communs appelés **lames biseptales**.
- **Méandroïde** : les polypiérites s'organisent en séries correspondant à l'alignement de bouches appartenant à autant de polypes partageant de nombreuses fonctions

métaboliques et tissus communs. Cela résulte en une morphologie de collines et vallées plus ou moins prononcée où les bouches des individus s'alignent à l'axe des vallées, les collines correspondant au relief maximum formé par les éléments radiaires.

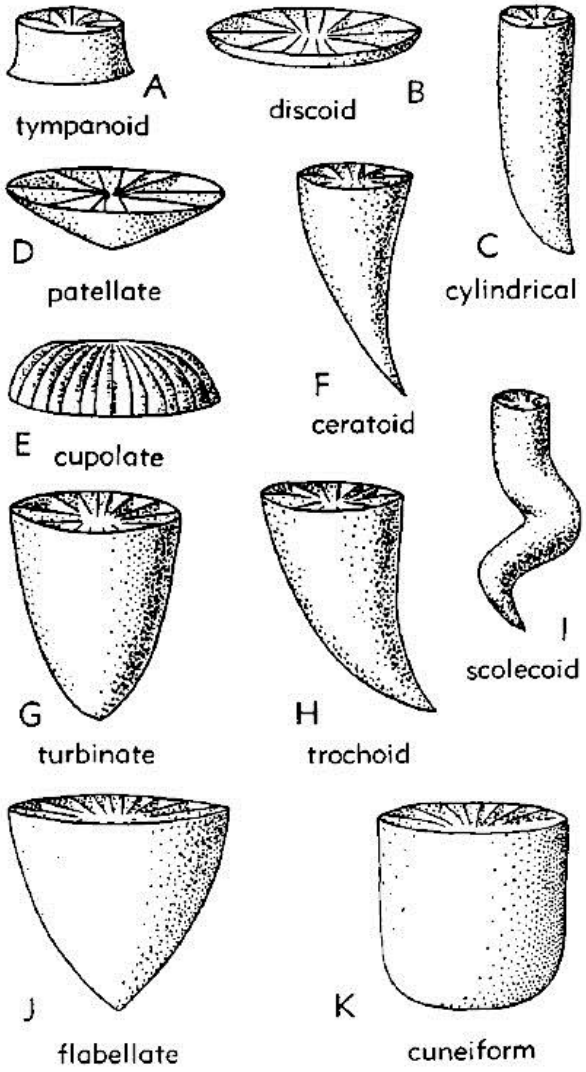


Figure 2.6 : Principales morphologies observées chez les coraux solitaires. A- tympanoïde : polypiérite peu élevé en forme de tambour ; B- discoïde : polypiérite à croissance latérale plus rapide que la croissance verticale, à muraille horizontale ; C- cylindrique : polypiérite dont l'élargissement cesse tôt dans l'ontogénie alors que la croissance verticale continue de façon régulière ; D- patellé : le polypiérite connaît une accélération de sa croissance latérale par rapport à la croissance verticale au cours de son développement, ce qui résulte en une forme conique aplatie ; E- cyclolitoïde : base plate et surface orale convexe résultant de taux de croissances périphérique et verticale proches ; F- cératoïde : polypiérite conique à angle basal avoisinant un angle de 20° ; G- turbiné : polypiérite conique à angle basal compris

entre 60 et 80° ; H- trochoïde : polypiérite conique à angle basal avoisinant un angle de 40° ; I- scolécoïde : polypiérite dont l'élargissement cesse tôt dans l'ontogénie alors que la croissance verticale continue de façon irrégulière ; J- flabellé : le polypiérite est conique aplati selon une direction d'élongation (à section transversale ellipsoïdale) ; K- cunéiforme : le polypiérite est cylindrique aplati selon une direction d'élongation (à section transversale ellipsoïdale). Modifié d'après Wells (1956).

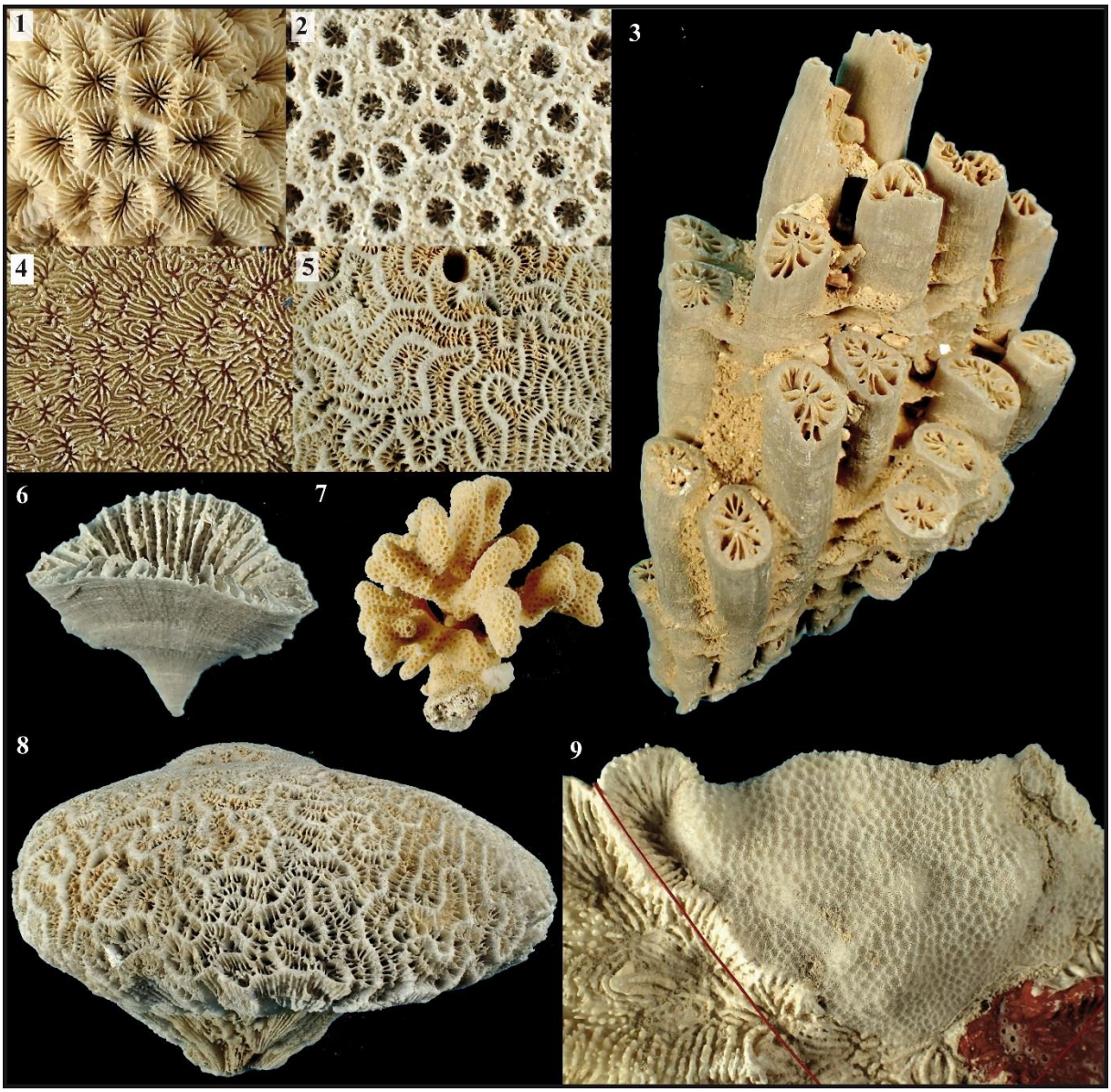


Figure 2.7 : Exemples de morphologies coralliaires et de types de colonies issues de coraux actuels. 1- détail d'une colonie cérioïde ; 2- détail d'une colonie plocoïde ; 3- fragment de colonie phacéloïde ; 4- détail d'une colonie thamnastérioïde ; 5- détail d'une colonie

méandroïde ; 6- corail solitaire flabellé ; 7- colonie cérioïde rameuse ; 8- colonie méandroïde massive ; 9- colonie lamellaire cérioïde encroûtant une colonie méandroïde.

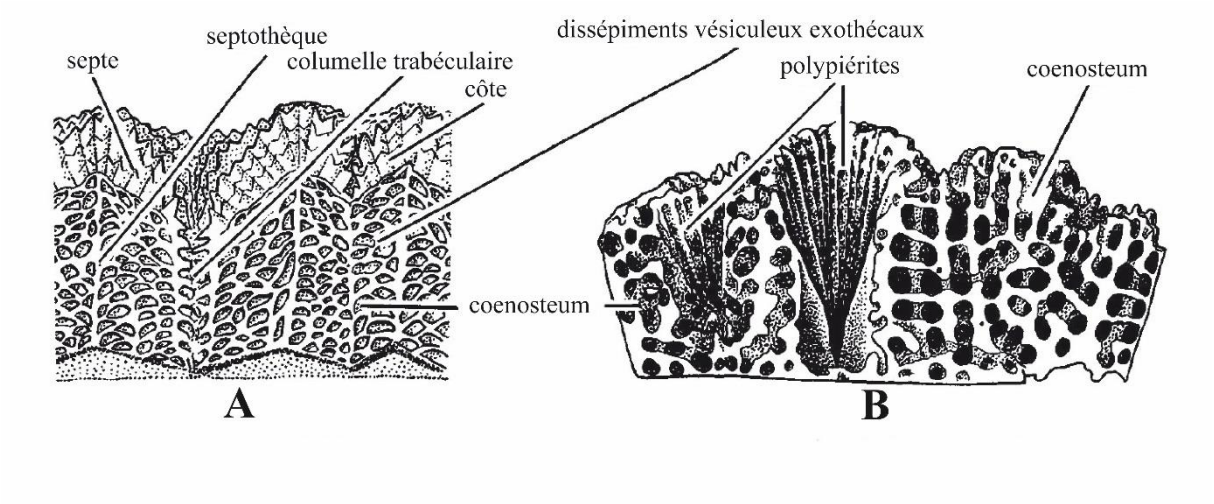


Figure 2.8 : Exemples en coupe longitudinale de colonies de coraux avec coenosteum entre les polypiérites. A- *Montastrea* : coenosteum composé de côtes et de dissépiments vésiculeux exothécaux ; B- *Astreopora* : coenosteum poreux fait de stéréôme. Modifié d'après Wells (1956).

Les formes plocoïdes, cérioïdes thamnastérioïdes et méandroïdes peuvent présenter une morphologie de colonie rameuse (sous forme de branches dont les surfaces portent de nombreux individus), massive ou lamellaire, encroûtante ou pas. Tous les scléractiniaires sont soit posés sur le substrat (certaines formes solitaires sont même capables de se déplacer) soit ils y adhèrent par leur base souvent élargie, ce dernier cas étant le plus commun. De nombreux états intermédiaires existent entre ces types de structures coloniales.

III - B/ Microstructure et ultrastructure du squelette :

Le tissu fibreux qui forme le squelette, appelé **sclérenchyme**, est constitué de cristaux d'aragonite (beaucoup plus rarement de calcite) organisés en **fibres** (ou **fibrocristaux**).

L'organisation des fibres varie en fonction des zones du squelette, leur agencement définissant la **microstructure** du squelette.

Chaque **fibre** est une minuscule baguette monocristalline mesurant 0,1 à 1 micromètre de diamètre et jusqu'à 50 micromètres de longueur.

A un niveau ultrastructural on distingue classiquement trois grandes classes d'édifices squelettiques suivant les éléments microstructuraux qui les composent (Morycowa & Roniewicz, 2016) (figure 2.9) :

- Les dépôts d'accrétion rapide ou RAD (*Rapid Accretion Deposits*) définis par Budd & Stolarski, 2011 qui correspondent à un dépôt survenant lors d'une phase de croissance intense, la pointe d'une dent au bord distal/interne d'un septe ou des granulations latérales. Le dépôt est enrichi par la phase organique et enveloppé par des dépôts à croissance plus lente (TD, voir ci-après). Ils correspondent aux dépôts de centre d'accrétion rapide ou CRA (*Centers of Rapid Accretion*) décrits par Stolarski (2003).

- Le front d'accrétion rapide ou RAF (Rapid Accretion Front), une zone faite de multiples RAD séparés les uns des autres ou une zone médioseptale homogène. Le RAF est flanqué sur les faces latérales de deux zones de TD.

- Les dépôts d'épaississement ou TD (*Thickening Deposits*) formés d'un agencement de fibres et fibrocristaux non organisés en trabécules, déposés proche du RAF ou RAD dans la zone de croissance (par exemple le **stéréome**, dépôt calcaire formé de sclérenchyme fibreux ou fasciculaire qui parfois tapisse et épaissit secondairement les éléments squelettiques). La phase minérale prévaut sur la phase organique dans le cas des TD.

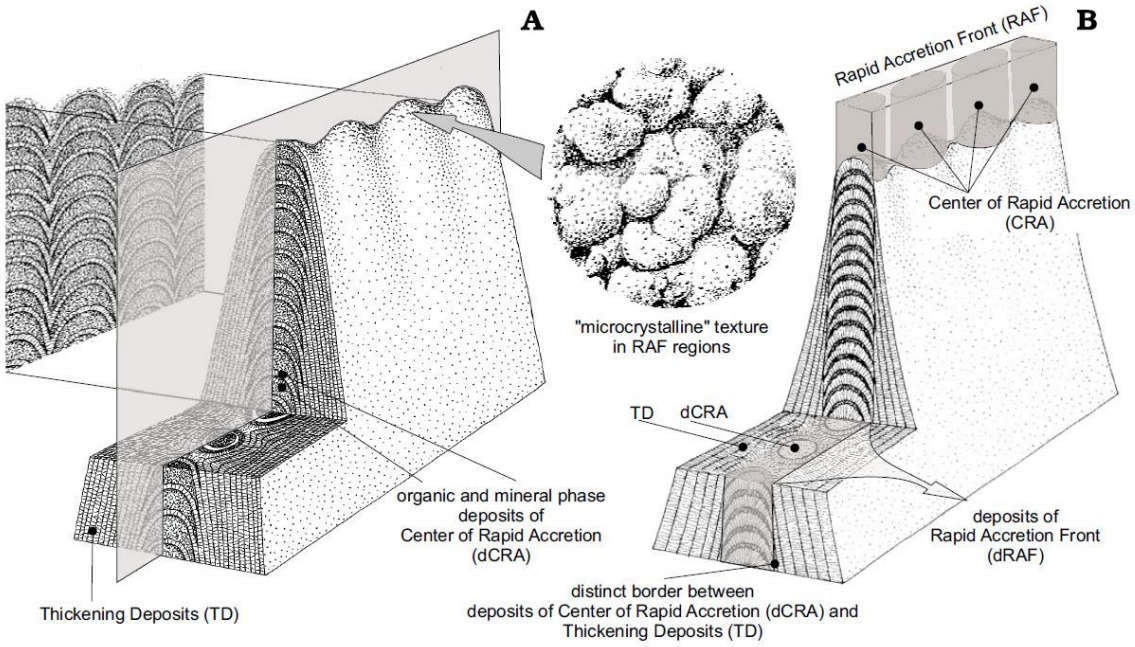


Figure 2.9 : Représentation idéale modélisée en trois dimensions de deux extrêmes de microstructures septales de coraux à squelette fibreux (par Stolarski, 2003). A- continuité parfaite entre les phases organo-minérales de dRAF et les régions de TD. B- dans cet extrême, les TD sont en discontinuité régulière avec les dRAF en section longitudinale perpendiculaire au plan septal. Les deux cas A et B peuvent coexister dans certains spécimens. D'après Stolarski (2003).

Les différentes parties qui composent le squelette calcaire des scléractiniaires sont utilisées par les spécialistes pour la description, l'identification et la classification des espèces vivantes et fossiles. Une grande part des caractères utilisés pour la taxinomie des scléractiniaires mésozoïques se fonde sur la microstructure des éléments radiaires.

1- Les éléments radiaires :

Le polypiérite porte une couronne de lames squelettiques verticales rayonnantes classiquement organisée selon une symétrie hexamérale (les cloisons sont au nombre de 6 ou multiple de 6) laquelle disparaît bien souvent au cours de l'ontogénie. Ces éléments radiaires se forment entre les replis des parties molles du polype (les invaginations septales) et divisent le lumen en

chambres périphériques. On parle de costoseptes lorsque les éléments radiaires se divisent en deux parties : la partie septale et la partie costale. En principe, les côtes représentent le prolongement des septes à l'extérieur de la muraille. Dans certains cas néanmoins les septes et les côtes sont dissociées et dans d'autres cas les côtes sont totalement absentes. On appelle bord interne ou bord axial du septe le bord tourné vers l'intérieur du lumen et bord distal celui qui est dirigé vers l'extérieur du calice donc vers les parties molles de l'animal (on parle de septes exserts lorsque ceux-ci surpassent verticalement la muraille et l'épithèque. Les faces latérales des éléments radiaires correspondent aux surfaces verticales du septe faisant face aux septes voisins.

1.1- Architecture des éléments radiaires :

La multitude de formes et de dimensions des éléments radiaires chez les scléractiniaires exclut la possibilité d'en proposer ici une étude exhaustive néanmoins, Morycowa & Roniewicz (2016) différencient en premier lieu parmi les scléractiniaires du Mésozoïque les taxons à microstructure septale trabéculaire des taxons à microstructure septale non-trabéculaire.

Dans le cas d'une microstructure trabéculaire, les fibres s'organisent en trabécules, piliers de fibres calcaires organisées de façon radiaire à partir d'un axe simple ou composé. Les éléments radiaires sont généralement constitués par la juxtaposition plus ou moins étroite de trabécules orientées verticalement ou obliquement. Les trabécules sont jointives ou non ; en sections les axes trabéculaires ont souvent été interprétés dans le passé comme des « centres de calcification ». Il en résulte une structure qui peut être poreuse (lorsqu'on observe des pores sur toute la hauteur), subcompacte (lorsque les pores sont localisés dans une zone particulière – généralement les parties distales en croissance - ou répartis de façon hétérogène) ou compacte (absence de pores) selon les cas.

Dans le cas d'une structure fasciculaire (non trabéculaire) le squelette est constitué de sclérenchyme déposé par portions consistant en des aggrégats de fibres en faisceaux ou en écailles (voir par exemple Stolarski & Russo, 2002).

Des exemples d'organisations septales sont donnés dans la figure 2.10.

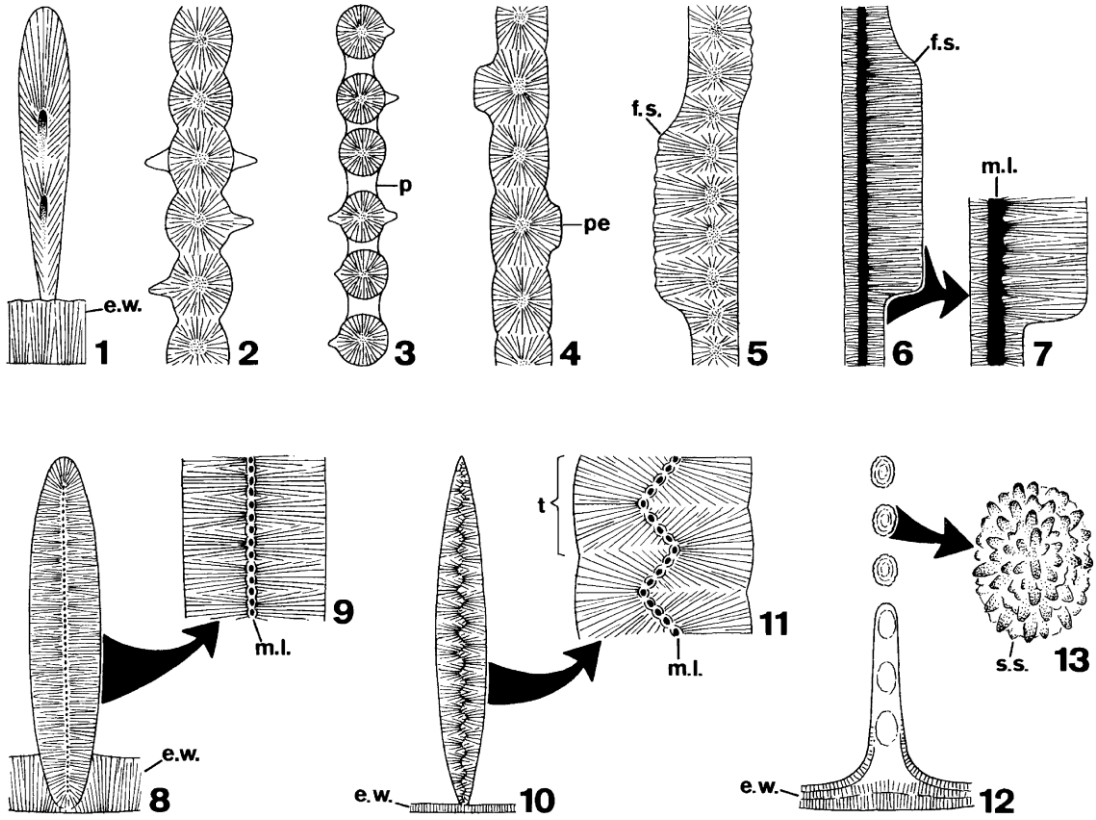


Figure 2.10 : Exemples de microstructures septales régulièrement observées chez les scléractiniaires mézosoïques avec agrandissements. e.w. = épithèque largo sensu ; f.s. = structure en collerette ; m.l. = ligne médioseptale; p = pores ; pe = structures pennulaires ; s.s. = épines septales ; t = trabécule. D'après Stanley (2003) issu de Roniewicz (1996).

1.2- Ornementation des faces latérales :

Les faces latérales et les bords des septes portent généralement une **ornementation** (aussi appelée **micromorphologie** ou encore **microarchitecture**) faite de granules, dents, stries et rides qui résultent le plus souvent de leur organisation structurale. Par exemple, la projection de trabécules confère souvent un aspect denté au bord distal et/ou au bord interne et des stries correspondant à des stades successifs de croissance des septes peuvent apparaître sur leurs faces latérales. Les granules sont quant à eux de petits amas latéraux de **sclérenchyme** en saillie, souvent liés à des axes trabéculaires secondaires, disposés souvent en files de direction trabéculaire et en rangées parallèles au bord du **costosepte** et possédant de nombreuses formes

différentes selon les taxons**.** Les pennules décrites ci-après relèvent aussi de l'ornementation septale.

D'autre part le bord interne porte parfois des renflements périodiques de formes variables selon les groupes : les **auricules** (Gill, 1977).

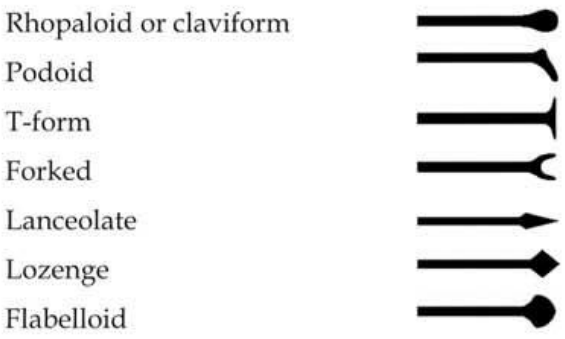


Figure 2.11 : Différents types d'auricules en section transversale (d'après Zaman, 2012).

Cette ornementation septale est utilisée dans la systématique des scléractiniaires. Lorsqu'un élément radiaire est dépourvu d'ornementation, il est dit lisse ou **inerme**. De même que pour les formes et dimensions des éléments radiaires, une étude exhaustive de leur ornementation est ici exclue mais les descriptions de taxons proposées dans le cadre de cette étude permettront au lecteur d'en approcher la diversité.

Le nombre d'éléments radiaires est extrêmement variable chez les scléractiniaires en fonction des taxons, de la variabilité intraspécifique de l'espèce considérée ainsi que du stade de croissance et de l'ontogénie de l'individu. L'appareil septal d'un polypiérite adulte peut comporter de 1 à plusieurs centaines d'éléments radiaires, parmi lesquels on distingue parfois de par leurs dimensions et leur agencement relatif différents ordres de grandeur et cycles ontogéniques de septes. Un ordre de septes correspond ici (comme pour Vaughan & Wells (1943) mais au contraire de Milne Edwards et Haime (1848)) à un sous-ensemble de septes qui se distinguent des autres au sein de l'appareil septal par des critères géométriques : longueur, épaisseur etc… tandis qu'un cycle de septes est ici compris comme un ensemble de septes se distinguant au sein de l'appareil septal selon des critères ontogénétiques : ils sont apparus

simultanément ou lors d'une même étape de croissance de l'appareil septal. Un exemple de la distinction entre ordre et cycle de septes est décrit dans le chapitre 4 avec l'appareil septal de *Neorylstonia pseudocolumellata* : dans la plupart des cas, on distingue chez ce taxon trois ordres de septes mais l'étude de spécimens vraisemblablement peu perturbés dans leur développement par leur environnement lors de l'ontogénie révèle un agencement des ordres selon une symétrie 6 avec 6 septes majeurs correspondant à un premier cycle de développement. L'application d'un modèle classique de développement des scléractiniaires s'applique ici parfaitement avec 5 cycles de septes successifs débouchant sur un total de 96 septes (6+6+12+24+48) chez l'adulte (voir figure 2.12). On appelle **système** un ensemble des **septes** qui se développent dans l'espace compris entre deux septes de premier ordre (**chambre primaire)**. Les septes d'un système sont appelées des **métaseptes** et les six septes de premier ordre sont appelés les **protoseptes**.

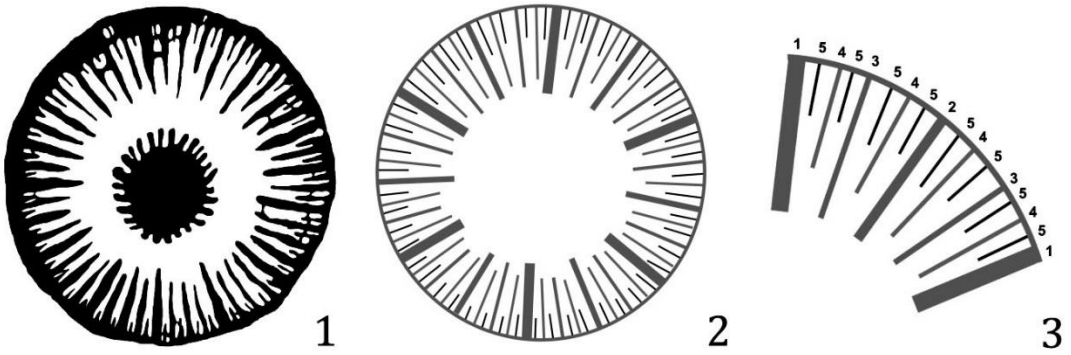


Figure 2.12 : Appareil septal de *Neorylstonia pseudocolumellata*. 1- dessin d'observation de l'appareil septal de *Neorylstonia pseudocolumellata* (échantillon A57331-1) ; 2- représentation schématique des cinq cycles de septes (représentés par des largeurs et longueurs différentes) ; 3- représentation de l'un des six systèmes septaux constituant l'appareil septal avec les cinq cycles de septes numérotés.

1.3- Les pennules :

Les faces latérales des septes portent parfois des expansions latérales des trabécules qui se répètent régulièrement verticalement sur les deux faces latérales du septe : les **pennules**. Elles sont constituées par les faisceaux de fibres qui sont dirigés vers l'espace interseptal ou vers l'espace intertrabéculaire (lorsque les septes sont dissociés) ou les deux (figure 2.13-19).

Lorsqu'elles alternent d'une face latérale à l'autre d'un même septe on parle de **mi-pennules**. Uniquement présentes localement, les mi-pennules résulteraient soit d'un réajustement de l'alternance entre les pennules de deux septes voisins à la suite de l'introduction d'un nouveau septe, soit d'un réajustement des positions pennulaires dans le cas d'un septe courbé (Lathuilière *et al.,* 1995).

Les pennules de trabécules voisins sont parfois soudées entre elles, formant une sorte de corniche plus ou moins longue appelée **ménian**e. Pennules et ménianes se réunissent parfois d'un élément radiaire à l'autre pour former des plateformes pennulaires (Gill, 1967). D'après Lathuilière *et al.* (1995) puis Gill *et al.* (2004), le genre actuel zooxanthellé d'eaux relativement profondes *Leptoseris* présente un rapport étroit entre la présence de pennules et son régime alimentaire suspensivore. En effet, les rebords formés par les pennules servent à maintenir en position des tubes gastrovasculaires particuliers propres à son activité de suspensivore. Il semblerait également que les communautés de coraux dominées par des structures pennulaires puissent être considérées comme les assemblages coralliaires zooxanthellés les plus profonds (voir partie IV/1- Ecologie – La question des zooxanthelles).

1.4- Les synapticules :

Entre deux septes voisins, on observe parfois des petits tubes ou barres d'origine septale qui connectent les faces latérales des **septes** adjacents et perforent les **mésentéries** entre elles. Ce sont des **synapticules** Il s'agit généralement de la jonction entre deux **granules, faisceaux de fibrocristaux** en vis-à-vis auxquels s'ajoute parfois la soudure d'épaississements septaux.

1.5- Les pali :

Le septe porte parfois un ou plusieurs pali (voir **palus** dans le lexique), annexe septale en forme de lamelle située dans sa partie interne et séparée du bord interne par une échancrure profonde mais rattachée à lui dans sa partie basale. Le palus possède son propre système de divergence, ce qui n'est pas le cas des structures similaires appelées dents paliformes ou lobes paliformes. Les pali sont disposés autour de la **columelle** en une ou plusieurs couronnes.

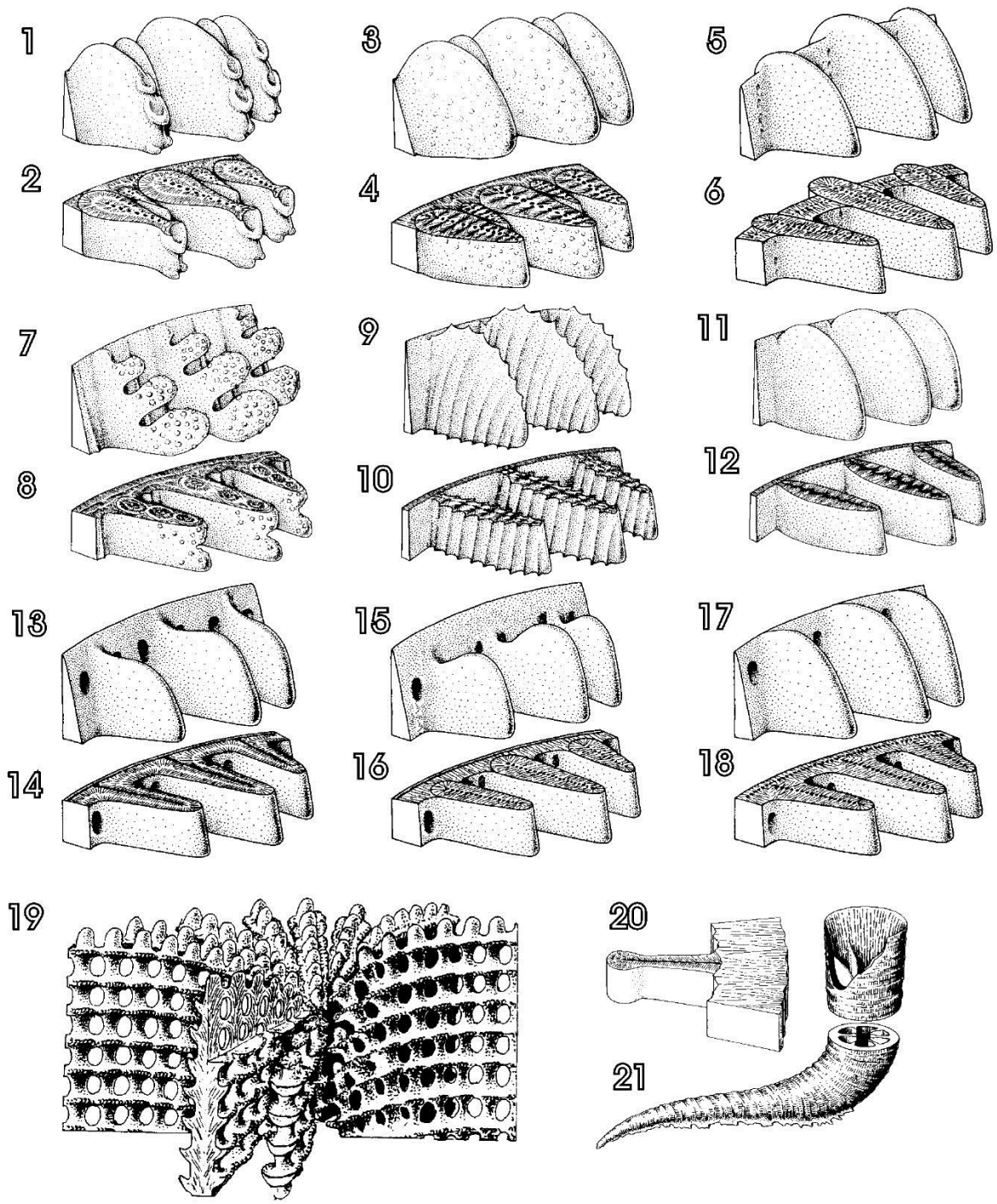


Figure 2.13 : Exemples de structures septales caractéristiques. 1, 2- Stylinina : septes avec auricules au bord interne des septes; 3, 4- Rhipidogyrina : septes à nombreuses branches trabéculaires latérales; 5, 6- Caryophylliina : costoseptes à centres de calcifications limités à la zone médio-septale; 7, 8- Stylophyllina, les septes sont structurés en épines septales prises dans des dépôts de stéréôme; 9, 10- Montlivaltiidae/=Thecosmiliidae, septes formés de larges trabécules formant des carènes sur les faces latérales; 11, 12- Reimaniphylliidae, petits « centres de calcification » en zigzag dans la zone médioseptale; 13, 14- Guyniidae *sensu stricto* (*Guynia*)

septes et muraille à « centres de calcification » non séparés; 15, 16- Schizocythidae : muraille à « centres de calcification » non séparés (épithèque) et septes à « centres de calcification » séparés; 17, 18- Stenocyathidae: muraille et septes à « centres de calcifications » séparés; 19, Microsolenidae: septe poreux à ornementation pennulaire; 20, 21, Pachythecaliina /= Amphiastreina : polypiérite de *Zardinophyllum* (21) et sa muraille pachythécale spécifique à ce groupe (20). Modifié d'après Stolarski & Roniewicz, (2001).

2- L'endothèque :

On appelle endothèque tous les éléments squelettiques horizontaux sur lesquels repose le disque basal du polype au cours de sa croissance et migration en hauteur. Les éléments de l'endothèque divisent le lumen en chambres successives ou ferment des espaces créés par le polype par élévation de ses tissus mous au-dessus des derniers éléments squelettiques sur lesquels il a reposé.

On distingue deux grandes catégories d'éléments endothécaux : les **dissépiments** (qui forment le ***dissepimentarium***) et les **planchers** (qui forment le ***tabularium***). Les deux catégories peuvent coexister dans un même polypiérite, ou bien une seule des deux, ou encore aucune des deux.

Les **dissépiments** sont des lamelles interseptales plus ou moins étendues dans la cavité calicinale mais qui ne l'obstruent jamais complètement. Aussi autrefois appelés **traverses**, ils sont dit vésiculeux lorsqu'ils sont concaves ou convexes, tabuloïdes lorsqu'ils sont relativement plans.

Les **planchers** sont des lames horizontales (ou sub-horizontales), d'épaisseurs variables, traversant totalement la **cavité calicinale**, donc qui l'obstruent complètement.

3- La muraille :

Bien que certains polypiérites en soient dépourvus, une **muraille** enclos le lumen dans la majorité des cas. Il s'agit de matériel squelettique de nature variable qui lie les éléments radiaires voisins et délimite leur partie septale à l'intérieur du lumen et leur partie costale à l'extérieur de celui-ci. Le terme muraille regroupe des structures qui ne sont pas homologues entre elles. On distingue en effet les murailles structurales bien individualisées au sein du

squelette (muraille septothecale et muraille synapticulothécale) et les parathèques (ou murailles parathécales) formées d'éléments squelettiques de types dissépiment ou plancher plus ou moins densément serrés en périphérie du polypiérite (figure 2.14a, b).

- La muraille septothécale est formée par jonction des éléments radiaires.
- La muraille synapticulothécale est formée de synapticules disposés verticalement dans l'espace interseptal en périphérie du polypiérite.
- La muraille trabéculaire décrite par Stolarski (1996) est formée de trabécules d'agencement palissadique continu et en continuité avec la ligne médioseptale des éléments radiaires (Marginothèque) ou de trabécules en agencement palissadique discontinus interrompus par des éléments radiaires (trabéculothèque).
- La parathèque ou muraille parathécale est formée par des éléments de l'endothèque : dissépiments et/ou dépôts de stéréôme.

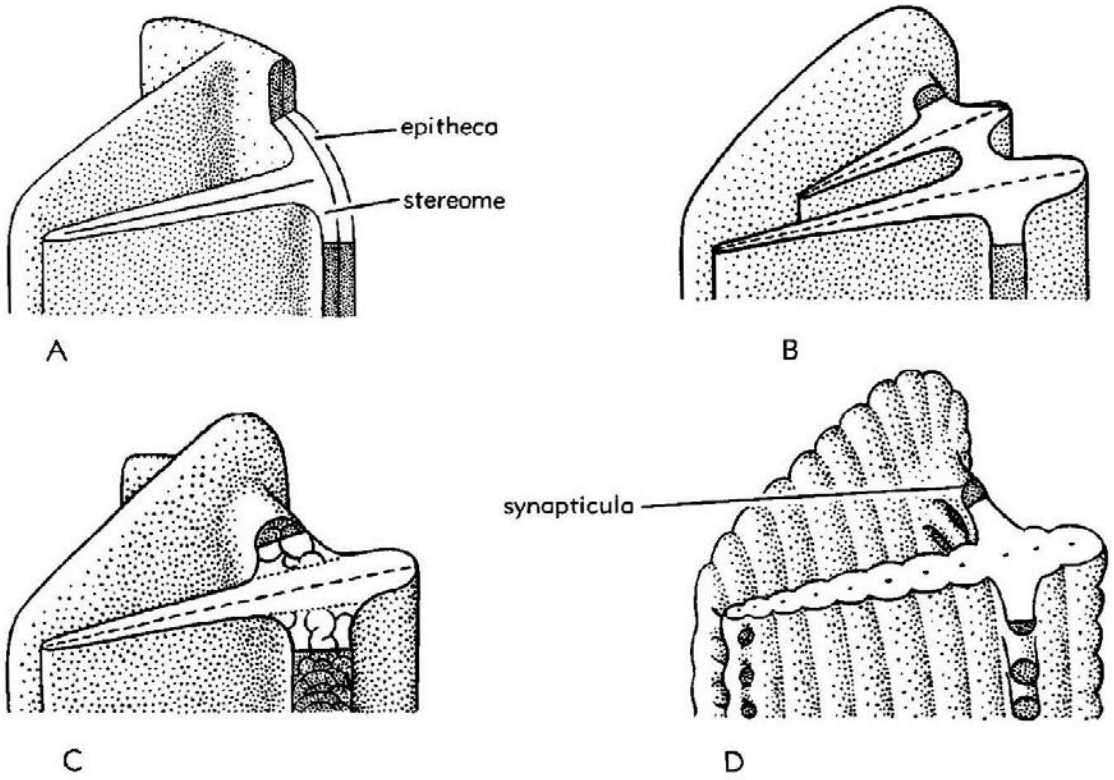


Figure 2.14a : Représentation schématique simplifiée des grands types de murailles et épithèque montrant leur relation avec les éléments radiaires. A- Epithèque *largo sensu* ; B- muraille

septothécale ; C- muraille parathécale ; D- muraille synapticulothécale. Modifié d'après Wells (1956).

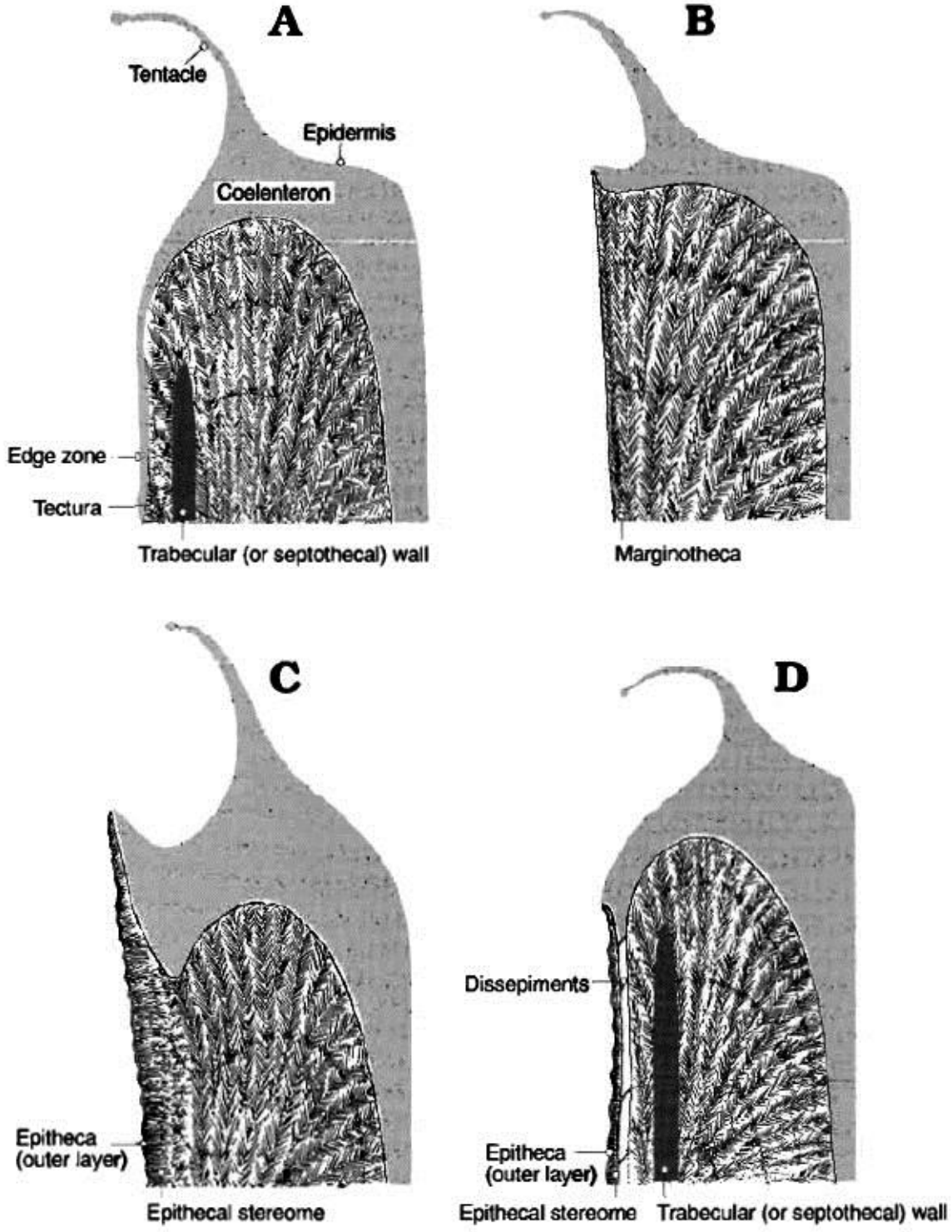


Figure 2.14b : Exemples proposés par Stolarski (1996) de reconstructions des parties marginales de coraux présentant différentes structures de muraille/épithèque. A- muraille trabéculaire avec dépôts de tectura (Caryophylliidae : *Caryophyllia*). B- muraille

marginothécale (Flabellidae, e.g., *Flabellum*). C- épithèque stricto sensu (Gardineriidae, e.g., *Gardineria*). D- muraille trabéculaire avec épithèque (Caryophylliidae, e.g., *Trochocyathus*).

A ceci s'ajoute parfois à l'extérieur de la muraille une seconde enveloppe, généralement plus mince et discontinue (et épicostale lorsque des côtes sont présentes) : l'**épithèque *largo sensu*** ; laquelle regroupe dans sa définition le cas de **l'épithèque *stricto sensu*** (épithèque présentant une croissance centripète dans un espace ménagé lors de la croissance du corail entre cette dernière et les éléments radiaires) et la **tectura** (structure de nature trabéculaire qui s'ajoute à la muraille du polypiérite et croît de manière centrifuge, voir Stolarski (1996). L'épithèque est souvent (et abusivement) appelée muraille épithécale dans la littérature. Modifié d'après Stolarski (1996).

Enfin, on nomme **holothèque** une formation squelettique correspondant dans sa structure à une épithèque *largo sensu* mais partagée par tous les polypiérites d'une colonie et tapissant la face inférieure du polypier.

4- La columelle :

La columelle correspond chez les scléractiniaires à une structure squelettique qui occupe parfois l'espace axial du lumen du polypiérite. Dans la définition de Chevalier (1987), la columelle chez les scléractiniaires peut avoir une origine septale (on parle alors de **columelle pariétale**) ou non-septale (**columelle essentielle**). Ce même auteur distingue plusieurs types morphologiques de columelles :

- La **columelle styliforme** formée d'une seule tigelle verticale cylindrique et constituée par une seule trabécule. Elle est essentielle ou issue d'un septe principal à la base d'un polypiérite.
- La **columelle lamellaire**, formée d'une petite lame située dans le plan directeur; elle renferme un système divergent de trabécules, quelquefois deux, unis plus ou moins intimement entre eux. Elle est essentielle ou pariétale, n'étant dans ce cas qu'une simple annexe basale d'un septe primaire.
- La **columelle papilleuse**, d'origine pariétale, elle se compose de petites tigelles verticales, les papilles, issues des extrémités trabéculaires qui pointent au bord interne des septes et se redressent au centre du calice. Parfois les éléments de la columelle se confondent avec les pali.

- La **columelle spongieuse**, d'origine pariétale, elle est formée par l'entremêlement et l'anastomose des dents paliformes issues du bord septal et qui prennent un aspect très irrégulier et sont reliées entre elles par des éléments transversaux.
- La **fausse columelle**, formée par un simple épaississement des bords septaux qui peuvent se souder entre eux.

Dans tous les cas listés ci-dessus, la columelle est susceptible de s'épaissir par adjonction de sclérenchyme fasciculaire ou fibreux.

En plus des cas de columelle décrits par Chevalier (1987), la présente étude décrit un unique cas connu de **pseudocolumelle** chez un corail scléractiniaire : *Neorylstonia pseudocolumellata* (voir Chapitre 3). Il s'agit d'un organe axial formé de nombreuses lamelles septales qui se séparent des septes tôt dans l'ontogénie et qui sont organisées selon une symétrie bilatérale. Cette description correspond à la description donnée par Milne-Edwards & Haime (1848a) puis Berkowski & Weyer, (2012) pour différencier les columelles (d'origine non-septales) et les pseudocolumelles (d'origine septale) chez les coraux rugueux.

5- Réjuvénéscence et réparation :

Lorsqu'un polype subit un stress ou une blessure, il peut arriver qu'il se rétracte et interrompe ou réduise fortement sa croissance jusqu'au rétablissement de conditions normales ou réparation de ses tissus et un retour à des taux de croissance squelettique normaux. Cela donne au polypiérite un aspect très particulier appelé réjuvénéscence qui peut prendre différents aspects en fonction des espèces et dont des exemples seront illustrés dans les fiches de description du Chapitre IV.

Si une partie du squelette a subi une cassure, le polype peut également reformer ou ressouder par dépôt de stéréôme, de façon plus ou moins conforme à l'original, les parties endommagées.

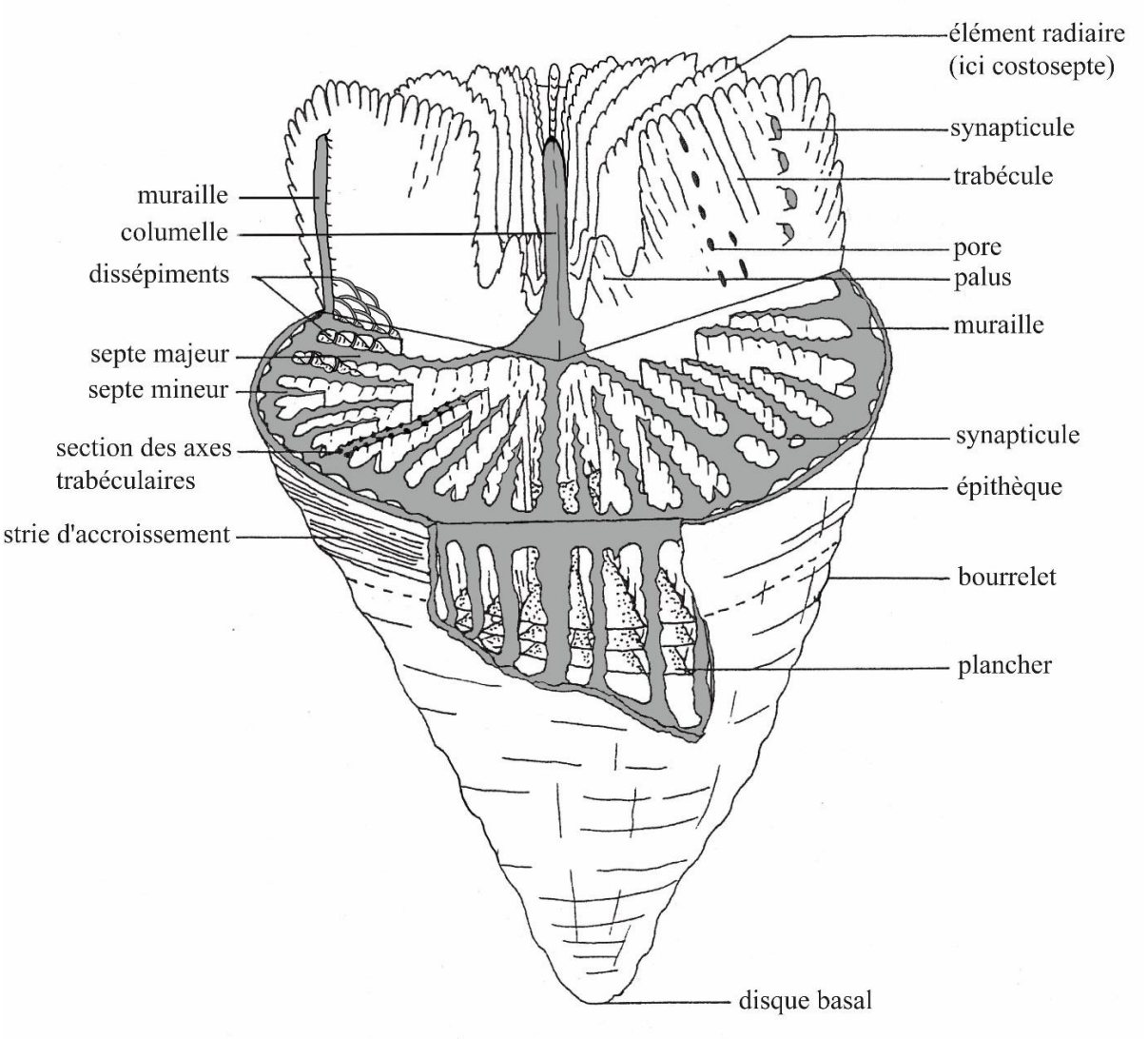


Figure 2.15 : Représentation en écorché d'un scléractiniaire solitaire théorique. Les parties grisées correspondent à l'intérieur du squelette, visible en coupe ou par cassure (inspiré d'un dessin inédit de B. Lathuilière).

IV/ Ecologie et reproduction :

1- Ecologie :

1.1- La question des récifs coralliens :

1.1.1- La notion de récif :

Le terme **récif** est abondamment employé dans la littérature pour désigner une multitude de structures d'origines parfois variées. Pourtant, la définition retenue pour le terme de récif se

résume à une structure d'origine organique, reposant sur le fond marin, partiellement émergée ou dont le sommet est à fleur d'eau et qui est capable de résister à l'action des vagues. Cumings *et al.* (1928, 1932) relevèrent déjà que nombre de structures appelées récifs dans la littérature ne répondaient pas à ces critères et proposèrent les termes de **bioherme** et **biostrome** pour nuancer le concept de récif. Un bioherme correspond pour ces auteurs à une structure strictement organique formant un relief et emballée dans des roches de lithologies variables. Un biostrome correspond quant à lui à une structure purement organique, totalement immergée et peu élevée, donc n'impactant pas (ou peu) la géométrie des dépôts sédimentaires Cette définition correspond à de nombreux édifices appelés récifs dans la littérature. A noter que la définition de bioherme n'est pas incompatible avec celle de récif au sens strict, un récif *s.s.* pouvant donc être un bioherme. Au sein de la littérature, l'ensemble récif *s.s.* + bioherme + biostrome constitue la notion de récif *l.s*.

	Ratio height/width	Created a relief	In the wave action zone	Organic (bioconstructed)	Organisms mostly in life position	Interlocking framework or loose framework
Reef s.s.	?	yes	yes	yes	yes	?
Reef s.l.	?	yes	yes/no	yes for most geologists yes/no for sailors	yes ?	both possible
Bioherm	~1	yes	yes/no	yes	yes	?
Biostrome	<1	No	yes/no	yes	autobiostrome yes parabiostrome no	?
Coral meadow	<1	No	yes/no	yes	yes	loose framework

Figure 2.16 : Tableau comparatif des principaux termes en rapport avec l'appellation « récif » dans la littérature selon les critères fondamentaux de description de ces édifices.

1.1.2- Distribution des récifs à l'échelle mondiale :

Si nous observons la répartition mondiale des récifs *l.s.*, il apparaît que ceux-ci se concentrent essentiellement dans les zones de latitude comprises entre 30° de latitude Nord et 30° de latitude Sud. Cela s'explique par le fait que la majorité des scléractiniaires actuels présentent un optimum de croissance à des températures d'eau allant de 25 à 29°C et ne peuvent se maintenir en deçà de 11°C et au-delà de 36°C.

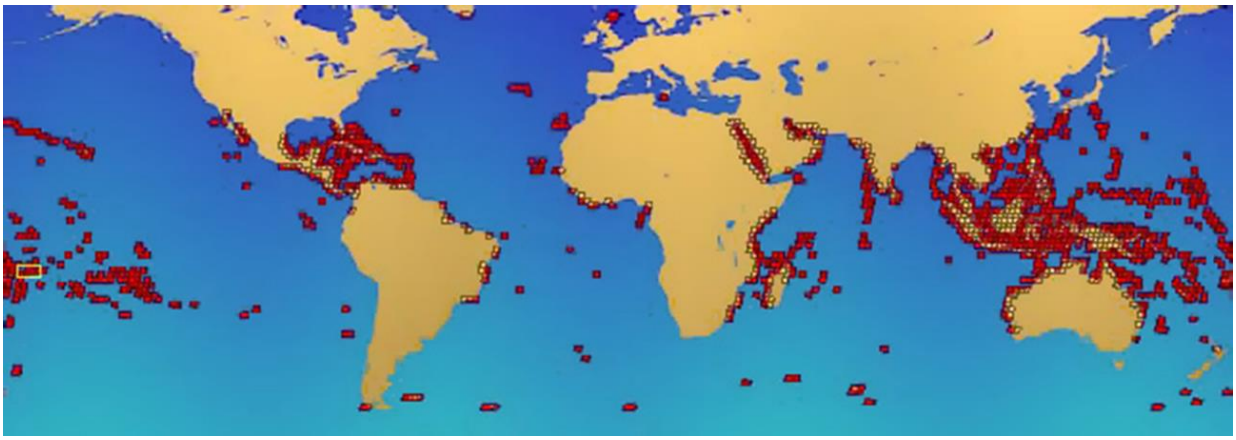


Figure 2.17 : Carte de répartition des récifs coralliaires au sens large du terme à l'échelle mondiale. Source : https://en.wikipedia.org/wiki/Coral_reef.

1.2- La question des zooxanthelles :

La photosymbiose avec des zooxanthelles impose aux organismes concernés de vivre dans la zone photique qui fût définie par Peres (1961) comme la profondeur de compensation pour les plantes chlorophylliennes, généralement admise comme la limite en dessous de laquelle la lumière reçue est inférieure à 1% de la lumière de surface (Gill *et al.,* 2004). Ainsi, la grande majorité des scléractiniaires actuels évoluent à des profondeurs allant de 0 à 50m donc dans des environnements marins proximaux mais Gill *et al.* (2004) rappellent qu'il existe des formes zooxanthellées pennulaires plus profondes telles que *Leptoseris fragilis* qui supplémente ses zooxanthelles en lumière par autofluorescence, un processus biologique coûteux en énergie permettant d'amplifier la lumière reçue par excitation de chromatophores mais imposant aux coraux qui le pratiquent une supplémentation trophique appelée mixotrophie que ces auteurs ont démontré directement lié aux structures pennulaires (voir partie « II/ B/ 1- 1.3- Les pennules » de ce chapitre). La profondeur maximale connue à ce jour atteinte par des coraux zooxanthellés pratiquant l'autofluorescence avoisine les -270m de profondeur. Ajoutons que toutes ces formes appartiennent à une même famille, les Agariciidae ce qui suggère des relations phylogénétiques liées à ce groupe chez les formes fossiles.

Abriter des zooxanthelles conditionne donc grandement les milieux de vie possibles des scléractiniaires concernés ce qui implique en paléontologie que la mise en évidence de coraux photosynthétiques (coraux Z) dans un échantillonnage permettra de définir les conditions paléoenvironnementales du milieu de dépôt. Rappelons que dans nos mers actuelles tous les

coraux ne sont pas symbiotiques et que, bien que la majorité des coraux dépourvus de zooxanthelles (coraux AZ) consistent en des formes petites et isolées, il en existe aussi qui peuvent constituer des bioconstructions. Il existe également des formes à symbiose facultative (apozooxanthellées) capables d'alterner entre une situation de symbiose et une situation non symbiotique selon les conditions du milieu où elles évoluent.

Aussi faut-il se montrer prudent dans les interprétations et ne pas créer de lien directs de type bioconstruction corallienne = environnement tropical ou faible profondeur.

Un certain nombre de stratégies ont été proposées par les paléontologues en vue d'identifier si un corail possédait de son vivant des algues photosynthétiques.

- Le niveau d'intégration : Coates & Oliver (1973) proposèrent une méthode fondée sur l'idée d'une relation directe entre le caractère zooxanthellé et le niveau d'intégration d'une colonie. Cela se fonde sur l'observation que les morphologies de haut niveau d'intégration (thamnastérioïdes et méandroïdes) sont très majoritairement zooxanthellées alors que les formes azooxanthellées sont généralement solitaires ou phacéloïdes. De fait, il apparaît qu'actuellement tout scléractiniaire méandroïde est nécessairement un corail Z.

- La forme de la colonie : l'espèce actuelle plocoïde *Montastrea annularis* (corail Z) présente des variations significatives dans la forme des colonies en fonction des profondeurs auxquelles celles-ci se développent (figure 2.18). Par analogie et sur la base de la compréhension du mécanisme de production de la forme, les espèces présentant les mêmes variations de forme de colonies en fonction des environnements de dépôts peuvent être considérées comme coraux Z.

- Les taux de croissance : Stanley *et al.* (2010) proposent de comparer les taux de croissance annuels et quotidiens d'espèces actuelles et fossiles afin d'extrapoler par analogie sur le caractère zooxanthellé ou non des espèces fossiles. En effet, il a été observé que la présence de zooxanthelles peut augmenter le facteur de production de carbonates d'un organisme coralliaire jusqu'à un facteur 10. Par exemple, toutes les

formes solitaires de grande taille connues actuellement sont des formes symbiotiques (voir Gill *et al.,* 2004).

Malheureusement les chevauchements entre les taux de croissance maximum et minimum chez les coraux actuels zooxanthellés (2,5 à 266 mm par an) et non-zooxanthellés (0,26 à 30 mm par an) rendent difficile l'utilisation de ce principe pour toutes les formes qui se situent dans cette large zone de chevauchement (i.e. 2,5 à 30 mm par an) en plus des risques inévitables liés classiquement à l'analogie entre l'actuel et le passé.

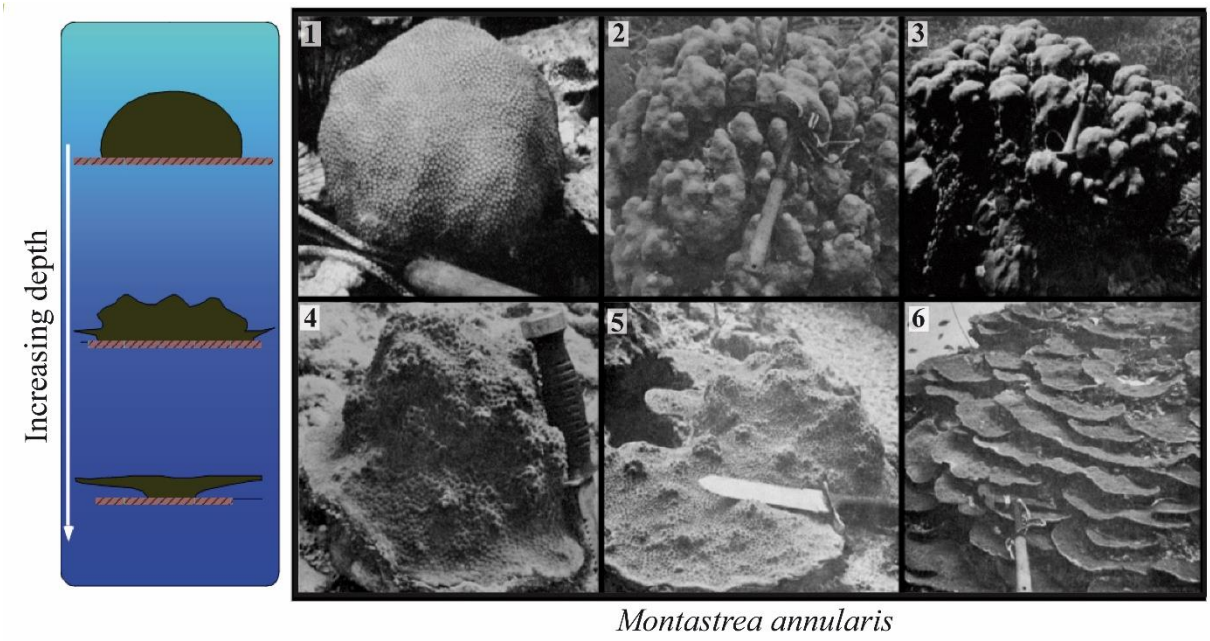
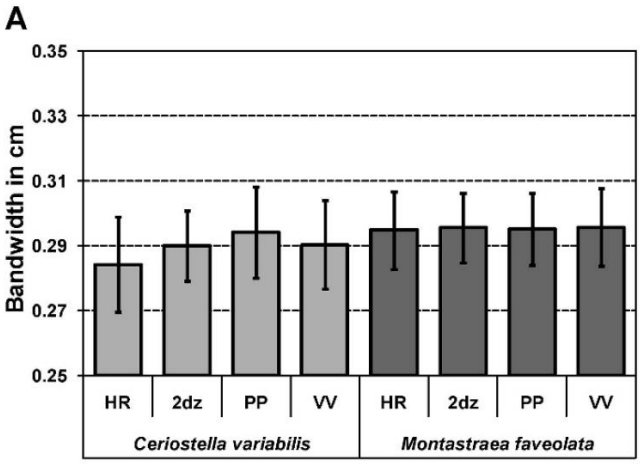


Figure 2.18 : Variations de la morphologie de colonie en fonction de la profondeur chez le scléractiniaire actuel *Montastrea annularis*. Les photographies 1 à 6 correspondent à une hauteur croissante de la colonne d'eau (Modifié d'après Barnes, 1973).

Figure 2.19 : Comparaison des taux de croissance mesurés à partir des bandes de croissances chez une espèce actuelle (*M. faveolata*) et fossile (*C. variabilis*) par quatre méthodes distinctes de mesure (HR, 2dz, PP et VV, voir travaux des auteurs pour détail). Ici, l'espèce actuelle est un corail zooxanthellé, par analogie, la méthode propose de considérer que l'espèce fossile l'est également (d'après Stanley *et al.,* 2010).



- Les analyses de compositions en isotopes stables $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ chez les spécimens non-diagénétisés témoigneraient d'après Stanley et Swart (1995) du caractère symbiotique ou non de ce spécimen. Néanmoins, Gill *et al.* (2004) mettent en lumière la fragilité de la procédure d'échantillonnage associée à ces travaux (voir Gill *et al.,* 2004 pour démonstration). Cette théorie prometteuse requiert encore aujourd'hui une démonstration plus solide de sa validité fondée sur un échantillonnage plus représentatif.

- De la même manière, Muscatine *et al.* (2005) puis Tornabene *et al.* (2017) relèvent des variations dans les compositions isotopiques de la matière organique associée au squelette concernant les isotopes de l'azote ; avec une différence de 7‰ du rapport $\delta^{13}N/\delta^{15}N$. La difficulté dans cette méthode relevant de la nécessité dans le fossile de tester des échantillons où la matière organique du spécimen ait été préservée par fossilisation et puisse être reconnue comme telle de manière fiable. Comme pour la méthode précédente, des tests sur des échantillonnages plus larges sont souhaitables pour attester de sa réelle validité.

- La composition de la matrice organique : une méthode proposée par Gautret *et al.* (1997) se fonde sur les différences de composition des matrices organiques solubles intrasquelettiques glucidiques et protéiques entre coraux zooxanthellés et azooxanthellés. Cette méthode, ainsi que les deux précédentes fondées sur les analyses

de rapports isotopiques, impliquent l'utilisation de spécimens bien préservés et non diagénétisés qui les rendent assez rarement applicables sur le registre fossile (bien que cela ne sempble pas poser de problème pour les isotopes de l'azote d'après Tornabene *et al*., 2017).

- Les indications indirectes issues des milieux de dépôt et indications paléosynécologiques : les espèces retrouvées uniquement en relation avec des récifs de faible profondeur sont plus probablement des coraux zooxanthellés. A l'inverse, les coraux retrouvés en position de vie dans les sédiments déposés systématiquement en dessous de la limite d'action des vagues de tempête sont fortement suspectés d'être azooxanthellés.

Il n'existe donc pas de méthode infaillible pour identifier la présence ou l'absence de photosymbiose chez un scléractiniaire fossilisé mais seulement des méthodes par analogie qui, combinées entre elles, peuvent donner une indication plus ou moins fiable de ce caractère. D'une manière générale, aucune bioconstruction par des coraux azooxanthellés n'a été documentée à ce jour avant l'ère tertiaire (-65 Ma) à l'exception de récifs téthysiens au Trias suggérés par Stanley & Cairns (1988) dont l'interprétation a ensuite été rejetée (Stanley & Swart, 1995, Martini *et al.,* 1997), et la conquête des environnements profonds oligophotiques ou aphotiques par les scléractiniaires puis leur diversification dans ces milieux hostiles semble avoir été un long processus dont les prémices apparaissent dans cette étude avec les pionniers du Toarcien.

2- Reproduction :

On distinguera deux modes de reproduction majeurs chez les scléractiniaires actuels : la reproduction sexuée faisant intervenir la réunion de deux gamètes en une cellule oeuf et la multiplication par bourgeonnement ou clonage.

2.1- La reproduction sexuée :

Dans le cas d'une reproduction sexuée, les gamètes sont produits par des gonades situées dans les mésentéroïdes (tous ou certains d'entre eux). Chaque polype sexué est soit mâle, soit femelle, soit hermaphrodite selon les groupes. Dans le dernier cas, les gonades mâles et femelles peuvent se regrouper sur un même mésentéroïde ou se trouver sur des mésentéroïdes séparés. Enfin, il peut arriver que certaines gonades produisent des gamètes des deux sexes.

Les gamètes mâles sont libérés dans le milieu extérieur. Les ovules sont quant à eux conservés dans la cavité gastro-vasculaire des polypes qui les produisent et fécondés par l'ingurgitation de gamètes mâles présents dans le milieu extérieur. La fécondation entraîne le développement d'une larve nageuse planula qui sera expulsée dans le milieu extérieur suivant des cycles qui sont très généralement synchronisés avec les phases lunaires et les saisons et pourra coloniser de nouveaux territoires en se fixant parfois très loin de ses polypes parents. Une planula se fixe lorsqu'un certain nombre de conditions environnementales sont réunies : la nature du substrat, l'éclairage, la température de l'eau, la salinité et l'hydrodynamisme sont autant de facteurs qui influencent ce processus de fixation. Une fois fixée, la larve se transforme en un polype à la suite de modifications profondes anatomiques et histologiques.

Nous ne nous attarderons pas ici sur l'anatomie des gonades et gamètes mais nous nous contenterons simplement de rappeler que, outre la possibilité de coloniser de nouveaux territoires, la reproduction sexuée permet, lors de la rencontre de deux gamètes issus d'individus génétiquement différents, d'opérer un brassage génétique au sein des populations de polypes.

2.2- La reproduction par bourgeonnement :

Les polypes possèdent également la capacité de se reproduire par bourgeonnement ou clonage, c'est-à-dire qu'un individu produira un individu génétiquement identique à lui-même (aux mutations somatiques près). Bien que de nombreux types de bourgeonnement aient été décrits chez les espèces actuelles, nous retiendrons que ces derniers peuvent être regroupés en deux ensembles : le bourgeonnement intratentaculaire et le bourgeonnement extratentaculaire, lesquels sont assimilés dans le cas de l'étude paléontologique des scléractiniaires fossilisés au **bourgeonnement intracalicinal** et au **bourgeonnement extracalicinal**. En effet, le bourgeonnement intratentaculaire procède de la formation d'un nouvel individu par invagination du disque oral du polype alors que le bourgeonnement extratentaculaire se produit

par invagination de l'exosarque ou du coenosarque. Les parties molles des polypes n'étant plus observables sur les scléractiniaires fossilisés, la différenciation de ces modes de gemmation se fait en paléontologie sur le rapport entre le calice parent et le calice du polypiérite-fils. Lorsque ce dernier débute sa croissance à l'intérieur de la muraille du polypiérite parent ou, dans le cas de l'absence de muraille, à la périphérie de l'appareil septal du polypiérite parent on parle de bourgeonnement intracalicinal. Dans le cas contraire, il s'agit d'un cas de bourgeonnement extracalicinal.

V/ Histoire géologique des coraux :

Le registre fossile enregistre deux épisodes successifs d'apparition de coraux constructeurs de récifs au cours de l'histoire de la vie (figure 2.19). Le premier survient au début de l'ère paléozoïque avec le développement de deux ordres distincts : les *Rugosa* (ou rugueux) et les *Tabulata* (ou tabulés). Ces deux taxons disparaissent du registre fossile environ 5 millions d'années avant le passage de la crise biologique majeure du Permien-Trias (Fedorowski, 1997) et on ne connaît plus de cnidaires constructeurs pendant presque 10 millions d'années jusqu'à l'apparition des Scléractiniaires dont le plus ancien fossile connu est daté à environ 240 millions d'années (Ladinien, Trias moyen) selon Stolarski *et al.* (2011).

Deux hypothèses s'affrontent parmi les spécialistes concernant l'origine des scléractiniaires :

- Une grande part des spécialistes considèrent comme plus probable que les scléractiniaires descendent de cnidaires dépourvus de squelette semblables aux corallimorphaires actuels (figure 2.2a, b).
- Une petite partie des spécialistes défendent l'idée que les scléractiniaires descendraient directement de rugueux paléozoïques ayant survécu à la crise permo-triasique.

De fait, de nombreuses similitudes existent entre l'organisation squelettique des *Rugosa* et celle des *Scleractinia*, qui sont interprétées tantôt comme des convergences évolutives pour les défendeurs de la première hypothèse, tantôt comme des preuves d'une parenté directe pour ceux qui soutiennent la deuxième hypothèse.

A l'instar des scléractiniaires, les rugueux possédaient un squelette externe cloisonné verticalement par une muraille et des éléments radiaires et horizontalement par des planchers et dissépiments, portant parfois une structure axiale de type columelle ou pseudocolumelle.

Les rugueux se différencient néanmoins des scléractiniaires par un squelette formé de calcite alors que le squelette de la majorité des scléractiniaires est formé d'aragonite, ainsi que par un appareil septal à symétrie bilatéral dont le développement ontogénique est très différent de la mise en place des septes selon une symétrie radiaire hexamérale chez les scléractiniaires (figure 2.21).

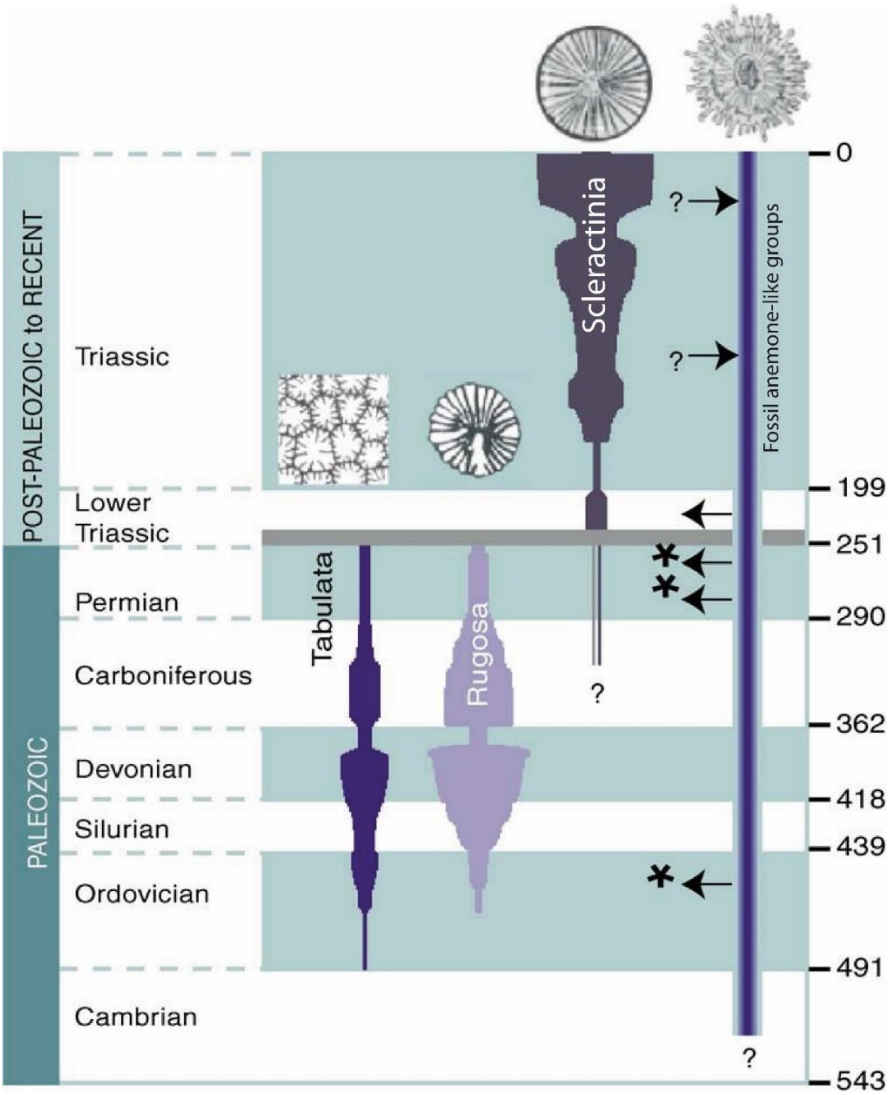


Figure 2.20 : Expansion géologique des trois groupes majeurs de coraux calcifiés (tabulés, rugueux et scléractiniaires) ainsi que celle des cnidaires à tissus mous exclusivement dont pourraient être issus les coraux calcifiés (qui n'est pas un groupe à valeur phylogénétique). Ces quatre groupes sont placés en correspondance avec des âges géologiques absolus en millions

d'années (valeurs à droite de la figure). Les astérisques représentent les occurrences sporadiques de scléractiniamorphes issus du registre fossile. Les flèches allant vers la gauche suggèrent des périodes durant lesquelles des lignées à seuls tissus mous ont acquis un squelette calcaire. Les flèches allant vers la droite correspondent à des possibles évènements de perte de tissus squelettiques. Modifié d'après Stanley (2003) repris de Stanley & Fautin (2001).

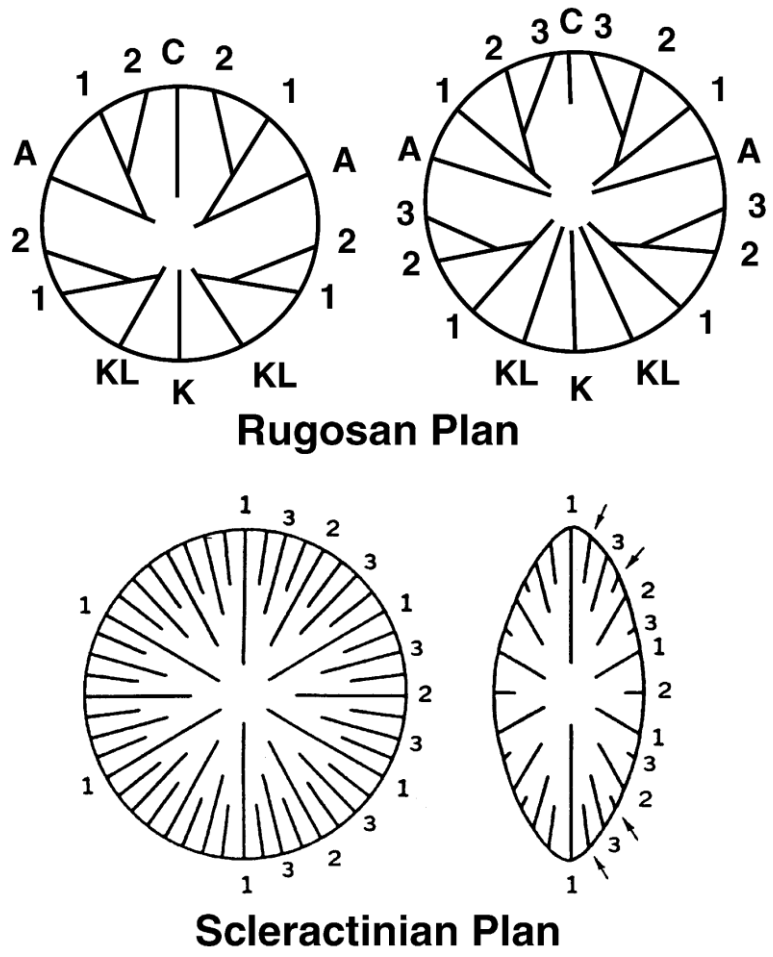


Figure 2.21 : représentation schématique comparant les plans d'organisation classiquement observés chez les coraux rugueux et chez les scléractiniaires. D'après Stanley (2003), modifié d'après Oliver (1996). C= septe cardinal; K= septe homologue; KL= septe homologue latéral; A= septe latéral. Les chiffres indiquent l'ordre d'apparition des différents cycles de septes.

Dans cette étude, nous choisissons de nous rallier à la première hypothèse sous réserve d'arguments plus déterminants de la part des défenseurs de la seconde, attendu que les phénomènes de convergence évolutive et de réitération ne sont pas rares dans l'histoire du vivant, qu'une période de près de 15 millions d'années sans aucune trace dans le fossile de coraux constructeurs sépare les rugueux des scléractiniaires et que des différences morphologiques significatives distinguent les deux groupes (voir par exemple Oliver, 1996 ou Fedorowski, 1997).

Une étude de Stolarski *et al.* (2011) par horloge moléculaire sur deux familles de scléractiniaires azooxanthellés (Gardineriidae et Micrabaciidae) semble enraciner l'apparition des scléractiniaires au Paléozoique, environ 450 millions d'années dans le passé. Dans l'attente de résultats complémentaires pour renforcer cette analyse moléculaire, le doute reste permis quant à ces conclusions compte tenu de la fiabilité discutable des marqueurs moléculaires employés dans cette étude pour interroger des évènements de divergence précoce.

D'autre part, un certain nombre de spécimens du Paléozoïque présentent des similitudes surprenantes avec les scléractiniaires du Mésozoïque. Les scléractiniamorphes sont des organismes au squelette vraisemblablement aragonitique et dont l'organisation septale révèle un mode d'insertion septal cyclique avec une géométrie hexamérale (Stanley, 2003). Trois hypothèses ont été proposées pour expliquer l'existence de ces spécimens fossiles :

- Ils sont des rugueux aberrants qui se sont simplement éloignés du plan d'organisation des *Rugosa* classiques et sont devenus des exceptions morphologiques (Stolarski, 1996).
- Ils appartiennent à un ordre qui leur est propre et qui ne s'est pas perpétué ensuite dans l'histoire de la vie (Scrutton, 1997)
- Ils sont des progéniteurs directs ou collatéraux des scléractiniaires (Ezaki, 1998, 2000). Il serait alors vraisemblable que ces formes semblables aux scléractiniaires soient apparues plusieurs fois au cours de l'histoire de la vie en dérivant de formes sans squelette de type anémones (Oliver, 1980, 1996 ; Stanley, 2003).

VI/ Lexique :

Le lexique proposé ici, loin d'être exhaustif, a pour vocation de fournir au lecteur de cette thèse un accès rapide et clair aux termes employés dans le texte afin de rendre confortable la

manipulation régulière du vocabulaire propre aux spécialistes des coraux. D'autre part, les termes relatifs à l'anatomie des parties molles du polype ont été différenciés par un symbole « ▪ » et les termes qui ne sont plus utilisés mais que le lecteur est susceptible de retrouver dans d'autres ouvrages auxquels renvoient ce travail portent le symbole « † ».

VOCABULAIRE SPECIFIQUE A L'ETUDE DES SCLERACTINIAIRES :

† **Acanthiné** : se dit d'un septe formé d'épines septales qui s'individualisent généralement au bord interne.

Ambulacrum : gouttière de **coenosteum** séparant les collines sur la surface de certains coraux plocoïdes et méandroïdes.

† **Anastomosé** : se dit d'un **élément radiaire** soudé à la **columelle** ou à un autre élément radiaire le plus souvent par son bord distal. Ce terme n'étant utilisé que par les corallistes du Mésozoïque, on lui préfèrera le terme synonyme « **jointif** ».

Apozooxanthellé : se dit d'un organisme coralliaire pouvant être en symbiose avec des **zooxanthelles** ou bien en être dépourvu (un même organisme pouvant passer de l'un à l'autre de ces états au cours de sa vie).

Appareil septal : ensemble des septes portés par un **polypiérite**.

Auricules : ornementation périodique au bord interne des septes, généralement observée chez des coraux Stylinidae ou Rhipidogyridae.

Bicunéiforme : se dit d'un **septe** en forme de fer de lance en section transversale (voir **lancéolé**).

Bioherme : structure strictement organique formant un relief et emballée dans des roches de lithologies variables.

Biostrome : structure strictement organique, totalement immergée et peu élevée, donc n'impactant pas (ou peu) la géométrie des dépôts sédimentaires dans le cas d'une étude paléontologique (cette définition correspond à de nombreux édifices appelés récifs dans la littérature).

Bourgeonnement extracalicinal : mode de reproduction asexué par clonage, lorsqu'un nouvel individu croît depuis l'extérieur de la **muraille** délimitant le **polypiérite** parent ou, dans le cas de l'absence de muraille, à la périphérie de l'**appareil septal** du polypiérite parent.

Bourgeonnement intracalicinal : mode de reproduction asexué par clonage, lorsqu'un nouvel individu croît depuis l'intérieur de la **muraille** délimitant le **polypiérite** parent ou, dans le cas de l'absence de muraille, à l'intérieur de l'**appareil septal** du polypiérite parent.

▪ **Bourrelets mésentéroïdes** : voir **entéroïdes**.

Calice : surface orale d'un **polypiérite**.

Carène : ensemble de **granules** soudés suivant la direction trabéculaire, continus ou discontinus.

Cavité calicinale : voir **lumen**.

▪ **Cavité coenosarquale** : espace limité par les deux lames (orale et aborale) formant le **coenosarque**. Cette cavité représente le prolongement de la cavité gastro-vasculaire à l'extérieur du calice. Aussi appelé **espace coenosarqual**.

▪ **Cavité périmurale** : espace limité par les deux lames (orale et aborale) formant l'**exosarque**. Cette cavité représente le prolongement de la cavité gastro-vasculaire à l'extérieur du calice. Aussi appelé **espace périmural**.

† **Centre de calcification** : aujourd'hui interprété comme la section d'un axe trabéculaire.

Cérioïde : se dit d'une colonie de corail lorsque les **murailles** des **polypiérites** sont mitoyennes : il n'y a pas de **coenosteum** entre les calices.

Chambre primaire : espace compris entre deux **protoseptes**.

Claviforme : voir **rhopaloïde**.

Cloison radiaire : voir **élément radiaire**.

Cnidôme : ensemble des nématocystes (cellules urticantes).

† **Coalescent** : se dit de **septes** qui fusionnent à l'intérieur du **lumen**.

▪ **Coenosarque** : tissu reliant entre eux les différents **polypes** d'une colonie.

Coenosteum : voir **périthèque**.

▪ **Colonne murale** : voir **pallium**.

Columelle : formation squelettique verticale qui occupe parfois la partie axiale du **lumen**.

† C**olumelle chicoracée ou fasciculée** : columelle dans laquelle les éléments trabéculaires se soudent et s'aplatissent en se tordant. Voir **columelle papilleuse**.

Columelle essentielle : **columelle** qui s'élève directement depuis le plateau basal.

Columelle lamellaire : **columelle** formée d'une petite lame située dans le plan directeur; elle renferme un système divergent de **trabécules**, quelquefois deux, unis plus ou moins intimement entre eux. Elle est essentielle ou pariétale, n'étant dans ce cas qu'une simple annexe basale d'un septe primaire.

Columelle papilleuse : **columelle** d'origine pariétale, elle se compose de petites tigelles verticales, les papilles, issues des extrémités trabéculaires qui pointent au **bord interne** des **septes** et se redressent au centre du calice. Parfois les éléments de la columelle se confondent avec les **pali**.

Columelle pariétale : **columelle** constituée par les extrémités trabéculaires des **éléments radiaires**, par une lamelle septale ou par la jonction et l'épaississement du bord interne des **éléments radiaires**.

Columelle spongieuse : columelle d'origine pariétale, elle est formée par l'entremêlement et l'anastomose des dents paliformes issues du bord septal et qui prennent un aspect très irrégulier et sont reliées entre elles par des éléments transversaux.

Columelle styliforme : **columelle** formée d'une seule tigelle verticale cylindrique et constituée par une seule **trabécule**. Elle est essentielle ou issue d'un **septe** principal à la base d'un **polypiérite**.

Confluent : se dit d'un **septe** qui passe en continuité entre deux **polypiérites** adjacents.

Contratingent : se dit d'un **septe** qui, par flexure, rentre en contact par son bord interne avec la face latérale d'un **septe** voisin.

▪ **Cordons entéroïdes** : voir **entéroïdes**.

Costosepte : type d'**élément radiaire** constitué d'une partie interne dite septale et d'une partie externe dite costale.

Côtes : prolongement des **septes** à l'extérieur de la **muraille**. Il existe néanmoins des cas où les côtes sont dissociées des **septes** et où certaines ne sont associées à aucun **septe** du calice.

▪ **Couche calicoblastique** : ectoderme particulier, mince, situé au-dessus du squelette car à fonction squelettogénique.

Couches laminaires : dépôts de **sclérenchyme** fibreux ou fasciculaire se déposant en couches parallèles ou concentriques sur les faces latérales ou sur les bords des éléments radiaires. On parle aussi de stéréome, de stéréoplasme ou de « thickening deposits ». Ces **couches** présentent ainsi des stries de croissance et estompent ou effacent l'ornementation des **lames radiaires**, créent des bourrelets sur leurs parois et bordures et oblitèrent partiellement ou totalement la cavité interne du **polypiérite**.

▪ **Couple de mésentéroïdes** : on appelle ainsi deux **mésentéroïdes** adjacents séparés par un **septe** dont les muscles longitudinaux se font vis-à-vis. Aussi appelé **paire unilatérale**.

Cycle de septes : ensemble de **septes** se distinguant au sein de l'**appareil septal** selon des critères ontogénétiques : ils sont apparus simultanément ou lors d'une même étape de croissance de l'appareil septal (c'est ici le sens donné par Vaughan and Wells (1943) et qui correspond au mot ordre chez Milne Edwards & Haime (1848)).

Dissépimentarium : **endothèque** formée de **dissépiments**.

Dissépiments : lamelles interseptales plus ou moins étendues dans la cavité calicinale ou en dehors mais qui ne l'obstruent jamais complètement. Aussi appelés **traverses**, ils sont dit vésiculeux lorsqu'ils sont concaves ou convexes et tabuloïdes lorsqu'ils sont relativement plans.

Elément radiaire : structure fondamentale en forme de lame à disposition rayonnée. On en distingue trois types : les septes *s.s*., les costoseptes et les lames biseptales. Aussi appelé sclérosepte ; septe *s.l.* ; lame radiaire ; cloison radiaire.

▪ **Endocoele** : cavité délimitée par un **couple de mésentéroïdes**. Aussi appelé entocoele ; loge.

▪ **Endotentacules** : voir **entotentacules**.

Endothèque : ensemble des éléments transversaux en forme de lames ou lamelles, situés dans la **cavité calicinale** qu'ils divisent en compartiments successifs verticalement sur lesquels repose le disque basal du polype au cours de sa croissance en hauteur.

▪ **Entéroïdes** : tractus cnido-glandulaires portés au niveau du bord interne libre de tous les **mésentéroïdes** complets en dessous du **stomodeum** ainsi que sur celui de la plupart des **mésentéroïdes** incomplets sous forme de bourrelets qui à la partie inférieure du **mésentéroïde** deviennent rubanés et enroulés. Seule la partie médiane est flagellée. Aussi appelés **filaments mésentériques** ; **cordons entéroïdes** ; **filaments gastriques** ; **bourrelets mésentéroïdes**.

▪ **Entérostome** : ouverture inférieure (interne) du **stomodeum**.

▪ **Entocoele** : voir **endocoele**.

Entoseptes : **septes** qui se développent dans les **entocoeles** mésentériques.

▪ **Entotentacules** : tentacules qui s'élèvent depuis les **entocoeles**. Aussi appelés **endotentacules** ; **tentacules endocoeliques** ; **tentacules loculaires**.

Epithèque *largo sensu* : enveloppe squelettique, à l'extérieur de la thèque, plus mince et davantage discontinue. Regroupe épithèque *s.s*. et tectura.

Epithèque *stricto sensu* : épithèque présentant une croissance centripète dans un espace ménagé lors de la croissance du corail entre cette dernière et les éléments radiaires.

▪ **Espace coenosarqual** : voir **cavité coenosarquale**.

▪ **Espace périmural** : voir **cavité périmurale**.

▪ **Exocoele** : espace entre deux **couples de mésentéroïdes** voisins.

▪ **Exosarque** : partie de la colonne murale plus ou moins développée (parfois absente) située à l'extérieur de la muraille. Aussi appelée **zone périmurale** ; **zone marginale**.

Exoseptes : **septes** qui apparaissent dans les **exocoeles**.

▪ **Exotentacules** : tentacules qui s'élèvent depuis les **exocoeles**.

Exothèque : ensemble des dissépiments situés à l'extérieur des polypiérites d'une colonie.

Exserts : se dit de costoseptes qui font saillie en partie distale d'un **calice**.

Fausse columelle : columelle formée par un simple épaississement des bords septaux qui peuvent se souder entre eux.

Fenestré : se dit d'un **septe** régulièrement perforé.

▪ **Filaments gastriques** : voir **entéroïdes**.

▪ **Filaments mésentériques** : voir **entéroïdes**.

Fultures : bourrelets calcaires de nature fibreuse, en forme de contrefort partiellement libres, partiellement soudés aux parois des **éléments radiaires** voisins. Autrefois nommés synapticules composés.

Granules : petits amas de **sclérenchyme** en saillie, disposés souvent en files de direction trabéculaire et/ou en rangées parallèles au bord du **costosepte**. Ils alternent parfois d'une face à l'autre, sont arrondis ou allongés, coniques, épineux, simples ou parfois soudés en carènes.

Hermatypique : se dit d'une espèce en association symbiotique avec des algues photosynthétiques (zooxanthelles) et qui construit des récifs.

Holothèque : formation squelettique correspondant dans sa structure à une **épithèque *largo sensu*** mais partagée par tous les **polypiérites** d'une colonie et tapissant la face inférieure du **polypier**.

Inerme : se dit d'un **élément radiaire** dont le bord distal ne possède pas (ou presque pas) d'ornementation.

Infundibuliforme : se dit d'un plateau calicinal déprimé, ayant la forme d'un entonnoir.

▪ **Invaginations septales** : tissu vivant tapissant les **septes**.

Jointif : se dit d'un élément radiaire qui rejoint la columelle ou un autre élément radiaire, de façon constante ou épisodique au cours de la croissance du squelette.

Lame biseptale : se dit d'un **élément radiaire** partagé entre deux **polypiérites** d'une même colonie.

Lame radiaire : voir **élément radiaire**.

Lancéolé : voir **bicunéiforme**.

Larve planula : Stade larvaire primairement mobile des cnidaires.

▪ **Loge** : voir **endocoele**.

Lonsdaleoïde : se dit d'un **septe** soutenu par un **dissépiment**.

Lumen : cavité délimitée par le plateau basal à sa base et, latéralement, par la **muraille** (ou **thèque**). Aussi appelé **thecarium** ou **cavité calicinale**.

Madréporaire : nom donné à l'ensemble Scleractinia + Rugosa pour ceux qui assument la parenté phylétique de ces deux goupes.

Méandroïde : se dit d'une colonie de corail lorsque les **polypiérites** s'organisent en séries correspondant à l'alignement de bouches appartenant à autant de **polypes** partageant de nombreuses fonctions métaboliques et tissus communs. Cela résulte en une morphologie de collines et vallées plus ou moins prononcée où les bouches des individus s'alignent à l'axe des vallées, les collines correspondant au relief maximum formé par les **éléments radiaires**.

Méniane : sorte de lame déprimée semblable à une corniche parallèle au bord distal des septes et s'étendant dans l'espace interseptal, alternant en hauteur avec les ménianes des septes adjacents. Elles peuvent être continues ou discontinues.

Métaseptes : voir **système**.

▪ **Mésentéries** : cloisons molles qui se prolongent plus ou moins loin en périphérie du **polype** et qui divisent en canaux les **cavités périmurale et coenosarquale**. Elles sont le prolongement des **mésentéroïdes**. Aussi appelées **mésentéroïdes externes**.

▪ **Mésentéroïdes** : cloisons radiaires molles, disposées par couples, attachées à la fois à la surface interne du disque oral et latéralement à la **colonne murale**. Leur bord interne est relié à la paroi du **stomodeum** (mésentéroïdes complets) ou non (mésentéroïdes incomplets). Cependant, en dessous du stomodeum les deux types de mésentéroïdes ont leur bord interne libre. Aussi appelés **sarcoseptes**.

▪ **Mésentéroïdes anisocnémiques** : **couple de mésentéroïdes** inégaux.

▪ **Mésentéroïdes directeurs** : il s'agit de deux **couples de mésentéroïdes** particuliers dont les muscles longitudinaux font saillie vers l'extérieur du couple. Ils sont situés de part et d'autre du plan médian et très proche de celui-ci.

▪ **Mésentéroïdes externes** : voir **mésentéries**.

▪ **Mésentéroïdes isocnémiques** : **couple de mésentéroïdes** égaux.

▪ **Métacnèmes** : **mésentéroïdes** issus des deuxième et autres cycles supérieurs.

Micro-architecture : **ornementation** fine portée par les **éléments radiaires** qui comprend les rides, granules et pennules de dimensions et formes variables sur les faces latérales et les denticulations sur les bords distal et interne. Aussi appelé **micromorphologie**.

Microstructure : agencement des fibres calcaires au sein des différents éléments squelettiques utilisé pour la taxinomie des coraux fossiles.

Mi-pennules : équivalent des **pennules** mais qui alternent d'une face latérale à l'autre d'un même septe.

Moniliforme : en forme de chapelet ou de collier de perle.

Muraille : dépôt squelettique sécrété par le **polype** qui relie entre eux les éléments radiaires et délimite le **lumen** en périphérie du **polypiérite**. De différentes natures selon sa composition et les modalités de sa mise en place (septothécale, synapticulothécale, parathécale …).

Ordre de grandeur de septes : sous-ensemble de **septes** qui se distinguent des autres au sein de l'**appareil septal** par des critères géométriques : longueur, épaisseur etc… (c'est ici le sens donné par Vaughan and Wells (1943) et qui correspond au mot cycle chez Milne Edwards & Haime (1848)).

Ornementation : Voir **microarchitecture**.

▪ **Paire de mésentéroïdes** : **mésentéroïdes** associés deux par deux et symétriques par rapport au **plan sagittal** ; ils sont égaux et leurs muscles longitudinaux sont orientés vers le même côté du **polype**. Aussi appelé **paire bilatérale**.

▪ **Paire bilatérale** : voir **paire de mésentéroïdes**.

▪ **Paire unilatérale** : voir **couple de mésentéroïdes**.

Palus : annexe septale en forme de lamelle située dans la partie interne des **éléments radiaires**, séparée du **septe** par une échancrure profonde mais rattachée à lui dans sa partie basale et possédant son propre système de divergence. Les pali sont disposés autour de la **columelle** en une ou plusieurs couronnes.

▪ **Pallium** : paroi du **polype** qui s'étend du disque oral au disque basal. Aussi appelée **colonne murale**.

Pennules : expansions latérales des **trabécules**, régulièrement superposées le long de ceux-ci, constituées par les faisceaux de fibres qui sont dirigés vers l'espace interseptal et vers l'espace

intertrabéculaire lorsque les **trabécules** sont dissociés. Les pennules alternent en hauteur d'un septe au septe adjacent. Lorsqu'elles alternent de part et d'autres d'un même septe, on parle de **mi-pennules**.

Périthèque : ensemble d'éléments de natures costale ou exothécale qui, en combinaisons variables, constituent la structure entre des polypiérites ou groupes de polypiérites coloniaux.

Phacéloïde : se dit d'une colonie de corail où les individus partagent un **polypier** commun mais où les parties molles sont indépendantes après **bourgeonnement**. Les **polypiérites** forment des branches connectées entre elles via la base des nouvelles branches, lesquelles se connectent plus ou moins haut sur les branches parentes selon les taxons. Un unique individu se développe à l'extrémité de chaque branche. Il en résulte pour la colonie un aspect arborescent ou buissonnant caractéristique.

▪ **Pharynx** : voir **stomodeum**.

Plan sagittal : plan de symétrie bilatérale des scléractiniaires visible chez l'adulte car indiqué par les **mésentéroïdes directeurs** et l'allongement de la bouche. Aussi appelé **Plan axial** ; **plan directeur**.

Planchers : lames horizontales (ou sub-horizontales), d'épaisseurs variables, traversant totalement la **cavité calicinale**. Aussi appelés **tabulae**.

Plocoïde : se dit d'une colonie de corail où les **polypiérites** sont connectés sur toute leur hauteur par un tissu squelettique fait d'un ensemble d'éléments calcaires reliant entre elles les murailles produites par les polypes : le **coenosteum** ou **périthèque.**

▪ **Polype** : parties molles d'un individu coralliaire (excluant le squelette calcaire) résultant de la transformation d'une **larve planula** ou d'un bourgeonnement à partir d'un autre **polype** par clonage.

Polypier : squelette calcaire formé de un (isolé, solitaire) ou plusieurs **polypiérites**.

Polypiérite : squelette calcaire construit par un polype et comprenant un plateau basal d'où s'élève verticalement la **muraille** (ou **thèque**).

▪ **Protocnèmes** : **mésentéroïdes** issus du premier cycle de mésentéroïdes.

Protoseptes : premier cycle de six **septes s.l.** entocoeliques.

Pseudocolumelle : chez les scléractiniaires, organe axial formé de nombreuses lamelles septales qui se séparent des septes tôt dans l'ontogénie et qui sont organisées selon une symétrie bilatérale.

Récif *l.s.* : cette notion rassemble celles de **récif s.s.**, **bioherme** et **biostrome**.

Récif *s.s.* : structure d'origine organique, reposant sur le fond marin, partiellement émergée ou dont le sommet est à fleur d'eau et qui est capable de résister à l'action des vagues

Rhopaloïde : se dit d'un **septe** renflé au bord interne (forme de massue). Aussi appelé septe **claviforme**.

Rides : lignes visibles sur les faces latérales des **éléments radiaires** qui indiquent la direction des trabécules principales.

Sarcoseptes : voir **mésentéroïdes**.

Sclérenchyme : tissu calcaire sécrété par les scléractiniaires, de structure fibreuse, fasciculaire ou trabéculaire.

Sclérosepte : voir **élément radiaire**.

Segment de croissance : voir **segment septal**.

Septes *s. l.:* cloisons calcaires qui divisent le **lumen**. Ils sont supposés être au nombre de 6 ou multiple de 6 chez les scléractiniaires en début d'ontogenèse.

Septes *s.s.*: élément radiaire sans partie costale, le bord externe étant alors directement soudé à la muraille périphérique.

▪ **Sillons directeurs** : sillons stomodéaux (voir **stomodeum**) particuliers situés dans le **plan sagittal** et légèrement plus profonds que les autres qui aboutissent à deux petites ouvertures à la commissure de la bouche du polype. Ils canalisent les courants d'eau inhalants et exhalants.

Solitaire : se dit d'un polypier lorsque l'individu est totalement indépendant tant pour ses tissus mous que pour le squelette. Lorsqu'un nouvel individu pousse par **bourgeonnement** sur un **polypiérite** parent il s'en détache ensuite ou se développe de façon parricide.

Stéréome : dépôt calcaire formé en général par sécrétion de **sclérenchyme** fibreux ou fasciculaire. Aussi appelé **stéréoplasme**. Il correspond aux « *thickening deposits* » de Stolarski (2003).

Stéréoplasme : voir **stéréome**.

Stéréozone : épaississement des différents éléments du squelette par sécrétion de stéréome dans la partie marginale du squelette.

▪ **Stomodeum** : court œsophage faisant suite à l'orifice buccal du **polype**, aussi appelé **pharynx**.

Stries de croissance : lignes sensiblement parallèles au bord de l'**élément radiaire** (bord distal de l'élément radiaire) marquant les étapes de sa croissance en direction distale. Aussi appelé lignes de croissance. Ces stries sont le plus souvent visibles aussi sur l'épithèque ou la tectura.

Subcompacts : se dit de **septes** présentant une porosité partielle, le plus souvent sur la partie distale du septe, les pores étant ensuite comblés par des dépôts de **sclérenchyme**.

Synapticules : petites barres d'origine septale qui connectent les faces latérales des **septes** adjacents et perforent les **mésentéries** entre elles. Il s'agit généralement de la jonction entre deux **granules** en vis-à-vis.

Système : ensemble des **septes *s.l.*** qui se développent dans une **chambre primaire**. Les septes d'un système sont appelés des **métaseptes**.

Tabulae : voir **planchers**.

Taxon : groupe d'êtres vivants idéalement à valeur phylogénétique (par exemple, l'espèce *Proleptophyllia multiradiata* Beauvais, 1986 et la famille des Dermosmiliidae Alloiteau, 1952 sont tous deux des taxons, le second incluant le premier).

Tectiforme : en forme de toît.

Tectura : Forme d'**épithèque *largo sensu*** à croissance centrifuge (poussant vers l'extérieur du polypier).

Thamnastérioïde : se dit d'une colonie de corail lorsque les **polypiérites** ne sont pas séparés par une **muraille** et partagent des **éléments radiaires** communs appelés **lames biseptales**.

Thecarium : voir **Lumen**.

Thèque : voir **muraille**.

Tholiforme : en forme de voûte.

Trabécule : pilier de fibres calcaires organisées de façon radiaire à partir d'un axe simple ou composé. Les éléments radiaires sont généralement constitués par la juxtaposition plus ou moins étroite de trabécules orientées verticalement ou obliquement. Les trabécules sont jointives ou non ; en sections les axes trabéculaires ont souvent été interprétés dans le passé comme des « centres de calcification ».

Traverses : voir **dissépiments.**

▪ **Zone marginale** : voir **exosarque**.

▪ **Zone périmurale** : voir **exosarque**.

▪ **Zooxanthelle** : Algue symbiotique unicellulaire du groupe des Dinoflagellés présente dans les tissus endodermiques des coraux zooxanthellés.

▪ **Zooxanthellé** : se dit d'une espèce de corail qui abrite des **zooxanthelles** dans ses tissus endodermiques.

Chapitre 3 :

Monographie de coraux des étages Pliensbachien et Toarcien de France, Maroc, Espagne et Italie (plateformes téthysiennes)

Chapitre 3: Monographie de coraux des étages Pliensbachien et Toarcien de France, Maroc, Espagne et Italie (plateformes téthysiennes)

Les descriptions de ce chapitres se basent sur l'ensemble des spécimens de coraux issus des étages Pliensbachien et Toarcien que nous avons eu l'occasion et le temps d'étudier (les échantillonnages de Calabre doivent encore être investigués plus avant pour révéler tous leurs secrets, travail prévu pour la première année post-thèse). Ils sont issus des collections du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), du Museum-Aquarium de Nancy (MAN), des collections privées de Marc Chesnier collectées en Normandie, des échantillonnages de Philippe Faure dans les Pyrénées (Espagne) et des missions de terrain effectuées au cours de la thèse dans le Moyen et Haut Atlas du Maroc et en Calabre italienne.

Bien qu'il ne s'agisse pas d'une thèse de sédimentologie et que nous invitions les lecteurs à se référer aux publications citées pour plus amples informations, nous regroupons ci-dessous ainsi que dans le chapitre 4 les éléments de sédimentologie concernant les sites d'échantillonnages prospectés dans le cadre de cette thèse qui nous apparaissent nécessaires aux raisonnements et interprétations proposés en discussion du présent manuscrit.

Bioconstructions et olistolithes du Pliensbachien du Maroc : voir chapitre 4.

Biohermes et biostromes du bassin de Longobucco: ces bioconstructions se situent à la base de la formation de Caloveto au NE de la Calabre (Italie). Il s'agit d'une succession relativement fine déposée sur un socle offshore « haut » séparé du continent calabrais au Jurassique par le bassin de Longobucco. La base de la formation de Caloveto est dominée par des faciès de type grainstones à crinoïdes, gastropodes, bivalves, foraminifères benthiques, tubiphytes et grains micritiques (micro-oncoïdes à noyau cristallin). Localement, les assemblages de coraux sont associés à des conglomérats grossiers et traversés par des dykes neptuniens. Ils bordent des reliefs qui sont les points hauts de bordures de failles affectant le socle paléozoïque et mises en place au cours du Sinémurien et Pliensbachien (Santantonio *et al.,* 2016) et possèdent en conséquence une position plutôt distale par rapport à la paléocôte.

Assemblages du Pliensbachien des Pyrénées : récoltés par Philippe Fauré, les spécimens étudiés sont issus du Domérien supérieur du Col d'Estivère (voir Fauré, 2002 p.230) ou des environs (Comminges, Foix).

Bioconstructions du Toarcien inférieur (pré-TOAE) du Maroc (N31,6275234, W5,8467298) : voir Brame *et al.* (2018) en chapitre 4.

Bioherme de la base du Toarcien moyen d'Ouguerd Zegzaoune (N31,726212, W5,747492) : situé dans le Haut Atlas, ce bioherme appartient à une série sédimentaire décrite dans Krencker *et al.* (2015). Il s'est installé en milieu de rampe interne et est constitué en grande partie de coraux phacéloïdes (*Thecosmilia*, *Stylosmilia*) qui structurent le bioherme avec des formes plus massives sur les flancs de la bioconstruction.

Biostromes du Toarcien moyen d'Aït Athmane (N32,0635376, W4,3585181) : situés dans la partie haute de la formation d'Aït Atmane décrite dans Krencker *et al.* (2014), cette succession de biostromes s'est mise en place dans un environnement marneux et est constituée d'alternances décimétriques entre des niveaux marneux et des bancs calcaires de type floatstone à petites colonies phacéloïdes (*Stylosmilia*?), cérioïdes (Actinastreidae) et phacélo-méandroïdes (*Latomeandra*) ainsi que des colonies plus grosses, aplaties, méandroïdes (*Microphyllia* et *Vallimeandropsis*) qui dominent en biomasse. Il s'agit d'un faciès de milieu de rampe carbonatée relativement profond comme en témoignent les morphologies aplaties des formes méandroïdes et les interbancs de matrice fine.

Bioherme du Toarcien supérieur d'Amellagou (N31,983996, W5,049543) : ce bioherme de grande taille est emballé dans la partie supérieure des marnes grises du Toarcien supérieur d'Amellagou dans le Haut Atlas Marocain (Formation d'Agoudim b, voir Pierre, 2006). Il s'agit d'un environnement de dépôt situé en position externe et des formes solitaires de milieux profonds (*Thecocyathus mactrus*) ont été retrouvées dans les niveaux marneux en dessous de la bioconstruction. Néanmoins, le bioherme est dominé par des formes cérioïdes (*Ampakabastrea*, *Isastrea*) et cério-méandroïdes en dôme (*Latiastrea*). Les formes méandroïdes et phacéloïdes sont moins abondantes et nous n'avons pas observé de formes thamnastérioïdes, plocoïdes et solitaires.

Bioherme du Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (N33,192115, W5,351871) : ce bioherme situé dans le Moyen Atlas est décrit dans Elmi *et al.* (2002) et El Hammichi *et al.* (2002). Cet édifice se situe en position assez distale d'une rampe carbonatée ouverte (El Hammichi *et al.*, 2002). Les comptages révèlent une majorité de spécimens méandroïdes (*Microphyllia* et *Vallimeandropsis,* 34 spécimens sur un total de 86 le long d'une ligne de comptage) dont la morphologie coloniale aplatie est cohérente avec une bioconstruction immergée en profondeur.

De même, la présence de thécidés encroûtant les *Thecosmilia* situés stratigraphiquement juste en dessous de la bioconstruction témoignent d'un milieu plutôt ombragé. Les cérioïdes viennent en deuxième position dans les comptages (avec 19/86 spécimens) puis les phacéloïdes (14/86), les formes cério-méandroides (10/86), les Thamnastérioïdes (4/86) et les formes dendroïdes (4/86). Les formes plocoïdes sont absentes dans ce bioherme (bien que les formes du genre *Diplocoenia* s'en rapprochent parfois fortement). On retrouve néanmoins dans les niveaux en dessous du récif de nombreux solitaires de genres *Montlivaltia* et *Proleptophyllia*. On retrouve juste au dessus du bioherme des alternances de bancs de 15 à 20 cm d'épaisseur de dépôts de tempête bioclastiques avec coraux réinstallés dans des interbancs d'épaisseurs variables allant de 15 à 60 cm.

Au total, ce travail comptabilise 107 espèces de coraux réparties parmi 59 genres et au minimum 23 familles.

Les nombreuses lames minces (plus de 270) ont été réalisées en parts à peu près égales au laboratoire de lithopréparation de Géoressources par Alexandre Flamang et John Moine ou par nos soins grâce à l'aide précieuse de l'association *Terrae Genesis* (88120 Le Syndicat, Vosges) qui a eu l'amabilité de mettre à notre disposition le matériel nécessaire à leur préparation.

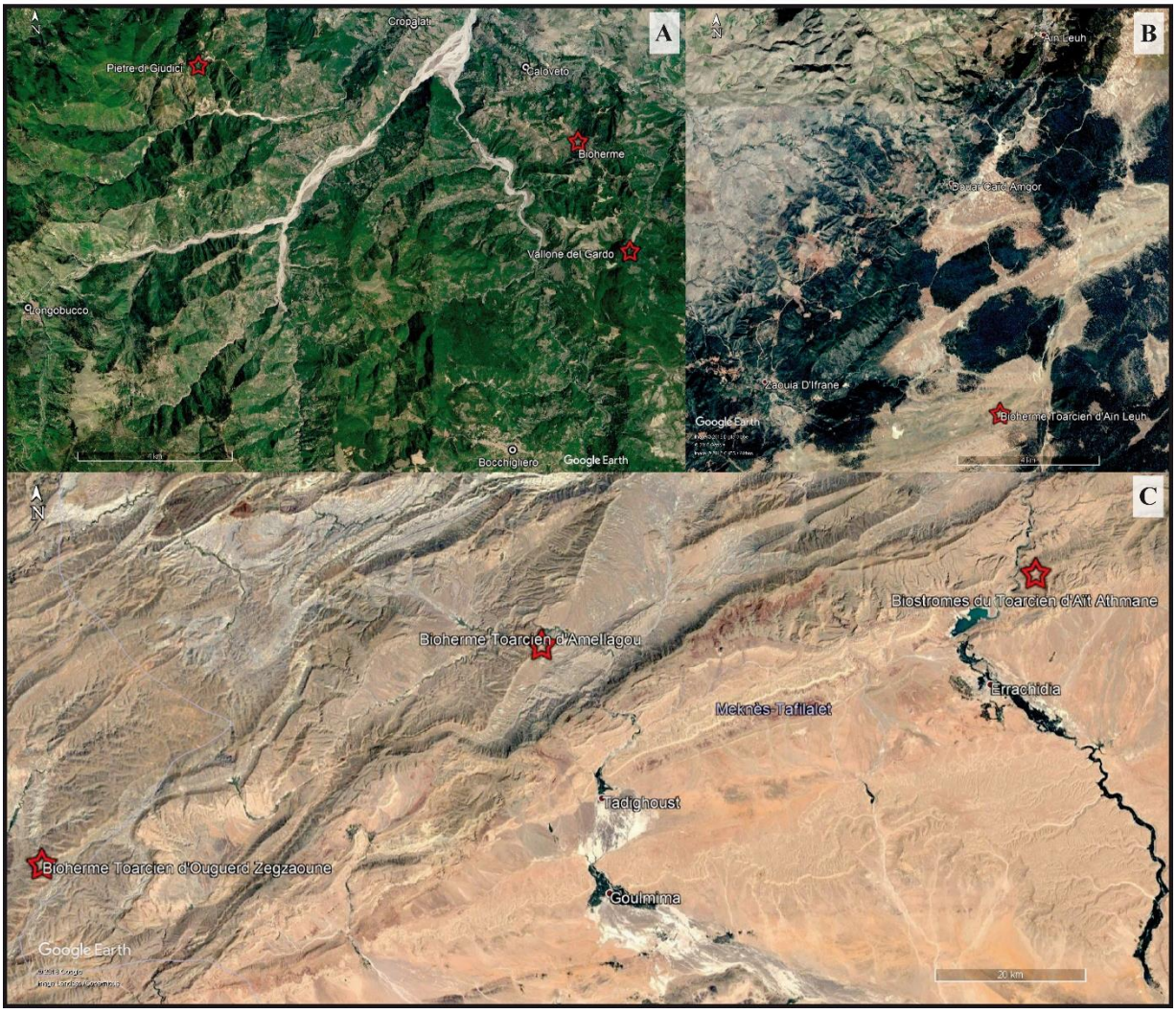


Figure 3.0 : Cartes de localisation des sites d'échantillonnage de Calabre (A), Moyen-Atlas (B) et Haut- Atlas (C).

Abbréviations et symboles utilisés dans les descriptions :

♦ : english translation
l.s. : lato sensu
s.s. : stricto sensu
Cd : Calix diameter
c-c: Distance between calices centers
Ns : number of septa
Sd : septal density
Sw : septal width
Td : trabecular density
Dt : diameter of trabeculae
Ph : corallite high
MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle de Paris
CPUN : Collections Paléontologiques de l'Université de Nancy
MAN : Muséum Aquarium de Nancy
ENSG : Ecole Nationale Supérieure de Géologie
LB : Louise Beauvais

Liste des espèces classées selon leur famille :

Actinastreidae (Alloiteau, 1952) :

Allocoenia sp. 1
Allocoenia sp. 2
Cyathocoenia faugeresi (Beauvais, 1986)
Cyathocoenia sp. 1
Enallocoenia sp. 1

Archaeosmiliidae (Melnikova, 1975) :

Alloiteausmilia (Beauvais, 1986)
Archaeosmilia menchikoffi (Beauvais, 1986)
Archaeosmiliopsis densus (Melnikova, 1975)

Axosmiliidae (Geyer, 1955) :

Axosmilia outitensis (Beauvais, 1986)
Axosmilia sp. 1

Caryophylliidae Dana, 1846) :

Thecocyathus mactrus (Goldfuss, 1826)
Trochocyathus provincialis (Alloiteau, 1948)

Cladophylliidae (Morycowa & Roniewicz, 1990) :

Cladophyllia sp. 1
Apocladophyllia sp. 1

Coryphylliidae (Beauvais, 1981) :

Coryphyllia regularis (Cuif, 1975)
Coryphyllia sp. 1
Coryphyllia sp. 2
Coryphyllia subregularis (Beauvais, 1986)

Cuifastraeidae (Melnikova, 1983) :

Astraeomorpha confusa (Reuss, 1854)

Dermosmiliidae (Koby, 1889) :

Calamophylliopsis phaceloida (Beauvais, 1986)
Dermosmilia sp. 1
Phacelophyllia fasciculata (Beauvais, 1986)
Phacelophyllia termieri (Beauvais, 1986)
Phacelophyllia? sp. 1
Proleptophyllia fragilis (Fromentel & Ferry, 1866)
Proleptophyllia granulum (Fromentel & Ferry, 1866)
Proleptophyllia multiradiata (Beauvais, 1986)
Proleptophyllia punctulum (Fromentel & Ferry, 1866)
Proleptophyllia sp. 1
Proleptophyllia sp. 2
Proleptophyllia sp. 3

Epismiliidae (Alloiteau, 1952) :

Epismilia? sp. 1

Funginellidae? (Alloiteau, 1952) :

Funginella? sp. 1

***Incertae sedis* :**

Gen. indet. 2 sp. 1
Neorylstonia pseudocolumellata (Beauvais, 1986)
Nov. gen. 1 sp. 1
Nov. gen. 2 sp. 1
Pseudodiplocoenia sp. 1

Latomeandridae (Alloiteau, 1952) :

Aggomorphastraea (Alloiteau, 1958)
Dimorphastrea sp. 1
Dimorphastrea? *menchikoffi* (Beauvais, 1986)
Latiastrea sp. 1
Latomeandra sp. 1
Microphyllia irregularis (Koby, 1885)
Microphyllia sp. 1
Microphyllia? *convergens* (Beauvais, 1986)
Periseris elegantula (d'Orbigny, 1850)

Margarophylliidae (Cuif, 1977) :

Margarosmilia? *gemminata* (Beauvais, 1986)
Margarosmilia? sp. 1

Microsolenidae (Koby, 1889) :

Araiophyllum liasicum (Beauvais, 1986)
Dimorpharaea sp. 1
Microsolena sp. 1
Trocharea sp. 1
Trocharea sp. 2
Trocharea sp. 3
Trochoplegma? *ilerdensis* (Beauvais, 1962)
Trochoplegma sp. 1

Nov. fam. (voir Boivin *et al.,* in prep) :

Hispaniastraea murciana (Turnšek et Geyer, 1975)
Hispaniastraea sp. 1

Procyclolitidae Vaughan & Wells 1943 ou Conophyllidae (Alloiteau, 1952) :

Ellipsoidastraea lucasi (Alloiteau, 1957)
Ellipsoidastraea sp. 1

Protoheterastraeidae (Cuif, 1977) :

Paravolzeia sp. 1

Reimaniphylliidae (Melnikova, 1975) :

Distichophyllia sp. 1
Distichophyllia sp. 2
Distichophyllia sp. 3

Distichophyllia sp. 4?
Retiophyllia sensu Roniewicz, 1989 sp. 1

Rhipidogyridae (Koby, 1905) :

Gen. indet.1 sp. 1

Stylinidae (d'Orbigny, 1851):

Diplocoenia sp. 1
Stylosmilia? *dresnayi* (Beauvais, 1986)
Stylosmilia sp. 1
Stylosmilia? sp. 2

Stylophyllidae (Frech 1890 :

Gillismilia fromenteli (Alloiteau, 1956)
Epismiliopsis liasicus (Fromentel & Ferry, 1865)
Epismiliopsis sp. 1
Haimeicyclus haimei (Chapuis and Dewalque, 1853)
Nov. gen. 3 sp. 1
Nov. gen. 5 sp. 1
Phacelostylophyllum sp. 1
Phacelostylophyllum sp. 2
Plesiophyllum fritillus (Fromentel & Ferry, 1866)
Protostylophyllum praenuntians (Volz, 1896)
Rodinosmilia elegantula (Beauvais, 1986)
Stylophyllopsis sp. 1
Stylophyllopsis sp. 2
Stylophyllopsis vetusum (Beauvais, 1986)
Stylophyllopsis zitteli (Frech, 1890)

Thamnasteriidae (Vaughan and Wells, 1943) :

Thamnasteria sp. 1

Thecosmiliidae (Duncan, 1884) :

Ampakabastraea ampakabensis (Alloiteau, 1958)
Ampakabastraea sp. 1
Complexastrea sp. 1
Complexastrea sp. 2
Gen. indet.3 sp. 1
Gen. indet.4 sp. 1
Isastrea sp. 1
Isastrea sp. 2
Isastrea toarciensis (Beauvais, 1986)
Montlivaltia sp. 1
Montlivaltia sp. 2
Montlivaltia subcaryophyllata (Alloiteau, 1957)
Montlivaltia? *schlumbergeri* (Fromentel & Ferry, 1869)
Nov. gen. 4 sp. 1
Siderosmilia toarciensis (Beauvais, 1986)
Thecosmilia sp. 1
Thecosmilia sp. 2
Thecosmilia sp. 3
Vallimeandropsis lineata (Beauvais, 1986)

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Aggomorphastraea* Alloiteau, 1958
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type.
Espèce type : *Aggomorphastraea barrabei* Alloiteau, 1958 p.97-98, Pl.III, fig.1,2,3.
Synonymie :

Amphiastraea sp. Barrabé (1929, p.102)

Statut : disponible, valide.

Aggomorphastraea sp.1

Fig. 3.1

Matériel disponible (6 spécimens) : MA0804E2-9,10,11,12 ; MA1004E4-18 ; MA1004E5-2 (collections CPUN).

Description : colonie phacéloïde à calices proches, subparallèles, se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Les calices se caractérisent par une tendance de l'espace inter-polypiérites à garder une dimension standard (ce qui est particulier pour un corail phacéloïde) ainsi que par la présence d'apophyses qui leur confèrent des formes irrégulières (Fig.x.2, 3, 4). Les éléments radiaires sont des costoseptes droits ou légèrement courbes, parfois zigzagués, souvent jointifs par leur bord interne ou contratingents, à structure trabéculaire. Les faces latérales des septes sont ornées de granules à disposition verticale régulière (Fig.x.5) et le bord distal est orné de petites dents. La partie costale des éléments radiaires est très courte. Dissépiments vésiculeux. On observe souvent à l'axe du calice une columelle pariétale spongieuse à laquelle s'anastomosent certains septes des premiers ordres. Muraille épicostale souvent érodée à bourrelets de croissance concentriques. On observe parfois des réjuvénéscences chez certains calices.

Diamètre des calices (Cd) :1,3 à 3,2 mm – Distance entre centre calicinaux (c-c) : 1,9 à 3,8 mm – Densité septale (Sd) : 5 à 6 par 1 mm

Rapports et différences : ce taxon se distingue du genre *Apocladophyllia* Morycowa & Roniewicz, 1990 qui possède un mode de bourgeonnement par division dichotome et une columelle essentielle ainsi que du genre *Lochmaeosmilia* Wells, 1943 qui présente un mode de bourgeonnement par division extracalicinale et des septes à croissance laminaire.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen/supérieur du Moyen Atlas (Aïn Leuh) et Haut Atlas (Amellagou) du Maroc.

♦

Studied material (6 specimens): MA0804E2-9,10,11,12 ; MA1004E4-18 ; MA1004E5-2 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with subparallel, close calices multiplying by intracalicular increase. Calices present irregular shapes due to apophyses and the space between the calices is strongly conserved (this is unusual in phaceloid corals, Fig.x.2, 3, 4). Radial elements are straight or slightly curved, sometimes wavy costosepta, often joined or contratingent, with a trabecular structure. Lateral faces are regularly granulated (Fig.x.5) and the distal edge is ornamented with small teeth. Costal part is short. Endotheca made of vesicular dissepiments. A parietal spongy columella generally appears at the axis of the calix, joined by some first orders septa. Epicostal wall, often eroded and regularly horizontally wrinkled. Some calices show rejuvenescence.

Calicular diameter: 1.3 to 3.2 mm – Distance between calices centers: 1.9 to 3.8 mm – Septal density: 5 to 6 for 1 mm

Similarities and differences: this taxon differs from the genus *Apocladophyllia* Morycowa & Roniewicz, 1990 which increases by dichotomous division and possess an essential columella. It differs also from the genus *Lochmaeosmilia* Wells, 1943 which has an extracalicular mode of increase and laminar septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle/Upper Toarcian of Middle Atlas (Aïn Leuh) and High Atlas (Amellagou) of Morocco.

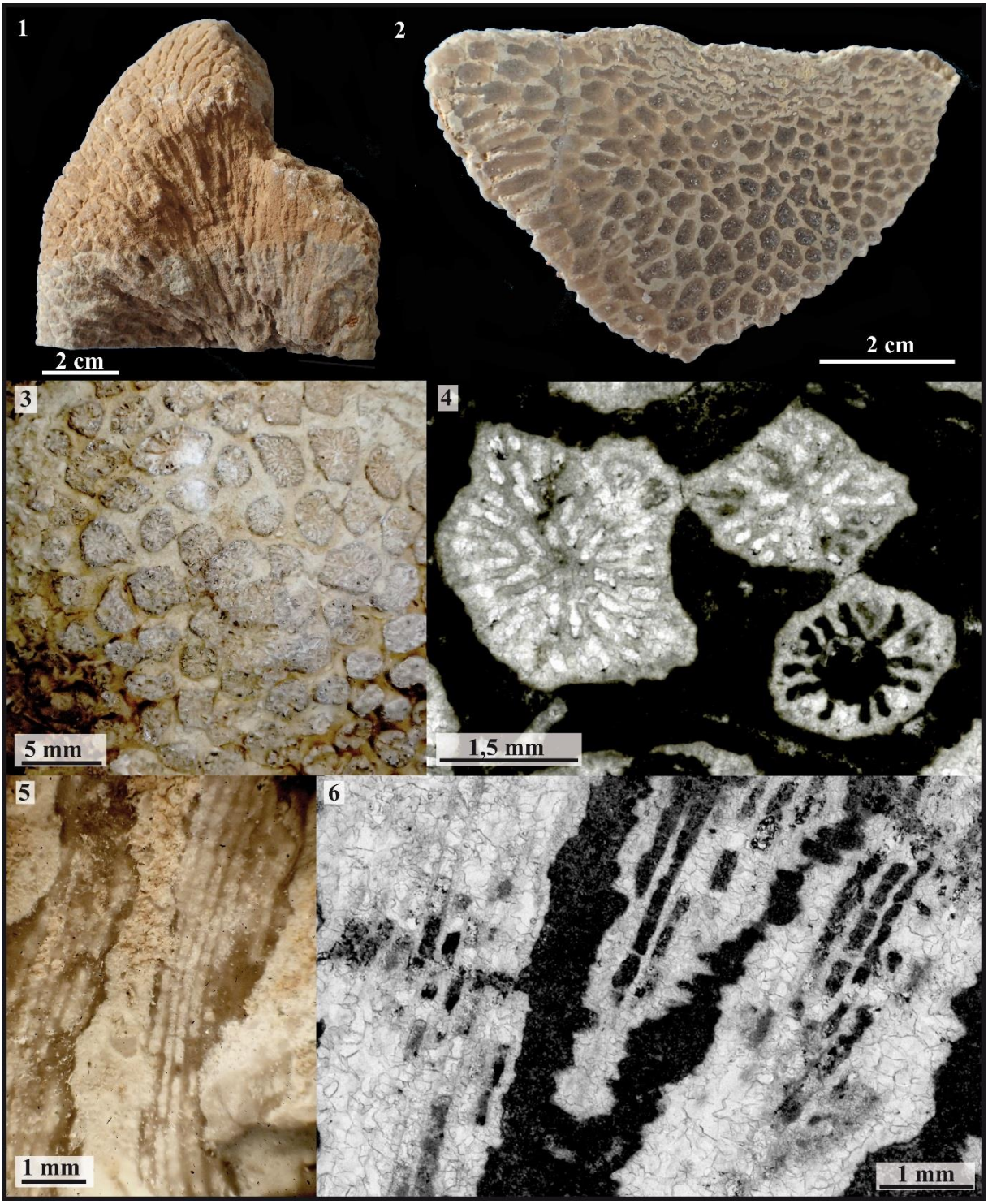


Figure 3.1 – *Aggomorphastraea* sp. 1

Fig.3.1.1 : Vue latérale du spécimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.2 : Section transversale / oblique dans le spécimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.3 : Détail en vue distale du spécimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.4 : Détail en lame mince d'une coupe transversale (échantillon CPUN MA1004E5-2).
Fig.3.1.5 : Détail en vue longitudinale de l'ornementation septale du spécimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.5 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-2.

♦

Fig.3.1.1 : Lateral view of the specimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.2 : Transverse / oblique section in the specimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.3 : Detail in distal view of the specimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.4 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.5 : Detail in longitudinal view of granulated septal structure in the specimen CPUN MA1004E5-2.
Fig.3.1.6 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E5-2.

Famille : Actinastreidae Alloiteau, 1952 (ou Astrocoeniidae Koby, 1889 ?)
Genre : *Allocoenia* Etallon, 1859
Espèces originellement incluses : *Astrea trochiformis* Michelin, *Allocoenia furcata* Etallon
Espèce type : Désignation subséquente par Alloiteau, 1952 : *Astrea trochiformis* Michelin
Remarque : Wells (1956 and 1985) indique *A. furcata* qui, semble-t-il, n'a pas la priorité.
Les différences entre les genres *Actinastrea* Orbigny, 1849, *Allocoenia* Etallon, 1859, *Stephanastrea* Etallon 1864, *Stelidioseris* Tomes, 1893 *Allocoeniopsis* Alloiteau, 1956 et *Chondrocenia* Roniewicz, 1989 restent très difficiles et nous proposons ici provisoirement un rattachement au genre *Allocoenia* pour les raisons suivantes.

Etant le plus ancien, le genre *Actinastrea* défini dans le Crétacé supérieur a déjà été utilisé dans les plus larges regroupements proposés par Geyer (1955). En dépit des révisions récentes (Löser, 2012), le statut de ce genre est nomenclaturalement problématique dans la mesure où la tradition lui attribue *A. goldfussi* d'Orbigny comme espèce type alors que cette espèce ne figurait pas comme espèce nominale originellement incluse (contravention à l'article 67-2 ICZN). Sur le plan taxinomique, il semble que le lectotype de *A. goldfussi* (si on le prend malgré tout comme référence) et aussi celui de *Stelidioseris gibbosa* (autre espèce du Crétacé supérieur semble-t-il) présentent des granulations septales fortes vers la muraille. Chez *Stelidioseris*, ces granulations ont été mal interprétées par Löser qui considère ces parties septales de nature trabéculaire, sombres en lame mince, comme des lacunes. Nous ne pouvons pas rattacher les échantillons liasiques à ces taxons et préférons les rattacher provisoirement à *Allocoenia* qui mériterait également une révision.

Les regroupements proposés par Geyer (1955) qui réunissent dans *Actinastrea* les espèces types de *Coenastrea* Etallon, 1862 et *Enallocoenia* Orbigny, 1849 nous paraissent excessifs. La présence de S2 à bord interne paliforme avec des S3 qui tendent à devenir confluents sur les S2 (les septes sont libres dans les deux derniers genres), et des calices globalement plus réduits nous paraissent caractériser les formes nommées ici *Allocoenia*.
Ces formes se distinguent aussi de *Cyathocoenia* Duncan, 1867 par la présence d'une columelle styliforme.
Enfin le genre diffère de *Isastrea* Milne Edward & Haime, 1851 par ses septes droits avec souvent un angle marqué entre deux septes confluents et la présence d'une columelle.
Statut : disponible, valide.

Allocoenia sp. 1

Fig. 3.2

Synonymie :

? 1986 *Actinastraea plana* Duncan, 1867 – Beauvais p.30, Pl. 6, fig. 5 et txt-fig. 20

Matériel disponible (5 spécimens): 1603A3E5, DA3005E1, DA0106E2-2, MA0504E7-9, MA1004E4-11 (collections CPUN).

Description : polypier cérioïde massif formant des petites colonies arrondies de quelques centimètres de diamètre. Les calices sont subcirculaires à polygonaux et se multiplient par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes droits, libres ou jointifs, subcompacts à structure trabéculaire bien définie mais parfois irrégulière produisant des granules irréguliers sur les faces latérales. Le bord interne des septes est parfois renflé voire paliforme. L'appareil septal s'organise en 3 ordres de grandeur distincts et il arrive que les septes de premier ordre se soudent à la columelle styliforme. L'endothèque est formée de nombreux dissépiments vésiculeux. Synapticules présents. Muraille présente, de nature indéterminée. Pas d'holothèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 1,1 à 4,2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 1,5 à 3,5 mm – Nombre de septes (Ns) : 16 à 32 – Densité septale (Sd) : 3 à 5 par 1 mm

Rapports et différences : la comparaison avec les nombreuses espèces triasiques et jurassiques des genres cités ci-dessus reste à effectuer.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Koudiat Ech Chehem (Plateau de Guigou, Moyen Atlas du Maroc) et Toarcien d'Amellagou et des Gorges du Dadès (Haut Atlas du Maroc).

♦

Wells (1956 and 1985) indicated apparently erroneously *A. furcata* as type species.

The differences between the genera *Actinastrea* Orbigny, 1849, *Allocoenia* Etallon, 1859, *Stephanastrea* Etallon, 1864, *Stelidioseris* Tomes, 1893 *Allocoeniopsis* Alloiteau, 1956 and *Chondrocenia* Roniewicz, 1989 remain very difficult and we propose here an assignation to the genus *Allocoenia* for the following reasons.

The genus *Actinastrea* being the most anciently described was defined in the Late Cretaceous and was used in the most lumping practices (Geyer, 1955). Despite recent revisions (Löser, 2012), the status of the genus remains nomenclaturally problematic in the sense that the type species currently admitted *A. goldfussi* d'Orbigny was not a part of the originally included nominal species (opposition to article 67-2 ICZN). On a taxonomic point of view, it seems that the lectotype of *A. goldfussi* (if, after all, we use it as a reference) and also the lectotype of *Stelidioseris gibbosa* (another probable species of Late Cretaceous) shows septal strong granules near the wall. In *Stelidioseris*, these granules have been misinterpreted by Löser who considered these septal parts, trabecular in nature and dark in thin section, as lacunae. We cannot assign the Liassic samples to these taxa and prefer place temporarily our samples within *Allocoenia,* a genus that would deserve also a revision.

The groupings proposed by Geyer (1955) that place within *Actinastrea* the type species of *Coenastrea* Etallon, 1862 and *Enallocoenia* Orbigny, 1849 seem immoderate. The occurrence of S2 with paliform inner edge, with S3 tending to join on S2 (the septa are free in both latter genera), and calices globally smaller are characteristic for the forms named *Allocoenia* in the present work.
These forms are distinguished from Cyathocoenia Duncan, 1867 by the occurrence of a styliform columella.
In the end, the genus differs from Isastrea Milne Edward & Haime, 1851 by its straight septa with an often marked angle between confluent septa and the presence of a columella.

Studied material (5 specimens): 1603A3E5, DA3005E1, DA0106E2-2, MA0504E7-9, MA1004E4-11 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallite forming small, rounded, pluricentrimetric colonies. The calices are subcircular to polygonal and multiply by extracalicular budding. Radial elements are straight, free or joined, subcompact septa with well-defined but quite irregular trabecular structure producing irregular granules on lateral faces. The inner edge of septa is sometimes swollen or paliform. The septal apparatus is organized in 3 distinct size orders and sometimes the first-order septa reach the axial styliform columella. Endotheca made of many vesicular dissepiments. Synapticulae present. Wall present, of undetermined nature. No holotheca observed.

Calicular diameter: 1.1 to 4.2 mm – Distance between calices centers: 1.5 to 3.5 mm – Number of septa: 16 to 32 – Septal density: 3 to 5 per 1 mm

Similarities and differences: the comparison with the numerous Triassic and Jurassic species of the genera cited above is still to be done.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Koudiat Ech Chehem (Guigou plateau, Middle Atlas of Morocco) and Toarcian of Amellagou and Dadès Valley (High Atlas of Morocco).

Fig.3.2.1 : Vue distale du spécimen CPUN DA0106E2-2.
Fig.3.2.2 : Vue distale du spécimen CPUN MA0504E7-9.
Fig.3.2.3 : Coupe transversale superficielle en lame mince dans le spécimen CPUN DA0106E2-2.
Fig.3.2.4 : Coupe oblique en lame mince dans le spécimen CPUN DA0106E3-2.
Fig.3.2.5 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN MA1004E4-11.
Fig.3.2.6 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN 1603A3E5.

♦

Fig.3.2.1 : Distal view of the specimen CPUN DA0106E2-2.
Fig.3.2.2 : Distal view of the specimen CPUN MA0504E7-9.
Fig.3.2.3 : Superficial transverse thin section in the specimen CPUN DA0106E2-2.
Fig.3.2.4 : Oblique thin section in the specimen CPUN DA0106E3-2.
Fig.3.2.5 : Transverse thin section in the specimen CPUN MA1004E4-11.
Fig.3.2.6 : Transverse thin section in the specimen CPUN 1603A3E5.

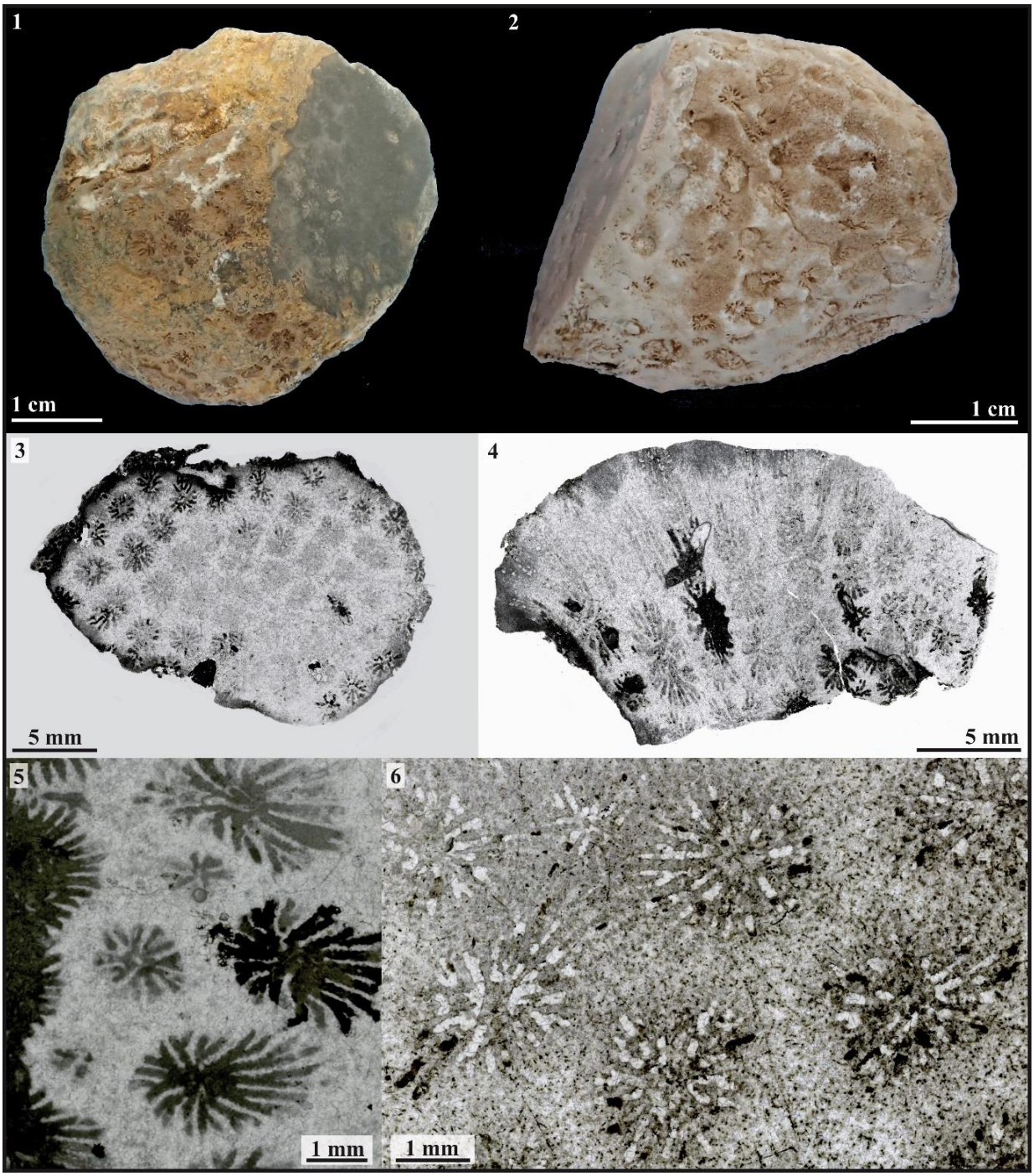


Figure 3.2 – *Allocoenia* sp. 1

Famille : Actinastreidae Alloiteau, 1952 (ou Astrocoeniidae Koby, 1889 ?)
Genre : *Allocoenia* Etallon, 1859
Espèces originellement incluses : *Astrea trochiformis* Michelin, *Allocoenia furcata* Etallon
Espèce type : Désignation subséquente par Alloiteau, 1952 : *Astrea trochiformis* Michelin
Remarques : voir *Allocoenia* sp.1.
Statut : disponible, valide.

Allocoenia sp. 2

Fig. 3.3

Matériel disponible (4 spécimens): A116-1,2,3 ; A122 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde rameuse dont les branches mesurent approximativement 1 cm de diamètre et dont la surface est couverte de calices subcirculaires à gemmation intracalicinale. Les éléments radiaires sont des septes droits ou zigzagués, libres ou jointifs par leurs bords internes, subcompacts. Les faces latérales portent de forts granules tantôt larges et arrondis, tantôt aigus, répartis de façon irrégulière. Une columelle styliforme apparaît parfois à l'axe des calices. Endothèque faite de dissépiments vésiculeux. Muraille probablement parathécale.

Diamètre des calices (Cd) : 1 à 1,5 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 1 à 2,7 mm – Nombre de septes (Ns) : 14 à 24 – Densité septale (Sd) : environ 5 par 1 mm

Rapports et différences : l'espèce rameuse présentée ici se distingue de *Dendrastrea* Orbigny, 1849 par la présence d'une columelle styliforme à l'axe de certains calices. Les formes rameuses existant chez *Allocoenia,* nous incluons ce taxon dans ce genre.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: see *Allocoenia* sp.1.

Studied material (4 specimens): A116-1,2,3 ; A122 (collections CPUN).

Description: cerioid ramose colony of which approximately 1 cm wide branches are covered by subcircular calices multiplying by intracalicular budding. Radial elements are straight or wavy, subcompact septa, free or joined by their inner edges. Lateral faces hold strong granules sometimes large and rounded, sometimes sharp, irregularly distributed. A styliform columella sometimes appear at the axis of the corallites. Endotheca made of vesicular dissepiments. Wall probably parathecal.

Calicular diameter: 1 to 1.5 mm – Distance between calices centers: 1 to 2.7 mm – Number of septa: 14 to 24 – Septal density: approximately 5 for 1 mm

Similarities and differences: this ramose species differs from *Dendrastrea* Orbigny, 1849 by the presence of a styliform columella in some calices. Ramose forms already exist in *Allocoenia* in which we decide to include this taxon.

Geographic and stratigraphic ranges: middle / upper Toarcian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.3.1 : Spécimens CPUN A116-1,2 et 3.
Fig.3.3.2 : Détail de la surface du spécimen CPUN A116-1.
Fig.3.3.3 : Spécimen photographié sur le terrain (Amellagou).
Fig.3.3.4 : Détail de deux calices du spécimen CPUN A116-1 en coupe tranversale (lame mince).
Fig.3.3.5 : Spécimen photographié sur le terrain (Amellagou).
Fig.3.3.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN A116-1.

♦

Fig.3.3.1 : Specimens CPUN A116-1,2 and 3.
Fig.3.3.2 : Detail of the surface of the specimen CPUN A116-1.

Fig.3.3.3 : Specimen pictured in the field (Amellagou).
Fig.3.3.4 : Detail of two calices of specimen CPUN A116-1 in transverse thin section.
Fig.3.3.5 : Specimen pictured in the field (Amellagou).
Fig.3.3.6 : Transverse thin section in the specimen CPUN A116-1.

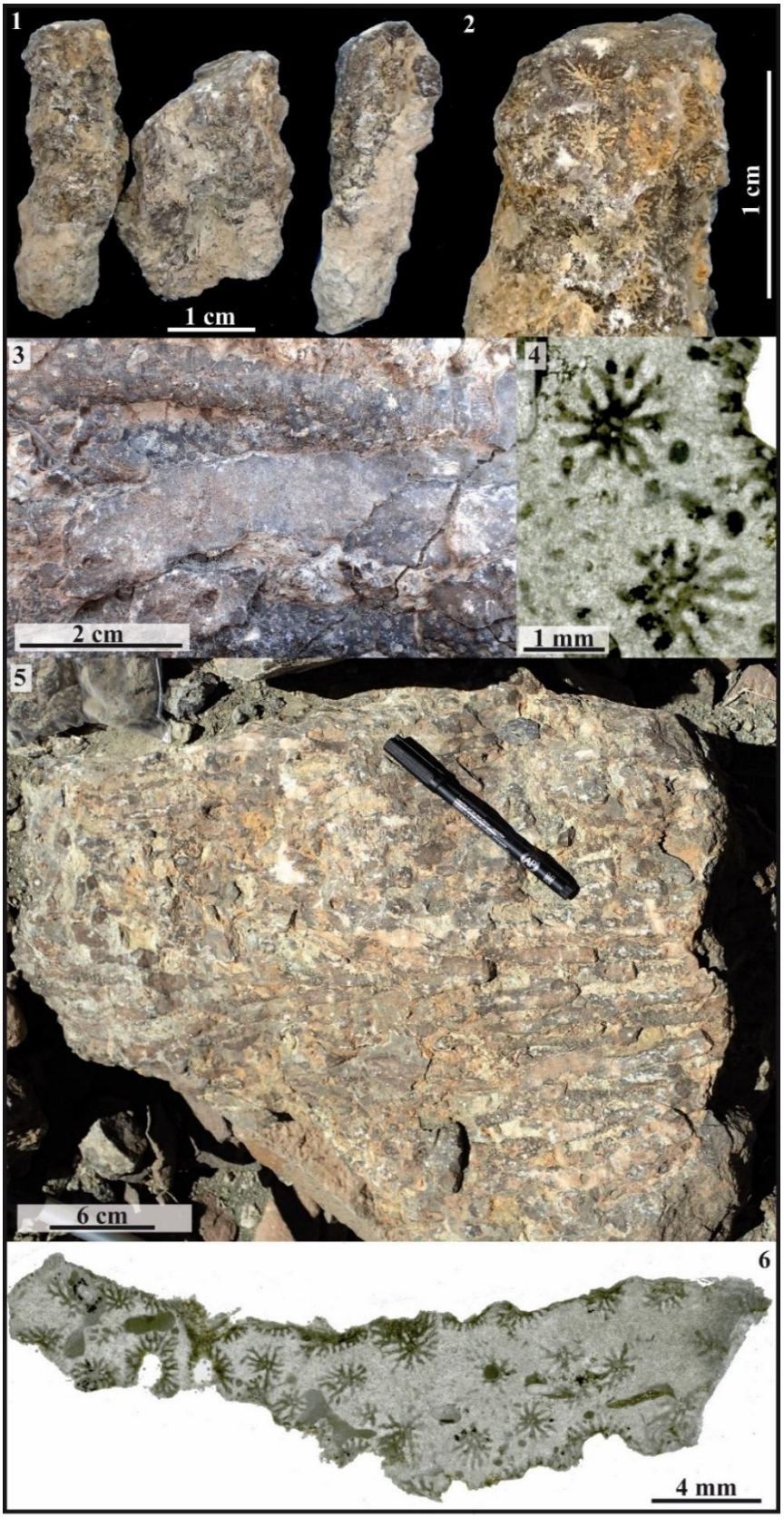


Figure 3.3 – *Allocoenia* sp. 2

Famille : Archaeosmiliidae Melnikova, 1975
Genre : *Alloiteausmilia* Beauvais, 1986
Espèces originellement incluses : Uniquement l'espèce type.
Espèce type : *Alloiteausmilia boudaharensis* Beauvais, 1986 p. 16, pl. 3, fig. 3 et text-fig. 8 et 9.
Statut : disponible, valide.

Alloiteausmilia boudaharensis Beauvais, 1986

Fig. 3.4

Matériel inclus à l'origine : Un spécimen unique, l'holotype.
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN R11603.
Localité type : Pliensbachien de Beni Tadjit, Maroc.

Synonymie :

v. 1986 *Alloiteausmilia boudaharensis nov. sp.* - Beauvais, p. 16, pl. 3, fig. 3 et text-fig. 8 et 9.

Matériel disponible (2 spécimens) : Holotype R11603 (collections MNHN), DA2905E1'-1 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire conique à calice circulaire à elliptique. Les éléments radiaires sont des septes généralement flexueux, libres ou jointifs par leur bord interne, compacts, dont le bord interne est souvent rhopaloïde lorsqu'il est libre. Les faces latérales sont d'aspect tantôt lisse tantôt irrégulièrement granuleux et la croissance des septes semble se faire par dépôts successifs de stéréome donnant un aspect lamellaire en coupe transversale comme chez le genre *Archaeosmilia* Melnikova, 1975. Pas de columelle ni synapticule. L'endothèque est constitué de larges dissépiments vésiculeux en continuité avec les épaississements des éléments radiaires. La courbure des septes et l'allongement de la fossette axiale semble définir une symétrie bilatérale. Une épithèque *l.s.* de nature indéfinie recouvre la surface externe du polypier.

Diamètre du calice (Cd) : environ 45 mm – Nombre de septes (Ns) : 41 à 68 (? D'après Beauvais 1986) – Densité septale (Sd) : 3 à 5 par 5 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Haut Atlas du Maroc (Vallée du Dadès, Beni Tadjit).

♦

Studied material (2 specimens): Holotype R11603 (collections MNHN), DA2905E1'-1 (collections CPUN).

Description: solitary coral with circular to elliptical calice. Radial elements are septa generally flexuous, free or joined by their inner edge, compacts, commonly with a rhopaloid inner edge when free. Lateral faces seem sometimes smooth sometimes irregularly granulated and septa appear to grow by successive deposits of stereome layers providing a lamellar aspect in transverse section as for the genus *Archaeosmilia* Melnikova, 1975. No columella nor synapticulae. Endotheca made of large vesicular dissepiments in continuity with septa thickening. The curved septa and fossa elongation seem to define a bilateral symmetry. An epitheca *l.s* of undefined nature enwraps the corallite

Calicular diameter: approimately 45 mm – Number of septa: 41 to 68 (? according to Beauvais, 1986) – Septal density: 3 to 5 for 5 mm.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of High Atlas in Morocco (Dades Valley, Beni Tadjit).

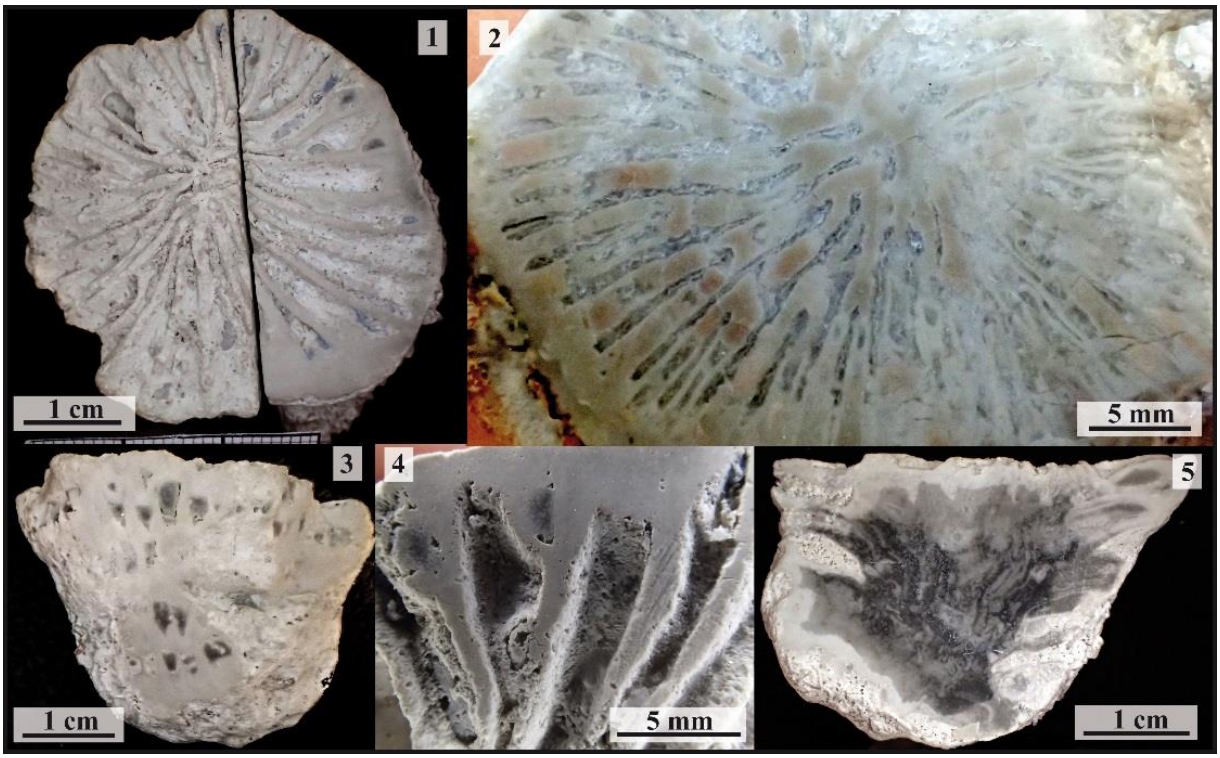


Figure 3.4 – *Alloiteausmilia boudaharensis*

Fig.3.4.1 : Vue distale de l'holotype MNHN R11603.
Fig.3.4.2 : Coupe transversale du spécimen CPUN DA2905E1'-1.
Fig.3.4.3 : Vue latérale partiellement polie de l'holotype MNHN R11603.
Fig.3.4.4 : Détail en vue distale de l'holotype MNHN R11603 montrant le lien entre l'endothèque et les septes.
Fig.3.4.5 : Coupe longitudinale de l'holotype MNHN R11603.

♦

Fig.3.4.1 : Distal view of the holotype MNHN R11603.
Fig.3.4.2 : Transverse section in the specimen CPUN DA2905E1'-1.
Fig.3.4.3 : Partially polished lateral view of holotype MNHN R11603.
Fig.3.4.4 : Detail in distal view of the holotype MNHN R11603 showing the link between endotheca and septa.
Fig.3.4.5 : Longitudinal section of the holotype MNHN R11603.

Famille : Thecosmiliidae? Duncan, 1884
Genre : *Ampakabastraea* Alloiteau, 1958
Espèces originellement incluses : *Ampakabastraea ampakabensis, A. besavoensis*
Espèce type : *Ampakabastraea ampakabensis* Alloiteau, 1958 p. 83; désignation originale.
Remarques : taxon très proche du genre *Isastrea* Milne Edwards & Haime, 1851, une différence significative viendrait de l'ornementation septale à granules aplatis et peut être une tendance parfois plus thamnastérioïde. La question de la synonymie entre les deux genres reste ouverte.
Statut : disponible, valide.

Ampakabastraea ampakabensis Alloiteau, 1958

Fig. 3.5

Matériel inclus à l'origine : Un spécimen unique, l'holotype.
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN M05011.
Localité type : Ouest de Ampakabo (SW Madagascar), Bathonien.

Synonymie :

	1958	*Ampakabastraea ampakabensis* - Alloiteau p.83 pl.9 fig.3 et pl.14 fig.4-5
	1971	*Ampakabastraea ampakabensis* Alloiteau - Beauvais p.2
	1978	*Ampakabastraea ampakabensis* Alloiteau - Beauvais p.51 pl.2 fig.2
v.	1986	*Ampakabastraea ampakabensis toarciensis* - Beauvais p.48 text. fig.30

Matériel disponible (6 spécimens) : DA0106E2-3, DA0206E1-4, AM1603A3E2, MA1004E4-5, MA1004E4-10, MA1004E5-11 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde massive à calices polygonaux à subcirculaires se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Costoseptes compacts, libres ou jointifs, subconfluents, droits ou courbes. Les faces latérales portent des granules pointus ou aplatis disposés de façon irrégulière et asymétrique par rapport au plan septal, résultant d'une structure septale de type montlivaltide. Le bord distal est régulièrement denté. Pas de columelle mais certains septes se rejoignent à l'axe des calices en profondeur. Endothèque abondante, formée de dissépiments vésiculeux nombreux, répartis dans tout l'espace interseptal. Présence d'une muraille qui semble parathécale. Pas d'épithèque visible.

Diamètre des calices (Cd) : 4,3 à 10 mm – Nombre de septes (Ns) : 41 à 60 – Densité septale (Sd) : 4 à 7 par 2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 4,5 à 7 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien des gorges de Dadès et d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc), Bathonien de Madagascar.

♦

Remarks: this genus is very close to Isastrea. A significative difference could be the presence of flat granules and maybe a trend to be sometimes thamnasterioid. The question of the synonymy is still open.

Studied material (6 specimens): DA0106E2-3, DA0206E1-4, AM1603A3E2, MA1004E4-5, MA1004E4-10, MA1004E5-11 (collections CPUN).

Description: cerioïd, massive colony with polygonal to subcircular calices multiplying by intracalicular budding. Costosepta compact free or joined, subconfluent, straight or curved. Lateral faces with irregular and sharp or flattened granules, resulting from a montlivaltid septal structure distributed asymmetrically with regards to the septal plan. Distal edge is moniliform. Columella absent but some septa are joining by their inner edge in depth. Endotheca abundant, made of numerous vesicular dissepiments disseminated in all the interseptal spaces. Wall present, possibly parathecal. No epitheca observed.

Calicular diameter: 4.3 to 10 mm – Number of septa: 41 to 60 – Septal density: 4 to 7 for 2 mm – Distance between calices centers: 4.5 to 7 mm

Geographic and stratigraphic range: Toarcian from Dades Valley and Amellagou (High Atlas of Morocco), Bathonian of Madagascar.

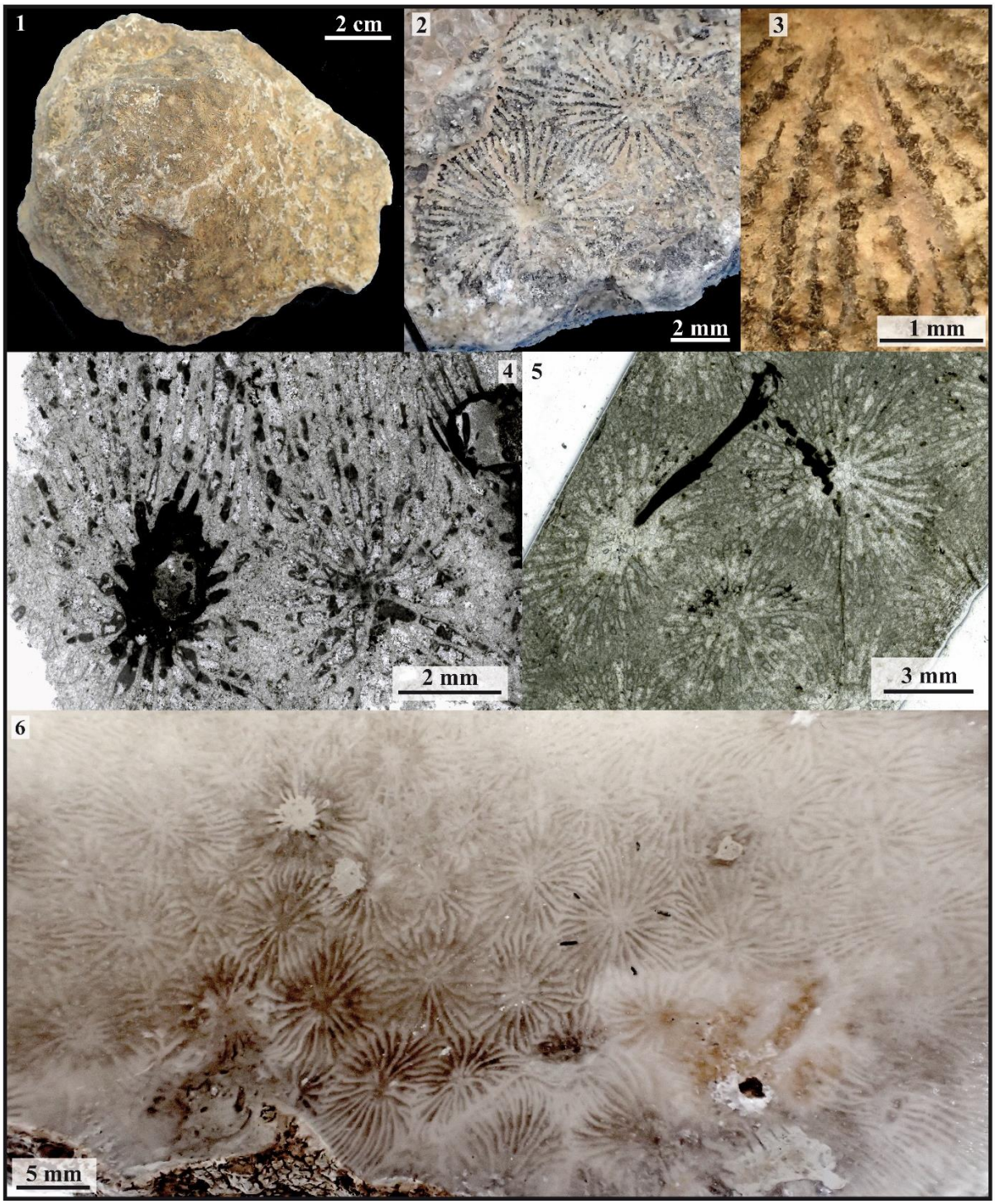


Figure 3.5 – *Ampakabastraea ampakabensis*

Fig.3.5.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.2 : Détail de la face distale du spécimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.3 : Détail de la structure septale à granules parfois aplatis du spécimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA0106E2-3.
Fig.3.5.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.6 : Coupe transversale du spécimen CPUN MA1004E5-11.

♦

Fig.3.5.1 : Distal view of the specimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.2 : Detail of distal face of the specimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.3 : Detail of the specimen CPUN AM1603A3E2 (septal structure with flattened granules).
Fig.3.5.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA0106E2-3.
Fig.3.5.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN AM1603A3E2.
Fig.3.5.6 : Transverse section of the specimen CPUN MA1004E5-11.

Famille : Thecosmiliidae? Duncan, 1884
Genre : *Ampakabastraea* Alloiteau, 1958
Espèces originellement incluses : *Ampakabastraea ampakabensis, A. besavoensis*
Espèce type : *Ampakabastraea ampakabensis* Alloiteau, 1958 p. 83; désignation originale.
Remarques : Taxon très proche du genre *Isastrea* Milne Edwards & Haime, 1851, une différence significative viendrait de l'ornementation septale à granules aplatis et peut être une tendance parfois plus thamnastérioïde. La question de la synonymie entre les deux genres reste ouverte.
Statut : disponible, valide.

Ampakabastraea sp. 1

Fig. 3.6

Synonymie :

v 1986 *Isastrea hourcqi* - Beauvais p.44

Matériel disponible (2 spécimens) : collection Louise Beauvais (CLB) n°129, 103IV (collections MNHN).

Description : colonie cérioïde massive à calices polygonaux à subcirculaires se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Costoseptes compacts, libres ou jointifs, subconfluents, droits ou courbes. Les faces latérales portent des granules pointus ou aplatis disposés de façon irrégulière et asymétrique par rapport au plan septal, résultant d'une structure septale par ailleurs semblable au type montlivaltide. Le bord distal est régulièrement denté. Pas de columelle mais certains septes se rejoignent à l'axe des calices en profondeur. Endothèque abondante, formée de dissépiments vésiculeux nombreux, répartis dans tout l'espace interseptal. Présence d'une muraille qui semble parathécale. Pas d'épithèque visible.

Diamètre des calices (Cd) : 1,3 à 5,7 mm – Nombre de septes (Ns) : 32 à 52 – Densité septale (Sd) : 7 à 9 par 2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2 à 5 mm

Rapports et différences : l'holotype d'*Isastrea hourcqi* décrit par Alloiteau (1958) possède des calices en moyenne plus petits et réguliers avec un caractère cérioïde plus prononcé dû à une muraille mieux définie et ne semble pas posséder de granules aplatis.
A. ampakabensis possède des calices plus gros avec un nombre de septes plus élevé et une densité septale plus faible.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien inférieur du Col de Moussaoua (Maroc).

♦

Remarks: this genus is very close to *Isastrea*. A significative difference could be the presence of flat granules and maybe a trend to be sometimes thamnasterioid. The question of the synonymy is still open.

Studied material (2 specimens): collection Louise Beauvais (CLB) n°129, 103IV (collections MNHN).

Description: cerioid, massive colony with polygonal to subcircular calices multiplying by intracalicular budding. Costosepta compact free or joined, subconfluent, straight or curved. Lateral faces resulting from a montlivaltid septal structure but with irregular and sharp or flattened granules, distributed asymmetrically with regards to the septal plan (Figure x.2,3). Distal edge is moniliform. Columella absent but some septa are joining by their inner edge in depth. Endotheca abundant, made of numerous vesicular dissepiments disseminated in all the interseptal spaces. Wall present, possibly parathecal. No epitheca observed.

Calicular diameter: 1.3 to 5.7 mm – Number of septa: 32 to 52 – Septal density: 7 to 9 per 2 mm – Distance between calices centers: 2 to 5 mm

Similarities and differences: the holotype of *Isastrea hourcqi* described in Alloiteau (1958) has smaller and more regular calices, a more pronounced cerioid organization due to a more defined wall and does not seem to have flat granules.
A. ampakabensis has bigger calices, more septa and smaller septal densities.

Geographic and stratigraphic ranges: Lower Toarcian from the Moussaoua pass (Morocco).

Fig.3.6.1 : Vue distale du spécimen MNHN CLB n°129.
Fig.3.6.2 : Coupe transversale polie du spécimen MNHN CLB n°129.
Fig.3.6.3 : Vue distale du spécimen MNHN CLB n°103IV.
Fig.3.6.4 : Détail de la structure septale montlivaltide à granules aplatis du spécimen MNHN CLB n°103IV.
Fig.3.6.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen MNHN CLB n°103IV.

♦

Fig.3.6.1 : Distal view of the specimen MNHN CLB n°129.
Fig.3.6.2 : Polished transverse section of the specimen MNHN CLB n°129.
Fig.3.6.3 : Distal view of the specimen MNHN CLB n°103IV.
Fig.3.6.4 : Detail of the montlivaltid septal structure with flat granules of the specimen MNHN CLB n°103IV.
Fig.3.6.5 : Transverse thin section of the specimen MNHN CLB n°103IV.

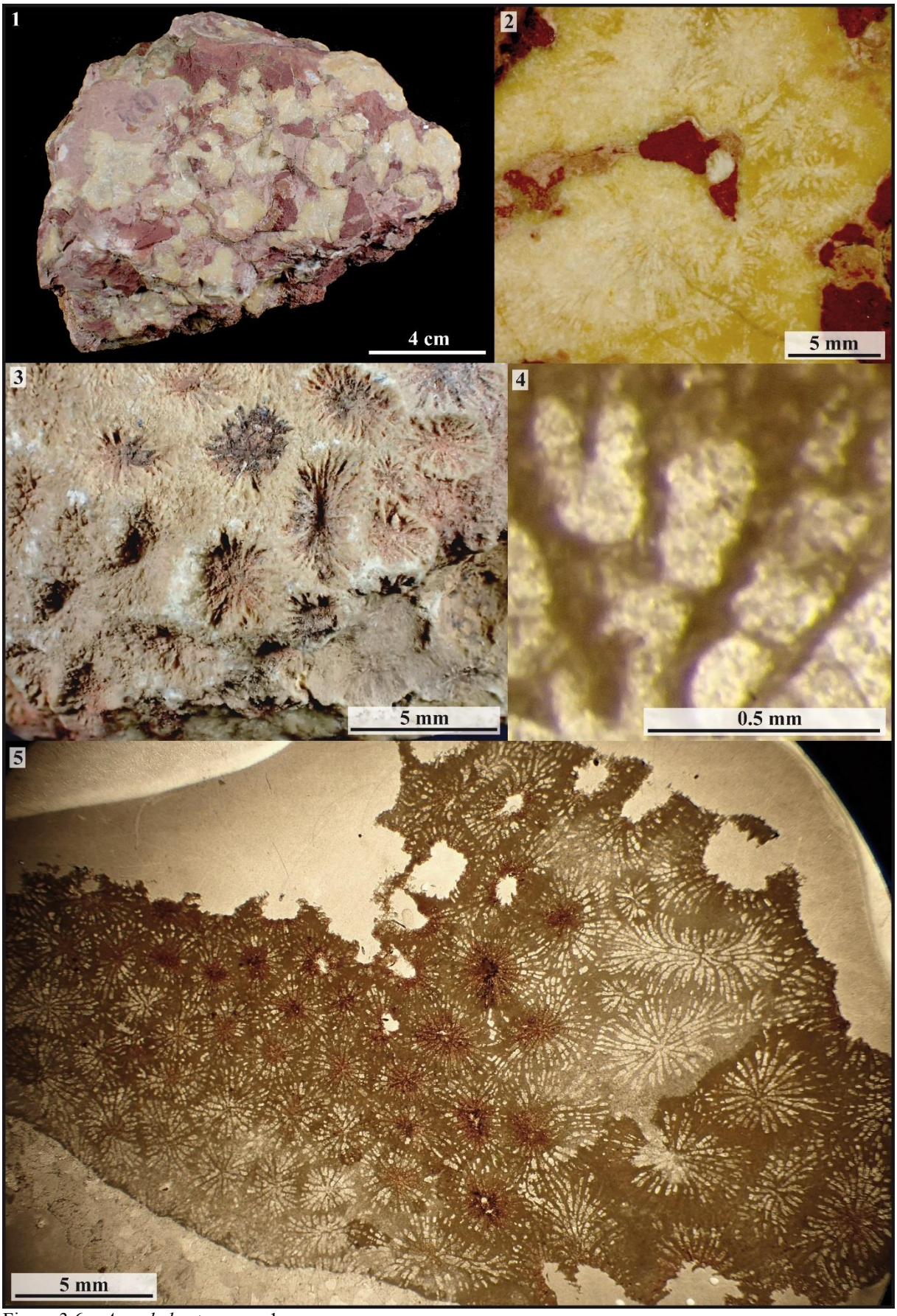


Figure 3.6 – *Ampakabastraea* sp. 1

Famille : Cladophylliidae Morycowa and Roniewicz, 1990
Genre : *Apocladophyllia* Morycowa and Roniewicz, 1990
Espèces originellement incluses : *A. nowaki* et *A. koniakensis*
Espèce type : *Apocladophyllia nowaki* Morycowa and Roniewicz, 1990 p.180, pl. 19: l a-f, pl. 20: l a-d, pl. 21: l a-d, pl. 22: 2, fig. 1, 5, 6, 7, par désignation originale.
Statut : disponible, valide.

Apocladophyllia sp. 1

Fig. 3.7

Matériel disponible (2 spécimens): MA0904E10, MA0704E5-4 (collections CPUN).

Description: colonie phacéloïde dont les calices subcirculaires se multiplient par division dichotome et sont parfois connectés par des apophyses typiques de la description du genre (voir Morycowa & Roniewicz, 1990). Les éléments radiaires sont des septes libres ou jointifs à la columelle par leur bord interne, compacts, à faces latérales portant des granules aigus. Une petite columelle styliforme, parfois absente, est observée dans certains calices. Muraille probablement septothécale. Une épithèque *l.s.* plissée recouvre la surface externe des polypiérites.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 3,3 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2,1 à 7 mm – Nombre de septes (Ns) : 28 à 31 – Densité septale (Sd) : 5 par 1 mm

Rapports et différence : la colonie n'est pas submassive comme chez l'espèce type du genre *A. nowaki* et les apophyses y sont moins nombreuses. Les diamètres des calices et nombre de septes sont plus importants que chez *A. koniakensis.*

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Koudiat Ech Chehem (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): MA0904E10, MA0704E5-4 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with subcircular calices multiplying by dichotomous division and are sometimes connected by apophyses typical of the description of the genus (see Morycowa and Roniewicz, 1990). Radial elements are compact septa, free or joined to the columella by their inner edges, with sharp granules on the lateral faces. A small styliform columella is sometimes present. Wall probably septothecal. A wrinkled epitheca *l.s.* covers the external parts of the corallites.

Calicular diameter : 2 to 3.3 mm – Distance between calices: 2.1 to 7 mm – Number of septa: 28 to 31 – Septal density: 5 per 1 mm

Similarities and differences: the colony is not submassive as in *A. nowaki* and shows less apophyses. The calicular diameters and number of septa are higher than in *A. koniakensis*.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Koudiat Ech Chehem (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.7.1 : Vue latérale du spécimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.2 : Coupe transversale polie du spécimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.3 : Détail en vue latérale de connexions apophysaires chez le spécimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0704E5-4.

♦

Fig.3.7.1 : Lateral view of the specimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.2 : Transverse polished section of the specimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.3 : Detail in lateral view of apophyses in the specimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.3.7.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA0704E5-4.
Fig.x.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA0704E5-4.

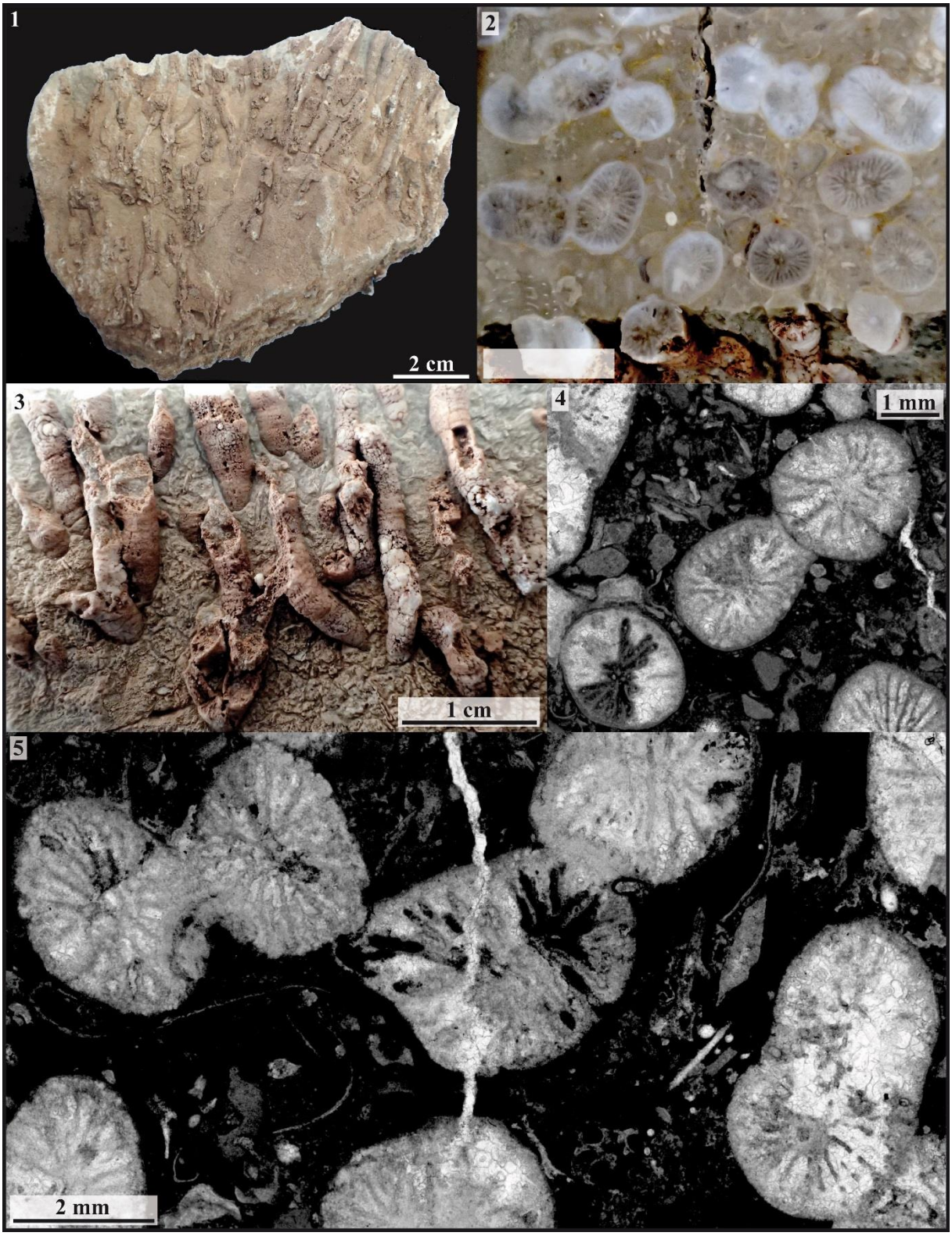


Figure 3.7 – *Apocladophyllia* sp. 1

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Araiophyllum* Cuif, 1975
Espèce type : *Araiophyllum triasicum* Cuif, 1975: 126 par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Araiophyllum liasicum Beauvais, 1986

Fig. 3.8

Synonymie :

v. 1986 *Araiophyllum liasicum nov.sp.* - Beauvais p.55, pl.12 fig.3

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype A32023 (collections MNHN).

Description (modifié d'après Beauvais, 1986): polypier colonial phacéloïde. Polypiérites subcylindriques se multipliant par bourgeonnement intracalicinal simple (fissiparité). Surface externe des polypiérites recouverte d'une épithèque *l.s.* laissant apparaître le bord externe des côtes régulièrement granulé. Le plateau calicinal n'a pu être observé que chez de rares polypiérites car la conservation est très médiocre, mais il présente le trait caractéristique décrit par Cuif : forme hémisphérique, qui correspond, d'après cet auteur, à une orientation particulière des axes trabéculaires. Les éléments radiaires sont entièrement perforés, peut-être un peu moins régulièrement que chez les Microsolenidae du Jurassique supérieur. Toutefois, compte tenu de l'orientation des axes de trabécules, les perforations apparaissent beaucoup plus abondantes, en section transversale, dans la région axiale que dans la région externe des polypiérites. Bord distal moniliforme. Pennules et synapticules abondants. Endothèque non observée. Columelle pariétale papilleuse faible.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 12 mm – Nombre de septes (Ns) : 92 à 120 – Densité septale (Sd) : 12 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 4 à 5 par 1 mm

Rapports et différences : Cette espèce pourrait se rapporter au genre *Dermoseris* Koby, 1887, qui possède comme *Araiophyllum* des calices subhémisphériques. La différence la plus significative entre les deux genres viendrait vraisemblablement de la microstructure des pennules entre *Araiophyllum* et *Dermoseris.*
L'espèce liasique s'éloigne de l'espèce triasique par un plus grand diamètre de ses polypiérites, caractère qui la rapproche ainsi des espèces du genre *Dermoseris,* genre jusqu'à présent connu uniquement dans le Jurassique supérieur.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Jebel Bou Dahar (Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype A32023 (collections MNHN).

Description (modified after Beauvais, 1986): phaceloid colony with subcylindrical corallites multiplying by fissiparous intracalicular budding. The external part of the corallites is covered by an epitheca *l.s.* that reveals some regularly granulated costae. The calicular plateau has been observed on a very few corallites because of a very poor preservation but it shows the characteristic aspect described by Cuif for the genus: a hemispherical shape corresponding to a peculiar orientation of trabecular axes. Radial elements are totally porous, maybe a few less than in Upper Jurassic Microsolenidae. However, pores appear more abundant in the axial zone than in the periphery in transverse section because of the orientation of trabecular axes. Moniliform distal edge. Pennulae are numerous. Synapticulae abundant. Endotheca not observed. Weak, parietal papillose columella.

Calicular diameter: 4 to 12 mm – Number of septa: 92 to 120 – Septal density: 12 per 2 mm – Trabecular density: 4 to 5 per 1 mm

Similarities and differences: this species appears very close to the characteristics of the genus *Dermoseris* Koby, 1887 that shows as *Araiophyllum* subhemispheric calices. *A. liasicum* differs from *A. triasicum* by the bigger size of the corallites, closer to the dimensions of the Upper Jurassic genus *Dermoseris*.

The more significant difference between the two genera would be the different microstructure of pennulae between *Araiophyllum* and *Dermoseris*.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel Bou Dahar (Morocco).

Fig.3.8.1 : Coupe transversale dans l'holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.2 : Vue latérale d'un polypiérite de l'holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.3 : Coupe transversale d'un calice de l'holotype MNHN A32023 (squelette en sombre).
Fig.3.8.4 : Coupe longitudinale d'un calice de l'holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.5 : Détail en coupe transversale de la partie axiale d'un calice de l'holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.6 : Coupe transversale d'un calice de l'holotype MNHN A32023 (squelette en sombre).

♦

Fig.3.8.1 : Transverse section in the holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.2 : Lateral view of a calix of the holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.3 : Transverse section of a calix of the holotype MNHN A32023 (skeleton in dark).
Fig.3.8.4 : Longitudinal section of a calix of the holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.5 : Detail in transverse section of the axial part of one calix of the holotype MNHN A32023.
Fig.3.8.6 : Transverse section of one calix of the holotype MNHN A32023 (skeleton in dark).

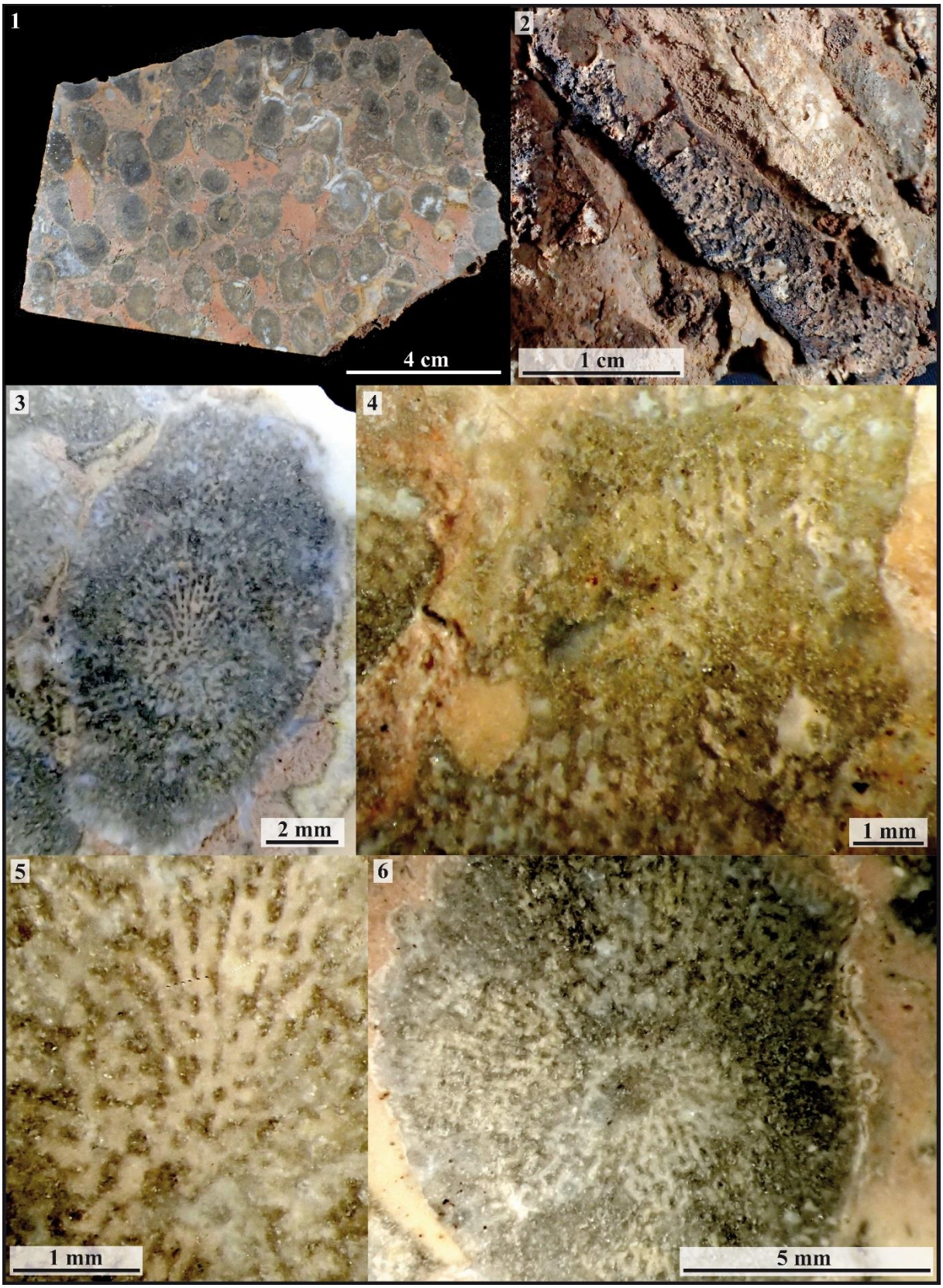


Figure 3.8 – *Araiophyllum liasicum*

Famille : Archaeosmiliidae Melnikova, 1975
Genre : *Archaeosmilia* Melnikova, 1975
Espèces originellement incluses : *A. beata* et *A. duncani*
Espèce type : *Archaeosmilia beata* Melnikova, 1975: 110, fig. 1: 1a, 1б, 1в; désignation originale Melnikova, 1975: 110.
Remarque : nous suspectons fortement une synonymie avec le genre du Jurassique supérieur *Icaunhelia* Beauvais, 1958 que nous attribuons également à la famille des Archaeosmiliidae mais des études plus poussées sont nécessaires pour confirmation.
Statut : disponible, valide.

Archaeosmilia menchikoffi Beauvais, 1986

Fig. 3.9

v 1986 *Archaeosmilia menchikoffi* nov.sp. - Beauvais p.12, pl 2, fig. 3 et txt-fig. 4

Matériel inclus à l'origine (deux spécimens, collections MNHN) : R11594 (Holotype), R11595.
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN R11594.
Localité type : Beni Tadjit, Maroc.

Matériel disponible (9 spécimens): R11594 (Holotype) ; R11595 (collections MNHN) et 1703A4-1; 2303A1-5; 2303A1-7; 2303A1-8; 2303A4; AM16177-7; AM16188-13 (CPUN).

Description: polypier solitaire de morphologie variable à tendance cylindrique, cératoïde ou subcônique. La section est circulaire à elliptique. Les éléments radiaires sont des septes compacts, libres, droits ou courbes à faces latérales lisses. Le bord interne est parfois légèrement élargi (rhopaloïde) en profondeur. La croissance des septes est lamellaire par dépôts successifs de sclérenchyme (en « doigts de gants » d'après Beauvais, 1986), ce qui confère aux septes une forme triangulaires caractéristique de la famille des Archaeosmiliidae. Endothèque parfois observée, faite de dissépiments vésiculeux en continuité avec la muraille et les éléments radiaires. Muraille parathécale. Une épithèque *l.s.* enveloppe le polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 11 à 26 mm – Nombre de septes (Ns) : 12 à 20 – Densité septale (Sd) : 1 à 3 par 5 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Beni Tadjit et Amellagou (Maroc).

♦

Remark : we strongly suspect a synonymy of this genus with the Upper Jurassic genus *Icaunhelia* Beauvais, 1958 that is obviousely an Archaeosmiliidae, but deeper investigations are necessary to comfirm it.

Studied material (9 specimens): R11594 (Holotype); R11595 (collections MNHN) and 1703A4-1; 2303A1-5; 2303A1-7; 2303A1-8; 2303A4; AM16177-7; AM16188-13 (CPUN).

Description: solitary corallum of various morphologies: tends to be cylindrical, ceratoid or subconical, circular to elliptic in outline. Radial elements are compact, free, straight or curved septa with smooth lateral faces. The inner edge is sometimes rhopaloid in depth. Septa show a lamellar mode of growth with successive deposits of sclerenchyme (as "glove fingers" according to Beauvais, 1986), resulting in wedge-shaped septa characteristic of Archaeosmiliidae family. Endotheca sometimes observed, made of vesicular dissepiments in continuity with the wall and septa. Parathecal wall. An epitheca *l.s.* wraps the corallum.

Calicular diameter: 11 to 26 mm – Number of septa: 12 to 20 – Septal density: 1 to 3 for 5 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian from Beni Tadjit and Amellagou (Morocco).

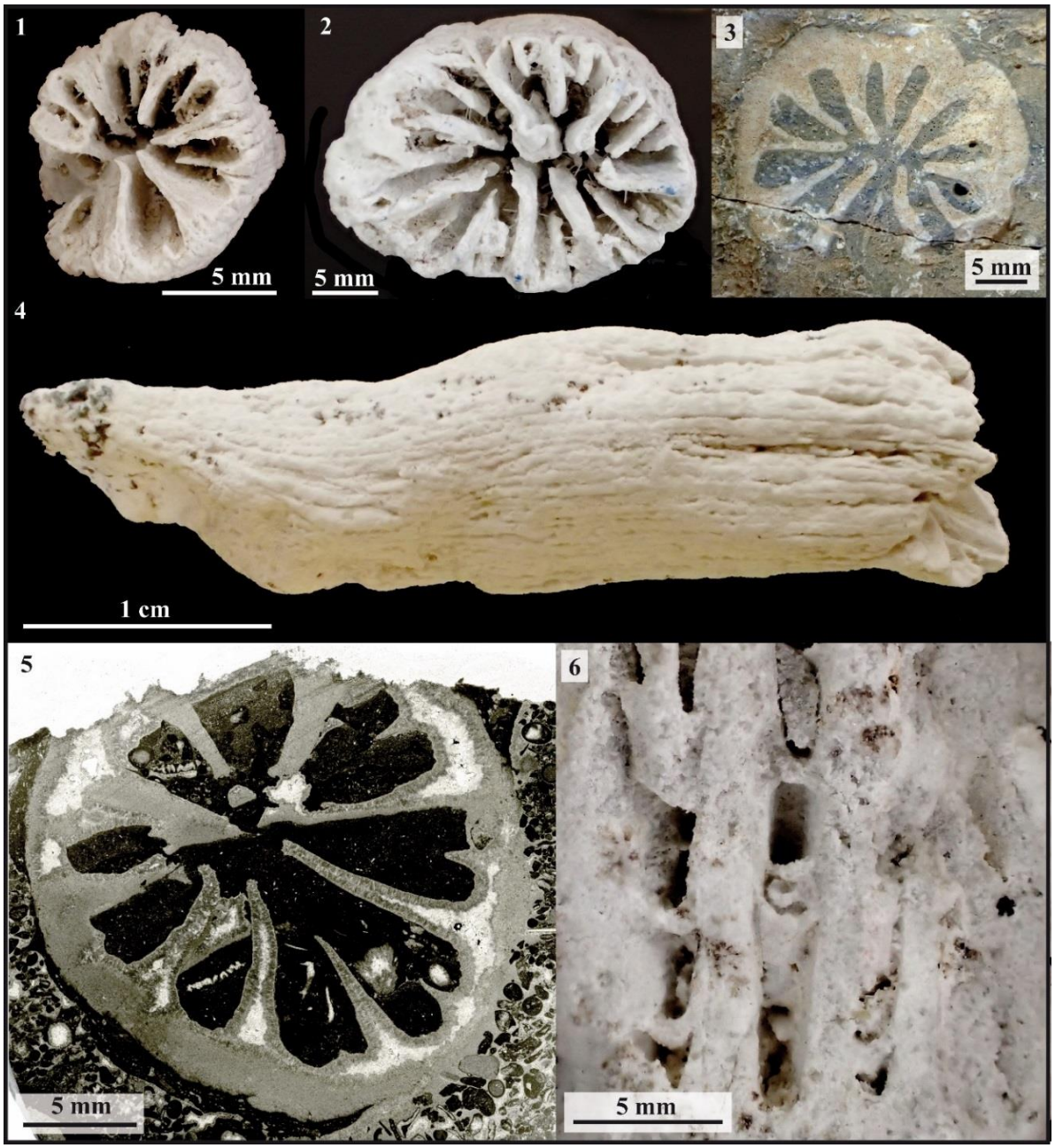


Figure 3.9 – *Archaeosmilia menchikoffi*

Fig.3.9.1 : Vue distale de l'holotype MNHN R11594.
Fig.3.9.2 : Vue distale du spécimen MNHN R11595.
Fig.3.9.3 : Section naturelle transversale distale du spécimen CPUN 2303A1-7.
Fig.3.9.4 : Vue latérale de l'holotype MNHN R11594.
Fig.3.9.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2303A1-5.
Fig.3.9.6 : Vue latérale périphérique de l'endothèque en continuité avec les septes sur le spécimen MNHN R11595.

♦

Fig.3.9.1 : Distal view of the holotype MNHN R11594.
Fig.3.9.2 : Distal view of the specimen MNHN R11595.
Fig.3.9.3 : Distal view of the specimen CPUN 2303A1-7.
Fig.3.9.4 : Lateral view of the holotype MNHN R11594.
Fig.3.9.5 : Transverse thin section in sample CPUN 2303A1-5.
Fig.3.9.6 : Lateral peripheral view of the endotheca in continuity with septa in the specimen MNHN R11595.

Famille : Archaeosmiliidae Melnikova, 1975
Genre : Archaeosmiliopsis Melnikova, 1975
Espèces originellement incluses : *Archaeosmiliopsis densus* Melnikova, 1975
Espèce type : *Archaeosmiliopsis densus* Melnikova, 1975: 113, pl. 2, fig. 1; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Archaeosmiliopsis densus Melnikova, 1975

Fig. 3.10

Matériel inclus à l'origine : Holotype; ZPAL IGD no. 3634 et cinq topotypes décrits et figurés par Melnikova 1975: pl. 2: 2-6. Provenance : Say Sedek creek, Alichur Valley, SE Pamirs, Hettangien-Sinémurien (Jurassique inférieur).
Désignation du type porte-nom : Holotype; ZPAL IGD no. 3634 Melnikova, 1975: 113, pl. 2, fig. 1; par désignation originale.
Localité type : Say Sedek creek, Alichur Valley, SE Pamirs, Hettangien-Sinémurien (Jurassique inférieur).
Synonymie :

	1975	*Archaeosmiliopsis densus*- Melnikova, p.113, pl. 2, fig. 1.
v.	1986	*Phacelostylophyllum ramosum* – Beauvais p.11, pl.2, fig.2.
	2000	*Archaeosmiliopsis densus* - Melnikova in Turnsek & Kosir p.85 pl.1 fig.1-2

Matériel disponible (1 spécimen) : DA0106E2-1 (collections CPUN).

Description : corail phacéloïde formant une colonie décimétrique (entre 10 et 20 cm de diamètre) à polypiérites subcylindriques. Les éléments radiaires sont des septes organisés selon deux à trois ordres de grandeur distincts, d'aspect triangulaire avec un élargissement croissant du centre vers la périphérie du calice. Ils sont droits ou courbés, libres en partie distale mais les septes de premier ordres en vis-à-vis dans le calice ont parfois tendance à se connecter en profondeur. Ils croissent par des dépôts de stéréome successifs sur une « armature » septale fine, droite et régulière, en continuité avec la muraille, conférant une structure septale en « doigts de gants » à faces latérales lisses caractéristique de la famille des Archaeosmiliidae. Les S1 sont généralement au nombre de 5 ou 6 au sein de la colonie, la symétrie hexamérale n'étant donc pas toujours visible. L'endothèque est constituée de dissépiments tabulaires et vésiculeux. Muraille épithécale.

Diamètres des calices (Cd): 3,3 à 9,1 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c): 3,1 à 10,6 mm – Nombre de septes (Ns): 10 à 20 – Densité septale (Sd): 2 à 4 par 2 mm

Rapports et différences : Diffère du genre *Archaeosmilia* Melnikova, 1975 par sa forme phacéloïde.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Hettangien-Sinémurien de Say Sedek creek, Alichur Valley, SE Pamirs (Tadjikistan), Lias de Krim mountain (Slovénie) et Toarcien inférieur (zone à Polymorphum) des gorges de Dadès (Haut-Atlas marocain).

♦

Studied material (1 specimen): DA0106E2-1 (collections CPUN).

Description: phaceloid coral building a 10 to 20 cm sized colony, with subcylindrical corallites. Septa organized in two or three distinct size orders, wedge-shaped, with an enlargement from the center to the periphery of the calix. They are straight or curved, free in distal view although facing S1 septa sometimes reach each other in depth. Septa grow by successive stereomal deposits on a thin and straight frame in continuity with the epithecal wall, conferring a "gloves fingers" structure with smooth lateral faces typical of the Archaeosmiliidae family. The septal apparatus is generally constructed on a basis of five or six S1, revealing a six folded symmetry in the last case. Endotheca made of tabular and vesicular dissepiments.

Calicular diameter: 3.3 to 9.1 mm – Distance between calices centers: 3.1 to 10.6 mm – Number of septa: 10 to 20 – Septal density: 2 to 4 for 2 mm

Similarities and differences : Differs from the genus *Archaeosmilia* Melnikova, 1975 by its phaceloïd form.

Geographic and stratigraphic ranges: Hettangian-Sinemurian of Say Sedek creek, Alichur Valley, SE Pamirs (Tadjikistan), Lias of Krim mountain (Slovenia) and lower Toarcian (Polymorphum zone) of Dades Valley (High Atlas of Morocco).

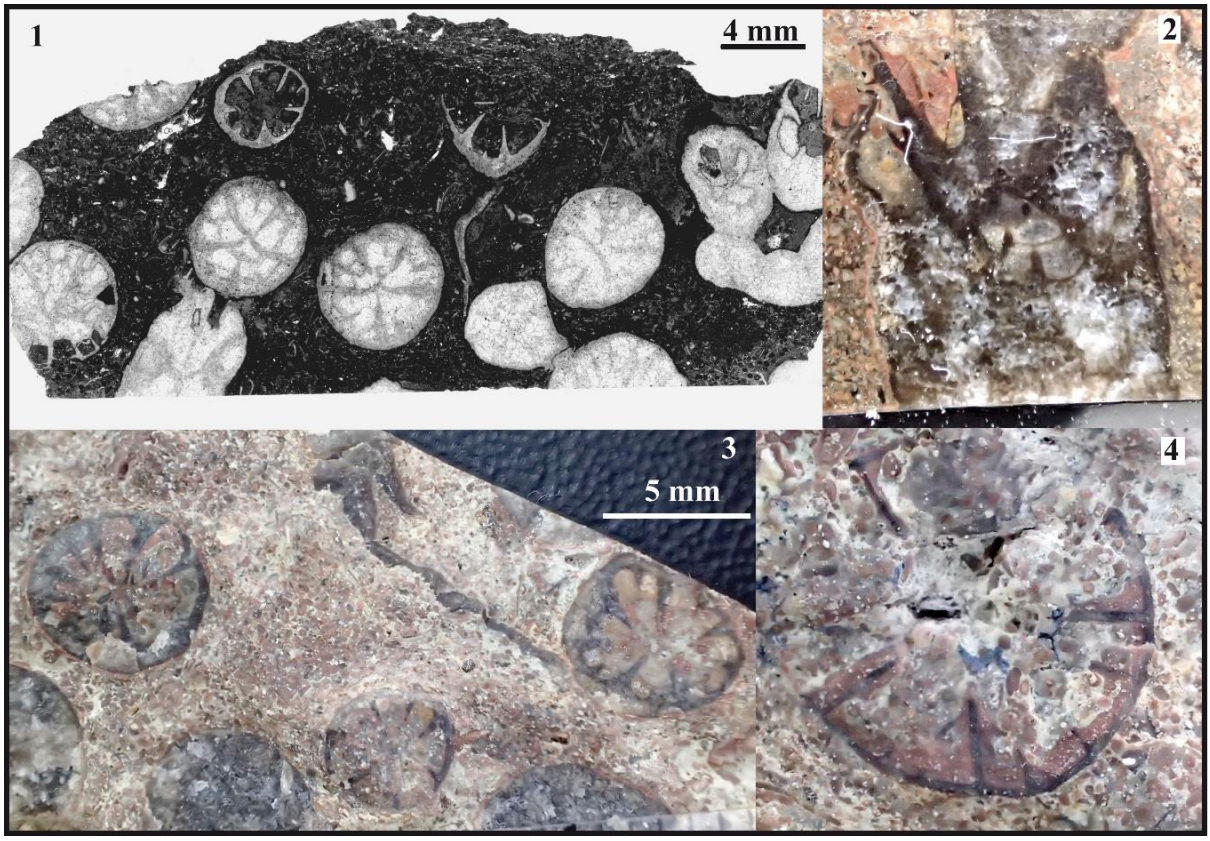


Figure 3.10 – *Archaeosmiliopsis densus*

Fig.3.10.1 : lame mince d'une coupe transversale dans le spécimen CPUN DA0106E2-1.
Fig.3.10.2 : Coupe longitudinale d'un calice dans le spécimen CPUN DA0106E2-1.
Fig.3.10.3 : Vue distale des calices de la colonie dans le spécimen CPUN DA0106E2-1.
Fig.3.10.4 : Détail d'une partie très distale d'un polypiérite mettant en évidence le lien entre les septes et la muraille dans le spécimen CPUN DA0106E2-1.

♦

Fig.3.10.1 : Transverse thin section in sample CPUN DA0106E2-1.
Fig.3.10.2 : Longitudinal section of a calix in sample CPUN DA0106E2-1.
Fig.3.10.3 : Distal view of the colony CPUN DA0106E2-1.
Fig.3.10.4 : Detail of a very distal part of a corallite showing the link between the septa and the wall in the specimen CPUN DA0106E2-1.

Famille : Cuifastraeidae Melnikova, 1983
Genre : *Astraeomorpha* Reuss, 1854
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type
Espèce type : *A. crassisepta* Reuss, 1864
Remarques : Le genre, jusqu'alors connu dans le Trias Téthysien voit ici sa répartition biostratigraphique s'élargir jusqu'au Pliensbachien (Lias).
D'après Roniewicz (1989) le genre est morphologiquement et microstructuralement proche de *Parastraeomorpha* Roniewicz, 1989 mais s'en distingue par la présence de ménianes, des synapticules épaisses ainsi que par des axes synapticulaires horizontaux alors qu'ils sont obliques chez *Astraeomorpha*.
Le genre se distingue de *Periseris* Ferry, 1870 qui possède une structure trabéculaire plus prononcée, ce qui confère un aspect granulé au bord pennulaire. Les septes sont également plus longs et nombreux et mieux définis chez *Periseris* et il n'est pas rare que les redressements pennulaires apparaissent également en section transversale à l'axe des calices.
Statut : disponible, valide.

Astraeomorpha confusa Reuss 1854

Fig. 3.11

Synonymie :

1989 *Astraeomorpha confusa* Reuss - Roniewicz, p. 96 pl. 28 fig.1-2 pl.29 fig.1-3 cum syn.

Matériel disponible (1 spécimen) : AM16165-1 (collection CPUN).

Description : colonie thamnastérioïde rameuse à petits calices difficiles à délimiter les uns des autres. Les septes sont généralement droits, libres ou jointifs, parfois liés à la columelle, à faces latérales portant des expansions pennulaires. Des structures paliformes s'observe parfois au bord interne des septes, en particulier lorsque deux septes voisins se rejoignent. La microstructure n'a pas pu être établie en raison de la recristallisation du spécimen. Columelle styliforme. Synapticules épais.

Diamètre calicinal (Cd) : env. 1 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 0,8 à 1,4 mm – Nombre de septes (Ns) : 11 à 15 – Densité verticale des pennules : 4 à 5 par 1 mm

Rapports et différences : Ressemble à *C. crassisepta* mais d'après Roniewicz (1989) les ménianes sont verticalement plus serrées, les calices plus petits et les septes plus fins. Un cas de variabilité intraspécifique n'est pas à exclure.
Le genre se distingue de *Periseris* Ferry, 1870 qui possède une structure trabéculaire plus prononcée, ce qui confère un aspect granulé au bord pennulaire. Les septes sont également plus longs et nombreux et mieux définis chez *Periseris* et il n'est pas rare que les redressements pennulaires apparaissent également en section transversale à l'axe des calices.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Norien / Rhétien des Alpes, Caucases, Autriche, Amérique du Nord, Asie Centrale et Timor ; Plienbachien d'Amellagou (Haut Atlas marocain).

♦

Remarks: According to Roniewicz (1989) the genus is close morphologically and microstructurally to *Parastraeomorpha* Roniewicz, 1989 but differs by the lack of menianes and development of thick synapticulae, and horizontal axes of synapticulae whilst oblique in *Astraeomorpha*.
Initially only known in the Triassic of the Tethyan realm, the biostratigraphic distribution of this genus is here extended up to the Pliensbachian (Liassic).
The genus differs from *Periseris* Ferry, 1870 that show more pronounced trabecular structure providing granulae along the pennular edges. Septa are longer, much defined and more numerous in *Periseris* and the curved pennulae are often visible in transverse section.

Studied material (1 specimen): AM16165-1 (collection CPUN).

Description: thamnasterioid, ramose colony with small calices with limits hard to define. Septa are generally straight, free or joined, sometimes linked to the columella, with pennular lateral faces. Paliform structures

sometimes appears at the inner edge of septa, particularly when two adjacent septa join. Microstructure unknown because of recrystallization. Styliform columella. Thick synapticulae.

Calicular diameter: approximately 1 mm – Distance between calicular centers: 0.8 to 1.4 mm – Number of septa: 11 to 15 – Vertical density of pennulae: 4 to 5 per 1 mm

Similarities and differences: resembles *C. crassisepta* but, according to Roniewicz (1989), menianae are vertically more densely packed, calices are smaller and septa are thinner. A case of intraspecific variability is not excluded.

Geographic and stratigraphic ranges: Norian / Rhaetian of the Alps, Caucasus, Austria, North America, Central Asia, Timor; Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.11.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16165-1.
Fig.3.11.2 : Détail en coupe transversale de calices (en lame mince) du spécimen CPUN AM16165-1.
Fig.3.11.3 : Détail en coupe longitudinale naturelle de l'ornementation pennulaire des septes sur le spécimen CPUN AM16165-1.
Fig.3.11.4 : Coupe en lame mince, longitudinale superficielle de l'une des branches et transversale par rapport aux calices du spécimen CPUN AM16165-1

♦

Fig.3.11.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16165-1.
Fig.3.11.2 : Detail in transverse thin section of some calices of the specimen CPUN AM16165-1.
Fig.3.11.3 : Detail in longitudinal natural section of the pennular ornamentation of septa of the specimen AM16165-1.
Fig.3.11.4 : Thin section transverse to the calices and longitudinal superficial to one of the branches of the specimen CPUN AM16165-1.

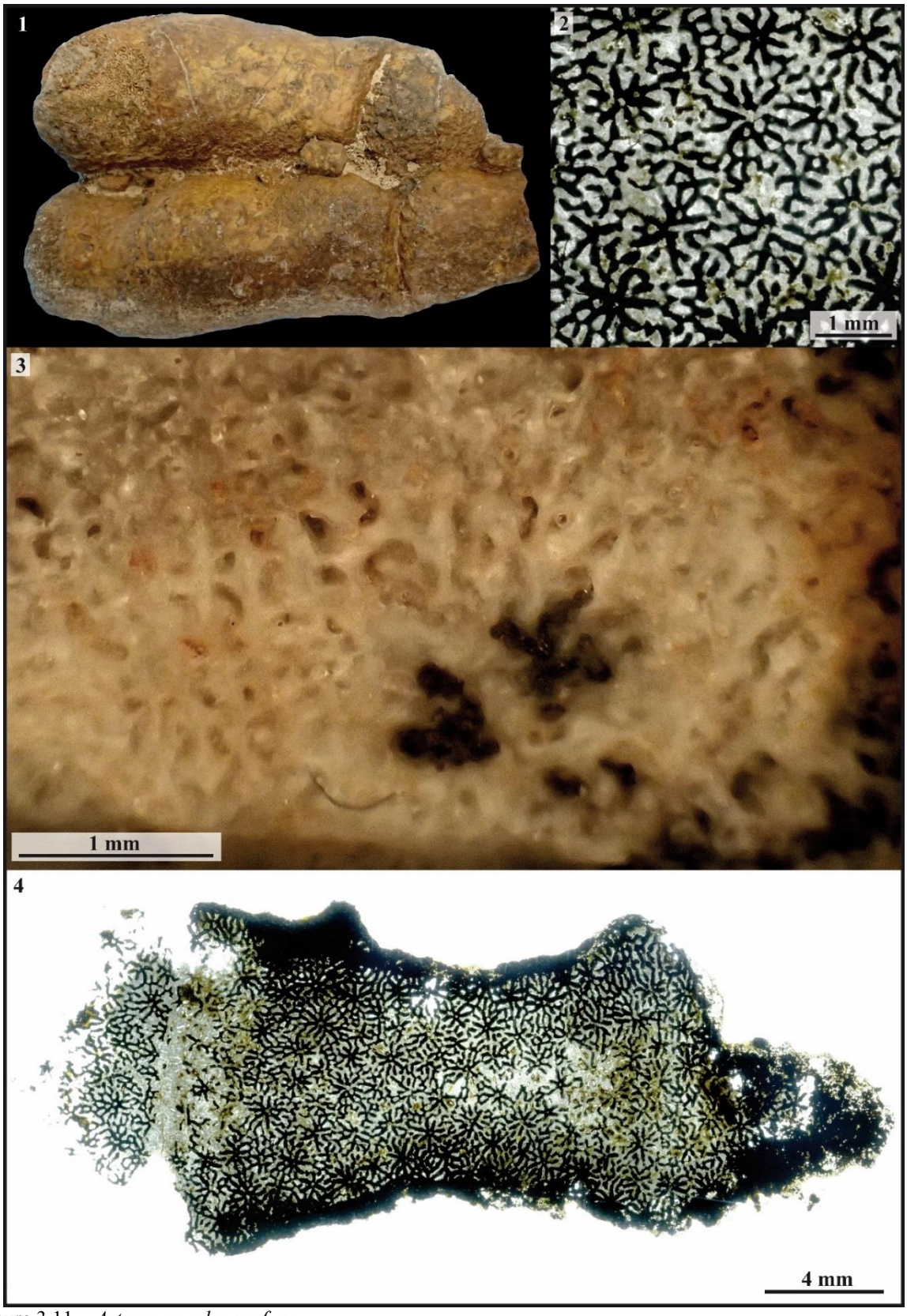


Figure 3.11 – *Astraeomorpha confusa*

Famille : Axosmiliidae Geyer, 1955
Genre : *Axosmilia* Milne Edwards, 1848
Espèces originellement incluses : *A. extinctorium* only
Espèce type : *Caryophyllia extinctorium* Michelin 1841, p. 9 pl. 2 fig. 3b, par monotypie.
Synonymie :

Miscellosmilia Eliášová, 1976
Pleurosmilia Fromentel, 1856
Trismilia Fromentel, 1861
Axotrochus Beauvais, 1986
Parapleurosmilia Beauvais, 1986

Statut : disponible, valide.

Axosmilia outitensis (Beauvais, 1986)

Fig. 3.12

Matériel inclus à l'origine : 6 spécimens coll. Faugères, matériel décrit et figuré par Beauvais, 1986 p.23, pl. 6, fig. 1 et texte-fig. 13,14. Toarcien inférieur du Jebel Outita (Maroc).
Désignation du type porte-nom : *Axotrochus outitensis* Beauvais, 1986 MNHN.F.R11615 coll. Faugères. Holotype par désignation originale Beauvais, 1986 p.23, pl. 6, fig. 1 et texte-fig. 13,14.
Localité type : Toarcien inférieur du Jebel Outita.
Synonymie :

v 1986 *Axotrochus outitensis* - Beauvais, p.24, Planche 6, fig. 1 et texte-fig. 13 et 14
v 1986 *Parapleurosmilia inflata* - Beauvais, p.15, Planche 1, fig. 4 et pl. 4, fig. 1

Remarque : Beauvais (1986) distingue ce taxon de ceux du genre *Axosmilia* en argumentant que ce genre se caractérise par une endothèque abondante et une columelle anastomosée à un S1 alors que l'endothèque est selon elle absente chez *A.outitensis* et que les S1 sont libres. Après étude de nouveaux spécimens de *A.outitensis* ainsi que des différentes espèces au sein du genre *Axosmilia* il apparaît que ces arguments ne tiennent pas : certaines espèces au sein du genre *Axosmilia* incluent des spécimens à endothèque très rare et possédant des septes tous libres. A l'inverse, des vestiges d'endothèque ont été observés chez *A.outitensis* ainsi que des cas d'anastomose entre les septes de premier cycle et la columelle. Il n'existe donc pas de critère discriminant permettant d'exclure *A.outitensis* du genre *Axosmilia*.

Matériel disponible (13 spécimens): 6 spécimens coll. Faugères (holotype et paratypes), matériel décrit et figuré par Beauvais, 1986 p.23, pl. 6, fig. 1 et texte-fig. 13,14, 7 spécimens MNHN.F.A57323-1,2,3,4,5,6,7 coll. Gubler (désignation originale non publiée : *Axosmilia nov.* sp.).

Description : corail solitaire trochoïde à turbiné (l'angle apical avoisine le plus souvent les 50°) droit ou légèrement arqué, dont la surface externe est recouverte d'une muraille à rides ou sillons concentriques marquant vraisemblablement les stades de croissance successifs de l'animal et remontant jusqu'à un bord calicinal saillant. Celle-ci est parfois finement striée longitudinalement sur sa face externe. La section transversale est elliptique, suivant le même allongement que la structure axiale. Les éléments radiaires sont des septes droits, compacts, à faces latérales lisses, le plus souvent libres bien qu'en profondeur certains septes de premier ordre de grandeur (S1) se soudent à la columelle. Le système septal s'organise en trois ou quatre ordres de grandeur de septes distincts (12S1 + 12S2 + 24 S3 (+ 48 S4)) pouvant correspondre à quatre ou cinq cycles ontogénétiques en admettant que les douze S1 correspondent aux deux premiers cycles (6 + 6 septes). Les douze répétitions distinctes, associées par paires, correspondraient alors à six systèmes septaux identiques selon un modèle typiquement scléractiniaire d'organisation septale. Bien que la largeur des septes soit le plus souvent assez constante sur toute leur longueur, on observe parfois tantôt un amincissement, tantôt un élargissement au niveau du bord interne. Les vestiges de microstructure préservés sur certains spécimens révèlent une ligne médio-septale droite ou zigzaguée en coupe transversale ainsi que des dépôts lamellaires de stéréome autour des septes et de la columelle qui s'accroissent avec la profondeur de coupe. A la symétrie hexamérale instaurée par l'appareil septal s'ajoute une symétrie bilatérale gouvernée par l'allongement du calice et de la columelle lamellaire, laquelle présente, à l'instar des septes, une ligne médiane plus ou moins zigzaguée. Endothèque rare, vestigiale, sous forme de dissépiments en profondeur ou de dépôts de stéréome dans la lumière du calice.

Diamètre des calices (Cd) : 11,2 à 27 mm – Nombre de septes (Ns) : 48 (par extrapolation) – Densité septale (Sd) : env. 5 (1 système) par 5 mm.

Rapports et différences : se distingue des autres espèces du genre par la rareté de l'endothèque ?

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien inférieur du Maroc dont Jebel Outita.

♦

Remarks: according to Beauvais (1986), this taxon is distinct from those under the genus *Axosmilia* because this genus includes corals with abundant endotheca and a columella anastomosed with one S1 when *A.outitensis* shows free S1 and no endotheca. The study of new *A.outitensis* specimens and different species under the genus *Axosmilia* weaken these arguments: some *Axosmilia* species include specimens with rare endotheca and exclusively free septa. In another hand, ghosts structures of endotheca and some S1 joining the columella have been observed in *A.outitensis* specimens. Consequentely, discriminant criteria permitting to exclude *A.outitensis* to the genus *Axosmilia* do not exist.

Studied material (13 specimens): 6 specimens coll. Faugères (holotype and paratypes), described in Beauvais, 1986 p.23, pl. 6, fig. 1 and text-fig. 13,14, 7 specimens MNHN.F.A57323-1,2,3,4,5,6,7 coll. Gubler (unpublished original designation : *Axosmilia nov.* sp.).

Description: solitary coral, trochoid to turbinate (the apical angle is mostly around 50°), straight or slightly curved, with a wrinkly wall covering the external parts of the corallite (the wrinkles probably correspond to successive growing stages) and reaching the prominent calix edges. This wall is sometimes longitudinally finely striated on its external face. The calix is elliptic in transverse section, following the same lengthening as the axial structure. Radial elements are straight, compact septa with smooth lateral faces, mostly free although some first size order septa (S1) are linked to the columella in depth. The septal apparatus is made of three or four distinct orders of septa (12S1 + 12S2 + 24 S3 (+ 48 S4)) possibly corresponding to four or five ontogenetic cycles, assuming that the twelve S1 septa correspond to the first two septal cycles (6 + 6 septa). Thus, the twelves distinct repetitions could be paired making six equals septal systems following a very classical scleractinian model of development. Septa show sometimes an enlargement or slimming in the inner edge, even if they have generally a constant width lengthwise. Microstructure remains present on some specimens reveal a straight or wavy mid-septal line in transverse section and lamellar stereomal deposits enwrapping septa and columella and increasing in depth. In addition to the hexameral symmetry featured by the septal apparatus is a bilateral symmetry indicated by the elongation of both the calix and the lamellar columella, which shows as septa a more or less wavy median line. Vestigial endotheca, made of in-depth dissepiments and stereome deposits in the lumen.

Calicular diameter: 11.2 to 27 mm – Number of septa: 48 (extrapolated) – Septal density: approximately 5 (1 system) for 5 mm.

Similarities and differences: differs from the other species under the genus by the scarcity of endothecal structures.

Geographic and stratigraphic ranges: Lower Toarcian of Morocco including Jebel Outita.

Fig.3.12.1 : Spécimen MNHN A57323-5.
Fig.3.12.2 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen MNHN A57323-3.
Fig.3.12.3 : Détail en lame mince de la microstructure septale et columellaire en section transversale (holotype MNHN.F.R11615).
Fig.3.12.4 : Section transversale du spécimen MNHN.F.R11615.
Fig.3.12.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen MNHN A57323-1.
Fig.3.12.6 : Section transversale du spécimen MNHN A57323-3 mettant en évidence la présence d'endothèque.
Fig.3.12.7 : Section longitudinale du spécimen MNHN A57323-3 mettant en évidence la présence d'endothèque.

♦

Fig.3.12.1 : Specimen MNHNA57323-5.
Fig.3.12.2 : Longitudinal thin section of the specimen MNHN A57323-3.
Fig.3.12.3 : Septa and columella microstructure detail in thin (holotype MNHN.F.R11615).
Fig.3.12.4 : Transverse section of the holotype MNHN.F.R11615.

Fig.3.12.5 : Transverse thin section of the specimen MNHN A57323-1.
Fig.3.12.6 : Transverse section of the specimen MNHN A57323-3 showing endothecal structures.
Fig.3.12.7 : Longitudinal section of the specimen MNHN A57323-3 showing endothecal structures.

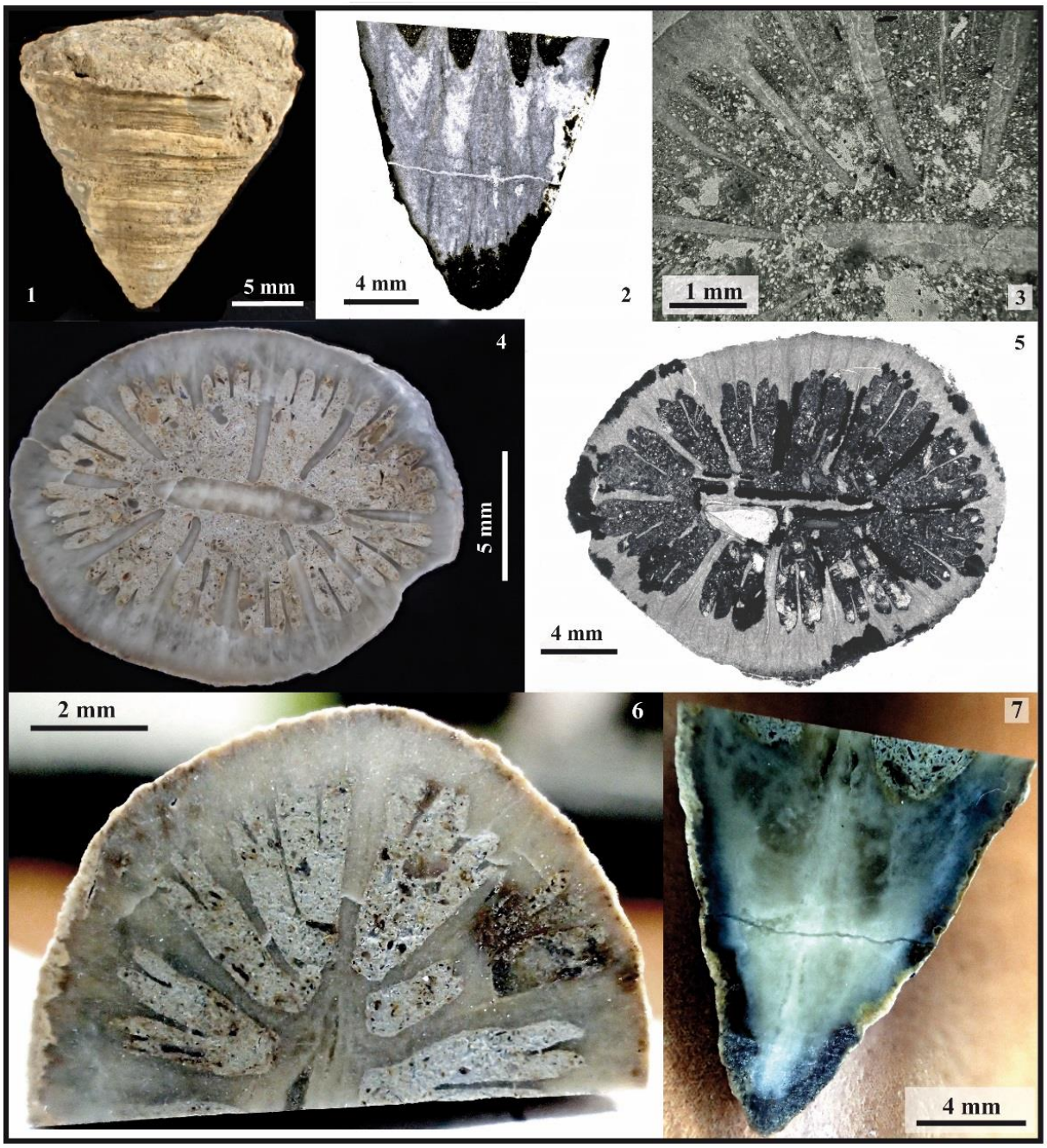


Figure 3.12 – *Axosmilia outitensis*

Famille : Axosmiliidae Geyer, 1955
Genre : *Axosmilia* Milne Edwards, 1848, p. 467
Espèce type : *Caryophyllia extinctorium* Michelin, 1841, p. 9 pl. 2 fig. 3b, par monotypie.
Remarques : Roniewicz (2008) distingue les genres *Pleurosmilia* Fromentel, 1856 et *Axosmilia* selon qu'ils possèdent des septes exserts (*Pleurosmilia*) ou un calice infunfibuliforme (*Axosmilia*). Néanmoins, des états intermédiaires existant, nous choisissons de regrouper cette variabilité comme intragénérique au sein du genre *Axosmilia*. Qui plus est, cette distinction n'est pas soutenue par le matériel type du genre *Pleurosmilia* qui possède un calice à tendance infundibuliforme.
Beauvais (1986) distingue *Parapleurosmilia* et *Pleurosmilia* sur l'argument de la présence chez le matériel type de ce dernier genre d'une ligne médio-septale à centres de calcifications éloignés de 20 microns environ et de centres de calcification latéraux épars mais cet argument demeure insatisfaisant au vu de la préservation du matériel utilisé pour créer *Parapleurosmilia* qui ne permet pas de confirmer l'absence de telles structures.
Synonymie :

Miscellosmilia Eliášová, 1976
Pleurosmilia Fromentel, 1856
Trismilia Fromentel, 1861
Axotrochus Beauvais, 1986
Parapleurosmilia Beauvais, 1986

Statut : disponible, valide.

Axosmilia sp.1

Fig. 3.13

Matériel disponible (1 spécimen): AM16164bis2 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire subcylindrique présentant des évasements et constrictions semblables à des réjuvénescences. Les éléments radiaires sont des costoseptes exserts, droits ou légèrement zigzagués, libres, à partie costale très réduite et bord interne rhopaloïde. Les faces latérales sont ornées de petits granules irréguliers. Une columelle allongée à structure trabéculaire définissant une symétrie bilatérale s'élève à l'axe du calice. L'endothèque est faite de dissépiments d'aspect vésiculeux. Muraille parathécale. Une épithèque *l.s.* recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 15 mm – Hauteur du calice (Ch) : 45 mm – Nombre de septes (Ns) : > 140 – Densité septale (Sd) : environ 8 par 2 mm.

Rapports et différences : le caractère plutôt exsert des septes rapproche ce taxon du genre *Pleurosmilia* que nous regroupons ici avec *Axosmilia*. Si ce regroupement devait ne pas être maintenu, il s'agirait donc d'un représentant du premier genre.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: Roniewicz (2008) distincts *Pleurosmilia* Fromentel, 1856 and *Axosmilia* on the basis of the presence of exserts septa (*Pleurosmilia*) or an infundibuliform calix (*Axosmilia*). Given that some transition exist we choose here to consider this variability as intrageneric among the genus *Axosmilia*. In addition, the distinction is not supported by the type material of *Pleurosmilia* that shows an infundibuliform calix.
Beauvais (1986) made a distinction between *Parapleurosmilia* and *Pleurosmilia* based on the presence of a mid-septal line line with calcification centers distant of approximately 20 micrometers and sparse lateral centers of calcification in the type material of *Pleurosmilia* but this argument is weak considering the preservation of the material used to create *Parapleurosmilia* that do not allow to comfirm the lack of such structures.

Studied material (1 specimen): AM16164bis2 (collections CPUN).

Description: solitary, subcylindrical corallum with successive constrictions and expansions (probably rejuvenescences). Radial elements are exserts, straight or slightly wavy, free costosepta with very reduced costal part. The inner edge of septa is rhopaloid. Lateral faces are ornamented with irregular small granules. An elongated columella of trabecular structure appears at the middle of the calice, defining a bilateral symmetry. Endotheca made of dissepiments that look vesicular. Parathecal wall. An epitheca *l.s.* wrap the corallite.

Calicular diameter: 15 mm – Calicular high: 45 mm – Number of septa: >140 – Septal density: approximately 8 per 2 mm.

Similarities and differences: the exserts septa make this taxon closer to the genus Pleurosmilia that we merge here with Axosmilia. If they should be maintained splitted in the future, it would then likely correspond to this first genus.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.13.1 : Vue latérale du spécimen CPUN AM16164bis2.
Fig.3.13.2 : Détail de la structure axiale du spécimen CPUN AM16164bis2.
Fig.3.13.3 : Coupe transversale dans le spécimen CPUN AM16164bis2.

♦

Fig.3.13.1 : Lateral view of the specimen CPUN AM16164bis2.
Fig.3.13.2 : Detail of the axial structure of the specimen CPUN AM16164bis2.
Fig.3.13.3 : Transverse section in the specimen CPUN AM16164bis2.

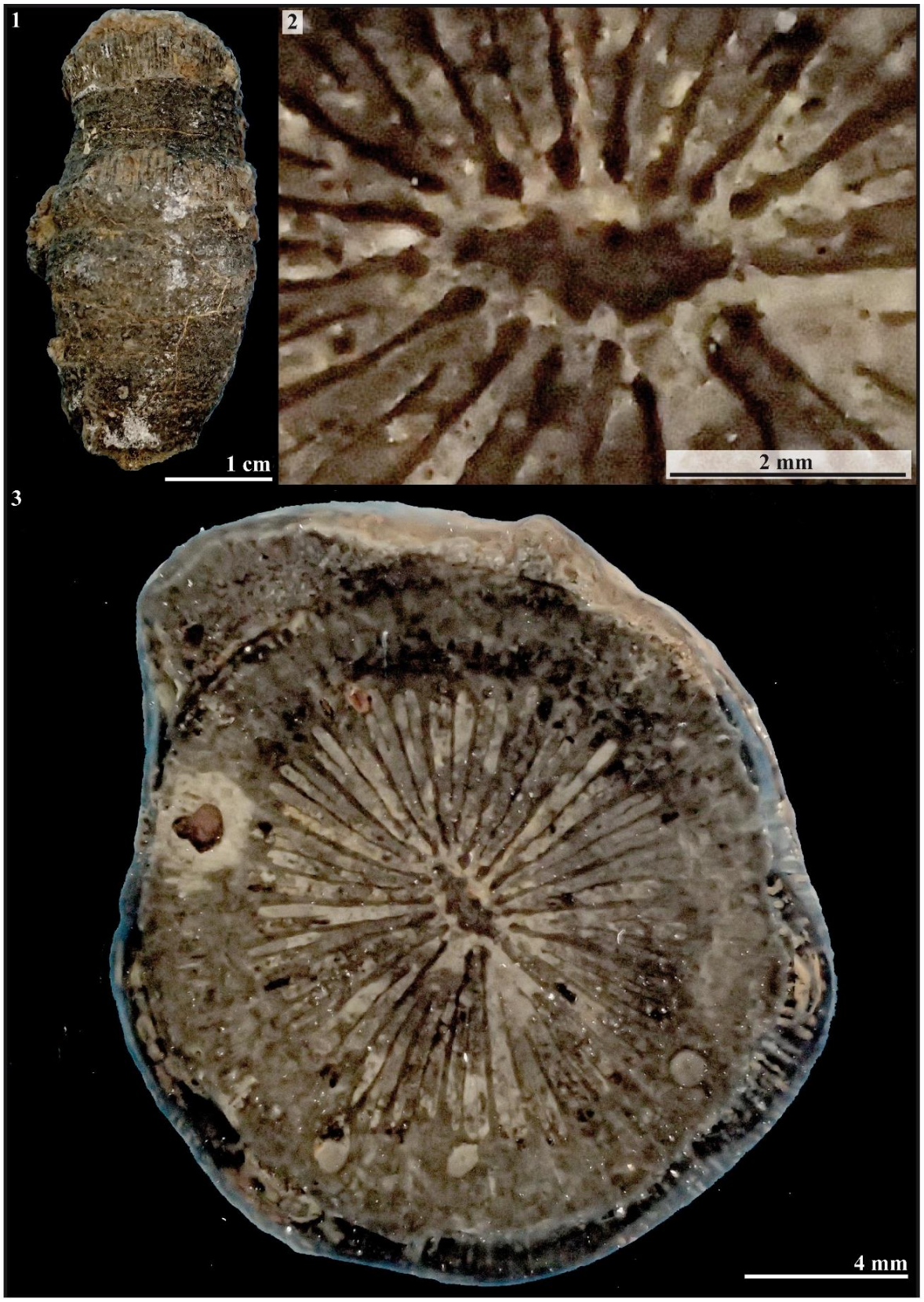


Figure 3.13 – *Axosmilia* sp. 1

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Calamophylliopsis* Alloiteau, 1952
Espèce type : *Calamophyllia flabellata* de Fromentel, 1861 ; désignation par monotypie.
Remarque : la validité de ce taxon générique dépend du lien mal établi avec le genre *Rhabdophyllia* qui se distingue de *Calamophylliopsis* par l'absence d'épithèque. La variabilité de ce caractère étant mal établie, le genre *Calamophylliopsis* est gardé ici pour nos spécimens pourvus d'épithèque dans l'attente d'une étude de variabilité.
Statut : disponible, valide.

Calamophylliopsis phaceloida (Beauvais, 1986)

Fig. 3.14

Synonymie :

v. 1986 *Rhabdophyllia* ? *phaceloida nov.sp.* - Beauvais p. 43, Pl. 8, fig. 6; pl. 10, fig. 1 et pl. 11, fig. 3

Matériel disponible (22 spécimens): Holotype R11627, A32006 (collections MNHN); MA0504E5-1,2; MA0504E7; MA0704E2-1 ; MA0704E3-4,5,6,7,8,9 ; MA0704E4-3,4,5,6,7,8,9 ; MA0704E5-2,3 (collections CPUN).

Description: colonie phacéloïde à calices subcylindriques souvent déformés par gemmation intracalicinale. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits ou courbes souvent zigzagués, libres. On observe dans le plan medioseptal des septes une ligne de divergence en zigzag qui se répercute sur la morphologie des septes lorsque ceux-ci ne sont pas épaissis par des dépôts de sclérenchyme. Il arrive que les trabécules formant les septes se dissocient aux bords distal et interne et par projection forment parfois dans la lumière du calice une columelle papilleuse. L'endothèque est faite de dissépiments d'aspect tantôt tabulaires, tantôt vésiculeux. Pas de synapticules observés. Muraille épithécale.

Diamètre des calices (Cd) : 3 à 14 mm – Nombre de septes (Ns) : 24 à 95 – Densité septale (Sd) : 3 à 8 par 2 mm

Rapports et différences : diffère du genre *Phacelophyllia* Beauvais, 1986 par l'absence d'ornementation pennulaire et une columelle papilleuse plus faible voire parfois absente.

Remarques : Beauvais (1986) a attribué avec doute ce taxon au genre *Rhabdophyllia* Milne Edwards, 1851 en raison de l'absence apparente d'épithèque et de synapticules. Néanmoins il apparaît après réétude du matériel type (mal préservé) que des vestiges de l'existence d'une épithèque persistent en certains endroits. Qui plus est, le taxon décrit ici ne possède pas de côtes et l'endothèque y est abondante au contraire de l'espèce type du genre *Rhabdophyllia phillipsi* Milne-Edwards and Haime, 1851.

Les spécimens décrits ici varient fortement d'une colonie à l'autre par les dimensions des calices et densités septales. Tous les intermédiaires existants, nous ne pouvons les discriminer en plusieurs espèces et devons attribuer ces variations à une forte variabilité intraspécifique.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Jebel Tekerma - Massaoua, Koudiat Ech Chehem (tous deux Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remark: the variability among this genus depend on the badly established link with the genus *Rhabdophyllia* that differs from *Calamophylliopsis* by the lack of epitheca. The variability of his character is not well established and we maintain here the genus *Calamophylliopsis* for our specimens with epitheca, awaiting a study of variability.

Studied material (22 specimens): Holotype R11627, A32006 (collections MNHN); MA0504E5-1,2; MA0504E7; MA0704E2-1 ; MA0704E3-4,5,6,7,8,9 ; MA0704E4-3,4,5,6,7,8,9 ; MA0704E5-2,3 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with subcylindrical corallites often distorted by intracalicular budding. Radial elements are subcompact, straight or curved, free septa often in zigzag. We observe a wavy mid-septal line of divergence that impact septal morphology of young septa when they are not yet thickened by stereome deposits. The septal trabeculae dissociate at the distal and sometimes inner edges and in some calices project in the axis of

the calix, forming a papillose columella. Endotheca made of dissepiments that seem sometimes tabular and sometimes vesicular. No synapticulae observed. Epithecal wall.

Calicular diameter: 3 to 14 mm – Number of septa: 24 to 95 – Septal density: 3 to 8 for 2 mm.

Similarities and differences: differs from the genus *Phacelophyllia* Beauvais, 1986 by the lack of pennular ornamentation and a weaker papillose columella even sometimes absent.

Remarks: Beauvais (1986) attributed with doubt this taxon to the genus *Rhabdophyllia* Milne Edwards, 1851 because of the apparent lack of epitheca and synapticulae. However, a deeper investigation of the type material (badly preserved) revealed some vestiges of epitheca in some parts of the specimen. In addition, the taxon described here has no costae and an abundant endotheca, contrary to the type species of the genus *Rhabdophyllia phillipsi* Milne-Edwards and Haime, 1851.

The specimens described here strongly vary in the dimensions of their calices and septal densities. As all the intermediates have been observed, we are not able to discriminate them into different species and must assign these variations to an important intraspecific variability.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel Tekerma - Massaoua, Koudiat Ech Chehem (both in Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.14.1 : Vue distale de l'holotype MNHN R11627.
Fig.3.14.2 : Coupe longitudinale du spécimen CPUN MA0504E5-1.
Fig.3.14.3 : Vue distale d'un calice de l'holotype MNHN R11627.
Fig.3.14.4 : Vue distale d'un calice du spécimen CPUN MA0504E7.
Fig.3.14.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0504E5-1.
Fig.3.14.6 : Vue distale du spécimen CPUN MA0504E7.
Fig.3.14.7 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11627.
Fig.3.14.8 : Coupe transversale en lame mince d'un polypiérite de l'holotype MNHN R11627.

♦

Fig.3.14.1 : Distal view of the holotype MNHN R11627.
Fig.3.14.2 : Longitudinal section in the specimen CPUN MA0504E5-1
Fig.3.14.3 : Distal view of one calix of the holotype MNHN R11627.
Fig.3.14.4 : Distal view of one calix of the specimen CPUN MA0504E7.
Fig.3.14.5 : Transverse thin section in the specimen CPUN MA0504E5-1
Fig.3.14.6 : Distal view of the specimen CPUN MA0504E7.
Fig.3.14.7 : Transverse thin section in the holotype MNHN R11627.
Fig.3.14.8 : Transverse thin section in one corallum of the holotype MNHN R11627

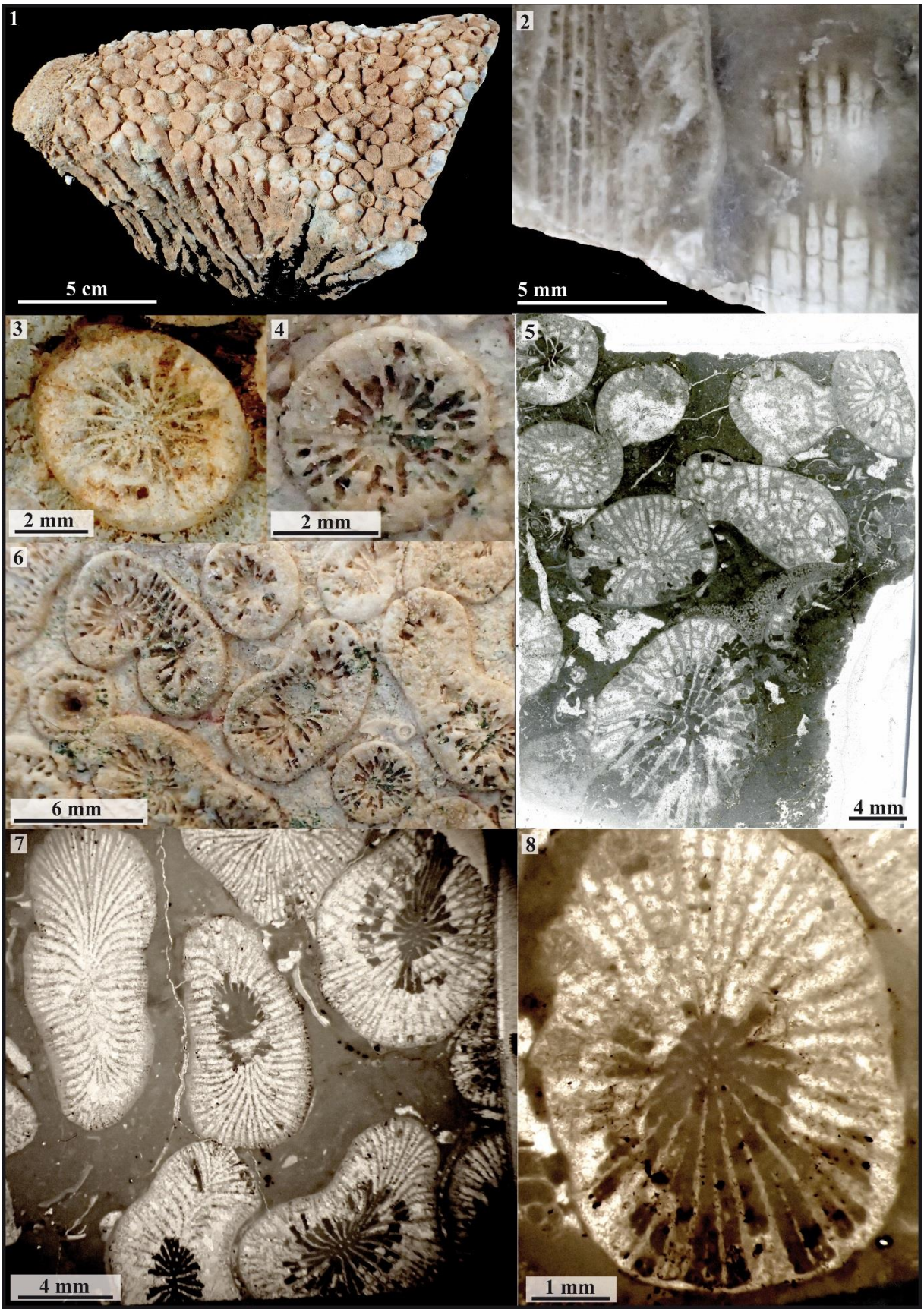


Figure 3.14 – *Calamophylliopsis phaceloida*

Famille : Cladophylliidae Morycowa & Roniewicz, 1990
Genre : *Cladophyllia* Milne Edwards, 1851
Espèces originellement incluses : une liste de onze espèces est donnée par Milne edwards et Haime (1851 p. 81)
Espèce type : *Lithodendron dichotomum* Goldfuss, 1826: 44, pl. 13, figs. 3a, b; désignation subséquente par Wells 1933 (p. 172).
Synonymie :

Isocora Etallon, 1864 in Thurmann and Etallon, p. 404
Schizosmilia Koby, 1888 p. 435
Schizosmiliopsis Beauvais, 1963, p. 151

Statut : disponible, valide.

Cladophyllia sp. 1

Fig. 3.15

Synonymie :

v 2011 *Cladophyllia* sp. - Lathuilière p.535, Pl. I, fig. 1-2

Matériel disponible (5 spécimens) : MAM1 ; MA1004E4-4, 26 ; MA1004E5-9,10 (collections CPUN).

Description: polypier dendroïde, seules quelques rares branches avec des branchements à angle large. Pas de côtes, la microbioérosion peut en simuler. Polypiérites à section circulaire. Septes compacts, anastomosés, droits ou tortueux, lisses ou finement ornementés. Bord interne muni de dents, souvent relié à la columelle styliforme. Appareil septal à symétrie hexamérale imparfaite avec S1 et S2 de taille semblable et S3 plus petits. Endothèque faite de dissépiments vésiculeux assez nombreux. Muraille dont la nature est difficile à préciser. Une épithèque *l.s.* plissée recouvre la surface externe des polypiérites.

Diamètre des calices (Cd) : 4,2 à 6 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 24 à 30 – Epaisseur des septes (Sw) : 100-260 µm pour les S1-S2 80-120 µm pour les S3.

Remarque : cette espèce est quasi-systématiquement retrouvée en association avec l'espèce *Latomeandra* sp.1.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (5 specimens): MAM1; MA1004E4-4,26 ; MA1004E5-9,10 (collections CPUN).

Description: dendroid corallum, only rare branches with large angle connections. No costae, but can be imitated by microbioerosional processes. Corallites circular in outline. Septa compact, joined, straight or tortuous, smooth of finely ornamented. Inner edge with teeth often joining the styliform columella. Septal apparatus with irregular hexameral symmetry, including S1 and S2 of similar sizes and smaller S3. Endotheca made of quite numerous vesicular dissepiments. Wall of unknown nature. A wrinkled epitheca *l.s.* covers the external part of the corallites.

Calicular diameter: 4.2 to 6 mm – Number of septa: approximately 24 to 30 – Septal width: 100-260 µm for the S1-S2 80-120 µm for the S3

Remark: this species is almost systematically observed associated with the species *Latomeandra* sp.1.

Geographic and stratigraphic ranges: upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.15.1 : Vue latérale du spécimen CPUN MA1004E5-9.
Fig.3.15.2 : Coupe transversale en lame mince d'un calice du spécimen CPUN MAM1.
Fig.3.15.3 : Vue distale du spécimen CPUN 1004E4-4.
Fig.3.15.4 : Coupe transversale en lame mince d'un calice du spécimen CPUN MAM1.
Fig.3.15.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 1004E4-4.
Fig.3.15.6 : Coupe transversale du spécimen CPUN 1004E4-4.

Fig.3.15.7 : Coupe transversale polie dans le spécimen CPUN MA1004E5-9

♦

Fig.3.15.1 : Lateral view of the specimen CPUN MA1004E5-9.
Fig.3.15.2 : Transverse thin section of one calix in the specimen CPUN MAM 1.
Fig.3.15.3 : Distal view of the specimen CPUN 1004E4-4.
Fig.3.15.4 : Transverse thin section of one calix in the specimen CPUN MAM 1.
Fig.3.15.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN 1004E4-4.
Fig.3.15.6 : Transverse section of the specimen CPUN 1004E4-4.
Fig.3.15.7 : Transverse polished section in the specimen CPUN MA1004E5-9.

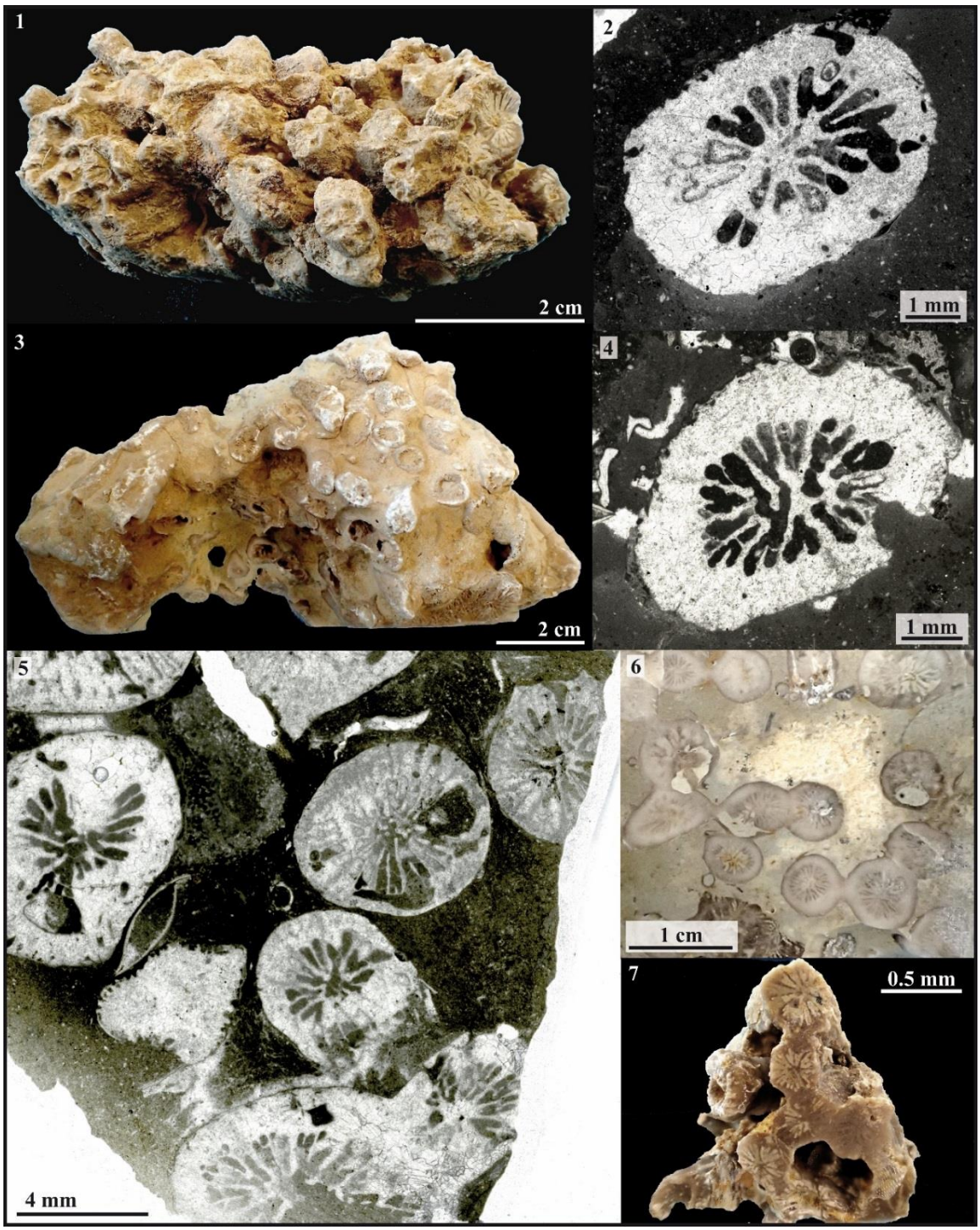


Figure 3.15 – *Cladophyllia* sp. 1

Famille: Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre: *Complexastrea* Orbigny, 1849
Espèces originellement incluses : *Astrea burgundiae* Leymerie, 1846.
Espèce type : *Astrea burgundiae* Leymerie, 1846 p. 252, pl. 10 fig. 13 non Defrance.
Remarques : en 1849, d'Orbigny créa *Complexastrea* avec l'indication *Astrea burgundiae* Leymerie. En 1850 (p. 35-36, n°565) d'Orbigny abandonna *Complexastrea* et *Astrea burgundiae* Leymerie fût alors attribuée à *Confusastrea subburgundiae*. Mais le genre *Complexastrea* est à présent considéré comme disponible et valide. Le materiel type a été redécrit et figuré in Morsch, 1994, p. 10, pl. 1,2,3.
Synonymie :

Platastraea Tomes, 1885, p. 183

Statut : disponible, valide.

Complexastrea sp. 1

Fig. 3.16

Matériel disponible (2 spécimens) : AM16107-1, 2 (collections CPUN)

Description : corail cério-plocoïde massif à calices subcirculaires souvent déformés et variables en diamètres. Les éléments radiaires sont des costoseptes souvent courbés, compacts, libres ou jointifs par leur bord interne. Les faces latérales sont ornées de granules à forme et disposition typiquement montlivaltides. Pas de columelle. Endothèque abondante formée de dissépiments vésiculeux. Pas de muraille ni synapticule.

Diamètre des calices (Cd) : 15 à 40 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 66 – Densité septale (Sd) : 4 à 6 par 5 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 15 à 35 mm

Rapports et différences : l'appartenance de ces spécimens à une espèce connue du Dogger ou du Malm reste à vérifier.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur du Haut Atlas du Maroc (Amellagou).

♦

Remark: in 1849, d'Orbigny created *Complexastrea* with the indication *Astrea burgundiae* Leymerie. In 1850 (p. 35-36, n°565) d'Orbigny abandoned *Complexastrea* and attributed *Astrea burgundiae* Leymerie to *Confusastrea subburgundiae*. The genus *Complexastrea* is now considered available and valid. The type material has been described and figured in Morsch, 1994, p. 10, pl. 1,2,3.

Studied material (2 specimens): AM16107-1, 2 (collections CPUN).

Description: cerio-plocoid massive corallum with subcircular corallites often distorted and fluctuating in diameter. Radial elements are compacts, free or joining by their inner edge, often curved costosepta. Lateral faces hold granules with typically montlivaltid distribution and shape. No columella. Endotheca abundant, made of vesicular dissepiments. No wall, nor synapticulae.

Calicular diameter: 15 to 40 mm – Number of septa: approximately 66 – Septal density: 4 to 6 for 5 mm – Distance between calices centers: 15 to 35 mm

Similarities and differences: the attribution of these specimens to a species known from Dogger or Malm is still to be investigated.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle / Upper Toarcian of High Atlas of Morocco (Amellagou).

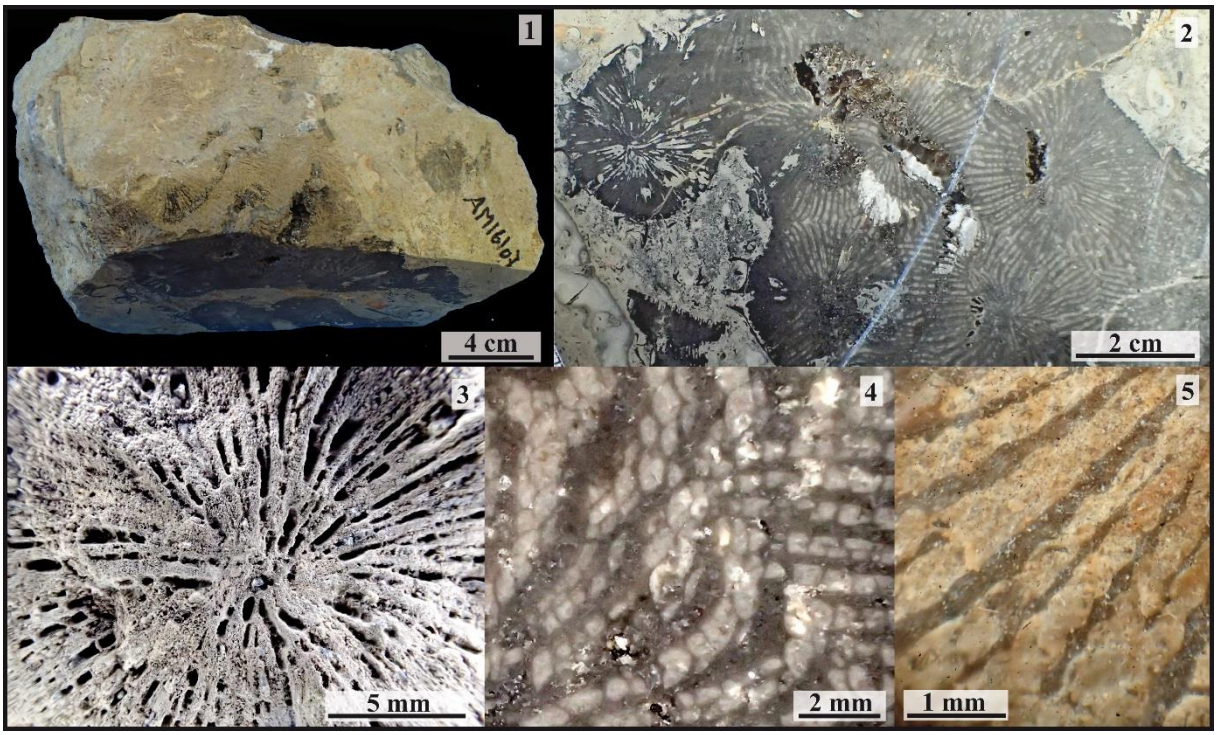


Figure 3.16 – *Complexastrea* sp. 1

Fig.3.16.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16107-1.
Fig.3.16.2 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN AM16107-1.
Fig.3.16.3 : Détail d'un calice de *Complexastrea* sp. photographié sur le terrain (Amellagou, Haut-Atlas du Maroc)
Fig.3.16.4 :Détail en section oblique de l'endothèque et de l'absence de muraille sur le spécimen CPUN AM16107-1.
Fig.3.16.5 : Détail en vue distale de la structure septale montlivaltide sur le spécimen CPUN AM16107-2.

♦

Fig.3.16.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16107-1.
Fig.3.16.2 : Detail in transverse section of the specimen CPUN AM16107-1.
Fig.3.16.3 : Detail of one calix of *Complexastrea* sp. Pictured in the field (Amellagou, High Atlas of Morocco)
Fig.3.16.4 : Detail in oblique section of the specimen CPUN AM16107-1 endotheca. See the lack of any wall structure.
Fig.3.16.5 : Detail in distal view of the specimen CPUN AM16107-2 montlivaltid septal structure.

Famille: Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre: *Complexastrea* d'Orbigny, 1849
Espèces originellement incluses : *Astrea burgundiae* Leymerie
Espèce type : *Astrea burgundiae* Leymerie, 1846 p. 252, pl. 10 fig. 13 non Defrance
Remarques : En 1849, d'Orbigny créa *Complexastrea* avec l'indication *Astrea burgundiae* Leymerie. En 1850 (p. 35-36, n°565) d'Orbigny abandonna *Complexastrea* et *Astrea burgundiae* Leymerie fût alors attribuée à *Confusastrea subburgundiae*. Mais le genre *Complexastrea* est à présent considéré comme disponible et valide. Le matériel type a été redécrit et figuré in Morsch, 1994, p. 10, pl. 1,2,3.
Synonymie :

Platastraea Tomes, 1885, p. 183

Statut : disponible, valide.

Complexastrea sp. 2

Fig. 3.17

Matériel disponible (2 spécimens): MA0504E2-3, MA0504E2-4 (collections CPUN).

Description : corail cério-plocoïde massif à calices subcirculaires souvent déformés et variables en diamètres. Les éléments radiaires sont des costoseptes souvent courbés, compacts, libres ou jointifs par leur bord interne. Les faces latérales sont ornées de granules à forme et disposition typiquement montlivaltides. Pas de columelle. Endothèque abondante formée de dissépiments vésiculeux. Muraille incomplète faite avec la torsion du bord externe des septes, pas de synapticule. Des vestiges de ce qui semble avoir été une holothèque ont été observés.

Diamètre des calices (Cd) : 8 à 23 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 13 à 18 mm – Nombre de septes (Ns) : >80 – Densité septale (Sd) : 2 à 4 par 2 mm

Rapports et différences : cette espèce possède des densités septales et nombre de septes plus élevées que l'espèce toarcienne *Complexastrea* sp.1.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Taililout (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remark: in 1849, d'Orbigny created *Complexastrea* with the indication *Astrea burgundiae* Leymerie. In 1850 (p. 35-36, n°565) d'Orbigny abandoned *Complexastrea* and attributed *Astrea burgundiae* Leymerie to *Confusastrea subburgundiae*. The genus *Complexastrea* is now considered available and valid. The type material has been described and figured in Morsch, 1994, p. 10, pl. 1,2,3.

Studied material (2 specimens): MA0504E2-3, MA0504E2-4 (collections CPUN).

Description: cerio-plocoid massive corallum with subcircular corallites often distorted and fluctuating in diameter. Radial elements are compacts, free or joining by their inner edge, often curved costosepta. Lateral faces hold granules with typically montlivaltid distribution and shape. No columella. Endotheca abundant, made of vesicular dissepiments. Incomplete wall made with the external twisted edge of septa, no synapticulae. Some remains of what seems to have been a holotheca have been observed.

Calicular diameter: 8 to 23 mm – Distance between calices: 13 to 18 mm – Number of septa: >80 – Septal density: 2 to 4 per 2 mm

Similarities and differences: this species has higher number of septa and septal densities than the Toarcian species *Complexastrea* sp.1.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Taililout (Middle Atlas of Morocco).

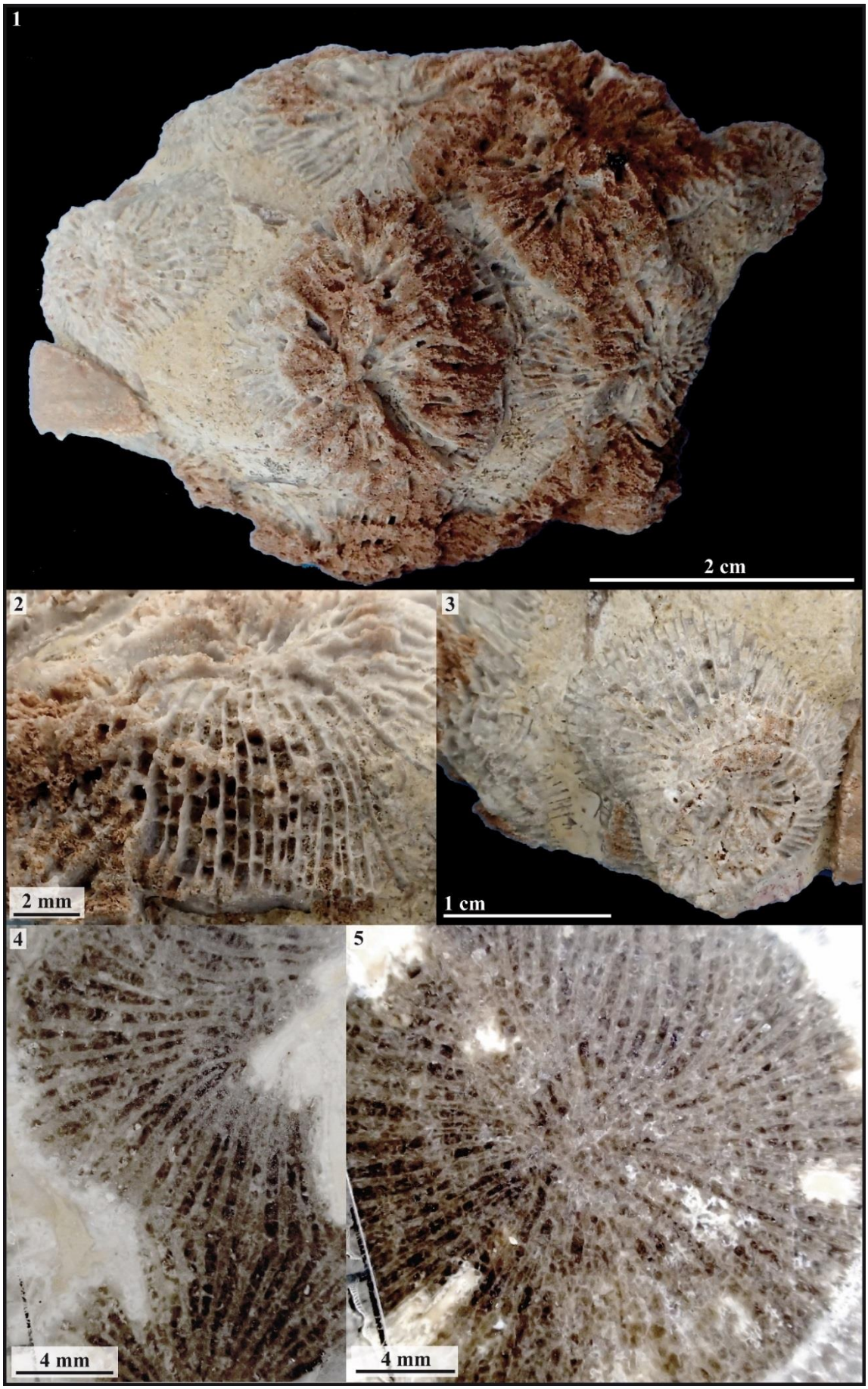


Figure 3.17 – *Complexcastrea* sp. 2

Fig.3.17.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA0504E2-3.
Fig.3.17.2 : Vue latérale d'un calice du spécimen CPUN MA0504E2-3.
Fig.3.17.3 : Vue distale d'un calice du spécimen CPUN MA0504E2-3.
Fig.3.17.4 : Coupe transversale polie du spécimen CPUN MA0504E2-4.
Fig.3.17.5 : Coupe transversale polie du spécimen CPUN MA0504E2-4.

♦

Fig.3.17.1 : Distal view of the specimen CPUN MA0504E2-3.
Fig.3.17.2 : Lateral view of one calix of the specimen CPUN MA0504E2-3.
Fig.3.17.3 : Distal view of one calix of the specimen CPUN MA0504E2-3.
Fig.3.17.4 : Transverse polished section of the specimen CPUN MA0504E2-4.
Fig.3.17.5 : Transverse polished section of the specimen CPUN MA0504E2-4.

Famille : Coryphylliidae Beauvais, 1981
Genre : *Coryphyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Coryphyllia regularis* Cuif, 1975: 380: text-fig. 37, 38; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Coryphyllia regularis Cuif, 1975

Fig. 3.18

Synonymie :

v. 1975 *Coryphyllia regularis* - Cuif p.380, fig.37a, b, c et fig.38

Matériel disponible (7 spécimens): 2303A6-1, AM16182-3, AM16B236-1, MA0504E6-6, MA0504E7-13, MA0504E7-14, MA0904E10 (collections CPUN).

Description: corail solitaire cylindro-conique à calice circulaire ou légèrement elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits ou courbes, libres, compacts, à bord interne souvent rhopaloïde, bicunéiformes s'organisant en 3 ou 4 ordres de grandeur bien distincts formant un appareil septal régulier. Les faces latérales sont lisses ou finement granulées et il existe des vestiges de ligne médio-septale zigzaguée. Endothèque faite de nombreux dissépiments vésiculeux répartis dans tout l'espace interseptal sur lesquels naissent parfois des septes lonsdaleoïdes. Pas de columelle mais une fossette étroite et allongée définissant une symétrie bilatérale se superposant à la symétrie radiaire. Une épithèque l.s. épicostale recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 22 à 57 mm – Nombre de septes (Ns) : 51 à 90? – Densité septale (Sd) : 3 à 5 par 5 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Trias de Turquie (Taurus Lycien), Pliensbachien du Maroc (Amellagou, Koudiat Ech Chehem).

♦

Studied material (7 specimens): 2303A6-1, AM16182-3, AM16B236-1, MA0504E6-6, MA0504E7-13, MA0504E7-14, MA0904E10 (collections CPUN).

Description: solitary coral cylindrical to conical, circular to slightly elliptical in outline. Radial elements are straight or curved, free, compact, bicuneiform costosepta with often rhopaloid inner edge. The septal apparatus is regular, organized in 3 or 4 distinct size orders. Lateral faces are smooth or finely granulated and there are some vestiges of a wavy mid-septal line. Endotheca made of numerous vesicular dissepiments distributed in all the interseptal space on which some lonsdaleoid septa can appear. No columella but a constricted, elongated fossa that defines a bilateral symmetry superimposed to the radial arrangement. An epicostal epitheca *l.s.* covers the external parts of the corallum.

Calicular diameter: 22 to 57 mm – Number of septa: 51 to 90? – Septal density: 3 to 5 per 5 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Triassic from Turkey (Lycian Taurus), Pliensbachian from Morocco (Amellagou, Koudiat Ech Chehem).

Fig.3.18.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA0504E6-6.
Fig.3.18.2 : Vue distale du spécimen CPUN AM16182-3.
Fig.3.18.3 : Vue distale du spécimen CPUN MA0904E10.
Fig.3.18.4 : Vue latérale périphérique du spécimen CPUN MA0504E6-6 (détail).
Fig.3.18.5 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN MA0504E7-14.
Fig.3.18.6 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN MA0504E7-14.

♦

Fig.3.18.1 : Distal view of the specimen CPUN MA0504E6-6.
Fig.3.18.2 : Distal view of the specimen CPUN AM16182-3.
Fig.3.18.3 : Distal view of the specimen CPUN MA0904E10.

Fig.3.18.4 : Lateral peripheral view of the specimen CPUN MA0504E6-6 (detail).
Fig.3.18.5 : Detail in transverse section of the specimen CPUN MA0504E7-14.
Fig.3.18.6 : Detail in transverse section of the specimen CPUN MA0504E7-14.

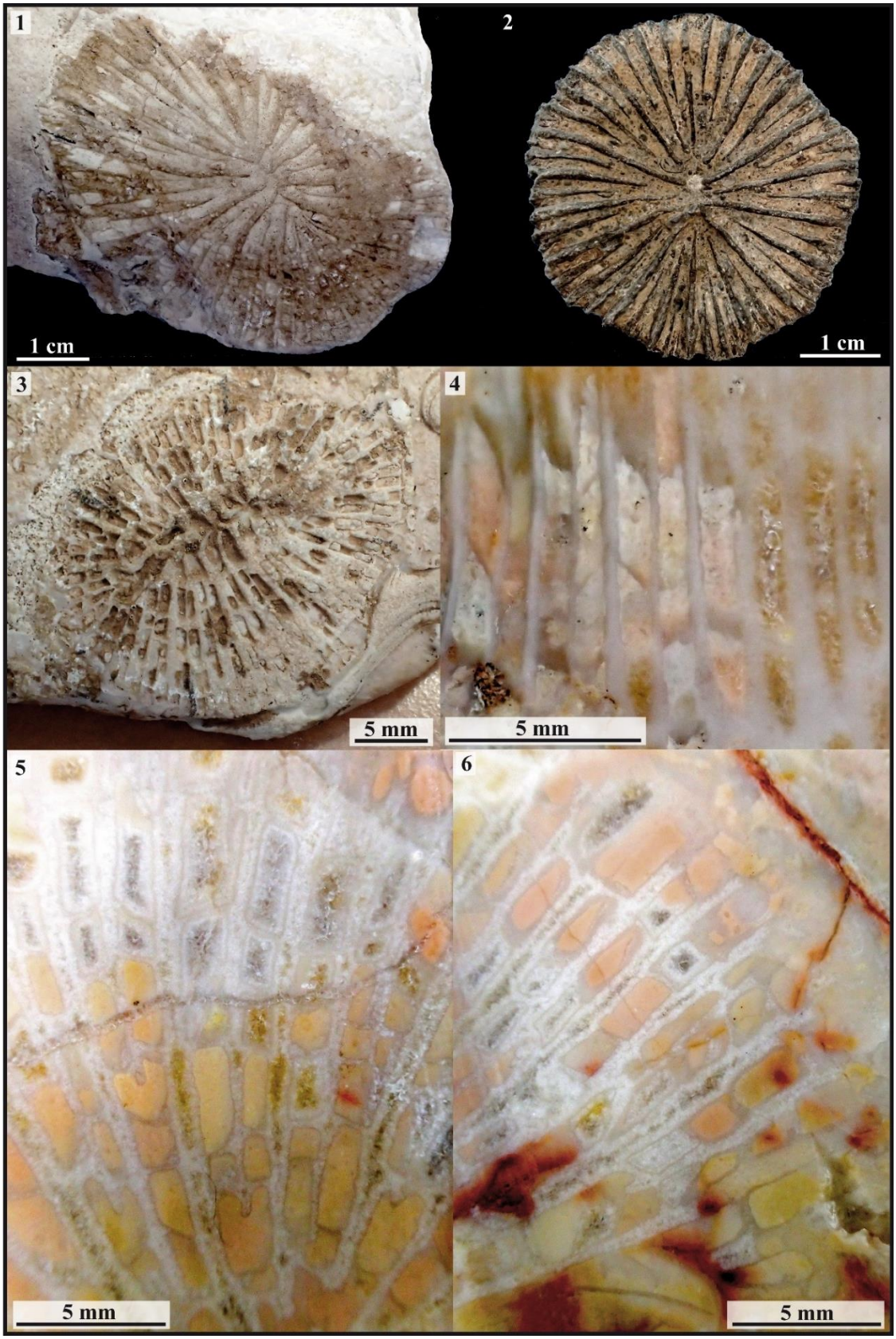


Figure 3.18 – *Coryphyllia regularis*

Famille : Coryphylliidae Beauvais, 1981
Genre : *Coryphyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Coryphyllia regularis* Cuif, 1975: 380: text-fig. 37, 38; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Coryphyllia sp. 1

Fig. 3.19

Matériel disponible (9 spécimens): 2303A1-2, 2303A8-1, AM16183-4, CDAm7, MA0504E7-13, MA0504E7-17, MA0704E3-10, MA0704E3-12, PFPyr7-2 (collections CPUN).

Description: corail solitaire cylindro-conique à calice circulaire ou légèrement elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits ou courbes, libres, compacts, dont les septes de premiers cycles à bord interne parfois rhopaloïde, légèrement bicunéiformes alternent avec des septes de cycles plus élevés parfois très fins. Ils s'organisent en 3 ou 4 ordres de grandeur parfois difficiles à distinguer. Les faces latérales sont lisses ou finement granulées et il existe des vestiges de ligne médio-septale zigzaguée. Endothèque faite de nombreux dissépiments vésiculeux répartis dans tout l'espace interseptal sur lesquels naissent parfois des septes lonsdaléoïdes. Pas de columelle mais une fossette étroite et allongée définissant une symétrie bilatérale se superposant à la symétrie radiaire. Une épithèque l.s. épicostale souvent érodée recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 20 à 53 mm – Nombre de septes (Ns) : 110 à 140 – Densité septale (Sd) : 6 à 12 par 5 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Moyen et Haut Atlas du Maroc.

Rapports et différences : diffère de *Coryphyllia regularis* par des valeurs de densités septales et nombres de septes plus élevées ainsi que par un appareil septal moins hiérarchisé à septes moins bicunéiformes où il est plus ardu de distinguer les différents ordres de septes.

♦

Studied material (9 specimens): 2303A1-2, 2303A8-1, AM16183-4, CDAm7, MA0504E7-13, MA0504E7-17, MA0704E3-10, MA0704E3-12, PFPyr7-2 (collections CPUN).

Description: solitary coral cylindrical to conical, circular to slightly elliptical in outline. Radial elements are straight or curved, free, compact, costosepta with first cycles septa often bicuneiform with rhopaloid inner edge that alternate with septa of higher cycles that can be very thin. The septal apparatus is organized in 3 or 4 distinct size orders sometimes difficult to distinguish. Lateral faces are smooth or finely granulated and there are some vestiges of a wavy mid-septal line. Endotheca made of numerous vesicular dissepiments distributed in all the interseptal space on which some lonsdaleoid septa can appear. No columella but a constricted, elongated fossa that defines a bilateral symmetry superimposed to the radial arrangement. An often eroded epicostal epitheca *l.s.* covers the external parts of the corallum.

Calicular diameter: 20 to 53 mm – Number of septa: 110 to 140 – Septal density: 6 to 12 per 5 mm

Similarities and differences: differs from *Coryphyllia regularis* by higher values of septal densities and number of septa and also by a septal apparatus made of less bicuneiform septa in which it is more difficult to distinct the different size orders of septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian from Middle and High Atlas of Morocco.

Fig.3.19.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA0504E7-13.
Fig.3.19.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN CDAm7.
Fig.3.19.3 : Section transversale polie du spécimen CPUN 2303A1-2.
Fig.3.19.4 : Détail en lame mince de l'appareil septal du spécimen CPUN PFPyr7-2 (coupe transversale).
Fig.3.19.5 : Section longitudinale polie du spécimen CPUN 2303A1-2.
Fig.3.19.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN PFPyr7-2.

♦

Fig.3.19.1 : Distal view of the specimen CPUN MA0504E7-13.
Fig.3.19.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN CDAm7.
Fig.3.19.3 : Transverse polished section of the specimen CPUN 2303A1-2.
Fig.3.19.4 : Detail in transverse thin section of the septal apparatus of the specimen CPUN PFPyr7-2.
Fig.3.19.5 : Longitudinal polished section of the specimen CPUN 2303A1-2.
Fig.3.19.6 : Transverse thin section of the specimen CPUN PFPyr7-2.

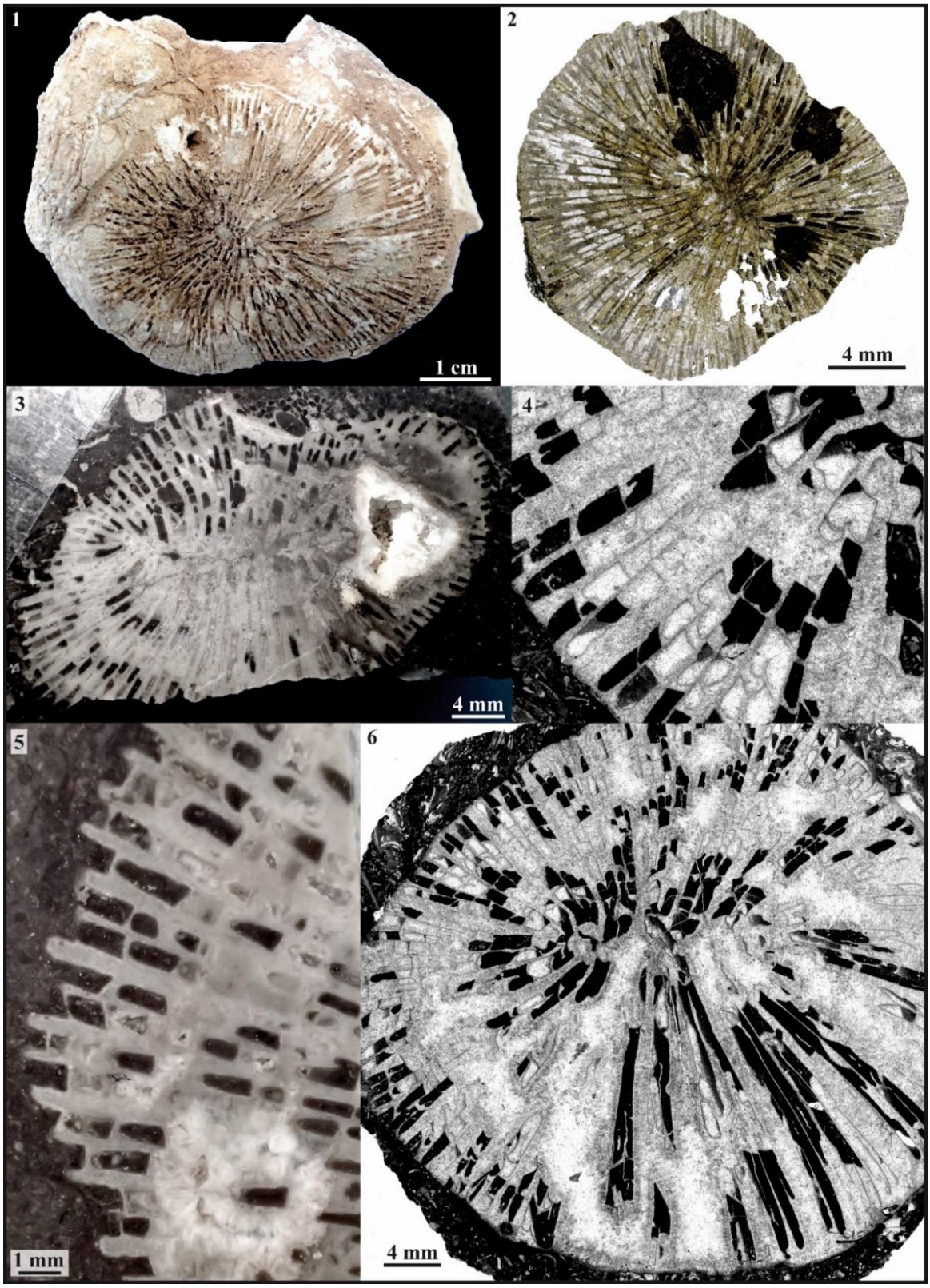


Figure 3.19 – *Coryphyllia* sp. 1

Famille : Coryphylliidae Beauvais, 1981
Genre : *Coryphyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Coryphyllia regularis* Cuif, 1975: 380: text-fig. 37, 38; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Coryphyllia sp. 2

Fig. 3.20

Matériel disponible (7 spécimens): AM16162-1 ; AM16184-3 ; AM16188-12 ; CDAm3,4,15 ; MA0504E7-12 (collections CPUN).

Description : corail solitaire cylindro-conique à calice elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits ou courbes, libres, compacts, à bord interne souvent rhopaloïde, bicunéiformes s'organisant en 3 ordres de grandeur bien distincts formant un appareil septal assez régulier. Les faces latérales sont lisses ou finement granulées et il existe des vestiges de ligne médio-septale zigzaguée. Endothèque faite de nombreux dissépiments vésiculeux répartis dans tout l'espace interseptal. Pas de columelle mais une fossette étroite et allongée définissant une symétrie bilatérale se superposant à la symétrie radiaire. Pas d'épithèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 9 à 41 mm – Nombre de septes (Ns) : 44 à 70 – Densité septale (Sd) : 3-4 par 2 mm

Rapports et différences : Diffère de *Coryphyllia regularis* par l'absence apparente d'épithèque, un diamètre moyen plus réduit, des septes plus fortement bicunéiformes et un calice plus allongé définissant une symétrie bilatérale plus prononcée.
Coryphyllia sp.1 possède des valeurs de densités septales et nombres de septes plus élevées ainsi qu'un appareil septal moins hiérarchisé à septes moins bicunéiformes où il est plus ardu de distinguer les différents ordres de septes.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Plienbachien d'Amellagou et Koudiat Ech Chehem (Maroc).

♦

Studied material (7 specimens): AM16162-1 ; AM16184-3 ; AM16188-12 ; CDAm3,4,15 ; MA0504E7-12 (collections CPUN).

Description: solitary coral cylindrical to conical, elliptical in outline. Radial elements are straight or curved, free, compact, bicuneiform costosepta with often rhopaloid inner edge. The septal apparatus is quite regular, organized in 3 distinct size orders. Lateral faces are smooth or finely granulated and there are some vestiges of a wavy mid-septal line. Endotheca made of numerous vesicular dissepiments distributed in all the interseptal space. No columella but a constricted, elongated fossa that defines a bilateral symmetry superimposed to the radial arrangement. No epitheca observed.

Calicular diameter: 9 to 41 mm – Number of septa: 44 to 70 – Septal density: 3-4 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Coryphyllia regularis* by the apparent lack of epitheca, a reduced average diameter, more bicuneiform septa and a more elongated calix defining a stronger bilateral symmetry.
Coryphyllia sp.1 shows higher values of septal densities and number of septa and also a septal apparatus made of less bicuneiform septa in which it is more difficult to distinct the different size orders of septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou and Koudiat Ech Chehem (Morocco).

Fig.3.20.1 : Vue distale du spécimen CPUN CDAm4.
Fig.3.20.2 : Vue latérale du spécimen CPUN AM16162-1.
Fig.3.20.3 : Vue latérale du spécimen CPUN CDAm4.
Fig.3.20.4 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN CDAm4.
Fig.3.20.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN CDAm4.

♦

Fig.3.20.1 : Distal view of the specimen CPUN CDAm4.

Fig.3.20.2 : Lateral view of the specimen CPUN AM16162-1.
Fig.3.20.3 : Lateral view of the specimen CPUN CDAm4.
Fig.3.20.4 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN CDAm4.
Fig.3.20.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN CDAm4.

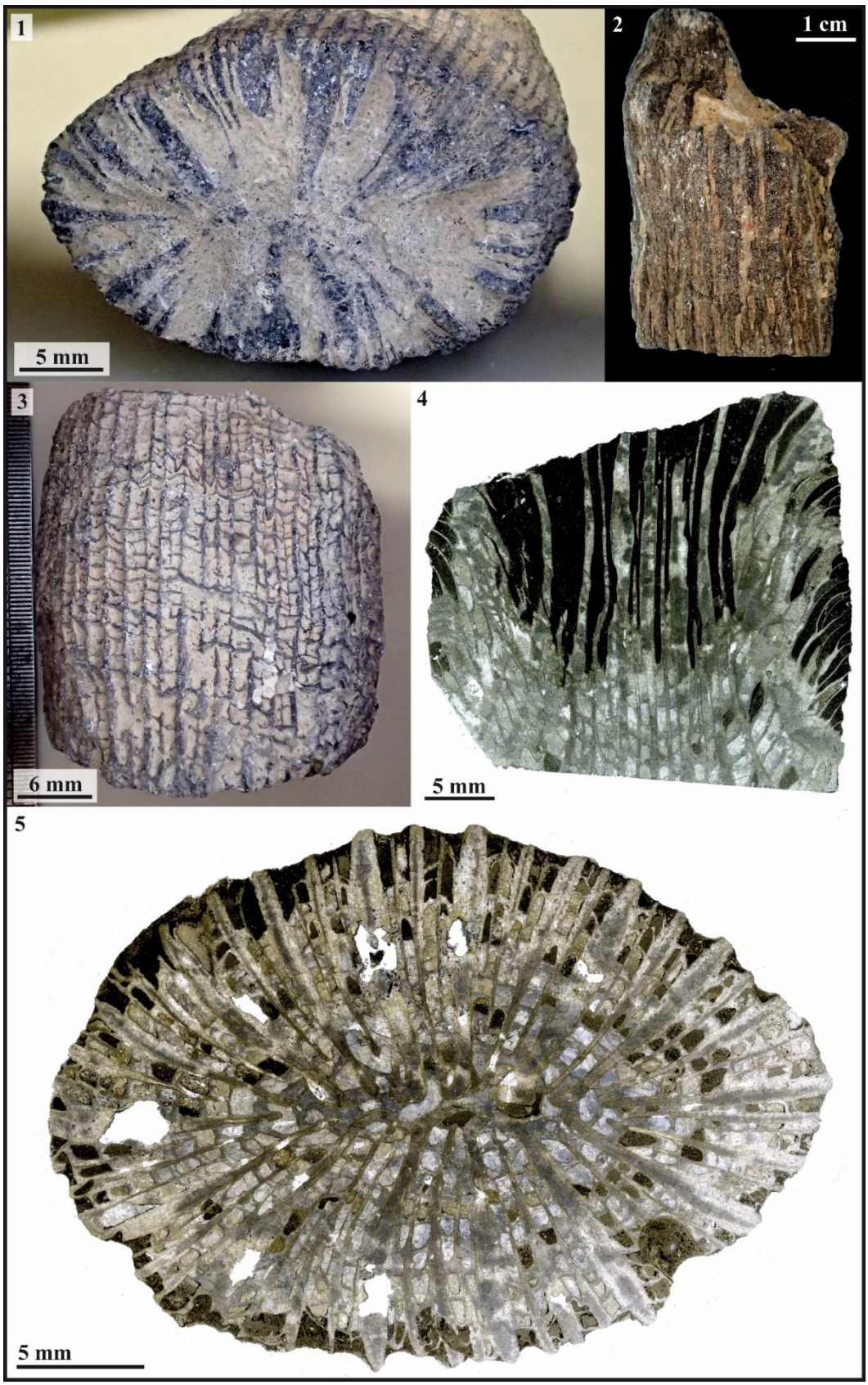


Figure 3.20 – *Coryphyllia* sp. 2

Famille : Coryphylliidae Beauvais, 1981
Genre : *Coryphyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Coryphyllia regularis* Cuif, 1975: 380: text-fig. 37, 38; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Coryphyllia subregularis Beauvais, 1986

Fig. 3.21

Synonymie :

? 1890 *Stylophyllopsis mojsvari* - Frech, p. 52, pl. 10, fig. 7-8, non fig. 9-14.
1986 *Coryphyllia subregularis* nov. sp. - Beauvais, p. 23, Planche 4, fig. 3.

Matériel disponible (2 spécimens): l'holotype R11609 (collections MNHN), MA0504E9-1 (collections CPUN).

Description: corail solitaire subcylindrique à bordures arrondies. Les éléments radiaires semblent être des costoseptes (la partie costale n'a pas été clairement observée) droits, fins ou légèrement bicunéiformes, à bord distal subinerme et bord interne parfois rhopaloïde ou jointif pour les septes des premiers ordres. L'ornementation des faces latérales est absente ou discrète et n'a pu être observée. Il semble exister parmi les figures diagénétiques des fantômes d'une ligne médio-septale. Pas de columelle mais une fossette étroite et allongée définissant un plan de symétrie bilatérale. L'endothèque est formée de larges dissépiments vésiculeux répartis dans tout l'espace interseptal. Muraille parathécale incomplète. Pas d'épithèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 45 à 52 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 80 d'après Beauvais (1986) – Densité septale (Sd) : 3 à 5 par 5 mm

Rapports et différences : se différencie de *Coryphyllia regularis* Cuif, 1974 par un appareil septal moins régulier, une endothèque à dissépiments plus épais et moins abondants ainsi que l'absence apparente d'épithèque épicostale au demeurant très fine et aisément érodée chez *C. regularis*.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Jebel El Kounif et Koudiat Ech Chehem (Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): the holotype R11609 (collections MNHN), MA0504E9-1 (collections CPUN).

Description: solitary, subcylindrical coral with rounded calicular edges. Radial elements are probably costosepta (costal part has not been clearly observed). They are straight, thin, slightly bicuneiform, with soft distal edge and sometimes rhopaloid or joined inner edge for the first orders of septa. The lateral ornamentation is absent or very thin and has not been observed. Ghosts of a mid-septal line seem to appear among the diagenetic figures. No columella but a constricted, elongated fossa that defines a bilateral symmetry. Endotheca made of large vesicular dissepiments distributed in all the interseptal space. Parathecal incomplete wall. No epitheca observed.

Calicular diameter: 45 to 52 mm – Number of septa: approximately 80 according to Beauvais (1986) – Septal density: 3 to 5 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Coryphyllia regularis* Cuif, 1974 by a less regular septal apparatus, endotheca made of larger and less numerous dissepiments and the apparent lack of epicostal epitheca that is thin and easily eroded in *C.regularis*.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel El Kounif and Koudiat Ech Chehem (Morocco).

Fig.3.21.1 : Vues distale et proximale de l'holotype MNHN R11609.
Fig.3.21.2 : Coupe transversale polie de l'holotype MNHN R11609.
Fig.3.21.3 : Vue latérale de l'holotype MNHN R11609.
Fig.3.21.4 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11609.

♦

Fig.3.21.1 : Distal and proximal view of the holotype MNHN R11609.
Fig.3.21.2 : Transverse polished section of the holotype MNHN R11609.
Fig.3.21.3 : Lateral view of the holotype MNHN R11609.
Fig.3.21.4 : Transverse thin section of the holotype MNHN R11609.

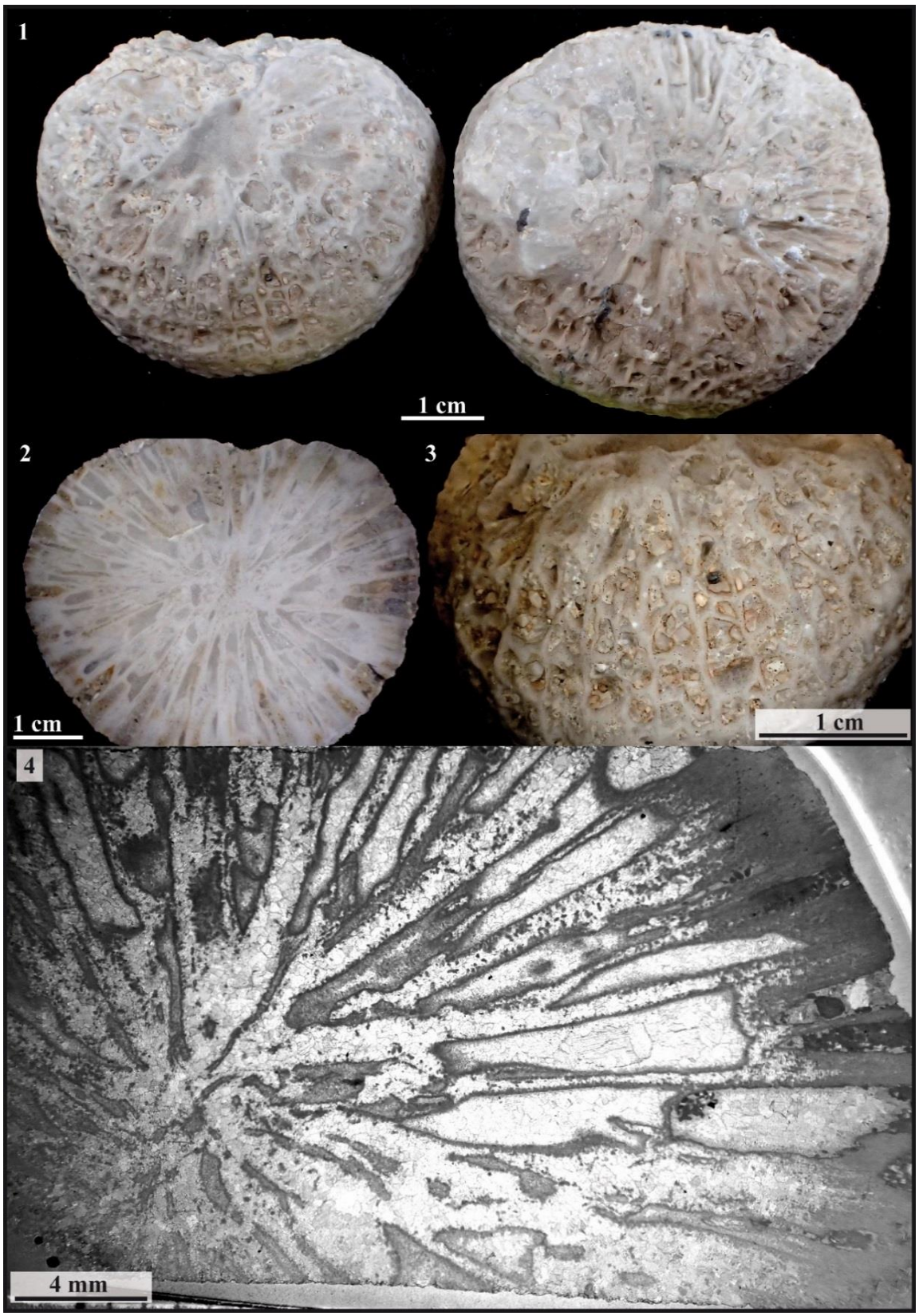


Figure 3.21 – *Coryphyllia subregularis*

Famille : Actinastreidae Alloiteau, 1952
Genre : *Cyathocoenia* Duncan, 1867
Espèces originellement incluses : *C. dendroidea* Duncan, 1867, *C. incrustans* Duncan, 1867, *C. costata* Duncan, 1867
Espèce type : *Cyathocoenia incrustans* Duncan, 1867, p. 28, pl. 4 fig. 1, 2; désignation subséquente par Wells, 1936, p. 105
Remarques: ce genre se distingue au sein de la famille des Actinastreidae par l'absence de columelle à l'axe des calices.
Statut : disponible, valide.

Cyathocoenia faugeresi (Beauvais, 1986)

Fig. 3.22

Synonymie :

v. 1986 *Isastrocoenia? Faugeresi* - Beauvais p.39, pl.9 fig.3 et txt-fig.28.

Matériel disponible (3 spécimens): l'holotype R11631 (collections MNHN) ; 1603A8-5 ; 1603A8-9 (collections CPUN).

Description: polypier cérioïde massif formant des petites colonies arrondies de quelques centimètres de diamètre. Les calices sont subcirculaires à polygonaux et se multiplient par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes droits, libres ou jointifs, subcompacts à structure trabéculaire bien définie mais parfois irrégulière produisant des petits granules irréguliers sur les faces latérales. Le bord interne des septes est parfois renflé voire paliforme. L'appareil septal s'organise en 3 ordres de grandeur distincts et il arrive que les septes de premier ordre se soudent au centre du calice en profondeur. Pas de columelle mais les projections trabéculaires au bord interne des septes donne parfois l'impression d'une faible columelle papilleuse en vue distale. L'endothèque est formée de dissépiments vésiculeux. Synapticules présents. Muraille présente, elle semble septothécale incomplète (poreuse). Pas d'holothèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 1,5 à 4,2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 1,8 à 4,5 mm – Nombre de septes (Ns) : 28 à 40 – Densité septale (Sd) : 5 à 7 par 1 mm

Rapports et différences : diffère de *Cyathocoenia* sp.1 décrit ci-après par des calices et nombre de septes plus importants ainsi qu'une ornementation plus prononcée des faces latérales créant parfois des synapticules.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou (Maroc).

♦

Remarks: this genus can be distinguished among the family of the Actinastreidae by the lack of columella in the axis of the calices.

Studied material (3 specimens): the holotype R11631 (collections MNHN); 1603A8-5; 1603A8-9 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum forming small, rounded, pluricentrimetric colonies. The calices are subcircular to polygonal and multiply by extracalicular budding. Radial elements are straight, free or joined, subcompact septa with well-defined but quite irregular trabecular structure producing tiny irregular granules on lateral faces. The inner edge of septa is sometimes swollen or paliform. The septal apparatus is organized in 3 distinct size orders and sometimes the first-order septa join each other in the center of the calix in depth. No columella but the projection of trabeculae from the inner edges of septa sometimes look like a weak papillose columella in distal view. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae present. Wall present, it seems septothecal and incomplete (porous). No holotheca observed.

Calicular diameter: 1.5 to 4.2 mm – Distance between calices centers: 1.8 to 4.5 mm – Number of septa: 28 to 40 – Septal density: 5 to 7 per 1 mm

Similarities and differences: differs from *Cyathocoenia* sp.1 described after by higher calices diameters and number of septa and also by a more marked ornamentation on lateral faces of septa that sometimes creates synapticulae.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle / Upper Toarcian of Amellagou (Morocco).

Fig.3.22.1 : Vue distale du spécimen CPUN 1603A8-9.
Fig.3.22.2 : Vue distale du spécimen CPUN 1603A8-5.
Fig.3.22.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 1603A8-9.
Fig.3.22.4 : Vue distale de l'holotype MNHN R11631.
Fig.3.22.5 : Détail d'un calice de l'holotype MNHN R11631.

♦

Fig.3.22.1 : Distal view of the specimen CPUN 1603A8-9.
Fig.3.22.2 : Distal view of the specimen CPUN 1603A8-5.
Fig.3.22.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN 1603A8-9.
Fig.3.22.4 : Distal view of the holotype MNHN R11631.
Fig.3.22.5 : Detail of one calix of the holotype MNHN R11631.

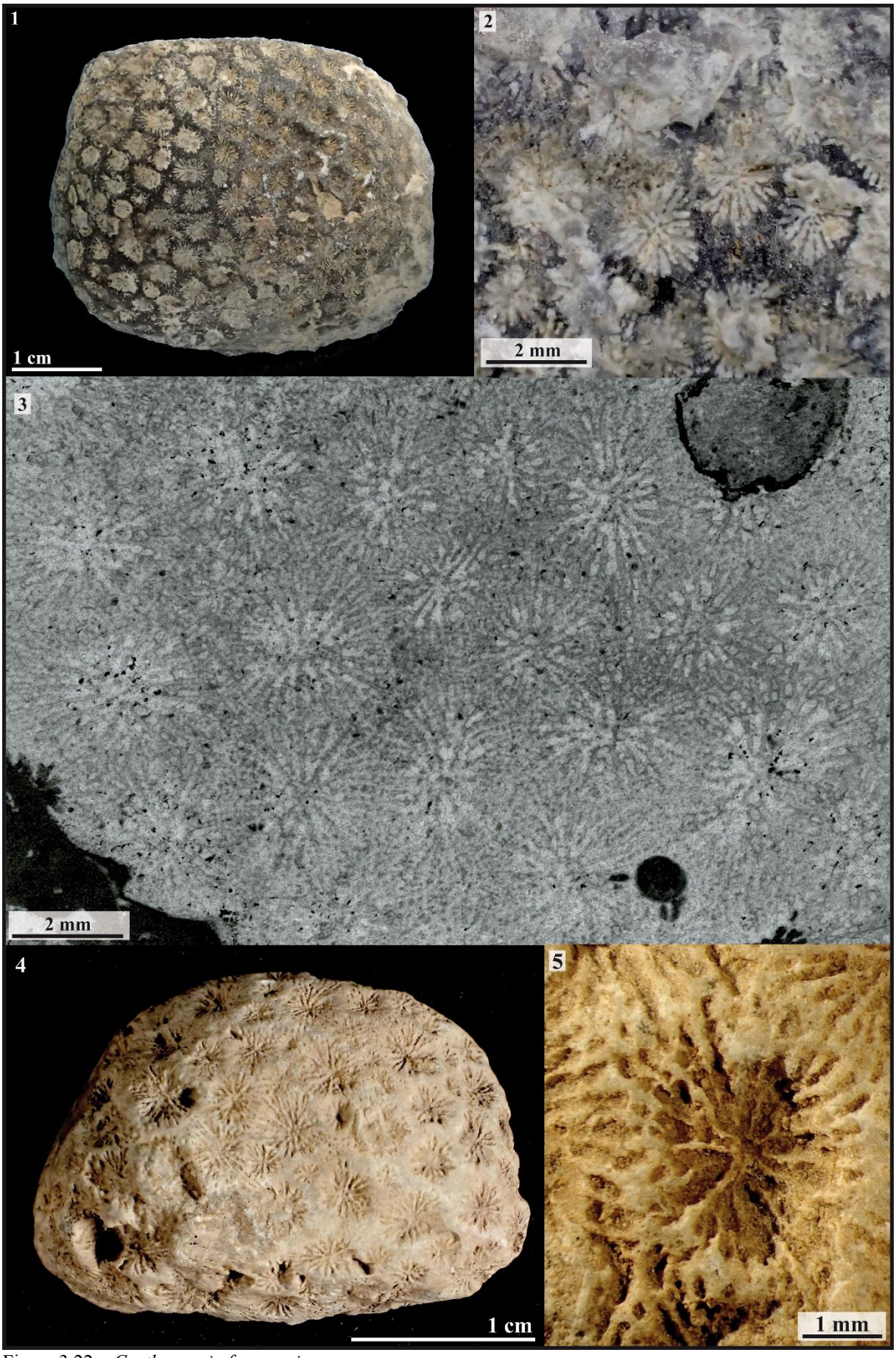


Figure 3.22 – *Cyathocoenia faugeresi*

Famille : Actinastreidae Alloiteau, 1952
Genre : *Cyathocoenia* Duncan, 1867
Espèces originellement incluses : *C. dendroidea* Duncan, 1867, *C. incrustans* Duncan, 1867, *C. costata* Duncan, 1867
Espèce type : *Cyathocoenia incrustans* Duncan, 1867, p. 28, pl. 4 fig. 1, 2; désignation subséquente par Wells, 1936, p. 105
Remarques: ce genre se distingue au sein de la famille des Actinastreidae par l'absence de columelle à l'axe des calices.
Statut : disponible, valide.

Cyathocoenia sp. 1

Fig. 3.23

Matériel disponible (8 spécimens): 1603A8-4 ; 1603A8-5; 2603A1-9; A128-1; A130; A135; A142-1; A142-3 (collections CPUN).

Description: polypier cérioïde massif formant des petites colonies arrondies de quelques centimètres de diamètre. Les calices sont subcirculaires à polygonaux et se multiplient par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes droits, libres ou jointifs, subcompacts à structure trabéculaire bien définie mais parfois irrégulière produisant des petits granules irréguliers sur les faces latérales. Le bord interne des septes est parfois renflé voire paliforme. L'appareil septal s'organise en 2 ordres de grandeur distincts. Pas de columelle. L'endothèque est formée de dissépiments vésiculeux. Synapticules non observés. Muraille présente, elle semble septothécale incomplète (poreuse). Pas d'holothèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 1,2 à 1,6 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 1,2 à 2,2 mm – Nombre de septes (Ns) : 14 à 22 – Densité septale (Sd) : 5 à 6 par 1 mm.

Rapports et différences : diffère de *Cyathocoenia* sp.2 décrit ci-après par des calices et nombre de septes plus réduits ainsi qu'une ornementation plus discrète des faces latérales.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou (Maroc).

♦

Remarks: this genus can be distinguished among the family of the Actinastreidae by the lack of columella in the axis of the calices.

Studied material (8 specimens): 1603A8-4 ; 1603A8-5; 2603A1-9; A128; A130; A135; A142-1; A142-3 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum forming small, rounded, pluricentrimetric colonies. The calices are subcircular to polygonal and multiply by extracalicular budding. Radial elements are straight, free or joined, subcompact septa with well-defined but quite irregular trabecular structure producing tiny irregular granules on lateral faces. The inner edge of septa is sometimes swollen or paliform. The septal apparatus is organized in 2 distinct size orders. No columella. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae not observed. Wall present, it seems septothecal and incomplete (porous). No holotheca observed.

Calicular diameter: 1.2 to 1.6 mm – Distance between calices centers: 1.2 to 2.2 mm – Number of septa: 14 to 22 – Septal density: 5 to 6 per 1 mm

Similarities and differences: differs from *Cyathocoenia* sp.2 described below by smaller calices diameters and number of septa and also by a more discrete ornamentation on lateral faces of septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle / Upper Toarcian of Amellagou (Morocco).

Fig.3.23.1 : Vue distale du spécimen CPUN A128.
Fig.3.23.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN A142-1.
Fig.3.23.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 1603A8-4.
Fig.3.23.4 : Détail en vue distale du spécimen CPUN A128.

Fig.3.23.5 : Détail en coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN A142-1

♦

Fig.3.23.1 : Distal view of the specimen CPUN A128.
Fig.3.23.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN A142-1.
Fig.3.23.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN 1603A8-4.
Fig.3.23.4 : Detail in distal view of the specimen CPUN A128.
Fig.3.23.5 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN A142-1

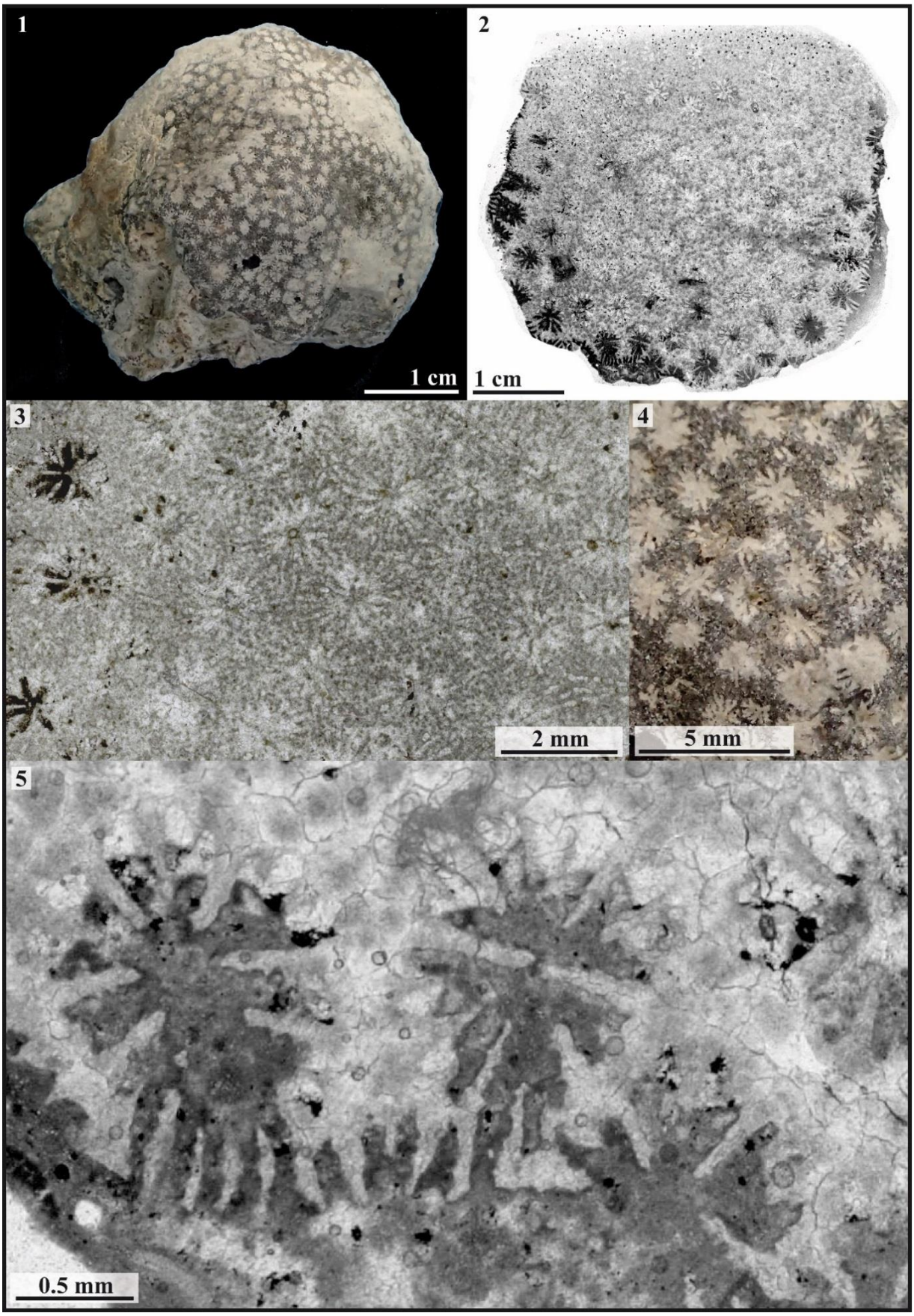


Figure 3.23 – *Cyathocoenia* sp. 1

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Dermosmilia* Koby, 1884
Espèces originellement incluses: *D. crassa* (d'Orbigny, 1850) *D. laxata* (Etallon, 1864), *D. divergens* Koby, 1884, *D. arborescens* Koby, 1884, *D. corymbosa* Koby, 1884, *D. etalloni* Koby 1884, *D. rugosa* Koby 1884
Espèce type : *Dermosmilia divergens* Koby, 1884 p. 196, pl. 51 fig. 6-8, désignation subséquente par Wells, 1936, p. 107
Statut : disponible, valide.

Dermosmilia sp. 1

Fig. 3.24

Matériel disponible (2 spécimens): AM2603A1-1, AM1603A3E1 (collections CPUN).

Description : colonie phacéloïde à calices cylindriques subparallèles se multipliant par gemmation intracalicinale. Les éléments radiaires sont subcompacts droits ou courbes. Les faces latérales des septes sont ornées de granules pointues ou aplaties à disposition irrégulière qui donnent parfois au septe une structure d'aspect montlivaltide. Le bord interne est orné de dents trabéculaires orientées vers la partie distale du calice qui forment parfois par projection une columelle papilleuse dans l'espace axial du calice. Les trabécules, régulièrement disposées, tendent à se verticaliser au bord interne du septe. L'endothèque est abondante, formée de dissépiments tabulaires et vésiculeux. Synapticules probablement présents. Une muraille épicostale de nature possiblement parathécale enveloppe les polypiérites.

Diamètre des calices (Cd) : 9 à 13,7 mm – Densité septale (Sd): 6 par 2 mm – Nombre de septes (Ns) : 72 à 90 – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 8,2 à 18,2 mm

Rapports et différences : ce taxon correspond au genre *Dermosmilia* car il présente une structure septale mimant la structure montlivaltide mais plus irrégulière à granules parfois aplatis et avec un bord interne à dents trabéculaires formant une columelle papilleuse. Ce dernier caractère le distingue facilement du genre *Thecosmilia*.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen/supérieur d' Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): AM2603A1-1, AM1603A3E1 (collections CPUN).

Description: phaceloid corallite with subparallel cylindrical calices. Intracalicinal increase. Radial elements are subcompact, straight or curved. Lateral faces of septa hold irregularly arranged, sharp or flattened granules, which gives to septa a montlivaltide-like structure. The inner edge is ornamented with upward trabecular teeth, which create sometimes a papillose columella by projection in the axial zone. The regularly arranged trabeculae tend to verticalise at the inner edge of septa (Figure x.). Endotheca abundant, made of tabular and vesiculous dissepiments. Synapticulae probably present. Epicostal wall, possibly parathecal.

Calicular diameter: 9 to 13.7 mm – Septal density: 6 for 2 mm – Number of septa: 72 to 90 – Distance between calices centers: 8.2 to 18.2 mm

Similarities and differences: this taxon corresponds to the genus *Dermosmilia* because of its irregular montlivaltide-like septal structure with granules sometimes flattened and trabecular teeth along the inner edge forming a papillose columella. This last character makes this taxon easy to distinguish from the genus *Thecosmilia*.

Geographic and stratigraphic ranges: middle / upper Toarcian of High Atlas of Morocco (Amellagou).

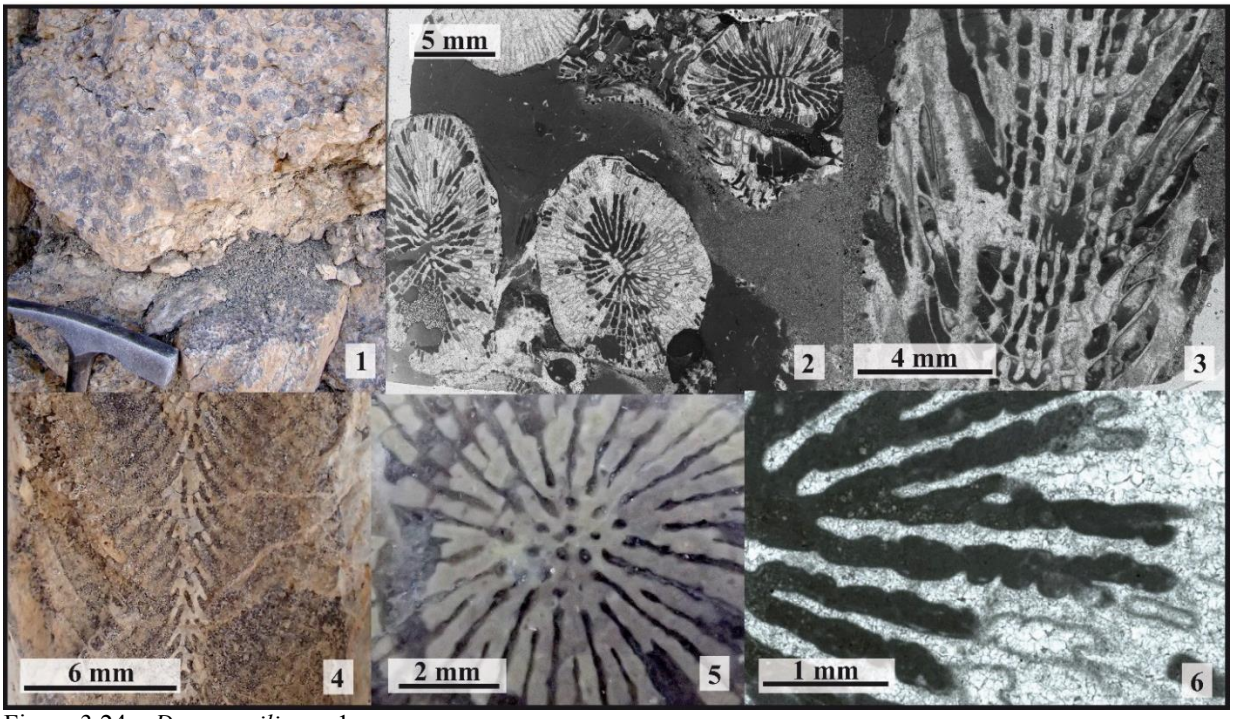


Figure 3.24 – *Dermosmilia* sp. 1

Fig.3.24.1 : Colonie de *Dermosmilia* sp. 1 photographiée sur le terrain (Amellagou, Maroc)
Fig.3.24.2 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN AM2603A1-1.
Fig.3.24.3 : Coupe longitudinale en lame mince d'un calice du spécimen CPUN AM2603A1-1 révélant l'endothèque à dissépiments tabulaires et vésiculeux.
Fig.3.24.4 : Coupe longitudinale observée sur le terrain révélant la structure trabéculaire des septes et la projection des trabécules dans l'espace axial à l'origine des dents sur le bord interne des septes et de la columelle papilleuse (Amellagou, Maroc).
Fig.3.24.5 : Détail en section transversale d'un calice à columelle papilleuse bien développée (spécimen CPUN AM2603A1-1).
Fig.3.24.6 : Détail en section transversale de la structure septale mimétique des septes montlivaltides (spécimen CPUN AM2603A1-1).

♦

Fig.3.24.1 : *Dermosmilia* sp. 1 colony pictured in the Field (Amellagou, Morocco)
Fig.3.24.2 : Transverse thin section in the specimen CPUN AM2603A1-1.
Fig.3.24.3 : Longitudinal thin section in the specimen CPUN AM2603A1-1 showing the endotheca made of vesicular and tabular dissepiments.
Fig.3.24.4 : Longitudinal section observed in the field, revealing the trabecular frame of septa and the projection of trabeculae in the axis of the corallite, which creates the teeth along the inner edge of septa and the papillose columella (Amellagou, Morocco).
Fig.3.24.5 : Detail in transverse section of a calix with well-developed papillose columella (specimen CPUN AM2603A1-1).
Fig.3.24.6 : Detail in transverse thin section of the mimetic montlivaltid structure of septa (specimen CPUN AM2603A1-1).

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Dimorpharaea* Fromentel, 1861
Espèces originellement incluses : *D. convexa* Fromentel, 1861 *D. koechlini* (Haime in Milne Edwards, 1860)
Espèce type : *Microsolena koechlini* Haime in Milne Edwards, 1860, designated by Gregory, 1900.
Statut : disponible, valide.

Dimorpharaea sp. 1

Fig. 3.25

Matériel disponible (1 spécimen): MA1004E5-6 (collections CPUN).

Description: colonie fungiforme thamnastérioïde dont les calices sont organisés selon un mode de gemmation circumoral : un calice parent au centre génère des calices fils autour de lui ce qui produit une organisation en cercles concentriques de calices de diamètres décroissants du centre vers la périphérie. Les éléments radiaires sont des lames biseptales droites ou flexueuses, poreuses de structure pennulaire typiquement microsolénide. Une petite columelle papilleuse formée par projection des trabécules septaux apparaît parfois en profondeur au centre des calices. L'endothèque est faite de fins dissépiments vésiculeux. Synapticules présents. Pas de muraille entre les calices. Une holothèque plissée concentriquement recouvre la surface inférieure du polypier.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 6 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3 à 7 mm – Nombre de septes (Ns) : 15 à 26 – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : environ 6 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): MA1004E5-6 (collections CPUN).

Description: fungiform thamnasterioid colony with calices following a circumaxial mode of gemmation: an initial calix at the center of the colony produced younger calices all around him and so on, producing a concentric organization of calices that are smaller from the center to the periphery of the colony. Radial elements are straight or flexuous, porous biseptal blades with typically microsolenid pennular structures. A weak papillose columella made of the projection of septal trabeculae sometimes appear in depth. Endotheca made of thin vesicular dissepiments. Synapticulae present. No wall between the calices. A concentrically wrinkled holotheca covers the base of the colony.

Calicular diameter: 4 to 6 mm – Distance between calices centers: 3 to 7 mm – Number of septa: 15 to 26 – Septal density: 5 per 2 mm – Trabecular density (Td): circa 6 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco)

Fig.3.25.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E5-6.
Fig.3.25.2 : Vue proximale du spécimen CPUN MA1004E5-6.
Fig.3.25.3 : Coupe longitudinale du spécimen CPUN MA1004E5-6.
Fig.3.25.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-6.

♦

Fig.3.25.1 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E5-6.
Fig.3.25.2 : Proximal view of the specimen CPUN MA1004E5-6.
Fig.3.25.3 : Longitudinal section of the specimen CPUN MA1004E5-6.
Fig.3.25.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E5-6.

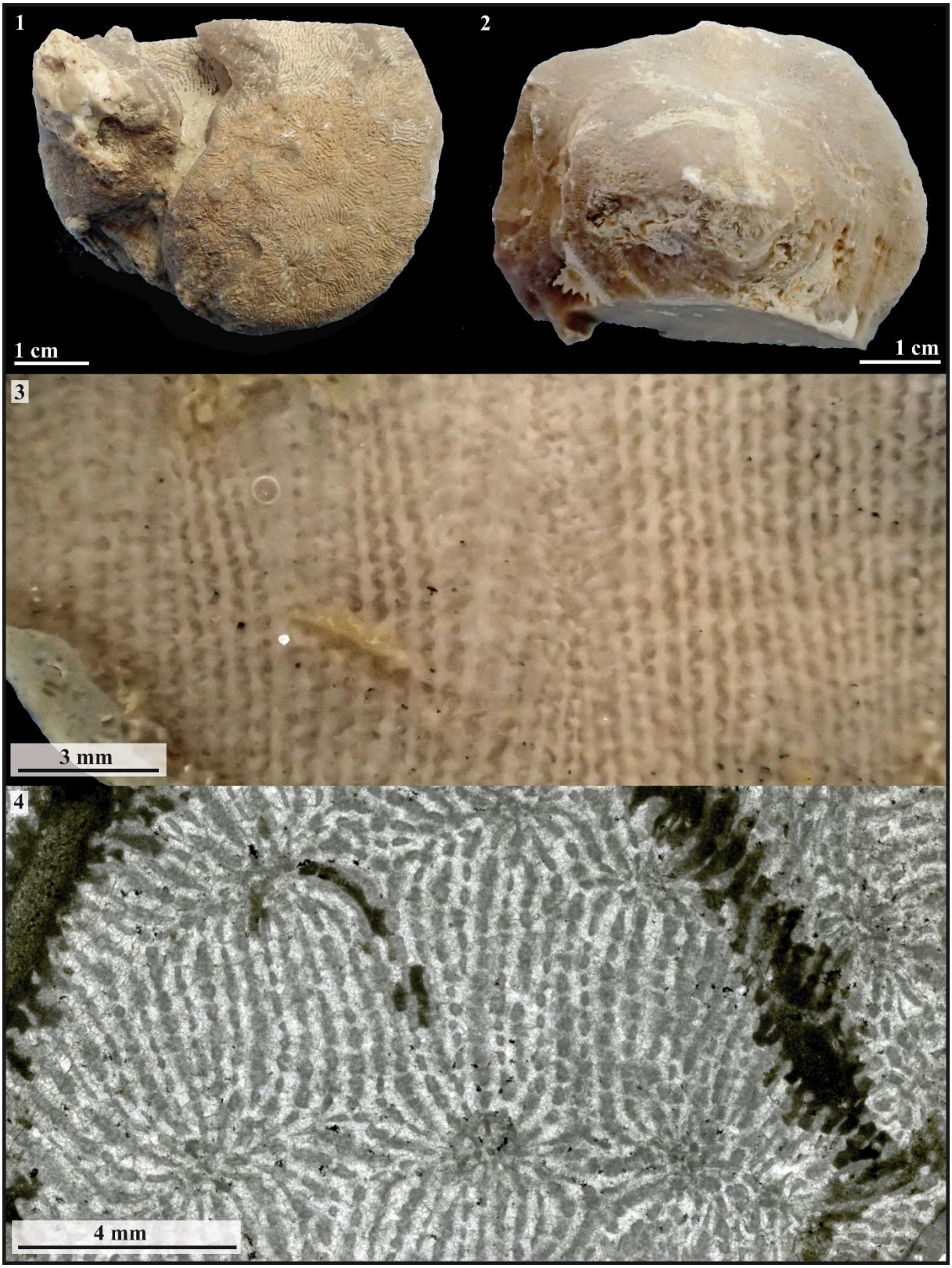


Figure 3.25 – *Dimorpharaea* sp. 1

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Dimorphastrea* Orbigny, 1850
Espèces originellement incluses : *D. grandiflora* Orbigny, 1850, *D. crassisepta* Orbigny, 1850, *D. alternata* Orbigny, 1850, *D. bellula* Orbigny, 1850, *D. excavata* Orbigny, 1850
Espèce type : *Dimorphastrea grandiflora* d'Orbigny, 1850, vol. 2, p. 93 désignation par Gregory, 1900.
Synonymie :

Leptophyllastraea Oppenheim, 1930, p. 140

Statut : disponible, valide.

Dimorphastrea? menchikoffi (Beauvais, 1986)

Fig. 3.26

Matériel disponible (1 spécimen): R11641 (collection MNHN).

Description: petite colonie thamnastérioïde fungiforme fixée par un pédoncule. Les calices sont organisés de façon concentrique ce qui suggère un mode de gemmation circumoral. Les éléments radiaires sont des lames biseptales droites ou flexueuses, subcompactes ou poreuses (une lame mince serait nécessaire pour trancher) portant des pennules. Une columelle papilleuse formée par projection des trabécules septaux apparaît à l'axe des calices. L'endothèque n'a pas été observée mais elle serait rare d'après Beauvais 1986. Synapticules probablement présents. Pas de muraille entre les calices. Une holothèque plissée concentriquement recouvre la surface inférieure du polypier.

Diamètre des calices (Cd) : environ 2 à 4 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2 à 4 mm – Nombre de septes (Ns) : 23 à 38 – Densité septale (Sd) : 6 à 7 par 2 mm

Remarques : nous maintenons avec doute ce spécimen au sein du genre *Dimorphastrea* Orbigny, 1850 (et non *Dimorphastraea* De Fromentel, 1857 comme il fût nommé dans Beauvais (1986)), attendu que la préparation du spécimen ne permet pas d'affirmer que les septes soient compacts. Une lame mince serait nécessaire pour vérifier qu'il ne s'agit pas d'une espèce du genre *Dimorpharaea* Fromentel, 1861.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Beni Tadjit (Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): R11641 (collection MNHN).

Description: small, fungiform thamnasterioid colony fixed by a peduncle. Calices are concentrically arranged, suggesting a circumoral mode of gemmation. Radial elements are pennular, straight or flexuous biseptal blades that are subcompact or porous (a thin section would be necessary to conclude about this question). The projections of dissociated septal trabeculae at the axis of the corallite produce a papillose columella. Endotheca not observed but it would be rare according to Beauvais 1986. Synapticulae probably present. No wall separating the calices. A concentrically wrinkled holotheca covers the base of the colony.

Calicular diameter: approximately 2 to 4 mm – Distance between calices centers: 2 to 4 mm – Number of septa: 23 to 38 – Septal density: 6 to 7 per 2 mm

Remarks: we maintain with doubt this specimen among the genus *Dimorphastrea* Orbigny, 1850 (and not *Dimorphastraea* De Fromentel, 1857 as it was described in Beauvais (1986)) because the specimen preparation do not allow to comfit that septa are compact. A thin section would be necessary to verify that this taxon does not allow to *Dimorpharaea* Fromentel, 1861.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Beni Tadjit (Morocco).

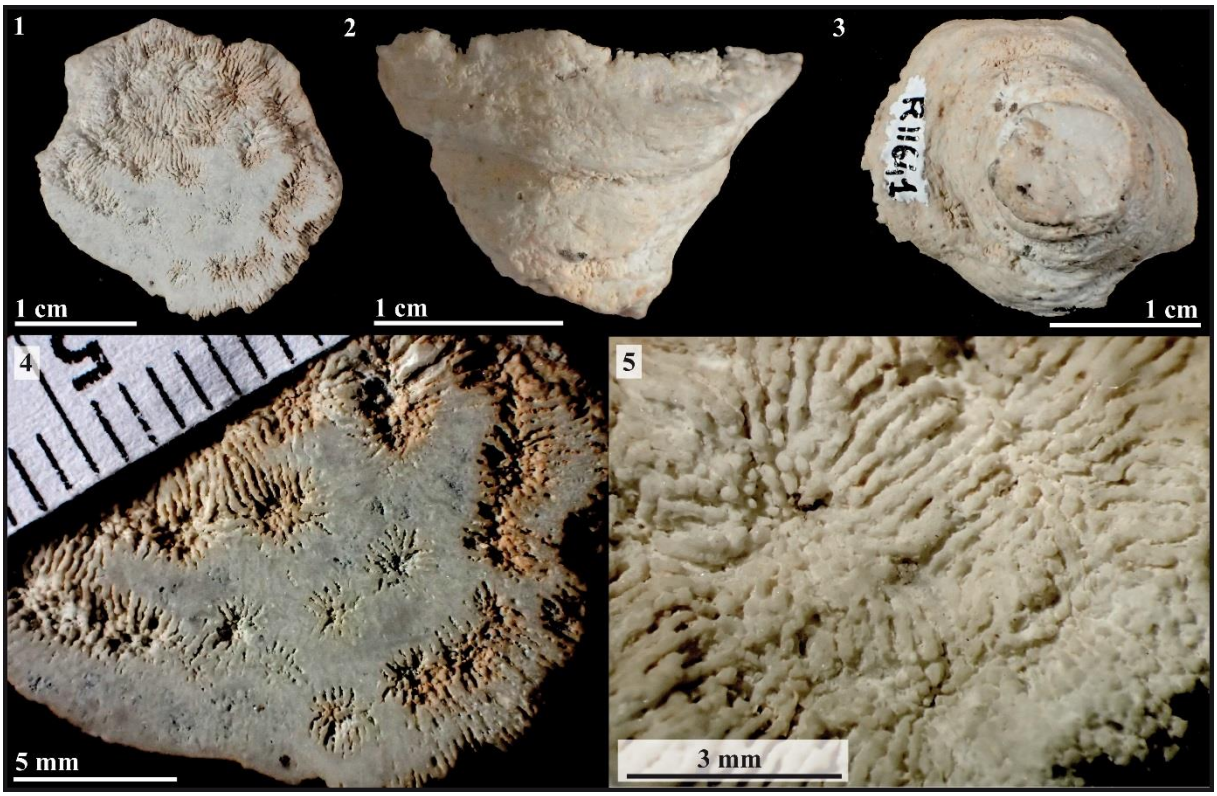


Figure 3.26 – *Dimorphastrea menchikoffi?*

Fig.3.26.1 : Vue distale du spécimen MNHN R11641.
Fig.3.26.2 : Vue latérale du spécimen MNHN R11641.
Fig.3.26.3 : Vue proximale du spécimen MNHN R11641.
Fig.3.26.4 : Détail en vue distale du spécimen MNHN R11641.
Fig.3.26.5 : Détail en vue distale du spécimen MNHN R11641.

♦

Fig.3.26.1 : Distal view of the specimen MNHN R11641.
Fig.3.26.2 : Lateral view of the specimen MNHN R11641.
Fig.3.26.3 : Proximal view of the specimen MNHN R11641.
Fig.3.26.4 : Detail in distal view of the specimen MNHN R11641.
Fig.3.26.5 : Detail in distal view of the specimen MNHN R11641.

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Dimorphastrea* Orbigny, 1850
Espèces originellement incluses : *D. grandiflora* Orbigny, 1850, *D. crassisepta* Orbigny, 1850, *D. alternata* Orbigny 1850, *D. bellula* Orbigny, 1850, *D. excavata* Orbigny, 1850
Espèce type : *Dimorphastrea grandiflora* d'Orbigny, 1850, vol. 2, p. 93 désignation par Gregory, 1900.
Synonymie :

Leptophyllastraea Oppenheim, 1930, p. 140

Statut : disponible, valide.

Dimorphastrea sp. 1

Fig. 3.27

Matériel disponible (4 spécimens): MA1004E3-2, MA1004E4-9, MA1004E4-32, MA1004E4-33 (collections CPUN).

Description: colonie thamnastérioïde dont les calices sont organisés selon un mode de gemmation circumoral : un calice parent au centre génère des calices fils autour de lui ce qui produit une organisation en cercles concentriques de calices de diamètres décroissants du centre vers la périphérie. Les éléments radiaires sont des lames biseptales droites ou flexueuses (parfois pétaloïdes), subcompactes, pennulaires. Une columelle papilleuse formée par projection des trabécules septaux apparaît parfois en profondeur au centre des calices. L'endothèque est faite de dissépiments vésiculeux fins. Synapticules présents. Pas de muraille entre les calices. Une holothèque plissée concentriquement recouvre la surface inférieure du polypier.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 10 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3,2 à 6,8 mm – Nombre de septes (Ns) : 23 à 44 – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Rapports et différences : se distingue de *Dimorphastrea? menchikoffi* Beauvais, 1986 par des calices plus grands et une densité septale moindre

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (4 specimens): MA1004E3-2, MA1004E4-9, MA1004E4-32, MA1004E4-33 (collections CPUN).

Description: thamnasterioid colony with calices following a circumoral mode of gemmation: an initial calix at the center of the colony produced younger calices all around him and so on, producing a concentric organization of calices that are smaller from the center to the periphery of the colony. Radial elements are straight or flexuous (sometimes petaloid), subcompact biseptal blades with lateral faces ornamented with pennulae. A papillose columella made of the projection of septal trabeculae sometimes appear in depth. Endotheca made of thin vesicular dissepiments. Synapticulae present. No wall between the calices. A concentrically wrinkled holotheca covers the base of the colony.

Calicular diameter: 4 to 10 mm – Distance between calices centers: 3.2 to 6.8 mm – Number of septa: 23 to 44 – Septal density: 5 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Dimorphastrea? menchikoffi* Beauvais, 1986 by larger calices and a lower septal density.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco)

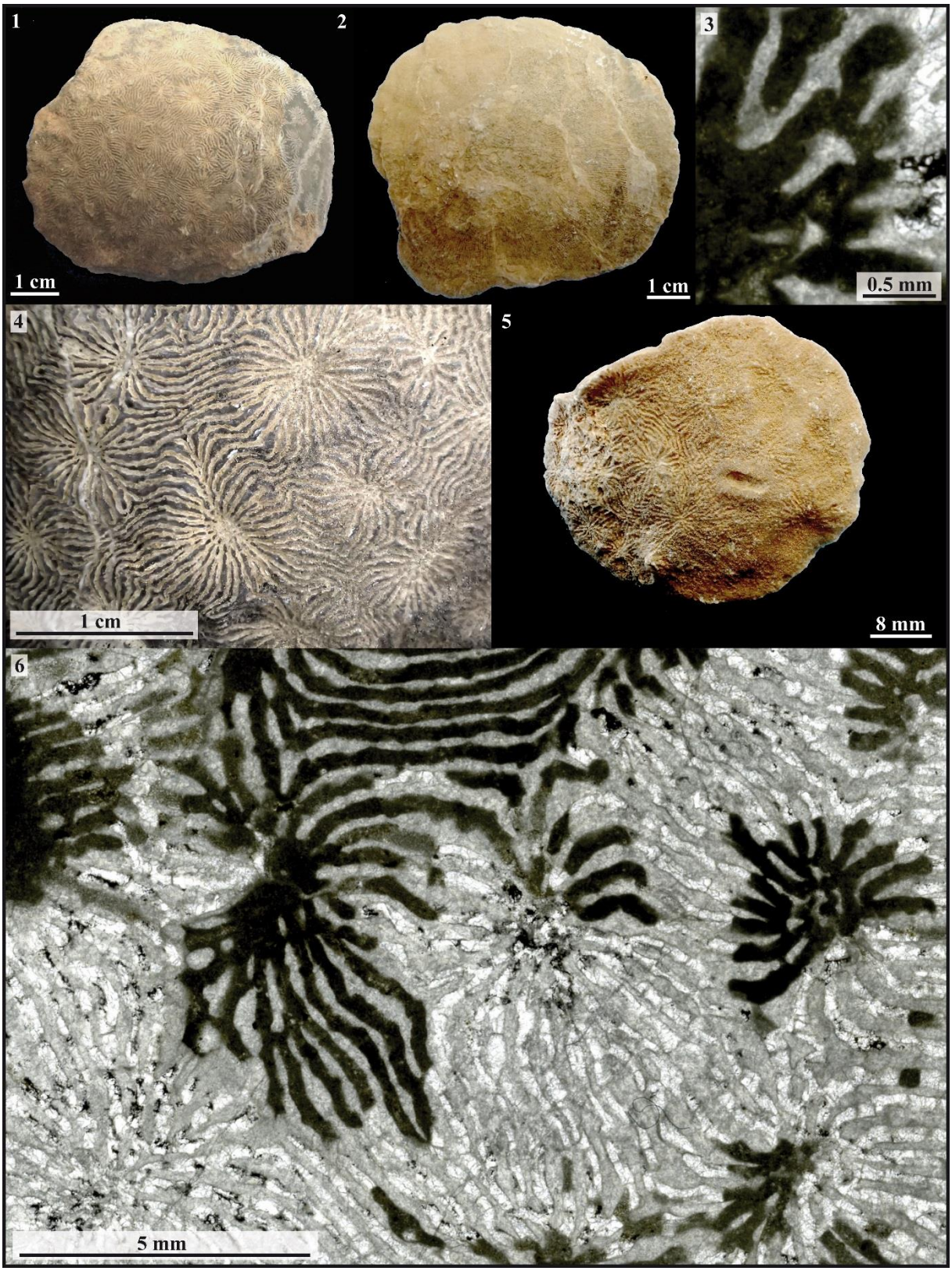


Figure 3.27 – *Dimorphastrea* sp. 1

Fig.3.27.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E3-2.
Fig.3.27.2 : Vue proximale du spécimen CPUN MA1004E3-2.
Fig.3.27.3 : Détail en coupe transversale en lame mince de l'ornementation septale pennulaire du spécimen CPUN MA1004E4-9.
Fig.3.27.4 : Détail en vue distale du spécimen CPUN MA1004E3-2.
Fig.3.27.5 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-32.

Fig.3.27.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E4-9.

♦

Fig.3.27.1 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E3-2.
Fig.3.27.2 : Proximal view of the specimen CPUN MA1004E3-2.
Fig.3.27.3 : Detail in transverse thin section of the pennular septal structure of the specimen CPUN MA1004E4-9.
Fig.3.27.4 : Detail in distal view of the specimen CPUN MA1004E3-2.
Fig.3.27.5 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-32.
Fig.3.27.6 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E4-9.

Famille : Stylinidae d'Orbigny, 1851
Genre : *Diplocoenia* Fromentel, 1857
Espèces originellement incluses : *Diplocoenia mirabilis* Fromentel, 1857.
Espèce type : *Diplocoenia mirabilis* Fromentel, 1857 par monotypie.
Remarque : ce genre est le seul au sein de la famille des Stylinidae à présenter une structure coloniale cérioïde.
Statut : disponible, valide.

Diplocoenia sp. 1

Fig. 3.28

Synonymie :

v. 2011 *Diplocoenia*? sp. - Lathuilière p.539, pl. II, fig.3-4.

Matériel disponible (13 spécimens): MAM10 ; MA0804E2-13,14 ; MA1004E4-8,19,20,21,22,23,24,25,26 ; MA1004E5-8 (collection CPUN).

Description : colonie cérioïde d'aspect plocoïde, massive ou lamellaire encroûtante à bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes droits, compacts et libres à l'exception des septes majeurs qui peuvent se souder entre eux par leur bord interne ou rejoindre la columelle. Les faces latérales des septes sont lisses ou portent de rares granules et le bord interne est muni d'auricules hastiformes caractéristiques du genre Diplocoenia (voir Zaman, 2012). Une columelle d'aspect variable, apparaissant tantôt pariétale liée aux septes et tantôt libre et styliforme s'élève à l'axe de la majorité des calices mais est parfois absente. Muraille zigzagante discontinue de nature indéterminée. Endothèque formée de dissépiments vésiculeux. Des bandes de croissances d'épaisseur 0,5 à 0,9 mm sont visibles en coupe longitudinale.

Diamètre des calices (Cd) : 2.1 à 3,5 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2 à 5 mm – Nombre de septes (Ns) : 26 à 34 – Densité septale (Sd) : 4 à 5 par 1 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remark: this genus is the only one among the Stylinidae family with a cerioid colonial structure.

Studied material (13 specimens): MAM10 ; MA0804E2-13,14 ; MA1004E4-8,19,20,21,22,23,24,25,26 ; MA1004E5-8 (collection UHP).

Description: cerioid of plocoid appearance, massive or lamellar encrusting colony with intracalicular mode of budding. Radial elements are straight, compact, free septa except the major septa that sometimes reach the columella. Lateral faces are smooth or sparsely granulated and the inner edge of first size-orders septa is ornamented with periodic hastiform auriculae typical of the genus Diplocoenia (see Zaman, 2012). Columella generally present, varying in aspect: it looks sometimes parietal and linked to the septa or sometimes free and styliform. Wavy discontinuous wall of unknown nature. Endotheca made of vesicular dissepiments. Growth bands of 0.5 to 0.9 mm in width can be observed in longitudinal section.

Calicular diameter: 2.1 to 3.5 mm – Distance between calices: 2 to 5 mm – Number of septa: 26 to 34 – Septal density: 4 to 5 for 1 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

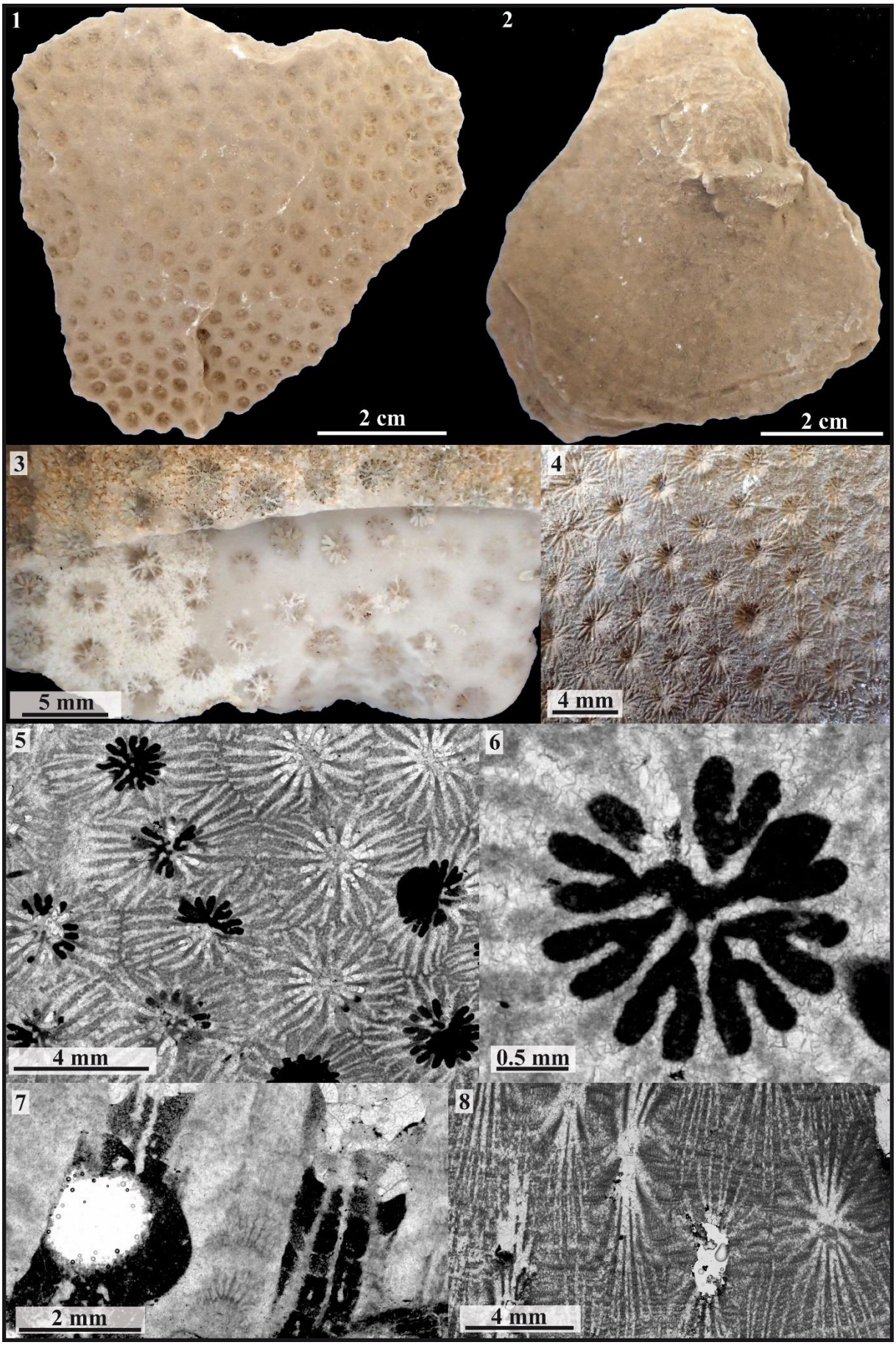


Figure 3.28 – *Diplocoenia* sp. 1

Fig.3.28.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-22.
Fig.3.28.2 : Vue proximale du spécimen CPUN MA1004E4-22.
Fig.3.28.3 : Section transversale dans le spécimen CPUN MA1004E4-19.
Fig.3.28.4 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-24.
Fig.3.28.5 : Section transversale en lame mince dans le spécimen CPUN MA1004E4-8.
Fig.3.28.6 : Détail d'un calice avec auricules hastiformes en section transversale en lame mince dans le spécimen CPUN MA1004E4-8.
Fig.3.28.7 : Section longitudinale en lame mince dans le spécimen CPUN MA1004E4-8.
Fig.3.28.8 : Section oblique en lame mince dans le spécimen MA0804E1-14.

♦

Fig.3.28.1 : Distal view of specimen CPUN MA1004E4-22.
Fig.3.28.2 : Proximal view of specimen CPUN MA1004E4-22.
Fig.3.28.3 : transverse section in specimen CPUN MA1004E4-19.
Fig.3.28.4 : Distal view of specimen CPUN MA1004E4-24.
Fig.3.28.5 : Transverse thin section in specimen CPUN MA1004E4-8.
Fig.3.28.6 : Detail in transverse thin section of one calix with hastiform auriculae in the specimen CPUN MA1004E4-8.
Fig.3.28.7 : Longitudinal thin section in specimen CPUN MA1004E4-8.
Fig.3.28.8 : Oblique thin section in the specimen MA0804E1-14.

Famille : Reimaniphylliidae Melnikova, 1975
Genre : *Distichophyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Montlivaltia norica* Frech, 1890: 39: pl. 3, fig. 8,9; pl. 10, fig. 1-5, pl. 18, fig. 17, par désignation originale.
Remarque: le genre diffère de *Coryphyllia* par une ligne médio-septale zigzaguée, des dépôts laminaires épais de stéréome en faisceaux de fibres sur les faces latérales des septes et l'absence de septes lonsdaléoïdes.
Statut : disponible, valide.

Distichophyllia sp.1

Fig. 3.29

Matériel disponible (3 spécimens): 2703A3-4 ; AM16179-4 ; CDAm2 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire conique à angle apical variable, subcirculaire à elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes pour les septes de premier ordre, fins pour les derniers ordres, souvent zigzagués et organisés en 3 ou 4 ordres de grandeur suivant une symétrie hexamérale bien conservée. Ils sont compacts, libres, ornés de granules parfois atténués par des dépôts laminaires de stéréome sur les faces latérales. Pas de columelle mais une fossette axiale parfois allongée définissant alors une symétrie bilatérale. L'endothèque est constituée de dissépiments vésiculeux. Muraille parathécale discontinue. Une épithèque épicostale *l.s.* recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 18,5 à 26 mm – Nombre de septes (Ns) : 45 à 50 – Densité septale (Sd) : 2 à 3 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remark: the genus differs from Coryphyllia by a midseptal line in zigzag, thick fibrous and laminar stereome deposits on lateral faces and the lack of lonsdaleoid septa.

Studied material (3 specimens): 2703A3-4 ; AM16179-4 ; CDAm2 (collections CPUN).

Description: solitary, conical corallum, subcircular to elliptical with varying apical angle. Radial elements are bicuneiform costosepta for the first order, thin for the last ones, often in zigzag and organized in 3 or 4 size orders following a relatively strict hexameral symmetry. Septa are compact, free, ornamented with granules sometimes attenuated by stereome layers deposited on lateral faces. No columella but an axial fossa sometimes elongated defining a bilateral symmetry. Endotheca made of vesicular dissepiments. Wall parathecal, incomplete. An epicostal epitheca *l.s.* covers the external parts of the corallum.

Calicular diameter: 18.5 to 26 mm – Number of septa: 45 to 50 – Septal density: 2 to 3 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian from Amellagou (High Atlas, Morocco).

Fig.3.29.1 : Vue distale du spécimen CPUN CDAm2.
Fig.3.29.2 : Coupe transversale dans le spécimen CPUN AM16179-4.
Fig.3.29.3 : Coupe transversale polie dans le spécimen CDAm2.
Fig.3.29.4 : Vue latérale du spécimen CPUN CDAm2 avant section.
Fig.3.29.5 : Détail en section transversale de la structure septale du spécimen 2703A3-4.
Fig.3.29.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen AM16179-4.

♦

Fig.3.29.1 : Distal view of the specimen CPUN CDAm2.
Fig.3.29.2 : Transverse section in the specimen CPUN AM16179-4.
Fig.3.29.3 : Transverse polished section in the specimen CDAm2.
Fig.3.29.4 : Lateral view of the specimen CPUN CDAm2 before section.
Fig.3.29.5 : Detail in transverse thin section of the septal structure of the specimen 2703A3-4.
Fig.3.29.6 : Transverse thin section of the specimen AM16179-4.

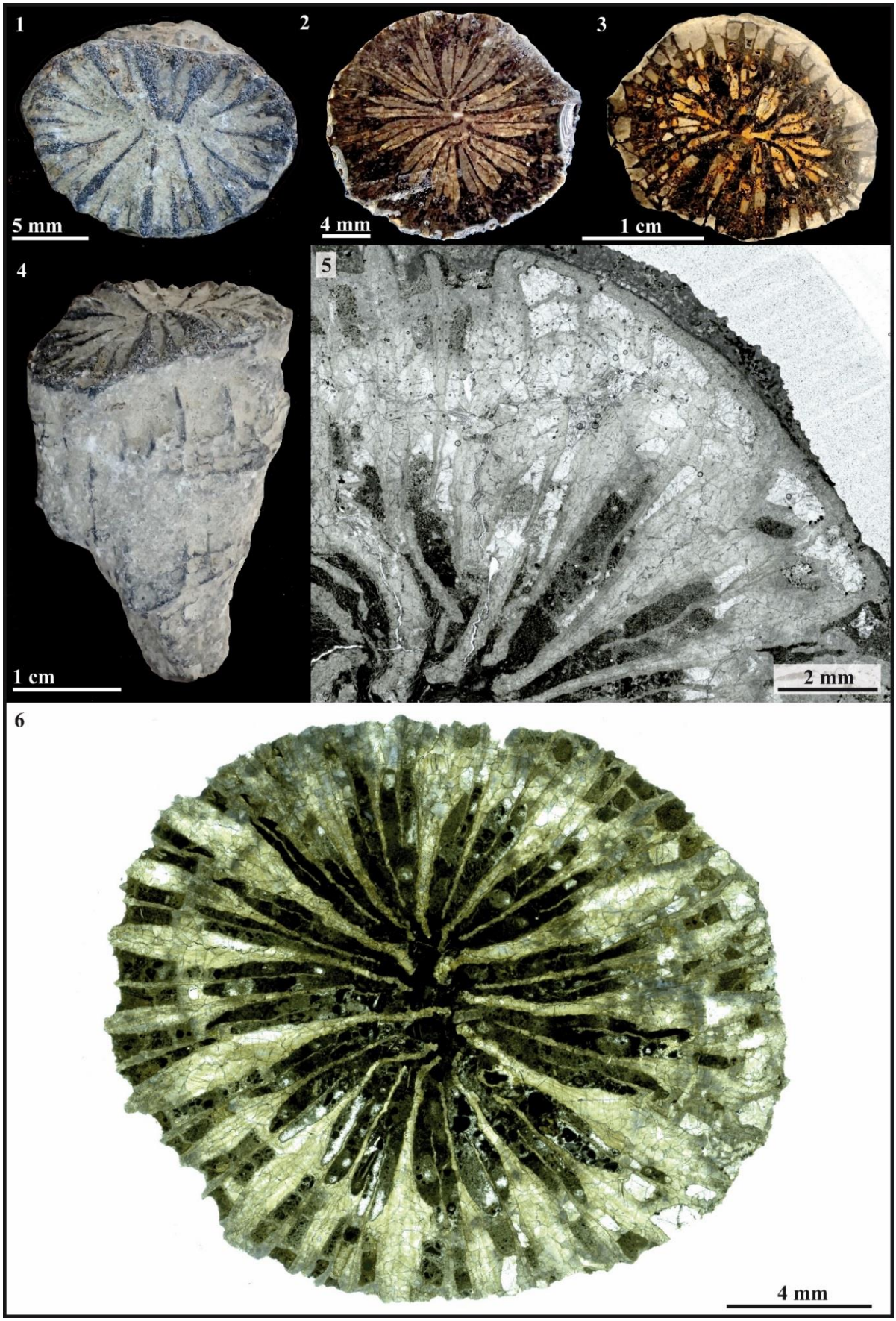


Figure 3.29 – *Distichophyllia* sp. 1

Famille : Reimaniphylliidae Melnikova, 1975
Genre : *Distichophyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Montlivaltia norica* Frech, 1890: 39: pl. 3, fig. 8,9; pl. 10, fig. 1-5, pl. 18, fig. 17, par désignation originale.
Remarque: le genre diffère de *Coryphyllia* par une ligne médio-septale zigzaguée, des dépôts laminaires épais de stéréome en faisceaux de fibres sur les faces latérales des septes et l'absence de septes lonsdaléoïdes.
Statut : disponible, valide.

Distichophyllia sp. 2

Fig. 3.30

Matériel disponible (2 spécimens): 2303A1-3, AM16188-15 (collection CPUN).

Description: polypier solitaire conique, à section transversale elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes légèrement bicunéiformes pour les septes de premier ordre, fins pour les ordres les derniers, souvent zigzagués et organisés en 3 ou 4 ordres de grandeur suivant une symétrie hexamérale relativement bien conservée. Ils sont compacts, libres, ornés de fortes granules parfois anguleux sur les faces latérales et semblent posséder une ligne médio-septale plus ou moins zigzaguée bien que la préservation des spécimens ne permette pas de le confirmer. Pas de columelle mais une fossette axiale allongée définissant avec l'allongement du calice une symétrie bilatérale. L'endothèque est constituée de dissépiments vésiculeux périphériques. Muraille parathécale. Une épithèque *l.s.* recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 26 à 28 mm – Nombre de septes (Ns) : 55 à 70 – Densité septale (Sd) : 2 à 3 par 2 mm

Rapports et différences : diffère de *Distichophyllia* sp.1, 3 et 4 par la taille et la forme très particulière des granules latérales des septes. D'autre part cette espèce se différencie de *Distichophyllia* sp.1 par un nombre plus élevé de septes, une symétrie bilatérale plus accusée couplée à une symétrie hexamérale moins nette et des septes de premier ordre moins bicunéiformes. L'endothèque semble également plus abondante et la partie costale plus réduite. Ces différences rapprochent l'espèce de *Distichophyllia* sp.3.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remark: the genus differs from Coryphyllia by a midseptal line in zigzag, thick fibrous and laminar stereome deposits on lateral faces and the lack of lonsdaleoid septa.

Studied material (2 specimens): 2303A1-3, AM16188-15 (collection CPUN).

Description: solitary, conical corallum, elliptical in outline. Radial elements are slightly bicuneiform costosepta for the first order, thin for the last ones, often in zigzag and organized in 3 or 4 size orders following a relatively strict hexameral symmetry. Septa are compact, free, ornamented with strong granules sometimes angular on lateral faces and seem to have a more or less wavy zigzag midseptal line that the poor preservation does not allow to confirm. No columella but an axial fossa elongated that defines a bilateral symmetry. Endotheca made of peripherical vesicular dissepiments. Wall parathecal. An epicostal epitheca *l.s.* seems to cover the external parts of the corallum.

Calicular diameter: 26 to 28 mm – Distance between calices centers: 55 to 70 mm – Septal density: 2 to 3 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Distichophyllia* sp1, 3 and 4 by the big size and the particular shape of the lateral granules of septa. In addition, this species differs from *Distichophyllia* sp.1 by a higher number of septa, an accentuated bilateral symmetry, a less defined hexameral symmetry and also less bicuneiform septa. The endotheca seems less abundant and costal parts are smaller. These characters make this species close to *Distichophyllia* sp.3.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

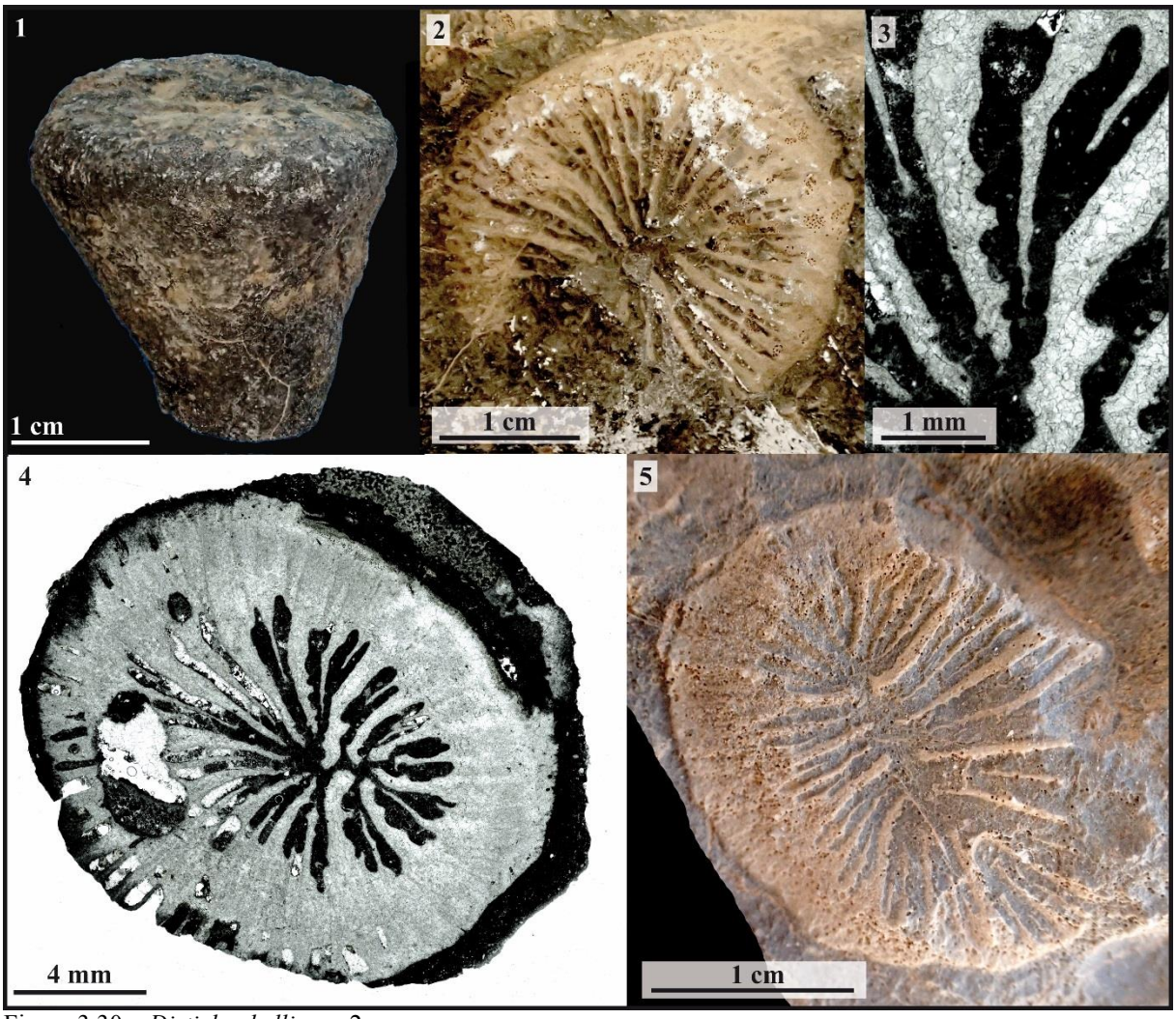


Figure 3.30 – *Distichophyllia* sp. 2

Fig.3.30.1 : Vue latérale du spécimen CPUN 2303A1-3.
Fig.3.30.2 : Vue distale du spécimen CPUN AM16188-15.
Fig.3.30.3 : Détail en coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2303A1-3.
Fig.3.30.4 : Coupe transversal en lame mince du spécimen CPUN 2303A1-3.
Fig.3.30.5 : Spécimen photographié sur le terrain (Amellagou, Maroc).

♦

Fig.3.30.1 : Lateral view of the specimen CPUN 2303A1-3.
Fig.3.30.2 : Distal view of the specimen CPUN AM16188-15.
Fig.3.30.3 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN 2303A1-3.
Fig.3.30.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN 2303A1-3.
Fig.3.30.5 : Specimen pictured in the field (Amellagou, Maroc).

Famille : Reimaniphylliidae Melnikova, 1975
Genre : *Distichophyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Montlivaltia norica* Frech, 1890: 39: pl. 3, fig. 8,9; pl. 10, fig. 1-5, pl. 18, fig. 17, par désignation originale.
Remarque: le genre diffère de *Coryphyllia* par une ligne médio-septale zigzaguée, des dépôts laminaires épais de stéréome en faisceaux de fibres sur les faces latérales des septes et l'absence de septes lonsdaléoïdes.
Statut : disponible, valide.

Distichophyllia sp. 3

Fig. 3.31

Matériel disponible (3 spécimens): 2310A2, AM16174-1, AM16174-2 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire probablement conique, à section transversale très elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes légèrement bicunéiformes pour les septes de premier ordre, fins pour les derniers ordres, souvent zigzagués et organisés en 3 ou 4 ordres de grandeur suivant une symétrie hexamérale assez bien conservée. Ils sont compacts, libres, ornés de granules parfois atténués par des dépôts laminaires de stéréome sur les faces latérales et possèdent une ligne médio-septale plus ou moins zigzaguée. Pas de columelle mais une fossette axiale fortement allongée définissant avec l'allongement du calice une symétrie bilatérale. L'endothèque est constituée de dissépiments vésiculeux abondants. Muraille parathécale. Une épithèque *l.s.* recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 19,9 x 25,9 – 20,5 x 24 – 17,4 x 23,8 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 60 à 70 – Densité septale (Sd) : 2 à 3 par 2 mm

Rapports et différences : cette espèce se différencie de *Distichophyllia* sp.1 par un nombre plus élevé de septes, une symétrie bilatérale plus accusée couplée à une symétrie hexamérale moins nette et des septes de premier ordre moins bicunéiformes. L'endothèque semble également plus abondante et la partie costale plus réduite.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellago (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remark: the genus differs from Coryphyllia by a midseptal line in zigzag, thick fibrous and laminar stereome deposits on lateral faces and the lack of lonsdaleoid septa.

Studied material (3 specimens): 2310A2, AM16174-1, AM16174-2 (collections CPUN).

Description: solitary, probably conical corallum, elliptical in outline. Radial elements are costosepta slightly bicuneiform for the first orders, thin for the last ones, often in zigzag and organized in 3 or 4 size orders following a relatively strict hexameral symmetry. Septa are compact, free, ornamented with granules sometimes attenuated by stereomal layer deposits on lateral faces and have a more or less wavy zigzag midseptal line. No columella but an axial fossa elongated that defines a bilateral symmetry. Endotheca made of many peripherical vesicular dissepiments. Wall parathecal. An epicostal epitheca *l.s.* seems to cover the external parts of the corallum.

Calicular diameter: 19,9 x 25,9 – 20,5 x 24 – 17,4 x 23,8 mm – Number of septa: approximately 60 to 70 – Septal density: 2 to 3 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.31.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16174-1.
Fig.3.31.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2310A2.
Fig.3.31.3 : Vue distale du spécimen CPUN AM16174-2.
Fig.3.31.4 : Détail en coupe transversale de la structure septale du spécimen CPUN 2310A2.
Fig.3.31.5 : Détail en coupe transversale des lignes médio-septales (en clair) des septes du spécimen CPUN AM16174-1.

♦

Fig.3.31.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16174-1.
Fig.3.31.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN 2310A2.
Fig.3.31.3 : Distal view of the specimen CPUN AM16174-2.
Fig.3.31.4 : Detail in transverse thin section of the septal structure of the specimen CPUN 2310A2.
Fig.3.31.5 : Detail in transverse thin section of the mid-septal lines (bright) of the specimen CPUN AM16174-1.

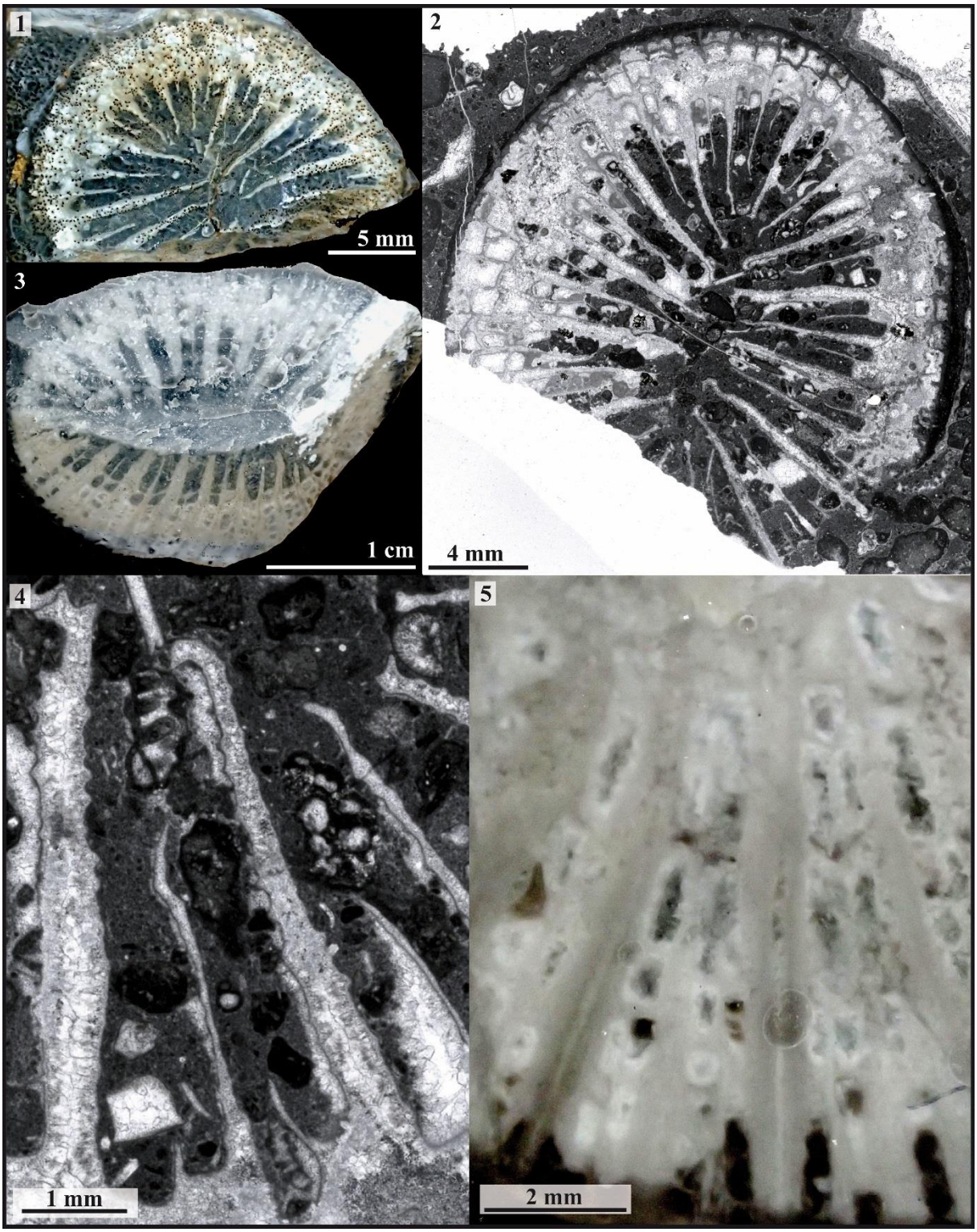


Figure 3.31 – *Distichophyllia* sp. 3

Famille : Reimaniphylliidae Melnikova, 1975
Genre : *Distichophyllia* Cuif, 1975
Espèce type : *Montlivaltia norica* Frech, 1890: 39: pl. 3, fig. 8,9; pl. 10, fig. 1-5, pl. 18, fig. 17, par désignation originale.
Remarque: le genre diffère de *Coryphyllia* par une ligne médio-septale zigzaguée, des dépôts laminaires épais de stéréome en faisceaux de fibres sur les faces latérales des septes et l'absence de septes lonsdaléoïdes.
Statut : disponible, valide.

Distichophyllia sp.4?

Fig. 3.32

Matériel disponible (3 spécimens): AM16177-5, AM16177-9, AML8-1 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire de forme probablement conique subcirculaire. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes pour les septes de premier ordre, fins pour les derniers ordres, souvent zigzagués et organisés en 3 ordres de grandeur suivant une symétrie hexamérale bien conservée. Ils sont compacts, libres, ornés de granules parfois atténués par des dépôts laminaires de stéréome sur les faces latérales. Pas de columelle mais une fossette axiale parfois allongée définissant alors une symétrie bilatérale. L'endothèque est probablement constituée de dissépiments périphériques mais n'a pas été observée. Muraille probablement parathécale. Une épithèque épicostale *l.s.* semble recouvrir la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 15 à 17,8 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 30 - 35 – Densité septale (Sd) : 3 par 2 mm

Rapports et différences : diffère de *Distichophyllia* sp.1 par une forme générale plus circulaire en coupe transversale, un diamètre et un nombre de septes inférieurs, une densité septale sensiblement plus élevée ainsi qu'une muraille apparemment plus large et définie. Il pourrait s'agir du stade jeune de *Distichophyllia* sp.1 mais les échantillonnages ne permettent pas de le confirmer, nous les rangeons donc avec doute sous une nouvelle espèce.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou et des gorges de Dadès (Haut Atlas du Maroc)

♦

Remark: the genus differs from Coryphyllia by a midseptal line in zigzag, thick fibrous and laminar stereome deposits on lateral faces and the lack of lonsdaleoid septa.

Studied material (3 specimens): AM16177-5, AM16177-9, AML8-1 (collections CPUN).

Description: solitary, probably conical corallum, subcircular. Radial elements are bicuneiform costosepta for the first orders, thin for the last ones, often in zigzag and organized in 3 size orders following a relatively strict hexameral symmetry. Septa are compact, free, ornamented with granules sometimes attenuated by stereome layers deposits on lateral faces. No columella but an axial fossa sometimes elongated that thus define a bilateral symmetry. Endotheca probably made of peripheral dissepiments but not observed. Wall probably parathecal. An epicostal epitheca *l.s.* seems to cover the external parts of the corallum.

Calicular diameter: 15 to 17.8 mm – Number of septa: approximately 30 - 35 – Septal density: 3 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Distichophyllia* sp.1 by a more circular shape in transverse section, smaller diameter and number of septa, a slightly higher septal density and a better defined and thick wall. This could be a young stage of *Distichophyllia* sp.1 but the available specimens do not allow to confirm, we decide thus to create a new species with doubt for these specimens.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou and Dades Valley (High Atlas of Morocco).

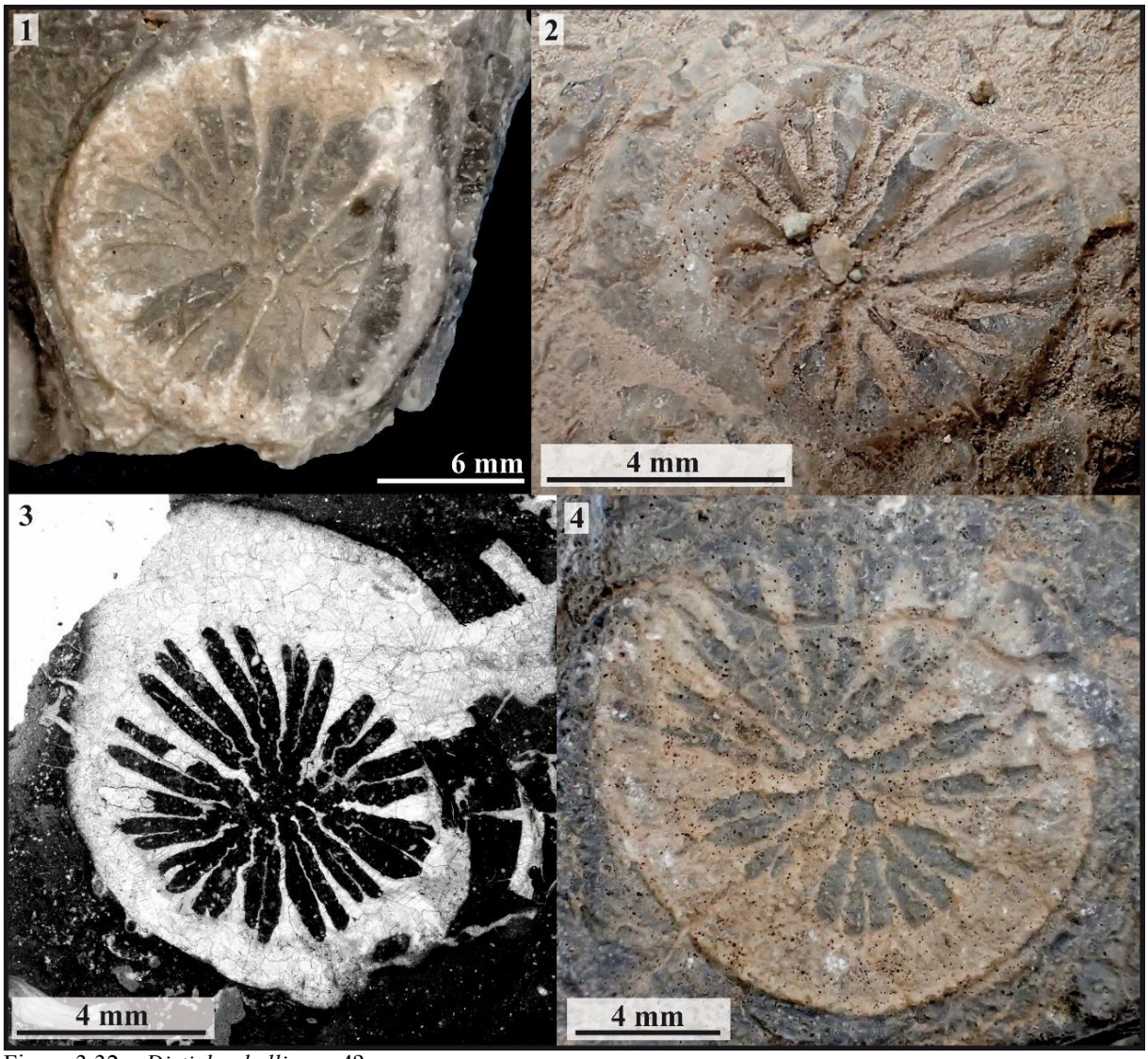


Figure 3.32 – *Distichophyllia* sp. 4?

Fig.3.32.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16177-5.
Fig.3.32.2 : Spécimen photographié sur le terrain (Gorges de Dadès, Maroc)
Fig.3.32.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN AML8-1.
Fig.3.32.4 : Vue distale du spécimen CPUN AM16177-9.

♦

Fig.3.32.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16177-5.
Fig.3.32.2 : Specimen pictured in the field (Dades Valley, Morocco)
Fig.3.32.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN AML8-1.
Fig.3.32.4 : Distal view of the specimen CPUN AM16177-9.

Famille : Procyclolitidae Vaughan & Wells, 1943 ou Conophyllidae Alloiteau, 1952 ?
Genre : *Ellipsoidastraea* Alloiteau, 1957
Espèce type : *Ellipsoidastraea lucasi* Alloiteau, 1957, p. 347, pl. 7 fig. 1; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Ellipsoidastraea lucasi Alloiteau, 1957

Fig. 3.33

Synonymie :

1957 *Ellipsoidastraea Lucasi* Alloiteau, p. 347, pl. 7 fig. 1

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype J08919 et des lames additionnelles d'autres spécimens (150 paratypes dans les collections MNHN).

Description (modifié d'après Lathuilière, B., corallosphère): solitaire cyclolitoïde circulaire malgré une fossette très allongée qui définit une symétrie bilatérale. Les éléments radiaires sont nombreux, compacts, droits ou légèrement courbés (cela dépend de leur position angulaire avec la fossette allongée) avec une épaisseur globale plutôt constante si on fait abstraction de l'ornementation, jointifs. Ornementation septale faite de pennules et plus souvent mi-pennules. Pas d'alternance pennulaire stricte. Pas de synapticules mais les bords des pennules rejoignent souvent les septes voisins. Dissépiments vésiculeux nombreux. Muraille absente ou présente. Columelle pariétale.

Diamètre des calices (Cd) : 88,4 à 90 mm – Densité septale (Sd) : environ 5 par 2 mm

Remarque : la description ci-dessus est fondée sur l'observation de l'holotype et sur de nouvelles sections longitudinales radiales. Il y a des divergences importantes entre la description originale par Alloiteau (1957) et celle de Brede *et al.* (1989) en particulier concernant la mauvaise interprétation de l'ornementation septale (pennules, mi-pennules) et les soi-disant endothèque et synapticules. Les nouvelles sections montrent qu'il n'y a pas de structures en baguettes qui rejoignent les septes voisins. Une distinction doit être faite entre ornementation septale et dissépiments.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien de Raha Zerga (Algérie).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype J08919 and additional thin sections of other specimens (collections MNHN).

Description (modified from Lathuilière, B., corallosphere): cyclolitoid solitary coral. Circular in outline but a very elongate fossa gives a strong bilateral symmetry. Radial elements are numerous, compact, straight or slightly curved (depending on the angular position to the elongated fossa), with a global thickness rather constant (if the ornamentation is neglected), joined. Ornamentation made of pennules and more often mi-pennules. No strict pennular alternation. Synapticules absent but edge of pennules often join the neighbouring septum, vesicular dissepiments numerous. Wall absent or present. Parietal columella.

Calicular diameter: 88.4 to 90 mm – Septal density: approximately 5 per 2 mm

Remark: the above description is based on the observation of the holotype and on new longitudinal radial sections. There are important discrepancies between the original description by Alloiteau (1957) and with Brede *et al.* (1989) especially with regards to the misinterpretation of septal ornamentation (pennules, mi pennules) and the so-called endotheca and synapticulae. The new sections show that there are no rod-like structures joining neighbouring septa. A distinction is to be done between septal ornamentation and dissepiments.

Geographic and stratigraphic ranges: Toarcian of Raha Zerga (Algeria).

Fig.3.33.1 : Vue distale de l'holotype MNHN J08919.
Fig.3.33.2 : Vue proximale de l'holotype MNHN J08919.
Fig.3.33.3 : Coupe longitudinale en lame mince d'un paratype MNHN non identifié.

Fig.3.33.4 : Vue latérale de l'holotype MNHN J08919.
Fig.3.33.5 : Coupe longitudinale en lame mince d'un paratype MNHN non identifié.
Fig.3.33.6 : Coupe longitudinale en lame mince d'un paratype MNHN non identifié.

♦

Fig.3.33.1 : Distal view of the holotype MNHN J08919.
Fig.3.33.2 : Proximal view of the holotype MNHN J08919.
Fig.3.33.3 : Longitudinal thin section of one unidentified MNHN paratype.
Fig.3.33.4 : Lateral view of the holotype MNHN J08919.
Fig.3.33.5 : Longitudinal thin section of one unidentified MNHN paratype.
Fig.3.33.6 : Longitudinal thin section of one unidentified MNHN paratype.

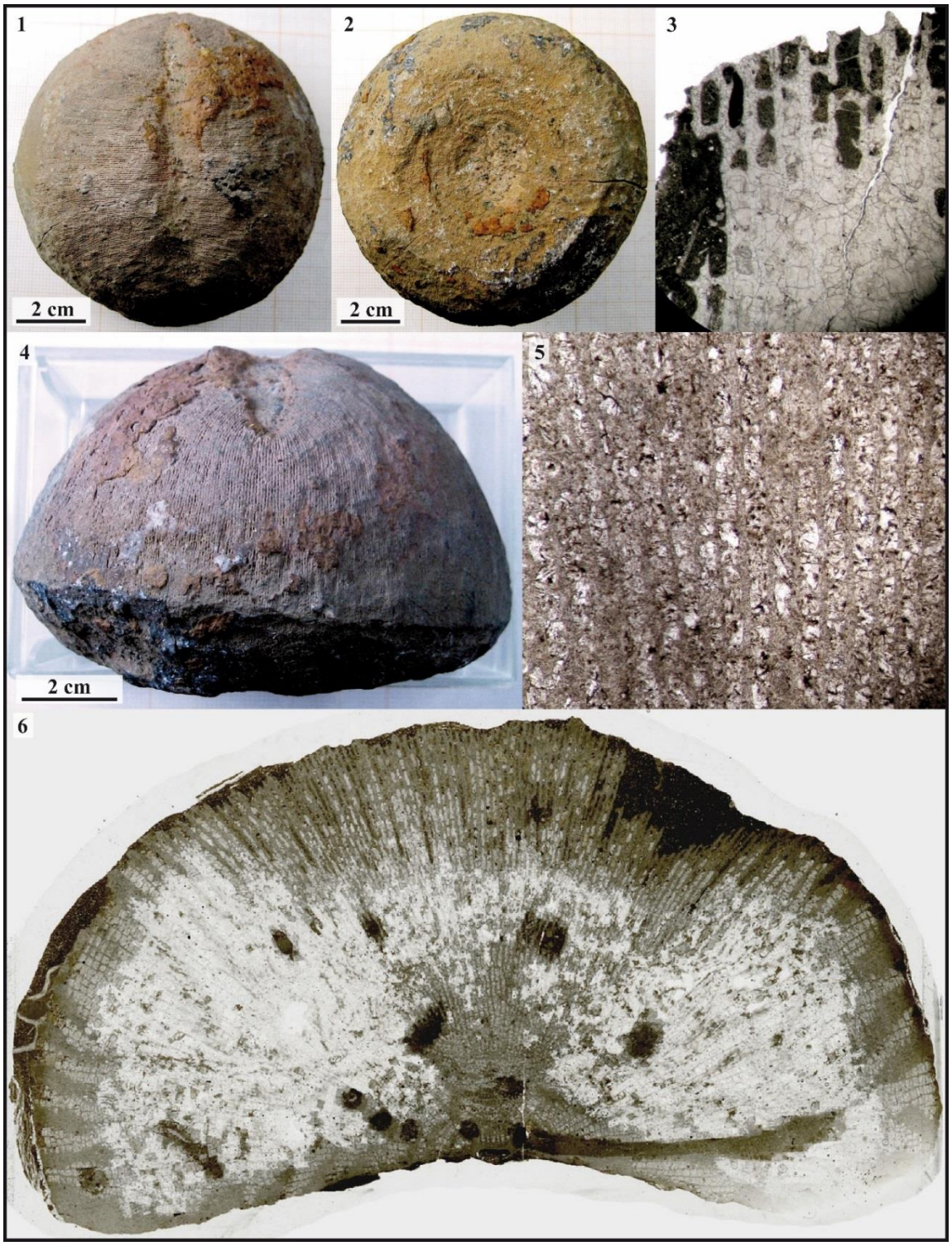


Figure 3.33 – *Ellipsoidastraea lucasi*

Famille : Procyclolitidae Vaughan & Wells, 1943 ou Conophyllidae Alloiteau, 1952 ?
Genre : *Ellipsoidastraea* Alloiteau, 1957
Espèce type : *Ellipsoidastraea lucasi* Alloiteau, 1957, p. 347, pl. 7 fig. 1; par monotypie.
Statut : disponible, valide.

***Ellipsoidastraea* sp. 1**

Fig. 3.34

Synonymie :

v. 1986 *Ellipsoidastraea* sp. – Beauvais p. 40, pl.8 fig. 4a, pl. 9, fig. 4a, b, c.

Matériel disponible (2 spécimens): R 11624 et R11625 (et une lame additionnelle provenant apparemment du spécimen R11624 et figurée par Beauvais, 1986 comme *Ellipsoidastraea* sp. mais étiquetée *Ellipsoidastraea lucasi)* (collections MNHN).

Description: solitaire cyclolitoïde peu élevé, circulaire malgré une fossette très allongée qui définit une symétrie bilatérale. Les éléments radiaires sont nombreux, compacts, droits ou légèrement courbés (cela dépend de leur position angulaire avec la fossette allongée), parfois jointifs. Ornementation septale faite de pennules et plus souvent mi-pennules. Pas d'alternance pennulaire stricte. Synapticules présents. Le bord des pennules rejoignent souvent les septes voisins. Dissépiments vésiculeux nombreux. Muraille absente ou présente. Columelle non observée. La face inférieure est recouverte d'une épithèque *l.s.* à bourrelets concentriques.

Diamètre des calices (Cd) : 30 à 35 mm – Hauteur des polypiérites (Ph) : 11 à 12 mm –Densité septale (Sd) : 5 à 6 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien inférieur du Jebel Outita et du col de Moussaoua (Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): R11624 and R11625 (and one thin section apparently from the specimen R11624 and figured in Beauvais, 1986 as *Ellipsoidastraea* sp. but tagged as *Ellipsoidastraea lucasi*) (collections MNHN).

Description: cyclolitoid solitary coral. Circular in outline but a very elongate fossa gives a strong bilateral symmetry. Radial elements are numerous, compact, straight or slightly curved (depending on the angular position to the elongated fossa), sometimes joined. Ornamentation made of pennules and more often mi-pennules. No strict pennular alternation. Synapticules present. The edge of pennules often join the neighbouring septum, vesicular dissepiments numerous. Wall absent or present. Columella not observed. The lower face is covered by a wrinkled epitheca *l.s*.

Calicular diameter: 30 to 35 mm – Corallite height: 11 to 12 mm – Septal density: 5 to 6 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: lower Toarcian of Jebel Outita and Moussaoua pass (Morocco).

Fig.3.34.1 : Vue distale du spécimen MNHN R11625.
Fig.3.34.2 : Vue proximale du spécimen MNHN R11625.
Fig.3.34.3 : Vue distale d'une partie polie du spécimen MNHN R11625.
Fig.3.34.4 : Agrandissement de la photographie précédente.
Fig.3.34.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen MNHN R11624.
Fig.3.34.6 : Agrandissement de la photographie précédente.

♦

Fig.3.34.1 : Distal view of the specimen MNHN R11625.
Fig.3.34.2 : Proximal view of the specimen MNHN R11625.
Fig.3.34.3 : Distal view of a polished part of the specimen MNHN R11625.
Fig.3.34.4 : Enlargement of the previous picture.
Fig.3.34.5 : Transverse thin section of the specimen MNHN R11624.

Fig.3.34.6 : Enlargement of the previous picture.

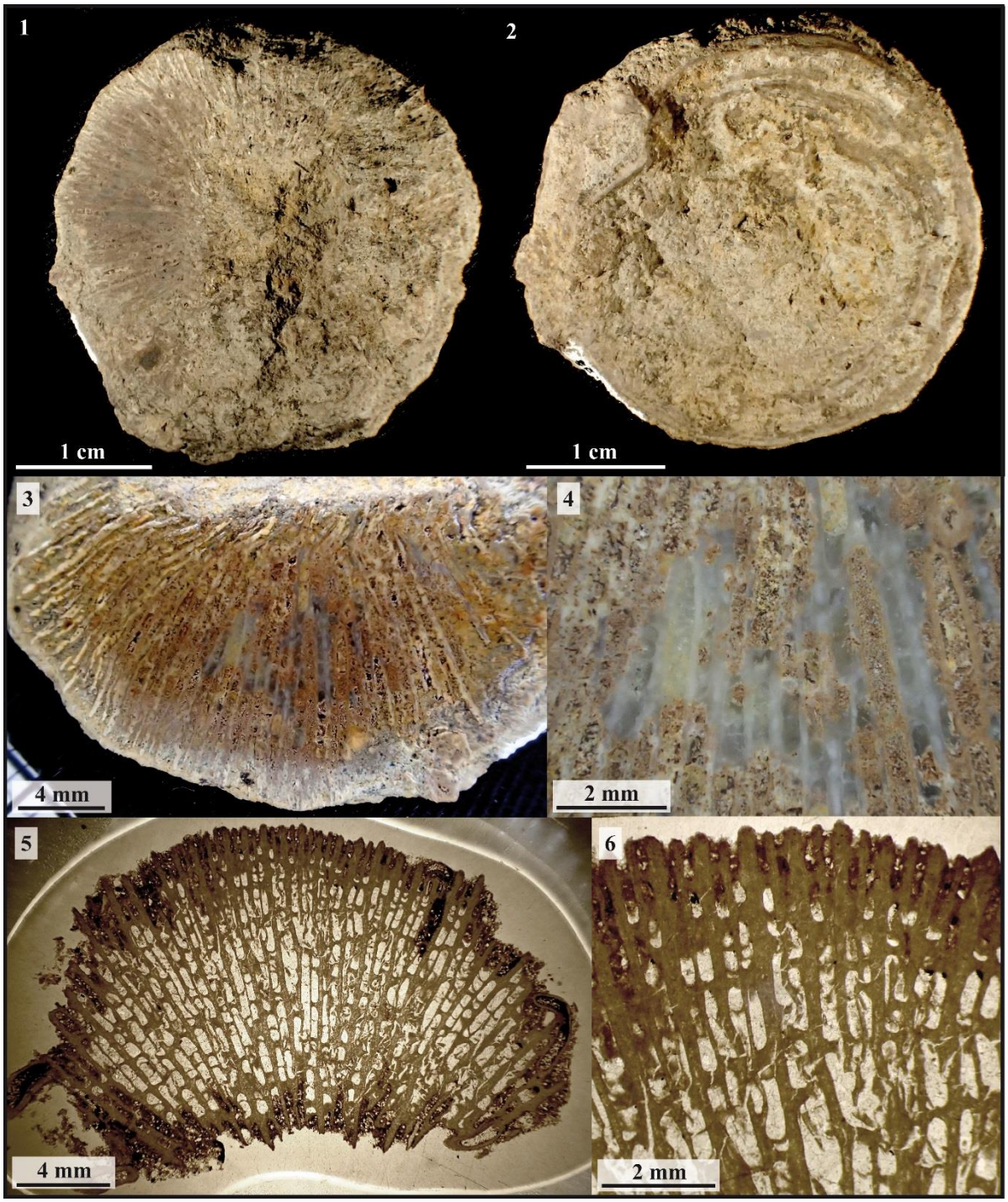


Figure 3.34 – *Ellipsoidastraea* sp. 1

Famille : Actinastreidae Alloiteau, 1952
Genre : *Enallocoenia* Orbigny, 1849
Espèce type : *Astrea crassoramosa* Michelin, 1843, p. 109, pl. 25 fig.2; par monotypie.
Remarque : les différences entre les genres *Coenastrea* Etallon, 1862 et *Enallocoenia* Orbigny, 1849 n'étant pas clairement établies nous regroupons ces taxons sous l'appellation *Enallocoenia* comme cela est proposé dans la corallosphère (Cairns *et al.* in prep).
Actinastrea et tous les genres similaires diffèrent de *Enallocoenia* par la présence de S2 à bord interne paliforme avec des S3 qui tendent à devenir jointifs sur les S2 (les septes sont libres dans le genre décrit ici), et des calices globalement plus réduits.
Enallocoenia se distingue de *Cyathocoenia* Duncan, 1867 par la présence d'une columelle styliforme.
Statut : disponible, valide.

Enallocoenia sp. 1

Fig. 3.35

Matériel disponible (4 spécimens): 1603A8-17 ; 1603A9-1 ; A137 ; MA1004E4-29 (collections CPUN).

Description: polypier cérioïde massif formant des petites colonies arrondies de quelques centimètres de diamètre. Les calices sont subcirculaires à polygonaux et se multiplient par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes subconfluents, droits, libres ou jointifs, subcompacts à structure trabéculaire bien définie et régulière produisant des granules assez réguliers sur les faces latérales. Le bord interne des septes est rarement renflé voire paliforme. L'appareil septal s'organise en 3 ordres de grandeur distincts et il arrive que les septes de premier ordre se soudent à la columelle styliforme. L'endothèque est formée de dissépiments vésiculeux. Synapticules non observés. Muraille présente, septothécale incomplète (poreuse). Pas d'holothèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 1,8 à 5,4 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2,6 à 4,3 mm – Nombre de septes (Ns) : 36 à 45 – Densité septale (Sd) : 4 à 5 par 1 mm

Rapports et différences : la comparaison avec les autres espèces des genres cités ci-dessus reste à effectuer.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou et Aïn Leuh (Maroc).

♦

Remarks: the differences between the genera *Coenastrea* Etallon, 1862 and *Enallocoenia* Orbigny, 1849 being unclear at this day, we merge here these taxa under the genus *Enallocoenia*Following the position of the corallosphere (Cairns *et al.* in prep.).
Actinastrea and all the similar genera differ from *Enallocoenia* by the presence of paliform inner edge of S2 septa with S3 often joining on it (septa are free in the present genus) and globally smaller calices.
Enallocoenia differs from *Cyathocoenia* Duncan, 1867 by the presence of a styliform columella.

Studied material (4 specimens): 1603A8-17; 1603A9-1; A137; MA1004E4-29 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum forming small, rounded, pluricentrimetric colonies. The calices are subcircular to polygonal and multiply by extracalicular budding. Radial elements are subconfluent, straight, free or joined, subcompact septa with well-defined and regular trabecular structure producing quite regular granules on lateral faces. The inner edge of septa is rarely swollen or paliform. The septal apparatus is organized in 3 distinct size orders and sometimes the first-order septa reach the axial styliform columella. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae not observed. Wall present, septothecal incomplete (porous). No holotheca observed.

Calicular diameter: 1.8 to 5.4 mm – Distance between calices centers: 2.6 to 4.3 mm – Number of septa: 36 to 45 – Septal density: 4 to 5 per 1 mm.

Similarities and differences: the comparison with the other species of the genera cited above has to be done.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle / Upper Toarcian of Amellagou and Aïn Leuh (Morocco).

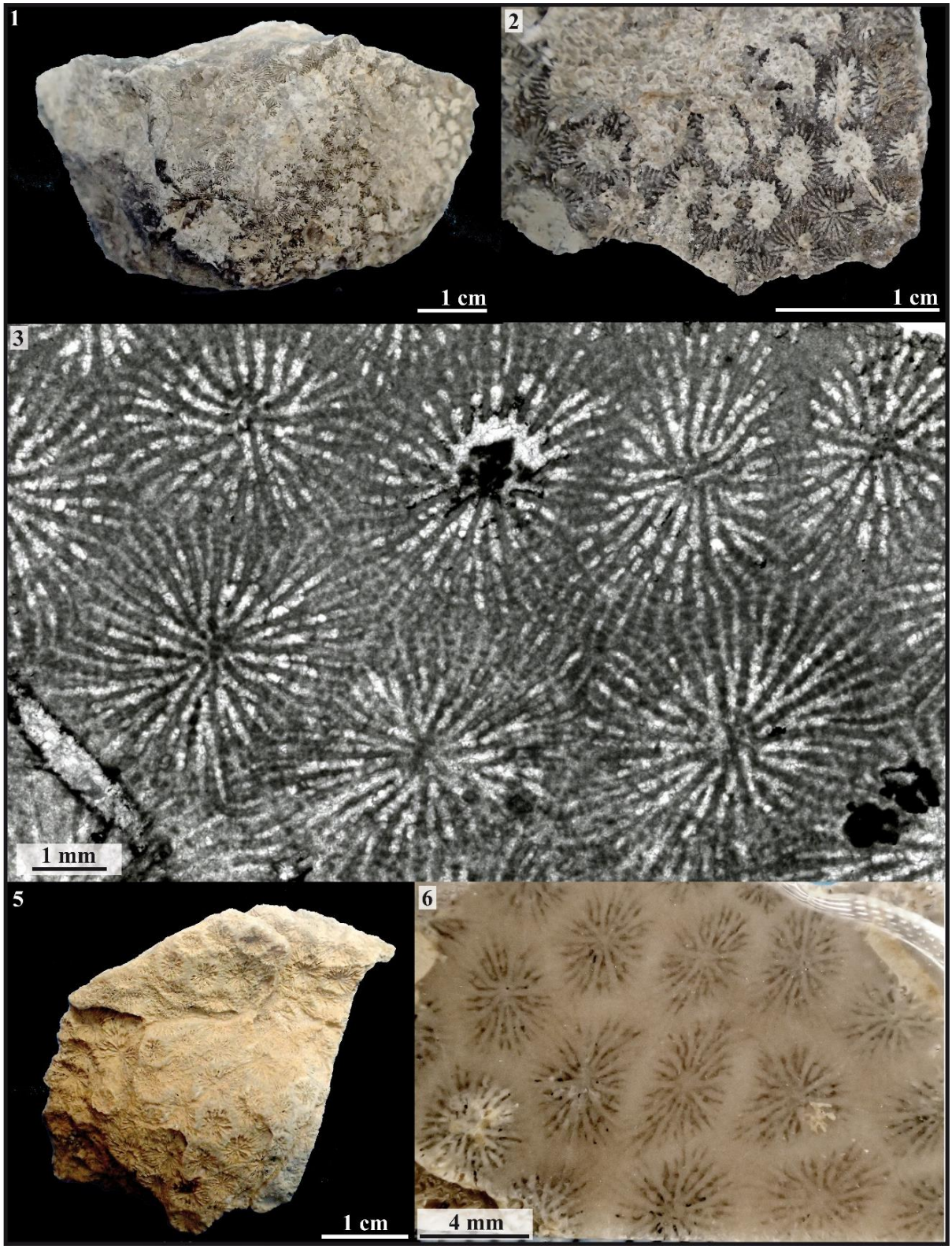


Figure 3.35 – *Enallocoenia* sp. 1

Fig.3.35.1 : Vue distale du spécimen CPUN 1603A9-1.
Fig.3.35.2 : Vue distale du spécimen CPUN 1603A9-1 (détail).
Fig.3.35.3 : Coupe transversale superficielle en lame mince dans le spécimen CPUN A137.
Fig.3.35.4 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-29.
Fig.3.35.5 : Coupe transversale polie dans le spécimen CPUN MA1004E4-29.

♦

Fig.3.35.1 : Distal view of the specimen CPUN 1603A9-1.
Fig.3.35.2 : Distal view of the specimen CPUN 1603A9-1 (detail).
Fig.3.35.3 : Superficial transverse thin section in the specimen CPUN A137.
Fig.3.35.4 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-29.
Fig.3.35.5 : Transverse polished section in the specimen CPUN MA1004E4-29.

Famille : Epismiliidae? Alloiteau, 1952
Genre : *Epismilia?* Fromentel, 1861
Espèce type : *Epismilia haimei* Fromentel, 1861, p. 105; par monotypie.
Remarque : les Epismiliidae se différencient des Stylophyllidae par le caractère plus proche de l'horizontale des projections septales au bord interne. Chez les spécimens observés ici l'horizontalité de ces projections est toutefois moins prononcée que chez le spécimen type de l'espèce type du genre *Epismilia* du Jurassique supérieur.
Statut : disponible, valide.

Epismilia? sp. 1

Fig. 3.36

Synonymie :

pars 1986 *Cyclophyllopsis cornutiformis* Beauvais in collection

Matériel disponible : 3 spécimens non numérotés parmi les paratypes de *Cyclophyllopsis cornutiformis*, numérotés arbitrairement 1, 2 et 3 pour les besoins de cette description (collections MNHN).

Description: corail solitaire cylindroconique à section subcirculaire à elliptique déformée. Les éléments radiaires sont des septes ou costoseptes droits et libres formés d'épines septales qui se projettent au bord interne des septes et lui donnent un aspect hérissé caractéristique du genre. Les faces latérales sont lisses. Pas de vraie columelle visible mais une fossette axiale allongée définissant une symétrie bilatérale. Les projections septales produisent peut-être une columelle papilleuse pariétale en profondeur. Endothèque non observée. Pas de synapticules. Muraille probablement parathécale ou septothécale. Une épithèque *l.s.* enveloppe le polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 15,2 à 22,2 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 70 à 100 – Densité septale (Sd) : 5-6 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Jebel Bou Dahar (Maroc).

♦

Remark: the Epismiliidae differ from the Stylophyllidae by the more horizontal septal projections at the inner edge. This character is however less pronounced than in the type specimen of the type species of the genus *Epismilia* from Upper Jurassic.

Studied material: 3 specimens without number found among the *Cyclophyllopsis cornutiformis* paratypes arbitrarily numbered 1, 2 and 3 for the needs of this description (collections MNHN).

Description: solitary, cylindro-conical corallum subcircular to elliptic (quite distorted) in outline. Radial elements are straight, free septa or costosepta made of septal spines projecting at the inner edge of septa, providing a spiky aspect characteristic of the genus. Lateral faces are smooth. No real columella observed but an elongated fossa that defines a bilateral symmetry. Septal projections may produce a parietal papillose columella in-depth. Endotheca not observed. No synapticulae. Wall probably parathecal or septothecal. An epitheca *l.s.* wrap the corallite.

Calicular diameter: 15.2 to 22.2 mm – Number of septa: approximately 70 to 100 – Septal density: 5 to 6 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel Bou Dahar (Morocco).

Fig.3.36.1 : Vue distale du spécimen MNHN 1.
Fig.3.36.2 : Vue distale du spécimen MNHN 2.
Fig.3.36.3 : Vue longitudinale du spécimen MNHN 3.
Fig.3.36.4 : Vue distale du spécimen MNHN 3.
Fig.3.36.5 : Détail de la fossette axiale du spécimen MNHN 1.
Fig.3.36.6 : Détail de l'ornementation septale du spécimen MNHN 2.

♦

Fig.3.36.1 : Distal view of the specimen MNHN 1.
Fig.3.36.2 : Distal view of the specimen MNHN 2.
Fig.3.36.3 : Longitudinal view of the specimen MNHN 3.
Fig.3.36.4 : Distal view of the specimen MNHN 3.
Fig.3.36.5 : Detail of the axial fossa of the specimen MNHN 1.
Fig.3.36.6 : Detail of the septal ornamentation of the specimen MNHN 2.

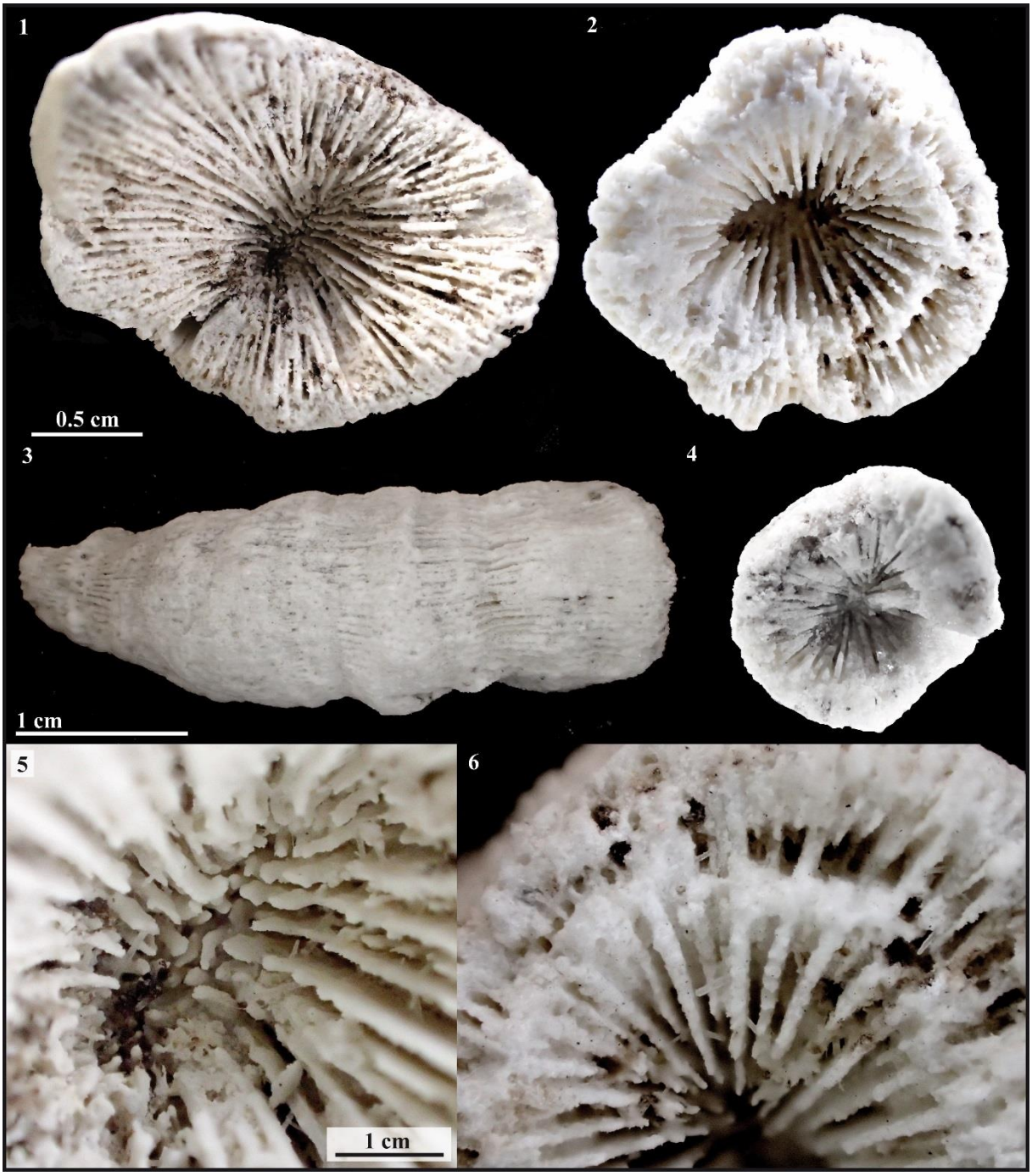


Figure 3.36 – *Episimilia?* sp. 1

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Epismiliopsis* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : *Epismilia liasica* Fromentel & Ferry, 1865, p. 53 pl. 15 fig. 3; par monotypie.
Remarque : bien que ce genre soit très proche de *Stylophyllopsis* Frech, 1890, il semble s'en éloigner par une symétrie bilatérale bien exprimée par une fossette allongée et la courbure des septes latéraux, ainsi que par une structure stylophyllide moins apparente (parfois exempte de détachements septaux) rendant parfois les espèces de ce genre très proches en apparence de *Coryphyllia* Cuif, 1975 (seule la microstructure septale permet alors de trancher) ; voir *Epismiliopsis* sp1.
Statut : disponible, valide.

Epismiliopsis liasicus (Fromentel & Ferry, 1865)

Fig. 3.37

Synonymie :

v.	1865	*Epismilia liasica* Fromentel & Ferry p.53 pl.15 fig.3
v.	1957	*Epismiliopsis liasicus* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.93 txt-fig.46
v.	1952	*Epismiliopsis liasicus* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.605
	1986	*Epismiliopsis liasica* (Fromentel & Ferry) - Beauvais, p. 18

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype M03740 (collections MNHN).

Description : corail solitaire trochoïde légèrement arqué. Calice subcirculaire à plateforme calicinale assez peu profonde. Les éléments radiaires sont des costoseptes libres, jointifs en profondeur seulement au centre du calice, exserts, légèrement bicunéiformes à atténués, généralement droits, avec des S1 latéraux courbés. Bord distal orné de festons et faces latérales lisses. Le bord interne est en partie distale orné de larges dents bien détachées. Symétrie hexamérale et bilatérale, cette dernière marquée par l'allongement de la fossette et la courbure des S1 latéraux. Endothèque faite de dissépiments tabulaires très étendus qui remontent le long de la muraille. Pas de synapticule. Une épithèque *l.s.* épicostale recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 24,6 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 82 – Densité septale (Sd) : 3 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May-sur-Orne (Calvados, France).

♦

Remark: although the genus is very close to *Stylophyllopsis* Frech, 1890, it seems to differ by a well-defined bilateral symmetry marked by the elongated fossa and the curvature of lateral septa, and by a less apparent stylophyllid microstructure (detached septal spines are sometimes absent) giving sometimes an appearance close to *Coryphyllia* Cuif, 1975 to some species of the genus (the microstructure allows the differentiation of the two groups); see *Epismiliopsis* sp.1.

Studied material (1 specimen): the holotype M03740 (collections MNHN).

Description: solitary trochoid slightly arched corallum. Subcircular calice. Moderately deep calicular platform. Radial elements compact, free, joining only in depth at the center, exsert, slightly bicuneiform to attenuated, generally straight costosepta, with lateral S1 curved. Distal edge festooned, lateral faces smooth. Distal inner edge with large well detached teeth. Radial hexameral symmetry. Bilateral symmetry marked by the elongated fossa and the curvature of lateral S1. Endotheca made of extended tabular dissepiments climbing along the wall. No synapticule. An epicostal epitheca *l.s.* covers the external part of the corallum.

Calicular diameter: 24.6 mm – Number of septa: approximately 82 – Septal density: 3 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May-sur-Orne (Calvados, France).

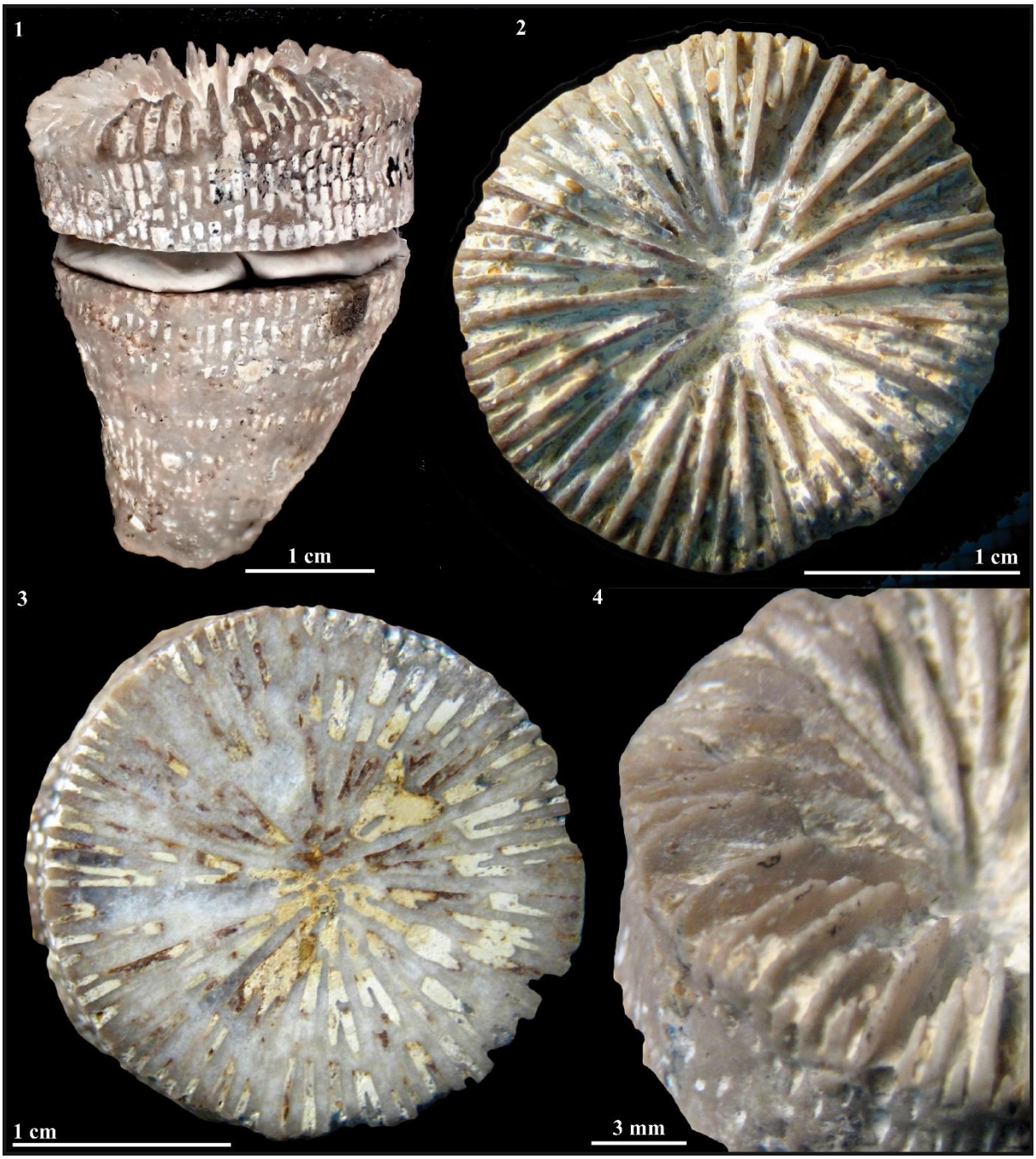


Figure 3.37 – *Epismiliopsis liasicus*

Fig.3.37.1 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03740.
Fig.3.37.2 : Vue distale de l'holotype MNHN M03740.
Fig.3.37.3 : Section transversale polie de l'holotype MNHN M03740.
Fig.3.37.4 : Vue latérale distale de l'holotype MNHN M03740.

♦

Fig.3.37.1 : Lateral view of the holotype MNHN M03740.
Fig.3.37.2 : Distal view of the holotype MNHN M03740.
Fig.3.37.3 : Transverse polished section of the holotype MNHN M03740.
Fig.3.37.4 : Lateral distal view of the holotype MNHN M03740.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Epismiliopsis* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : *Epismilia liasica* Fromentel & Ferry, 1865, p. 53 pl. 15 fig. 3; par monotypie.
Remarque : bien que ce genre soit très proche de *Stylophyllopsis* Frech, 1890 il semble s'en éloigner par une symétrie bilatérale bien exprimée par une fossette allongée et la courbure des septes latéraux, ainsi que par une microstructure stylophyllide moins apparente (parfois exempte de détachements septaux) rendant parfois les espèces de ce genre très proches en apparence de *Coryphyllia* Cuif, 1975 (seule la microstructure septale permet alors de trancher).
Statut : disponible, valide.

Epismiliopsis sp.1

Fig. 3.38

Synonymie :

v. 1986 *Epismiliopsis* sp. – Beauvais, p.18, pl.2, fig.5.

Matériel disponible (6 spécimens): R11596 (collections MNHN), 2303A6-2, 2703A1-4, 2703A3-5, AM16179-5, AM16188-2, AM16188-11 (collections CPUN).

Description: corail solitaire cylindroconique présentant parfois verticalement des anneaux élargis d'arrêts puis de reprise de croissance. Calice elliptique avec une plateforme calicinale subplane présentant une fossette axiale déprimée. Les éléments radiaires sont des costoseptes libres, jointifs en profondeur seulement au centre du calice, exserts, légèrement bicunéiformes à atténués, généralement droits, avec des S1 latéraux courbés. Microstructure stylophyllide. Bord distal parfois orné de festons et faces latérales lisses. Le bord interne est fortement élargi, en particulier pour les S1. Symétrie hexamérale et bilatérale, cette dernière marquée par l'allongement de la fossette et la courbure des S1 latéraux. Endothèque faite de dissépiments tabulaires très étendus qui remontent le long de la muraille. Pas de synapticule. Une épithèque *l.s.* épicostale recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 20 à 40 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 60 à 70 – Densité septale (Sd) : 2-3 par 2 mm

Rapports et différences : diffère de *Epismiliopsis liasicus* par l'absence de détachements d'épines septales au bord interne des septes, par un calice elliptique et par un nombre moindre d'éléments radiaires.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Beni Tadjit et Amellagou (Maroc).

♦

Remark: although the genus is very close to *Stylophyllopsis* Frech, 1890, it seems to differ by a well-defined bilateral symmetry marked by the elongated fossa and the curvature of lateral septa, and by a less apparent stylophyllid microstructure (detached septal spines are sometimes absent) giving sometimes an appearance close to *Coryphyllia* Cuif, 1975 to some species of the genus (the microstructure allows the differentiation of the two groups); see *Epismiliopsis* sp.1

Studied material (6 specimens): R11596 (collections MNHN), 2303A6-2, 2703A1-4, 2703A3-5, AM16179-5, AM16188-2, AM16188-11 (collections CPUN).

Description: Solitary cylindroconical corallum showing sometimes vertically some enlarged rings corresponding to starts and stops alternation in growth. Elliptical calice with flattened calicular platform showing a slightly deepened axial fossa. Radial elements compact, free, joining only in depth at the center, exsert, slightly bicuneiform to attenuated, generally straight costosepta, with lateral S1 curved. Distal edge festooned, lateral faces smooth. Distal inner edge with large well detached teeth. Radial hexameral symmetry. Bilateral symmetry marked by the elongated fossa and the curvature of lateral S1. Endotheca made of extended tabular dissepiments climbing along the wall. No synapticule. An epicostal epitheca *l.s.* covers the external part of the corallum.

Calicular diameter: 20 to 40 mm – Number of septa: approximately 60 to 70 – Septal density: 2-3 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Epismiliopsis liasicus* by the absence of detached septal spines at the inner edge of septa, an elliptical calix and a lesser number of radial elements.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Beni Tadjit and Amellagou (Morocco).

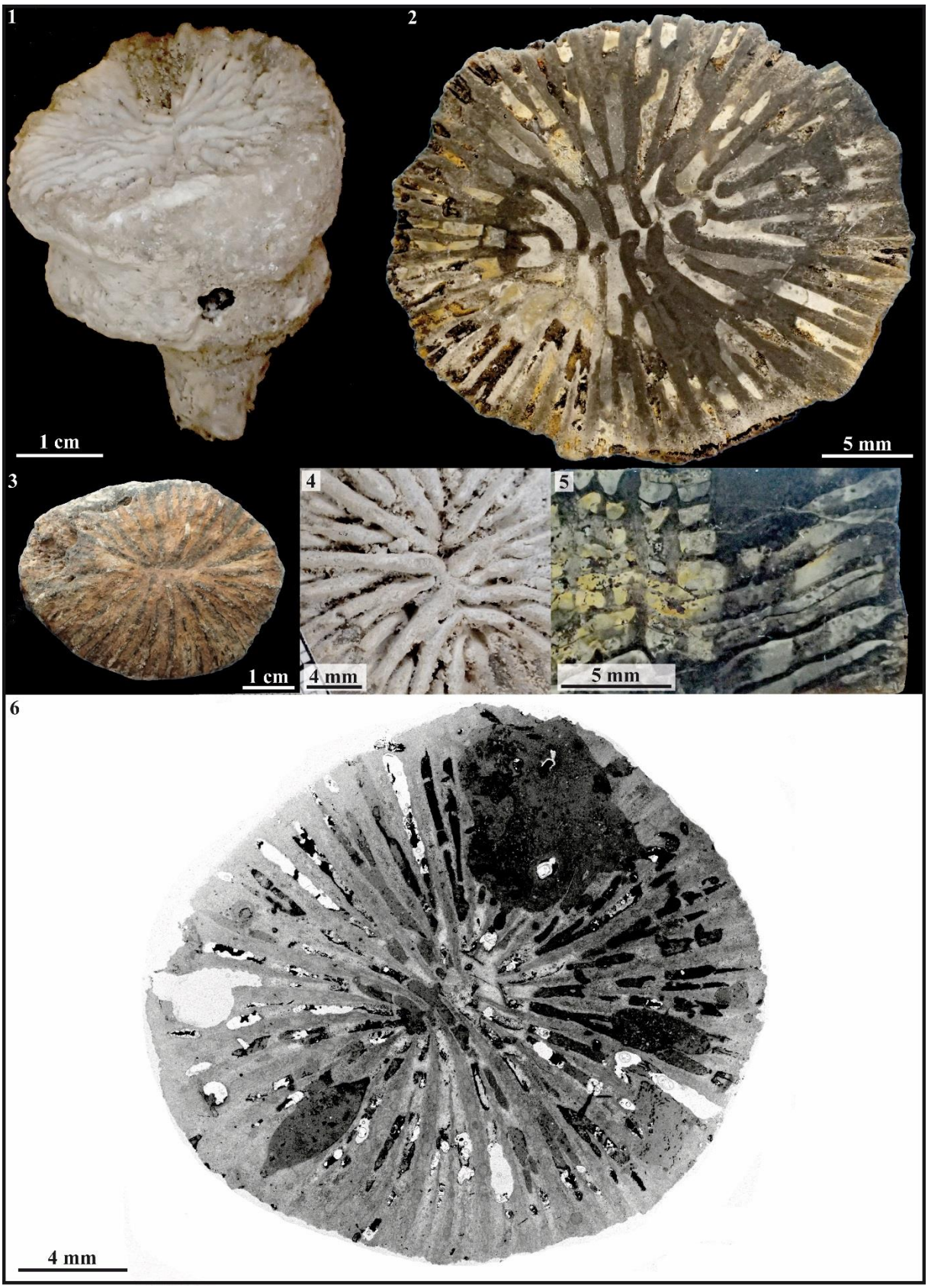


Figure 3.38 – *Epismiliopsis* sp. 1

Fig.3.38.1 : Vue latérale un peu oblique du spécimen MNHNR11596.
Fig.3.38.2 : Section transversale polie du spécimen CPUN 2703A3-5.
Fig.3.38.3 : Vue distale du spécimen CPUN 2303A6-2.
Fig.3.38.4 : Détail en vue distale de la fossette axiale du spécimen MNHN R11596.
Fig.3.38.5 : Section longitudinale axiale (suivant l'allongement de la fossette) polie du spécimen CPUN 2703A3-5.
Fig.3.38.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN AM16188-11.

♦

Fig.3.38.1 : Slightly oblique lateral view of the specimen MNHNR11596.
Fig.3.38.2 : Transverse polished section of the specimen CPUN 2703A3-5.
Fig.3.38.3 : Distal view of the specimen CPUN 2303A6-2.
Fig.3.38.4 : Detail in distal view of the axial fossa of the specimen MNHN R11596.
Fig.3.38.5 : Polished longitudinal axial section (following the elongated fossa) of the specimen CPUN 2703A3-5.
Fig.3.38.6 : Transverse polished section of the specimen CPUN AM16188-11.

Famille : Funginellidae Alloiteau, 1952

Genre : *Funginella* d'Orbigny 1849

Espèces originellement incluses : d'Orbigny, 1849 evoque 13 espèces mais n'en nomme que deux, *Cyclolites semiglobosa* et *C. haueriana*

Espèce type : *Funginella haueriana* Michelin, 1847, p. 284, pl. 64, fig. 4, désignation subséquente par Wells, 1936 p. 113

Remarques : Beauvais L. (1986), suivant Beauvais M. (1982), a fait plusieurs erreurs à propos de ce genre. Elle attribue ce genre à d'Orbigny (1850) et non (1849). Elle indique ensuite une espèce type qui n'est pas la bonne. La désignation valide de l'espèce type faite par Wells (1936) conduit à une synonymie avec *Cyclolites* selon Wells, avec *Cycloseris* selon Baron-Szabo ou même à une autonomie valide du genre chez Löser (2016, p. 352) qui considère l'espèce domérienne comme « questionnable ».

Statut : disponible, valide.

Funginella? sp. 1

Fig. 3.39

Matériel disponible (7 spécimens) : DA3105E2-1,2,3,4,5,7, AM16124, AM16162-9, AM16179-1, (collections CPUN).

Description: Polypier solitaire discoïde à subhémisphérique. Les septes sont subcompacts droits ou courbes souvent contratingents ce qui confère à l'appareil septal un aspect ramifié caractéristique. Les faces latérales des septes sont ornées de granules irrégulières tantôt aplaties et proéminentes, tantôt semblables à des petites pointes aigües. Le bord distal est orné de dents anguleuses formées par la projection des trabécules. Pas de columelle observée. L'endothèque est composée de nombreux dissépiments vésiculeux. Les granules de septes voisins se rejoignent parfois en synapticules. La muraille semble synapticulothecale.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 20 mm – Nombre de septes (Ns) : 64 à 120 – Densité septale (Sd) : 13 à 20 par 5 mm

Rapports et différences : Ce taxon rappelle par ses dimensions et sa structure septale les Micrabacides du Crétacé (genre *Micrabacia*), mais il est également très proche de certains spécimens identifiés par Beauvais (1986) comme *Funginella domeriensis* bien qu'aucune columelle papilleuse n'ait été observée.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien des gorges de Dadès et d'Amellagou (Haut Atlas Marocain).

♦

Remark: Beauvais L. (1986) following Beauvais M. did some mistakes about this genus. She attributed this genus to d'Orbigny (1850) and not 1849 and indicates a wrong type species. The valid type species designation by Wells (1936) lead to a synonymy with *Cyclolites* according to Wells and *Cycloseris* according to Baron-Szabo and even to an valid autonomous genus in Löser (2016 p. 352) who considers the domerian species as "questionable".

Studied material (7 specimens): DA3105E2-1,2,3,4,5,7, AM16124, AM16162-9, AM16179-1, (collections CPUN).

Description: Solitary, discoid to subhemispheric corallite. Subcompact, straight or curved septa often contratingent, giving to the septal apparatus a typical branching aspect. Lateral faces with irregular granules sometimes flattened and protruding or looking like small sharp spines. Distal edge with sharp-edged teeth made by the projection of trabeculae. No columella observed. Endotheca made of numerous vesicular dissepiments. Granules of neighbouring septa sometimes joining in synapticulae. The wall seems synapticulothecal.

Calicular diameter: 4 to 20 mm – Number of septa: 64 to 120 – Septal density: 13 to 20 for 5 mm

Similarities and differences: By its dimensions and septal structure, this taxon is similar to cretaceous corals of the genus *Micrabacia*, but it is also very close to some specimens identified by Beauvais (1986) as Funginella domeriensis althought no papillose columella has been observed.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Dades Valley and Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.39.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16162-9.
Fig.3.39.2 : Section transversale en lame mince du spécimen CPUN DA3105E2-1 (squelette en clair).
Fig.3.39.3 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN AM16179-1.
Fig.3.39.4 : Coupe longitudinale du spécimen CPUN DA3105E2-2.
Fig.3.39.5 : Spécimen photographié sur le terrain (N31.5682106, W5.8937588).
Fig.3.39.6 : Coupe longitudinale radiale du spécimen CPUN DA3105E2-2.
Fig.3.39.7 : Vue distale du spécimen CPUN AM16124-3.
Fig.3.39.8 : Coupe longitudinale dans le spécimen CPUN AM16179-1.
Fig.3.39.9 : Vue proximale du spécimen CPUN AM16124-3.

♦

Fig.3.39.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16162-9.
Fig.3.39.2 : Transverse thin section in the specimen CPUN DA3105E2-1 (the skeleton corresponds to bright parts).
Fig.3.39.3 : Detail in transverse section of the specimen CPUN AM16179-1.
Fig.3.39.4 : Longitudinal section of the specimen CPUN DA3105E2-2.
Fig.3.39.5 : Specimen pictured in the field (N31.5682106, W5.8937588).
Fig.3.39.6 : Longitudinal radial section of the specimen CPUN DA3105E2-2.
Fig.3.39.7 : Distal view of the specimen CPUN AM16124-3.
Fig.3.39.8 : longitudinal section in the specimen CPUN AM16179-1.
Fig.3.39.9 : Proximal view of the specimen CPUN AM16124-3.

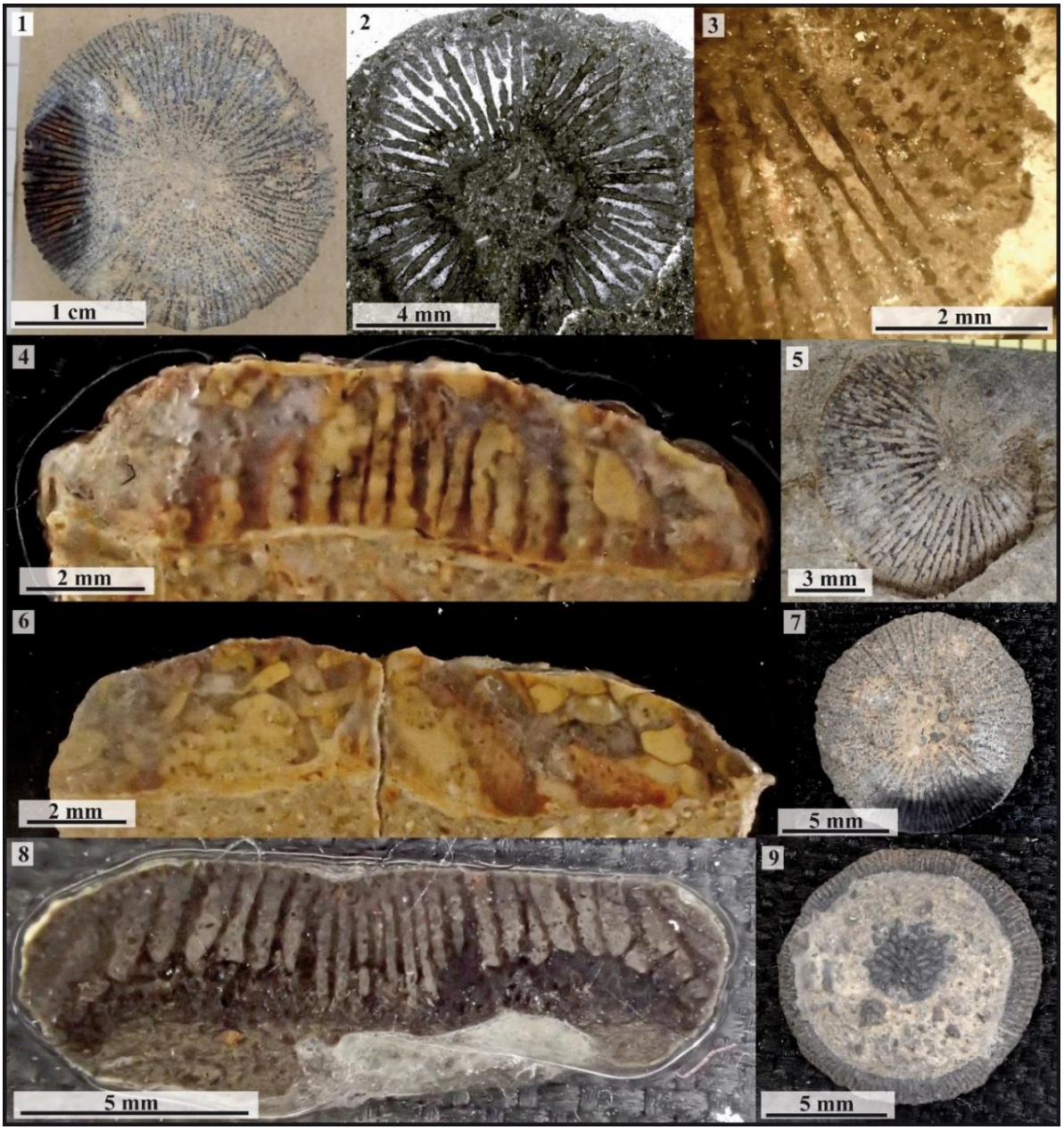


Figure 3.39 – *Funginella?* sp. 1

Famille : Rhipidogyridae Koby, 1905
Remarques : nous incluons ce taxon au sein des Rhipidogyridae plutôt qu'au sein des Stylinidae compte tenu de la forte inégalité des septes selon les ordres, de l'allongement des calices plus âgés et de la forme apparemment flabelliforme des auricules (voir Zaman, 2012).
Ce genre se distingue de *Ironella* Starostina & Krasnov, 1970 par une périthèque costulée, de *Ogilvinella* Eliášová, 1976 qui possède une columelle lamellaire et de *Astroidogyra* Ricci *et al.,* 2018 plus astreoïde que plocoïde.
Statut : disponible, valide.

Gen. indet. 1 sp. 1

Fig. 3.40

Matériel disponible (2 spécimens): MA1004E5-3 et MA1004E5-3' (collection CPUN).

Description: colonie plocoïde massive à calices circulaires à elliptiques se multipliant par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits, courbes ou zigzagués, libres ou jointifs, subcompacts, très inégaux, à bord interne souvent renflé ce qui suggère la présence d'auricules de forme assez massive. On observe selon les calices une symétrie d'ordre 6 ou moins souvent 8. Les septes de premier ordre rejoignent parfois un édifice axial pariétal d'aspect variable tantôt papilleux, spongieux ou styliforme qui n'est pas toujours observé. Les faces latérales des septes portent des petits granules irréguliers et les septes de premier ordre sont parfois cunéiformes. Endothèque constituée de dissépiments vésiculeux. Muraille parathécale et périthèque costulée. Pas de synapticules.

Diamètre des calices (Cd) : 2,8 à 5,6 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3,6 à 4,5 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 31 – Densité septale (Sd) : 5 à 7 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remarks: we include this taxon into the Rhipidogyridae rather than into the Stylinidae because of the important inequalities of septa according to their order, the elongation of the older calices and the apparent flabelliform auriculae (see Zaman, 2012).
This genus differs from *Ironella* Starostina & Krasnov, 1970 by its costulate peritheca, from *Ogilvinella* Eliášová, 1976 that shows a lamellar columella and from *Astroidogyra* Ricci *et al.,* 2018 that is more astreoid than plocoid.

Studied material (2 specimens): MA1004E5-3 et MA1004E5-3' (collection CPUN).

Description: plocoid massive colony with circular to elliptical calices multiplying by extracalicular budding. Radial elements are straight, curved or wavy costosepta, free or joined, subcompact, highly unequal with inner edge often swollen, which suggest the presence of auriculae rather massive in shape. A radial symmetry can be observed, either sixfolded (in much cases), or eightfolded, depending of the calices. The first order septa sometimes join a parietal axial columella of variable aspect: papillose, spongy or styliform; which is not present everywhere. Lateral faces of septa hold small, irregular granules and the S1 are sometimes cuneiform. Endotheca made of vesicular dissepiments. No synapticulae. Wall parathecal and costulate peritheca.

Calicular diameter: 2.8 to 5.6 mm – Distance between calices centers: 3.6 to 4.5 mm – Number of septa: approximately 31 – Septal density: 5 to 7 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

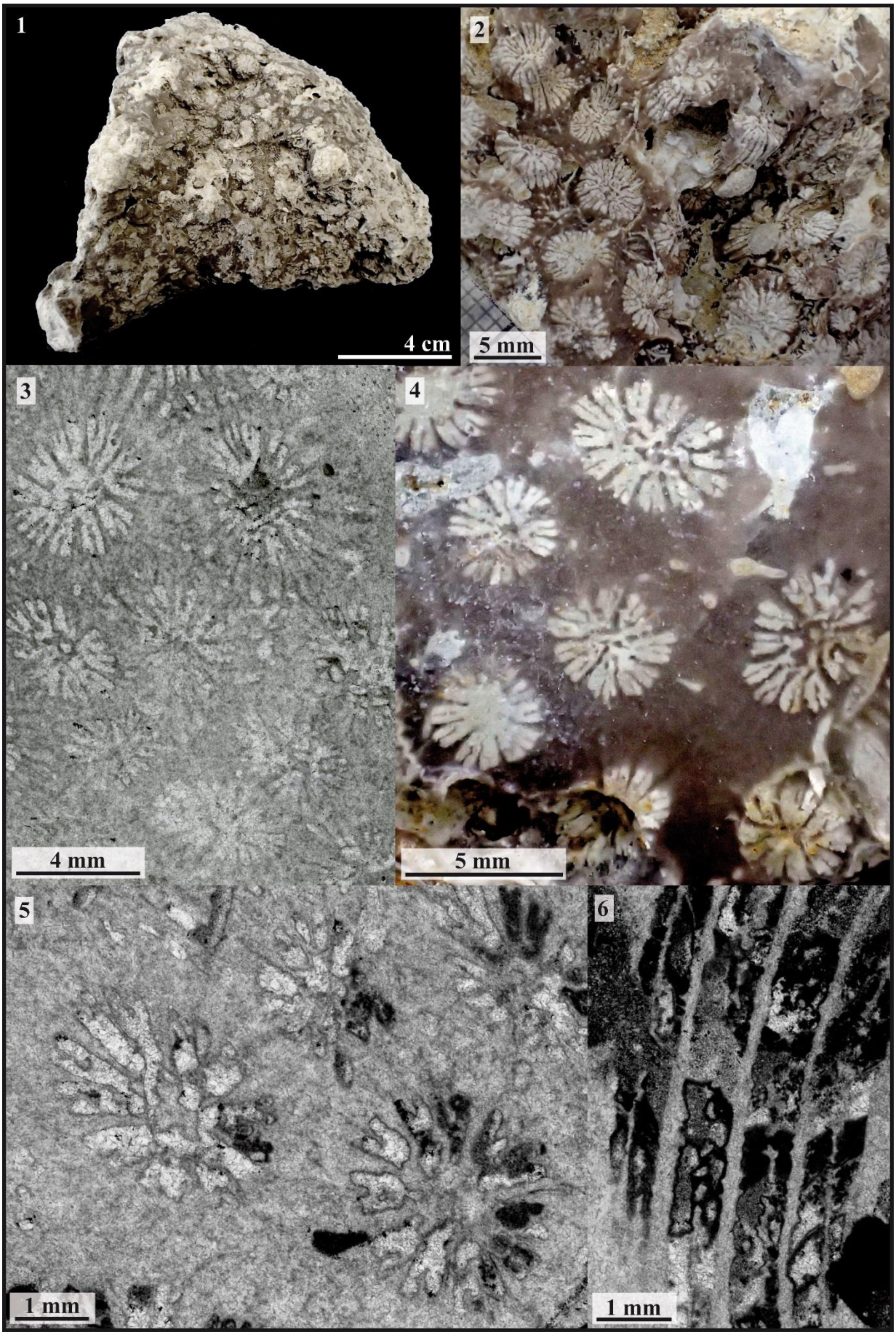


Figure 3.40 – Gen. indet. 1 sp. 1

Fig.3.40.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E5-3'.
Fig.3.40.2 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E5-3' (détail).
Fig.3.40.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-3.
Fig.3.40.4 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E5-3' (détail).
Fig.3.40.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-3'.
Fig.3.40.5 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-3'.

♦

Fig.3.40.1 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E5-3'.
Fig.3.40.2 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E5-3' (detail).
Fig.3.40.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E5-3.
Fig.3.40.4 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E5-3' (detail).
Fig.3.40.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E5-3'.
Fig.3.40.5 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN MA1004E5-3'.

Famille : *Incertae sedis*
Statut : disponible, valide.

Gen. indet. 2 sp.1

Fig. 3.41

Matériel disponible (1 spécimen): MA0604E1-1 (collections CPUN).

Description: colonie cérioïde très mal préservée à calices polygonaux dont les dimensions distinguent ce taxon de tous les autres décrits ici. Le bourgeonnement semble intracalicinal d'après la forme bilobée de certains calices.

Diamètre des calices (Cd) : environ 1 à 2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 1 à 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Taililout (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): MA0604E1-1 (collections CPUN).

Description: cerioid, badly preserved colony with subcircular to polygonal calices. The dimensions of this taxon distinguish it among all the species described in this work. The mode of budding seems intracalicular according to the bilobate shape of some calices.

Calicular diameter: 1 to 2 mm – Distance between calices centers: 1 to 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Taililout (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.41.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA0604E1-1.
Fig.3.41.2 : Vue distale (détail) du spécimen CPUN MA0604E1-1.
Fig.3.41.3 : Coupe longitudinale oblique du spécimen CPUN MA0604E1-1.
Fig.3.41.4 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN MA0604E1-1.

♦

Fig.3.41.1 : Distal view of the specimen CPUN MA0604E1-1.
Fig.3.41.2 : Distal view (detail) of the specimen CPUN MA0604E1-1.
Fig.3.41.3 : Longitudinal oblique section in the specimen CPUN MA0604E1-1.
Fig.3.41.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA0604E1-1.

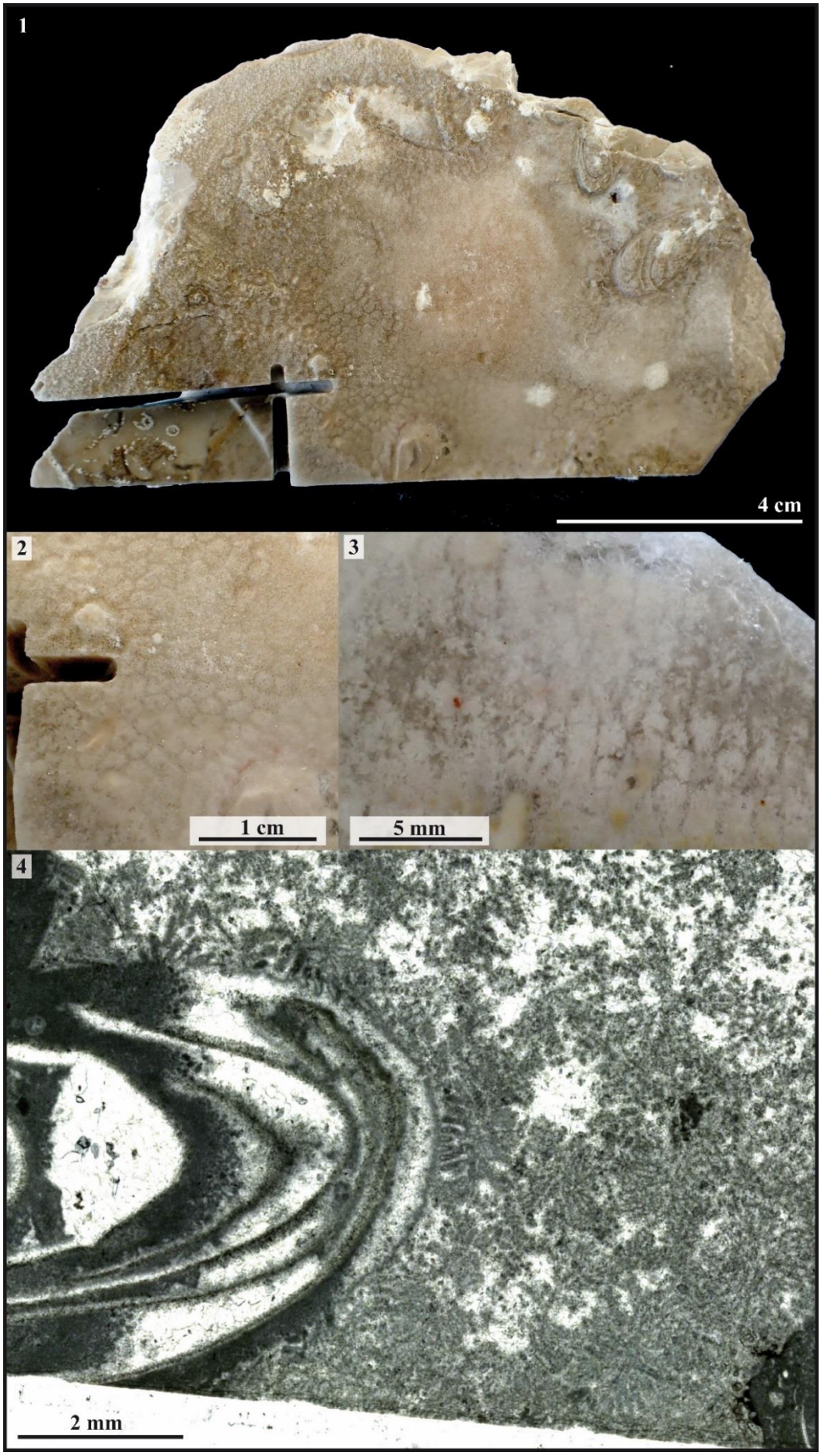


Figure 3.41 – Gen. indet. 2 sp. 1

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Statut : disponible, valide.

Gen. indet. 3 sp.1

Fig. 3.42

Matériel disponible (3 spécimens): MA1004E1-5, MA1004E4-6, MA1004E4-28 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde massive dépourvue d'holothèque, à calices subcirculaires à polygonaux se reproduisant par gemmation intracalicinale. Les septes sont compacts, droits ou courbes, libres ou jointifs, subconfluents. Les faces latérales portent des granules pointues à forme et disposition typiquement montlivaltide. La fossette calicinale n'est pas allongée et présente en son centre une columelle pariétale d'aspect généralement papilleux faite des projections trabéculaires des septes. Endothèque à dissépiments vésiculeux. Une muraille en zigzag de nature variée est présente. Synapticules possibles, difficiles à distinguer de dissépiments épais.

Diamètre des calices (Cd) : 2,1 à 6,2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2,3 à 5,5 mm – Nombre de septes (Ns) : 40 à 49 – Densité septale (Sd) : 4 par 1 mm

Rapports et différences : compte tenu de la pauvreté de l'échantillonnage et de l'aspect labile des structures axiales chez les taxons gen. indet. 3 sp.1 et gen.indet. 4 sp.1 nous ne pouvons exclure qu'il s'agisse d'une seule et même espèce et/ ou d'un même genre dont les variations de morphologie axiale tiendraient de la variabilité intraspécifique ou intragénérique.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (3 specimens): MA1004E1-5, MA1004E4-6, MA1004E4-28 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum without holotheca, with subcircular to polygonal calices showing intracalicular budding. Compact, straight or curved, free or joining, subconfluent septa. Lateral faces of septa with sharp granules typically montlivaltid in shape and disposition. Calicular fossa is not elongated and shows in its center a parietal columella generally of papillose aspect, made by septal trabecular projections. Endotheca made of vesicular dissepiments. A wavy wall of variable nature is present. No synapticulae observed or perhaps in the wall.

Calicular diameter: 2.1 to 6.2 mm – Distance between calices: 2.3 to 5.5 mm – Number of septa: 40 to 49 – Septal density: 4 per 1 mm

Similarities and differences: considering the poor quantity of samples and the variable aspect of the axial structures in taxa gen. indet. 3 sp.1 and gen. indet. 4 sp.1 we cannot exclude the possibility that it would be one single species and / or genus with intraspecific or intrageneric variability of calicular axial morphology.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

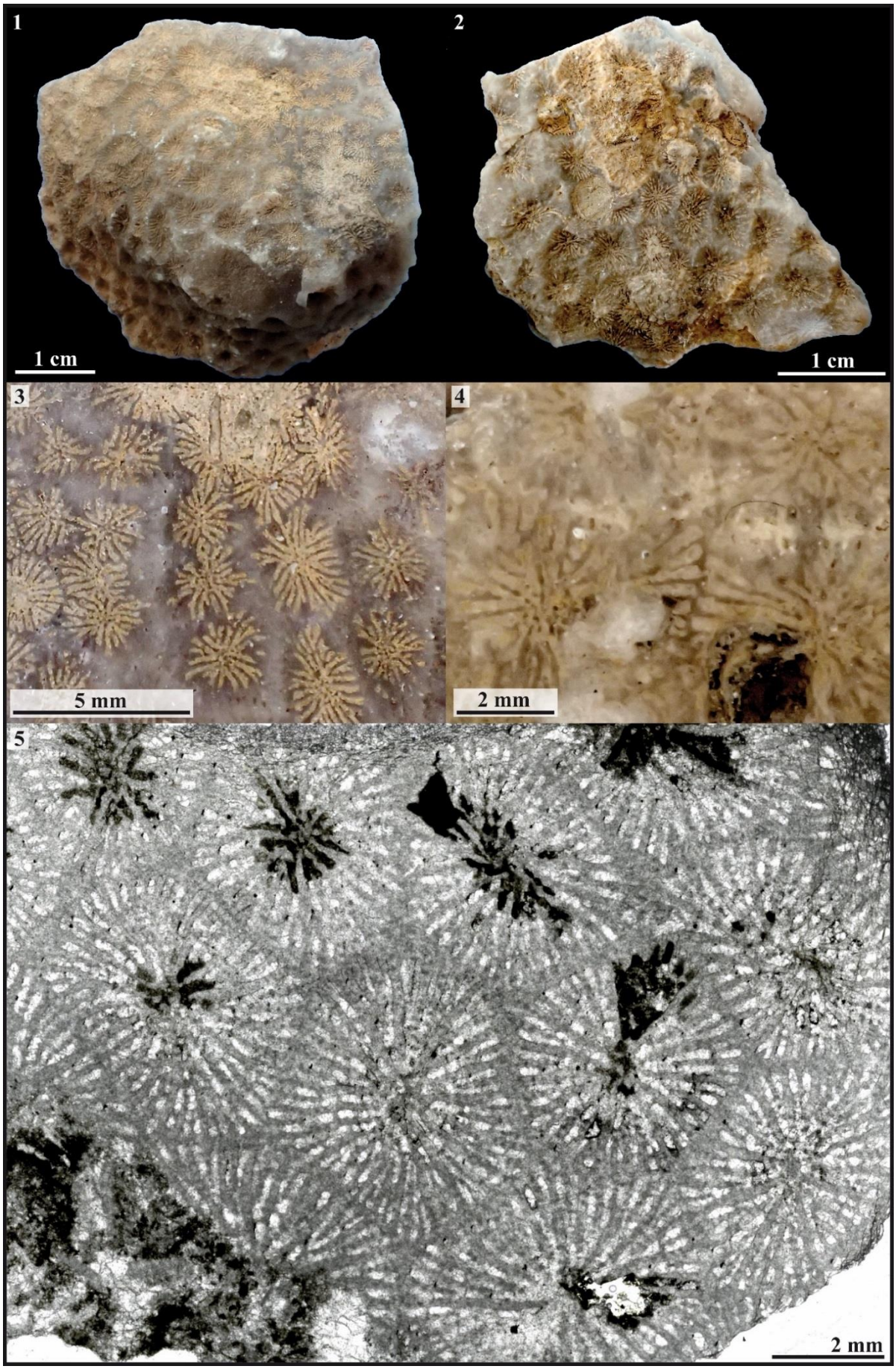


Figure 3.42 – Gen. indet. 3 sp. 1

Fig.3.42.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E1-5.
Fig.3.42.2 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-6.
Fig.3.42.3 : Détail en vue distale du spécimen CPUN MA1004E1-5.
Fig.3.42.4 : Coupe transversale du spécimen CPUN MA1004E4-6.
Fig.3.42.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E4-6.

♦

Fig.3.42.1 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E1-5.
Fig.3.42.2 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-6.
Fig.3.42.3 : Detail in distal view of the specimen CPUN MA1004E1-5.
Fig.3.42.4 : Transverse section of the specimen CPUN MA1004E4-6.
Fig.3.42.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E4-6.

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Statut : disponible, valide.

Gen. indet. 4 sp. 1

Fig. 3.43

Matériel disponible (2 spécimens): MA1004E4-31, MA1004E5-7 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde massive dépourvue d'holothèque, à calices subcirculaires à polygonaux se reproduisant par gemmation intracalicinale. Les septes sont compacts, droits ou courbes, libres ou jointifs, subconfluents. Les faces latérales portent des granules pointues à forme et disposition typiquement montlivaltide. La fossette calicinale n'est pas allongée et présente en son centre une columelle variable souvent liée aux septes de premier ordre laissant place dans la partie la plus distale des calices à des projections trabéculaires des septes conférant l'aspect d'une columelle papilleuse. Endothèque à dissépiments vésiculeux. Une muraille en zigzag de nature variée est présente. Pas de synapticule observé ou peut-être dans la muraille.

Diamètre des calices (Cd) : 1,6 à 4,7 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2,5 à 5,2 mm – Nombre de septes (Ns) : 22 à 42 – Densité septale (Sd) : 4 par 1 mm

Rapports et différences : compte tenu de la pauvreté de l'échantillonnage et de l'aspect labile des structures axiales chez les taxons gen. indet. 3 sp.1 et gen.indet. 4 sp.1 nous ne pouvons exclure qu'il s'agisse d'une seule et même espèce et/ou d'un même genre dont les variations de morphologie axiale tiendraient de la variabilité intraspécifique / intragénérique.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): MA1004E4-31, MA1004E5-7 (collections CPUN).

Description: Cerioid massive corallum without holotheca, with subcircular to polygonal calices showing intracalicular budding. Compact, straight or curved, free or joining, subconfluent septa. Lateral faces of septa with sharp granules typically montlivaltid in shape and disposition. Calicular fossa is not elongated and shows in its center a variable columella often joined by some first order septa that in the more distal part of the calix leaves place for trabecular projections of septa that produce a papillose columella-like structure. Endotheca made of vesicular dissepiments. A zigzag wall of variable nature is present. No synapticulae observed or perhaps in the wall.

Calicular diameter: 1.6 to 4.7 mm – Distance between calices: 2.5 to 4.2 mm – Number of septa: 22 to 42 – Septal density: 4 per 1 mm

Similarities and differences: considering the poor quantity of samples and the variable aspect of the axial structures in taxons gen. indet. 3 sp.1 and gen.indet. 4 sp.1 we cannot exclude the possibility that it would be one single species and / or genus with intraspecific or intrageneric variability of calicular axial morphology.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.43.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-31.
Fig.3.43.2 : Section transversale polie du spécimen CPUN MA1004E4-31
Fig.3.43.3 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-31
Fig.3.43.4 : Section longitudinale polie du spécimen CPUN MA1004E5-7.
Fig.3.43.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-7.

♦

Fig.3.43.1 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-31.
Fig.3.43.2 : Polished transverse section of the specimen CPUN MA1004E4-31
Fig.3.43.3 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-31
Fig.3.43.4 : Longitudinal polished section of the specimen CPUN MA1004E5-7.

Fig.3.43.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E5-7.

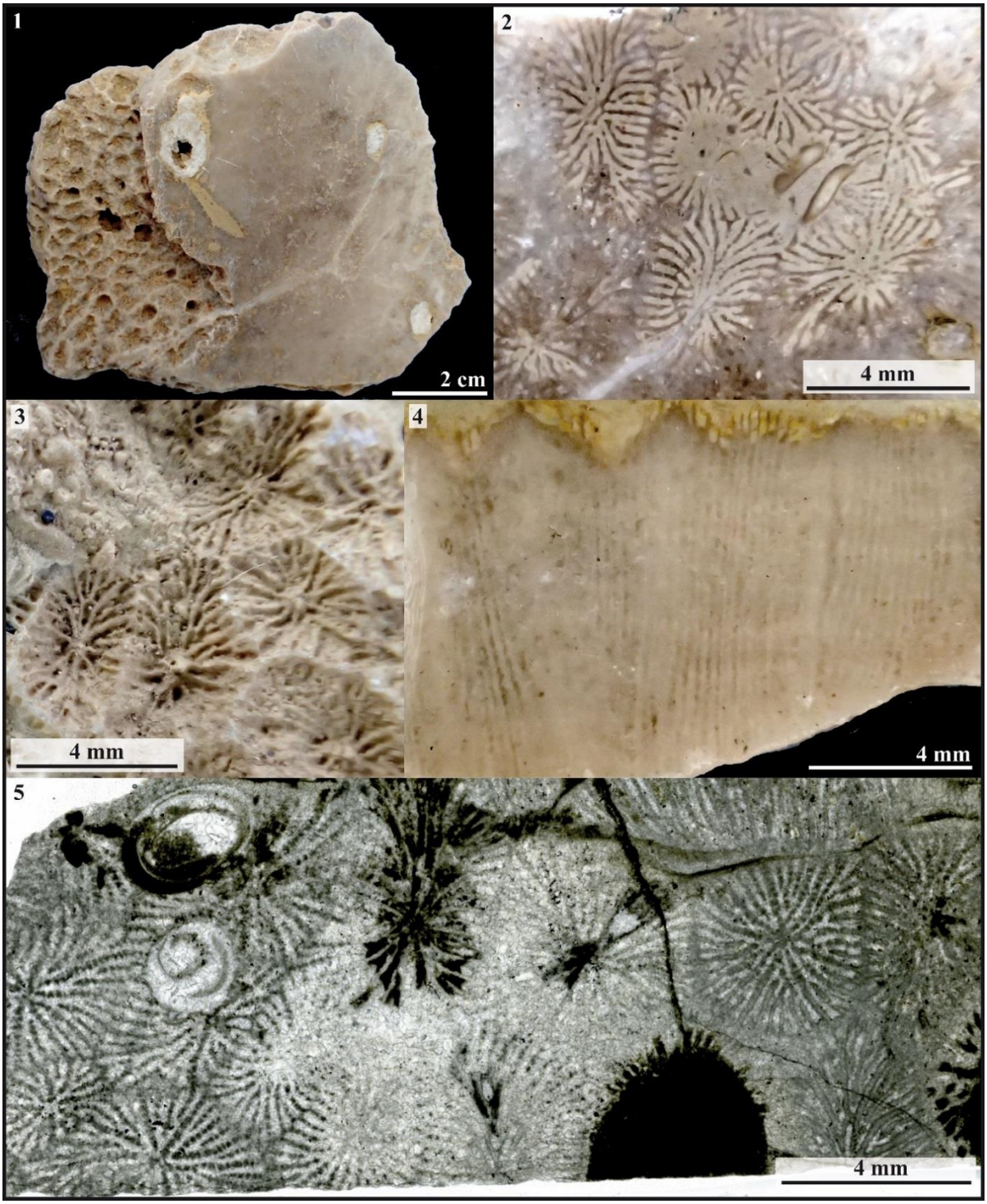


Figure 3.43 – Gen. indet. 4 sp. 1

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Gillismilia* Lathuilière, Charbonnier and Pacaud, 2017
Espèce type : *Palaeocyathus fromenteli* Alloiteau, 1956, Pal univ. n°86, fig. 1-2 par désignation originale.
Statut : disponible, valide.

Gillismilia fromenteli (Alloiteau, 1956)

Fig. 3.44

Synonymie :

v. 1956 *Palaeocyathus fromenteli* - Alloiteau, Pal univ. n°86, fig. 1-2

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype M03524 (collections MNHN).

Description: corail solitaire discoïde. Une épithèque faiblement plissée recouvre un petit peu plus de la moitié de la face inférieure. Le calice est circulaire. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits, compacts, proéminents. Le bord distal porte de larges festons irréguliers correspondants à des variations d'épaisseur. Pas de pali mais des détachements de dents trabéculaires. La partie externe des éléments radiaires témoigne d'une symétrie hexamérale de l'appareil septal. Une columelle formée de la fusion des dents issues des septes de premier ordre. Les septes d'ordres supérieurs sont libres. Endothèque non observée. Muraille parathécale ou septothécale.

Diamètre du calice (Cd) : 21,8 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 50

Rapports et différences : la proéminence externe des septes et la morphologie générale distingue *Gillismilia* des autres Stylophyllides du Lias.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May sur Orne (Calvados; France).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype M03524 (collections MNHN).

Description: solitary discoid corallum. Epitheca weakly folded covering a little more than half of the basal face. Calice circular in outline. Radial elements are prominent, compact, straight costo-septa. Distal edge ornamented by some regular wide festoons corresponding to the variations in thickness. No palis but some detached columns. Hexameral symmetry easy to decipher especially with the external part of radial elements. Endotheca not observed. Columella formed by teeth fused to inner edges of S1 septa; other cycles show free septa. Wall parathecal or septothecal.

Calicular diameter: 21.8 mm – Number of septa: approximately 50

Similarities and differences: The external prominence of septa and general morphology distinguishes *Gillismilia* from other Liassic Stylophyllids.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May sur Orne (Calvados; France).

Fig.3.44.1 : Vue distale de l'holotype MNHN M03524.
Fig.3.44.2 : Vue proximale de l'holotype MNHN M03524.
Fig.3.44.3 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03524.
Fig.3.44.4 : Détail de l'appareil septal de l'holotype MNHN M03524.

♦

Fig.3.44.1 : Distal view of the holotype MNHN M03524.
Fig.3.44.2 : Proximal view of the holotype MNHN M03524.
Fig.3.44.3 : Lateral view of the holotype MNHN M03524.
Fig.3.44.4 : Detail of the septal apparatus of the holotype MNHN M03524.

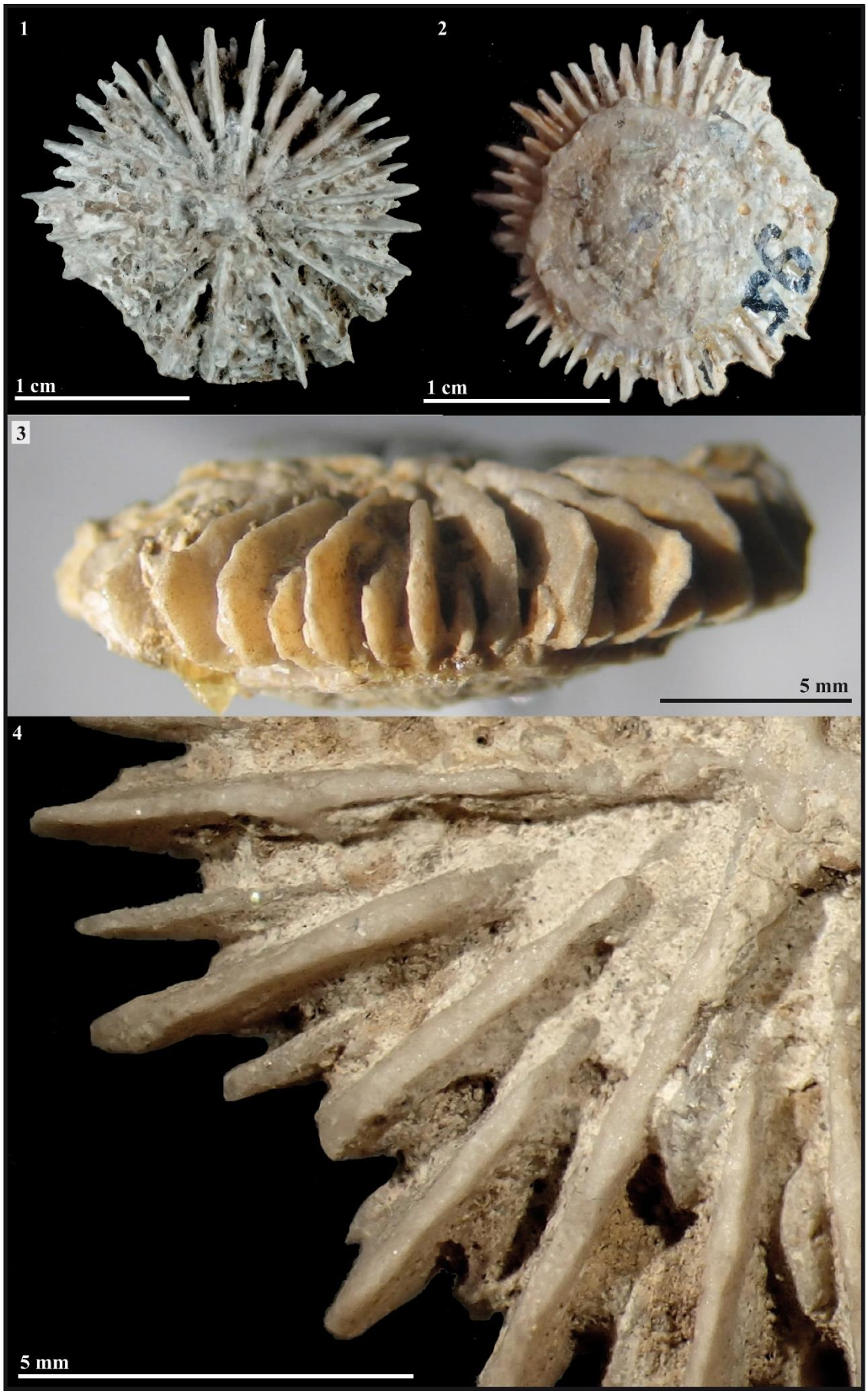


Figure 3.44 – *Gillismilia fromenteli*

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Haimeicyclus* Alloiteau, 1957
Espèces originellement incluses : seulement *H. haimei*
Espèce type : *Montlivaltia haimei* Chapuis and Dewalque, 1853, par monotypie.
Remarques : Beauvais (1986b) a également publié *Haimeicyclus* comme nouveau genre (p.54) fondé sur la même espèce mais, bien que le nom ait été proposé de façon conditionnelle, il reste attribué à Alloiteau, 1957 (art 11.5.1). Le matériel type est probablement à Liège.
Statut : disponible, valide.

Haimeicyclus haimei Chapuis and Dewalque, 1853

Fig. 3.45

Matériel inclus à l'origine : *Montlivaltia haimei* Chapuis and Dewalque, 1853, p. 263 pl. 38 fig. 5. L'auteur signale seulement que « l'espèce n'est pas rare dans la Marne de Jamoigne où on la trouve dans plusieurs localités particulièrement à Jamoigne, à Termes, etc. »
Désignation du type porte-nom : Syntype; probablement conservé à Liège (non observé)
Localité type : Marne de Jamoigne (Lias inférieur) à Jamoigne, Termes etc…(Belgique)

Synonymie :

	1852	*Cyclolites granulatus* Goldfuss *in* Quenstedt p.658 pl.59 fig.21
pars	1853	*Montlivaltia haimei* Chapuis & Dewalque. p.263 pl.38 fig.5
	2002	*Haimeicyclus haimei* (Ch. & Dew.) *in* Stolarski & Russo, p. 183 *cum syn*

Matériel disponible pour la description (3 spécimens) : DA3005E2-2, DA0106E3-3, DA0306SB (Collections CPUN).

Description : corail solitaire (au stade adulte), discoïde, circulaire, dont la face inférieure est recouverte d'une épithèque à bourrelets concentriques et cicatrice d'adhérence. Costoseptes à structure stylophyllide : des épines septales monotrabéculaires reliées par des dépôts de stéréome forment des septes subcompacts dont le bord distal est orné de petites dents rondes et régulières par projection de ces épines septales. L'appareil septal s'organise en douze répétitions équivalentes comprenant chacune, le plus souvent, quatre ordres de grandeur distincts de septes bien qu'un cinquième ordre de septes abortifs apparaisse parfois en lames minces. Ces ordres géométriques peuvent être interprétés comme des cycles successifs à valeur ontogénétique correspondant à une symétrie hexamérale typiquement scléractiniaire à condition d'admettre que les septes de premier ordre (S1) correspondent aux deux premiers cycles ontogénétiques (6 + 6 septes), créant ainsi six systèmes septaux identiques. Les épines septales se dissocient au bord interne et se projettent dans la cavité axiale, formant parfois une columelle pariétale papilleuse. L'endothèque est constituée de dissépiments périphériques. Muraille parathécale en profondeur.

Diamètre du calice (Cd) : 25.1 à 26.8 mm – Hauteur du polypiérite (Ph) : 5.9 à 7.1 mm – Nombre de septes (Ns) : 90 à 96 (96 par extrapolation) – Densité septale (Sd) : 3 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 5 à 8 par 5 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Sinémurien de Sicile, Jurassique inférieur (Hettangien - Sinémurien) de Belgique, France, Allemagne, Luxembourg, Angleterre, Toarcien inférieur et moyen du Maroc (Haut Atlas), Lias d'Argentine et Indonésie (Sumatra).

♦

Remarks: Beauvais (1986b) published also *Haimeicyclus* as a new genus (p. 54) with the same type species but, despite the name was proposed conditionally, the authorship should be returned to Alloiteau 1957 (art 11.5.1.). The type material is probably in Liège.

Studied material (3 specimens): DA3005E2-2, DA0106E3-3, DA0306SB (Collections CPUN).

Solitary coral (in adult stage), discoid, circular in outline, which lower face is coated by an epitheca with concentric bulges and adhesion scars. Costosepta subcompact with stylophyllid structure: they are made of monotrabecular

septal spines linked by stereome deposits, with a distal edge ornamented by small, regular, round teeth due to the projection of the septal spines (Figure). The septal apparatus is made of twelve equal repetitions, each of them including generally four distinct size orders of septa (a fifth order of abortive septa appears sometimes in thin section, cf. Figure). These geometrical orders can be interpreted as successive ontogenic cycles corresponding to a six-folded symmetry following a very classical scleractinian model of development, assuming that the first order (S1) of septa correspond to the first two septal cycles (6 + 6 septa). Thus, we obtain six equivalent septal systems. Septal spines can separate in the inner edge and, by projecting in the axial cavity, form a parietal papillose columella. Endotheca present, made of peripheric dissepiments. Parathecal wall in depth.

Calicular diameter: 25.1 to 26.8 mm – corallite high: 5.9 to 7.1 mm –Number of septa: 90 to 96 (96 by extrapolation) – Septal density: 3 for 2 mm –Trabecular density: 5 to 8 for 5 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Sinemurian of Sicilia, lower Jurassic (Hettangian - Sinemurian) of Belgian, France, Germany, Luxembourg, England, lower / middle Toarcian of Dades Valley (High Atlas of Morocco), Lias of Argentina and Indonesia (Sumatra).

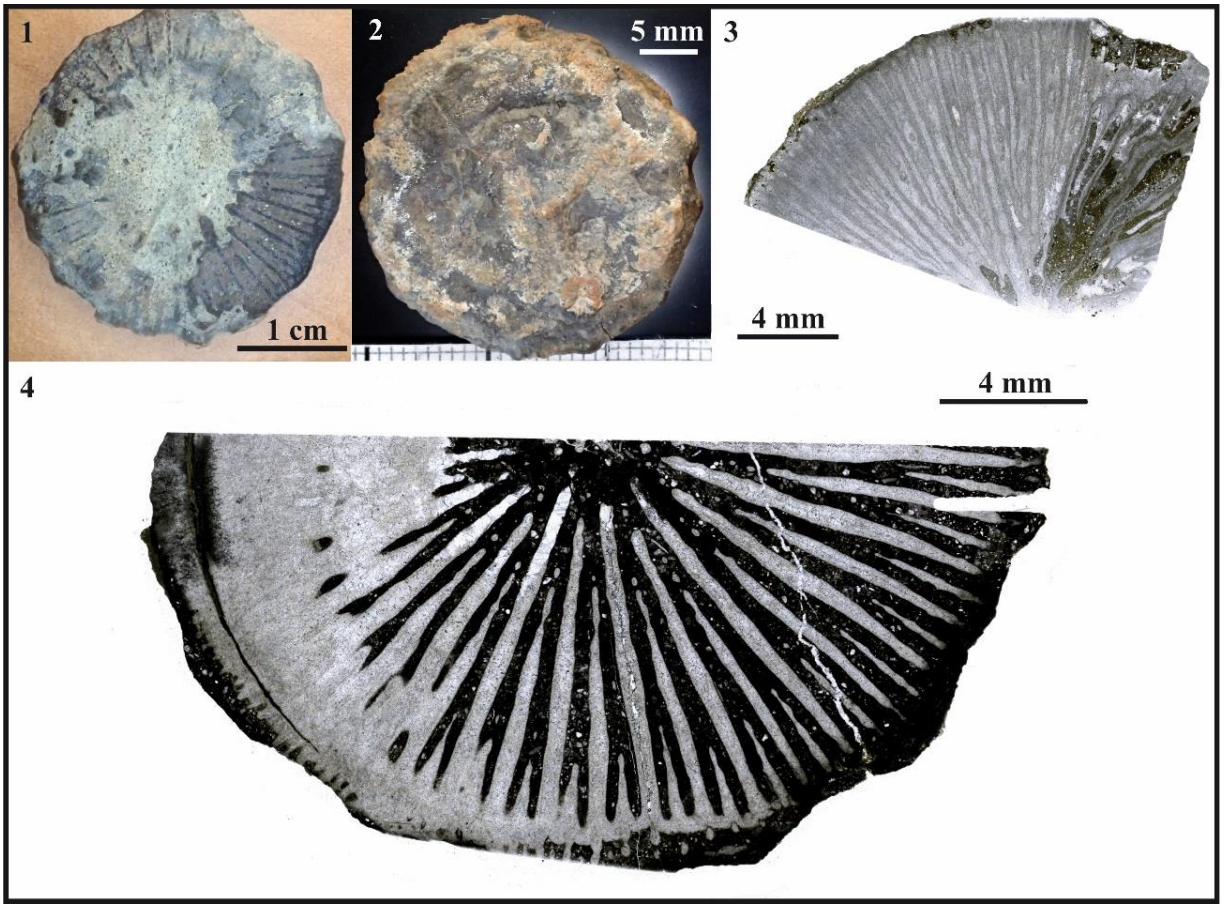


Figure 3.45 – *Haimeicyclus haimei*

Fig.3.45.1 : Vue distale du spécimen DA0306SB.
Fig.3.45.2 : Vue proximale du spécimen DA0306SB.
Fig.3.45.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen DA3005E2-2.
Fig.3.45.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen DA0306SB.

♦

Fig.3.45.1 : Distal view of the specimen DA0306SB.
Fig.3.45.2 : Proximal view of the specimen DA0306SB.
Fig.3.45.3 : Transverse thin section of the specimen DA3005E2-2.
Fig.3.45.4 : Transverse thin section of the specimen DA0306SB.

Famille : nov. fam. (voir Boivin *et al.* in prep)
Genre : *Hispaniastraea* Turnšek and Geyer, 1975
Espèces originellement incluses: *H. murciana* et *H. ramosa*
Espèce type : *Hispaniastraea murciana* Turnšek and Geyer, 1975 in Turnšek, Seyfried and Geyer, 1975, p. 22, pl. 20-21 par désignation originale.
Statut : disponible, valide.

Hispaniastraea murciana Turnšek et Geyer, 1975

Fig. 3.46

Matériel inclus à l'origine (5 spécimens) : 3 colonies (no 33a, 33b et 34) et 2 fragments de colonies (no 35 et 36)
Désignation du type porte-nom : Holotype, colonie no 33 désignation originale
Localité type : Zarcilla de Ramos (Province de Murcie, Espagne).

Synonymie :

1975 *Hispaniastraea murciana* Turnšek and Geyer *in* Turnšek, Seyfried and Geyer; p. 138, pl. 20 figs. 1–2, pl. 21 figs 1-2
1980 *Chaetetes (Pseudoseptifer) murciana* (Turnšek and Geyer); Beauvais, p. 30, pl. 3 fig. 2

Matériel disponible (7 spécimens) :MNHN LB 5374 (collections MNHN), DA0106E2-4, 2303A1-6, AM16160-2, DA2905E1-2, DA2905E2-2, DA3105E3-1 (collection CPUN).

Description (en collaboration avec S. Boivin): polypier colonial, cérioïde, massif, encroûtant, lamellaire ou rameux. Polypiérites subcirculaires à polygonaux, pouvant être très fortement déformés en particulier au cœur des branches. L'appareil septal est caractérisé par un septe majeur, très dominant en longueur et en largeur, droit ou parfois courbe, compact, sans ornementation à l'exception de larges auricules périodiques sur le bord interne du septe. En section longitudinale, dans le plan perpendiculaire au plan du septe majeur, les auricules présentent une forme de losange allongé horizontalement ou d'assiette relevée sur les bords. En section transversale, les auricules sont subcirculaires, et couvrent une importante surface (jusqu'aux 3/4 de la surface du lumen). Le septe majeur est ainsi fortement élargi au niveau des auricules et arrondi entre ces dernières, conférant au lumen une forme caractéristique de fer à cheval. Les septes mineurs sont très courts, compacts, et leur section transversale varie entre une forme triangulaire et arrondie. Les septes mineurs sont très souvent restreints à l'intérieur de la muraille et ne sont pas toujours distincts. Le bord interne des septes mineurs est couvert de granules pointues alternant avec les auricules du septe majeur. Dans certaines zones des colonies où les contraintes de constructions liées à la géométrie sont faibles, les septes majeurs des polypiérites voisins sont tous alignés dans la même direction. Des planchers fins, droits ou concaves (vus du dessus), sont parfois préservés. Les microstructures ne sont pas préservées. Deux modes de gemmation co-existent au sein d'une même colonie : une gemmation extracalicinale et une gemmation septale intracalicinale. De nombreux canaux inter-calicinaux sont présents, distribués de façon hétérogène mais concentrés dans certaines zones de la colonie de sorte qu'il existe des zones parcourues de nombreux canaux et des zones totalement dépourvues de canaux. L'origine des canaux n'a pas pu être établie. L'hypothèse d'organismes non-coralliens vivant en association avec cette espèce est envisagée.

Grand diamètre du lumen : 0,46 à 1,95 mm – Petit diamètre du lumen : 0,14 à 1,44 mm – Épaisseur de la muraille : 0,09 à 0,84 mm – Distance de calice à calice : 0,49 à 2,10 mm – Longueur du septe majeur : 0,11 à 0,99 mm – Épaisseur du septe majeur : 0,05 à 0,57 mm – Nombre de septes apparents : 1 à 12

Remarques : ce taxon est proche morphologiquement d'un groupe d'éponges chaetetidées appartenant au sous-genre *Chaetetes* (*Pseudoseptifer*) Fischer, 1970 mais s'en distingue entre autres par la présence d'auricules sur le septe majeur, de canaux intercalicinaux et d'un aspect crénelé de la muraille lié aux septes mineurs abortifs (voir Boivin *et al.* en préparation).

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Sinémurien à Toarcien inférieur (pré-TOAE) de Murcie (Espagne), Moyen et Haut Atlas Marocains, Calabre (Italie), Languedoc (France).

♦

Studied material (7 specimens): MNHN LB 5374 (collections MNHN), DA0106E2-4, 2303A1-6, AM16160-2, DA2905E1-2, DA2905E2-2, DA3105E3-1 (collection CPUN).

Description (in collaboration with S. Boivin): cerioid massive, lamellar or ramose colony. Subcircular to polygonal corallites sometimes strongly distorted, particularly in the middle of the branches. The septal apparatus is characterized by one major septum that dominates in width and thickness. It is straight or curved, compact, ornamented only by periodic auriculae along its inner edge. The auriculae are subcircular in transverse section (they fill up to 3/4 of the lumen surface) and reveal a horizontally elongated rhombic shape or a platelike shape with rims turned upward in longitudinal section perpendicular to the mid-septal plan. The inner edge of the major septum is thus enlarged at each auricula and narrower and rounded between successive auriculae, conferring to the lumen a characteristic horseshoe shape. Minor septa are short, compact, rounded or sharp and generally restricted within the wall that makes them sometimes undistinguishable. The inner edge of septa is covered of granules that alternate with the auriculae of the major septum. In some parts of the colonies where geometrical constraints of construction are weak, all the major septa of the neighbouring corallites are oriented in the same direction. Thin, concave (in distal view) tabulae can sometimes be observed. Microstructure not preserved. Two different modes of budding coexist in the colonies: extracalicular budding and intracalicular septal budding. Many heterogeneously distributed intercalicular canals have been observed. These canals are restricted to some parts of the colonies and their origin is still unknown. The hypothesis of an association between non-corals organisms is considered.

Great diameter of the lumen: 0.46 to 1.95 mm – Small diameter of the lumen: 0.14 to 1.44 mm – Thickness of the wall: 0.09 to 0.84 mm – Distance between calices centers: 0.49 to 2.10 mm – Length of major septa: 0.11 to 0.99 mm – Thickness of major septa: 0.05 to 0.57mm – Number of apparent septa : 1 to 12

Remarks : this taxon is morphologically close to a chaetetid sponge group that belongs to the sug-genus *Chaetetes* (Pseudoseptifer) Fischer, 1970 but differs from the latters by the presence of auriculae on the major septum, intercalicular canals and a serrated aspect of the wall due to abortive septa (see Boivin *et al*. in prep).

Geographic and stratigraphic ranges: Sinemurian to Lower Toarcian (pre-TOAE) of Murcia (Spain), Middle and High Atlas of Morocco, Calabria (Italy) and Languedoc (France).

Fig.3.46.1 : Vue distale du spécimen MNHN LB 5374.
Fig.3.46.2 : Spécimen rameux photographié sur le terrain (Gorges de Dadès, Maroc).
Fig.3.46.3 : Spécimen massif photographié sur le terrain (Vallone del Gardo, Calabre, Italie).
Fig.3.46.4 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN DA2905E1-2.
Fig.3.46.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN AM16160-2.

♦

Fig.3.46.1 : Distal view of the specimen MNHN LB 5374.
Fig.3.46.2 : Ramose specimen pictured in the field (Dades Valley, Morocco).
Fig.3.46.3 : Massive specimen pictured in the field (Vallone del Gardo, Calabria, Italy).
Fig.3.46.4 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN DA2905E1-2.
Fig.3.46.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN AM16160-2.

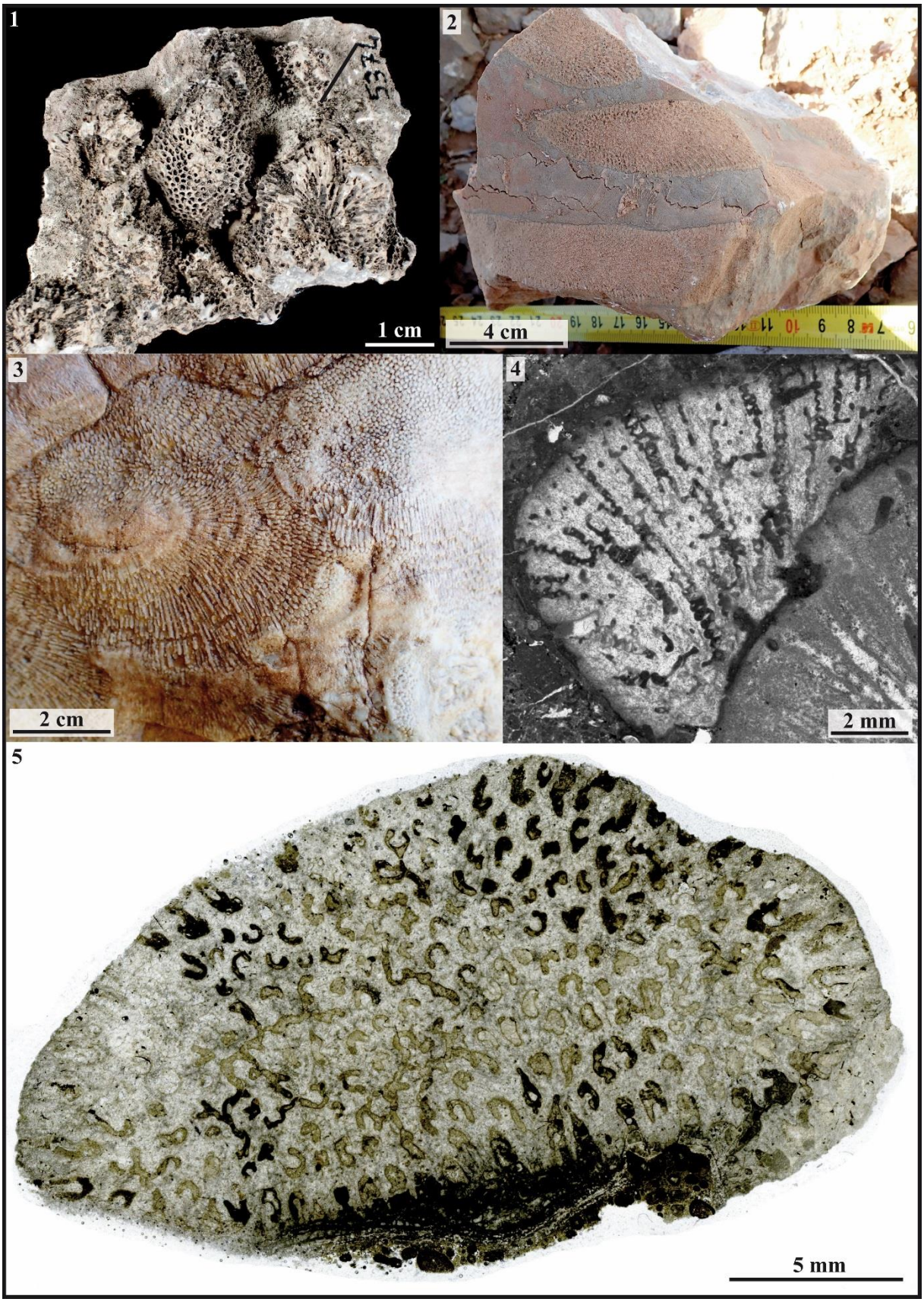


Figure 3.46 – *Hispaniastraea murciana*

Famille : nov. fam. (voir Boivin *et al.* in prep)
Genre : *Hispaniastraea* Turnsek and Geyer, 1975
Espèces originellement incluses: *H. murciana* et *H.ramosa*
Espèce type : *Hispaniastraea murciana* Turnšek and Geyer, 1975 in Turnsek, Seyfried and Geyer, 1975, p. 22, pl. 20-21 par désignation originale.
Statut : disponible, valide.

Hispaniastraea sp. 1

Fig. 3.47

Matériel disponible (3 spécimens): AM16160-3, AM16188-5, CDAm1 (collections CPUN).

Description (en collaboration avec S. Boivin) : polypier colonial, cérioïde, massif, lamellaire ou rameux. Polypiérites subcirculaires à polygonaux. L'appareil septal se compose d'1 à 3 septes majeurs, et de septes mineurs. Les septes majeurs très dominants en largeur et en épaisseur, sont droits, compacts, et non ornementés à l'exception des auricules périodiques sur leur bord interne. Les auricules sont subcirculaires en section transversale, et présentent une forme de losange allongé horizontalement ou d'assiette relevée sur les bords en section longitudinale perpendiculaire au plan du septe. Le bord interne des septes majeurs et ainsi élargi au niveau des auricules et arrondi entre deux auricules. Les septes mineurs sont courts, compacts, arrondis ou aigus et généralement restreints à l'intérieur de la muraille de sorte qu'ils ne sont pas toujours distincts de cette dernière. Le bord interne des septes mineurs se compose de granules qui alternent avec les auricules du septe majeur. Des planchers fins et concaves (vus du dessus) peuvent englober les auricules. Des vestiges de microstructures peuvent être observés : en section longitudinale on observe des axes droit, alignés verticalement ou divergent du bord de la muraille avec un angle de 10 à 20° par rapport à l'axe vertical de la muraille ; en section transversale plusieurs points sombres entourent les calices au milieu de la muraille. De nombreux canaux intercalicinaux sont présents. Leur distribution est hétérogène, et ils se concentrent dans les mêmes régions de sorte qu'il existe des zones parcourues de nombreux canaux et des zones qui en sont totalement dépourvues. L'origine des canaux n'a pas pu être établie. L'hypothèse d'organismes non-coralliens vivant en association avec cette espèce est envisagée.

Grand diamètre du lumen : 0,47 à 0,89 mm – Petit diamètre du lumen : 0,35 à 0,78 mm – Épaisseur de la muraille : 0,09 à 0,72mm – Distance de calice à calice : 0,27 à 1,18 mm – Longueur du septe majeur : 0,14 à 0,36 mm – Épaisseur du septe majeur : 0,03 à 0,21mm – Nombre de septes apparents : 3 à 8

Rapports et différences : cette espèce se distingue d'*Hispaniastraea murciana* par son nombre de septes majeurs compris entre 1 et 3 alors que le septe majeur est toujours unique chez *H. murciana.* La taille des auricules est également réduite chez cette espèce, l'espace interne du calice étant partagé par les auricules des différents septes majeurs.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien supérieur des Moyen et Haut Atlas Marocains

♦

Studied material (3 specimens): AM16160-3, AM16188-5, CDAm1 (collections CPUN).

Description (in collaboration with S. Boivin): cerioid massive, lamellar or ramose colony. Subcircular to polygonal corallites. The septal apparatus is made of 1 to 3 major septa and minor septa. Major septa dominate in width and thickness. They are straight, compact, ornamented only by periodic auriculae along the inner edge. The auriculae are subcircular in transverse section and reveal a horizontally elongated rhombic shape or a platelike shape with rims turned upward in longitudinal section perpendicular to the mid-septal plan. The inner edge of major septa is thus enlarged at each auriculae and rounded between them. Minor septa are short, compact, rounded or sharp and generally restricted to the wall that makes them sometimes undistinguishable. The inner edge of septa is made of granules that alternate with the auriculae of the major septum. Thin, concave (in distal view) tabulae can be linked to auriculae. Vestiges of microstructure have been observed: straight axes parallel to the wall or divergent with an angle of 10 to 20° appear in longitudinal section. In transverse section we observed black spots in the middle of the wall surrounding the calices. Many heterogeneously distributed intercalicular canals have been observed. These canals are restricted to some parts of the colonies and their origin is still unknown. The hypothesis of an association between non-corals organisms is considered.

Great diameter of the lumen: 0.47 to 0.89 mm – Small diameter of the lumen: 0.35 to 0.78 mm – Thickness of the wall : 0.09 to 0.72mm – Distance between calices centers: 0.27 to 1.18 mm – Length of major septa: 0.14 to 0.36 mm – Thickness of major septa: 0.03 to 0.21mm – Number of apparent septa : 3 to 8

Similarities and differences: this species differs from *Hispaniastrea murciana* by the presence of 1 to 3 major septa (There is always one single septum in *H. murciana*), and smaller auriculae (the inner space is shared by the auriculae of the different major septa).

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Pliensbachian of Middle and High Atlas of Morocco.

Fig.3.47.1 : Spécimen CPUN CDAm1.
Fig.3.47.2 : Spécimen CPUN AM16188-5.
Fig.3.47.3 : Coupe transversale polie du spécimen CPUN AM16160-3.
Fig.3.47.4 : Vue distale de la surface calicinale du spécimen CPUN AM16188-5.
Fig.3.47.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN CDAm1.

♦

Fig.3.47.1 : Specimen CPUN CDAm1.
Fig.3.47.2 : Specimen CPUN AM16188-5.
Fig.3.47.3 : Transverse polished section of the specimen CPUN AM16160-3.
Fig.3.47.4 : Distal view of the calicular surface of the specimen CPUN AM16188-5.
Fig.3.47.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN CDAm1.

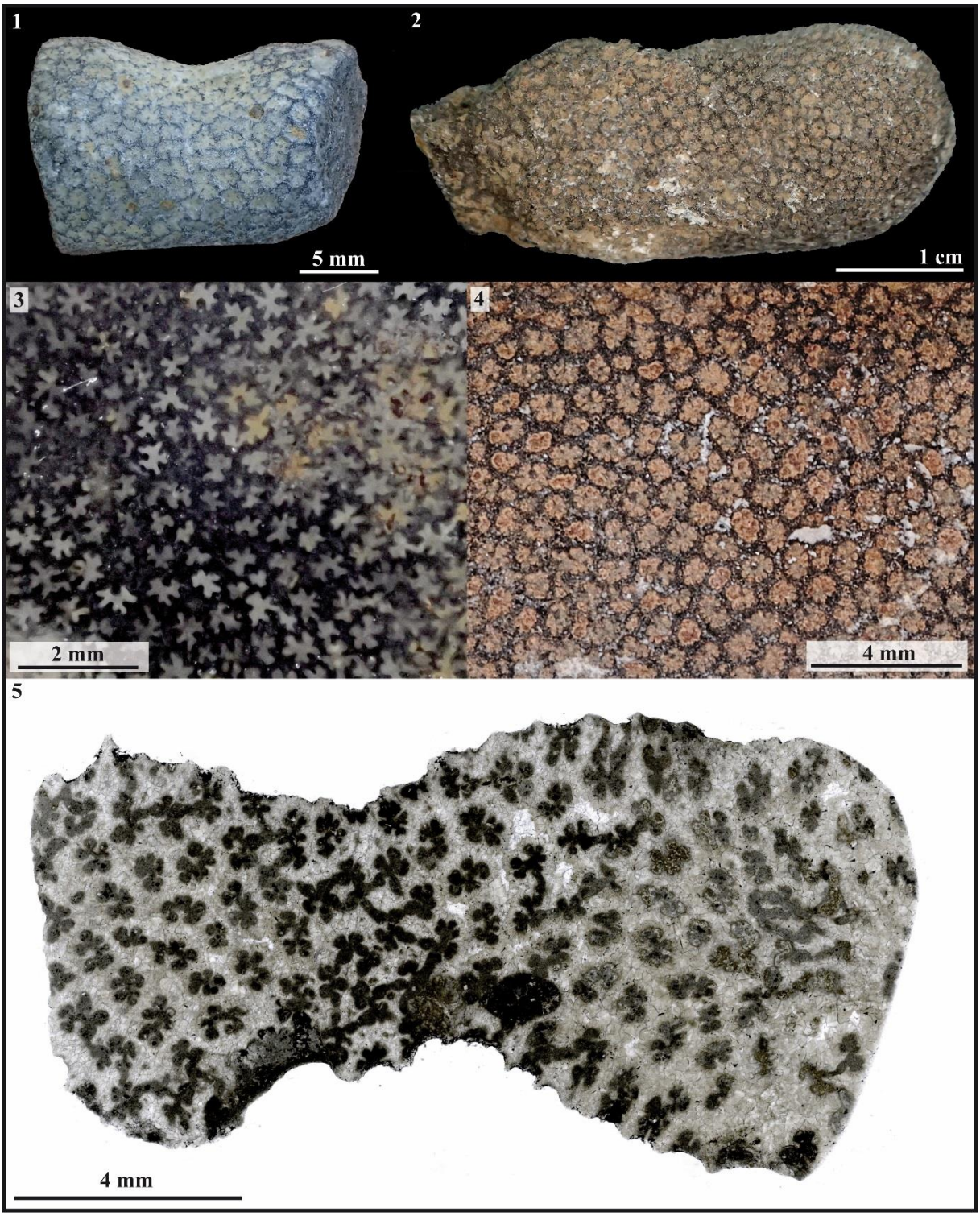


Figure 3.47 – *Hispaniastraea* sp. 1

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : Isastrea Milne Edwards & Haime, 1851
Espèces originellement incluses : 40 espèces originellement listées, voir Lathuilière *et al.,* 2017.
Espèce type : *Astrea helianthoides* Goldfuss désignée subséquemment par Quenstedt, 1857, p. 704
Remarques : synonyme récent de *Confusastrea* Orbigny, 1849, *Isastrea* est placé en nomen protectum dans Lathuilière *et al.* (2017) en conformité avec l'article 23.9.1 du code international de nomenclature zoologique (ICZN).
Synonymie :

Andemantastraea Alloiteau, 1951, p. 49
Dermosastraea Beauvais, 1970, p. 1129
Mesoseris Ferry, 1870, p. 206
Parisastraea Alloiteau, 1958, p.51

Statut : disponible, valide.

Isastrea sp. 1

Fig. 3.48

Matériel disponible (1 spécimen) : AM1603A8-2 (Collections CPUN).

Description : colonie cérioïde massive à calices subcirculaires à polygonaux se reproduisant par gemmation intracalicinale. Les septes sont compacts, droits ou courbes, libres ou jointifs, subconfluents. Les faces latérales portent des granules pointues à forme et disposition typiquement montlivaltide. La fossette calicinale n'est pas allongée et présente en son centre une columelle pariétale faible formée apparemment par la jonction des septes de premiers ordres. Endothèque à dissépiments abondants. Une muraille très éparse, d'aspect parathécal est présente. Pas de synapticule observé ou peut-être dans la muraille.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 7 mm – Nombre de septes (Ns) : 32 à 45 – Densité septale (Sd) : 4 à 5 par 2 mm

Rapports et différences : Se différencie d'*Isastrea* sp.2 par la dimension moyenne plus réduite des calices et une densité septale plus élevée.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: Junior synonyme of *Confusastrea* d'Orbigny, 1849, *Isastrea* is placed under *nomen protectum* in Lathuilière *et al.,* 2017 in conformity with the article 23.9.1 of the international code of zoological nomenclature (ICZN).

Studied material (1 specimen): AM1603A8-2 (Collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum with subcircular to polygonal calices showing intracalicular budding. Compact, straight or curved, free or joining, subconfluent septa. Lateral faces of septa with sharp granules typically montlivaltid in shape and disposition. Calicular fossa is not elongated and shows in its center a weak parietal columella apparently made by the junction of some first order septa. Endotheca made of abundant dissepiments. A very sparse, probably parathecal wall is present. No synapticulae observed or perhaps in the wall.

Calicular diameter: 4 to 7 mm – Number of septa: 32 to 45 – Septal density: 4 to 5 for 2 mm

Similarities and differences : differs from Isastrea sp.2 by the smaller average dimensions of the calices and higher septal densities values.

Geographic and stratigraphic ranges: middle / upper Toarcien of Amellagou (High Atlas of Morocco).

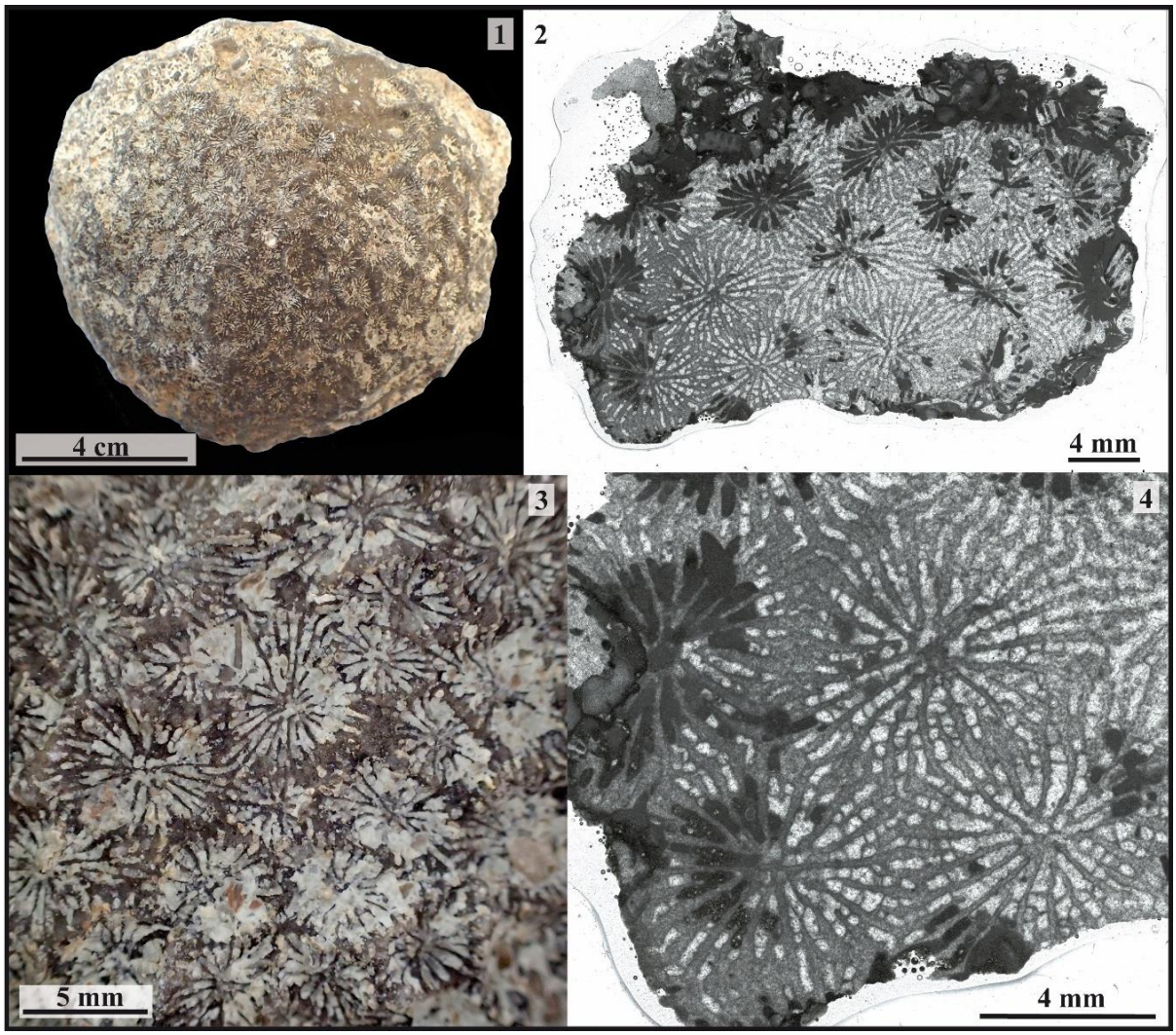


Figure 3.48 – *Isastrea* sp. 1

Fig.3.48.1 : Vue distale du spécimen AM1603A8-2.
Fig.3.48.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen AM1603A8-2.
Fig.3.48.3 : Détail en vue distale du spécimen AM1603A8-2.
Fig.3.48.4 : Détail en lame mince de calices dans le spécimen AM1603A8-2 (coupe transversale).

♦

Fig.3.48.1 : Distal view of the specimen AM1603A8-2.
Fig.3.48.2 : Transverse thin section in the specimen AM1603A8-2.
Fig.3.48.3 : Detail in distal view of the specimen AM1603A8-2.
Fig.3.48.4 : Detail in transverse thin section of calices in the specimen AM1603A8-2.

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : *Isastrea* Milne Edwards & Haime, 1851
Espèces originellement incluses : 40 espèces originellement listées, voir Lathuilière *et al.* (2017).
Espèce type : *Astrea helianthoides* Goldfuss désignée subséquemment par Quenstedt, 1857, p. 704
Remarques : synonyme récent de *Confusastrea* d'Orbigny, 1849, *Isastrea* est placé en *nomen protectum* dans Lathuilière *et al.* (2017) en conformité avec l'article 23.9.1 du code international de nomenclature zoologique (ICZN).
Synonymie :

Andemantastraea Alloiteau, 1951, p. 49
Dermosastraea Beauvais, 1970, p. 1129
Mesoseris Ferry, 1870, p. 206
Parisastraea Alloiteau, 1958, p.51

Statut : disponible, valide.

Isastrea sp.2

Fig. 3.49

Matériel disponible (3 spécimens) : MA1004E4-27, MA1004E4-30, MA1004E5-5 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde massive à calices subcirculaires à polygonaux se reproduisant par gemmation intracalicinale. Les septes sont compacts, droits ou courbes, libres ou jointifs, subconfluents. Les faces latérales portent des granules pointus à forme et disposition typiquement montlivaltide. La fossette calicinale n'est pas allongée et présente parfois en son centre une structure de nature indéfinie produite par la jonction des septes de premier ordre. Endothèque à dissépiments vésiculeux. Une muraille en zigzag de nature variée caractéristique du genre est présente. Pas de synapticule observé ou peut-être dans la muraille.

Diamètre des calices (Cd) : 4,1 à 8,2 mm – Nombre de septes (Ns) : 42 à 70 – Densité septale (Sd) : 6 par 2 mm (12 par 2 mm avec les protoseptes)

Rapports et différences : se différencie d'*Isastrea* sp.1 et sp.2 par un nombre de septes et une densité septale plus élevés.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc)

♦

Studied material (3 specimen): MA1004E4-27, MA1004E4-30, MA1004E5-5 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum with subcircular to polygonal calices showing intracalicular budding. Compact, straight or curved, free or joining, subconfluent septa. Lateral faces of septa with sharp granules typically montlivaltid in shape and disposition. Calicular fossa is not elongated and shows sometimes in its center an undefined structure produced by the junction of some first order septa. Endotheca made of vesicular dissepiments. A wavy wall of variable nature characteristic of the genus is present. No synapticulae observed or perhaps in the wall.

Calicular diameter: 4.1 to 8.2 mm – Number of septa: 42 to 70 – Septal density: 6 per 2 mm (12 per 2 mm with the protosepta)

Similarities and differences : differs from *Isastrea* sp.1 and sp.2 by the higher number of septa and higher septal density values.

Geographic and stratigraphic ranges: upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco)

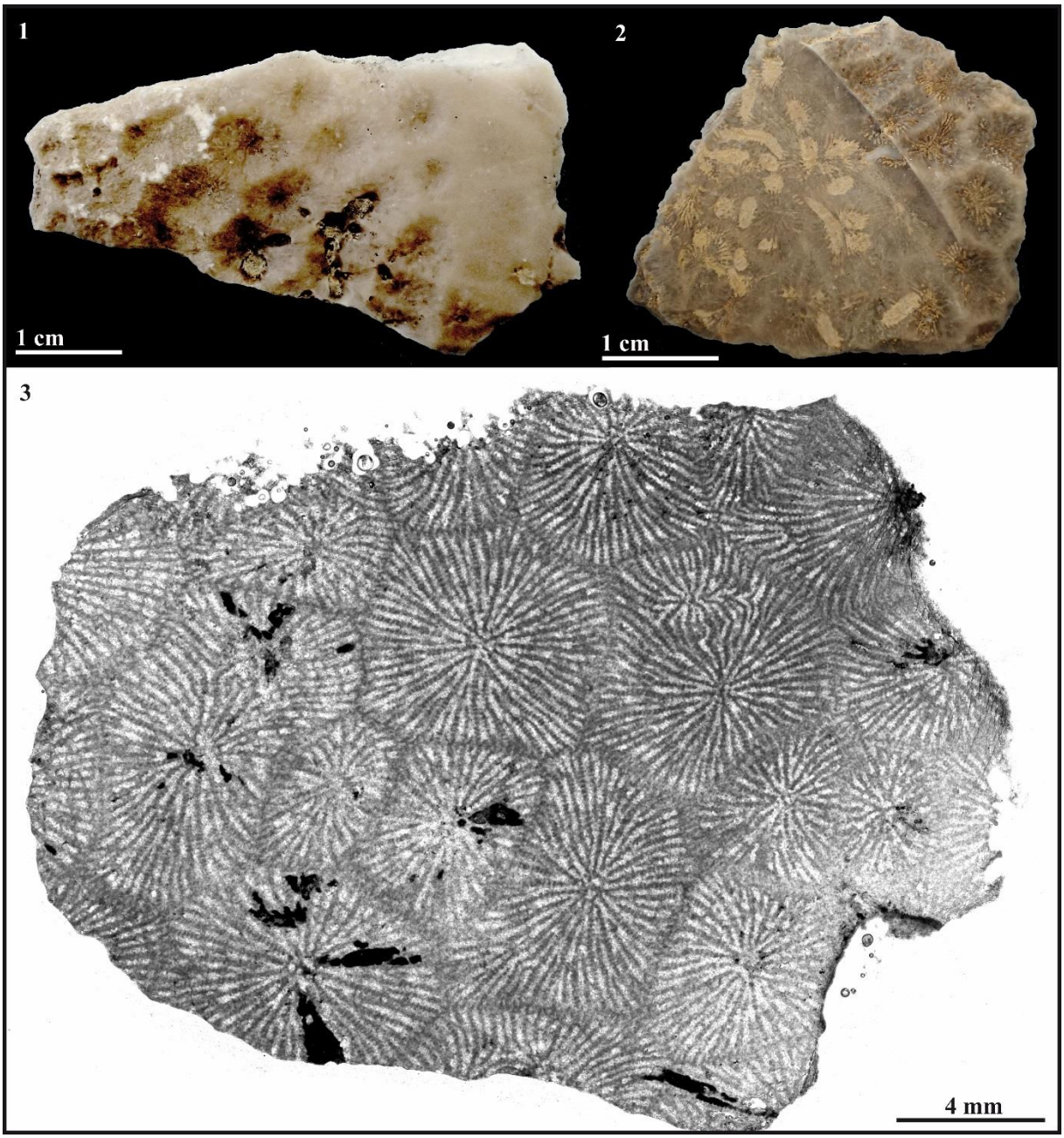


Figure 3.49 – *Isastrea* sp. 2

Fig.3.49.1 : Vue distale de l'échantillon CPUN MA1004E4-30.
Fig.3.49.2 : Vue distale de l'échantillon partiellement poli CPUN MA1004E4-27.
Fig.3.49.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E5-5.

♦

Fig.3.49.1 : Distal view of the sample CPUN MA1004E4-30.
Fig.3.49.2 : Distal view of the partially polished sample CPUN MA1004E4-27.
Fig.3.49.3 : Transverse thin section in the specimen CPUN MA1004E5-5.

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : Isastrea Milne Edwards & Haime, 1851
Espèces originellement incluses : 40 espèces originellement listées, voir Lathuilière *et al.,* 2017.
Espèce type : *Astrea helianthoides* Goldfuss désignée subséquemment par Quenstedt 1857, p. 704
Remarques : synonyme récent de *Confusastrea* d'Orbigny 1849, *Isastrea* est placé en nomen protectum dans Lathuilière *et al.* (2017) en conformité avec l'article 23.9.1 du code international de nomenclature zoologique (ICZN).
Le genre diffère de *Goldfussastrea* Beauvais 1964 qui possède une columelle lamellaire.
Synonymie :

Andemantastraea Alloiteau, 1951, p. 49
Dermosastraea Beauvais, 1970, p. 1129
Mesoseris Ferry, 1870, p. 206
Parisastraea Alloiteau, 1958, p.51

Statut : disponible, valide.

Isastrea toarciensis (Beauvais, 1986)

Fig. 3.50

Synonymie :

v. 1986 *Goldfussastraea toarciensis* - Beauvais p.45, pl. 11, fig. 2 et pl. 12, fig. 4.

Matériel disponible (2 spécimens) : l'holotype R11634 (collections MNHN), DA0206E1-7 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde massive à calices subcirculaires à polygonaux se reproduisant par gemmation intracalicinale. Les septes sont compacts, droits ou courbes, libres ou jointifs, subconfluents. Les faces latérales portent des granules pointues à forme et disposition typiquement montlivaltide. La fossette calicinale n'est pas allongée et présente parfois en son centre une structure de nature indéfinie produite par la jonction des septes de premier ordre. Endothèque à dissépiments abondants. Une muraille très éparse, d'aspect parathécal est présente. Pas de synapticule observé.

Diamètre des calices (Cd) : 5 à 15 mm – Nombre de septes (Ns) : 38 à 49 – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 2 mm

Rapports et différences : Se différencie d'*Isastrea* sp.1 par la dimension moyenne plus grande des calices et une densité septale plus faible.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien inférieur des gorges de Dadès et col de Moussaoua (Maroc).

♦

Remarks: Junior synonyme of *Confusastrea* d'Orbigny 1849, *Isastrea* is placed under *nomen protectum* in Lathuilière *et al.* 2017 in conformity with the article 23.9.1 of the international code of zoological nomenclature (ICZN).
The genus differs from *Goldfussastrea* Beauvais 1964 that have a lamellar columella.

Studied material (2 specimens): l'holotype R11634 (collections MNHN), DA0206E1-7 (collections CPUN).

Description: cerioid massive corallum with subcircular to polygonal calices showin intracalicular way of budding. Compact, straight or curved, free or joining, subconfluent septa. Lateral faces of septa with sharp granules typically montlivaltid in shape and disposition. Calicular fossa is not elongated and shows sometimes in its center an undefined structure produced by the junction of some first order septa. Endotheca made of abundant dissepiments. A very sparse, probably parathecal wall is present. No synapticulae observed.

Calicular diameter: 5 to 15 mm – Number of septa: 38 to 49 – Septal density: 3 to 4 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Isastrea* sp.1 by the higher average dimension of the calices and lower values of septal densities.

Geographic and stratigraphic ranges: lower Toarcian of Dades Valley and Moussaoua pass (Morocco).

Fig.3.50.1 : Vue distale du spécimen DA0206E1-7.
Fig.3.50.2 : Détail en vue distale du spécimen DA0206E1-7.
Fig.3.50.3 : Holotype MNHN R11634.
Fig.3.50.4 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11634.

♦

Fig.3.50.1 : Distal view of the specimen DA0206E1-7.
Fig.3.50.2 : Detail in distal view of the specimen DA0206E1-7.
Fig.3.50.3 : Holotype MNHN R11634.
Fig.3.50.4 : Transverse thin section of the holotype MNHN R11634.

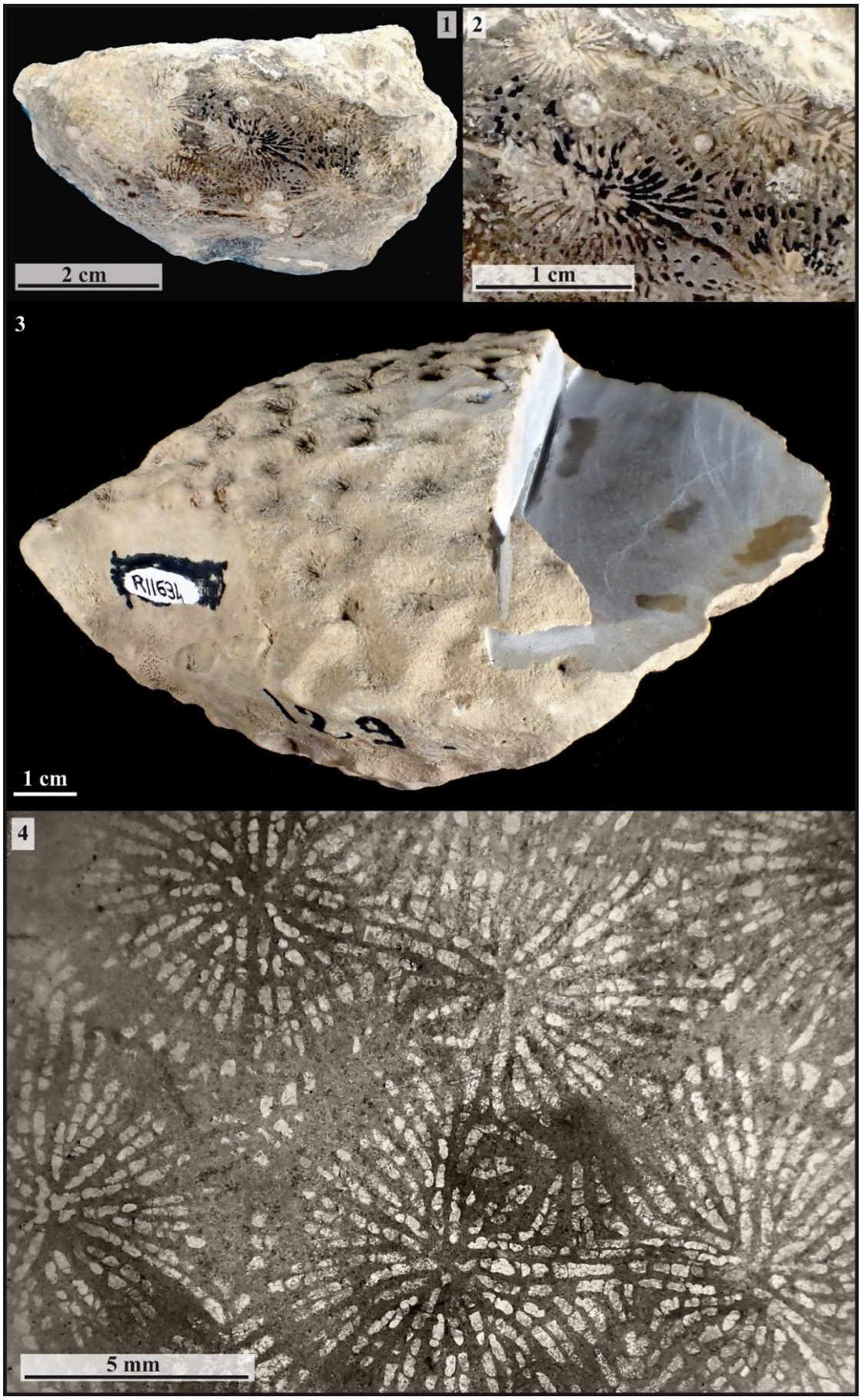


Figure 3.50 – *Isastrea toarciensis*

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Latiastrea* Beauvais, 1964
Espèces originellement incluses : *L. foulassensis* Beauvais, 1964*, L. valfinensis* (Koby, 1885), *L. minima* (Koby, 1885), *L. variabilis* (Etallon, 1859)
Espèce type : *Latiastrea foulassensis* Beauvais, 1964, p. 255, pl. 37 fig. 1 et text-fig. 52
Remarque : une synonymie avec *Mixastrea* Roniewicz, 1976 est à envisager.
Statut : disponible, valide.

Latiastrea sp. 1

Fig. 3.51

Matériel disponible (35 spécimens): 1603A3E3,4; 1603A5E3; 1603A8-1,3,6,7,10,11; 2603A1-6,7,8,11; 1603A9-2; A110; A113; A115; A123; A125; A126; A127; A128; A131; A132; A133; A134; A138; A139; A140; A141; A142; ToA; DA0206E1-2; MA1004E4-7; MA1004E5-12 (collections CPUN).

Description : colonie cérioïde à subméandroïde massive à calices polygonaux se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits ou légèrement courbés, libres ou jointifs, subconfluents. Les faces latérales sont ornées de pennules à bords relevés tournés vers l'interne et le bord distal est orné de dents irrégulières. Les trabécules des septes se projettent parfois dans la cavité axiale ce qui peut former une columelle pariétale d'aspect papilleux à spongieux. Chez un unique spécimen, une columelle essentielle styliforme s'observe à l'axe des calices (échantillon 2603A1-11). Néanmoins d'autres spécimens semblent présenter en profondeur des structures axiales essentielles de formes variables auxquelles viennent se souder certains septes de premier ordre. Une variabilité intraspécifique manifestement importante au sein de ce taxon nous incite à y inclure le spécimen à columelles styliformes. Endothèque formée de dissépiments vésiculeux. Synapticules présents. Muraille présente, de nature indéfinie. Pas d'épithèque.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 10 mm – Densité septale (Sd) : 8 à 15 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 6 à 16 par 2 mm

Rapports et différences : ce taxon présente une morphologie septale identique à *Microphyllia irregularis* mais s'en distingue par sa morphologie coloniale plutôt cérioïde, des densités trabéculaires plus élevées et des calices plus réduits. Il se distingue également du genre *Latomeandra* plutôt phacélo-méandroïde et de *Guembelastraea* Cuif, 1976 par ses septes subcompacts, la tendance à une morphologie subméandroïde de certains calices et la présence parfois de structures columellaires. Enfin, il semble diverger de *Mixastrea* Roniewicz, 1976 par l'absence de connections lamellaires entre les calices lors du bourgeonnement intracalicinal.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen/supérieur d'Amellagou et Aïn Leuh (Maroc).

♦

Remark: possible synonymy with *Mixastrea* Roniewicz, 1976.

Studied material (35 specimens): 1603A3E3,4; 1603A5E3; 1603A8-1,3,6,7,10,11; 2603A1-6,7,8,11; 1603A9-2; A110; A113; A115; A123; A125; A126; A127; A128; A131; A132; A133; A134; A138; A139; A140; A141; A142; ToA; DA0206E1-2; MA1004E4-7; MA1004E5-12 (collections CPUN).

Description: cerioid to submeandroid massive colony with polygonal calices multiplying by intracalicular budding. Radial elements are subcompacts, straight or slightly curved, free or joined, subconfluent septa. Lateral faces are ornamented with pennulae with edges curved inward and the distal edge hold irregular teeth. Trabeculae of septa sometimes project in the axial cavity, forming a papillose to spongy columella. A true essential styliform columella has been observed in the calices of one single specimen (2603A1-11). However, some other specimens seem to show variable essential axial structures joined by first order septa in depth. The obvious important intraspecific variability in this taxon led us to include the specimen with styliform columellae. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae present. Wall of unknown nature, no epitheca.

Calicular diameter: 2 to 10 mm – Septal density: 8 to 15 for 2 mm – Trabecular density: 6 to 16 per 2 mm

Similarities and differences: this taxon has a septal morphology similar to *Microphyllia irregularis* but differs by its most cerioid colonial morphology, higher trabecular densities and smaller calices. It also differs from the genus *Latomeandra* that is more phacelo-meandroïd and *Guembelastraea* Cuif, 1976 because of its subcompact septa, a trend to submeandroid morphologies for some calices and the presence of axial structures. To finish, it seems to diverge from *Mixastrea* Roniewicz, 1976 by the lack of lamellar linkages between calices during the intracalicular budding.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle/Upper Toarcian of Amellagou and Aïn Leuh (Morocco).

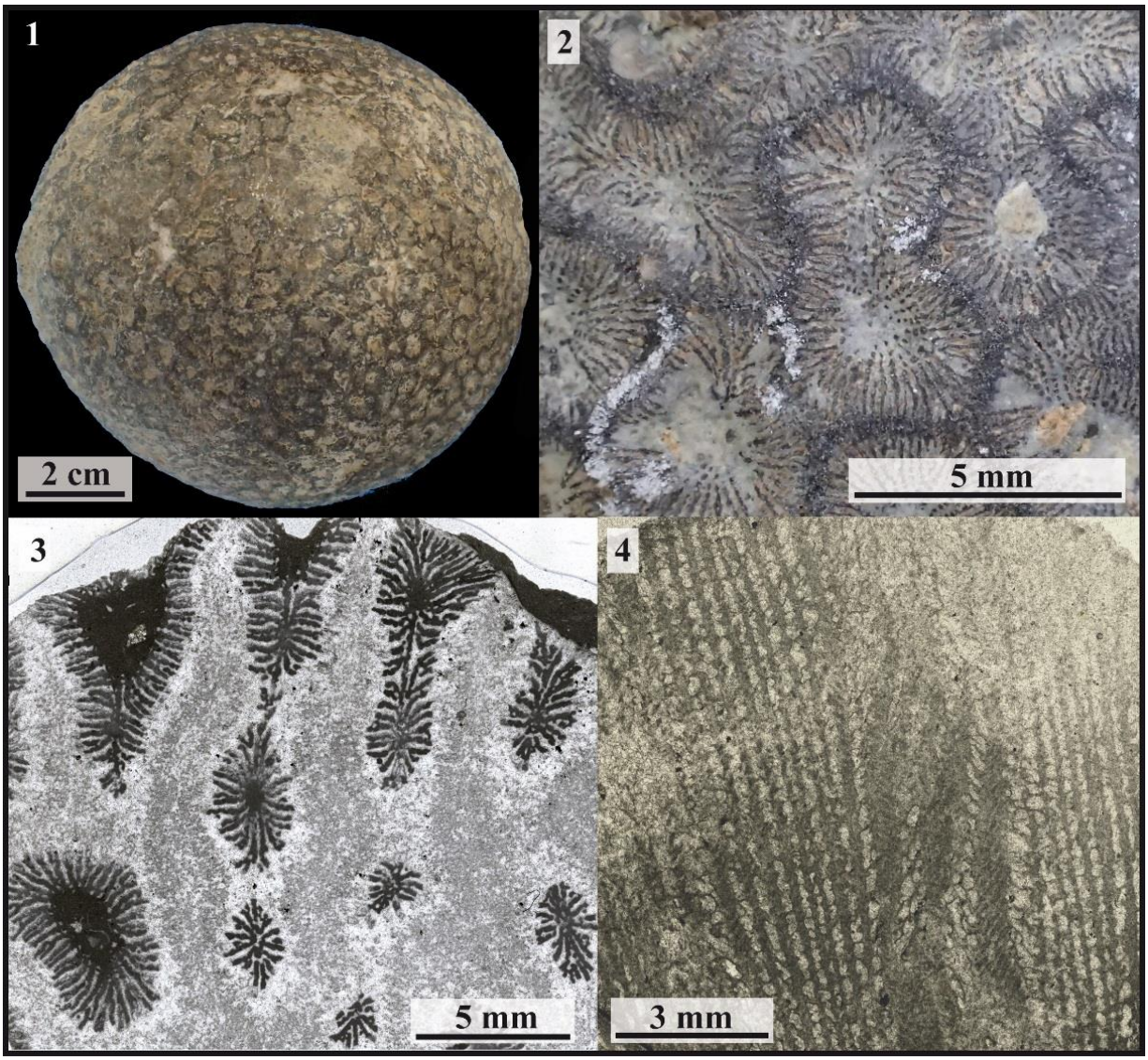


Figure 3.51 – *Latiastrea* sp. 1

Fig.3.51.1 : Vue distale du spécimen CPUN 1603A8-1.
Fig.3.51.2 : Détail en vue distale du spécimen CPUN 1603A8-1.
Fig.3.51.3 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN 1603A8-3.
Fig.3.51.4 : Détail en coupe longitudinale du spécimen CPUN 1603A8-11.

♦

Fig.3.51.1 : Distal view of the specimen CPUN 1603A8-1.
Fig.3.51.2 : Detail in distal view of the specimen CPUN 1603A8-1.
Fig.3.51.3 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN 1603A8-3.
Fig.3.51.4 : Detail in longitudinal thin section of the specimen CPUN 1603A8-11.

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Latomeandra* d'Orbigny, 1849 in Milne Edwards and Haime, 1849, p.271
Espèces originellement incluses : *Lithodendron plicatum* Goldfuss, 1826, *L. ? ataciana* (Michelin, 1847), *L. ?corrugata* (Michelin, 1843), *L. ? raulini* (Michelin, 1843), *L. ? edwardsii* (Michelin, 1843), *L. ? soemmeringii* (Goldfuss, 1829).
Espèce type : *Lithodendron plicatum* Goldfuss, 1826, p. 45, pl. 13 fig. 5 par monotypie (ICZN art 68.3)
Remarques : *Lithodendron plicatum* est désigné par monotypie car toutes les autres espèces originellement incluses sont identifiées avec doute.
Synonymie :

Illinodendron Quenstedt, 1880, p. 192
Jugodendron Quenstedt, 1880, p. 798

Statut : disponible, valide.

Latomeandra sp. 1

Fig. 3.52

Matériel disponible (13 spécimens) : DA2705E4-1,3,11, 13, 14, 15, DA2805E3, MA0804E2-2, lot MA1004E3-3, MA1004E4-4 (collections CPUN).

Description : colonie phacélo-méandroïde à calices arrondis de formes variables se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits ou courbes, libres ou jointifs, subconfluents. Septes de vallées présents. Les faces latérales sont ornées de pennules à bords relevés tournés vers l'interne et le bord distal est orné de dents irrégulières dont le diamètre décroît de la périphérie vers l'axe du calice. Les trabécules des septes se projettent parfois dans la cavité axiale ce qui peut former une columelle pariétale d'aspect papilleux à spongieux. Néanmoins d'autres spécimens semblent présenter en profondeur des structures axiales essentielles de formes variables auxquelles viennent se souder certains septes de premier ordre. Endothèque formée de dissépiments vésiculeux. Synapticules présents.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 13 mm – Densité septale (Sd) : 6 à 8 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 5 à 7 par 2 mm

Rapports et différences : se distingue de *Latiastrea* et *Microphyllia irregularis* par la morphologie à tendance phacélo-méandroïde de la colonie. Néanmoins, les frontières entre ces trois groupes restent fragiles compte tenu de la forte variabilité morphologique chez ces taxons donnant souvent lieu à des morphologies intermédiaires.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen/supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas) et de la vallée du Ziz (Haut Atlas) du Maroc.

♦

Studied material (13 specimens): DA2705E4-1,3,11, 13, 14, 15, DA2805E3, MA0804E2-2, batch MA1004E3-3, MA1004E4-4 (collections CPUN).

Description: phacelo-meandroid colony with calices of variable rounded shapes multiplying by intracalicular budding. Radial elements are subcompact, straight or curved, free or joined, subconfluent septa. Septa of valley present. Lateral faces of septa hold pennulae with inward curved edges and the distal edge shows irregular teeth decreasing in diameter from the periphery to the axis of the calix. Trabeculae of septa sometimes project in the axial cavity forming a papillose to spongy columella. However, some specimens show in depth essential axial structures of variable shape joined with some first order septa. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae present.

Calicular diameter: 4 to 13 mm – Septal density: 6 to 8 for 2 mm – Trabecular density: 5 to 7 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Latiastrea* and *Microphyllia irregularis* by the more phacelo-meandroid shape of colonies. However, the limits between these taxons are weak, considering the high rates of intraspecific variability among these groups that often results in intermediate morphologies.

Geographic and stratigraphic ranges: Middle / Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas) and Ziz valley (High Atlas) in Morocco.

Fig.3.52.1 : Vue distale du spécimen CPUN DA2705E4.
Fig.3.52.2 : Détail en coupe longitudinale de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN DA2705E4-15.
Fig.3.52.3 : Coupe transversale du spécimen CPUN DA2705E4-11.
Fig.3.52.4 : Vue distale de l'un des spécimens du lot CPUN MA1004E3-3.
Fig.3.52.5 : Vue proximale de l'un des spécimens du lot CPUN MA1004E3-3.

♦

Fig.3.52.1 : Distal view of the specimen CPUN DA2705E4.
Fig.3.52.2 : Detail in longitudinal thin section of pennular septal structure of the specimen CPUN DA2705E4-15.
Fig.3.52.3 : Transverse thin section in the specimen CPUN DA2705E4-11.
Fig.3.52.4 : Distal view of one of the specimens from the batch CPUN MA1004E3-3.
Fig.3.52.5 : Proximal view of one of the specimens from the batch CPUN MA1004E3-3.

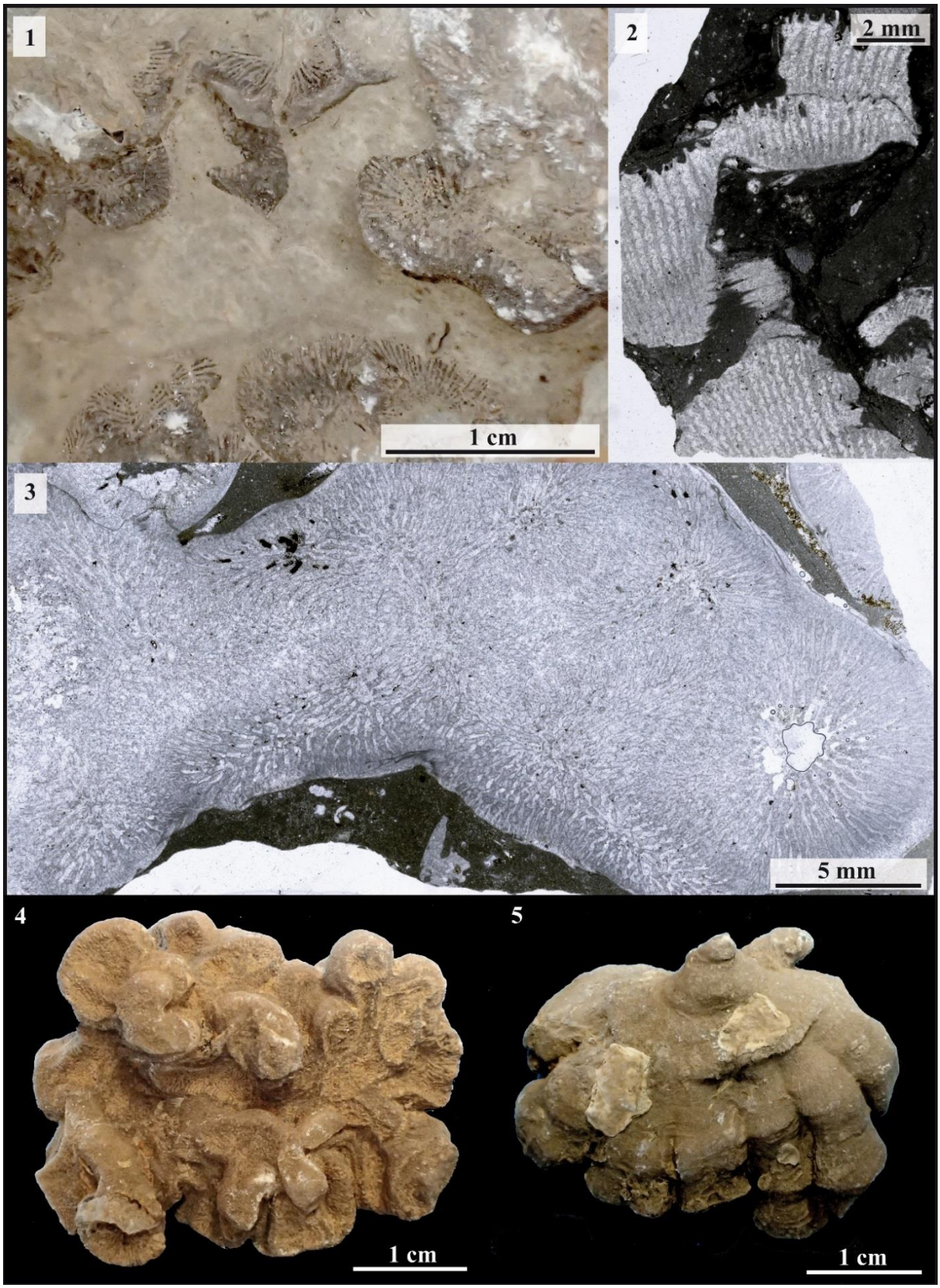


Figure 3.52 – *Latomeandra* sp. 1

Famille : Margarophylliidae Cuif, 1977
Genre : *Margarosmilia* Volz, 1896
Espèces originellement incluses :*M. zieteni* (Klipstein, 1843), *M. confluens* (Münster, 1841) comme variété de *zieteni*) *M. richtofeni* Volz, 1896, *M. hintzei* Volz, 1896, *M. septanectens* (Loretz, 1875)
Espèce type : *Montlivaltia confluens* Münster, 1841 par désignation subséquente de Diener (1921).
En contravention assumée avec le code, Cuif (1975) propose, au nom de l'usage, que la priorité revienne au terme *M. zieteni* et désigne un « specimen type » (n° 4462). En dépit de cette situation nomenclaturale peu satisfaisante, par nécessité, nous prenons appui sur les descriptions de Cuif (1975) pour concevoir le genre *Margarosmilia*.
Statut : disponible, valide

Margarosmilia? gemminata Beauvais, 1986

Fig. 3.53

Synonymie :

v. 1986 *Margarosmilia gemminata* – Beauvais, p.28, pl.6 fig.3 et fig-txt 17-18.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype R11617 (collection MNHN).

Description (modifiée d'après Beauvais, 1986): Polypier subdendroïde se présentant sous forme d'un cylindre surmonté de trois courtes branches qui semblent être nées par bourgeonnement intracalicinal parricidal. Une seule branche est bien développée, les deux autres bourgeons sont abortifs. Cette branche est subcylindrique comme le polypiérite parent, elle porte un calice infundibuliforme profond à bord calicinal aigu. La surface du polypiérite parent est recouverte d'une épaisse épithèque plissée mais les polypiérites-fils en sont dépourvues. La fossette calicinale est petite, profonde, légèrement elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes entièrement compacts, droits et libres, présentant une section transversale fusiforme allongée. Le bord distal est subinerme ou légèrement granulé; les faces latérales portent de fins granules. Endothèque non observée mais présence de rares dissépiments minces d'après la description originale. Pas de columelle. Muraille probablement présente, de nature indéfinie.

Diamètre des calices (Cd) : 7 à 26 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 102 pour le plus gros des trois calices réjuvénéscents – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Remarque : nous maintenons avec doute cette espèce au sein du genre *Margarosmilia* avec doute compte tenu qu'en l'absence de section permettant d'appréhender la microstructure septale il est impossible d'exclure qu'il s'agisse d'un Coryphylliidae du genre *Coryphyllia* Cuif 1975.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Jebel Bou Dahar (Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype R11617 (collections MNHN).

Description (modified after Beauvais, 1986): Subdendroid corallum in the form of a cylinder holding three short branches that seem to have grown by parricidal intracalicular budding. One single calix is well developed, the two others are abortive. The bigger corallite is subcylindrical as the parent-corallum and hold a deep infundibuliform calix with sharp calicular edges. The parent-corallum is covered by a thick wrinkled epitheca *l.s.* but the offspring-corallites. The calicular fossa is small, deep, slightly elongated. Radial elements are compact, free, straight costosepta with a fusiform elongated shape in transverse section. The distal edge is smooth or finely granulated and the lateral faces hold thin granulae. No columella. Wall probably present, of undefined nature.

Calicular diameter: 9 to 26 mm – Number of septa: approximately 102 for the bigger of the 3 rejuvenescent calices – Septal density: 5 per 2 mm

Remark: we keep this species with doubt under the genus *Margarosmilia*, given that polished or thin sections would be necessary to exclude the possibility of a reallocation to the genus *Coryphyllia* Cuif, 1975 into the family of the Coryphylliidae.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel Bou Dahar (Morocco).

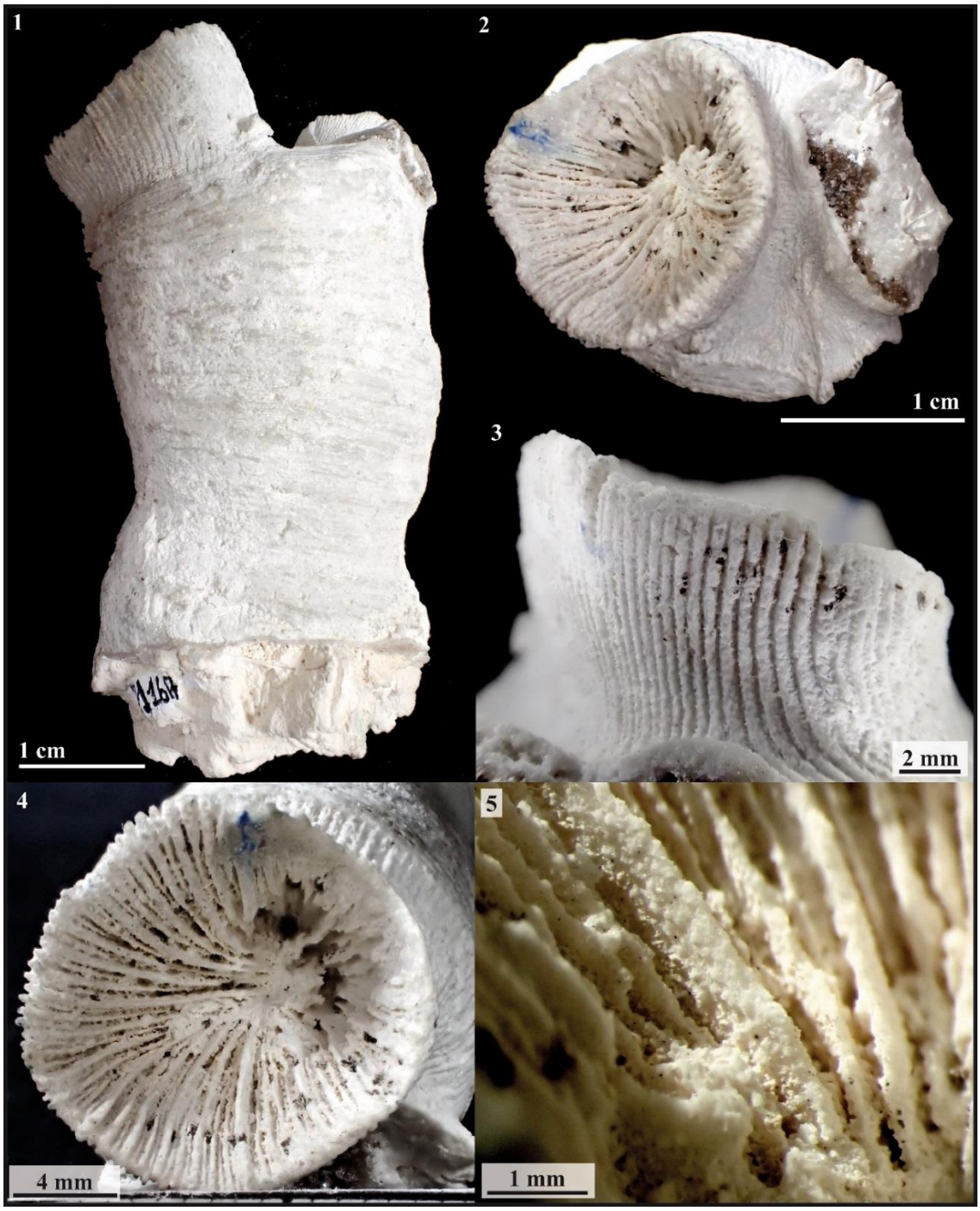


Figure 3.53 – *Margarosmilia gemminata*

Fig.3.53.1 : Vue latérale du spécimen MNHN R11617.
Fig.3.53.2: Vue distale du spécimen MNHN R11617.
Fig.3.53.3: Vue latérale du polypiérite-fils majeur du spécimen MNHN R11617.
Fig.3.53.4 : Vue distale du calice-fils majeur du spécimen MNHN R11617.
Fig.3.53.5 : Détail de l'ornementation septale du calice fils majeur du spécimen MNHN R11617.

♦

Fig.3.53.1 : Lateral view of the specimen MNHN R11617.
Fig.3.53.2 : Distal view of the specimen MNHN R11617.
Fig.3.53.3 : Lateral view of the major offspring, corallum specimen MNHN R11617.
Fig.3.53.4 : Distal view of the major offspring, calix of the specimen MNHN R11617.
Fig.3.53.5 : Detail of the septal ornamentation of the major offspring, calix of the specimen MNHN R11617.

Famille : Margarophylliidae Cuif, 1977
Genre : *Margarosmilia* Volz, 1896
Espèces originellement incluses : *M. zieteni* (Klipstein, 1843), *M. confluens* (Munster, 1841) comme variété de *zieteni*) *M. richtofeni* Volz, 1896, *M. hintzei* Volz 1896, *M. septanectens* (Loretz, 1875)
Espèce type : *Montlivaltia confluens* Münster, 1841par désignation subséquente de Diener, 1921
En contravention assumée avec le code, Cuif (1975) propose, au nom de l'usage, que la priorité revienne au terme *M. zieteni* et désigne un « specimen type » (n° 4462). En dépit de cette situation nomenclaturale peu satisfaisante, par nécessité, nous prenons appui sur les descriptions de Cuif (1975) pour concevoir le genre *Margarosmilia*.
Statut : disponible, valide.

Margarosmilia? sp. 1

Fig. 3.54

Matériel disponible (2 spécimens) : DA2905E1-2, DA2905E2-1 (collections CPUN).

Description: colonie phacéloïde à grands calices subcirculaires souvent déformés par leur mode de gemmation intracalicinal. Les éléments radiaires sont des costoseptes libres, droits ou courbes, compacts à l'exception de la partie la plus interne où les trabécules se dissocient dans une étroite fossette calicinale allongée sans former de réelle columelle. Les faces latérales des septes portent des granules pennuliformes qui alternent d'une face à l'autre, conformément à la description du genre *Margarosmilia* dans Cuif, 1975 et il semble exister une ligne médioseptale bien que la médiocre préservation des spécimens ne permettent pas de le confirmer. L'endothèque est constituée de fins dissépiments assez abondants. Synapticules non observés Une épithèque *l.s.* épicostale enveloppe les calices.

Diamètre des calices (Cd) : 12 à 23 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 25 à 40 mm – Densité septale (Sd) : 4 à 6 par 2 mm

Remarques : la piètre préservation des échantillons empêchant d'affirmer l'existence d'une ligne médio-septale zigzaguée (bien qu'il en existe des indices) couplée au fait que le bord interne des septes est parfois subcompact sont les raisons qui nous amènent à placer cette espèce avec doute dans le genre *Margarosmilia,* bien qu'il nous semble que ce dernier caractère soit tout à fait compatible avec la structure décrite par Cuif (1975).

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien des gorges de Dadès (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): DA2905E1-2, DA2905E2-1 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with huge subcircular calices often distorted by intracalicular budding. Radial elements are free, straight or curved, compact costosepta except in the most inner part of septa where septal trabeculae dissociate sometimes in the close elongated fossa but never produce a real columella. Lateral faces of septa hold pennule-like granules that alternate from one side to the other of one single septum, in accordance with the description of the genus *Margarosmilia* in Cuif (1975). A wavy mid-septal line seems to appear even if the poor preservation of the specimens do not allow to confirm it. Endotheca made of quite abundant thin vesicular dissepiments. Synapticulae not observed. An epicostal epitheca *l.s.* wraps the corallites.

Calicular diameter: 12 to 23 mm – Distance between calices centers: 25 to 40 mm – Septal density: 4 to 6 per 2 mm

Remarks: we place with doubt these specimens under the genus *Margarosmilia* because the poor preservation of the specimens do not allow to confirm the presence of a mid-septal line (even if some ghosts of these structures seem to exist) and because of the subcompact nature of the very inner edge of septa (however, this last character appears for us compatible with the structure described in Cuif, 1975).

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Dades Valley (High Atlas of Morocco).

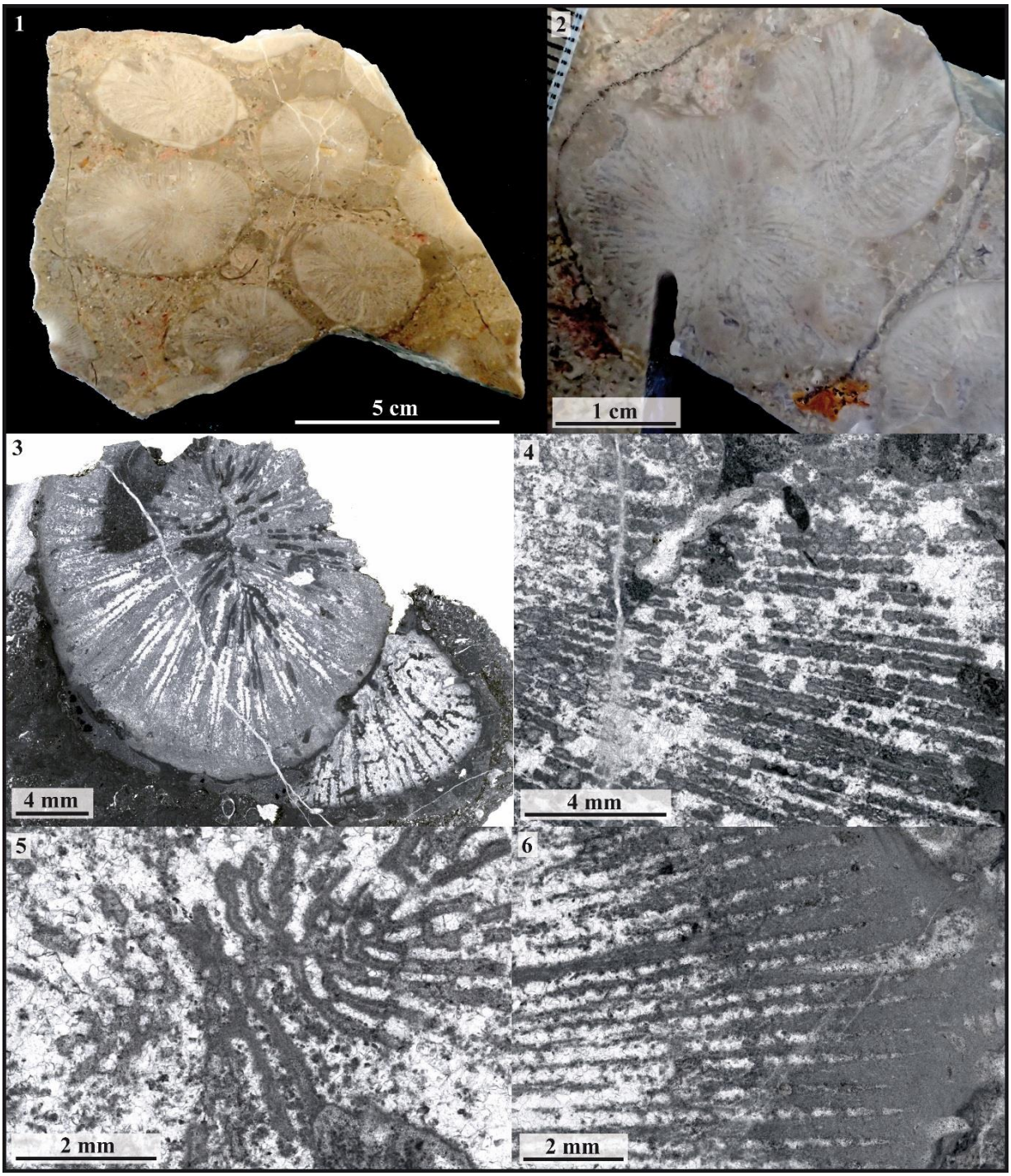


Figure 3.54 – Margarosmilia? sp. 1

Fig.3.54.1 : Vue distale du spécimen poli CPUN DA2905E2-1.
Fig.3.54.2 : Coupe transversale polie de deux calices en séparation sur le spécimen CPUN DA2905E2-1.
Fig.3.54.3 : Coupe transversale en lame mince du specimen CPUN DA2905E1-2. Une colonie d'*Hispaniastrea* est attachée sur la partie inférieure droite.
Fig.3.54.4 : Détail en coupe transversale oblique de la structure septale du spécimen CPUN DA2905E2-1.
Fig.3.54.5 : Détail en coupe transversale en lame mince de la partie axiale d'un calice du spécimen CPUN DA2905E2-1 (squelette en clair au centre).
Fig.3.54.6 : Détail en coupe transversale de la structure septale du spécimen CPUN DA2905E2-1.

♦

Fig.3.54.1 : Distal view of the polished specimen CPUN DA2905E2-1.

Fig.3.54.2 : Transverse polished section of two separating calices on the specimen CPUN DA2905E2-1.
Fig.3.54.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA2905E1-2. Note the *Hispaniastrea* colony attached at the right lower side
Fig.3.54.4 : Detail in transverse oblique thin section of the septal structure of the specimen DA2905E2-1.
Fig.3.54.5 : Detail in transverse thin section of the axial part of one calix of the specimen CPUN DA2905E2-1(skeleton in bright at the center).
Fig.3.54.6 : Detail in transverse thin section of the septal structure of the specimen DA2905E2-1.

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Microphyllia* Orbigny, 1849
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type.
Espèce type: *Meandrina soemmeringii* Münster, Goldfuss, 1829: 109, pl. 38, fig: 1; par monotypie in Orbigny, 1849, p. 8.
Remarques: se distingue des genres *Latomeandra* Orbigny ms in Milne Edwards and Haime, 1849 et *Latiastrea* Beauvais, 1964 par la morphologie à tendance dominante méandroïde de la colonie. Néanmoins, les frontières entre ces trois groupes restent fragiles compte tenu de la forte variabilité morphologique chez ces taxons donnant souvent lieu à des morphologies intermédiaires.
Synonymie :

Comophylliopsis Alloiteau, 1957, p. 294
Kobymeandra Alloiteau, 1953, p. 885
Polyseris Alloiteau, 1957, p. 321

Statut : disponible, valide.

Microphyllia? convergens Beauvais, 1986

Fig. 3.55

Matériel inclus à l'origine : 1 spécimen coll. Faugères n°237, Toarcien supérieur de Moulay Idriss (Maroc). Matériel décrit et figuré par Beauvais 1986.
Désignation du type porte-nom : Holotype: *Microphyllia convergens* Beauvais, 1986, p. 58, pl. 15 fig. 1. MNHN n°R11644 (coll. L. Beauvais via coll. Faugères n°237).

Localité type : Moulay Idriss (Maroc)

Synonymie :

v. 1986 *Microphyllia convergens* - Beauvais p.58, pl.15, fig.1.

Matériel disponible : 1 spécimen, l'holotype.

Description : colonie méandroïde lamellaire dépourvue d'holothèque visible, à séries droites, subparallèles rayonnantes (3 à 5 calices par série sur le fragment observé), régulièrement bifurquées. Les vallées sont séparées par des collines tectiformes dépourvues d'ambulacre. Bourgeonnement intracalicinal. Des septes de vallées connectent les différents calices au sein d'une même série. Les éléments radiaires sont des septes ou lames biseptales droits ou courbes, subcompacts, parfois jointifs, subconfluents de part et d'autre des collines. Ornementation latérale présente, dont la nature reste à définir. Les trabécules sont peu variables en diamètre et en espacement, ce qui confère au bord distal des septes un aspect moniliforme assez régulier. Elles sont subverticales sur la partie externe des septes mais tendent à s'horizontaliser au niveau du bord interne, se projetant dans l'espace séparant les septes de la columelle pariétale spongieuse ou styliforme proéminente. Endothèque constituée de dissépiments vésiculeux. Synapticules possiblement présentes. La nature de la muraille n'a pas pu être établie.

Diamètres des calices (Cd) : 4,1 à 8 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c): 5,6 à 8,5 mm – Densité septale (Sd) : 6 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td): 6 à 8 par 2 mm – Diamètre des trabécules (Dt): 140 à 230 microns.

Rapports et différences : l'attribution ferme de ce taxon au genre *Microphyllia* nécessite la confirmation par lame mince de la nature pennulaire de l'ornementation septale, qui n'est pas clairement visible en surface du spécimen.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur de Moulay Idriss (Maroc).

♦

Remarks: differs from the genera *Latomeandra* Orbigny ms in Milne Edwards and Haime, 1849 and *Latiastrea* Beauvais 1964 by the more meandroid shape of colonies. However, the limits between these taxons are weak, considering the high rates of intraspecific variability among these groups that often results in intermediate morphologies.

Studied material: 1 specimen, the holotype.

Description: lamellar meandroid colony without holotheca with straight subparallel, radial series (3 to 5 calices for one series in the observed fragment but obviously more in the original entire colony) regularly forked. Valleys are separated by tectiform collines with no ambulacrum. Intracalicinal budding. Valleys septa connect the different calices in one series. Radial elements are straight or curved septa or biseptal sheets, subcompact, sometimes joined, usually confluent from one colline side to the other. Lateral ornamentation of septa present, of unknown nature. Distal edge of septa is moniliform, made of trabeculae regular in diameter and spacing. Trabeculae are externally subvertical and tend to lie down in the internal part of septa, projecting in the space between septa and the protruding parietal papillose or styliform columella. Endotheca made of vesicular dissepiments and maybe synapticulae. Wall of unknown nature present.

Calicular diameter: 4.1 to 8 mm – Distance between calices centers: 5.6 to 8.5 mm – Septal density: 6 for 2 mm – Trabecular density: 6 to 8 for 2 mm – Diameter of trabeculae: 140 to 230 microns.

Similarities and differences: a firm attribution of this taxon to the genus *Microphyllia* requires a confirmation of the pennular nature of septal ornamentation in thin section, which does not appear clearly on the surface of the specimen.

Geographic and stratigraphic ranges: upper Toarcian of Moulay Idriss, Morocco.

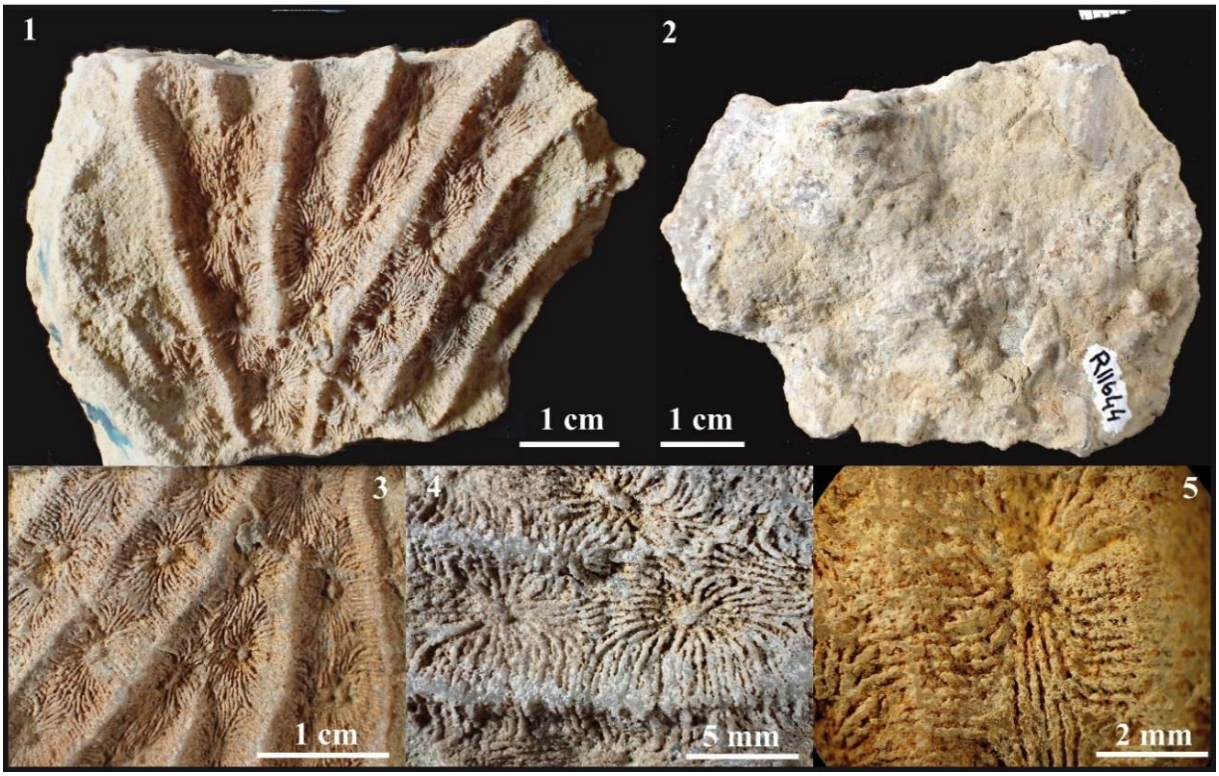


Figure 3.55 – *Microphyllia? convergens*

Fig.3.55.1 : Vue distale du spécimen MNHN R11644.
Fig.3.55.2 : Vue inférieure du spécimen MNHN R11644.
Fig.3.55.3 : Détail de la face supérieure du spécimen MNHN R11644.
Fig.3.55.4 : Détail de la face supérieure du spécimen MNHN R11644.
Fig.3.55.5 : Détail de la face supérieure du spécimen MNHN R11644.

♦

Fig.3.55.1 : Distal view of the specimen MNHN R11644.
Fig.3.55.2 : Lower side of the specimen MNHN R11644.
Fig.3.55.3 : Detail of upper side of the specimen MNHN R11644.

Fig.3.55.4 : Detail of upper side of the specimen MNHN R11644.
Fig.3.55.5 : Detail of upper side of the specimen MNHN R11644.

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Microphyllia* Orbigny, 1849
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type.
Espèce type: *Meandrina soemmeringii* Münster, Goldfuss, 1829: 109, pl. 38, fig: 1; par monotypie in Orbigny, 1849, p. 8.
Remarques: se distingue des genres *Latomeandra* Orbigny ms in Milne Edwards and Haime, 1849 et *Latiastrea* Beauvais, 1964 par la morphologie à tendance dominante méandroïde de la colonie. Néanmoins, les frontières entre ces trois groupes restent fragiles compte tenu de la forte variabilité morphologique chez ces taxons donnant souvent lieu à des morphologies intermédiaires.
Synonymie :

Comophylliopsis Alloiteau, 1957, p. 294
Kobymeandra Alloiteau, 1953, p. 885
Polyseris Alloiteau, 1957, p. 321

Statut : disponible, valide.

Microphyllia irregularis Koby, 1885

Fig. 3.56

Désignation du type porte-nom : Au moins deux syntypes issus des collection Koby, Bâle. Contrairement à ce que dit Beauvais, 1986 il n'existe pas d'holotype. Koby désigne deux localités (Caquerelle et Saint Ursanne), il y a donc au minimum deux syntypes. Le spécimen qu'elle désigne comme holotype n'étant pas reconnaissable en collection (pas de numéro ou de figure qui permette de le reconnaitre) il n'y a donc pas de lectotype désigné à ce jour.
Localité type : Malm de Caquerelle et St. Ursanne (Suisse).
Synonymie :

	1859	*Microphyllia contorta* - Etallon p.509/109
	1885	*Latimaeandra irregularis* - Koby p.243 pl.67 fig.4
	1986	*Microphyllia irregularis* (Koby) - Beauvais p.57 text fig.32
	1991	*Microphyllia irregularis* (Koby) - Prinz p.168 pl.2 fig.9.
v.	2011	*Microphyllia* sp.2 - Lathuilière p.542 pl.III fig. 5-9.

Matériel disponible (6 spécimens) : MNHN n°4626 (coll. L.Beauvais via coll. Du Dresnay), MAM15 (coll. S.Elmi), MA0804E2-1, MA0804E2-5, MA1004E4-3, MA1004E4-16, 2603A1-6, 1603A8-12, 13, 15 (collections CPUN).

Description : colonie méandroïde massive dépourvue d'holothèque visible, décimétrique, à séries de longueurs et de formes variables (2 à 10 calices par série), régulièrement bifurquées. Les vallées sont séparées par des collines tectiformes dépourvues d'ambulacre. Des septes de vallées connectent les différents calices au sein d'une même série. Les éléments radiaires sont des septes ou lames biseptales droits ou courbes, subcompacts, parfois jointifs, le plus souvent confluents de part et d'autre des collines. Ornementation latérale à bordures pennulaires relevées tournées vers l'interne. Les trabécules sont variables en diamètre et en espacement, ce qui confère au bord distal des septes un aspect moniliforme grossier et irrégulier. Elles sont subverticales sur la partie externe des septes mais tendent à s'horizontaliser au niveau du bord interne, formant par projection une columelle pariétale de forme variable au sein d'une même colonie, tantôt papilleuse, tantôt styliforme. Endothèque constituée de dissépiments vésiculeux. Synapticules présentes. La nature de la muraille n'a pas pu être établie.

Diamètres des calices (Cd) : 3,2 à 8,2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3,7 à 6,5 mm – Densité septale (Sd) : 10 à 25 par 5 mm – Densité trabéculaire (Td) : 3 à 6 par 2 mm – Diamètre des trabécules (Dt): 170 à 570 microns.

Rapports et différences : se distingue des autres espèces du Lias par sa densité septale plus élevée et sa densité trabéculaire plus faible.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : l'holotype provient du Malm de St. Ursanne (Suisse). Lias supérieur du Maroc (dont Toarcien moyen / supérieur d'Aïn Leuh et Amellagou, Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remarks: differs from the genera *Latomeandra* Orbigny ms in Milne Edwards and Haime, 1849 and *Latiastrea* Beauvais, 1964 by the more meandroid shape of colonies. However, the limits between these taxons are weak, considering the high rates of intraspecific variability among these groups that often results in intermediate morphologies.

Studied material (6 specimens): MNHN n°4626 (coll. L.Beauvais via coll. Du Dresnay), MAM15 (coll. S.Elmi), MA0804E2-1, MA0804E2-5, MA1004E4-3, MA1004E4-16, 2603A1-6, 1603A8-12, 13, 15 (collections CPUN).

Description: massive meandroid colony without holotheca, decimetric, with calicular series of variable shape and length (2 to 10 calix for one series), regularly dichotomous. Valleys are separated by tectiform collines with no ambulacrum. Valleys septa connect the different calices in one series. Radial elements are straight or curved septa or biseptal sheets, subcompact, sometimes joined, usually confluent from one colline side to the other. Lateral faces show pennulae with pennular rims oriented inward. Trabeculae irregular in diameter and spacing, providing a coarse and irregular beaded aspect to the distal edge. Trabeculae are externally subvertical and tend to lie down in the internal part of septa, forming a parietal columella variable in shape according to the corallite centers in the colony, sometimes papillose, sometimes styliform. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae present. A wall is present but its nature cannot be defined clearly.

Calicular diameter: 3.2 to 8.2 mm – Distance between calices centers: 3.7 to 6.5 mm – Septal density: 10 to 25 for 5 mm – Trabecular density: 3 to 6 for 2 mm – Diameter of trabeculae: 170 to 570 micrometers.

Similarities and differences: differs from others Liasic species by its higher septal densities and its lower trabecular densities.

Geographic and stratigraphic ranges: the holotype comes from the Malm of St. Ursanne (Switzerland). Upper Lias of Morocco (including middle / upper Toarcian of Aïn Leuh and Amellagou, Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.56.1 : Vue distale du spécimen MNHN n°4626.
Fig.3.56.2 : Détail de la surface du spécimen CPUN MA1004E4-3.
Fig.3.56.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MAM15.
Fig.3.56.4 : Détail en coupe transversale de la structure septale pennulaire du spécimen MNHN n°4626.
Fig.3.56.5 : Détail en coupe longitudinale de la structure septale pennulaire du spécimen MNHN n°4626 (lame mince).
Fig.3.56.6 : Détail d'un calice en coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2603A1-6.

♦

Fig.3.56.1 : Distal view of the specimen MNHN n°4626.
Fig.3.56.2 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-3.
Fig.3.56.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN MAM15.
Fig.3.56.4 : Detail of pennular septal structure in transverse section of the specimen MNHN n°4626.
Fig.3.56.5 : Detail in longitudinal thin section of pennular septal structure in the specimen MNHN n°4626
Fig.3.56.6 : Detail in transverse thin section of one calice of the specimen CPUN 2603A1-6.

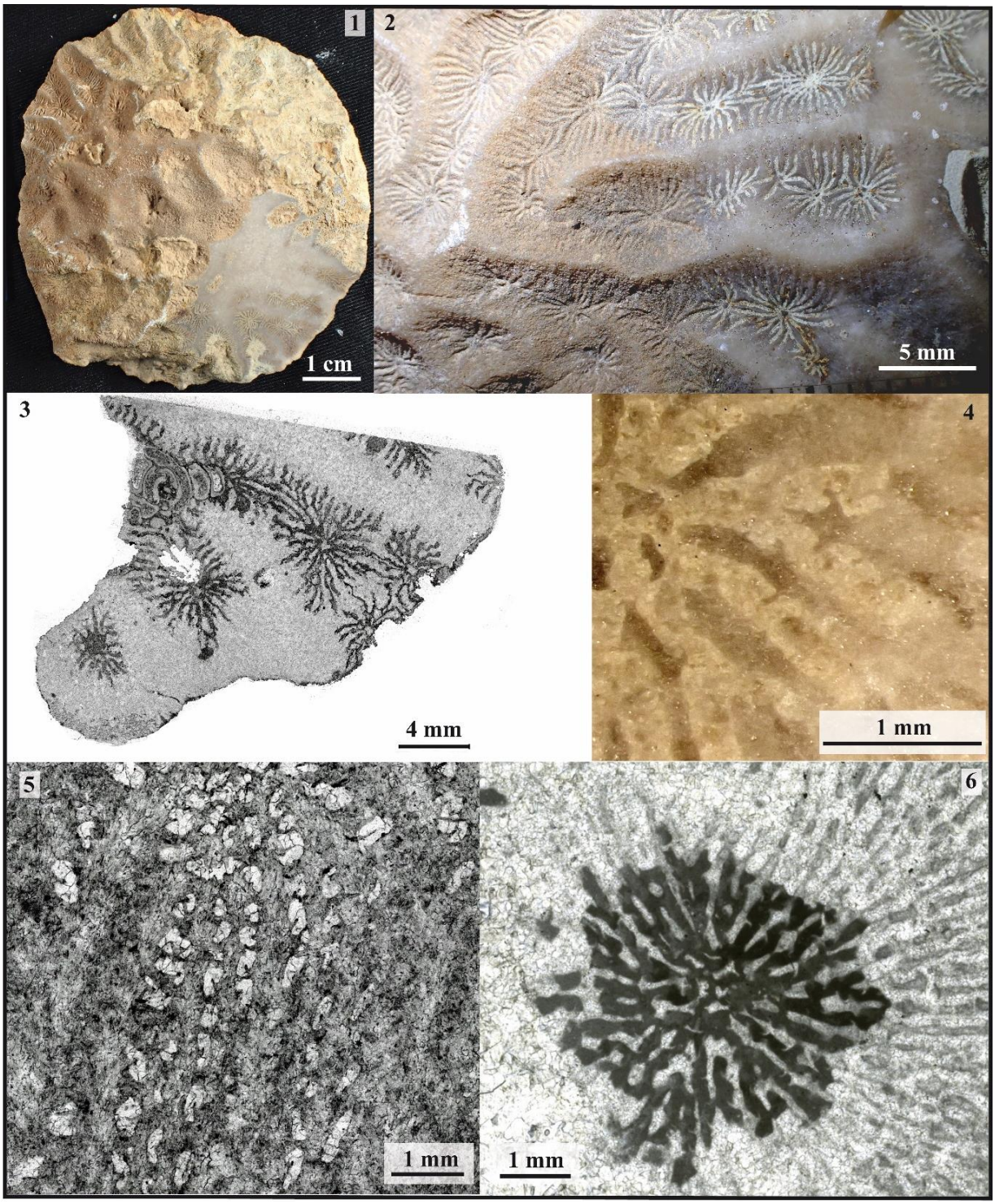


Figure 3.56 – *Microphyllia irregularis*

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Microphyllia* Orbigny, 1849
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type.
Espèce type: *Meandrina soemmeringii* Münster, Goldfuss, 1829: 109, pl. 38, fig: 1; par monotypie in Orbigny, 1849, p. 8.
Remarques: se distingue des genres *Latomeandra* Orbigny ms in Milne Edwards and Haime, 1849 et *Latiastrea* Beauvais, 1964 par la morphologie à tendance dominante méandroïde de la colonie. Néanmoins, les frontières entre ces trois groupes restent fragiles compte tenu de la forte variabilité morphologique chez ces taxons donnant souvent lieu à des morphologies intermédiaires.
Synonymie :

Comophylliopsis Alloiteau, 1957, p. 294
Kobymeandra Alloiteau, 1953, p. 885
Polyseris Alloiteau, 1957, p. 321

Statut : disponible, valide.

Microphyllia sp. 1

Fig. 3.57

Matériel inclus à l'origine (2 spécimens) : MAM13-14 (collections CPUN)

Synonymie :

v. 2011 *Microphyllia* sp.1 - Lathuilière, p. 542, pl.3 fig. 10

Description : colonie méandroïde massive dépourvue d'holothèque visible, à séries droites, subparallèles rayonnantes (3 à 5 calices par série sur le fragment observé), ouvertes et dichotomes. Les vallées sont séparées par des collines tectiformes dépourvues d'ambulacre. Bourgeonnement intracalicinal. Des septes de vallées connectent les différents calices au sein d'une même série. Les éléments radiaires sont des septes ou lames biseptales droits ou courbes, subcompacts, parfois anastomosés. La confluence est difficile à établir de part et d'autre des collines. Ornementation latérale pennulaire, les trajets des trabécules se rapprochent de l'horizontale vers le centre, de sorte qu'en section transversale les pennules apparaissent orientées vers l'axe du calice. Les septes se soudent en une columelle pariétale de nature indéfinie. Endothèque constituée de dissépiments vésiculeux. Synapticules présentes. La nature de la muraille n'a pas pu être établie.

Diamètre des calices (Cd) : 4 à 9 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3,5 à 9,9 mm – Densité septale (Sd) : 7 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 7 à 10 par 2 mm.

Rapports et différences : se distingue des autres espèces du Lias par sa densité septale plus faible et sa densité trabéculaire plus élevée.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh, Moyen-Atlas marocain.

♦

Remarks: differs from the genera *Latomeandra* Orbigny ms in Milne Edwards and Haime, 1849 and *Latiastrea* Beauvais, 1964 by the more meandroid shape of colonies. However, the limits between these taxons are weak, considering the high rates of intraspecific variability among these groups that often results in intermediate morphologies.

Studied material (2 specimens): MAM13, 14 (collections CPUN).

Description: massive meandroid colony without holotheca, with straight subparallel, radial series (3 to 5 calices for one series in the observed fragment) opened and dichotomous. Valleys are separated by tectiform collines without ambulacrum. Intracalicular budding. In one single series, the different calices are connected by valley septa. Radial elements are straight or curved, subcompact, sometimes joining septa or bisepta. Confluence is difficult to establish from one side to the other of one single colline. Lateral faces of septa are pennular. Trabeculae

are externally subvertical and tend to lie down in the internal part of septa. Consequently, pennular rims point toward the axis of the corallite in transverse section. Parietal columella of undefined nature, made of joining septa. Endotheca made of vesicular dissepiments. Synapticulae present. The nature of the wall is unknown.

Calicular diameter: 4 to 9 mm – Distance between calices centers: 3.5 to 9.9 mm – Septal density: 7 for 2 mm – Trabecular density: 7 to 10 for 2 mm.

Similarities and differences: differs from others Liasic species by its lower septal densities and its higher trabecular densities.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh, Middle Atlas of Morocco.

Fig.3.57.1 : Spécimen CPUN MAM 14. Vue générale.
Fig.3.57.2 : Détail en vue distale du spécimen CPUN MAM 13.
Fig.3.57.3 : Détail en coupe longitudinale de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN MAM 13.
Fig.3.57.4 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN MAM 14.
Fig.3.57.5 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN MAM 14.

♦

Fig.3.57.1 : Specimen CPUN MAM 14. General view.
Fig.3.57.2 : Detail in distal view of the specimen CPUN MAM 13.
Fig.3.57.3 : Detail in longitudinal thin section of pennular septal structure of the specimen CPUN MAM 13.
Fig.3.57.4 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN MAM 14.
Fig.3.57.5 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN MAM 14.

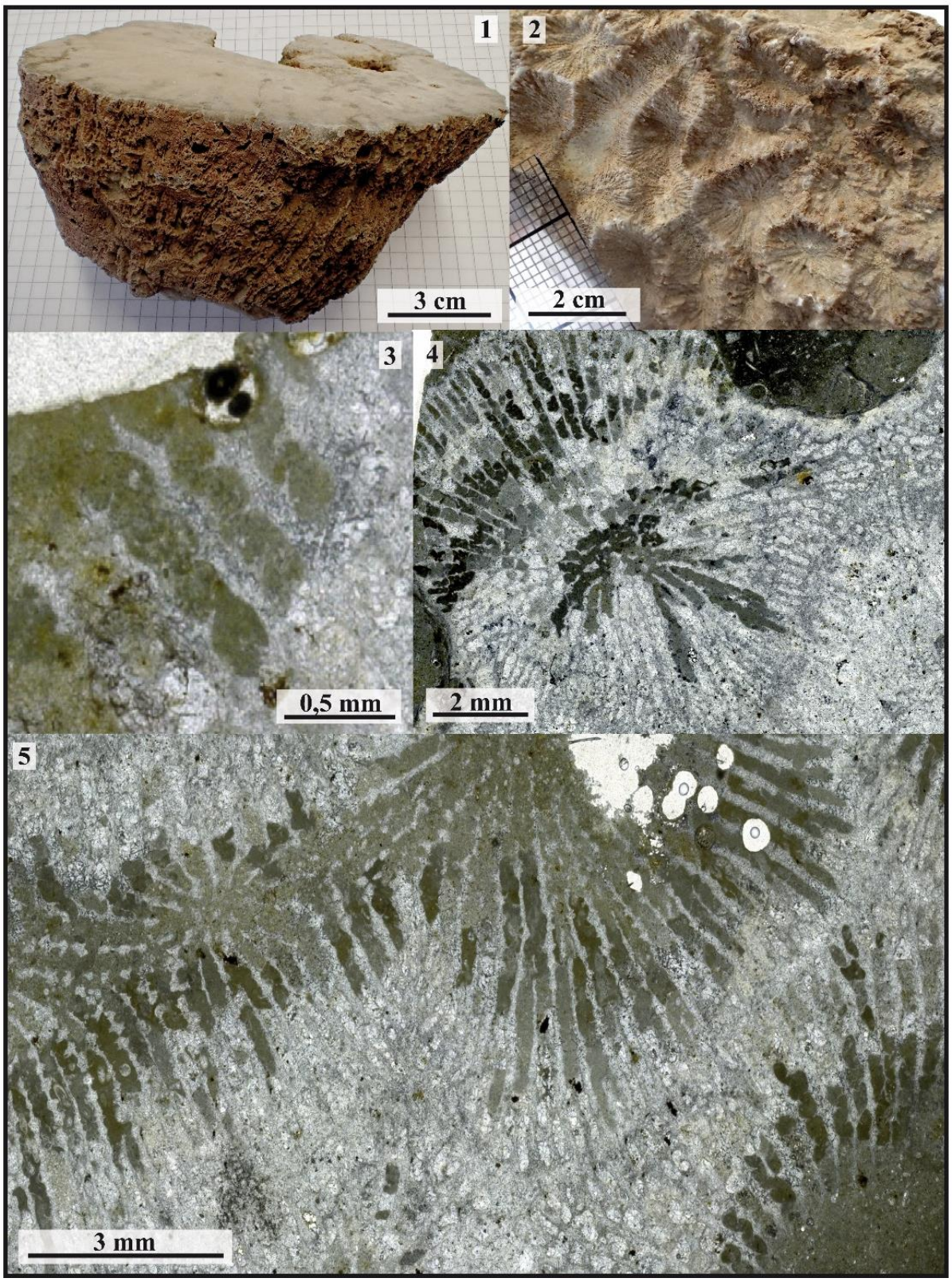


Figure 3.57 - *Microphyllia* sp. 1

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Microsolena* Lamouroux, 1821
Espèces originellement incluses : *Microsolena porosa* Lamouroux, 1821
Espèce type : *Microsolena porosa* Lamouroux, 1821 (monotypie)
Synonymie :

Microsarea Koby, 1889, p. 561
Polyphyllastrea Orbigny, 1850 p. 37, non valide dans 1849, p. 10

Statut : disponible, valide.

Microsolena sp. 1

Fig. 3.58

Matériel disponible (1 spécimen): MA1004E4-34 (collection CPUN).

Description: petite colonie fungiforme thamnastérioïde dont les deux calices sont de tailles équivalentes ce qui exclut un mode de gemmation circumoral. Les éléments radiaires sont des septes ou lames biseptales droites ou flexueuses, poreuses de structure pennulaire typiquement microsolénide. Une petite columelle papilleuse formée par projection des trabécules septaux semble apparaître en profondeur à l'axe des calices. L'endothèque est faite de fins dissépiments vésiculeux. Synapticules présents. Pas de muraille entre les calices. Une épaisse holothèque plissée concentriquement recouvre la surface inférieure du polypier.

Diamètre des calices (Cd) : environ 5 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2,2 mm – Densité septale (Sd) : environ 8 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 8 à 9 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): MA1004E4-34 (collection CPUN).

Description: small fungiform thamnasterioid colony with only 2 calices of similar diameters, which excludes the possibility of a circumoral mode of budding. Radial elements are straight or flexuous, porous septa or biseptal sheets with typically microsolenid pennular structures. A weak papillose columella made of the projection of septal trabeculae seems to appear in depth. Endotheca made of thin vesicular dissepiments. Synapticulae present. No wall between the calices. A thick, concentrically wrinkled holotheca covers the base of the colony

Calicular diameter: approximately 5 mm – Distance between calices centers: 2.2 mm –Septal density: approximately 8 per 2 mm – Trabecular density: 8 to 9 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.58.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-34.
Fig.3.58.2 : Vue proximale du spécimen CPUN MA1004E4-34.
Fig.3.58.3 : Détail en vue distale du spécimen CPUN MA1004E4-34.
Fig.3.58.4 : Coupe longitudinale du spécimen CPUN MA1004E4-34.

♦

Fig.3.58.1 : Distal view of the specimen CPUN MA1004E4-34.
Fig.3.58.2 : Proximal view of the specimen CPUN MA1004E4-34.
Fig.3.58.3 : Detail in distal view of the specimen CPUN MA1004E4-34.
Fig.3.58.4 : Longitudinal section of the specimen CPUN MA1004E4-34.

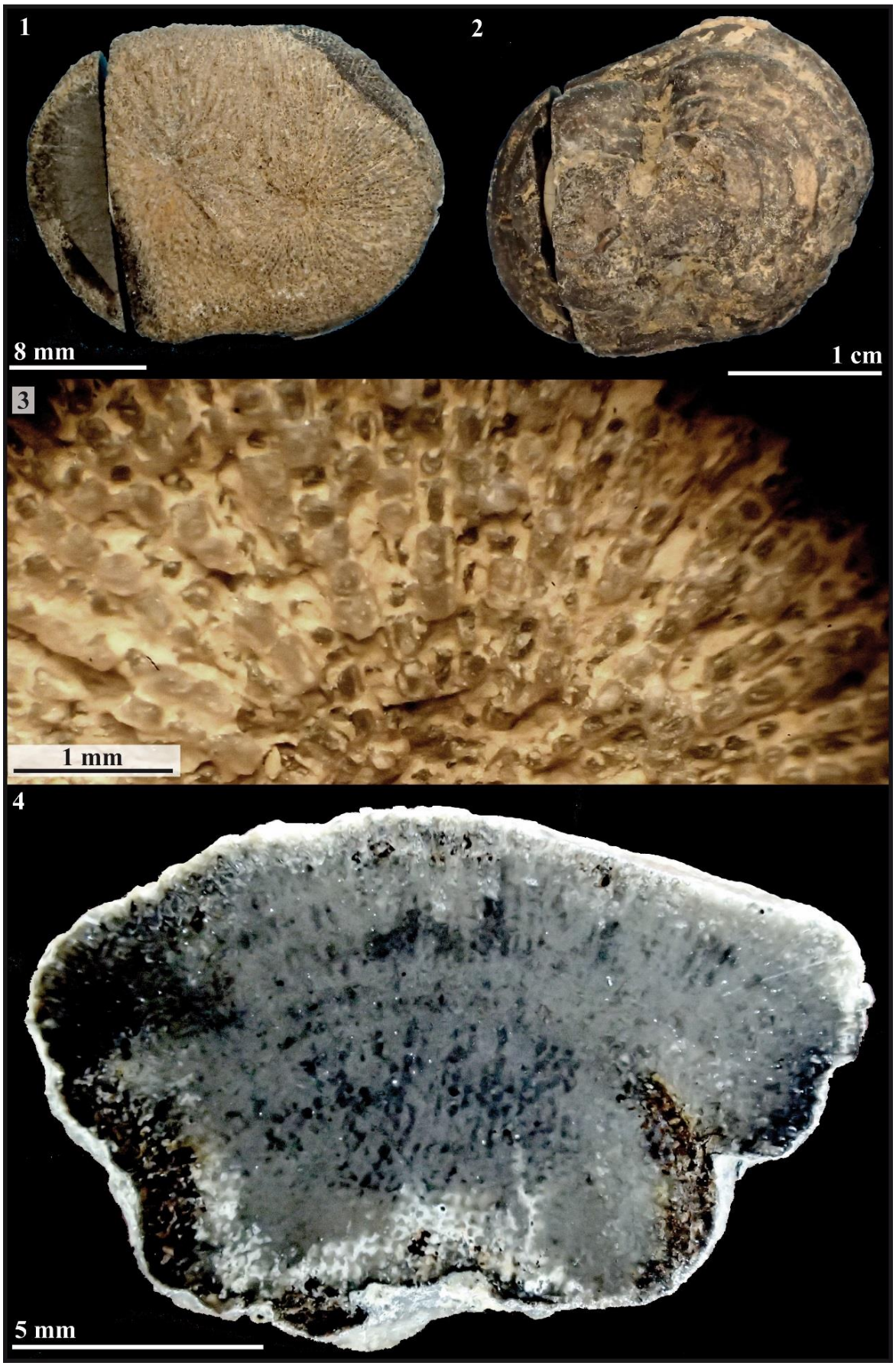


Figure 3.58 – *Microsolena* sp. 1

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : *Montlivaltia* Lamouroux, 1821
Espèce type : *Montlivaltia caryophyllata* Lamouroux, 1821, p. 78, tab. 79, fig. 8, 9, 10; par monotypie.
Synonymie:

Lasmophyllia Orbigny, 1849
Thecophyllia Milne Edwards and Haime, 1848

Statut : disponible, valide.

***Montlivaltia? schlumbergeri* Fromentel & Ferry, 1869**

Fig. 3.59

Synonymie:

v. 1869 *Montlivaultia schlumbergeri* - Fromentel & Ferry p.234, pl.31, fig.1.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype M03752 (collections MNHN).

Description: polypier solitaire conique à calice légèrement elliptique. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits, exserts apparemment libres qui semblent présenter une microstructure montlivaltide. Pas de columelle mais une fossette étroite et allongée selon un allongement perpendiculaire à celui du calice. Synapticules et endothèque non observés. Une épithèque *l.s.* recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 35 à 46 mm – Densité septale (Sd) : 2 à 3 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien de Mareville, Meurthe-et-Moselle, France. Des indications de Fromentel et Ferry (1869) on comprend que Mareville fait partie de la commune de Villers lès Nancy et la position stratigraphique est le Toarcien supérieur.

♦

Studied material (1 specimen): (collections CPUN).

Description: solitary conical corallum, slightly elliptic in outline. Radial elements are straight, apparently free, exserts costosepta that seem to be montlivaltid in microstructure. No columella but an elongated, narrow fossa with a direction of elongation perpendicular to the elongation of the calix. Synapticulae and endotheca not observed. An epitheca *l.s.* covers the external part of the corallum.

Calicular diameter: 35 to 46 mm – Septal density: 2 to 3 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Toarcian of Mareville, Meurthe-et-Moselle, France. From the indication of Fromentel and Ferry (1869) we identify Mareville as a district of Villers lès Nancy and the stratigraphic position is Upper Toarcian.

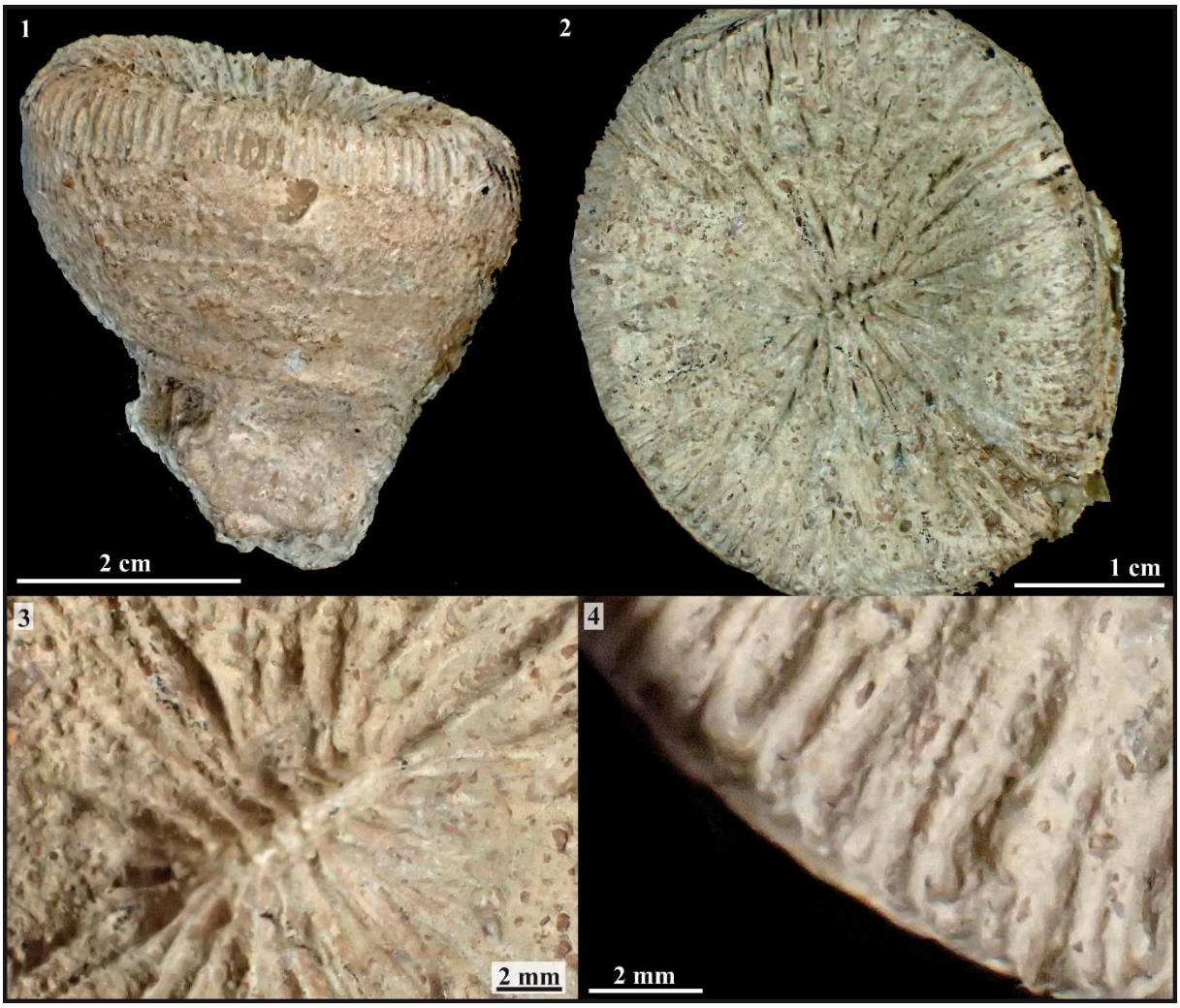


Figure 3.59 – *Montlivaltia? schlumbergeri*

Fig.3.59.1 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03752.
Fig.3.59.2 : Vue distale de l'holotype MNHN M03752.
Fig.3.59.3 : Détail de la fossette axiale de l'holotype MNHN M03752.
Fig.3.59.4 : Détail de la partie costale des costoseptes de l'holotype MNHN M03752.

♦

Fig.3.59.1 : Lateral view of the holotype MNHN M03752.
Fig.3.59.2 : Distal view of the holotype MNHN M03752.
Fig.3.59.3 : Detail of the axial fossa of the holotype MNHN M03752.
Fig.3.59.4 : Detail of the costal parts of costosepta of the holotype MNHN M03752.

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884, p. 80
Genre : *Montlivaltia* Lamouroux, 1821
Espèce type : *Montlivaltia caryophyllata* Lamouroux, 1821, p. 78, tab. 79, fig. 8, 9, 10; Monotypie
Synonymie:

Lasmophyllia Orbigny, 1849
Thecophyllia Milne Edwards and Haime, 1848

Statut : disponible, valide.

Montlivaltia sp. 1

Fig. 3.60

Synonymie :

v. 2011 *Montlivaltia* sp.1 - Lathuilière, p.536, Pl. I, fig. 3-5

Matériel disponible (2 spécimens): MAM 2,3 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire, discoïde très aplati, à face inférieure plane recouverte d'une épithèque *s. l.* présentant des bourrelets et laissant voir des côtes. Structure septale assez typiquement montlivaltide mais avec des carènes épineuse parfois moins régulièrement disposées. Septes droits, compacts et libres. Arrangement hexaméral avec cycle S5 complet, 6 septes du S6. Pas d'endothèque observée.

Diamètre des calices (Cd) : 29 - 35 mm – Nombre de septes (Ns) : 102 à 165 – Densité septale (Sd) : 3 à 8 par 2 mm

Rapports et différences : se distingue de *Montlivaltia* sp.2 décrit ci-après par l'absence apparente de dissépiments vésiculeux et la forme très aplatie du calice alors qu'il reste assez élevé même chez les formes les plus discoïdes de *Montlivaltia* sp.2. L'épithèque semble également plus épaisse et régulière.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): MAM 2,3 (collections CPUN).

Description: solitary coral, discoid very flat, with lower face covered by a wrinkled epitheca *l.s.* that reveals some costae. The septal structure is quite typically montlivaltid but the spiny carinae are sometimes more irregular than in the model. Septa are straight, compact, free. Hexameral symmetry with complete S5 cycle and 6 septa for the S6. No endotheca observed.

Calicular diameter: 29 to 35 mm – Number of septa: 102 to 165 – Septal density: 3 to 8 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Montlivaltia* sp.2 described after by the apparent lack of vesicular dissepiments and a much more flattened calix than the flattest discoid forms of *Montlivaltia sp.2*. The epitheca seem also more thick and regular.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

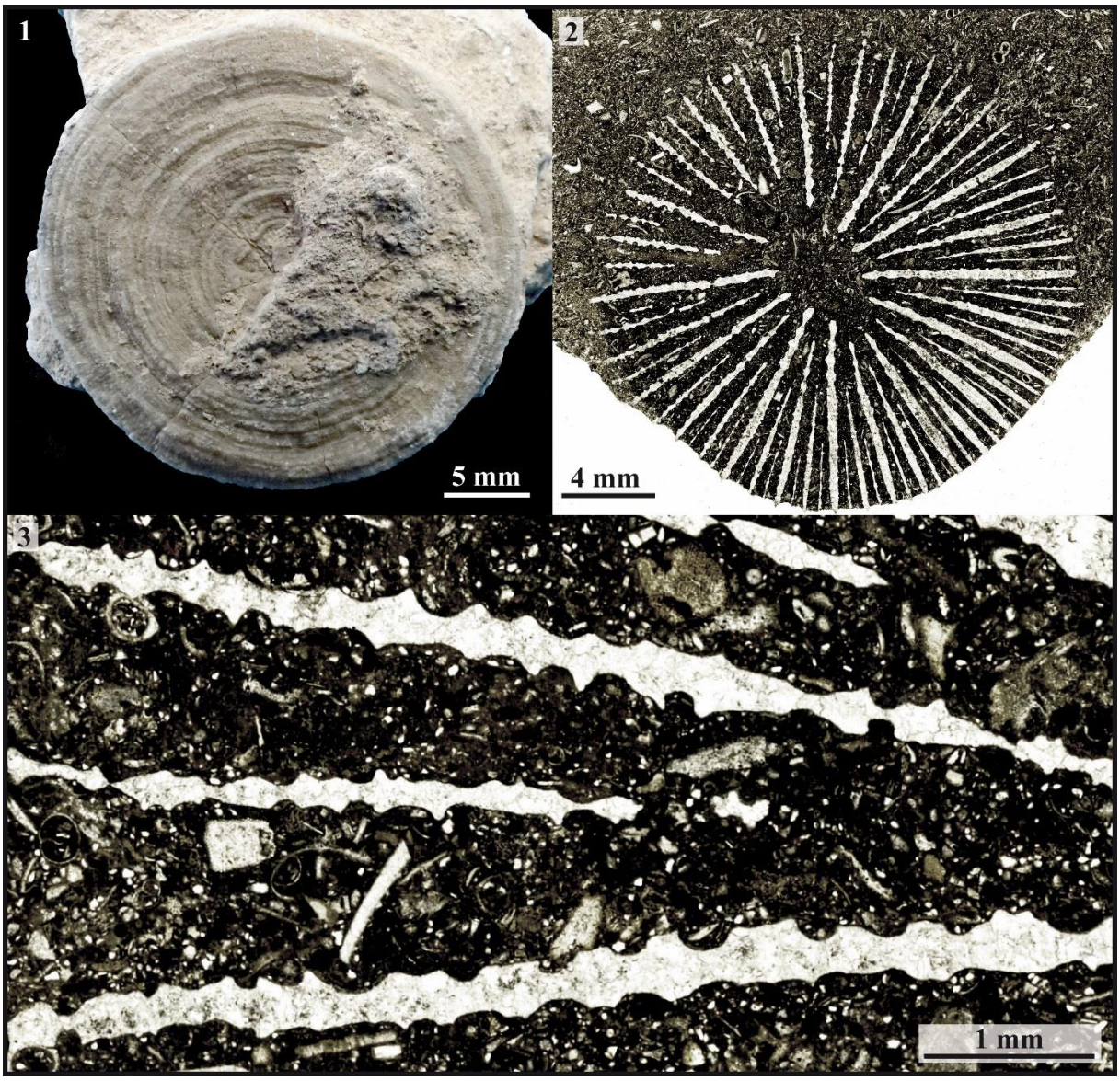


Figure 3.60 – *Montlivaltia* sp.1

Fig.3.60.1 : Vue proximale du spécimen CPUN MAM 3.
Fig.3.60.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MAM 2.
Fig.3.60.3 : Détail de l'ornementation septale du spécimen CPUN MAM 2 en coupe transversale.

♦

Fig.3.60.1 : Proximal view of specimen CPUN MAM 3.
Fig.3.60.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN MAM 2.
Fig.3.60.3 : Detail of the septal ornamentation in specimen CPUN MAM 2 (transverse thin section).

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884, p. 80
Genre : *Montlivaltia* Lamouroux, 1821
Espèce type : *Montlivaltia caryophyllata* Lamouroux, 1821, p. 78, tab. 79, fig. 8, 9, 10; par monotypie.
Synonymie:

Lasmophyllia Orbigny, 1849
Thecophyllia Milne Edwards and Haime, 1848

Statut : disponible, valide.

Montlivaltia sp. 2

Fig. 3.61

Synonymie :

v. 2011 *Montlivaltia* sp.2 - Lathuilière, p.537, Pl. I, fig. 6-7

Matériel disponible (42 spécimens): Lot MA1004E1, lot MA1004E1-4, Lot MAM5 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire parfois réjuvénescent et présentant une grande diversité de morphologies allant d'individus discoïdes assez élevés à surface calicinale subplane à des individus coniques à surfaces calicinales concaves et bordures calicinales aïgues en passant par des spécimens cylindriques, à contours calicinaux circulaires ou légèrement elliptiques, à bordures calicinales très arrondies et à septes exerts. Des états intermédiaires existent également, qui nous poussent à regrouper tous les spécimens sous une même espèce. La face inférieure/extérieure est recouverte d'une épithèque *s. l.* présentant des bourrelets et laissant voir des côtes et qui est parfois fortement érodée. Structure septale assez typiquement montlivaltide mais avec des carènes épineuse parfois moins régulièrement disposées. Septes compacts, droits ou courbes, libres ou parfois jointifs par leur bord interne. Arrangement hexaméral probable avec cycle S5 complet, et quelques septes additionnels du S6 visible sur certains spécimens. Muraille parathécale. Endothèque faite de dissépiments vésiculeux.

Diamètre des calices (Cd) : 10 à 33 mm – Nombre de septes (Ns) : 80 à 127 – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 2 mm

Rapports et différences : se distingue de *Montlivaltia* sp1 décrit précédemment par la présence de dissépiments vésiculeux et le fait que le polypiérite reste plus élevé même chez les formes les plus discoïdes. L'épithèque semble également plus fine et irrégulière.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (42 specimens): batch MA1004E1, batch MA1004E1-4, batch MAM5 (collections CPUN).

Description: solitary coral, sometimes rejuvenescent and showing a great diversity of morphologies: some specimens are discoid quite elevated with flattened calicinal surface; some others are conical with concave calicinal surface and a sharp calix rim; some other else are cylindrical, elliptical or circular in outline with rounded calix rim and exerts septa. Some transition stages exist among the different specimens, which led us to merge all the specimens under one single species. The lower / external face is covered by a wrinkled epitheca *l.s.* that reveals the costae and is sometimes almost totally eroded. The septal structure is quite typically montlivaltid but the spiny carinae are sometimes more irregular than in the model. Septa compact, straight or curved, free or sometimes joined by the inner edge. Symmetry probably hexameral with a complete S5 cycle and some additional S6 septa that appear on some samples. Parathecal wall. Endotheca made of vesicular dissepiments.

Calicular diameter: 10 to 33 mm – Number of septa: 80 to 127 – Septal density: 3 to 4 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Montlivaltia* sp1 described before by the presence of vesicular dissepiments and a much more elevated calix even for its flattest discoid forms. The epitheca seem also more thin and irregular.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.61.1 : Exemples de spécimens issus des trois lots CPUN MA1004E1, MA1004E1-4 et MAM5.
Fig.3.61.2 : Vue proximale d'un spécimen discoïde issu du lot CPUN MA1004E1-4.
Fig.3.61.3 : Vue distale d'un spécimen du lot CPUN MAM 5.
Fig.3.61.4 : Détail en coupe transversale de la structure septale du spécimen G'1 issu du lot CPUN MA1004E1.
Fig.3.61.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen G'1 issu du lot CPUN MA1004E1.

♦

Fig.3.61.1 : Exemples of specimens from the batches CPUN MA1004E1, MA1004E1-4 and MAM5.
Fig.3.61.2 : Proximal view of a discoid specimen from the batch CPUN MA1004E1-4.
Fig.3.61.3 : Distal view of a specimen from the batch CPUN MAM 5.
Fig.3.61.4 : Detail in transverse thin section of the septal structure of the specimen G'1 from the batch CPUN MA1004E1.
Fig.3.61.5 : Transverse thin section of the specimen G'1 from the batch CPUN MA1004E1.

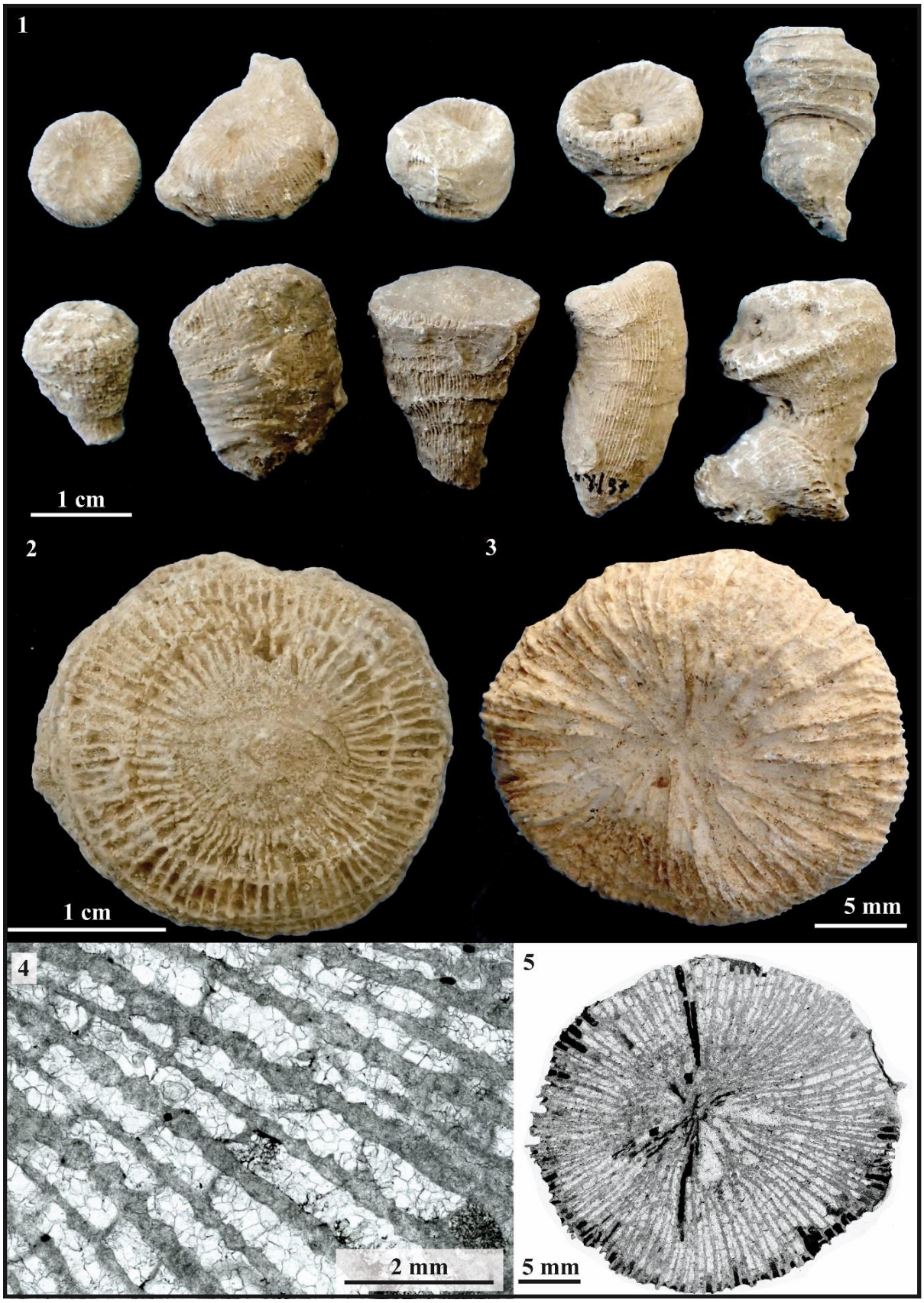


Figure 3.61 – *Montlivaltia* sp. 2

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884, p. 80
Genre : *Montlivaltia* Lamouroux, 1821
Espèce type : *Montlivaltia caryophyllata* Lamouroux, 1821, p. 78, tab. 79, fig. 8, 9, 10; Monotypie
Synonymie:

Lasmophyllia Orbigny, 1849
Thecophyllia Milne Edwards and Haime, 1848

Statut : disponible, valide.

Montlivaltia subcaryophyllata Alloiteau, 1957

Fig. 3.62

Synonymie :

v. 1865 *Epismilia ?caryophyllata* - Fromentel & Ferry p.54, pl.15, fig.2.
v. 1957 *Montlivaltia subcaryophyllata* - Alloiteau p.93, pl.5, fig.4.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype M03506 (collections MNHN).

Description: polypier solitaire patellé. Les éléments radiaires sont des costoseptes exserts organisés en 3 ordres de grandeur bien distincts et vraisemblablement 5 cycles ontogéniques de septes distincts (6+6+12+24+48 septes). Ils sont droits, libres, à structure montlivaltide. L'endothèque est faite de rares dissépiments périphériques. Pas de synapticule observé. Une épithèque *l.s.* enveloppe la base du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 14,4 mm – Nombre de septes (Ns) : 96 par extrapolation – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Rapports et différences : la différence avec *Montlivaltia* sp2 décrit dans cette étude est difficile à confirmer étant donné la variabilité de cette dernière espèce et la pauvreté de l'échantillonnage de *M. subcaryophyllata* qui se résume à un unique spécimen. Néanmoins le spécimen décrit ici présente une densité septale sensiblement plus élevée et un appareil septal plus régulier que l'espèce toarcienne *Montlivaltia* sp2.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May-sur-Orne (Calvados, France).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype M03506 (collections MNHN).

Description: solitary, patellate corallum. Radial elements are exsert costosepta organized in 3 distinct size orders and apparently 5 distinct ontogenetic cycles (6+6+12+24+48 septa). They are straight, free, of montlivaltid structure. Endotheca made of rare peripheral dissepiments. An epitheca *l.s.* wraps the basis of the corallum.

Calicular diameter: 14.4 mm – Number of septa: 96 by extrapolation – Septal density: 5 per 2 mm

Similarities and differences: the differences with *Montlivaltia* sp2 described in this study is difficult to confirm because of the great intraspecific variability of this last species and the loneliness of this specimen from Calvados. However, the specimen described herein shows quite higher septal densities and a more regular septal apparatus than the specimens from the Toarcian species *Montlivaltia* sp2.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May-sur-Orne (Calvados, France).

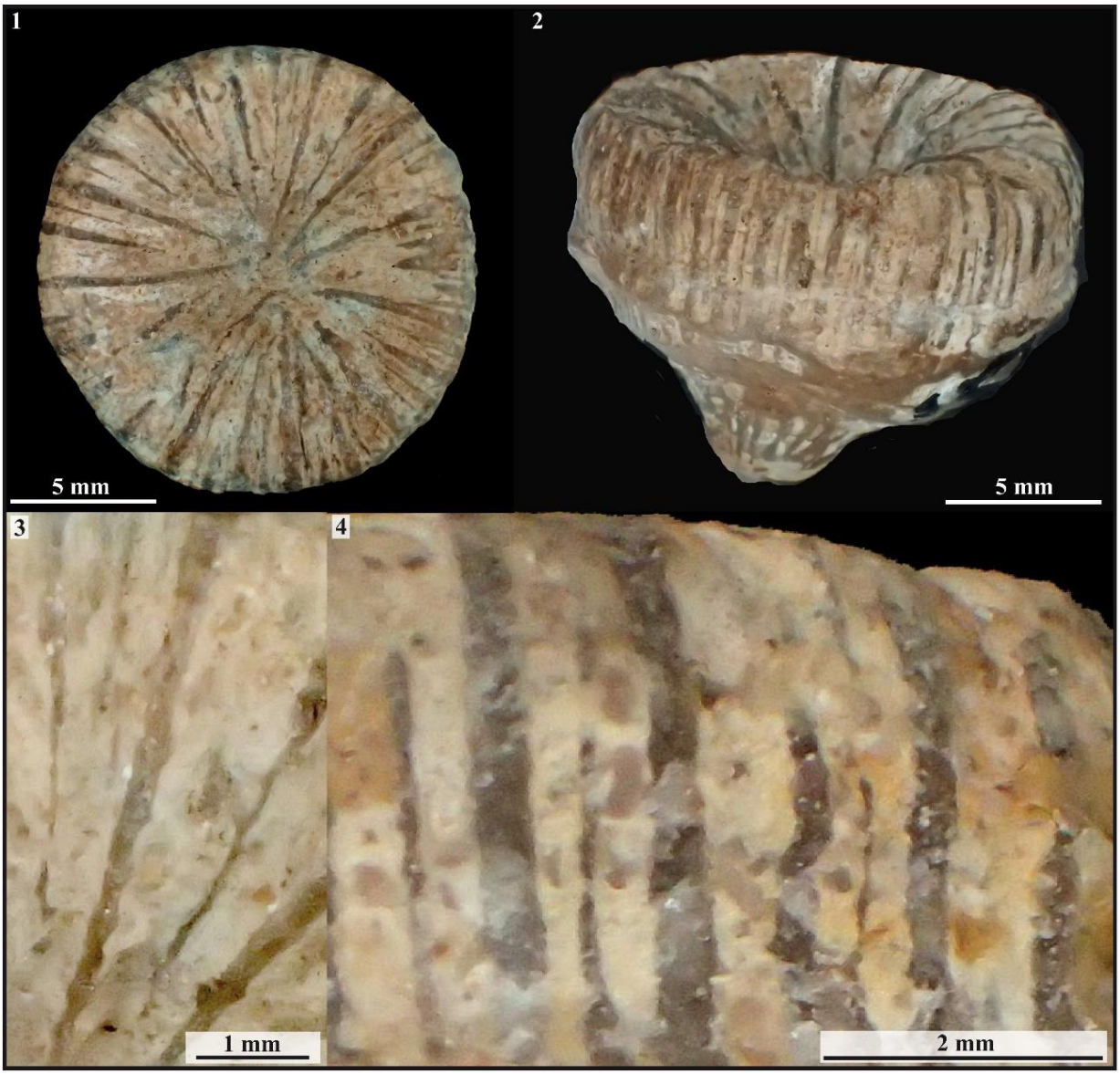


Figure 3.62 – *Montlivaltia subcaryophyllata*

Fig.3.62.1 : Vue distale de l'holotype MNHN M03506.
Fig.3.62.2 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03506.
Fig.3.62.3 : Détail de la structure montlivaltide d'un septe en vue distale de l'holotype MNHN M03506.
Fig.3.62.4 : Détail de la partie costale des costoseptes de l'holotype MNHN M03506.

♦

Fig.3.62.1 : Distal view of the holotype MNHN M03506.
Fig.3.62.2 : Lateral view of the holotype MNHN M03506.
Fig.3.62.3 : Detail of the montlivaltid structure of one septum in distal view of the holotype MNHN M03506.
Fig.3.62.4 : Detail of the costal part of costosepta of the holotype MNHN M03506.

Super-Famille: Volzeoidea Melnikova, 1974
Famille: *incertae sedis* (voir Vasseur *et al.* à paraître)
Genre: *Neorylstonia, nomen novum pro Mesophyllum* Beauvais, 1986 non Schlüter, 1889
Espèces originellement incluses : *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986
Espèce type : *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986, par désignation originale.
Statut : disponible, valide.

Neorylstonia pseudocolumellata (Beauvais, 1986)

Fig. 3.63

Matériel inclus à l'origine : 7 specimens de Beni Tadjit (Maroc), coll. Menchikoff.
Désignation du type porte-nom : *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986 MNHN.F.R11604 coll. Menchikoff. Holotype par désignation originale Beauvais p. 20, pl. 4 fig. 1a, 1b
Localité type : Beni Tadjit (Maroc), Jurassique inférieur.
Paratypes figurés pl.4, fig. 1c, d and e.

Synonymie :

v. 1986 *Mesophyllum pseudocolumellatum* - Beauvais, 1986, p. 20, Pl. 4, fig. 1a-1b
v. 2018 *Neorylstonia pseudocolumellata* (Beauvais, 1986) - Vasseur *et al.*

Matériel disponible : 91 spécimens décrits dans Vasseur *et al.* – chapitre 3 (collections MNHN et CPUN).

Description: corail solitaire. Polypier cératoïde, droit ou arqué, subcirculaire en section transversale. Costoseptes droits ou légèrement courbés (déformation post-mortem ?), libres, compacts, parfois rhopaloïdes. Il peut arriver rarement qu'un ou plusieurs septes de premier ordre (S1) atteignent la structure axiale mais dans la majorité des cas leur bord interne plonge abruptement dans la fossette calicinale. Les faces latérales et le bord distal sont inermes. Pas de palis. Les éléments radiaires s'organisent généralement selon trois ordres bien distincts de par leur longueur et épaisseur mais il existe certains échantillons où les deux premiers ordres se confondent et d'autres où on peut distinguer au sein des septes de premier ordre les six protoseptes initiaux ou encore d'autres cas ou on distingue clairement quatre ordres dont les deux premiers ordres correspondent à une subdivision du S1 retrouvé plus généralement. Enfin, le troisième ordre n'est pas toujours visible. Un système classique à 96 septes en cinq cycles ontogénétiques successifs correspondant à 6+6+12+24+48 septes peut être établi. Ce modèle est soutenu par des analyses statistiques univariées où le nombre 96 est le plus représenté en fréquence. Les vestiges de microstructure septale qui peuvent parfois être observés en coupe transversale correspondent tantôt à une zone axiale plus sombre, à une ligne claire zigzaguée ou à ce qui semble être des vestiges de centres de calcifications alignés (Stolarski, 2003). En coupe longitudinale les septes présentent des lignes de croissance en ogives ou « doigts de gants » qui traduisent la mise en place de couches successives de stéréome épaississant le septe (« thickening deposits » de Stolarski, 2003). On observe une structure axiale semblable aux bosses calicinales des coraux rugueux du Paléozoïque, composée de septes et d'endothèque. Selon Milne-Edwards & Haime (1848a, 78) et plus tard Berkowski & Weyer (2012) cela correspond à la définition d'une pseudocolumelle. Cette dernière présente différentes morphologies différentes au cours de la vie du polype et confère au fossile un aspect tout à fait caractéristique en section transversale. La pseudocolumelle est faite de 16 à 26 septes (21 à 22 dans la majorité des cas) qui ne sont pas organisés selon une symétrie radiaire stricte mais selon une symétrie bilatérale. En effet, ils se structurent tantôt en deux « croissants » arrondis séparés par une cavité axiale (type 2), tantôt en forme d' « étoile » par liaison des septes opposés dans la zone axiale (type 1). Des états intermédiaires existent entre ces deux morphologies extrêmes.
Chez la plupart des spécimens, une symétrie hexamérale peut être établie à partir des différents systèmes septaux, ainsi qu'une symétrie bilatérale contrainte par l'organisation spatiale de la structure axiale. L'endothèque est abondante, formée de dissépiments tabulaires disposés régulièrement dans la lumière du calice. Muraille parathécale, la parathèque est en continuité avec les dissépiments. Pas de synapticules. Une épithèque vraie présentant des lignes et bourrelets de croissance délimite le polypiérite.

Diamètre des calices : 9 à 29 mm – Nombre de septes : 41 à 104 (majoritairement autour de 96) – Densité septale : 5 à 10 S1 + S2 par 5 mm.

Rapports et différences : ce taxon est le seul cas connu de corail post-paléozoïque présentant une pseudocolumelle au sens de Berkowski & Weyer, 2012.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Sinémurien du Jebel Serdrar (Haut Atlas) et Pliensbachien d'Amellagou, des gorges de Dadès de Taililout et du Koudiat Ech Chehem (Haut Atlas et Moyen Atlas) du Maroc ; Pliensbachien d'Italie (Caloveto, Calabre).

♦

Studied material: 91 specimens described in Vasseur *et al.* see chapter 3 (collections MNHN and CPUN).

Description: solitary coral. Corallum ceratoid, straight or curved. The calice is subcircular in outline. Costosepta straight or slightly curved (possibly post-mortem distorsion), free, compact, occasionally rhopaloid. Some first-order septa (S1) rarely reach the axial structure but in most cases the inner edge abruptly dips in the fossa. Lateral faces and distal edge are smooth. No palis. Radial elements are commonly arranged in three distinct size orders with different length and width in transverse sections but S1 and S2 are occasionally indistinct because of similar sizes. In contrast, some other samples show clearly four distinguishable size orders of septa. In the latter case, the first and second size orders geometrically correspond to a subdivision of the S1. Lastly, the S3 are sometimes missing. On the basis of the described arrangement of septal length and thicknesses a very classical model of septal insertion can be proposed, namely 96 septa distributed in five ontogenetical cycles according to 6+6+12+24+48 septa. This model of septal insertion is statistically grounded below by univariate statistical analysis in which the number 96 shows a well-marked mode. Ghosts of septal structures can sometimes be observed in thin sections. They consist in transverse section of a darker axial zone within the septum, a brighter zigzag line or some dark spots in a line considered as remains of "centers of calcification" or centers of rapid accretion (Stolarski, 2003). Growth lines in "ogive" or "gloves fingers" can be seen in longitudinal sections, resulting from the deposition of different successive layers of stereome thickening the septa (thickening deposits of Stolarski, 2003). Axial structure present, in the form of a Rugose-like calicular boss made of septa and endotheca. According to Milne-Edwards & Haime (1848a, 78) and later Berkowski & Weyer (2012) it corresponds to the definition of a pseudocolumella. This pseudocolumella presents different morphologies during the polyp life, giving the fossils a very characteristic aspect in transverse section. It is made of 16 to 26 septa not organized in a strict radial symmetry, more often 21 to 22, organized even in two crescents separated by an axial cavity (type 2) or in the form of a star with opposite septa linked in the calicular axial zone (type 1). Between these two extreme morphologies are some transition states.
In the main cases, hexameral symmetry can be established. The superimposed bilateral symmetry is evidenced by the spatial organization of the axial structure. Endotheca abundant, made of tabular dissepiments regularly arranged in the axial zone. Parathecal wall. Paratheca is continuous with the dissepiments. Synapticulae absent. A true epitheca with growth striae and wrinkles encloses the corallite.

Calicular diameter: 9 to 29 mm – Number of septa: 41 to 104 (mostly 96) – Septal density: 5 to 10 S1 + S2 for 5 mm.

Similarities and differences: this taxon is the single case of post-paleozoic coral with a pseudocolumella *sensu* Berkowski & Weyer 2012 referenced up until now.

Geographic and stratigraphic range : Sinemurian of Amellagou (Jebel Serdrar, High Atlas) and Pliensbachian of Amellagou, Dades Valley, Koudiat Ech Chehem and Taililout (High and Middle Atlas) in Morocco; Pliensbachian of Italy (Caloveto, Calabria).

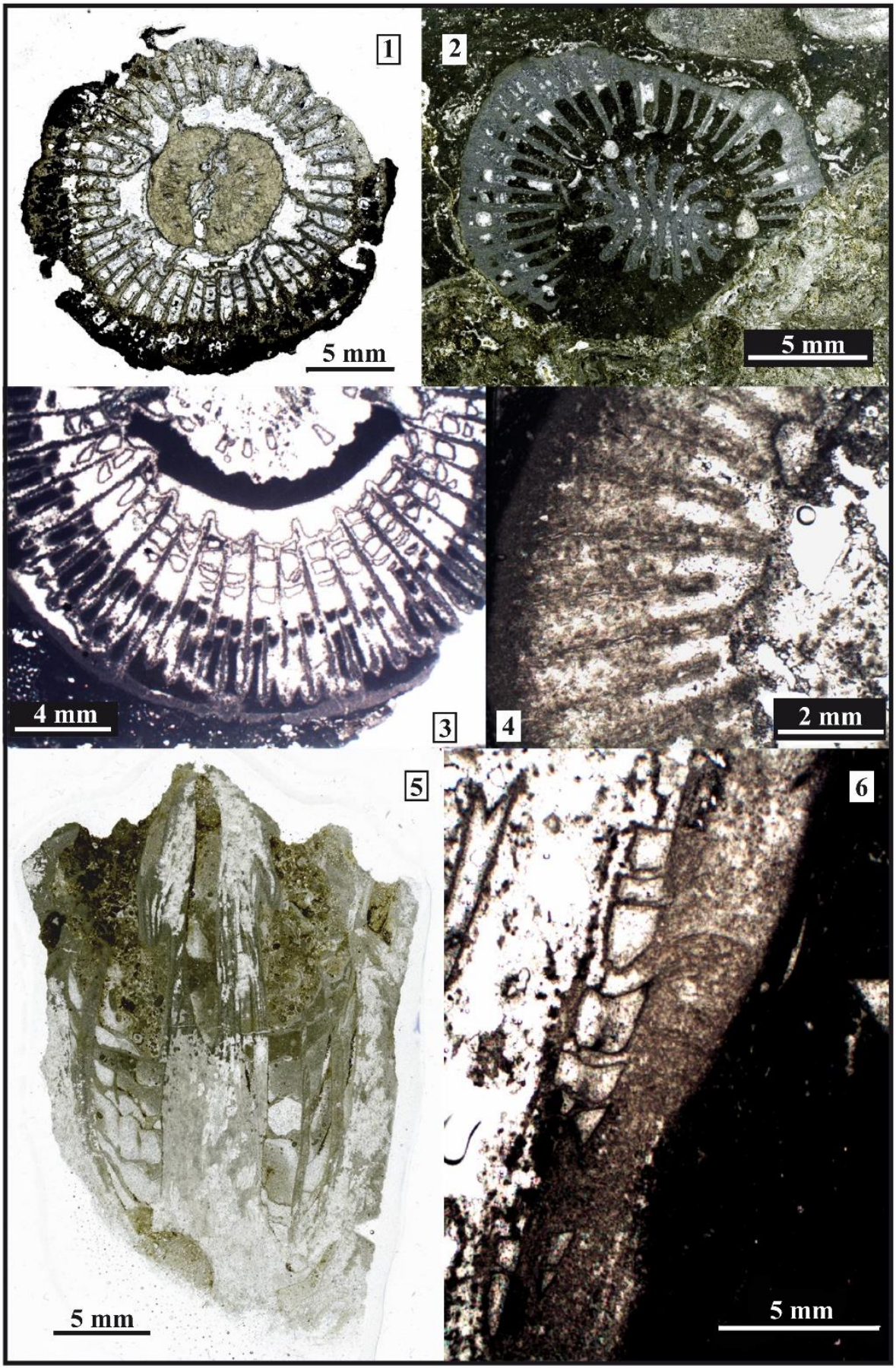


Figure 3.63 – *Neorylstonia pseudocolumellata*

Fig.3.63.1: Coupe transversale du spécimen CPUN AM16164, montrant une pseudocolumelle de type 2 structurée par des septes pseudocolumellaires.
Fig.3.63.2: Coupe transversale du spécimen CPUN AM175 montrant une pseudocolumelle de type 1.
Fig.3.63.3: Coupe transversale du spécimen CPUN DA2905E1.1 montrant l'épithèque s.s enveloppant l'appareil septal et les dépôts de stéréôme sur les septes.
Fig.3.63.4: Détail des vestiges de structure septale en coupe transversale (spécimen CPUN 2110A2) et des dépôts de stéréome en ogives ou « doigts de gants ».
Fig.3.63.5: Coupe longitudinale du spécimen MNHN A57331-2 montrant l'endothèque à dissepiments tabuloïdes et la porosité axiale de la pseudocolumelle.
Fig.3.63.6: Détail de la muraille parathécale en continuité avec les dissépiments tabuloïdes (section longitudinale du spécimen CPUN 2110A2).

♦

Fig.3.63.1: transverse section of the specimen CPUN AM16164, showing a type 2 pseudocolumella with visible pseudocolumellar septa.
Fig.3.63.2: transverse section of the specimen CPUN AM175 showing a type 1 pseudocolumella.
Fig.3.63.3: transverse section in the specimen CPUN DA2905E1.1 showing the true epitheca surrounding the septal apparatus and the stereome deposits on septa.
Fig.3.63.4: detail of the ghosts of septal structure in transverse section (specimen CPUN 2110A2) and the stereome deposits in "ogives" or "glove fingers".
Fig.3.63.5: longitudinal section of the specimen MNHN A57331-2 showing the endothecal organization in tabular dissepiments and the axial porosity of the pseudocolumella.
Fig.3.63.6: detail of the parathecal wall in continuity with the tabular dissepiments (longitudinal section of the specimen CPUN 2110A2).

Famille : *Incertae sedis*
Statut : disponible, valide.

Nov. gen. 1 sp. 1

Fig. 3.64

Matériel disponible (7 spécimens): DA2905E1-5, DA3105E2-8, DA3105E3-3, AM16178-2, AM16178-11, AM16188-7, AM16188-31 (collections CPUN).

Description: petite colonie plocoïde massive (8 à 30 mm) dont les calices circulaires bien calibrés sont séparés par un large coenosteum très poreux. Les septes sont libres, droits, lisses, parfois réduits à de petites pointes sur la paroi interne du calice. Les calices ont tendance à bifurquer en cours de croissance ce qui donne en coupe longitudinale un aspect zigzagué du lumen. Pas de columelle ni d'endothèque. Muraille synapticulothécale poreuse. Le bourgeonnement semble extracalicinal.

Diamètre des calices (Cd) : 0,4 à 1 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 1,5 à 3 mm – Nombre de septes (Ns) : 6 à 8

Rapports et différences : diffère de *Plagiosolenacis lafittei* Alloiteau, 1957 et *Paleomillepora liasica* Gabilly & Lafuste, 1957 par la présence de septes bien exprimés. Se différencie également d'*Etallonasteria* Roniewicz, 1987 et *Alveopora* Blainville, 1830 par des calices plus petits et plus espacés ainsi que l'absence d'endothèque. De plus, les taxons du genre *Alveopora* présentent généralement une columelle bien développée et des dents au bord interne des septes.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien et Toarcien inférieur (Pré-TOAE, zone à Polymorphum) du Haut Atlas du Maroc (Gorges de Dadès - Jebel Toksine et Amellago).

♦

Studied samples (7 specimens): DA2905E1-5, DA3105E2-8, DA3105E3-3, AM16178-2, AM16178-11, AM16188-7, AM16188-31 (collections CPUN).

Description: small massive plocoid colony (8 to 30 mm) with well calibrated circular calices separated by a wide porous coenosteum. The free, straight and smooth septa sometimes look like small spines on the inner edge of the calice. During their growth, calices tend to modify their trajectory, giving a wavy aspect to the lumen in longitudinal sections. No columella nor endotheca. Wall porous, synapticulothecal. The budding seems to be extracalicular.

Calicular diameter: 0.4 to 1 mm – Distance between calices centers: 1.5 to 3 mm – Number of septa: 6 to 8

Similarities and differences: differs from *Plagiosolenacis lafittei* Alloiteau, 1957 and *Paleomillepora liasica* Gabilly & Lafuste, 1957 by the presence of well-developed septa. Differs also from *Etallonasteria* Roniewicz, 1987 and *Alveopora* Blainville, 1830 by its smaller and more spaced calices and by the total lack of endothecal structures. In addition, the taxons under the genus *Alveopora* generally presents a well-developed columella and teeth along the inner edges of septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian and lower Toarcian (pre-TOAE, Polymorphum zone) of Dades Valley-Jebel Toksine and Amellagou (High Atlas of Morocco).

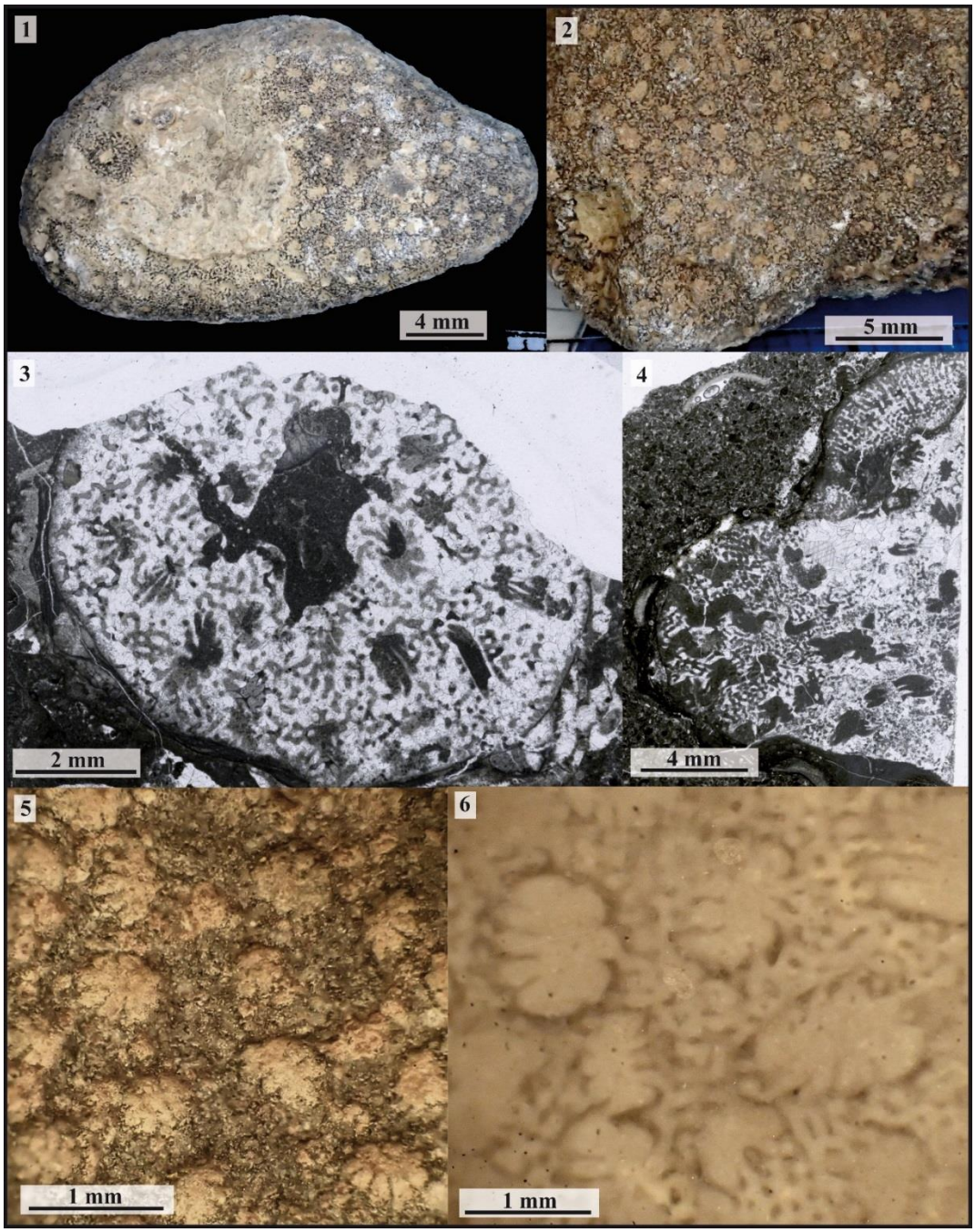


Figure 3.64 – Nov.gen. 1 sp. 1

Fig.3.64.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16178-2.
Fig.3.64.2 : Vue distale du spécimen CPUN AM16188-31.
Fig.3.64.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA3105E3-2.
Fig.3.64.4 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN DA3105E3-3.
Fig.3.64.5 : Détail en vue distale du spécimen CPUN AM16188-7.
Fig.3.64.6 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN DA2905E1-5.

♦

Fig.3.64.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16178-2.
Fig.3.64.2 : Distal view of the specimen CPUN AM16188-31.
Fig.3.64.3 : Transverse thin section in th specimen CPUN DA3105E3-2.
Fig.3.64.4 : Longitudinal thin section in the specimen CPUN DA3105E3-3.
Fig.3.64.5 : Detail in distal view of the specimen CPUN AM16188-7.
Fig.3.64.6 : Detail in transverse section of the specimen CPUN DA2905E1-5.

Famille : *Incertae sedis*
Statut : disponible, valide.

Nov. gen. 2 sp. 1

Fig. 3.65

Matériel disponible (2 spécimens) : DA2905E3, DA3105E1 (collections CPUN).

Description : colonie phacéloïde à bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes droits, libres ou jointifs, apparemment subcompacts (bien que mal préservés) portant sur leurs faces latérales des pennules ou mi-pennules. Il semble y avoir une columelle à l'axe des polypiérites mais la préservation ne permet pas de le confirmer. Synapticules présents. Pas de muraille ni de dissépiments observés mais encore une fois la préservation ne permet pas de dire s'ils étaient présents du vivant de l'animal.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 8 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3 à 8 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 50 à 90 – Densité septale (Sd) : 10 à 13 par 2 mm

Rapports et différences : ressemble à l'espèce du Trias *Craspedophyllia ramosa* Roniewicz *et al.,* 2005, l'attestation de la présence d'une columelle styliforme ainsi que d'une épithèque chez ce taxon permettrait de le rattacher à l'espèce triasique.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien des gorges de Dadès (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): DA2905E3, DA3105E1 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with extracalicular budding. Radial elements are straight, free or joining, apparently subcompact (even though badly preserved) with lateral faces holding pennulae or mi-pennulae. A columella seems to occur at the axis of the corallites but it cannot be confirmed because of the bad preservation. Synapticulae present. No wall and no endotheca but again they maybe have disappeared during the fossilization processes.

Calicular diameter: 2 to 8 mm – Distance between calices centers : 3 to 8 mm –Number of septa : approximately 50 to 90 – Septal density: 10 to 13 for 2 mm

Similarities and differences: resembles the species *Craspedophyllia ramosa* Roniewicz *et al.,* 2005 from Triassic but it would be necessary to confirm the presence of a styliform columella and an epitheca to merge this taxon under the Triassic species.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Dades Valley (High Atlas of Morocco).

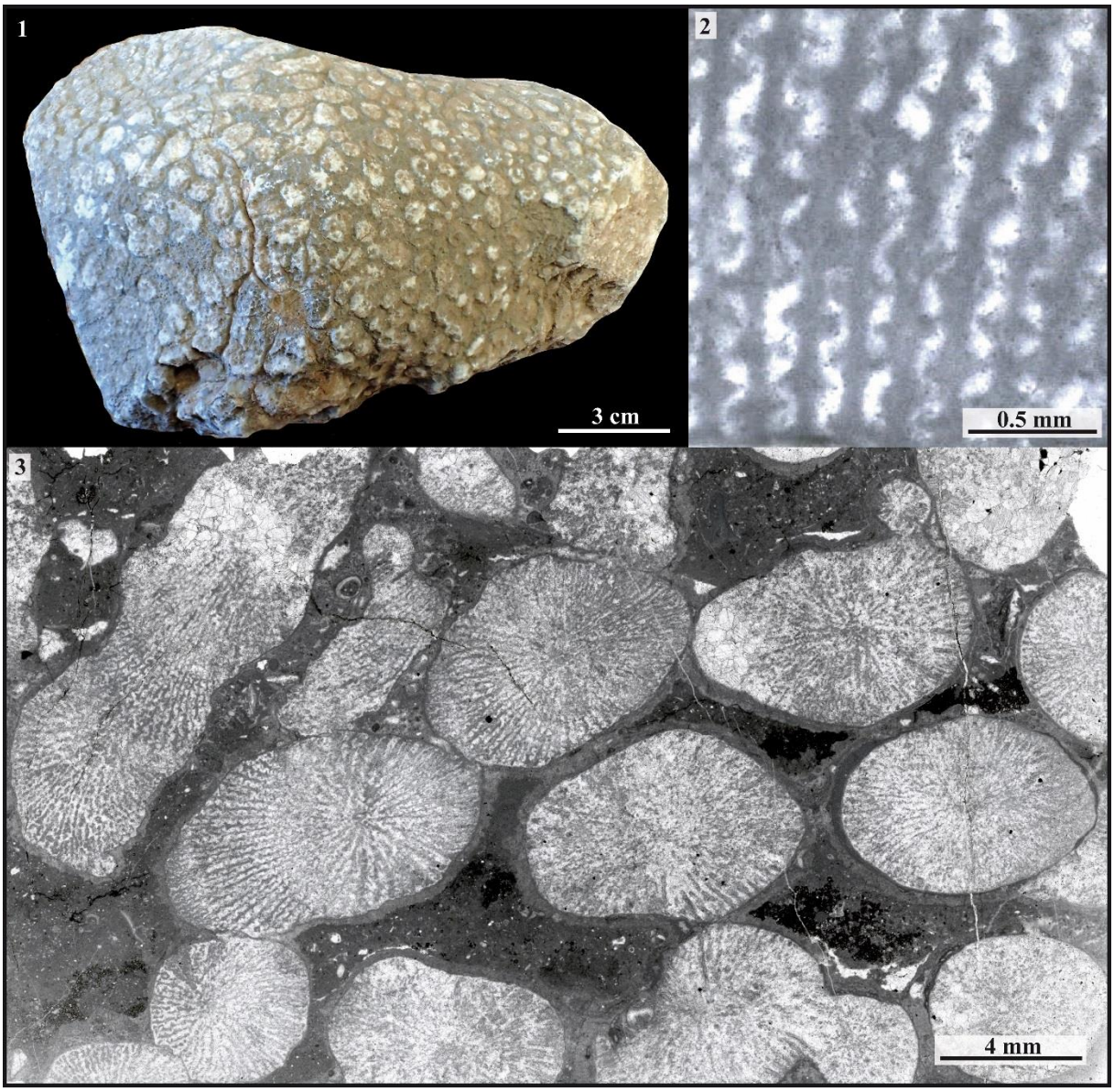


Figure 3.65 – Nov. gen. 2 sp. 1

Fig.3.65.1 : Vue distale du spécimen CPUN DA3105E1.
Fig.3.65.2 : Détail en coupe longitudinale de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN DA3105E1 (lame mince).
Fig.3.65.3 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN DA3105E1.

♦

Fig.3.65.1 : Distal view of the specimen CPUN DA3105E1.
Fig.3.65.2 : Detail in longitudinal thin section of pennular structures of septa in the specimen CPUN DA3105E1.
Fig.3.65.3 : Transverse thin section in the specimen CPUN DA3105E1.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Statut : disponible, valide.

Nov. gen. 3 sp. 1

Fig. 3.66

Synonymie :

v. ? 1986 *Archaeosmilia* ? sp. 1 – Beauvais, pl. 1, fig. 1, pl. 15, fig. 4 et txt-fig. 5.

Matériel disponible (16 spécimens): 1703A2-1 ; 2210E2 ; 2303A1-1 ; 2303A1-9 ; AM16160-4 ; AM16177-3 ; MA0504E7-15 ; PFPyr6-2, 3, 4, 5, 6, 12, 13, 14, 15 (collections CPUN) ; R11597 (collections MNHN).

Description: polypier simple, conique, à section circulaire à elliptique. L'appareil septal, très régulier chez certains spécimens, est constitué de septes libres, compacts, droits, organisés en 4 ou 5 ordres de grandeur distincts lesquels correspondent géométriquement aux cycles successifs d'un développement strictement hexaméral. En profondeur, une symétrie bilatérale se superpose à la symétrie radiaire d'ordre 6. En effet, les deux premiers cycles de septes produisent des renflements podoïdes et 4 des 6 S1 se rapprochent fortement dans l'axe du lumen, ce qui fait apparaitre un plan de symétrie bilatéral en coupe transversale défini par le prolongement des deux S1 restants. L'orientation des pointes podoïdes des renflements des septes s'organise selon cette symétrie bilatérale, produisant un motif reproductible caractéristique. Pas de columelle. Endothèque formée de rares dissépiments vésiculeux. Synapticules absents. Muraille parathécale. Une épithèque *l.s.* recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 11 à 35 mm – Nombre de septes (Ns) : 64 (6x8) à 96 (6x16)

Remarque : nous incluons dans ce taxon le spécimen des collections MNHN R11597 initialement identifié et figuré dans Beauvais 1986 comme *Epismiliopsis* sp.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Maroc (Beni Tadjit, Koudiat Ech Chehem et Amellagou) et des Pyrénées (à proximité du Col d'Estivère).

♦

Studied material (16 specimens): 1703A2-1 ; 2210E2 ; 2303A1-1 ; 2303A1-9 ; AM16160-4 ; AM16177-3 ; MA0504E7-15 ; PFPyr6-2, 3, 4, 5, 6, 12, 13, 14, 15 (collections CPUN) ; R11597 (collections MNHN).

Description: solitary, conical corallum, circular to elliptical in outline. Septal apparatus very regular in some specimens, made of free, compact, straight septa organized in 4 or 5 size orders corresponding to the successive ontogenic cycles of a strictly hexameral development. A superimposed bilateral symmetry appears in depth. In fact, S1 and S2 septa produce podoid bulges at their inner edges and 4 S1 come close to the axis of the elongated lumen, which reveals a bilateral symmetry defined in transverse section by the prolongation of the 2 other S1. The orientation of the podoid tips of the S1 and S2 septa follow this bilateral symmetry, producing a very characteristic pattern. No columella. Endotheca made of rare vesicular dissepiments. Synapticulae absent. Wall parathecal. An epitheca *l.s.* wrap the corallum.

Calicular diameter: 11 to 35 mm – Number of septa: 64 (6x8) to 96 (6x16)

Remarks: we include under this taxon the specimen MNHN R11597 identified and figured in Beauvais 1986 as *Epismiliopsis* sp.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Morocco (Beni Tadjit, Koudiat Ech Chehem and Amellagou) and Pyrenees (close to the Estivère pass).

Fig.3.66.1 : Vue latérale du spécimen MNHN R11597.
Fig.3.66.2 : Vue distale en coupe naturelle du spécimen CPUN AM16177-3.
Fig.3.66.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2210E2.
Fig.3.66.4 : Vue distale du spécimen CPUN 2703A7.
Fig.3.66.5 : Vue distale du spécimen MNHN R11597.

Fig.3.66.6 : Détail en coupe transversale en lame mince de la géométrie caractéristique adoptée par les renflements des septes en profondeur (spécimen CPUN AM16177-3).
Fig.3.66.7 : Coupe transversale (profonde) dans le spécimen CPUN PFPyr6-2.
Fig.3.66.8 : Coupe transversale (profonde) en lame mince du spécimen CPUN AM16177-3.

♦

Fig.3.66.1 : Lateral view of the specimen MNHN R11597.
Fig.3.66.2 : Distal view in natural section of the specimen CPUN AM16177-3.
Fig.3.66.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN 2210E2.
Fig.3.66.4 : Distal view of the specimen CPUN 2703A7.
Fig.3.66.5 : Distal view of the specimen MNHN R11597.
Fig.3.66.6 : Detail in transverse thin section of the characteristic pattern produced by the septal bulges in depth (specimen CPUN AM16177-3).
Fig.3.66.7 : Deep transverse section in sample PFPyr6-2.
Fig.3.66.8 : Deep transverse thin section in sample CPUN AM16177-3.

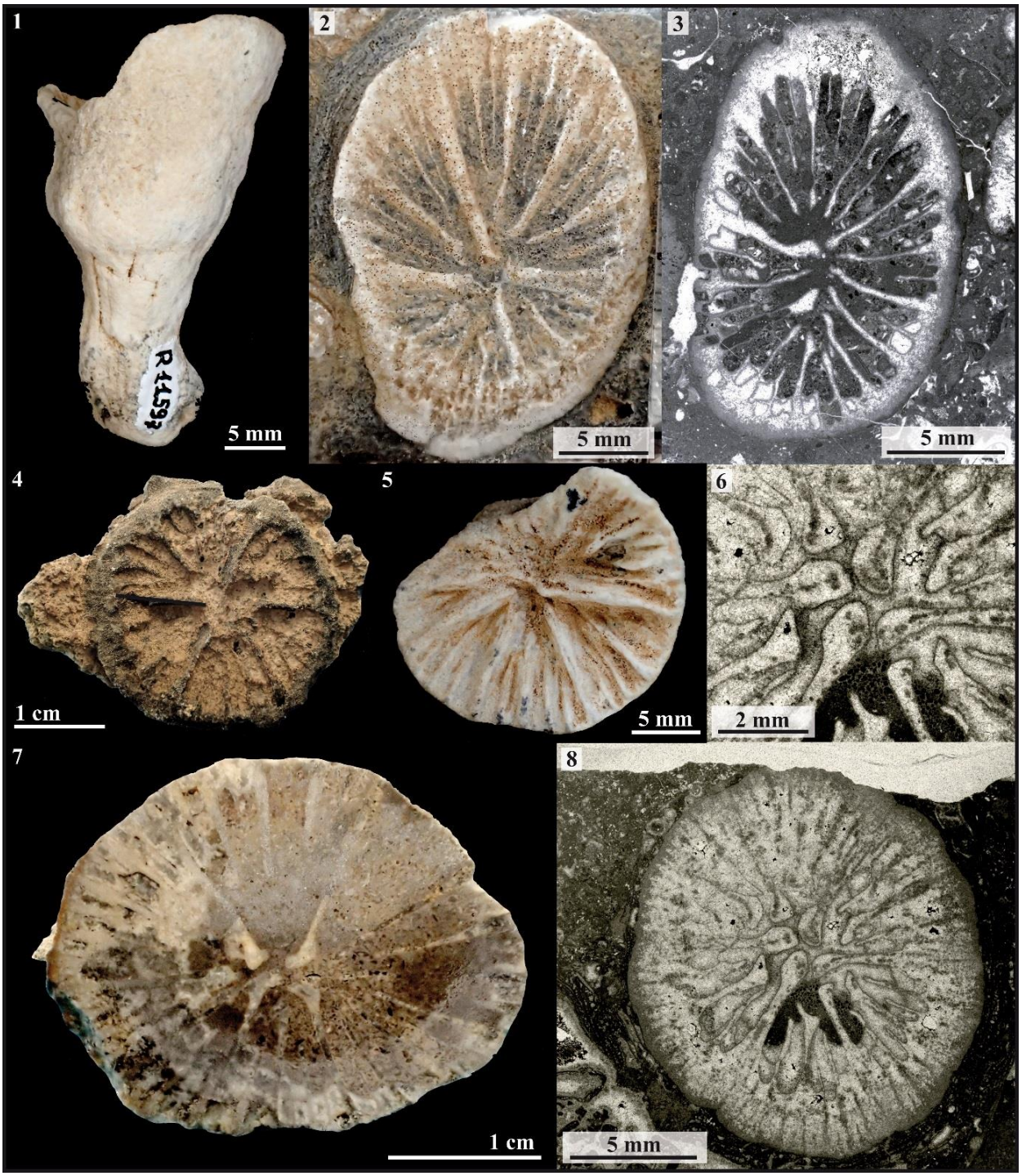


Figure 3.66 – Nov. gen. 3 sp. 1

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Statut : disponible, valide.

Nov. gen. 4 sp. 1

Fig. 3.67

Matériel disponible (4 spécimens): MA0704E6-1,2,3,4 (collection CPUN).

Description: colonie massive phacélo-cérioïde à polypiérites polygonaux se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes généralement libres (parfois jointifs), subcompacts, subconfluents, droits ou légèrement courbés. Les faces latérales des septes portent des granules organisés en carènes de forme et de disposition montlivaltides même si la régularité et la symétrie des granules de part et d'autres du plan septal dévient parfois du modèle. Les bords interne et distal sont ornés de dents correspondant aux trabécules, lesquelles se projettent vers l'axe du calice et forment une columelle pariétale papilleuse. Pas d'endothèque observée. Muraille présente, de nature indéterminée mais très nettement délimitée et apparaissant de même nature que les septes. Synapticules non observés.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 6 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2 à 4 mm – Nombre de septes (Ns) : env. 86 – Densité septale (Sd) : env. 18 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Koudiat Ech Chehem (Plateau du Guigou, Moyen Atlas du Maroc).

Rapports et différences : diffère d'*Isastrea* par sa muraille continue bien délimitée, d'*Heterastrea* par sa structure septale montlivaltide et de *Vallimeandropsis* qui est plus clairement méandroïde.

♦

Studied material (4 specimens): MA0704E6-1,2,3,4 (Collections CPUN).

Description: massive phacelo-cerioid colony with polygonal corallites multiplying by intratentacular budding. Radial elements are subcompact, subconfluent, straight or slightly curved septa, generally free (sometimes joined). Lateral faces of septa hold granules organized in carina, typically montlivaltid in shape and distribution. Although, the symmetry and regularity of granules on both sides of the septa sometimes differ from the typical model. Distal and inner edges are ornamented with trabecular teeth that sometimes project in the axial zone, producing a parietal papillose columella. No endotheca observed. Wall of unknown nature but precisely delimited and apparently of the same nature as septa. No synapticulae observed.

Calicular diameter: 2 to 6 mm – Distance between calices centers: 2 to 4 mm – Number of septa: approximately 86 – Septal density: approximately 18 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Isastrea* by its continuous and well defined wall, from *Heterastrea* by its montlivaltide septal structure and from *Vallimeandropsis* that is clearly meandroid.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Koudiat Ech Chehem (Guigou plateau, Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.67.1 : Vue latérale du spécimen CPUN MA0704E6-2.
Fig.3.67.2 : Vue distale du spécimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.4 : Détail en section transversale de la microarchitecture septale montlivaltide du spécimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.5 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.6 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN MA0704E6-3.

♦

Fig.3.67.1 : Lateral view of specimen CPUN MA0704E6-2.
Fig.3.67.2 : Distal view of specimen CPUN MA0704E6-1.

Fig.3.67.3 : Transverse thin section in specimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.4 : Detail in transverse section of montlivaltid septal microarchitecture in specimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.5 : Longitudinal thin section in the specimen CPUN MA0704E6-1.
Fig.3.67.6 : Longitudinal thin section in the specimen CPUN MA0704E6-3.

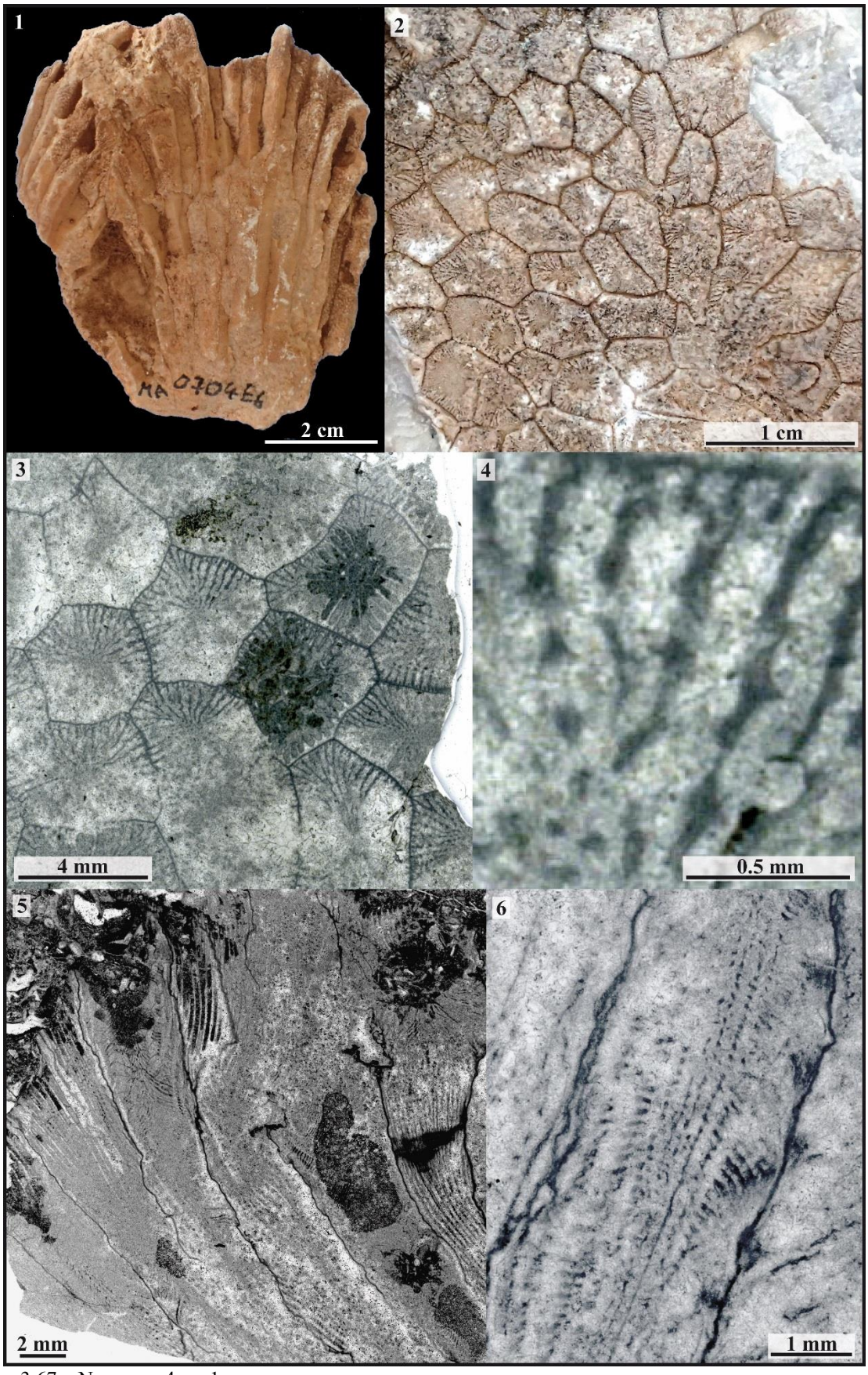


Figure 3.67 – Nov. gen. 4 sp. 1

Famille : Stylophyllidae? Frech, 1890
Statut : disponible, valide.

Nov. gen. 5 sp. 1

Fig. 3.68

Matériel disponible (1 spécimen): 2303A5-3 (collections CPUN).

Description: polypier phacéloide à calices cylindriques dont le bourgeonnement n'a pas été clairement observé mais semble extracalicinal. Les éléments radiaires sont des septes souvent zigzagués, libres ou jointifs, d'épaisseur fluctuante, à bord interne élargi. Dans la majorité des calices, les septes de premiers cycles s'élargissent tellement qu'ils se lient les uns aux autres pour former un anneau central plus ou moins complet séparant le lumen des chambres interseptales. On distingue au moins 3 ordres de grandeur distincts de septes au sein des calices. L'endothèque est formée de dissépiments tabulaires et la muraille semble parathécale. Une épithèque *l.s.* enveloppe les calices.

Diamètre des calices (Cd) : 3,3 à 7,3 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 7 à 13 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 60 à 70 – Densité septale (Sd) : 8 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): 2303A5-3 (collections CPUN).

Description: phaceloid corallum with cylindrical corallites that seems to reproduce by extracalicular budding. Radial elements are free or joined, often wavy septa of fluctuating width with inner edge generally swollen. In most of the calices, the first cycles of septa are so enlarged that they link together into a ring that more or less completely encloses the lumen and separate it from the interseptal chambers. There are at least 3 distinct size orders of septa in the septal apparatus. Endotheca made of tabular dissepiments and wall probably parathecal. An epitheca *l.s.* wraps the corallites.

Calicular diameter: 3.3 to 7.3 mm – Distance between calices: 7 to 13 mm – Number of septa: approximately 60 to 70 – Septal density: 8 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.68.1 : Section transversale polie du spécimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.2 : Coupe transversale en lame mince d'un calice du spécimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.3 : Détail en section transversale polie de deux calices du spécimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.4 : Coupe longitudinale en lame mince d'un calice du spécimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2303A5-3.

♦

Fig.3.68.1 : Transverse polished section of the specimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.2 : Transverse thin section of one calix of the specimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.3 : Detail in transverse polished section of two calices of the specimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.4 : Longitudinal thin section of one calix of the specimen CPUN 2303A5-3.
Fig.3.68.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN 2303A5-3.



Figure 3.68 – Nov. gen. 5 sp. 1

Famille : Protoheterastraeidae Cuif, 1977
Genre : *Paravolzeia* Roniewicz, Stanley, Da Costa Monteiro and Grant-Mackie, 2005
Espèces originellement incluses : *Paravolzeia alpina*, *Paravolzeia timorica*.
Espèce type : *Paravolzeia alpina* Roniewicz *et al.,* 2005, p. 293, fig. 44D, G.; désignation originale.
Statut : disponible, valide.

Paravolzeia sp. 1

Fig. 3.69

Matériel disponible (5 spécimens): Ca0111E3-18, Ca0211E1-1, Ca0211E1-2, Ca0211E2-1, Ca0211E2-6 (collections CPUN).

Description: polypier phacéloïde à bourgeonnement intracalicinal ou marginal. Les éléments radiaires sont des septes zigzagués libres ou jointifs, compacts, au sein desquels on ne distingue que deux ordres de grandeur. Les faces latérales portent des granules aigus dont la courbure évoque parfois des pennules. Pas de columelle mais la soudure des septes par leur bord interne produit parfois une columelle pariétale faible. Endothèque faite de dissépiments tabulaires. Muraille probablement parathécale et épithèque *l.s.* présentes.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 4 mm – Nombre de septes (Ns) : 32 à 39 – Densité septale (Sd) : 4 à 6 par 1 mm

Rapports et différences : *P. timorica* possède des calices plus réduits et moins de septes, *P. alpina* possède un appareil septal plus hiérarchisé à septes moins zigzagués et à faces latérales plus lisses.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Vallone del Gardo (Calabre, Italie).

♦

Studied material (5 specimens): Ca0111E3-18, Ca0211E1-1, Ca0211E1-2, Ca0211E2-1, Ca0211E2-6 (collections CPUN).

Description: phaceloid corallum multiplying by fissiparous intracalicular budding. Radial elements are free or joined, compact costosepta in zigzag, organized in 2 distinct size orders. Lateral faces hold sharp granules that sometimes look like pennulae because of their curvature. No columella but the joined septa produce sometimes a a weak parietal columella. Endotheca made of tabular dissepiments. Wall probably parathecal. Epitheca *l.s*. present.

Calicular diameter: 2 to 4 mm – Number of septa: 32 to 39 – Septal density: 4 to 6 per 1 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Vallone del Gardo (Calabria, Italy).

Fig.3.69.1 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN Ca0211E2-1.
Fig.3.69.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN Ca0211E1-1.
Fig.3.69.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN Ca0111E3-18.
Fig.3.69.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN Ca0211E2-1.
Fig.3.69.5 : Section transversale polie dans le spécimen CPUN Ca0211E2-6.

♦

Fig.3.69.1 : Transverse thin section of the specimen CPUN Ca0211E2-1.
Fig.3.69.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN Ca0211E1-1.
Fig.3.69.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN Ca0111E3-18.
Fig.3.69.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN Ca0211E2-1.
Fig.3.69.5 : Polished transverse section in the specimen CPUN Ca0211E2-6.

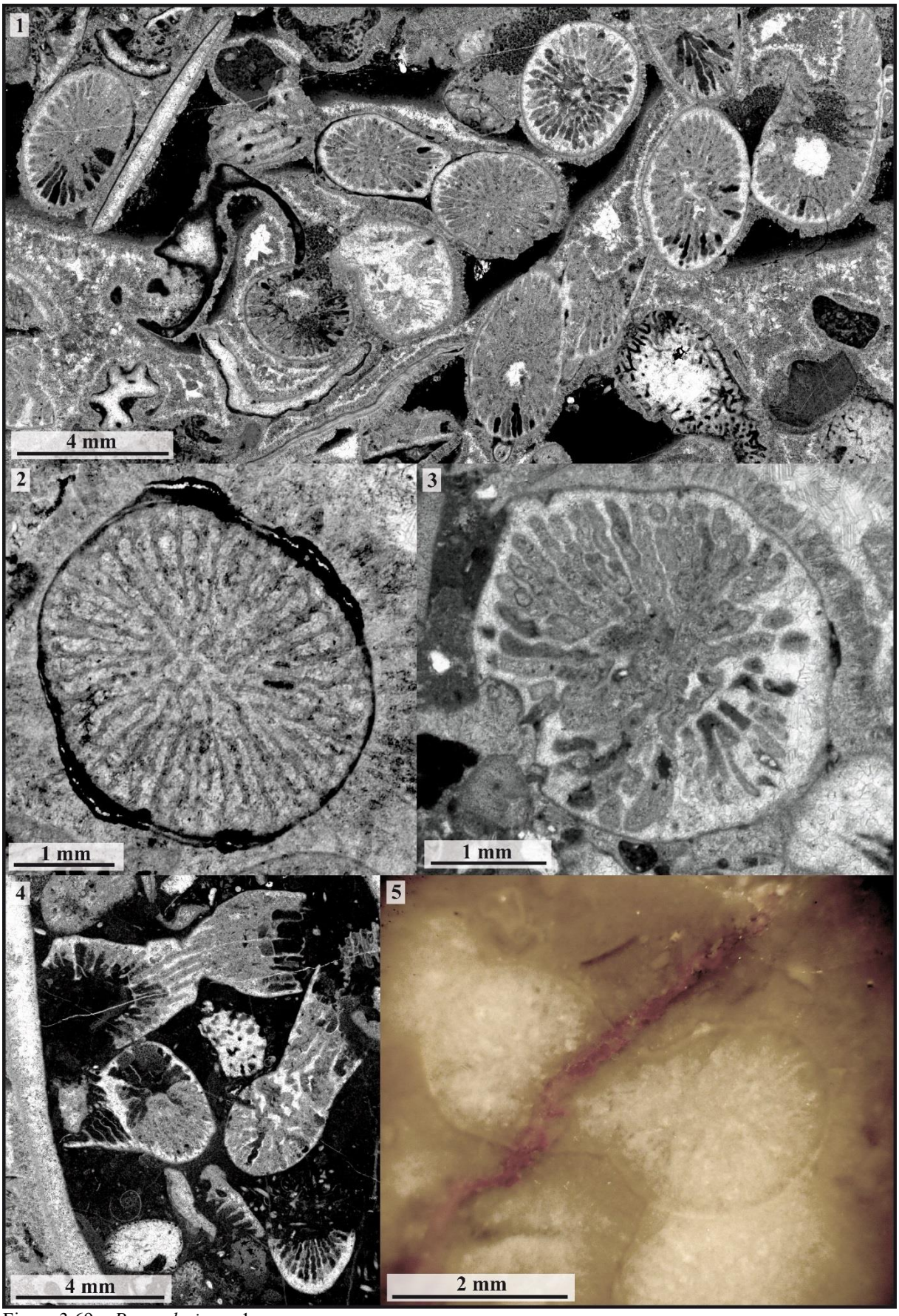


Figure 3.69 – *Paravolzeia* sp. 1

Famille : Latomeandridae Alloiteau, 1952
Genre : *Periseris* Ferry, 1870
Espèces originellement incluses : *Agaricia elegantula* d'Orbigny, 1850, *Thamnastraea cistela* « Milne Edwards et Haime », 1849.
Espèce type : *Agaricia elegantula* D'Orbigny, 1850, p. 293; par désignation originale (p. 199).
Remarque : une éventuelle synonymie avec les genres du Trias *Thamnasteriamorpha* et *Thamnotropis* est à vérifier.
Statut : disponible, valide.

Periseris elegantula (d'Orbigny, 1850)

Fig. 3.70

Synonymie :

	1850	*Agaricia elegantula* nov. sp. - d'Orbigny, p. 293.
v.	1990	*Periseris elegantula* (d'Orbigny) - Lathuilière, p. 38, pl. 1-5, avec synonymie (50 références).
	1993	*Periseris elegantula* (d'Orbigny) - Pandey and Fürsich, p. 37, pl. 11 fig. 2, text-fig. 22.
	2000	*Periseris elegantula* (d'Orbigny) - Lathuilière, p. 157, Fig. 13.1-13.2
	2003	*Periseris elegantula* (d´Orbigny) - Pandey and Fürsich, p. 94 pl. 28 fig. 1-6
	2005	*Periseris elegantula* (d'Orbigny) - Morycowa and Mišík, p. 430, Fig. 8.1-4
?	2006	*Periseris elegantula* (d'Orbigny) - Pandey and Fürsich, p. 65, pl. 5 fig. 4-7
	2011	*Periseris* sp. *in* Lathuilière p. 540, Pl. II, fig. 5-9

Matériel disponible (3 spécimens) : DA0106E1-1 ; DA0106E3-1 ; DA0106E3-3 (collections CPUN).

Description : polypiérite colonial thamnastérioïde, formant des colonies subhémisphériques aplaties (figure x.1) pluricentimètriques (10 à 26 mm); encroûtant des formes lamellaires type chaetetidae ou spongiaires. Les éléments radiaires sont des septes et lames biseptales pennulaires subcompacts en surface, compacts en profondeur, parfois jointifs, souvent sinueux. Le bord distal est orné de dents dont le diamètre décroit de la périphérie vers le centre du calice. Les septes sont ornés de pennules ou mi-pennules aux rebords courbés vers le haut, avec alternance d'un septe à son voisin (Figure x.2). Endothèque présente, formée de dissépiments vésiculeux. Synapticules présentes. Une columelle styliforme apparait en profondeur. Une épithèque de type holothèque recouvre la face inférieure de la colonie.

Diamètres des calices (Cd) : 2,5 à 4 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 2,5 à 4 mm – Nombre de septes (Ns) : env. 20 – Densité septale (Sd) : 6 à 7 par 2 mm.

Rapports et différences : se distingue de *Periseris* sp. Lathuilière, 2011 par des calices plus réduits et rapprochés, une plus grande densité septale ainsi que par la présence d'holothèque. Néanmoins compte tenu de la variabilité intraspécifique décrite par Lathuilière, 1990 pour l'espèce P. elegantula, seul le dernier caractère est vraiment significatif pour différencier les deux taxons du Toarcien or, aux vues de l'état de préservation du spécimen sans holothèque nous ne pouvons exclure la possibilité que celle-ci ait été érodée *post-mortem*. Nous choisissons donc de regrouper ces échantillons dans la même espèce sous réserve d'échantillonnage plus significatif pour les distinguer.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien inférieur (zone à *Polymorphum*) des gorges de Dadès (Maroc).

♦

Remark: a synonymy with the Triassic genera *Thamnasteriamorpha* and *Thamnotropis* is still to be investigated.

Studied material (3 specimens): DA0106E1-1 ; DA0106E3-1 ; DA0106E3-3 (collections CPUN).

Description: flattened subhemispheric thamnasterioid corallum (14 to 38 mm in size) encrusting chaetetidae or sponges with lamellar forms. Radial elements are subcompact (upward) to compact (in-depth), pennular septa or biseptal sheets sometimes joined and often sinuous. Distal edge with regular small teeth, which diameter decrease form the periphery to the center of the calix. Pennular rims turned upward and alternating from a septum to the

neighboring one (Figure x.2). Styliform columella in depth. Endotheca present, made of numerous dissepiments. Synapticulae present. Epitheca present on the down side of the colony.
Calicular diameter: 2.5 to 4 mm – Distance between calices centers: 2.5 to 4 mm – Number of septa: approximately 20 – Septal density: 6 to 7 for 2 mm.

Similarities and differences: differs from *Periseris* sp. Lathuilière, 2011 by its smaller and closer calices, higher values of septal densities and by the presence of holotheca. Considering the intraspecific variability described by Lathuilière, 1990, only the last character appears significant to distinguish the two Toarcian taxons. Given that the specimen without holotheca is relatively badly preserved, we cannot exclude the possibility of a post-mortem loss of holotheca by erosional processes. Then, we choose here to merge all the samples under the same single species for lack of more significant sampling.

Geographic and stratigraphic ranges: lower Toarcian (*Polymorphum* zone) of Dades Valley (High Atlas, Morocco).

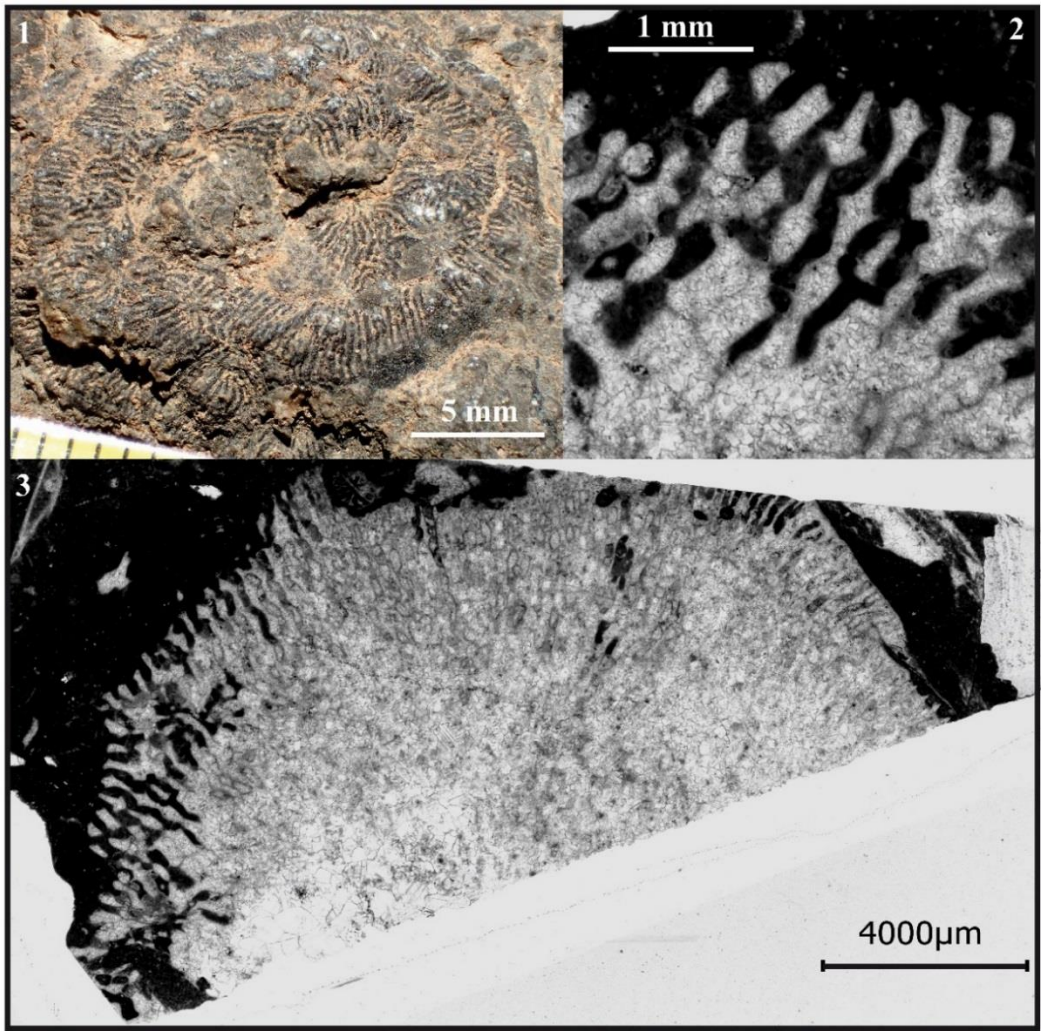


Figure 3.70 – *Periseris elegantula*

Fig.3.70.1 : Vue distale du spécimen CPUN DA0106E3-1.
Fig.3.70.2 : Détail en coupe longitudinale de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN DA0106E3-1 (lame mince).
Fig.3.70.3 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN DA0106E3-1.

♦

Fig.3.70.1 : Distal view of the specimen CPUN DA0106E3-1.
Fig.3.70.2 : Detail of pennular septal structure in longitudinal section of the specimen CPUN DA0106E3-1.
Fig.3.70.3 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN DA0106E3-1.

Famille : Conophylliidae Alloiteau, 1952
Genre : *Phacelophyllia* Beauvais, 1986
Espèces originellement incluses : *Phacelophyllia termieri* Beauvais, 1986
Espèce type : *Phacelophyllia termieri* Beauvais, 1986 p. 39 pl. 7 fig. 2 et txt fig. 27; désignation originale
Remarques : nous incluons dans le genre *Phacelophyllia* les espèces de coraux classées par Beauvais (1986) dans le genre *Thecactinastraea* ainsi que l'espèce *Myriophyllum fasciatum*.
Statut : disponible, valide.

Phacelophyllia fasciculata Beauvais, 1986

Fig. 3.71

Matériel inclus à l'origine : 4 spécimens Coll. du Dresnay no. 4975 (1 spécimen) et 4569 bis (3 spécimens).
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN R11611 par désignation originale.
Localité type : Jurassique inférieur du Maroc, Tarhilest, feuille de Sefrou, près de Dayet Ifrah.
Idem pour les paratypes
Synonymie :

v. 1986 *Myriophyllum fasciatum* - Beauvais 1986 p. 37 Pl. 9, fig. 1 et texte-fig. 25.
v. 1986 *Thecactinastraea fasciculata* - Beauvais 1986 p. 33 Pl. 5, fig. 1 et texte-fig. 21.

Matériel disponible (4 spécimens) : holotype MNHN R11611, paratype MNHN A30501, holotype de *M. fasciatum* MNHN R11629, MA1004E5-4.

Description: polypier phacéloïde à calices subcirculaires et subparallèles souvent déformés se multipliant par bourgeonnement intracalicinal. Septes subcompacts, droits ou courbes, libres. Faces latérales probablement ornées de pennules droites (des lames minces de meilleure qualité sont nécessaires pour confirmation) et bord distal moniliforme. Columelle papilleuse formée par les projections des trabécules septales dans l'espace axial du calice. Endothèque composée de nombreux dissépiments vésiculeux. Synapticules présentes. Les calices sont enveloppés d'une épithèque au sens large de nature indéfinie qui présente des bourrelets successifs de croissance.

Diamètre des calices (Cd) : 5,5 à 11,4 mm – Nombre de septes (Ns) : 55 à 80 – Densité septale (Sd) : 5 à 6 par 2 mm.

Rapports et différences: Cette espèce se distingue de *P. termieri* par ses septes libres.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Jurassique inférieur du Maroc, Tarhilest, près de Dayet Ifrah et Aïn Leuh (Moyen Atlas).

♦

Remarks: we chose to merge under the genus *Phacelophyllia* corals species that were classified by Beauvais (1986) under the genus *Thecactinastraea* and the species *Myriophyllum fasciatum.*

Studied material (4 specimens): holotype MNHN R11611, paratype MNHN A30501, holotype of *M. fasciatum* MNHN R11629, MA1004E5-4.

Description: phaceloid corallum with subcircular, subparallel corallites, often deformed by their intracalicinal fissiparous mode of increase. Septa subcompact, straight or curved, free. Lateral faces probably ornamented with straight pennulae (better thin section are necessary to comfirm it), distal edge moniliform. The inner edge of septa is ornamented with trabecular teeth oriented upward. The dissociated trabeculae projections in the axial space of the corallite produce a papillose columella. An epitheca *lato sensu* with growth wrinkles encloses the corallites. Synapticulae and endotheca present, made of numerous dissepiments.

Calicular diameter: 5.5 to 11.4 mm – Number of septa: 55 to 80 – Septal density: 5 to 6 for 2 mm.

Similarities and differences: differs from *P. termieri* by its free septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Lower Jurassic of Morocco, Tarhilest, close to Dayet Ifrah and Aïn Leuh (middle Atlas).

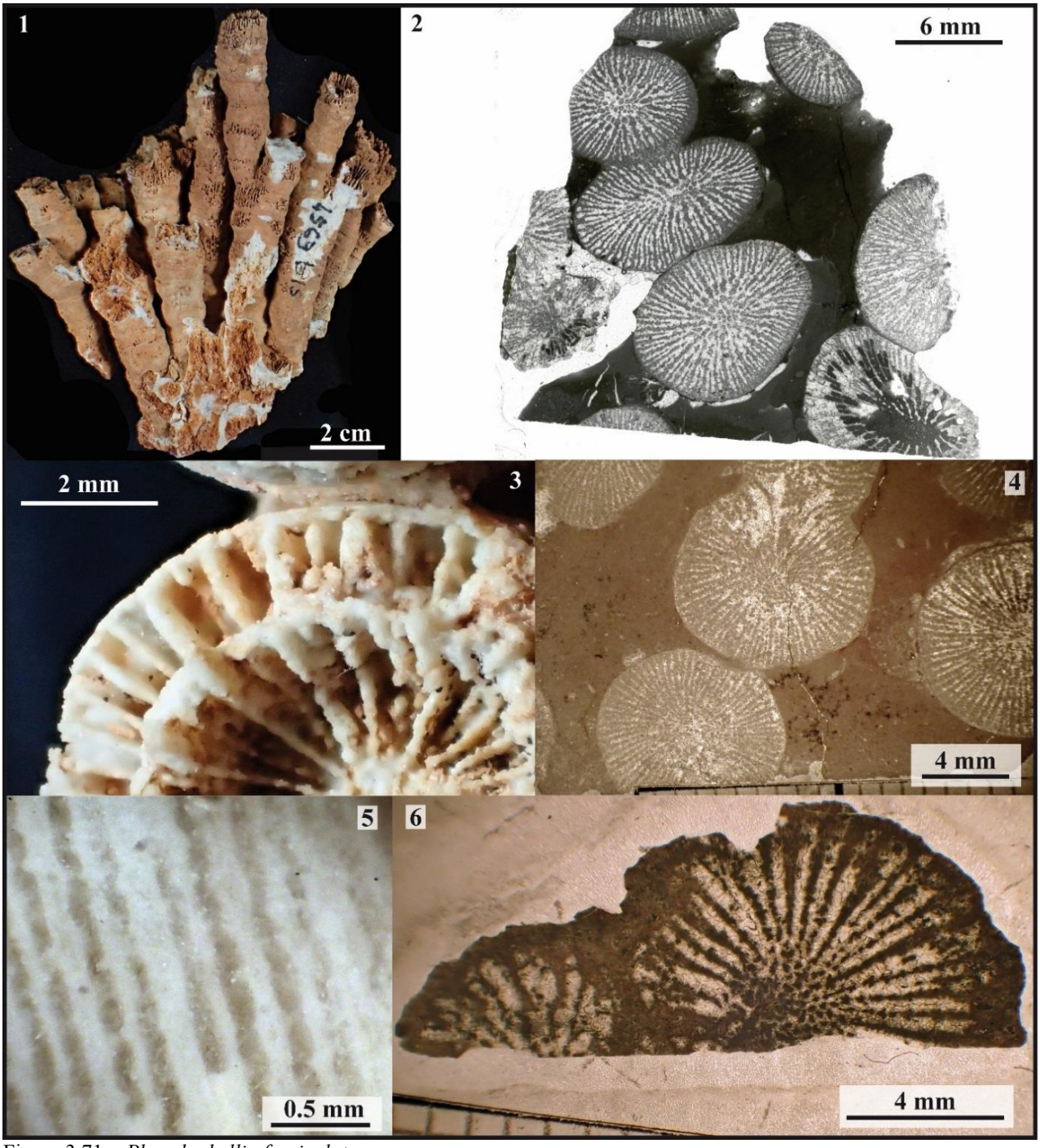


Figure 3.71 – *Phacelophyllia fasciculata*

Fig.3.71.1 : Holotype MNHN R11611.
Fig.3.71.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen MA1004E5-4.
Fig.3.71.3 : Détail de l'épithèque *l.s.* sur un calice du spécimen MNHN A30501.
Fig.3.71.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen MNHN R11627.
Fig.3.71.5 : Détail en coupe longitudinale de la structure septale du spécimen MA1004E5-4.
Fig.3.71.6 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11611.

♦

Fig.3.71.1 : Holotype MNHN R11611.
Fig.3.71.2 : Transverse thin section in sample MA1004E5-4.

Fig.3.71.3 : Detail of the epitheca *l.s.* of a corallite of the specimen MNHN A30501.
Fig.3.71.4 : Transverse thin section of the specimen MNHN R11627.
Fig.3.71.5 : Detail of septal structure in longitudinal section of the specimen MA1004E5-4.
Fig.3.71.6 : Transverse thin section of holotype MNHN R11611.

Famille : Conophylliidae Alloiteau, 1952
Genre : *Phacelophyllia* Beauvais, 1986
Espèces originellement incluses : *Phacelophyllia termieri* Beauvais, 1986
Espèce type : *Phacelophyllia termieri* Beauvais, 1986 p. 39 pl. 7 fig. 2 et txt fig. 27; désignation originale
Remarques : nous incluons dans le genre *Phacelophyllia* les espèces de coraux classées par Beauvais (1986) dans le genre *Thecactinastraea* ainsi que l'espèce *Myriophyllum fasciatum*.
Statut : disponible, valide.

Phacelophyllia? sp. 1

Fig. 3.72

Matériel disponible (1 spécimen): MA0704E8-4 (collection CPUN).

Description : colonie phacéloïde à polypiérites subcylindriques proches, subparallèles, se reproduisant par bourgeonnement intracalicinal avec un angle de bifurcation faible. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits ou courbes, libres, à architecture trabéculaire. Les faces latérales sont ornées de pennules à bords relevés tournés vers l'interne. Les trabécules sont dissociées au bord distal, lui conférant un aspect crénelé. La projection des trabécules septales vers l'axe du calice produit souvent une columelle papilleuse. Endothèque composée de nombreux dissépiments vésiculeux. Pas de synapticules observés. Des vestiges d'une épithèque au sens large semblent envelopper quelques calices mais la préservation du spécimen ne permet pas de le confirmer ce qui nous amène à ranger ce taxon avec doute au sein du genre *Phacelophyllia*.

Rapports et différences : Nous attribuons ce spécimen au genre *Phacelophyllia* sous réserve qu'il existe bien une épithèque. Diffère de *P. fasciculata* par ses septes libres et de *P. termieri* par les dimensions plus réduites des calices.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 8 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3 à 9 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 75 – Densité septale (Sd) : 7 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Koudiat Ech Chehem (plateau de Guigou, Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remarks: we chose to merge under the genus *Phacelophyllia* corals species that were classified by Beauvais (1986) under the genus *Thecactinastraea* and the species *Myriophyllum fasciatum.*

Studied material (1 specimen): MA0704E8-4 (collection CPUN).

Description: phaceloid colony with close, subcylindrical and subparallel corallites multiplying by intracalicular budding with a low angle of bifurcation. Radial elements are subcompact, straight or curved, free septa with trabecular architecture. Lateral faces hold pennulae with edges curved inward. The distal edge of septa hold teeth due to trabeculae dissociation. The projection of the trabeculae in the axis of the calix often produces a papillose columella. Endotheca made of numerous vesicular dissepiments. No synapticulae observed. Some vestiges of an epitheca *l.s*. seem to wrap a few corallites, but the preservation of the specimen do not allow to testify it, this is the reason why we merge it with doubt under the genus *Phacelophyllia*.

Similarities and differences: This specimen is attributed to the genus *Phacelophyllia* provided that an epitheca effectively exists in it. It differs from *P. fasciculata* by its free septa and from *P.termieri* because of its smaller calices.

Calicular diameter: 2 to 8 mm – Distance between calices centers: 3 to 9 mm – Number of septa: approximately 75 – Septal density: 7 for 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Koudiat Ech Chehem (Guigou plateau, Middle Atlas of Morocco).

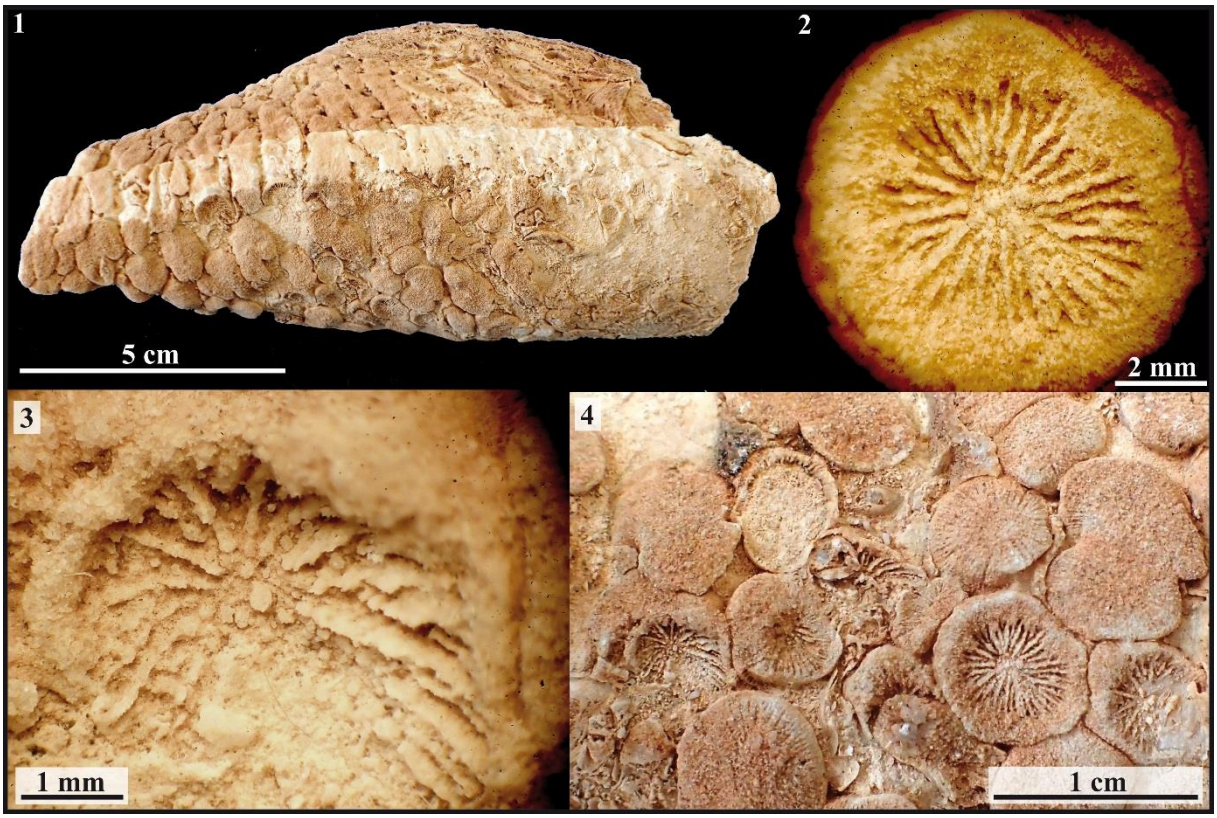


Figure 3.72 – *Phacelophyllia?* sp. 1

Fig.3.72.1 : Vue distale oblique du spécimen CPUN MA0704E8-4.
Fig.3.72.2 : Détail en vue distale d'un calice du spécimen CPUN MA0704E8-4.
Fig.3.72.3 : Détail en vue distale d'un calice du spécimen CPUN MA0704E8-4
Fig.3.72.4 : Vue distale du spécimen CPUN MA0704E8-4.

♦

Fig.3.72.1 : Oblique distal view of specimen CPUN MA0704E8-4.
Fig.3.72.2 : Detail in distal view of one calix of specimen CPUN MA0704E8-4.
Fig.3.72.3 : Detail in distal view of one calix of specimen CPUN MA0704E8-4.
Fig.3.72.4 : Distal view of specimen CPUN MA0704E8-4.

Famille : Conophylliidae Alloiteau, 1952
Genre : *Phacelophyllia* Beauvais, 1986
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type
Espèce type : *Phacelophyllia termieri* Beauvais, 1986 p. 39 pl. 7 fig. 2 et txt fig. 27; désignation originale
Remarques : Nous incluons dans le genre *Phacelophyllia* les espèces de coraux classées par Beauvais (1986) dans le genre *Thecactinastraea* ainsi que l'espèce *Myriophyllum fasciatum*.
Statut : disponible, valide.

Phacelophyllia termieri Beauvais, 1986

Fig. 3.73

Matériel inclus à l'origine : 1 spécimen MNHN R11621
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN R11621 par désignation originale.
Localité type : Jurassique inférieur du Maroc (lieu inconnu)
Synonymie :

v. 1986 *Phacelophyllia termieri* – Beauvais, 1986 p. 39 pl. 7 fig. 2 et texte fig. 27.

Matériel disponible (3 spécimens) : holotype R11621, R11629 (collections MNHN), DA3005E2-1 (collections CPUN).

Description: polypier phacéloïde à calices subparallèles entre eux, subcirculaires souvent déformés se multipliant par bourgeonnement intracalicinal fissipare. Septes subcompacts, droits ou courbes, parfois contratingents ou jointifs par leur bord interne. Faces latérales ornées de pennules droites, bord distal moniliforme. Le bord interne est orné de dents trabéculaires orientées vers le haut. La projection de trabécules dissociées dans l'espace axial du calice forme une columelle papilleuse caractéristique au sein du genre. Une épithèque au sens large de nature indéfinie enveloppe les calices. Endothèque présente, faite de dissépiments. Synapticules probablement présentes.

Diamètre des calices (Cd) : 3 à 10 mm – Nombre de septes (Ns) : 60 à 98 – Densité septale (Sd): 5 à 8 par 2 mm.

Rapports et différences: se distingue de *P. fasciculata* par ses septes confluents et jointifs.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Jurassique inférieur du Maroc incluant les gorges de Dadès dans le Haut Atlas (Toarcien pré-TOAE).

♦

Remarks: we chose to merge under the genus *Phacelophyllia* corals species that were classified by Beauvais (1986) under the genus *Thecactinastraea* and the species *Myriophyllum fasciatum.*

Studied material (3 specimens): holotype R11621, R11629 (collections MNHN), DA3005E2-1 (collections CPUN).

Description: phaceloid corallum with subcircular, subparallel corallites, often deformed by their intracalicinal fissiparous mode of increase. Septa subcompact, straight or curved, sometimes contratingent or joined by their inner edge. Lateral faces with straight pennulae, distal edge moniliform. The inner edge of septa is ornamented with trabecular teeth oriented upward. The dissociated trabeculae projections in the axial space of the corallite produce a papillose columella typical of the genus. An epitheca *lato sensu* encloses the corallites. Endotheca present, made of dissepiments. Synapticulae probably present.

Calicular diameter (Cd): 3 to 10 mm – Number of septa (Ns): 60 to 98 – Septal density (Sd): 5 to 8 for 2 mm.

Distinct from *P. fasciculata* because of its confluents and anastomosed septa.

Geographic and stratigraphic ranges: lower Jurassic of Morocco (including Toarcian pre-TOAE from Dades Valley, High Atlas).

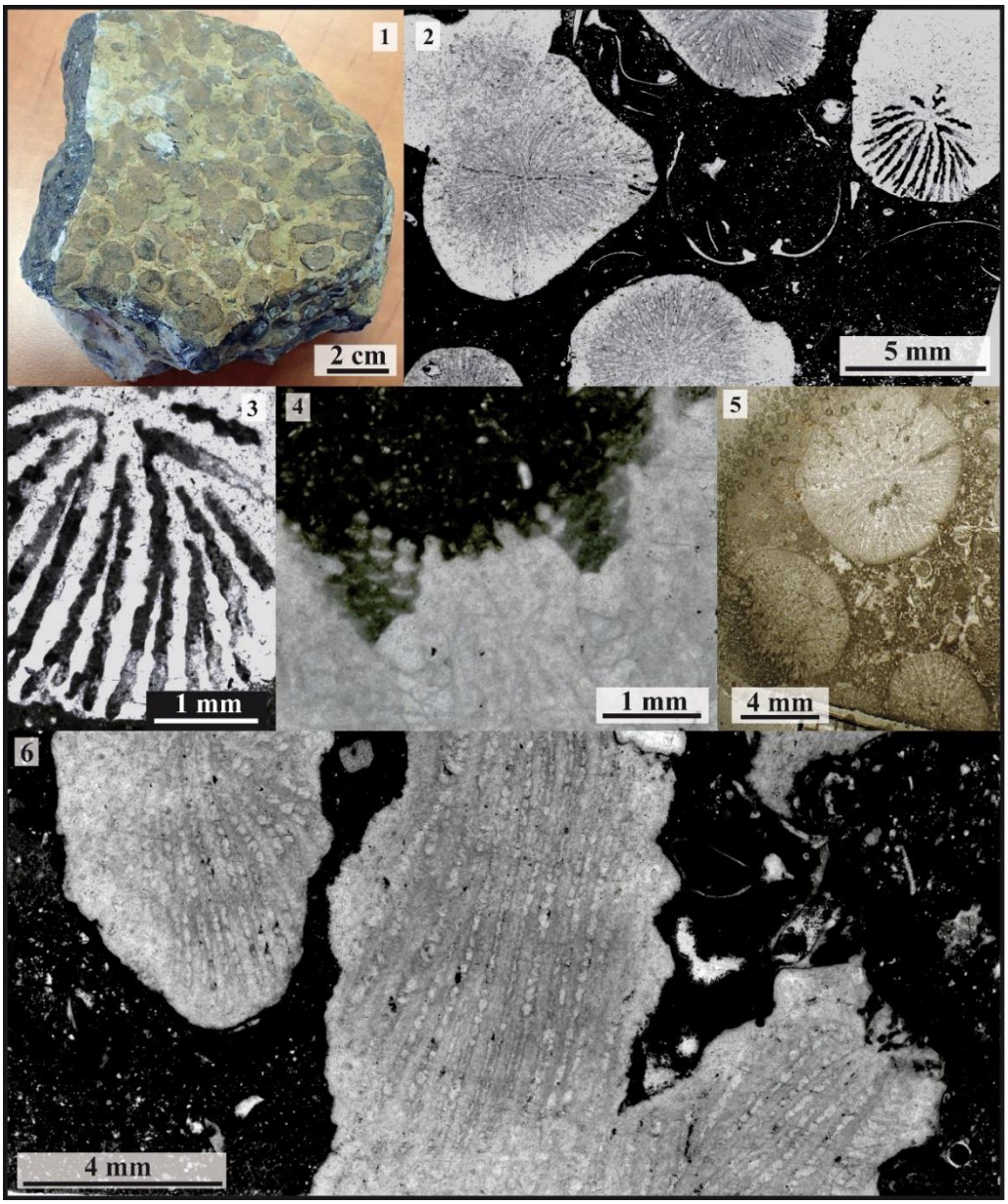


Figure 3.73 – *Phacelophyllia termieri*

Fig.3.73.1 : Vue distale du spécimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.2 : Détail en coupe transversale du spécimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.3 : Détail en coupe transversale de l'ornementation septale du spécimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.4 : Détail en coupe longitudinale distale de l'ornementation septale pennulaire du spécimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.5 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11621.
Fig.3.73.6 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN DA3005E2-1.

♦

Fig.3.73.1 : Distal view of the specimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.2 : Detail in transverse thin section of the specimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.3 : Detail in transverse thin section of septal ornamentation in the specimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.4 : Detail in longitudinal distal section of the pennular ornamentation of septa in the specimen CPUN DA3005E2-1.
Fig.3.73.5 : Transverse thin section of the holotype MNHN R11621.
Fig.3.73.6 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN DA3005E2-1.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Phacelostylophyllum* Melnikova, 1972
Espèces originellement incluses : ?*P. pontebbanae* (Volz), *P. romerloana* (Volz), *P. cespitosa* (frech), *P. pygmaeum* (Frech) *P. zitteli* (Frech*), P. karauldydalaensis* (Melnikova).
Espèce type : *Stylophyllopsis zitteli* Frech, 1890: 49, pl. 13, fig. 9-15, 17-24; désignation originale Melnikova, 1972:59 (p. 198 in the translated version of the Paleontological Journal).
Remarque : diffère du genre *Stylophyllopsis* Frech, 1890 dont les représentants sont exclusivement solitaires par des polypiers généralement phacéloïdes avec une tendance parfois à des formes subcérioïdes.
Statut : disponible, valide.

Phacelostylophyllum sp. 1

Fig. 3.74

Matériel disponible (3 spécimens): PFPyr7, 10, 12 (collections CPUN).

Description: colonie phacéloïde à calices cylindriques se multipliant par bourgeonnement extracalicinal latéral. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits ou zigzagués, libres, organisés en 3 ou 4 ordres distincts. L'architecture septale est typiquement stylophyllide : les septes sont structurés par des épines septales reliées entre elles par des dépôts de sclérenchyme et qui se dissocient généralement aux bords interne et distal. Lorsqu'une épine septale façonne l'extrémité interne d'un septe cela lui confère un aspect rhopaloïde en coupe transversale. La dissociation des épines septales au bord interne produit parfois une faible columelle papilleuse. Endothèque abondante, faite de dissépiments tabulaires et vésiculeux plus nombreux en périphérie. La muraille semble parathécale et il semble également qu'une épithèque *l.s.* tapisse la surface externe des polypiérites.

Diamètre des calices (Cd) : 10 à 18,3 mm – Nombre de septes (Ns) : 39 à 54 – Densité septale (Sd) : 3 par 2 mm

Rapports et différences : se différencie de *Phacelostylophyllum* sp.2 uniquement par les dimensions plus importantes de ses calices. Un échantillonnage plus représentatif permettrait peut-être de les regrouper.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Col d'Estivère et environs (Pyrénées, France).

♦

Remarks: Remarks: The genus differs from exclusively solitary *Stylophyllopsis* Frech 1890 by its generally phaceloid growth form, which can transform into a subcerioid one.

Studied material (3 specimens): PFPyr7, 10, 12 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with cylindrical corallites multiplying by extratentacular lateral budding. Radial elements are subcompact, free, straight or wavy septa, organized in 3 or 4 distinct size orders. Microstructure typically stylophyllid: septa are made of septal spines linked together by sclerenchyma deposits and generally dissociated at the distal and inner edges. Septa show a rhopaloid aspect in transverse section when a septal spine occurs in its very inner part. The dissociation of the septal spines along the inner edge sometimes produces a weak papillose columella. Endotheca abundant, made of tabular and vesicular dissepiments mostly concentrated in the periphery of the corallites. Wall present, apparently parathecal. An epitheca *l.s.* seems to wrap the corallites.

Calicular diameter: 10 to 18.3 mm – Number of septa: 39 to 54 – Septal density: 3 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Phacelostylophyllum* sp.2 only by the larger size of the calices. A larger sampling would maybe premise to merge the two species.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of the Estivère pass and surrounding areas (Pyrenees, France).

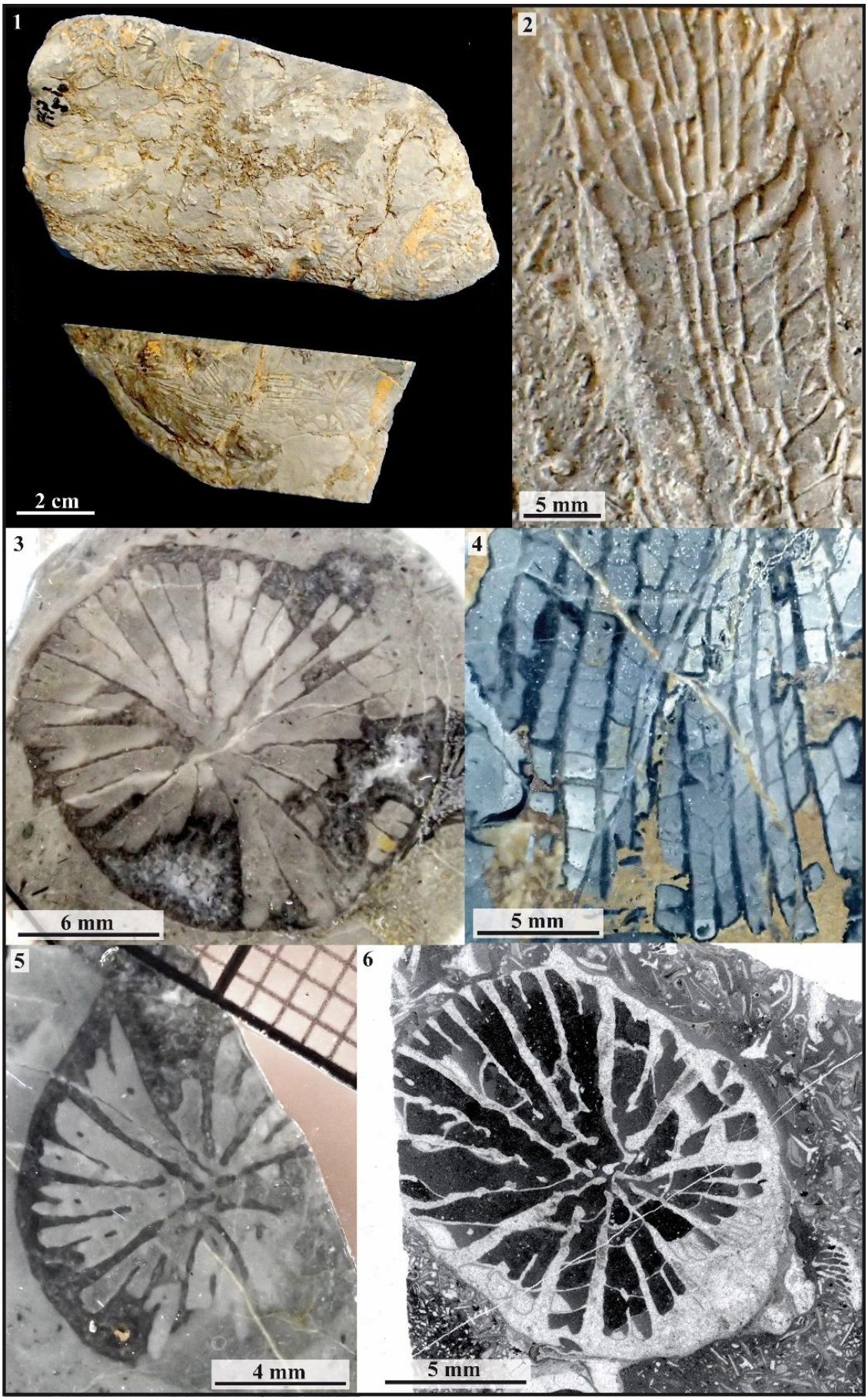


Figure 3.74 – *Phacelostylophyllum* sp. 1

Fig.3.74.1 : Vue distale du spécimen CPUN PFPyr10.
Fig.3.74.2 : Calice en coupe naturelle longitudinale à la surface du spécimen CPUN PFPyr7.
Fig.3.74.3 : Coupe transversale polie dans un polypiérite du spécimen CPUN PFPyr7.
Fig.3.74.4 : Coupe longitudinale polie dans l'appareil septal d'un polypiérite du spécimen CPUN PFPyr10.
Fig.3.74.5 : Coupe transversale polie dans un polypiérite du spécimen CPUN PFPyr7.
Fig.3.74.6 : Coupe transversale en lame mince d'un polypiérite du spécimen CPUN PFPyr7.

♦

Fig.3.74.1 : Distal view of specimen CPUN PFPyr10.
Fig.3.74.2 : Natural worn longitudinal section of a corallum on specimen CPUN PFPyr7.
Fig.3.74.3 : Transverse polished section in one corallum of specimen CPUN PFPyr7.
Fig.3.74.4 : Longitudinal polished section in one corallum of specimen CPUN PFPyr10.
Fig.3.74.5 : Transverse polished section in one corallum of specimen CPUN PFPyr7.
Fig.3.74.6 : Transverse thin section in one corallum of specimen CPUN PFPyr7.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Phacelostylophyllum* Melnikova, 1972
Espèces originellement incluses : ?*P. pontebbanae* (Volz), *P. romerloana* (Volz), *P. cespitosa* (frech), *P. pygmaeum* (Frech) *P. zitteli* (Frech*), P. karauldydalaensis* Melnikova.
Espèce type : *Stylophyllopsis zitteli* Frech, 1890: 49, pl. 13, fig. 9-15, 17-24; désignation originale Melnikova, 1972:59 (p. 198 in the translated version of the Paleontological Journal).
Remarque : diffère du genre *Stylophyllopsis* Frech, 1890 dont les représentants sont exclusivement solitaires par des polypiers généralement phacéloïdes avec une tendance parfois à des formes subcérioïdes.
Statut : disponible, valide.

Phacelostylophyllum sp. 2

Fig. 3.75

Matériel disponible (2 spécimens): PFPyr9, 13 (collections CPUN).

Description: colonie phacéloïde à calices cylindriques se multipliant par bourgeonnement extracalicinal latéral. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits ou zigzagués, libres, organisés en 2 ordres distincts. L'architecture septale est typiquement stylophyllide : les septes sont structurés par des épines septales reliées entre elles par des dépôts de sclérenchyme et qui se dissocient généralement aux bords interne et distal. Lorsqu'une épine septale façonne l'extrémité interne d'un septe cela lui confère un aspect rhopaloïde en coupe transversale. La dissociation des épines septales au bord interne produit une columelle papilleuse. Endothèque faite de dissépiments tabulaires et vésiculeux. La muraille semble parathécale et il semble également qu'une épithèque *l.s.* tapisse la surface externe des polypiérites.

Diamètre des calices (Cd) : 3 à 7 mm – Nombre de septes (Ns) : 28 à 45 – Densité septale (Sd) : 4 à 5 par 2 mm

Rapports et différences : se différencie de *Phacelostylophyllum* sp.1 uniquement par les dimensions plus réduite de ses calices. Un échantillonnage plus représentatif permettrait peut-être de les regrouper.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Col d'Estivère et environs (Pyrénées, France).

♦

Remarks: the genus differs from exclusively solitary *Stylophyllopsis* Frech, 1890 by its generally phaceloid growth form which can transform into a subcerioid one.

Studied material (3 specimens): PFPyr9,13(collections CPUN).

Description: phaceloid colony with cylindrical corallites multiplying by extratentacular lateral budding. Radial elements are subcompact, free, straight or wavy septa, organized in 2 distinct size orders. Microstructure typically stylophyllid: septa are made of septal spines linked together by sclerenchyma deposits and generally dissiociated at the distal and inner edges. Septa show a rhopaloid aspect in transverse section when a septal spine occur in its very inner part. The dissiociation of the septal spines along the inner edge sometimes produce a papillose columella. Endotheca made of tabular and vesicular dissepiments. Wall present, apparently parathecal. An epitheca *l.s.* seem to wrap the corallites.

Calicular diameter: 3 to 7 mm – Number of septa: 28 to 45 – Septal density: 4 to 5 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *Phacelostylophyllum* sp.1 only by the reduced size of the calices. Perhaps a larger sampling would allow to merge both species.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of the Estivère pass and surrounding areas (Pyrenees, France).

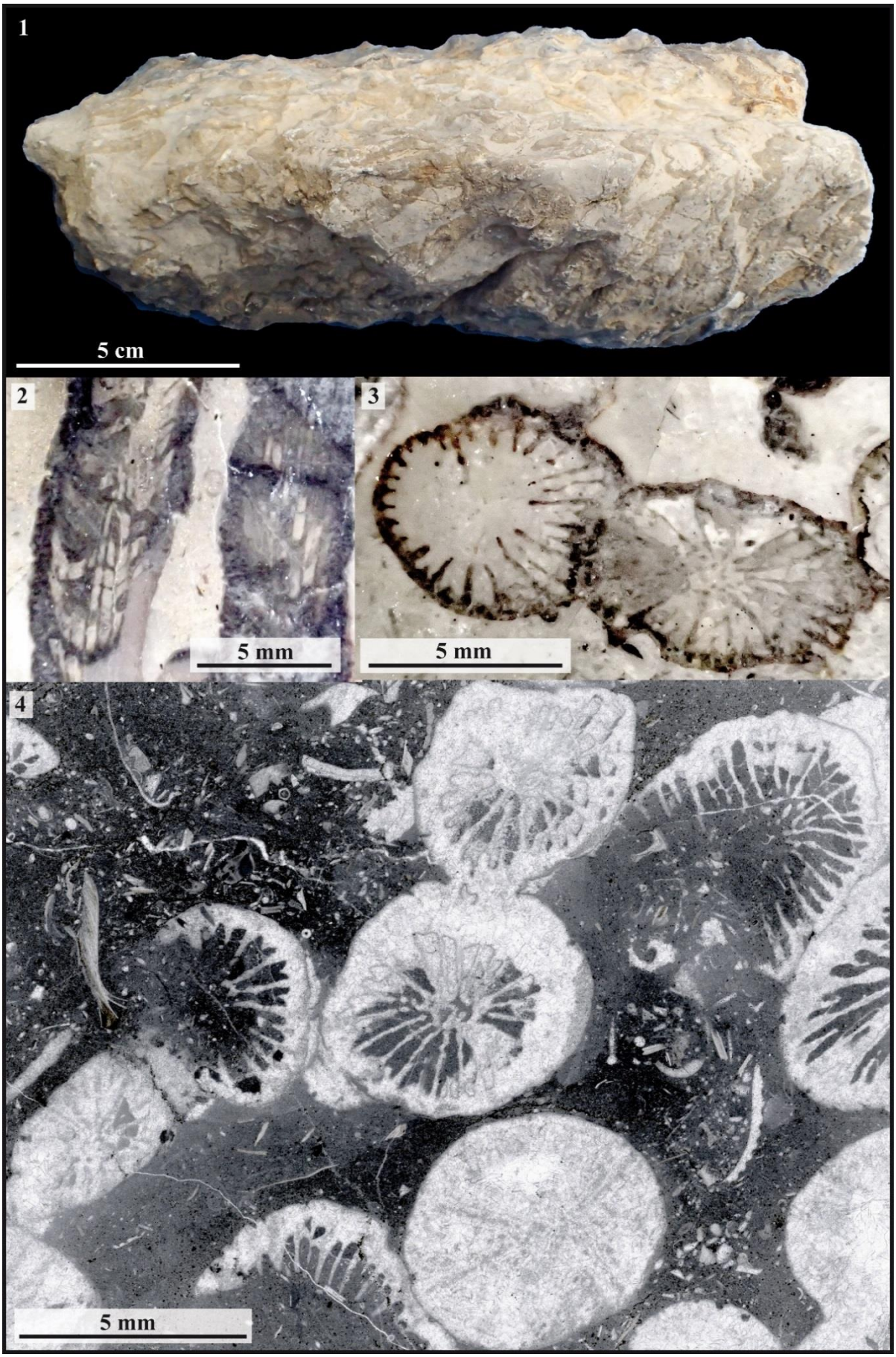


Figure 3.75 – *Phacelostylophyllum* sp. 2

Fig.3.75.1 : Vue distale du spécimen CPUN PFPyr13.
Fig.3.75.2 : Coupe longitudinale oblique de deux polypiérites du spécimen CPUN PFPyr13.
Fig.3.75.3 : Coupe transversale de deux polypiérites du spécimen CPUN PFPyr13.
Fig.3.75.4 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN PFPyr13.

♦

Fig.3.75.1 : Distal view of specimen CPUN PFPyr13.
Fig.3.75.2 : Longitudinal oblique section of two corallites of the specimen CPUN PFPyr13.
Fig.3.75.3 : Transverse section of two corallites of the specimen CPUN PFPyr13.
Fig.3.75.4 : Transverse thin section in specimen CPUN PFPyr13.

Famille : ?Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Plesiophyllum* Alloiteau, 1952
Espèce type : *Montlivaltia laxa* Fromentel et Ferry, 1867 p. 151 pl. 35 fig. 3; désignation originale.
Synonymie:

Axosmiliopsis Alloiteau, 1957

Statut : disponible, valide.

Plesiophyllum fritillus (Fromentel & Ferry, 1866)

Fig. 3.76

Synonymie :

v.	1866	*Montlivaltia fritillus* Fromentel & Ferry p.143, pl.24, fig.1a non fig.1.
v.	1867	*Montlivaltia laxa* - Fromentel & Ferry p.151, pl.35, fig.3.
v.	1952	*Plesiophyllum laxa* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.605, fig.51.
v.	1952	*Axosmilia fritillus* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.642, fig.98.
v.	1957	*Axosmiliopsis fritillus* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.113, pl.5, fig.18, fig.72.
v.	1957	*Plesiophyllum laxa* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.112 pl.5, fig.10, fig.70.
v.	1957	*Plesiophyllum Ferry* - Alloiteau p.112, fig.71.

Matériel disponible (3 spécimens): l'holotype M03502, M03520 (collections MNHN), AM16179-6 (collections CPUN).

Description: corail solitaire subcylindrique à calice subcirculaire présentant une fossette modérément large et profonde, excentrique. Les éléments radiaires sont des (costo-?) septes légèrement exserts, libres, droits ou légèrement courbés ou tordus. Les septes présentent des variations régulières d'épaisseur depuis le centre jusqu'à la périphérie du calice. Le bord distal est ornementé par de larges festons réguliers correspondant aux variations d'épaisseur. Les faces latérales révèlent l'orientation subverticale de ces alternances de bandes plus larges et plus fines. Symétrie hexamérale plutôt irrégulière. Une symétrie bilatérale est visible par la courbure des septes et l'excentricité du calice. Endothèque faite de dissépiments tabulaires épais. Muraille de nature indéfinie mais à position périphérique (épicostale ?). Epithèque *l.s.* présente.

Diamètre des calices (Cd) : 14 à 20 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 30 à 40 ? – Densité septale (Sd) : 2 par 2 mm

Remarque : les petites lignes de granules évoquées dans Alloiteau (1957), fig.70 n'ont pas été observées et l'angle des bandes épaissies par rapport à la verticale y est très manifestement exagéré.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May - sur - Orne, Calvados, France.

♦

Studied material (3 specimens): l'holotype M03502, M03520 (collections MNHN), AM16179-6 (collections CPUN).

Description: solitary subcylindrical coral. Calice subcircular with moderately large and deep, eccentric fossa. Radial elements are slightly exsert, compact, free, straight, slightly curved or even bent (costo-?) septa. Septa show regular variation of their thickness from the center to the periphery. Distal edge poorly ornamented by some regular wide festoons corresponding to the variations in thickness. Lateral faces show the subvertical orientation of these thicker and thinner bands. Hexameral symmetry not very regular. Bilateral symmetry visible with curvature of septa and eccentricity. Endotheca with tabuloid thick dissepiments. Wall of unknown nature but peripheric in position. Epitheca *l.s.* present.

Calicular diameter: 14 to 20 mm – Number of septa: approximately 30 to 40? – Septal density: 2 per 2 mm

Remark: small rows of granules evoked in the fig. 70 of Alloiteau (1957) were not seen and the angle of thick and thin bands with vertical is obviously exaggerated.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May-sur-Orne (Calvados, France).

Fig.3.76.1 : Vue latérale du spécimen MNHN M03520.
Fig.3.76.2 : Vue distale du spécimen MNHN M03520.
Fig.3.76.3 : Vue latérale du spécimen CPUN AM16179-6.
Fig.3.76.4 : Coupes transversales polies du spécimen MNHN M03520.
Fig.3.76.5 : Vue distale du spécimen CPUN AM16179-6.
Fig.3.76.6 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03502.
Fig.3.76.7 : Vue distale de l'holotype MNHN M03502.
Fig.3.76.8 : Coupe transversale polie de l'holotype MNHN M03502.
Fig.3.76.9 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN AM16179-6.
Fig.3.76.10 : Empreinte d'une coupe transversale de l'holotype MNHN M03502.

♦

Fig.3.76.1 : Lateral view of the specimen MNHN M03520.
Fig.3.76.2 : Distal view of the specimen MNHN M03520.
Fig.3.76.3 : Lateral view of the specimen CPUN AM16179-6.
Fig.3.76.4 : Polished sections of the specimen MNHN M03520.
Fig.3.76.5 : Distal view of the specimen CPUN AM16179-6.
Fig.3.76.6 : Lateral view of the holotype MNHN M03502.
Fig.3.76.7 : Distal view of the holotype MNHN M03502.
Fig.3.76.8 : Polished transverse section of the holotype MNHN M03502.
Fig.3.76.9 : Transverse thin section of the specimen CPUN AM16179-6.
Fig.3.76.10 : Printing of the holotype MNHN M03502 (transverse section).

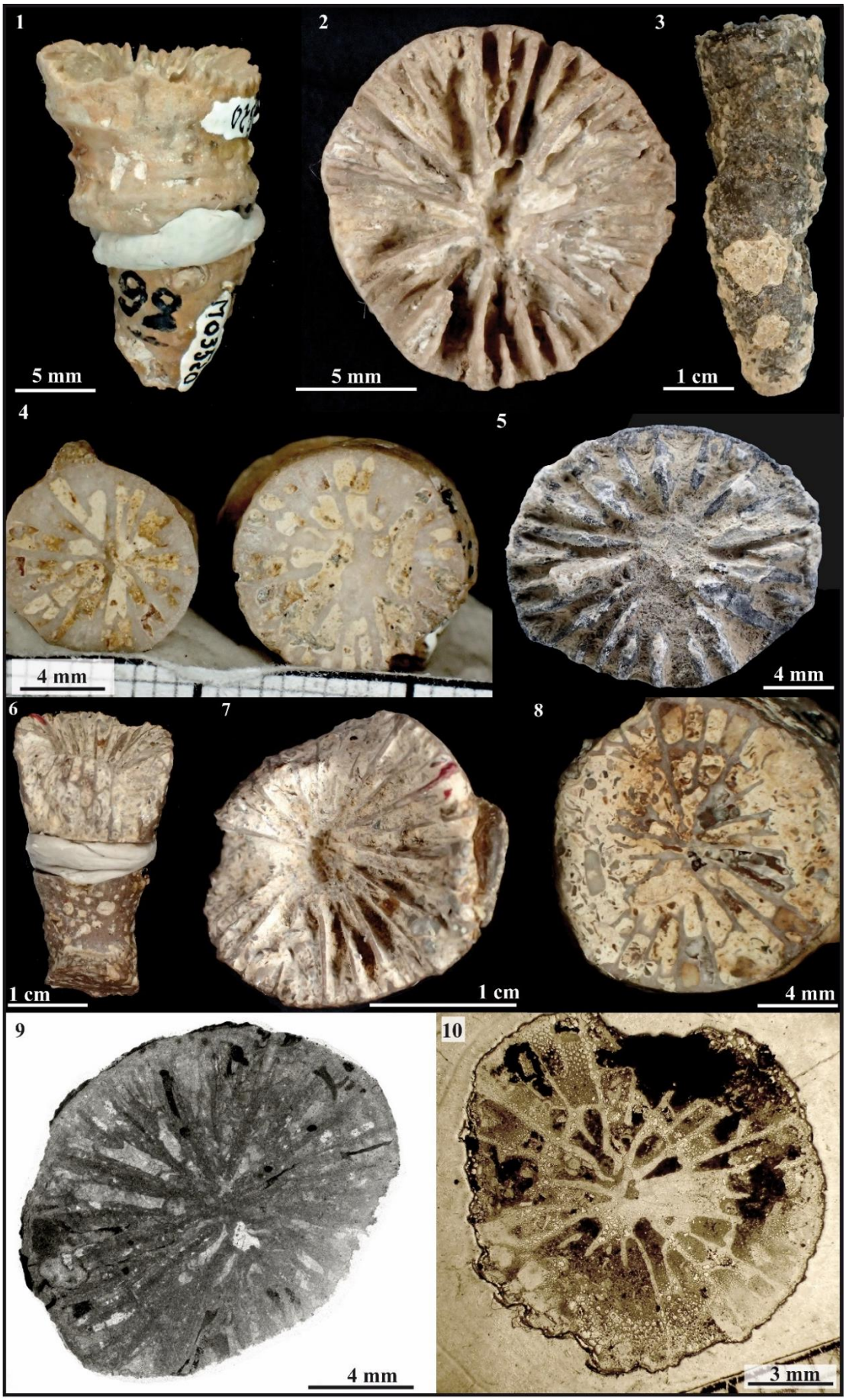


Figure 3.76 – *Plesiophyllum fritillus*

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel et Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : l'unique spécimen ayant servi à établir le genre *Omphalophylliopsis* Beauvais, 1986 est mal préservé, néanmoins le seul caractère qui le distingue de *Proleptophyllia multiradiata* décrit ci-dessous est la morphologie générale du polypier plus élevée. Il apparait donc plus raisonnable de regrouper les deux genres *Omphalophylliopsis* et *Proleptophyllia*.
Le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais 1986

Statut : disponible, valide.

Proleptophyllia fragilis (Fromentel & Ferry, 1866)

Fig. 3.77

Synonymie :

v. 1866 *Montlivaultia fragilis* - Fromentel & Ferry p.139, pl.24, fig.4.
v. 1986 *Montlivaltia* cf. *fragilis* Fromentel & Ferry - Beauvais p.225.
v. 1988 *Montlivaltia* cf. *fragilis* Fromentel & Ferry - Beauvais p.1091.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype M03716 (collections MNHN).

Description: polypier solitaire subconique. Les éléments radiaires sont des costoseptes exserts fins, subcompacts, droits, libres, portant des pennules espacées verticalement d'à peu près 1 mm (ce dernier caractère suffit à exclure ce taxon du genre *Montlivaltia*). Pas de columelle mais une fossette calicinale circulaire large et assez profonde. L'endothèque est formée de dissépiments tabulaires périphériques. Il existe des vestiges d'une épithèque épicostale l.s. qui recouvrait la surface externe du polypier.

Diamètre des calices (Cd) : 36 mm – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 2 mm

Rapports et différences : bien que fondée sur un unique spécimen, cette espèce se distingue au sein du genre *Proleptophyllia* par la finesse des septes et l'espacement important entre les septes et entre les pennules d'un même septe.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May-sur-Orne (Calvados, France).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype M03716 (collections MNHN).

Description: solitary, subconical corallum. Radial elements are exsert, thin, subcompact, straight costosepta with pennulae vertically spaced out of approximately 1mm (this last character excludes this taxon of the genus *Montlivaltia*). No columella but a large and quite deep circular fossa. Endotheca made of tabular dissepiments at the periphery. We observed some vestiges of an epicostal epitheca *l.s.* that covered the external part of the corallum.

Calicular diameter: 36 mm – Septal density: 3 to 4 per 2 mm

Similarities and differences: even if the species is based on one single specimen, it is distinct among the genus *Proleptophyllia* because of the delicacy of septa and the large space between them and between pennulae in one single septum.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May-sur-Orne (Calvados, France).

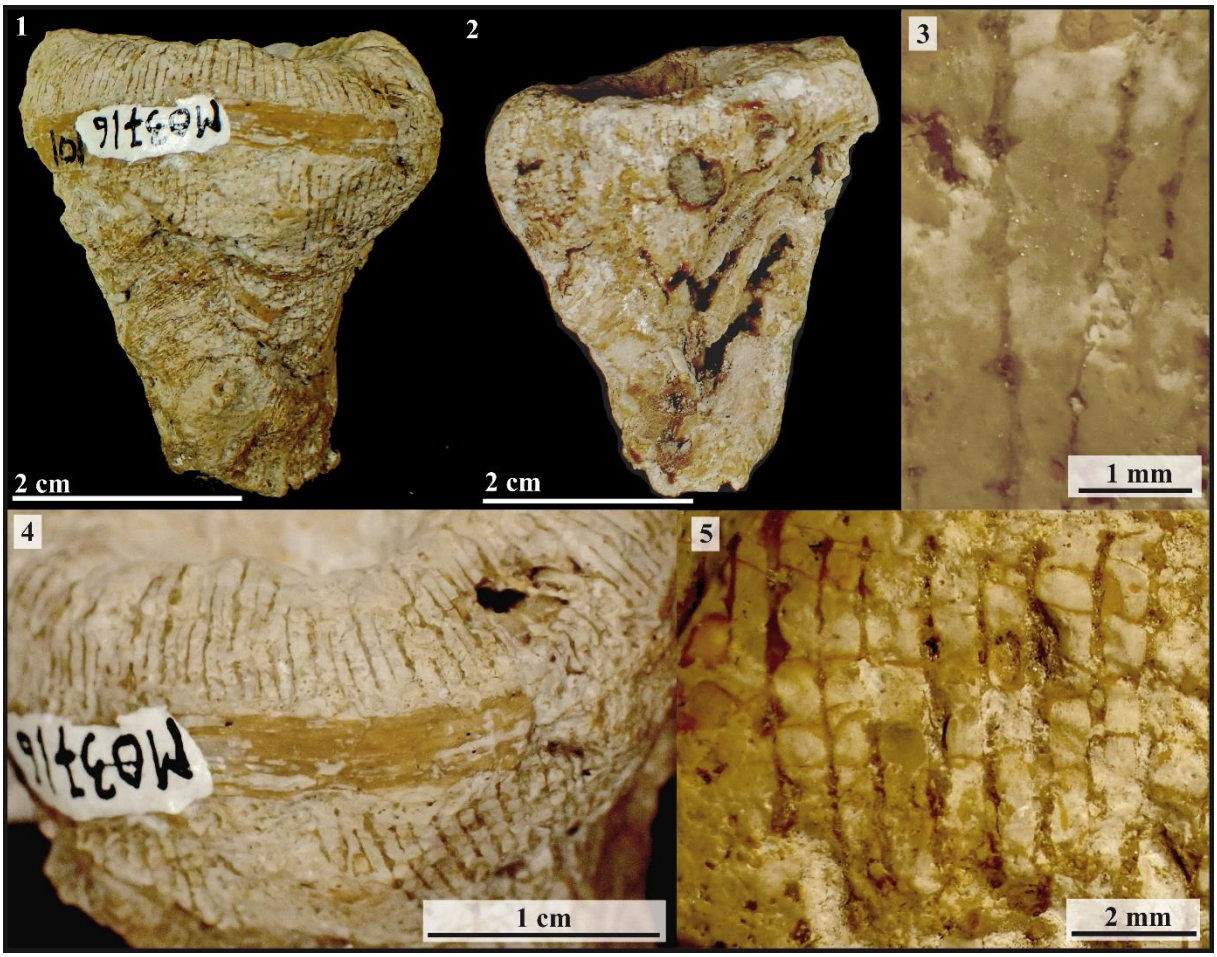


Figure 3.77 – *Proleptophyllia fragilis*

Fig.3.77.1 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.2 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.3 : Détail de l'ornementation septale pennulaire de l'holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.4 : Détail en vue latérale distale périphérique de l'appareil septal de l'holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.5 : Détail en vue latérale périphérique de l'holotype MNHN M03716.

♦

Fig.3.77.1 : Lateral view of the holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.2 : Lateral view of the holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.3 : Detail of the septal pennular ornamentation of the holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.4 : Detail in lateral distal peripheral view of the septal apparatus of the holotype MNHN M03716.
Fig.3.77.5 : Detail in lateral peripheral view of the holotype MNHN M03716.

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel et Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : Le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais, 1986 (voir *P. multiradiata*)

Statut : disponible, valide.

Proleptophyllia granulum (Fromentel & Ferry, 1866)

Fig. 3.78

Matériel inclus à l'origine : non précisé
Désignation du type porte-nom : Lectotype; MNHN M03533. CINZ art.74.6 : fixation d'un lectotype pour stipulation de l'existence d'un « holotype » par ALLOITEAU (1956)
Localité type : Pliensbachien de May-sur-Orne (Calvados, France)

Synonymie :

v. 1866 *Montlivaultia arenula* - Fromentel & Ferry p. 134-135, pl.23, fig.4, 4a-b.
v. 1866 *Montlivaultia granulum* - Fromentel & Ferry p.136, pl. 24 fig.2.
v. 1952 *Proleptophyllia granulum* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.666.
v. 1956 *Proleptophyllia granulum* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau, Pal. Univ., NS. n°121
v. 1957 *Epiphyllum arenula* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.107 pl.5 fig.13
v. 1957 *Proleptophyllia granulum* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.113, pl.8 fig.10 + fig.73.
v. 1986 *Cyclophyllopsis cornutiformis nov. sp.* - Beauvais, p. 34 Planche 7, fig. 1; pl. 8, fig. 1 et texte-fig. 23
v. 2011 *Proleptophyllia* cf. *granulum* (Fromentel & Ferry) - Lathuilière p. 542, pl. 3, Fig. 11-12

Matériel disponible (22 spécimens) : Lectotype MNHN M03533 (Collections MNHN), MAM16, CDAm5, AM16177-2, AM16182-7, AM16188-24 et population MA1004E1-G (Collections CPUN).

Description : corail solitaire turbiné, patellé ou subcylindrique, à calice subcirculaire à elliptique. La plateforme calicinale est aplatie, à tendance plus ou moins infundibuliforme, avec une dépression axiale importante. On observe souvent des rétractations et réjuvénéscences sur les polypiérites. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits, libres ou jointifs, subcompacts dont les faces latérales sont ornées de pennules à l'aspect de granules aplaties non liées en ménianes continues et sans alternance avec les septes voisins. Le bord distal des septes est orné de dents larges et angulaires qui se projettent dans la cavité axiale, simulant parfois une faible columelle papilleuse déprimée. Les dents s'élargissent d'autant plus qu'elles se détachent dans l'espace axial du calice. On observe de nombreux dissépiments. Synapticules présents. Muraille parathécale. Une épithèque fragile, parfois totalement érodée recouvre la surface externe du polypiérite. Symétrie hexamérale probable.

Diamètre du calice (Cd) : 13 à 29,5 mm – Nombre de septes (Ns) : 119 à 182– Densité septale (Sd) : 4 à 6 par 2 mm

Rapports et différences : se distingue de *P. multiradiata* qui présente toujours une surface calicinale à septes exerts et à tendance convexe avec une morphologie générale plutôt discoïde.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May-sur-Orne (Calvados, France), Toarcien moyen / supérieur d'Aït Athmane (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remarks: The genus differs from the genus *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 by its septal structure with more developed and regular pennular ornamentation and a deep axial fossa that sometimes show a weak papillose columella in depth, made by trabecular projections.

Studied material (22 specimens): Lectotype MNHN M03533 (Collections MNHN), MAM16, CDAm5, AM16177-2, AM16182-7, AM16188-24 and population MA1004E1-G (Collections CPUN).

Description: turbinate, patellate or subcylindrical solitary coral with calix elliptical to subcircular in outline. Flattened calicular platform, more or less infundibuliform, with a generally deep fossa at the axis. Retractations followed by rejuvenescences are regular on the corallites. Radial elements are straight, free or joined, subcompact costosepta with flat granules-like pennulae on lateral faces. Pennulae do not alternate between neighboring septa and are not arranged in continuous menianae. The distal edge is ornamented of strong teeth. More the teeth are in the axial region bigger and more detached they are. They produce in the center the appearance of a papillose columella in a pit. Numerous thick dissepiments.Synapticulae present. Wall parathecal. A thin epitheca, sometimes totally eroded wrap the corallites. Probable hexameral symmetry.

Calicular diameter: 13 to 29.5 mm – Number of septa: 119 to 182– Septal density: 4 to 6 for 2 mm

Similarities and differences: differs from *P.multiradiata* who shows a convex calicinal surface with exerts septa and a more discoid morphology.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May-sur-Orne (Calvados, France), middle / upper Toarcian of Aït Athmane (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.78.1 : Lectotype MNHN M03533.
Fig.3.78.2 : Vue distale du lectotype MNHN M03533.
Fig.3.78.3 : Spécimen réjuvénescent issu du lot CPUN MA1004E1-G.
Fig.3.78.4 : Détail de la structure costoseptale du lectotype MNHN M03533.
Fig.3.78.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN CDAm5.
Fig.3.78.6 : Spécimen subcylindrique ayant perdu son épithèque issu du lot CPUN MA1004E1-G.
Fig.3.78.7 : Spécimen photographié sur le terrain (gorges de Dadès, Maroc).
Fig.3.78.8 : Détail de la structure pennulaire en ménianes discontinues du spécimen CPUN G'3.
Fig.3.78.9 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN AM16182-7.

♦

Fig.3.78.1 : Lectotype MNHN M03533.
Fig.3.78.2 : Distal view of the lectotype MNHN M03533.
Fig.3.78.3 : Rejuvenescent specimen from the batch CPUN MA1004E1-G.
Fig.3.78.4 : Detail of costoseptal structure in the lectotype MNHN M03533.
Fig.3.78.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN CDAm5.
Fig.3.78.6 : Subcylindrical specimen that lost his epitheca from the batch CPUN MA1004E1-G.
Fig.3.78.7 : Specimen pictured in the field (Dades Valley, Morocco).
Fig.3.78.8 : Detail of the pennular septal ornamentation in the specimen CPUN G'3.
Fig.3.78.9 : Transverse thin section of the specimen CPUN AM16182-7.

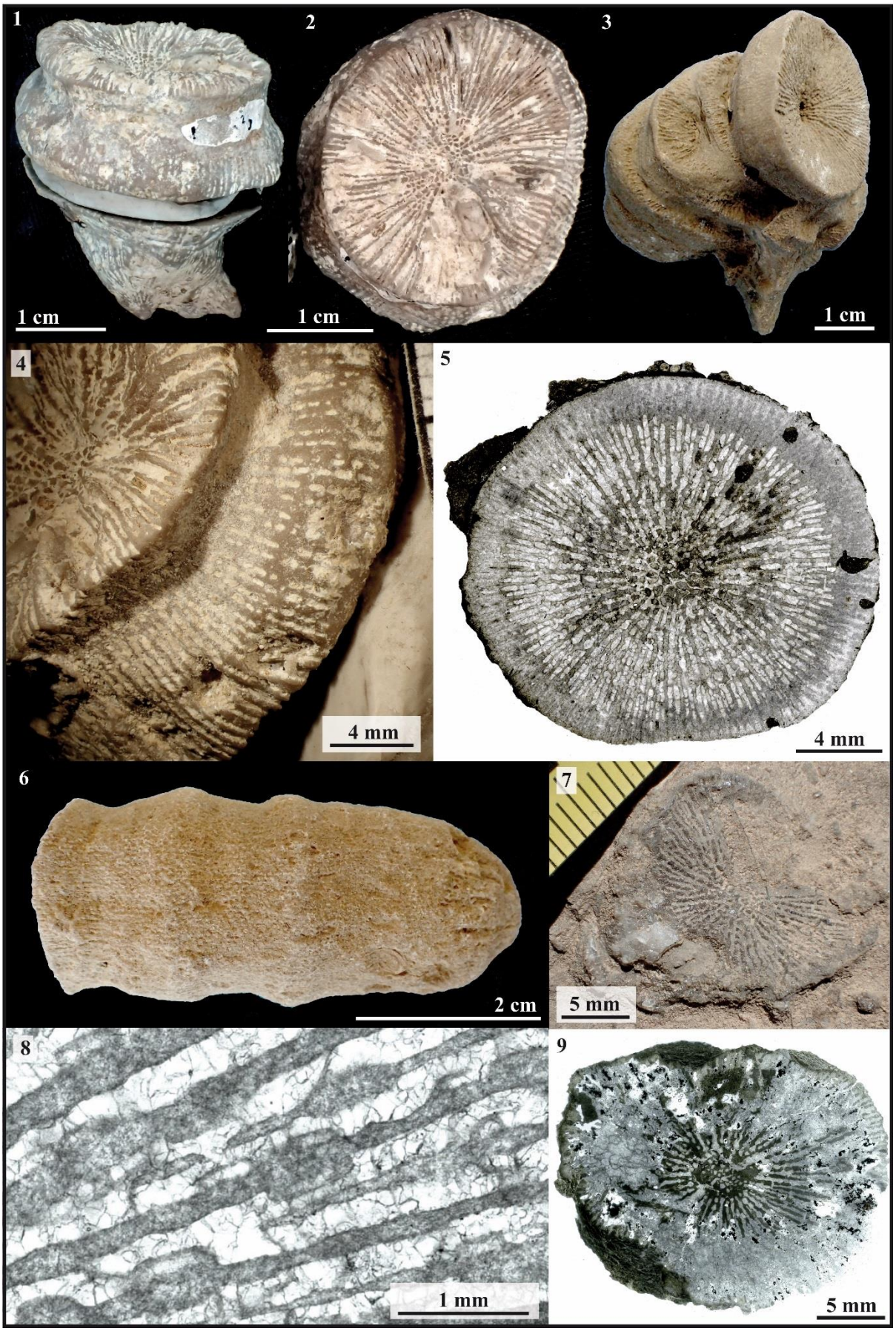


Figure 3.78 – *Proleptophyllia granulum*

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel et Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : l'unique spécimen ayant servi à établir le genre *Omphalophylliopsis* Beauvais, 1986 est mal préservé, néanmoins le seul caractère qui le distingue de *Proleptophyllia multiradiata* décrit ci-dessous est la morphologie générale du polypier plus élevée. Il apparait donc plus raisonnable de regrouper les deux genres *Omphalophylliopsis* et *Proleptophyllia*.
Le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais, 1986

Statut : disponible, valide.

Proleptophyllia multiradiata Beauvais, 1986

Fig. 3.79

Matériel inclus à l'origine (33 spécimens) : 7 adultes et 16 jeunes, coll. Menchikoff n° 7, 8, 29 et 30
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN.F.R11638 (coll. Menchikoff MD 7) désignation originale
Localité type : Domérien de Beni Tadjit (Maroc).
Paratypes : 32 spécimens coll. Menchikoff MD 8, 29, 34 de même localité que l'holotype.

Synonymie :

v.	1866	?*Montlivaltia spiculata* - Fromentel & Ferry p. 142 pl.23 fig.2
v.	1957	?*Procyclolites spiculata* (Fromentel & Ferry) - Alloiteau p.106 pl.5 fig.19
v.	1986	*Proleptophyllia multiradiata* - Beauvais p. 52 pl.13, fig.4, pl. 14, fig. 4,5.
v.	1986	*Proleptophyllia rejuvenescens* - Beauvais p. 53 pl. 14, fig. 1, texte-fig. 31.
v.	1986	*Proleptophyllia subcylindrica* - Beauvais p. 53 pl. 15, fig. 2.
v.	1986	?*Myriophyllum constrictum* - Beauvais p.36, pl.8, fig.2 et txt-fig. 24

Matériel disponible (22 spécimens) : R11638 à R11640, R11642, R11646, A32013, A32018, A32019, A32020, A32022 (collections MNHN), AM16162-2, AM16178-4 (collections CPUN).

Description: polypier simple, fungiforme à discoïde, subcylindrique au stade jeune, présentant parfois des réjuvénescences successives. La face inférieure, subplane, est munie d'un pédoncule plus ou moins prononcé et recouverte de ce qui semble être une épithèque à bourrelets concentriques qui laisse parfois apparaître des côtes fines, égales, serrées et équidistantes. Le plateau calicinal est circulaire à elliptique tantôt convexe, tantôt infundibuliforme ou plan, plus ou moins déprimé en région axiale d'un spécimen à l'autre par la présence d'une petite fossette circulaire ou elliptique dans laquelle plongent les septes. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits, subcompacts, libres ou jointifs, dont l'ornementation distale localement fenestrée révèle un mode de croissance en pennules/ménianes. Cette porosité du septe est comblée ensuite par des dépôts secondaires de stéréome. Ces mêmes dépôts ont tendance à souder les septes entre eux par deux ou trois, rendant souvent problématique l'appréciation du nombre et de la densité des septes sur le spécimen. Le bord distal des septes porte des dents rondes assez homogènes sur un même septe mais variables en diamètre d'un cycle de septes à un autre. Les trabécules ont tendance à s'horizontaliser au bord interne des septes et à se projeter dans la fossette calicinale ce qui simule parfois une columelle pariétale papilleuse. Pas de muraille observable. Synapticules présentes et dissépiments possiblement aussi. Une symétrie bilatérale apparaît parfois par élongation du calice.

Diamètre du calice (Cd) : 9,4 à 35 mm – Nombre de septes visibles (Ns) : 80 à 240 – Hauteur du polypier sans réjuvenescence (Ph) : 9 à 11 mm – Densité septale (Sd) : 8 à 20 par 5 mm – Densité trabéculaire (Td) : 5 à 11 par 2 mm.

Rapports et différences : la croissance particulière par réjuvenescence de *P.rejuvenescens*, est interprétée comme une variabilité intraspécifique au sein de *P.multiradiata* inhérente aux conditions de vie de l'organisme, attendu que les deux lots d'échantillons ayant servi à la description des deux espèces proviennent de la même localité et

sont très similaires en tous autres points de vue. D'autre part, une variabilité morphologique non négligeable s'observe dans les formes et dimensions morphométriques d'un échantillon à un autre et tous les intermédiaires sont observés par réunion des échantillons de *P.multiradiata*, *P.rejuvenescens* et *P.subcylindrica*, ce qui nous pousse à regrouper ces trois espèces en une seule espèce à forte variabilité intraspécifique (voir figures 3.79.7,8).

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Maroc (Beni Tadjit et Amellagou).

♦

Remark: the genus *Omphalophylliopsis* Beauvais 1986 is based on one single, badly preserved specimen that differs from *Proleptophyllia multiradiata* described herein only by the general aspect of the corallum, more elevated. That is the reason why we decided to merge the genus *Omphalophylliopsis* under the genus *Proleptophyllia*.
The genus differs from the genus *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 by its septal structure with more developed and regular pennular ornamentation and a deep axial fossa that sometimes show a weak papillose columella in depth, made by trabecular projections.

Studied material (22 specimens): R11638 à R11640, R11642, R11646, A32013, A32018, A32019, A32020, A32022 (collections MNHN), AM16162-2, AM16178-4 (collections CPUN).

Description: fungiform to discoid solitary corallum subcylindrical in young stages, sometimes showing successive rejuvenescences. Pedonculate, flat lower face is layered by a possible epitheca with concentric wrinkles, which reveal sometimes fine, equal costae, very close and equidistant. The calix is circular to elliptic in outline, sometimes convex, sometimes infundibuliform or flat, with a small circular to elliptic fossa of variable depth in the axial zone in which septa plunge. Radial elements are straight, subcompact, free or joined costosepta whose fenestrate distal ornamentation reveals a pennular growth pattern with meniane subsequently embedded by stereome deposits. These deposits sometimes also unit two of free neighbouring septa, making difficult the appreciation of the number and density of septa in some samples. Distal edge with round teeth quite homogeneous on one septum but with a diameter that varies from one cycle of septa to another. Trabeculae are externally subvertical and tend to lie down in the internal part of septa, forming a papillose parietal columella. No wall observed. Synapticulae present and possibly dissepiments too. Bilateral symmetry appears when the calix is elongated.

Calicular diameter : 9.4 to 35 mm – Number of apparent septa : 80 to 240 – corallite high without rejuvenescense : 9 to 11 mm – Septal density : 8 to 20 for 5 mm – Trabecular density : 5 to 11 for 2 mm.

Similarities and differences: as *P.rejuvenescens* and *P.multiradiata*, distinguished by Beauvais 1986, comes from the same locality and differs only by the fact that *P.rejuvenescens* shows rejuvenescences, they are interpreted here as a case of intraspecific variability due to the different ontogeny of the organisms. On the other hand, important rates of morphologic variability in shapes and dimensions have been measured among *P.multiradiata*, *P.rejuvenescens* and *P.subcylindrica.* As statistical analysis did not distinguish them, we merged these three species under one single species (see figures 3.79.7,8).

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Beni Tadjit and Amellagou (Morocco).

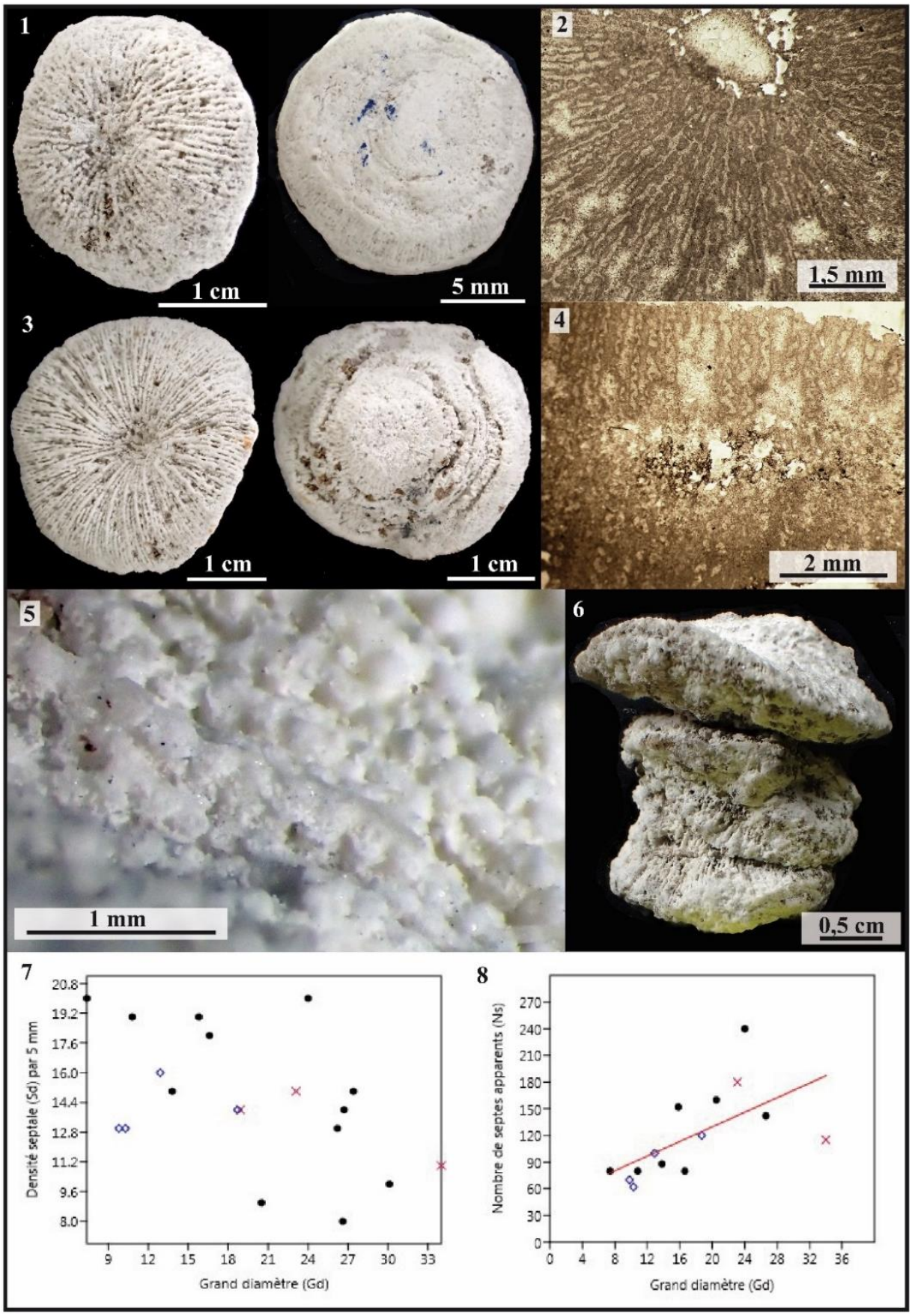


Figure 3.79 – *Proleptophyllia multiradiata*

Fig.3.79.1 : Faces supérieure et inférieure de l'un des échantillons MNHN A32020 (lot).

Fig.3.79.2 : Détail en lame mince de la structure septale (coupe transversale) de *P. multiradiata* (coll. MNHN A32020).
Fig.3.79.3 : Faces supérieure et inférieure de l'un des échantillons de *P.multiradiata* (coll. MNHN A32020).
Fig.3.79.4 : Détail en lame mince d'une coupe longitudinale de *P. multiradiata* (coll. MNHN A32020).
Fig.3.79.5 : Détail de l'architecture septale pennulaire fenestrée au bord distal des septes.
Fig.3.79.6 : Spécimen réjuvenescent MNHN R11642.
Fig.3.79.7 : Graphique présentant la densité septale en fonction du grand diamètre des calices. Les figurés différencient les espèces nominales créées par L. Beauvais (1986) : point noir = *Proleptophyllia multiradiata* ; croix rouge = *P. rejuvenescens* ; losange bleu = *P. subcylindrica*.
Fig.3.79.8 : Graphique présentant le nombre de septes apparents en fonction du grand diamètre des calices. Mêmes figurés que pour la figure Fig.3.80.7.

♦

Fig.3.79.1 : Upper and lower faces of one of the specimens MNHN A32020 (batch).
Fig.3.79.2 : Detail in transverse thin section of the septal structure of *P.multiradiata* (coll. MNHN).
Fig.3.79.3 : Upper and lower faces of one sample of *P.multiradiata* (Coll. MNHN).
Fig.3.79.4 : Detail in longitudinal thin section of the septal structure of *P.multiradiata* (coll. MNHN).
Fig.3.79.5 : Detail of the distally fenestrate pennular structure of septa.
Fig.3.79.6 : Rejuvenescent specimen MNHN R11642.
Fig.3.79.7 : Graph presenting septal density as a function of the great diameter (Gd) of calices. The different symbols represent the different nominal species created by L. Beauvais (1986) : black dots = *Proleptophyllia multiradiata* ; red cross = *P. rejuvenescens* ; blue rhombs = *P. subcylindrica*.
Fig.3.79.8 : Graph presenting the apparent number of septa as a function of the great diameter (Gd) of calices. Symbols have the same meaning as in Fig.x.7.

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel & Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : l'unique spécimen ayant servi à établir le genre *Omphalophylliopsis* Beauvais, 1986 est mal préservé, néanmoins le seul caractère qui le distingue de *Proleptophyllia multiradiata* décrit ci-dessous est la morphologie générale du polypier plus élevée. Il apparait donc plus raisonnable de regrouper les deux genres *Omphalophylliopsis* et *Proleptophyllia*.
Le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais, 1986

Statut : disponible, valide.

Proleptophyllia punctulum (Fromentel & Ferry, 1866)

Fig. 3.80

Synonymie :

v. 1866 *Montlivaltia punctulum* - Fromentel & Ferry p.124, pl. 34, fig.3.
v. 1957 *Procyclolites? punctulum* Fromentel & Ferry - Alloiteau p 107, pl 5, fig 11.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype M03502 (collections MNHN).

Description: corail solitaire conique à calice circulaire fortement infundibuliforme et bords calicinaux aigus. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, droits, libres, à bord distal orné de petites dents trabéculaires régulières. Les faces latérales sont ornées de pennules à bords recourbés vers le haut. Symétrie radiaire. Pas de columelle ou peut être une columelle pariétale papilleuse faible en profondeur. Endothèque et synapticules non observés. Muraille périphérique de nature indéfinie. Une épithèque *l.s.* enveloppe le polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 22 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 216 – Densité septale (Sd) : 7 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 6 par 2 mm

Rapports et différences : ce spécimen se distingue au sein du genre *Proleptophyllia* par sa forme générale très particulière et par la régularité de son appareil septal.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de May-sur-Orne, Calvados, France.

♦

Studied material (1 specimen): the holotype M03502 (collections MNHN).

Description: solitary, conical coral, strongly infundibuliform with sharp calicular edges, circular in outline. Radial elements are subcompact, straight, free septa with distal edge ornamented with regular small trabecular teeth. Lateral faces hold pennulae with pennular rims curved upward. Radial symmetry. No columella or maybe a weak parietal papillose one in depth. Endotheca and synapticulae not observed. Peripheral wall of undefined nature. An epitheca *l.s.* wraps the corallum.

Calicular diameter: 22 mm – Number of septa: approximately 216 – Septal density: 7 per 2 mm – trabecular density 6 per 2 mm

Similarities and differences: this specimen is distinct among the genus *Proleptophyllia* because of its very specific shape and the regularity of its septal apparatus.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of May-sur-Orne, Calvados, France.

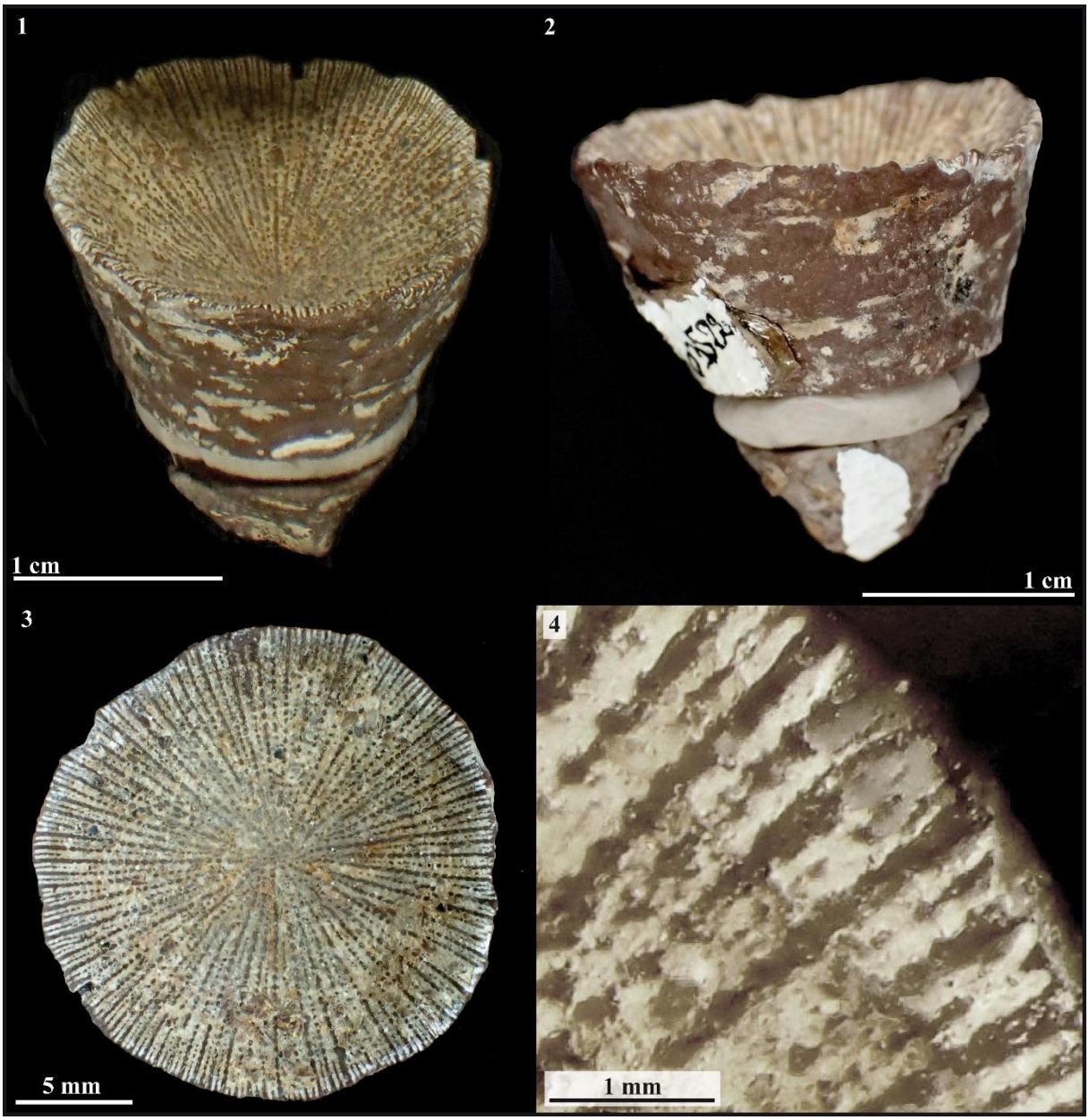


Figure 3.80 – *Proleptophyllia punctulum*

Fig.3.80.1 : Holotype MNHN M03502.
Fig.3.80.2 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03502.
Fig.3.80.3 : Vue latérale de l'holotype MNHN M03502.
Fig.3.80.4 : Détail de l'ornementation septale pennulaire de l'holotype MNHN M03502.

♦

Fig.3.80.1 : Holotype MNHN M03502.
Fig.3.80.2 : Lateral view of the holotype MNHN M03502.
Fig.3.80.3 : Distal view of the holotype MNHN M03502.
Fig.3.80.4 : Detail of the pennular ornamentation of septa of the holotype MNHN M03502.

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952, p.666
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel & Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais 1986 (voir *P. multiradiata*)

Statut : disponible, valide.

***Proleptophyllia* sp. 1**

Fig. 3.81

Matériel disponible (1 spécimen): AM16160-1 (collections CPUN).

Description : polypier simple, discoïde. La face inférieure, subplane, est munie d'un pédoncule plus ou moins prononcé et recouverte de ce qui semble être une épithèque à bourrelets concentriques. Le plateau calicinal semble circulaire (incomplet, il peut être légèrement elliptique), légèrement convexe, déprimé en région axiale par la présence d'une petite fossette légèrement elliptique dans laquelle plongent les septes. Les éléments radiaires sont des costoseptes fins et nombreux, droits, subcompacts, libres ou jointifs, dont l'ornementation distale localement fenestrée révèle un mode de croissance en pennules/ménianes. Cette porosité du septe est comblée ensuite par des dépôts secondaires de stéréome. Ces mêmes dépôts ont tendance à souder les septes entre eux par deux ou trois, rendant souvent problématique l'appréciation du nombre et de la densité des septes sur le spécimen. Le bord distal des septes porte des petites dents rondes assez homogènes. Les trabécules ont tendance à s'horizontaliser au bord interne des septes et à se projeter dans la fossette calicinale ce qui pourrait produire une columelle pariétale papilleuse en profondeur bien que nous ne l'ayons pas observée directement. Pas de muraille observable. Synapticules présentes et dissépiments possiblement aussi. Une symétrie bilatérale apparaît par élongation de la fossette calicinale et peut être du calice qui est incomplet.

Diamètre du calice (Cd) : environ 64 mm – Densité septale (Sd) : 8 à 10 par 2 mm – Nombre de septes : > 600 ?

Rapport et différences : se distingue des autres espèces du même genre par un calice beaucoup plus gros et un nombre de septes beaucoup plus élevé.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: the genus differs from the genus *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 by its septal structure with more developed and regular pennular ornamentation and a deep axial fossa that sometimes shows a weak papillose columella in depth, made by trabecular projections.

Studied material (1 specimen): AM16160-1 (collections CPUN).

Description: solitary, discoid corallum. Pedonculate, flat lower face is covered by a possible epitheca with concentric wrinkles. The calix seems circular to elliptic in outline (it is incomplete), convex, with a slightly elliptic small fossa in the axial zone in which septa plunge. Radial elements are straight, subcompact, free or joined costosepta that are thin and numerous and whose fenestrate distal ornamentation reveals a pennular growth pattern with menianes subsequently embedded by stereome deposits. These deposits sometimes also unit two of free neighbouring septa, making difficult the appreciation of the number and density of septa on the specimen. Distal edge with regular round teeth. Trabeculae are externally subvertical and inclined in the internal part of septa, maybe forming a papillose parietal columella in depth but we did not observe it. No wall observed. Synapticulae present and possibly dissepiments too. Bilateral symmetry appears by the elongation of the fossa and perhaps that of the calix.

Calicular diameter: approximately 64 mm – Septal density: 8 to 10 per 2 mm – Number of septa: > 600 ?

Similarities and differences: differs from other species of the same genus by the higher size of the calix and the higher number of septa.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.81.1 : Vue distale du spécimen CPUN AM16160-1.
Fig.3.81.2 : Vue proximale du spécimen CPUN AM16160-1.
Fig.3.81.3 : Structure septale pennulaire du spécimen CPUN AM16160-1 en vue distale (squelette en sombre).
Fig.3.81.4 : Structure septale pennulaire du spécimen CPUN AM16160-1 en coupe longitudinale polie.
Fig.3.81.5 : Coupe longitudinale polie du spécimen CPUN AM16160-1.

♦

Fig.3.81.1 : Distal view of the specimen CPUN AM16160-1.
Fig.3.81.2 : Proximal view of the specimen CPUN AM16160-1.
Fig.3.81.3 : Pennular septal structure of the specimen CPUN AM16160-1 in distal view. Skeleton in dark.
Fig.3.81.4 : Pennular septal structure of the specimen CPUN AM16160-1 in polished longitudinal section.
Fig.3.81.5 : Longitudinal polished section of the specimen CPUN AM16160-1.

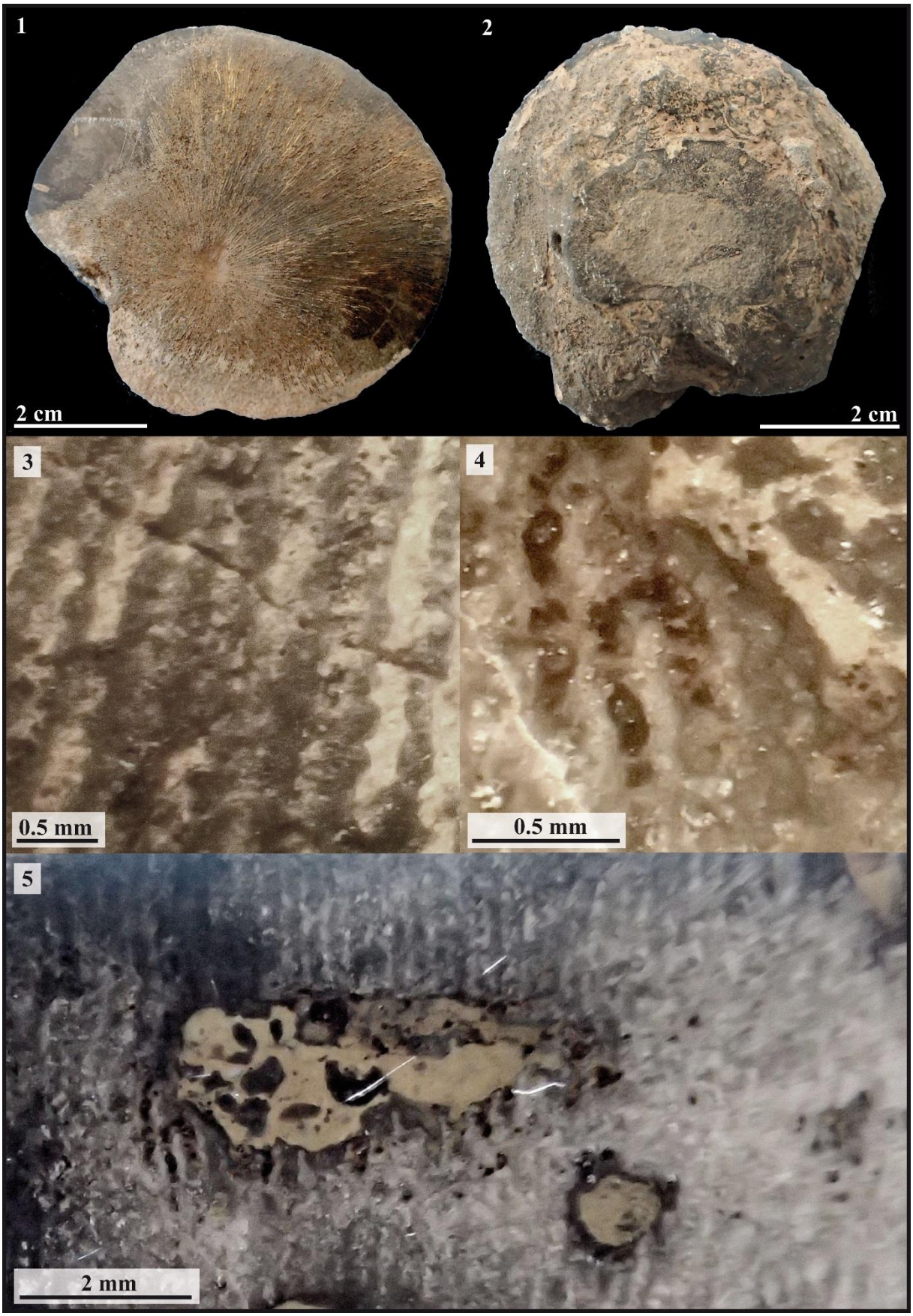


Figure 3.81 – *Proleptophyllia* sp. 1

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel & Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
La columelle papilleuse est beaucoup plus exprimée chez le genre clairement phacéloïde *Phacelophyllia*.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais, 1986 (voir *P. multiradiata*)

Statut : disponible, valide.

Proleptophyllia sp. 2

Fig. 3.82

Matériel disponible (1 spécimen): AM16180-2 (collections CPUN).

Description : polypier colonial subphacéloïde composé de deux calices naissant d'un calice parent probablement par réjuvénéscence. La face extérieure est recouverte d'une épithèque *l.s*. à bourrelets concentriques. Le plateau calicinal est subcirculaire à légèrement elliptique, légèrement convexe, déprimé en région axiale par la présence d'une petite fossette allongée dans laquelle plongent les septes. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits, subcompacts, libres, dont l'ornementation distale localement perforée révèle un mode de croissance en pennules/ménianes. Cette porosité du septe est comblée ensuite par des dépôts secondaires de stéréome. Le bord distal des septes n'a pas été clairement observé mais porte certainement des dents trabéculaires inhérentes à l'architecture même des éléments radiaires. Pas de columelle. Muraille parathécale. Synapticules présentes. Endothèque faite de dissépiments vésiculeux en périphérie. Une symétrie bilatérale apparaît par élongation de la fossette calicinale.

Diamètre des calices (Cd) : 23 à 31 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 170 – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Rapports et différences : très proche de *P. granulum*, ce taxon s'en distingue car il s'agit de la seule espèce coloniale connue au sein du genre *Proleptophyllia.* Il possède également des calices sensiblement plus grands et une fossette calicinale qui semble moins marquée.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: The genus differs from the genus *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 by its septal structure with more developed and regular pennular ornamentation and a deep axial fossa that sometimes shows a weak papillose columella in depth, made by trabecular projections.
The papillose columella is larger and better defined in the clearly phaceloid genus *Phacelophyllia*.

Studied material (1 specimen): AM16180-2 (collections CPUN).

Description: subphaceloid corallum made of two calices growing from a bigger parent calix probably by a rejuvenescence process. External face is covered by an epitheca *l.s*. with concentric wrinkles. The calix is subcircular to elliptic in outline, convex, with an elliptic small fossa in the axial zone in which septa plunge. Radial elements are straight, subcompact, free costosepta that are thin and numerous and whose fenestrate distal ornamentation reveals a pennular growth pattern with menianes subsequently embedded by stereome deposits. Distal edge not observed but probably with homogeneous round teeth due to the architecture of the radial elements. No columella. Wall parathecal. Synapticulae present. Endotheca made of vesicular dissepiments. Bilateral symmetry appears by the elongation of the fossa.

Calicular diameter: 23 to 31 mm – Number of septa: approximately 170 – Septal density: 5 per 2 mm

Similarities and differences: very close to *P. granulum*, this taxon differs from the latter by the fact that it is the only known colonial form of *Proleptophyllia*. In addition, its calices are slightly bigger and the fossa seems to be less marked.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.82.1 : Vue proximale-latérale du spécimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.2 : Détail de l'un des calices du spécimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.3 : Vue latérale de l'un des polypiérites du spécimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.4 : Détail en coupe transversale en lame mince de la structure septale du spécimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.5 : Coupe transversale distale en lame mince de l'un des calices du spécimen CPUN AM16180-2.

♦

Fig.3.82.1 : Proximal-lateral view of the specimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.2 : Detail of one of the calices of the specimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.3 : Lateral view of one of the corallites of the specimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.4 : Detail in transverse thin section of the septal structure of the specimen CPUN AM16180-2.
Fig.3.82.5 : Transverse distal thin section of one calix of the specimen CPUN AM16180-2.

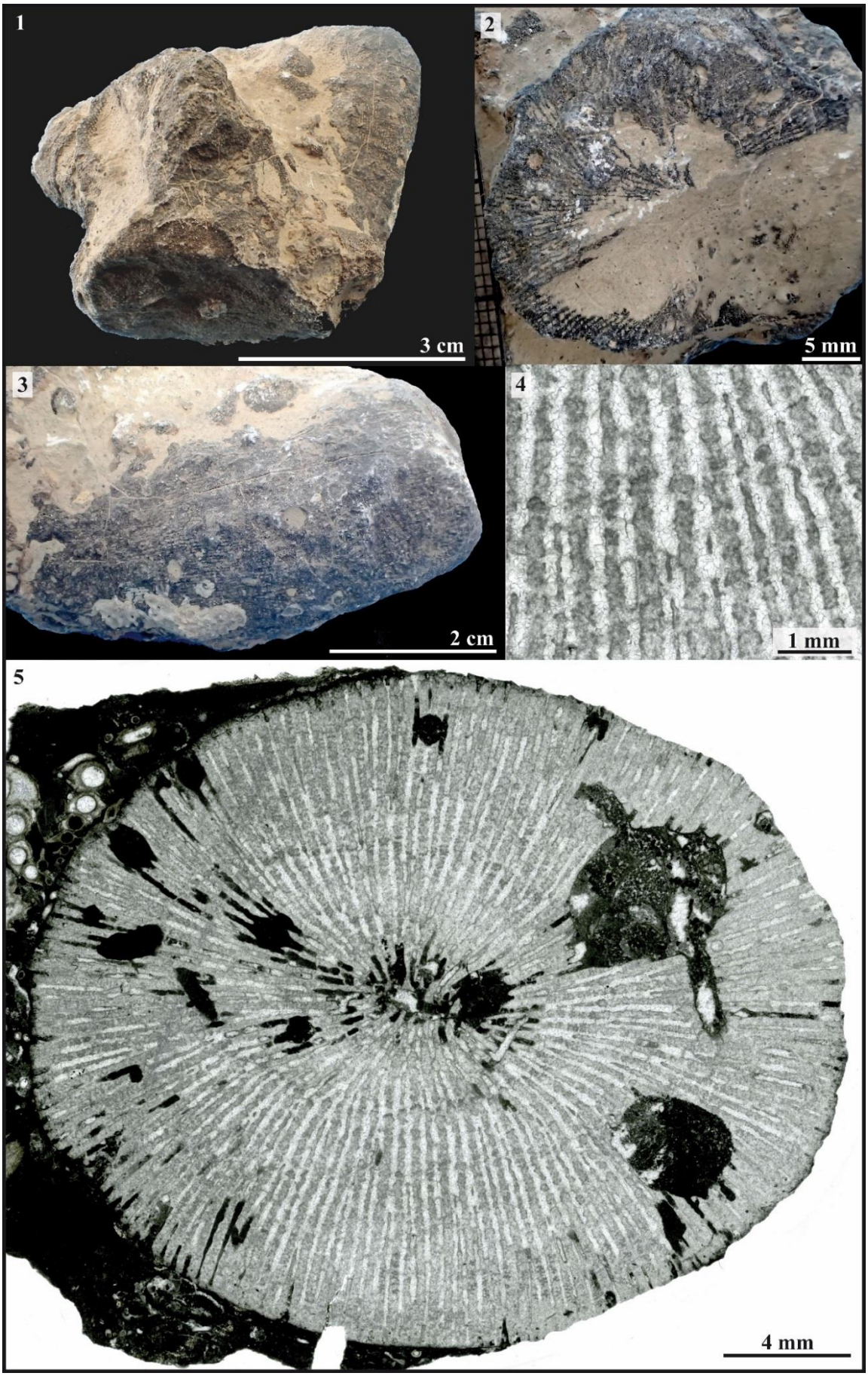


Figure 3.82 – *Proleptophyllia* sp. 2

Famille : Dermosmiliidae Koby, 1889
Genre : *Proleptophyllia* Alloiteau, 1952
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *Montlivaltia granulum*
Espèce type : *Montlivaltia granulum* Fromentel et Ferry, 1866, p. 136, pl. 24 fig. 2; par monotypie.
Remarque : le genre se distingue du genre *Epistreptophyllum* Milaschewitsch, 1876 par sa structure septale à ornementation pennulaire plus marquée et régulière et sa fossette axiale profonde qui laisse place, au mieux, à une faible columelle papilleuse par projection trabéculaire en profondeur.
Synonymie :

Omphalophylliopsis Beauvais, 1986 (voir *P. multiradiata*)

Statut : disponible, valide.

Proleptophyllia sp. 3

Fig. 3.83

Matériel disponible (4 spécimens): CDAm12, AM16162-4, lot AM16179-3 (collections CPUN).

Description: polypier simple, cupulé à bords calicinaux arrondis. La face inférieure semble munie d'un pédoncule plus ou moins prononcé et recouverte d'une épithèque *l.s*. Le plateau calicinal est subcirculaire, fortement infundibuliforme, déprimé en région axiale par la présence d'une large fossette dans laquelle plongent les septes. Les éléments radiaires sont des costoseptes exserts, droits, subcompacts, libres ou jointifs, dont l'ornementation distale localement perforée révèle un mode de croissance en pennules/ménianes. Cette porosité du septe est comblée ensuite par des dépôts secondaires de stéréome. Ces mêmes dépôts ont tendance à souder les septes entre eux par deux ou trois, rendant souvent problématique l'appréciation du nombre et de la densité des septes sur le spécimen. Le bord distal des septes porte des dents rondes assez régulières. Les trabécules ont tendance à s'horizontaliser au bord interne des septes et à se projeter dans la fossette calicinale mais sont trop espacés pour former une columelle papilleuse. Synapticules présents et dissépiments possiblement aussi.

Diamètre des calices (Cd) : 20 à 25 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 128 – Densité septale (Sd) : 5 à 7 par 2 mm

Rapports et différences : cette espèce se distingue au sein du genre *Proleptophyllia* par la forme cupulée des polypiérites et la fossette axiale très large et profonde.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (4 specimens): CDAm12, AM16162-4, lot AM16179-3 (collections CPUN).

Description: solitary, cupulate corallum with rounded calicular edges. Lower face is covered by an epitheca *l.s*. and seems to be pedunculate. The calix is subcircular in outline, strongly infundibuliform, with a large fossa in the axial zone in which septa plunge. Radial elements are exsert, straight, subcompact, free or joined costosepta whose perforate distal ornamentation reveals a pennular growth pattern with meniane subsequently embedded by stereome deposits. These deposits sometimes also unit two of free neighbouring septa, making difficult the appreciation of the number and density of septa on the specimen. Distal edge with regular round teeth. Trabeculae are externally subvertical and tend to lie down in the internal part of septa, but do not produce a papillose columella. No wall observed. Synapticulae present and possibly dissepiments too.

Calicular diameter: 20 to 25 mm – Number of septa: approximately 128 – Septal density: 5 to 7 per 2 mm

Similarities and differences: this species differs from the other *Proleptophyllia* by the cupulate aspect of the corallites and the axial fossa very large and deep.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

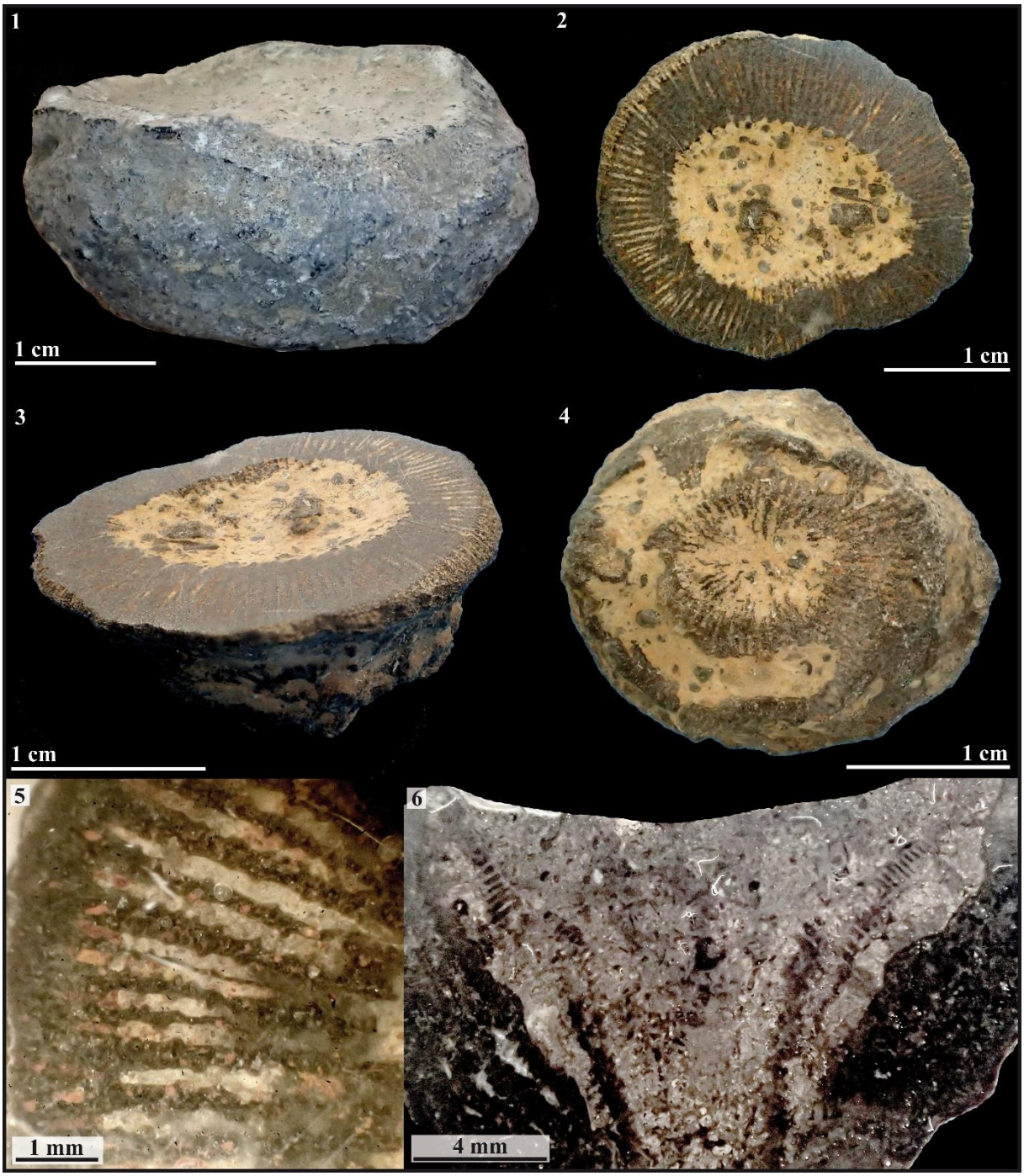


Figure 3.83 – *Proleptophyllia* sp. 3

Fig.3.83.1 : Vue latérale du spécimen CPUN CDAm12.
Fig.3.83.2 : Vue distale du spécimen CPUN AM16162-4 (bord calicinal poli).
Fig.3.83.3 : Vue latérale du spécimen CPUN AM16162-4 (bord calicinal poli).
Fig.3.83.4 : Vue proximale du spécimen CPUN AM16162-4 (bord calicinal poli).
Fig.3.83.5 : Détail en section transversale polie de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN AM16162-4.
Fig.3.843.6 : Section longitudinale polie du spécimen CPUN CDAm12.

♦

Fig.3.83.1 : Lateral view of the specimen CPUN CDAm12.
Fig.3.83.2 : Distal view of the specimen CPUN AM16162-4 (polished calicular edge).
Fig.3.83.3 : Lateral view of the specimen CPUN AM16162-4 (polished calicular edge).

Fig.3.83.4 : Proximal view of the specimen CPUN AM16162-4 (polished calicular edge).
Fig.3.83.5 : Detail in transverse polished section of the pennular septal structure of the specimen CPUN AM16162-4.
Fig.3.83.6 : Polished longitudinal section of the specimen CPUN CDAm12.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Protostylophyllum* Roniewicz & Michalik, 2002
Espèces originellement incluses : *Protostylophyllum praenuntians* (Volz, 1896), *P. bortepense* (Melnikova, 1972)
Espèce type : *Stylophyllum polyacanthum* Reuss, 1854 par monotypie.
Statut : disponible, valide.

Protostylophyllum praenuntians (Volz 1896)

Fig. 3.84

Synonymie :

	1896	*Stylophyllum praenuntians* - Volz p.87, pl.XI, Fig.1-4.
Non	1973	*Stylophyllum praenuntians* Volz – Cuif p.254 fig. 22 b, c.
	2002	*Protostylophyllum praenuntians* (Volz) - Roniewicz & Michalik p. 156, fig. 5.3a-e, 5.4a-b

Matériel disponible (2 spécimens): AM16164bis4, 2303A5-1 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire subcylindrique à section subcirculaire. Les éléments radiaires sont des septes libres, droits, subcompacts, de structure typiquement stylophyllide. Des éléments septaux se dissocient au bord interne pour former la columelle. En effet, une forte columelle spongio-papilleuse apparaît en profondeur et occupe alors tout l'espace axial. Le bord interne des septes est renflé et ces renflements présentent des granules latéraux aigus. Cette organisation inhabituelle chez les coraux n'a pas été relevée sur l'holotype. L'appareil septal est très régulier et une symétrie hexamérale quasi-parfaite apparaît avec 4 à 5 ordres distincts de septes. L'épaisseur d'un septe varie périodiquement de l'externe vers l'interne ce qui traduit certainement une architecture à épines septales assez lâches. L'appareil septal se retire progressivement vers la périphérie dans la partie distale du polypiérite dépourvue de columelle. Endothèque formée de fins dissépiments tabulaires ou vésiculeux. Pas de synapticules. Une épithèque *l.s.* enveloppe le polypiérite. Muraille probablement parathécale.

Diamètre des calices (Cd) : 12,5 à 26 mm – Nombre de septes (Ns) : 83 à 103 – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc), Trias (Carnien) de San Cassiano (Italie) et des Carpates (Slovakie).

♦

Studied material (2 specimens): AM16164bis4, 2303A5-1 (collections CPUN).

Description: solitary, subcylindrical coral, subcircular in outline. Radial elements are free, straight, subcompacts septa with a typically stylophyllid structure. Some septal elements dissiociate at the inner edge to produce the columella. In fact, a strong spongy-papillose columella appears in depth, filling the whole axial space. The inner edge of septa is widen in transverse section and these bulges hold sharp lateral granules. This unusual organization for corals has not been described on the holotype. The septal apparatus is very regular and reveals an almost perfect hexameral symmetry with 4 or 5 distinct size orders of septa. The width of septa vary periodically from the periphery to the inner edge, which probably indicates a quite slack frame made of septal spines. The septal apparatus progressively retreats peripherally in the distal part of the corallum that shows no columella. Endotheca made of thin tabular or vesicular dissepiments. No synapticulae. An epitheca *l.s.* wraps the corallite. Wall probably parathecal.

Calicular diameter: 12.5 to 26 mm – Number of septa: 83 to 103 – Septal density: 3 to 4 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco), Trias (Carnian) of San Cassiano (Italia) and western Carpathian (Slovakia).

Fig.3.84.1 : Vue latérale du spécimen sectionné CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.2 : Vue distale du spécimen sectionné CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.3 : Spécimen photographié sur le terrain (Amellagou, Haut Atlas du Maroc)
Fig.3.84.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2303A5-1.

Fig.3.84.5 : Coupe transversale proximale en lame mince du spécimen CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.6 : Coupe transversale en profondeur du spécimen CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.7 : Détail en lame mince de l'ornementation septale du spécimen CPUN AM16164bis4.

♦

Fig.3.84.1 : Lateral view of the sectioned specimen CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.2 : Distal view of the sectioned specimen CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.3 : Specimen pictured in the field (Amellagou, High Atlas of Morocco).
Fig.3.84.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN 2303A5-1.
Fig.3.84.5 : Proximal transverse thin section of the specimen CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.6 : In-depth transverse section of the specimen CPUN AM16164bis4.
Fig.3.84.7 : Detail in transverse thin section of the septal ornamentation of the specimen CPUN AM16164bis4.

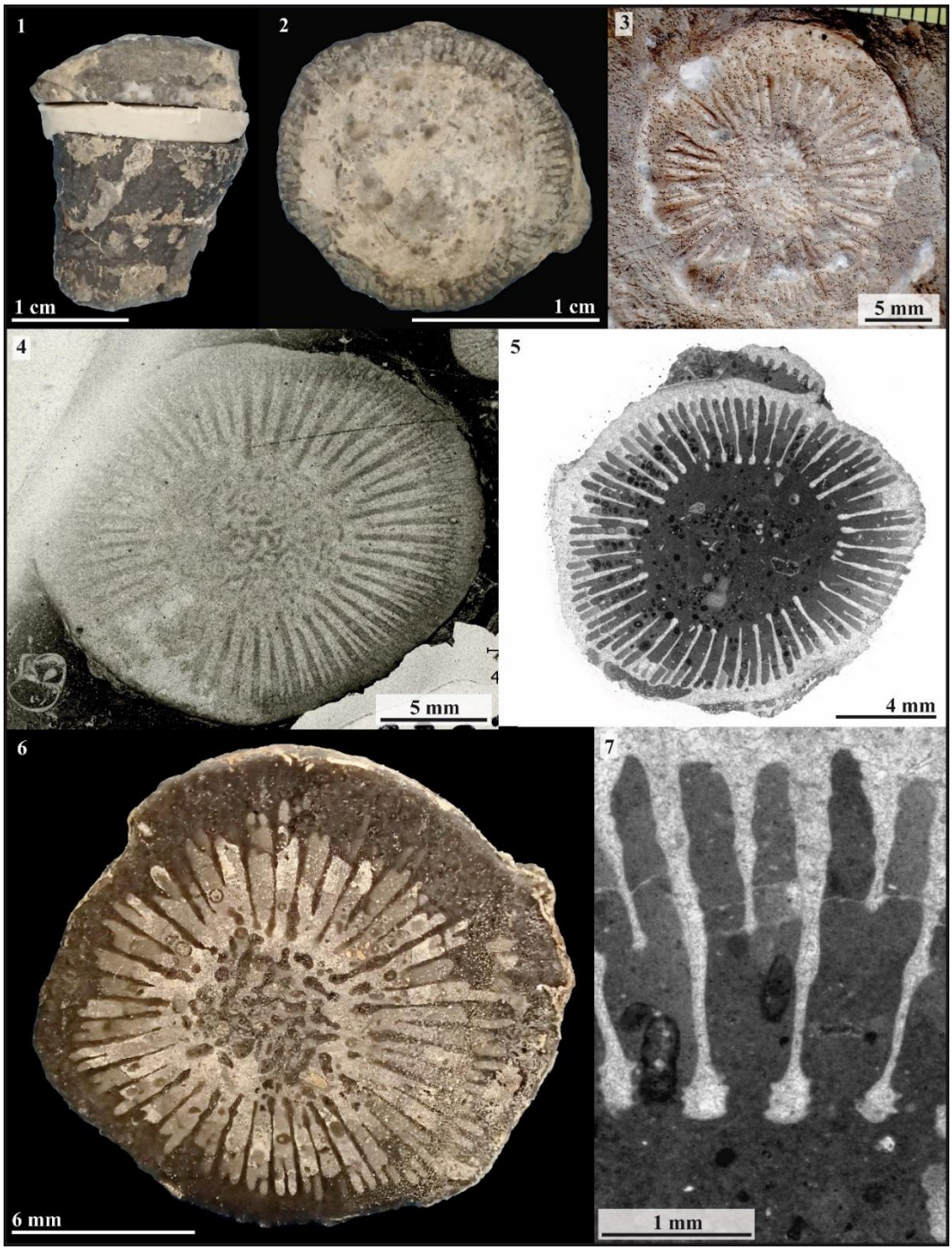


Figure 3.84 – *Protostylophyllum praenuntians*

Famille : Incertae sedis

Genre : *Pseudodiplocoenia* Alloiteau, 1958

Espèces originellement incluses *: P. lazarivensis* Alloiteau, 1958

Espèce type *: P. lazarivensis* Alloiteau, 1958 (monotypie).

Statut : disponible, valide.

Pseudodiplocoenia sp. 1

Fig. 3.85

Matériel disponible (5 spécimens): MA0504E7-8, MA0704E3-3, MA0704E4-2, MA0704E3-11, MA0904E9-2 (collection CPUN).

Description : colonie cérioïde à calices polygonaux se multipliant par gemmation extracalicinale. Les éléments radiaires sont des septes subcompacts, libres ou jointifs légèrement ondulés. Les septes de premier ordre sont souvent liés à une columelle pariétale poreuse et montrent parfois une tendance cunéiforme. Muraille probablement septothécale, tectiforme en surface de la colonie, produisant en section une ligne zigzaguée caractéristique entre les différents calices. Endothèque faite de dissépiments vésiculeux éparses. Pas de synapticules.

Diamètre des calices (Cd) : 2,5 à 6,1 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3 à 7 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 26 – Densité septale (Sd) : 5 à 6 par 2 mm

Rapports et différences : diffère de *Kompsasteria* Roniewicz 1989, *Rhaetiastrea* Roniewicz 1974, *Septastraeopsis* Alloiteau 1953 et *Sakalavastraea* Alloiteau 1958 par le mode de gemmation extracalicinal (et aussi la columelle pariétale poreuse par rapport aux deux premiers genres).

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Koudiat Ech Chehem (Plateau de Guigou, Maroc).

♦

Studied material (5 specimens): MA0504E7-8, MA0704E3-3, MA0704E4-2, MA0704E3-11, MA0904E9-2 (collection CPUN).

Description: cerioid colony with polygonal calices multiplying by extracalicular budding. Radial elements are subcompact, free or joined, slightly wavy septa. The S1 septa are generally linked to a porous parietal columella and they sometimes look cuneiform. The wall is probably septothecal, tectiform in distal parts and producing in section a characteristic zigzag line between the different calices. Endotheca made of sparse vesicular dissepiments. No synapticulae.

Calicular diameter: 2.5 to 6.1 mm – Distance between calices centers: 3 to 7 mm – Number of septa: approximately 26 – Septal density: 5 to 6 per 2 mm

Similarities and differences: differs from *Kompsasteria* Roniewicz 1989, *Rhaetiastrea* Roniewicz 1974, *Septastraeopsis* Alloiteau 1953 and *Sakalavastraea* Alloiteau 1958 by its extracalicinal mode of budding (and also by its parietal porous columella in comparison to the first two genera cited above).

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Koudiat Ech Chehem (Guigou plateau, Morocco).

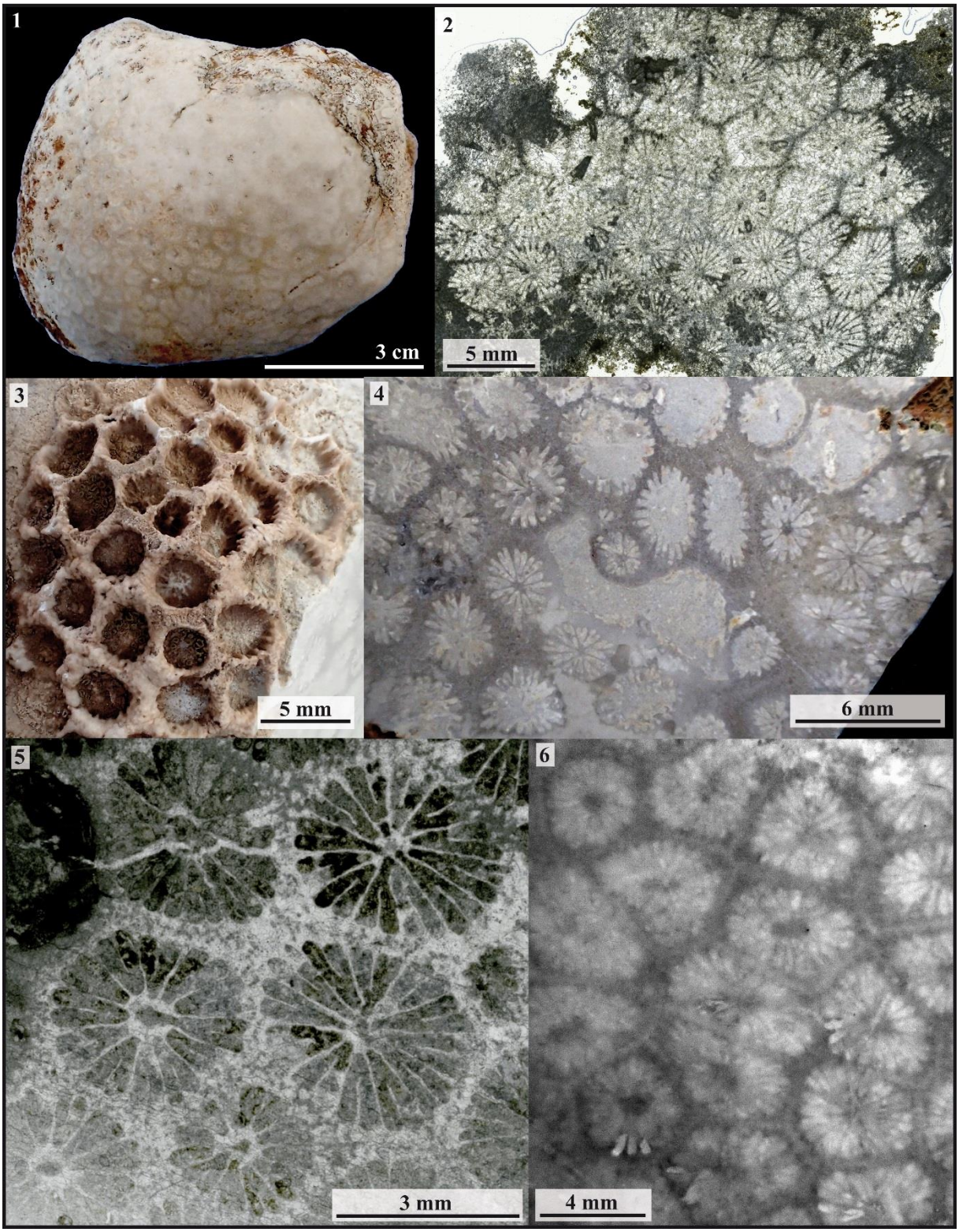


Figure 3.85 – *Pseudodiplocoenia* sp. 1

Fig.3.85.1 : Vue distale du spécimen CPUN MA0904E9-2.
Fig.3.85.2 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN MA0704E4-2.
Fig.3.85.3 : Vue distale du spécimen CPUN MA0704E3-3.
Fig.3.85.4 : Section transversale polie dans le spécimen CPUN MA0704E3-3.
Fig.3.85.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0704E3-3.
Fig.3.85.6 : Section polie transversale dans le spécimen CPUN MA0904E9-2 avec une ligne claire séparant les murailles des différents calices.

♦

Fig.3.85.1 : Distal view of the specimen CPUN MA0904E9-2.
Fig.3.85.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA0704E4-2.
Fig.3.85.3 : Distal view of the specimen CPUN MA0704E3-3.
Fig.3.85.4 : Polished transverse section in the specimen CPUN MA0704E3-3.
Fig.3.85.5 : Transverse thin section of the specimen MA0704E3-3.
Fig.3.85.6 : Transverse polished section in the specimen CPUN MA0904E9-2 with a bright line separating the walls of the different calices.

Famille : Reimaniphylliidae Melnikova, 1975
Remarque: Le genre est attribué aux Reimaniphyllidae plutôt qu'aux Coryphyllidae sur la base des dimensions des unités structurales associées aux zigzags de la ligne médioseptale en réference au tableau de Roniewicz et Stanley (2009), p. 469
Genre : Retiophyllia sensu Roniewicz, 1989
Statut : disponible, valide.

Retiophyllia sensu Roniewicz, 1989 sp. 1

Fig. 3.86

Matériel disponible (trois spécimens): DA2705E1, DA2705E2, DA2705E7, DA2805E7.

Description : corail phacéloïde à polypiérites subcylindriques se multipliant par bourgeonnement extracalicinal parietal semblable à celui décrit pour *Placophyllia* par Beauvais 1976. Costoseptes compacts, libres ou jointifs au bord interne (premier ordre de grandeur), droits ou zigzagués, organisés en trois ou quatre ordres de grandeur distincts. Les S1 et la majorité des S2 se caractérisent par une section bicunéiforme en coupe transversale et des faces latérales ornées de rares granules discrets et irréguliers. Leur bord interne est parfois clairement rhopaloïde. On devine une ligne zigzaguée dans le plan médio-septal. Les septes de quatrième ordre sont le plus souvent droits et fins, avec des faces latérales lisses alors que certains S3 présentent parfois un épaississement en partie externe créant une forme intermédiaire entre les septes d'ordres inférieurs et ceux d'ordre supérieur. Muraille parathécale absente ou très lacunaire. Une épithèque vraie enveloppe le système septal. L'endothèque est bien développée avec de nombreux dissépiments vésiculeux fins en périphérie reposants sur la face interne de l'épithèque et des dissépiments tabuloïdes réguliers plongeant vers le centre du calice. Pas de columelle, ni de synapticules.

Diamètres des calices (Cd) : 4 à 10 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 6 à 10 mm – Nombre de septes (Ns): 32 à 48 – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Rapports et différences : ce taxon se différencie des espèces triasiques par son plus petit nombre de septes, un mode de croissance extracalicinal pariétal, la rareté et l'irrégularité de son ornementation septale, un espacement généralement plus « lâche » entre les calices, ainsi que par l'absence de muraille septothécale continue. Il se différencie également de *R. ahraboutensis* Beauvais 1986 pour cette dernière raison ainsi que par des septes plus longs qui remplissent davantage l'espace axial.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de la vallée du Ziz - Bin El Ouidane (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remark: the genus is attributed to the Reimaniphylliidae rather than the Coryphylliidae on the basis of the dimensions of the structural units associated with the mid-septal zigzag line according to the table of Roniewicz & Stanley (2009) p.469.

Studied material (trois specimens): DA2705E1, DA2705E2, DA2705E7, DA2805E7.

Description: phaceloid coral with subcylindrical corallites growing by extracalicular parietal increase similar to those described for *Placophyllia* by Beauvais 1976. Costosepta compact, free or linked by their inner edge (first size-order of septa), straight or wavy, structured in three or four distinct size-orders. S1 and the most of the S2 are characterized by a bicuneiform transverse section and lateral faces showing rare small and irregular granules. Their inner edge is sometimes clearly rhopaloïd. Mid-septal line in zigzag can be guessed. The fifth order septa are generally straight and thin with smooth lateral faces although some S3 show a thickening in their external part suggesting a transitional form between septa of lower and upper levels of order. Parathecal wall absent or sparse and incomplete. A true epitheca encloses the corallite. Endotheca is well developed, made of thin vesicular dissepiments in periphery backing onto the inner side of the epitheca, and thin and regular tabular dissepiments dipping into the center of the calix. No columella, nor synapticulae.

Calicular diameter: 4 to 10 mm – Distance between calices centers: 6 to 10 mm – Number of septa: 32 to 48 – Septal density: 5 for 2 mm

Similarities and differences: differs from the triassic species by its smaller number of septa, an extracalicular parietal growth mode, an irregular and sparse septal ornamentation, a distance between calices generally greater and the lack of continuous septothecal wall. This taxon also differs from *R. ahraboutensis* Beauvais 1986 by the lack of continuous septothecal wall and also by longer S1 septa that greater fill the axial space.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Ziz valley – Bin El Ouidane (High Atlas of Morocco).

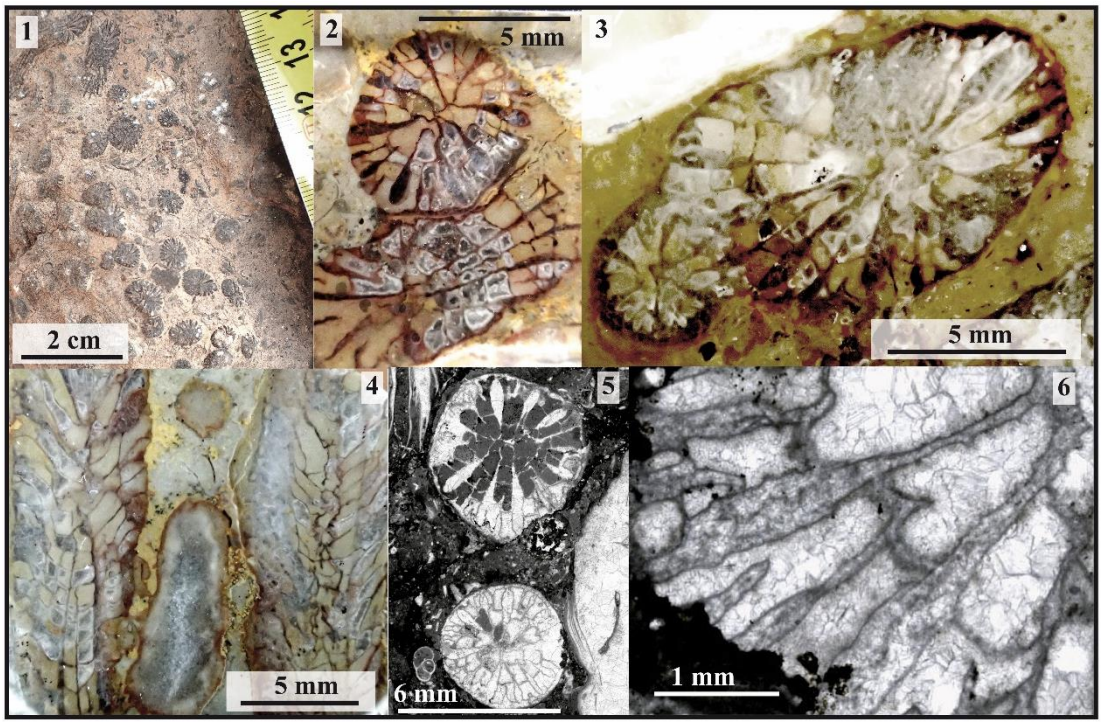


Figure 3.86 – *Retiophyllia* sp. 1

Fig.3.86.1 : *Retiophyllia* sp. 1 photographié sur le terrain (Bin El Ouidane, Maroc).
Fig.3.86.2 : Coupe transversale dans le spécimen CPUN DA2705E1.
Fig.3.86.3 : Détail du mode de bourgeonnement extracalicinal (spécimen CPUN DA2705E1).
Fig.3.86.4 : Coupe longitudinale dans le spécimen CPUN DA2705E1.
Fig.3.86.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA2705E7-1.
Fig.3.86.6 : Détail en coupe transversale des lignes médio-septales zigzaguées du spécimen CPUN DA2805E7.

♦

Fig.3.86.1 : *Retiophyllia* sp. 1 pictured in the field (Bin El Ouidane, Morocco).
Fig.3.86.2 : Transverse section in the specimen CPUN DA2705E1.
Fig.3.86.3 : Detail of extracalicular budding in the specimen CPUN DA2705E1.
Fig.3.86.4 : Longitudinal section the specimen CPUN DA2705E1.
Fig.3.86.5 : Transverse thin section in the specimen CPUN DA2705E7-1.
Fig.3.86.6 : Detail in transverse section showing zig-zag mid-septal line in the specimen CPUN DA2805E7.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Rodinosmilia* Beauvais, 1986
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type, *Rodinosmilia elegantula* Beauvais, 1986
Espèce type : *Rodinosmilia elegantula* Beauvais, 1986, par désignation originale.
Remarques: attribué par Beauvais (1986) à la sous-famille des Pachycoeniinae M. Beauvais, 1977, donné ensuite comme synonyme des Heterocoeniidae Oppenheim, 1930. Néanmoins, ces derniers sont décrits comme coloniaux à l'exception de ce genre et de *Hexasmiliopsis* Löser, 2008. Le genre est ensuite placé par Stolarski, 1996 dans la nouvelle famille des Gardineriidae, réattribution qui n'est pas reconnue valide par Federowski, 1997 et même pas considérée par Löser, 2008. La structure septale dépourvue d'ornementation sur les faces latérales et les détachements d'épines septales au bord interne nous incitent à le réattribuer aux Stylophyllidae.
Statut : disponible, valide.

Rodinosmilia elegantula Beauvais, 1986

Fig. 3.87

Matériel inclus à l'origine : 7 spécimens des collections Menchikoff et Dubar provenant tous du Domérien du Bou Dahar, Beni Tadjit (Maroc), matériel décrit et figuré par Beauvais (1986).
Désignation du type porte-nom : Holotype : MNHN R11608 désignation originale.
Localité type et paratypes: Domérien du Bou Dahar, Beni Tadjit (Maroc)

Synonymie :

v. 1986 *Rodinosmilia elegantula* - Beauvais, p. 22, pl. 4 fig. 2 et text fig. 11-12

Matériel disponible (7 spécimens): holotype R11608 (collections MNHN), AM 16132-2, AM16178-12, AM16179-14, AM 16188-1, AM 16188-16, AM 16188-30 (collections CPUN)

Description : corail solitaire, cératoïde à subcylindrique, droit ou légèrement arqué. Septes libres, compacts, généralement droits bien que quelques septes courbés s'observent localement dans certains échantillons. La lumière du calice est divisée en lobes égaux par les six septes majeurs qui confèrent au lumen une forme de rosace en coupe transversale marquée par une symétrie radiaire d'ordre 6. Les faces latérales des septes sont lisses ou finement granulées. Les six septes de premier ordre de grandeur (S1) possèdent un bord distal et un bord interne lisses alors que les septes d'ordres supérieurs présentent de larges dents trabéculaires régulièrement disposées et orientées vers le bas sur leur bord interne. Les bords interne et distal sont en continuité, chaque septe venant mourir en biseau sur la partie haute du calice pour disparaître totalement sur les vues les plus distales. Quatre ordres de grandeur géométriques peuvent être distingués (S2, S3, S4 et S5) parmi les septes qui croissent à l'intérieur des lobes formés par les S1 avec la particularité pour les septes les plus proches des S1 d'être apophysaux et de croître sur les faces latérales de ces derniers. Le bord interne des septes est parfois rhopaloïde. Endothèque présente sous forme de dissépiments rares et répartis de façon irrégulière. Pas de synapticule. La muraille semble parathécale.

Diamètre du calice : 8,2 à 19,1 mm – Nombre de septes : 82 à 97 (129 par extrapolation) – Densité septale : 10 à 12 par 5 mm

Rapports et différences : en comparaison avec les genres crétacés *Tiarasmilia* et *Hexasmilia* les septes apophysaires ne sont pas développés en direction du bord interne des septes.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Haut Atlas marocain (Bou Dahar, Beni Tadjit et Amellagou) et de Calabre (Italie).

♦

Remark: attributed by Beauvais (1986) to the sub-family Pachycoeniinae M. Beauvais, 1977, considered after as synonym of Heterocoeniidae Oppenheim, 1930 that are described as colonials except *Hexasmiliopsis* Löser 2008. The genus is moved by Stolarski (1996) to its new family Gardineriidae, revision that is not recognized by Federowski (1997) nor by Löser (2008). The smooth lateral faces of septa and the septal spines detachements at the inner edge incite us to reattribute this species to the Stylophyllidae.

Studied material (7 specimens): holotype R11608 (collections MNHN), AM16132-2, AM16178-12, AM16179-14, AM 16188-1, AM 16188-16, AM 16188-30 (collections CPUN)

Description: solitary coral, ceratoid to subcylindrical, straight or slightly curved. Septa free, compact, usually straight although a few curved septa can be locally observed in some samples. The lumen of the calix is divided in equal lobes by the six main septa, conferring at the lumen a typical rosette-like shape in transverse section characterized by a radial six-folded symmetry. Lateral faces of septa are smooth or finely granulated. The six first-order septa (S1) present smooth distal and inner edges whereas the septa of superior orders show wide monotrabecular spines regularly arranged and oriented downward along their inner edge and each of these septa is beveled in the higher part of the calix, making their distal and inner edge in continuity, and disappearing in the very distal views. Four geometrical orders can be distinguished (S2, S3, S4 and S5) among the septa growing into the lobes formed by the S1 with the particularity for the ones closest to the S1 to grow directly on the lateral faces of these S1. Endotheca is present in the form of rare and irregularly distributed dissepiments. Synapticulae absent. The wall seems to be parathecal.

Calicular diameter: 8.2 to 19.1 mm – Number of septa: 82 to 97 (129 by extrapolation) – Septal density: 10 to 12 for 5 mm

Similarities and differences: in comparison to Cretaceous genera *Tiarasmilia* and *Hexasmilia* apophysal septa are not developed toward internal edge of septa

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou and Bou Dahar (Beni Tadjit) in High Atlas of Morocco; Pliensbachian of Caloveto (Calabria, Italy).

Fig.3.87.1 : Vue en perspective de l'holotype MNHN R11608.
Fig.3.87.2 : Vue distale du spécimen CPUN AM16188-1.
Fig.3.87.3 : Coupe transversale du spécimen CPUN AM16188-30.
Fig.3.87.4 : Coupe transversale du spécimen CPUN AM16188-1.
Fig.3.87.5 : Dessin de l'appareil septal du spécimen CPUN AM16188-1.
Fig.3.87.6 : Détail d'un système de l'appareil septal du spécimen CPUN AM16188-1. Les numéros correspondent aux différents ordres géométriques pouvant être distingués.

♦

Fig.3.87.1 : Perspective view of the holotype MNHN R11608.
Fig.3.87.2 : Distal view of the specimen CPUN AM16188-1.
Fig.3.87.3 : Transverse section of the specimen CPUN AM16188-30.
Fig.3.87.4 : Transverse section of the specimen CPUN AM16188-1.
Fig.3.87.5 : Drawing of septal apparatus of the specimen CPUN AM16188-1.
Fig.3.87.6 : Detail of a single system in sample CPUN AM16188-1 septal apparatus. The different numbers correspond to the different size orders of septa that can be distinguished.

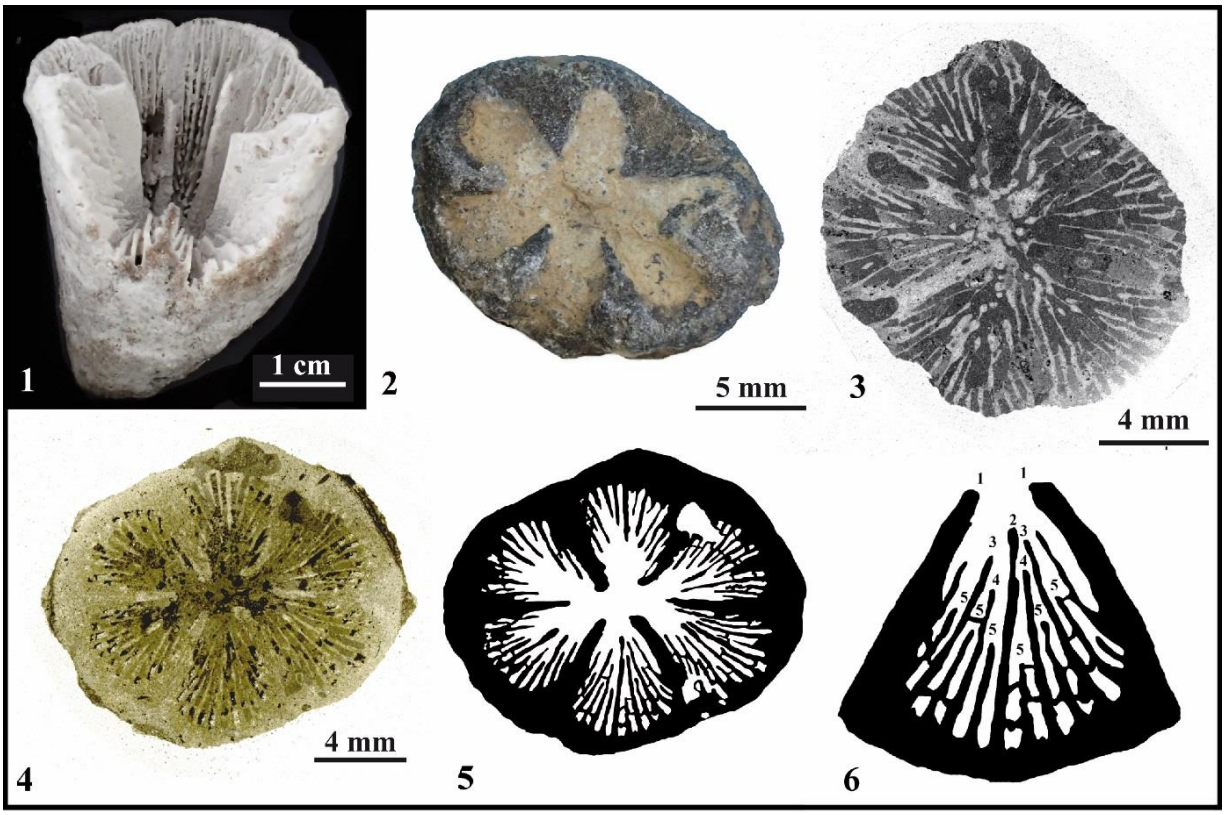


Figure 3.87 – *Rodinosmilia elegantula*

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : *Siderosmilia* Beauvais, 1986
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type.
Espèce type : *Siderosmilia toarciensis* Beauvais, 1986, p. 50, pl. 13 fig. 2; par désignation originale.
Synonymie :
? *Thecosmilia* Milne Edwards, 1848
Statut : disponible, valide.

Siderosmilia toarciensis Beauvais, 1986

Fig. 3.88

Synonymie :

v. 1986 *Siderosmilia toarciensis* - Beauvais, p. 50, pl. 13 fig. 2.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype R11637 (collections MNHN).

Description: corail phacéloïde à polypiérites isolés et subcirculaires ou groupés en séries de 2-3 calices partageant des septes de vallée. Côtes subégales partiellement couvertes par une épithèque plissée. Bourgeonnement intracalicinal marginal avec réjuvénescences. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes libres, confluents ou non, compacts, dépourvus de pennules, généralement courbés, inégaux. Le bord distal des éléments radiaires porte des dents aigües régulièrement espacées. Le bord interne porte des petites dents et les faces latérales portent des granules aigües souvent disposées symétriquement de part et d'autre d'un même septe. Pas de pali. La microstructure correspond à des trabécules bien centrées. Symétrie radiale et bilatérale, cette dernière marquée par la courbure des septes et l'allongement de la fossette calicinale. Endothèque faite de dissépiments fins et moyennement nombreux. Pas de columelle mais une petite fossette. Synapticules possiblement présents dans la structure de la muraille.

Diamètre des calices (Cd) : 8 à 16,5 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 60 – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Rapports et différences : *Margarosmilia* ne possède pas de connexions lamellaires par des septes de vallées. *Siderosmilia* est très proche de *Thecosmilia* et s'en distingue par une tendance à produire des granules septaux orientés dans des directions variables alors qu'ils sont plus strictement orientés perpendiculairement au plan septal chez les montlivaltides typiques. Une synonymie entre les deux genres est fortement suspectée.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur de Moulay Idriss (Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype R11637 (collections MNHN).

Description: phaceloid corallum with corallites isolated and subcircular or grouped in series of 2-4 calices linked with valley septa. Subequal costae partly covered by a wrinkled epitheca. Intracalicular marginal increase with rejuvenescence. Radial elements are compact, non pennular costo-septa, free, non-confluent to confluent, bicuneiform, mostly curved but also straight, unequal. Distal edge with acute regularly spaced teeth, inner edge with small teeth, lateral faces with acute granules often prominent in symmetry on both faces of the septum. No pali. Microstructure of well centred trabeculae. Radial symmetry and bilateral symmetry marked by curvature of septa and elongation of the fossa. Endotheca of thin and moderately numerous dissepiments. No columella but a small fossa. Synapticules possibly present in the construction of the wall.

Calicular diameter: 8 to 16.5 mm – Number of septa: approximately 60 – Septal density: 5 per 2 mm

Similarities and differences: *Margarosmilia* lacks the lamellar linkage. *Siderosmilia* is very close of *Thecosmilia*, perhaps a particularity to produce spinose septal granules radiating in multiples directions when it is more strictly oriented perpendicularly to the septal plan in typical montlivaltids. We suspect a synonymy between the two genera.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Moulay Idriss (Morocco).

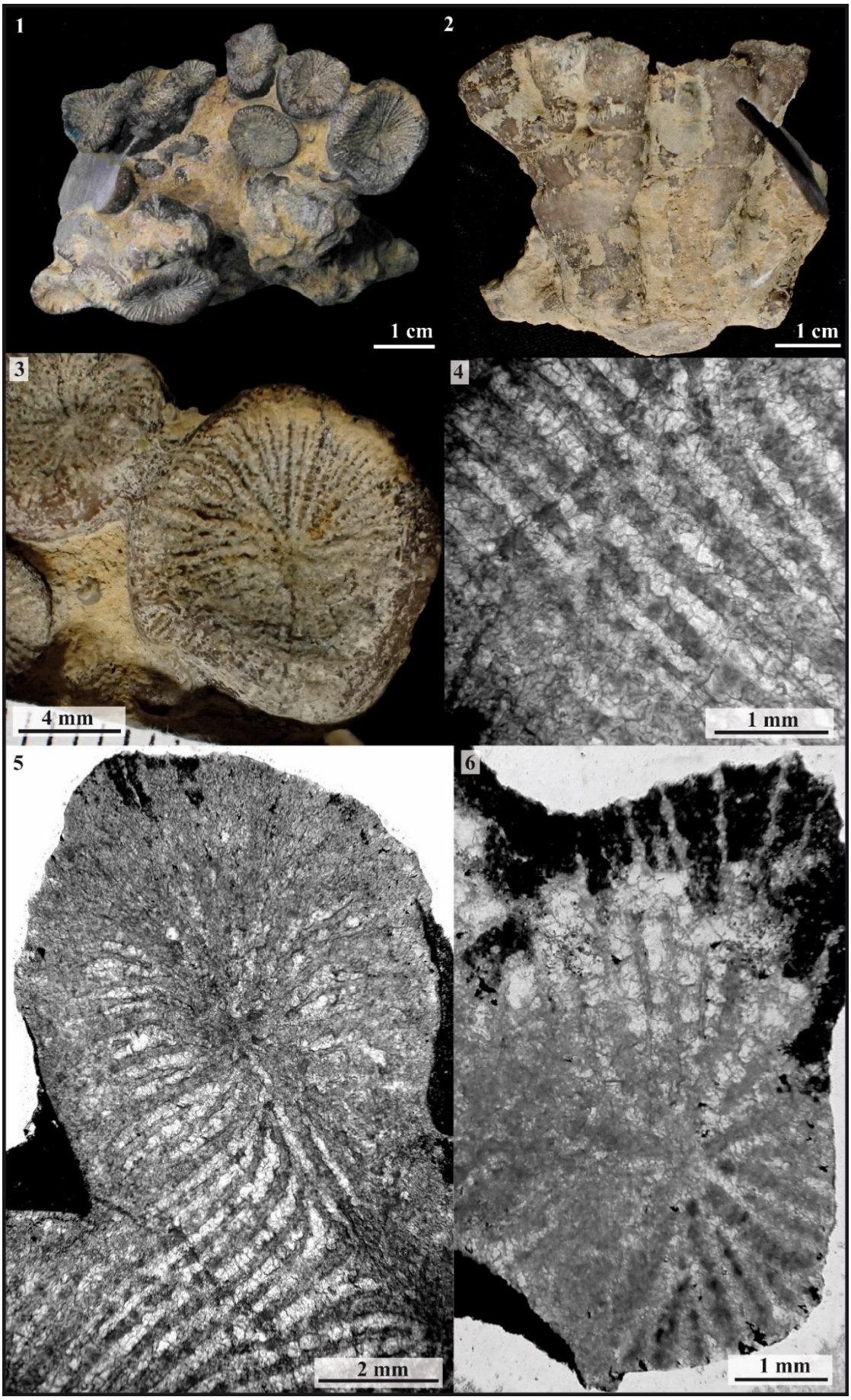


Figure 3.88 – *Siderosmilia toarciensis*

Fig.3.88.1 : Vue distale de l'holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.2 : Vue latérale de l'holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.3 : Calice en vue distale de l'holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.4 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.5 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.6 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11637.

♦

Fig.3.88.1 : Distal view of the holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.2 : Lateral view of the holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.3 : Calice in distal view of the holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.4 : Transverse thin section of the holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.5 : Transverse thin section of the holotype MNHN R11637.
Fig.3.88.6 : Transverse thin section of the holotype MNHN R11637.

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Stylophyllopsis* Frech, 1890
Espèces originellement incluses : *S. polyactis* Frech, 1890*, S. zitteli* Frech, 1890*, S. lindstroemi* Frech, 1890*, S. caespitosa* Frech, 1890, *S. rudis* Emmrich, 1853.
Espèce type : *Stylophyllopsis polyactis* Frech, 1890: 48, pl.12, fig. 3, pl. 5, fig.17-23; désignation subséquente par Diener, 1921.
Statut : disponible, valide.

Stylophyllopsis sp. 1

Fig. 3.89

Matériel disponible (6 spécimens): PFPyr 6-7, 8, 9, 10, 11, 16 (collections CPUN).

Description: corail solitaire discoïde à fungiforme présentant une cicatrice d'adhérence circulaire sur sa face inférieure. Les éléments radiaires sont des costoseptes subcompacts, droits, libres, à structure septale stylophyllide produisant des variations périodiques d'épaisseur en coupe transversale au niveau des épines septales, ces dernières se détachant parfois au bord interne du septe. Endothèque formée de rares dissépiments périphériques. Pas de synapticules observés. Une épithèque *l.s.* plissée concentriquement recouvre la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 20 à 33 mm – Nombre de septes (Ns) : 60 à 70 – Densité septale (Sd) : 4 à 5 par 5 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Col d'Estivère et environs (Pyrénées, France).

♦

Studied material (6 specimens): PFPyr 6-7, 8, 9, 10, 11, 16 (collections CPUN).

Description: solitary, discoid to fungiform corallum showing a circular adhesion scar on its lower face. Radial elements are subcompact, straight, free costosepta with stylophyllid septal structure that produce periodical fluctuations in width of septa in transverse section and sometimes project in the axial space at the inner edge. Endotheca made of rare peripheral dissepiments. No synapticulae observed. A concentrically wrinkled epitheca *l.s.* covers the external part of the corallum.

Calicular diameter: 20 to 33 mm – Number of septa: 60 to 70 – Septal density: 4 to 5 per 5 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of the Estivère pass and surrounding areas (Pyrenees, France).

Fig.3.89.1 : Vue distale du spécimen CPUN PFPyr6-7.
Fig.3.89.2 : Vue latérale du spécimen CPUN PFPyr6-7.
Fig.3.89.3 : Vue proximale du spécimen CPUN PFPyr6-7.
Fig.3.89.4 : Section transversale basale polie du spécimen CPUN PFPyr6-8.
Fig.3.89.5 : Section transversale distale polie du spécimen CPUN PFPyr6-8 (détail de la structure septale).
Fig.3.89.6 : Section transversale polie du spécimen CPUN PFPyr6-10.
Fig.3.89.7 : Section transversale polie du spécimen CPUN PFPyr6-11 (détail de la structure septale).

♦

Fig.3.89.1 : Distal view of the specimen CPUN PFPyr6-7.
Fig.3.89.2 : Lateral view of the specimen CPUN PFPyr6-7.
Fig.3.89.3 : Proximal view of the specimen CPUN PFPyr6-7.
Fig.3.89.4 : Transverse proximal polished section of the specimen CPUN PFPyr6-8.
Fig.3.89.5 : Transverse distal polished section of the specimen CPUN PFPyr6-8 (detail of septal structure).
Fig.3.89.6 : Transverse polished section of the specimen CPUN PFPyr6-10.
Fig.3.89.7 : Transverse polished section of the specimen CPUN PFPyr6-11 (detail of septal structure).

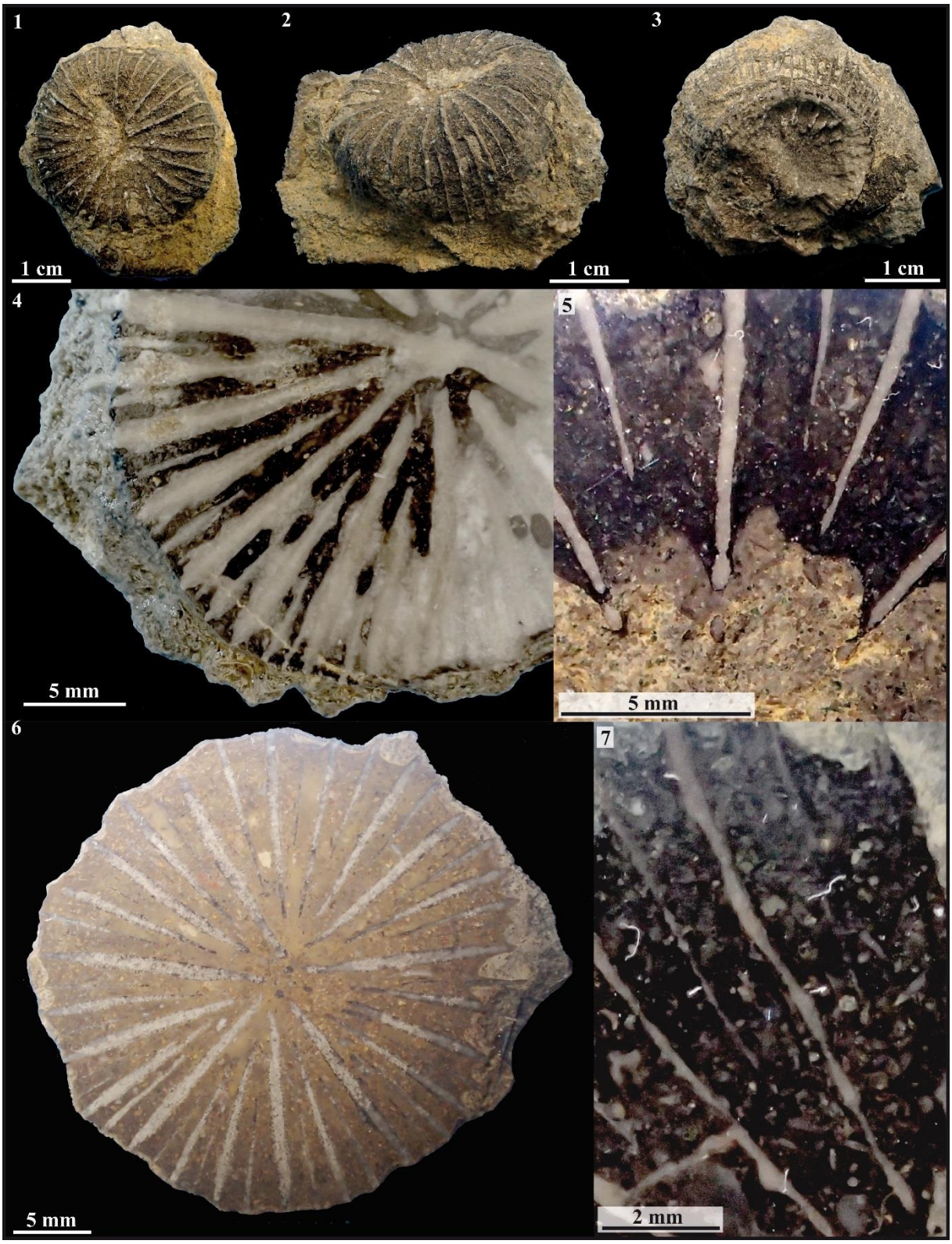


Figure 3.89 – *Sylophyllopsis* sp. 1

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Stylophyllopsis* Frech, 1890
Espèces originellement incluses : *S. polyactis* Frech, 1890*, S. zitteli* Frech, 1890*, S. lindstroemi* Frech, 1890*, S. caespitosa* Frech, 1890, *S. rudis* Emmrich, 1853.
Espèce type : *Stylophyllopsis polyactis* Frech, 1890: 48, pl.12, fig. 3, pl. 5, fig.17-23; désignation subséquente par Diener (1921).
Statut : disponible, valide.

Stylophyllopsis sp. 2

Fig. 3.90

Matériel disponible (13 spécimens): lot 1279 des collections privées de Marc Chesnier (collection MC).

Description: polypier solitaire cylindroconique. Les éléments radiaires sont des costoseptes légèrement exserts, droits, libres ou jointifs à structure septale stylophyllide produisant des variations d'épaisseur régulières de la périphérie au bord interne des septes. Le bord distal est festonné et le bord interne est orné d'épines septales dissociées qui se projettent dans le lumen et produisent une columelle pariétale papilleuse bien exprimée. Symétrie radiaire. Endothèque faite de dissépiments. Pas de synapticules. Muraille de nature indéfinie. Une épithèque épicostale *l.s.* plissée enveloppe le polypier.

Diamètre des calices (Cd) : 16 à 18 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 62 – Densité septale (Sd) : 3 - 4 par 2 mm

Rapports et différences : le rapport de ce taxon avec les nombreuses autres espèces au sein du genre *Stylophyllopsis* doit être réalisé.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de Brûlon (Sarthe ; France).

♦

Studied material (13 specimens): batch 1279 from private collections of Marc Chesnier (collectionMC).

Description: solitary, cylindroconical corallum. Radial elements are slightly exsert, straight, free or joined costosepta with stylophyllid structure that produce regular variations in width of septa from the periphery to the inner edge. The distal edge is festooned and the inner edge show dissociated septal spines that project in the lumen and produce a well expressed papillose parietal columella. Radial symmetry. Endotheca dissepimental. No synapticulae. Wall of unknown nature. A wrinkled epicostal epitheca *l.s.* wraps the corallum.

Calicular diameter: 16 to 18 mm – Number of septa: approximately 62 – Septal density: 3 - 4 per 2 mm

Similarities and differences: the distinction between this taxon and the others species of *Stylophyllopsis* is still to be investigated.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Brûlon (Sarthe; France).

Fig.3.90.1 : Vue proximale d'un spécimen du lot MC 1279.
Fig.3.90.2 : Vue distale du spécimen précédent.
Fig.3.90.3 : Vue proximale d'un spécimen du lot MC 1279.
Fig.3.90.4 : Vue distale du spécimen précédent.
Fig.3.90.5 : Vue distale latérale d'un spécimen du lot MC 1279.
Fig.3.90.6 : Vue distale (détail) d'un spécimen du lot MC 1279.

♦

Fig.3.90.1 : Proximal view of one specimen from the batch MC 1279.
Fig.3.90.2 : Distal view of the previous specimen.
Fig.3.90.3 : Proximal view of one specimen from the batch MC 1279.
Fig.3.90.4 : Distal view of the previous specimen.
Fig.3.90.5 : Distal lateral view of one specimen from the batch MC 1279.

Fig.3.90.6 : Distal view (detail) one specimen from the batch MC 1279.

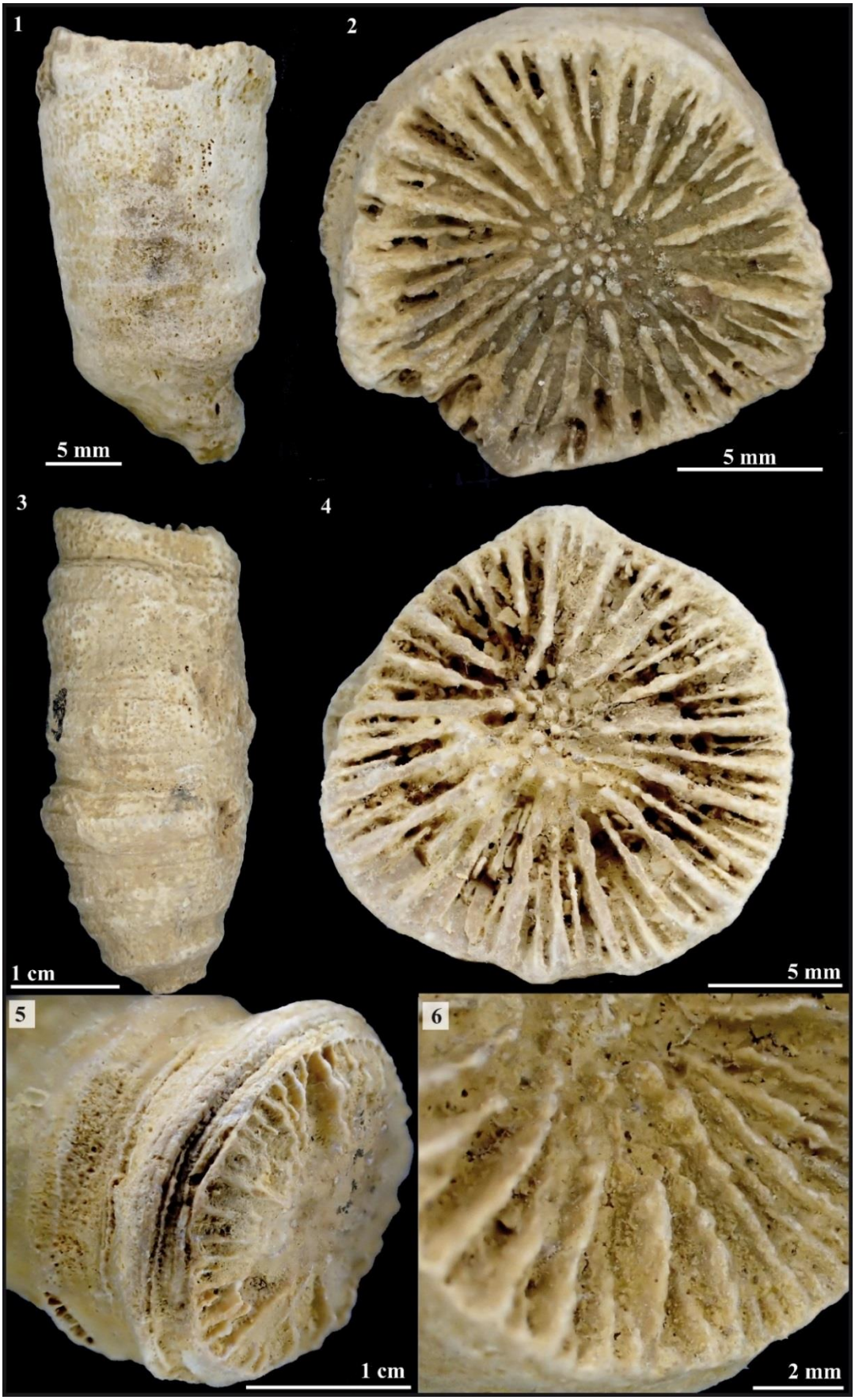


Figure 3.90 – *Stylophyllopsis* sp. 2

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Stylophyllopsis* Frech, 1890
Espèces originellement incluses : *S. polyactis* Frech, 1890*, S. zitteli* Frech, 1890*, S. lindstroemi* Frech, 1890*, S. caespitosa* Frech, 1890, *S. rudis* Emmrich, 1853.
Espèce type : *Stylophyllopsis polyactis* Frech, 1890: 48, pl.12, fig. 3, pl. 5, fig.17-23; désignation subséquente par Diener (1921).
Statut : disponible, valide.

Stylophyllopsis vetusum (Beauvais, 1986)

Fig. 3.91

Synonymie :

v. 1986 *Epistreptophyllum vetusum* Beauvais p. 56 pl. 15, fig. 6 et 7.

Matériel disponible (1 spécimen): l'holotype R11648 (collections MNHN).

Description: polypier subcylindrique à calice elliptique présentant un plateau calicinal convexe avec une légère dépression axiale. Les éléments radiaires sont des costoseptes subcompacts droits ou légèrement courbés, libres ou jointifs à structure septale stylophyllide. Nous n'avons pas observé de pennules decrites par Beauvais, 1986. Les épines septales qui structurent les septes se détachent au bord interne et produisent une columelle papilleuse faible. Symétrie radiaire et bilatérale suivant l'élongation du calice. Endothèque faite de nombreux dissépiments. Synapticules non observés. Epithèque l.s. présente.

Diamètre des calices (Cd) : 17 à 20 mm – Densité septale (Sd) : 4 à 7 par 2 mm

Remarque : le matériel inclus à l'origine dans Beauvais (1986) consiste en un lot hétérogène dont l'holotype appartient aux Stylophyllidae comme sa structure septale en témoigne. L'un des paratypes dans le lot MNHN.F.A32021 semble appartenir au genre *Proleptophyllia*. Aucun spécimen ne présente les caractères du genre *Epistreptophyllum*.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Jebel Bou Dahar (Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): the holotype R11648 (collections MNHN).

Description: subcylindrical corallum, elliptical in outline, with convex calicular plateau showing a slightly depressed fossa. Radial elements are subcompact, straight or slightly curved, free or joined costosepta with stylophyllid structure. We did not observed the pennulae described by Beauvais, 1986. Septal spines in the frame of septa project at the inner edge in the axial space and produce a weak parietal papillose columella. Radial symmetry and bilateral symmetry following the calicular elongation. Endotheca made of numerous dissepiments. Synapticulae not observed. Epitheca *l.s.* present.

Calicular diameter: 17 to 20 mm – Septal density: 4 to 7 per 2 mm

Remark: the original material described in Beauvais, 1986 consists in a heterogeneous batch. The holotype belongs to the Stylophyllidae because of its septal structure. One of the paratypes (within the batch MNHN.F.A32021) seems to be a *Proleptophyllia*. None of the specimens shows the typical characters of the genus *Epistreptophyllum*.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel Bou Dahar (Morocco).

Fig.3.91.1 : Vue distale de l'holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.2 : Vue latérale de l'holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.3 : Vue latérale de l'holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.4 : Vue distale périphérique de l'holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.5 : Détail en vue distale de l'holotype MNHN R11648.

♦

Fig.3.91.1 : Distal view of the holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.2 : Lateral view of the holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.3 : Lateral view of the holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.4 : Distal peripheral view of the holotype MNHN R11648.
Fig.3.91.5 : Detail in distal view of the holotype MNHN R11648.

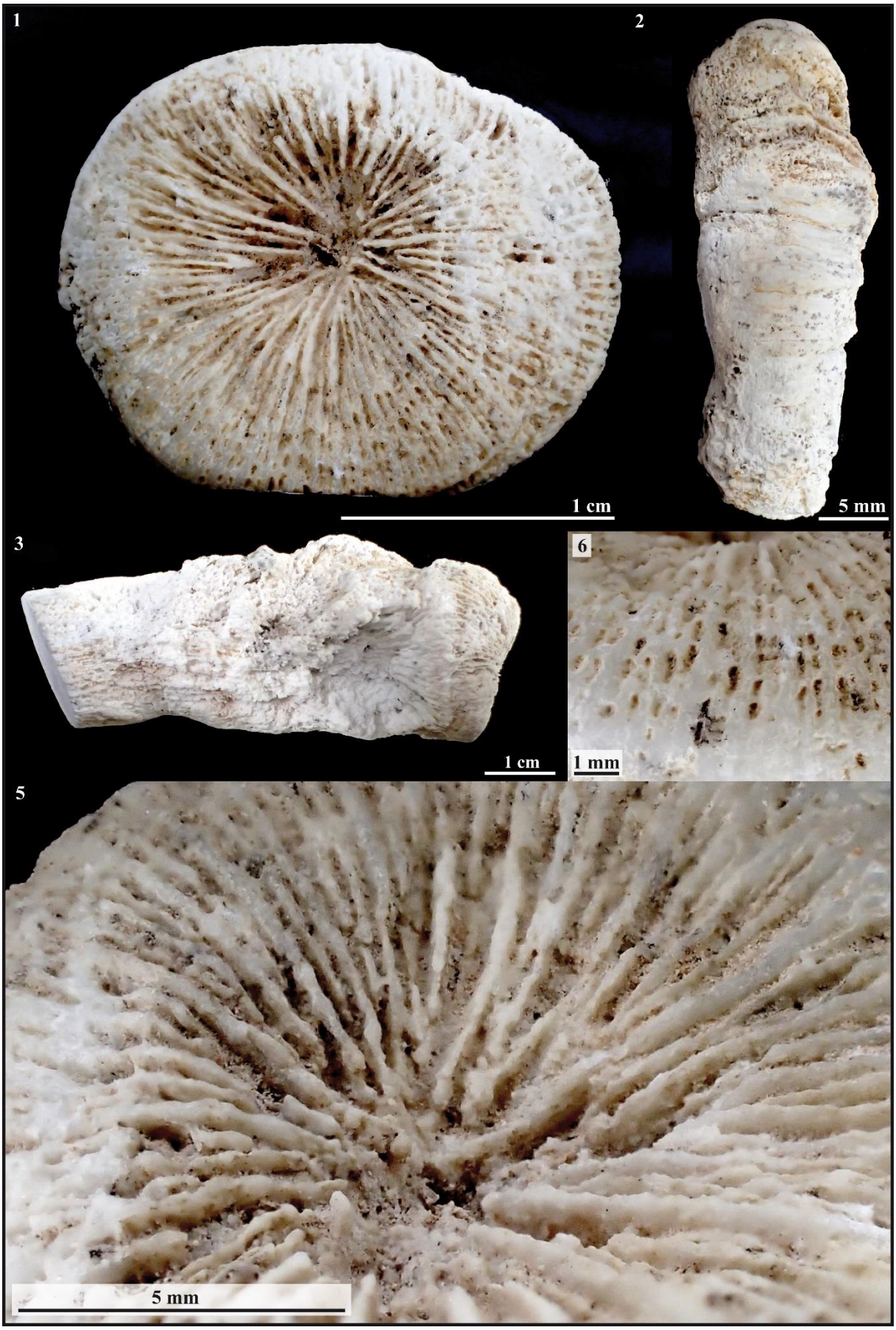


Figure 3.91 – *Stylophyllopsis vetusum*

Famille : Stylophyllidae Frech, 1890
Genre : *Stylophyllopsis* Frech, 1890
Espèces originellement incluses : *S. polyactis* Frech, 1890*, S. zitteli* Frech, 1890*, S. lindstroemi* Frech, 1890*, S. caespitosa* Frech, 1890, *S. rudis* Emmrich, 1853.
Espèce type : *Stylophyllopsis polyactis* Frech, 1890: 48, pl.12, fig. 3, pl. 5, fig.17-23; désignation subséquente par Diener (1921).
Statut : disponible, valide.

Stylophyllopsis zitteli Frech, 1890

Fig. 3.92

Synonymie :

	1890	*Stylophyllopsis zitteli* - Frech p.49, pl.13, fig.9-15 et 17-24.
	1909	*Stylophyllopsis Zitteli* var. *crassisepta* - Haas, p.149, pl.5, fig.9.
non	1963	*Oppelismilia zitteli* (Frech) - Kristan -Tollmann & Tollmann, p.562, pl.7, fig.1 et pl.8, fig.2-5.
non	1972	*Phacelostylophyllum zitelli* (Frech) - Melnikova, p.70, txt-fig.5, pl.9, fig.6-7.
	1973	*Stylophyllopsis zitteli* Frech - Cuif, p.243, txt-fig.15-18.
non	1975	*Phacelostylophyllum zitteli* (Frech) - Melnikova, p.79, txt-fig.6, pl.11, fig.2-7.
	1986	*Stylophyllopsis zitelli* Frech - Beauvais, p. 7
	1989	*Stylophyllopsis zitteli* (Frech) - Roniewicz p.125, pl.39, fig.8 et pl.40, fig.5-7.

Matériel disponible (2 spécimens): 2703A9-3-3 ; AM16179-8 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire cylindroconique à forme assez irrégulière. Les éléments radiaires sont des costoseptes subcompacts à structure septale stylophyllide bien marquée dans leur partie interne mais présentant une ligne médioseptale zigzaguée dans leurs deux tiers périphériques (ce qui n'est pas incompatible avec une structure stylophyllide, voir par exemple Cuif, 1972 ou Stolarski et Russo, 2012). Ils sont larges, avec des détachements d'épines septales assez grossières au bord interne et parfois des épaississements latéraux de stéréome en profondeur. Les septes des derniers ordres ont généralement un aspect oblong en coupe transversale, n'étant constitués que d'une ou deux épines septales.Pas de columelle observée mais le genre possède parfois une columelle papilleuse formée de queslques épines septales projetées dans l'espace axial (voir Roniewicz, 1989). L'endothèque est formée de larges dissépiments vésiculeux dont les épaississements de stéréome sont en continuité avec ceux tapissant les septes. Une épithèque *l.s*. épicostale souvent érodée semble tapisser la surface externe du polypiérite.

Diamètre des calices (Cd) : 14 à 26 mm – Nombre de septes (Ns) : 43 à 47 – Densité septale (Sd) : 3-4 par 5 mm

Rapports et différences : cette espèce se distingue au sein du genre Stylophyllopsis par des septes assez larges (à l'instar des dissépiments), peu nombreux, présentant une ligne médioseptale en partie périphérique. Les septes des derniers ordres ont parfois un aspect oblong en coupe transversale, n'étant constitués que d'une ou deux épines septales.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): 2703A9-3-3; AM16179-8 (collections CPUN).

Description: solitary coral, cylindrical to conical, quite irregular in shape. Radial elements are subcompact costosepta of well-defined stylophyllid structure in their inner part but showing a wavy mid-septal line in the two peripheral thirds (this character can fit with a stylophyllid structure, see for example Cuif, 1972 or Stolarski & Russo, 2012). They are large, with detachments of quite rough septal spines at the inner edge and sometimes some stereome layers in-depth. The last-order septa are constituted of only one or two septal spines and appear oblong in transverse section. No columella observed but the genera is described as having sometimes a papillose columella made of septal spines projected in the axial space. Endotheca made of large vesicular dissepiments with stereomal thickenings are in continuity with those enlarged septa. An often eroded epicostal epitheca *l.s.* seems to wrap the corallum.

Calicular diameter: 14 to 26 mm – Number of septa: 43 to 47 – Septal density: 3 to 4 per 2 mm

Similarities and differences: this species differs from the others *Stylophyllopsis* species by its large, not so numerous septa with a peripheric mid-septal line in transverse section. Dissepiments are large too. The last-order septa are sometimes constituted of only one or two septal spines and appear oblong in transverse section.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.92.1 : Vue latérale du spécimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.2 : Vue latérale du spécimen CPUN AM16179-8.
Fig.3.92.3 : Vue distale du spécimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.4 : Vue distale du spécimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.5 : Coupe transversale en lame mince montrant la ligne médio-septale chez le spécimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 2703A3-3.

♦

Fig.3.92.1 : Lateral view of the specimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.2 : Lateral view of the specimen CPUN AM16179-8.
Fig.3.92.3 : Distal view of the specimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.4 : Distal view of the specimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.5 : Transverse thin section showing wavy mid-septal line in the specimen CPUN 2703A3-3.
Fig.3.92.6 : Transverse thin section of the specimen CPUN 2703A3-3.

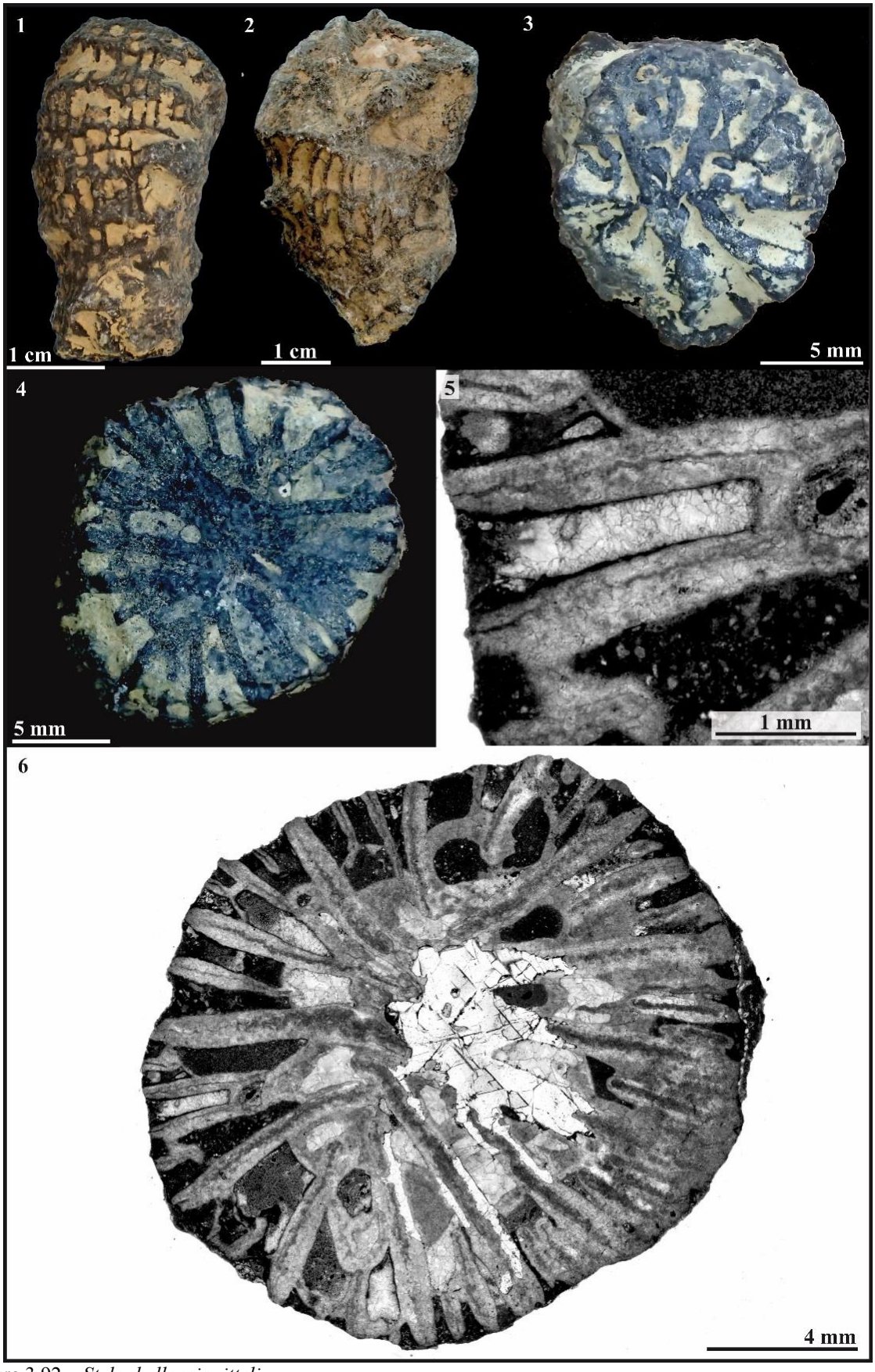


Figure 3.92 – *Stylophyllopsis zitteli*

Famille : Stylinidae d'Orbigny, 1851
Genre : *Stylosmilia* Milne-Edwards & Haime, 1848
Espèces originellement incluses : *Stylosmilia michelini* Milne-Edwards & Haime, 1848.
Espèce type : *Stylosmilia michelini* Milne-Edwards & Haime, 1848, désignation par monotypie.
Synonymie :

Pseudostylocora Reig Oriol, 1995, p. 9

Statut : disponible, valide.

Stylosmilia? dresnayi Beauvais, 1986

Fig. 3.93

Matériel inclus à l'origine (un spécimen, collections MNHN) : R11623 (Holotype).
Désignation du type porte-nom : Holotype MNHN R11623.
Localité type : Bou Dahar, Maroc.

Synonymie :

v. 1986 *Stylosmilia dresnayi* - Beauvais p.41, pl.8, fig.3.

Matériel disponible (1 spécimen): Holotype R11623 (collections MNHN).

Description: colonie phacéloide à polypiérites cylindriques se multipliant apparemment par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des costoseptes zigzagués apparemment libres, compacts, organisés en deux ordres distincts. La surface externe du polypiérite est ornée de stries verticales formées par les côtes à nue. Columelle styliforme d'après Beauvais, 1986 mais dont la présence demeure douteuse. Endothèque faite de rares dissépiments et de planchers qui divisent périodiquement le lumen en chambres verticales successives. Muraille probablement septothécale. Pas de synapticules observés.

Diamètre des calices (Cd) : 1,5 à 2,5 mm – Nombre de septes (Ns) : 32 à 36 – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 0,5 mm

Rapports et différences : diffère des autres taxons du genre *Stylosmilia* Milne-Edwards, 1848 par l'absence d'auricules au bord interne.
Dans le doute concernant la présence d'une columelle styliforme nous maintenons ce taxon au sein du genre *Stylosmilia* même si le rapport avec *Proaplophyllia* Roniewicz, 1976 serait à considérer si la structure axiale s'avérait absente.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien du Jebel Bou Dahar, Maroc.

♦

Studied material (1 specimen): Holotype MNHN R11623.

Description: phaceloid colony with cylindrical corallites multiplying by extracalicular budding. Radial elements are wavy, compact costosepta apparently free and organized in two distinct size-orders. External lateral faces of the corallites are ornamented with vertical striation made by the naked costae. Styliform columella according to Beauvais 1986 but that do not appear clearly in the sample. Endotheca made of rare dissepiments and tabulae that periodically divide the lumen vertically. Wall present, probably septothecal. No synapticulae observed.

Calicular diameter: 1.5 to 2.5 mm – Number of septa: 32 to 36 – Septal density: 3 to 4 for 0.5 mm

Similarities and differences: differs from the other taxa of the genus *Stylosmilia* Milne-Edwards 1848 by the lack of auriculae.
With the doubt concerning the presence of a styliform columella we choose to maintain the species under the genus *Stylosmilia* even if the genus *Proaplophyllia* Roniewicz, 1976 would be more appropriate in case of lack of columella.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Jebel Bou Dahar, Morocco.

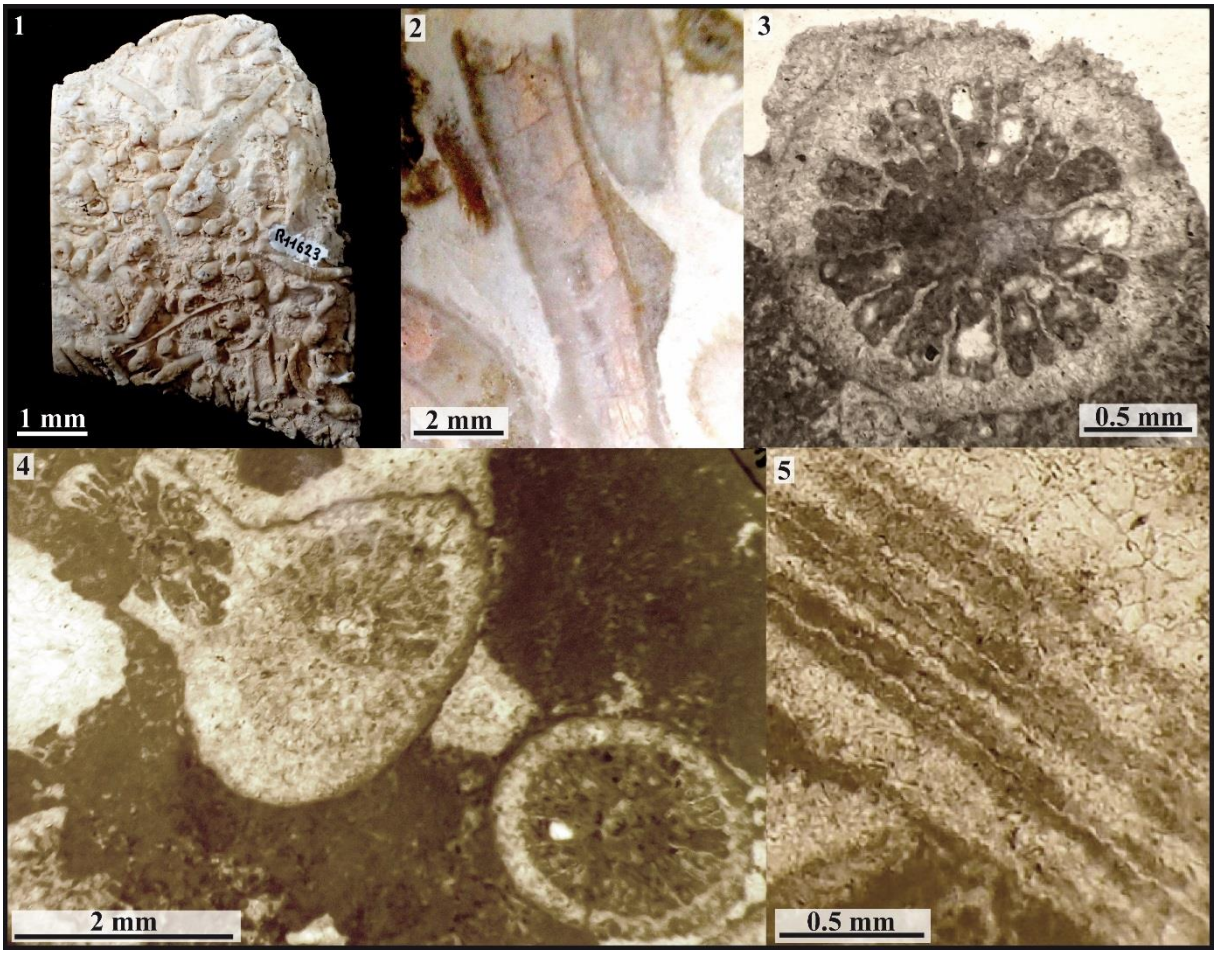


Figure 3.93 – *Stylosmilia? dresnayi*

Fig.3.93.1 : Vue distale de l'holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.2 : Coupe longitudinale polie dans un calice de l'holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.3 : Coupe transversale en lame mince d'un polypiérite de l'holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.4 : Coupe transversale en lame mince de l'holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.5 : Coupe oblique en lame mince des septes d'un polypiérite de l'holotype MNHN R11623.

♦

Fig.3.93.1 : Distal view of the holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.2 : Polished longitudinal section in one corallum of the holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.3 : Transverse thin section in one corallum of the holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.4 : Transverse thin section in the holotype MNHN R11623.
Fig.3.93.5 : Oblique thin section of septa in a corallum of the holotype MNHN R11623.

Famille : Stylinidae d'Orbigny, 1851
Genre : *Stylosmilia* Milne-Edwards & Haime, 1848
Espèces originellement incluses : *Stylosmilia michelini* Milne-Edwards & Haime, 1848.
Espèce type : *Stylosmilia michelini* Milne-Edwards & Haime, 1848 désignation par monotypie.
Synonymie :

Pseudostylocora Reig Oriol, 1995, p. 9

Statut : disponible, valide.

Stylosmilia sp. 1

Fig. 3.94

Matériel disponible (3 spécimens) : DA0206E1-6, 1603A8-14, 1603NR (collections CPUN).

Description : polypier phacéloïde à angle de bourgeonnement extracalicinal large et calices cylindriques. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes droits ou zigzagués, libres ou jointifs dont les faces latérales portent de petits granules répartis de façon hétérogène. Le bord interne est parfois renflé (rhopaloïde ou podoïde), pouvant traduire la présence d'auricules qui n'a pas pu être confirmée en section longitudinale. Certains septes de premier ordre se lient par leur bord interne à la columelle essentielle styliforme. Endothèque présente, faite de dissépiments tabulaires. Pas de synapticules. Muraille septothécale. Une épithèque recouvre les côtes des polypiérites.

Diamètre calicinal (Cd) : 2 à 5,5 mm – Nombre de septes (Ns) : 20 à 35 – Densité septale (Sd) : 4 à 8 par 2 mm

Rapports et différences : Ce taxon se distingue de l'espèce liasique *Stylosmilia dresnayi* Beauvais, 1986 par la présence d'une épithèque recouvrant les côtes et des densités septales moindres. L'appartenance de ce taxon à une espèce du Jurassique moyen ou supérieur reste à vérifier.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou et Ouguerd Zegzaoune (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (3 specimens): DA0206E1-6, 1603A8-14, 1603NR (collections CPUN).

Description: phaceloid corallum with a wide angle of extracalicular budding and cylindrical calices. Radial elements are bicuneiform costosepta straight or wavy, free or joined, with small heterogeneously distributed granules on lateral faces. Inner edge is sometimes thickened (rhopaloid or podoid), which suggests the presence of auriculae not confirmed in longitudinal section. Some first order septa reach the styliform columella with their inner edge. Endotheca present, made of tabular dissepiments. No synapticulae. Septothecal wall. An epitheca wraps the costae all around the corallite.

Calicular diameter: 2 to 5.5 mm – Number of septa: 20 to 35 – Septal density: 4 to 8 for 2 mm

Similarities and differences: differs from the liasic species *Stylosmilia dresnayi* Beauvais, 1986 by the presence of an epicostal epitheca and lower septal densities. The attribution of these specimens to a species known from Dogger or Malm is still to be investigated.

Geographic and stratigraphic ranges: middle/upper Toarcian of Amellagou and Ouguerd Zegzaoune (High Atlas of Morocco).

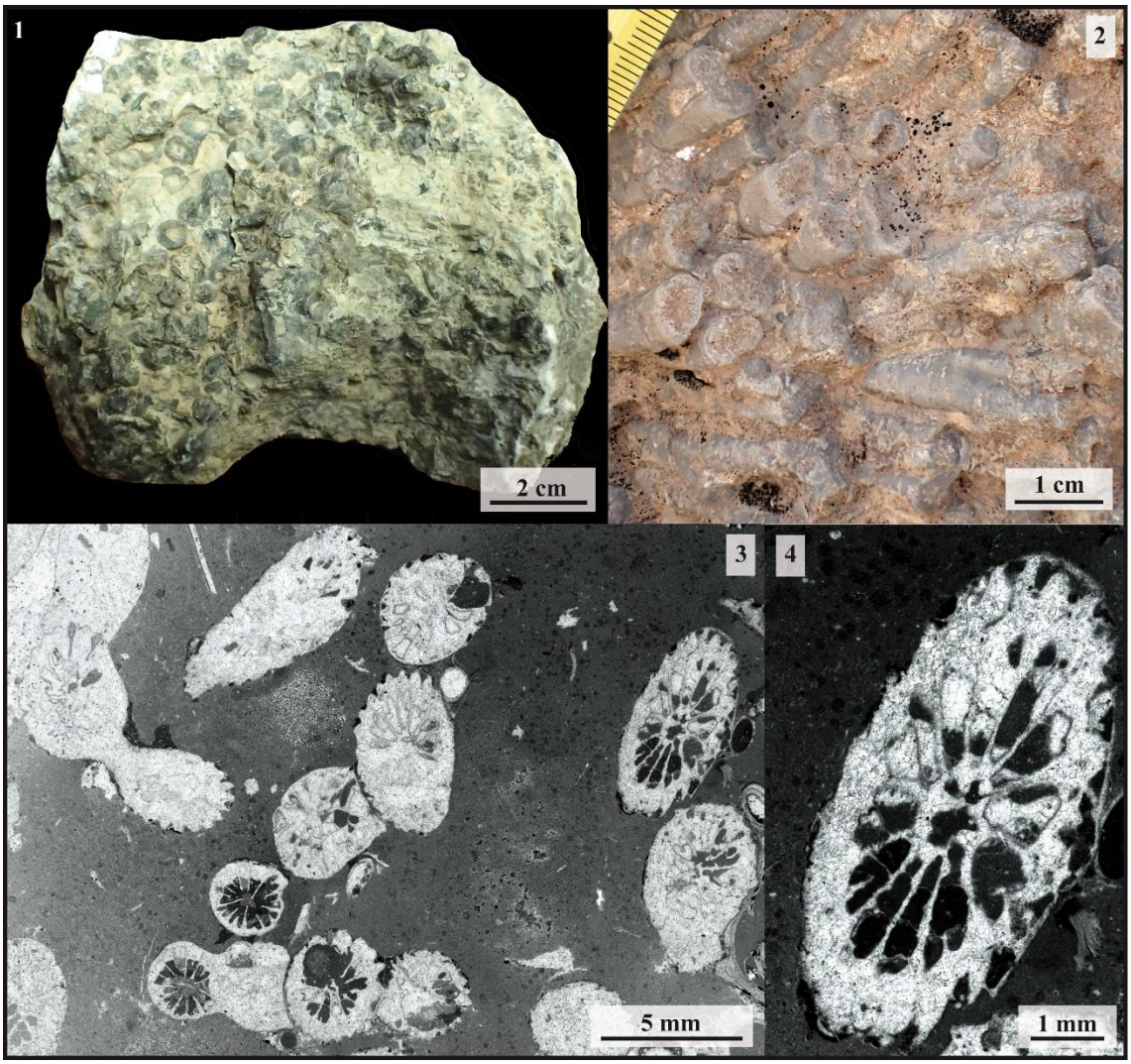


Figure 3.94 – *Stylosmilia* sp. 1

Fig.3.94.1 : Vue distale du spécimen CPUN 1603NR.
Fig.3.94.2 : *Stylosmilia* sp.1 photographié sur le terrain (N31.726211, W5.7474918).
Fig.3.94.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN 1603A8-14.
Fig.3.94.4 : Agrandissement sur un calice vu en lame mince (spécimen CPUN 1603A8-14)

♦

Fig.3.94.1 : Distal view of the specimen CPUN 1603NR.
Fig.3.94.2 : *Stylosmilia* sp.1 pictured in the field (N31.726211, W5.7474918).
Fig.3.94.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN 1603A8-14.
Fig.3.94.4 : Enlarged view on one calice in transverse thin section (specimen CPUN 1603A8-14)

Famille : Stylinidae d'Orbigny, 1851
Genre : *Stylosmilia* Milne-Edwards & Haime, 1848
Espèces originellement incluses *: Stylosmilia michelini* Milne-Edwards & Haime, 1848.
Espèce type : *Stylosmilia michelini* Milne-Edwards & Haime, 1848 désignation par monotypie.
Synonymie :

Pseudostylocora Reig Oriol, 1995, p. 9

Statut : disponible, valide.

Stylosmilia? sp. 2

Fig. 3.95

Matériel disponible (6 spécimens) : A57328 (MNHN), DA2705E4-1 ,8,18 ; DA2805E2-1; DA2805E4 (collections CPUN).

Description : colonie phacéloïde dont les polypiérites cylindriques se multiplient par bourgeonnement extracalicinal. Les éléments radiaires sont des costoseptes libres ou jointifs à la columelle ou entre eux par leur bord interne, compacts, bicunéiformes droits ou zigzagués organisés en 3 ordres de grandeur distincts à symétrie hexamérale bien conservée. L'architecture des septes est trabéculaire de type stylinide et les faces latérales sont ornées de granules irrégulièrement répartis. Le bord interne est parfois rhopaloïde. Une symétrie bilatérale se dessine parfois par élongation de la fossette calicinale dans certains calices. Une épithèque épicostale à bourrelets de croissance enveloppe les polypiérites. Columelle styliforme parfois présente. Endothèque faite de dissépiments vésiculeux. Muraille parathécale.

Diamètre des calices (Cd) : 2 à 9 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 5 à 9 mm – Nombre de septes (Ns) : 24 à 38 – Densité septale (Sd) : 5 par 2 mm

Rapports et différences : diffère des autres taxons du genre *Stylosmilia* Milne-Edwards, 1848 par l'absence d'auricules au bord interne.
Diffère de *Stylosmilia? dresnayi* et *Stylosmilia* sp.1 par des calices plus grands et une densité septale moins élevée ainsi que des ordres de grandeur de septes plus aisés à distinguer dont les S1 atteignent généralement l'axe du calice et définissent une symétrie bilatérale.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen/supérieur d'Aït Athman (vallée du Ziz, Haut Atlas) et Beni Meraz, Maroc).

♦

Studied material (6 specimens): MNHN A57328, CPUN DA2705E4-1,8,18 ; DA2805E2-1; DA2805E4 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony whose cylindrical corallites multiply by extracalicular budding. Radial elements are compact, bicuneiform, straight or wavy costosepta free or joined together or to the columella. The septal apparatus show three distinct size orders showing a stable hexameral symmetry. The architecture of septa is trabecular of stylinid type and lateral faces hold sparse granules. The inner edge is sometimes rhopaloid. A bilateral symmetry appear sometimes by elongation of the fossa. Epicostal epitheca with growth wrinkles wrap the corallites. Styliform columella sometimes observed. Endotheca made of vesicular dissepiments. Parathecal wall.

Calicular diameter: 2 to 9 mm – Distance between calices centers: 5 to 9 mm –Number of septa: approximately 24 to 38 – Septal density: 5 for 2 mm

Similarities and differences: differs from the other taxa of the genus *Stylosmilia* Milne-Edwards, 1848 by the lack of auriculae.
Differs from *Stylosmilia? Dresnayi* and *Stylosmilia* sp.1 by larger calices and a lower septal density. The distinction between the different size orders of septa is also easier with S1 septa that generally reach the axis of the calices and define a bilateral symmetry.

Geographic and stratigraphic ranges: middle/upper Toarcian of Aït Athman (Ziz valley, High Atlas) and Beni Meraz, in Morocco).



Figure 3.95 – *Stylosmilia* sp. 2

Fig.3.95.1 : Coupe transversale polie dans le spécimen CPUN DA2705E4-8.
Fig.3.95.2 : Lame mince dans le spécimen CPUN DA2805E2-1 montrant deux polypiérites en section oblique.
Fig.3.95.3 : Coupe transversale en lame mince dans le spécimen CPUN DA2805E2-1.
Fig.3.95.4 : Vue latérale d'un polypiérite du spécimen CPUN DA2705E4-8 partiellement pris dans la matrice.

♦

Fig.3.95.1 : Lateral view of specimen CPUN MA0704E6-2.
Fig.3.95.2 : Thin section in specimen CPUN DA2805E2-1 showing two corallites in oblique section.
Fig.3.95.3 : Transverse thin section in specimen CPUN DA2805E2-1.
Fig.3.95.4 : Lateral view of a corallum in specimen CPUN DA2705E4-8 partially out of the matrix.

Famille: Thamnasteriidae Vaughan and Wells, 1943
Genre : *Thamnasteria* Lesauvage, 1823
Espèces originellement incluses : *Astrea dendroidea* Lamouroux
Espèce type : *Astrea dendroidea* Lamouroux, p. 85, pl. 78, fig. 6 par monotypie.
Synonymie :

Dactylastrea Orbigny, 1849
Centrastrea Orbigny, 1849

Statut : disponible, valide.

Thamnasteria sp. 1

Fig. 3.96

Matériel disponible (2 spécimens) : DA2705E5-1 et DA2805E6-1 (collections CPUN).

Description : polypiérite colonial thamnastérioïde, dépourvu d'épithèque, formant des colonies massives pluricentimétriques (14 à 38 mm). Les éléments radiaires sont des septes et lames biseptales subcompacts en surface, compacts en profondeur, parfois jointifs, souvent sinueux. Le bord distal est orné de dents dont le diamètre décroit de la périphérie vers le centre du calice. Les septes sont ornés de fausses pennules droites, sans alternance ni correspondance d'un septe à son voisin ou d'une face à l'autre d'un même septe. Les faces latérales des septes portent des petits granules aigües. Une columelle styliforme apparait en profondeur. Endothèque formée de nombreux dissépiments. Synapticules abondantes. Muraille absente.

Diamètres des calices (Cd) : 3,5 à 6 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 3,5 à 6 mm – Nombre de septes : 20 à 30 – Densité septale (Sd) : 6 à 7 par 2 mm

Rapports et différences : se distingue au sein du genre par l'absence d'épithèque, ce qui pose la question de l'importance de ce caractère dans la définition du genre.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien de la vallée du Ziz (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (2 specimens): DA2705E5-1 and DA2805E6-1 (collections CPUN).

Description: massive thamnasterioid corallum without epitheca (14 to 38 mm in size). Radial elements are subcompact (upward) to compact (in-depth), septa or biseptal sheets sometimes anastomosed and often sinuous. Distal edge with regular small teeth, which diameter decrease form the periphery to the center of the calix. False pennulae small, in the form of horizontally flattened dentate expansions never turned upward and not alternating or corresponding from a septum to the neighboring one or from one side to the other of one only septum. Acute granules also present on lateral faces. Styliform columella in depth. Endotheca present, made of numerous dissepiments. Synapticulae abundant, wall absent.

Calicular diameter: 3.5 to 6 mm – Distance between calices: 3.5 to 6 mm – Number of septa: 20 to 30 – Septal density: 6 to 7 for 2 mm

Similarities and differences: distinct in the genus because of the lack of epitheca, which raises the question of the importance of this character in the definition of the genus.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Ziz valley (High Atlas of Morocco).

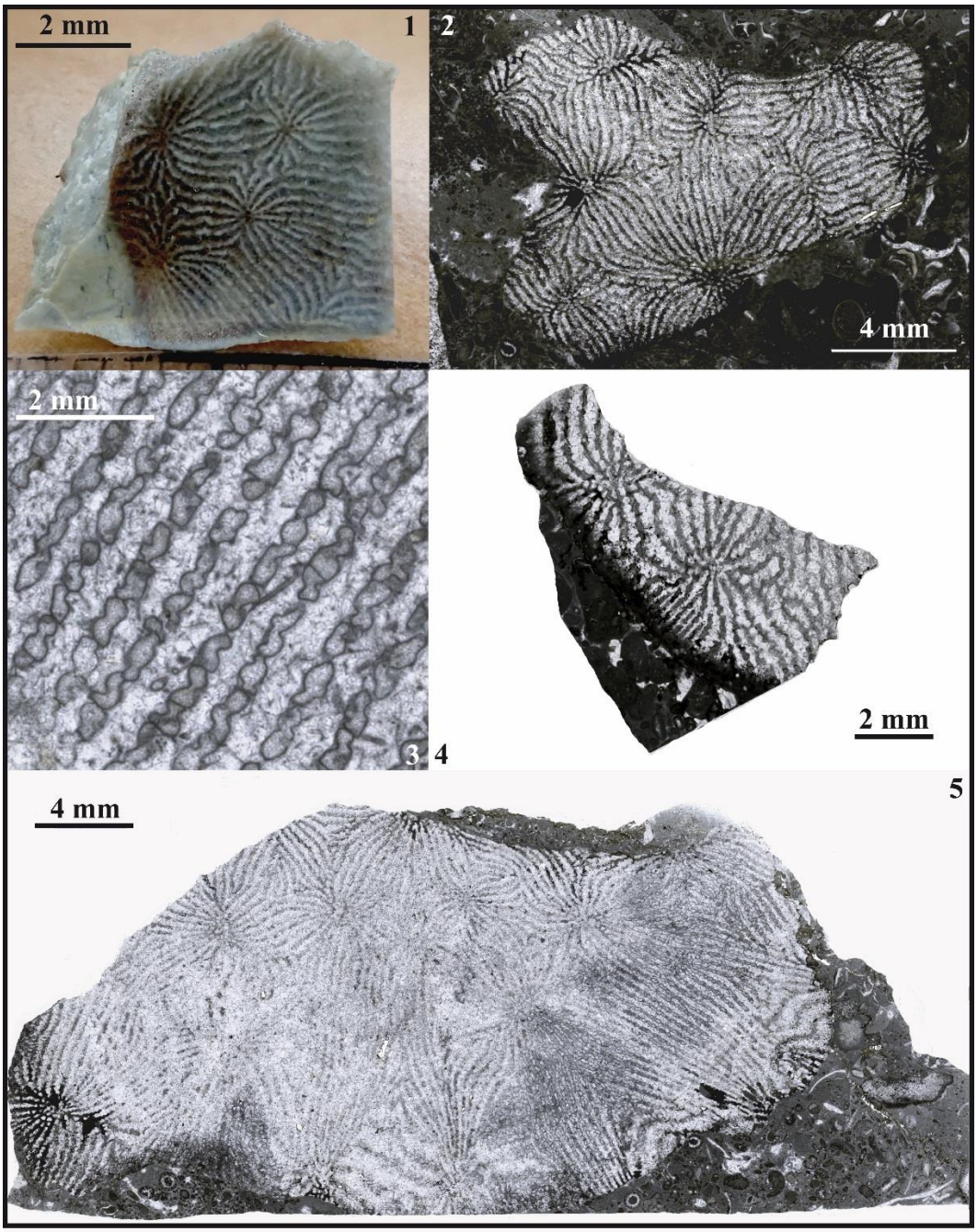


Figure 3.96 – *Thamnasteria* sp. 1

Fig.3.96.1 : Vue distale du spécimen CPUN DA2705E5-1.
Fig.3.96.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA2805E6-1.
Fig.3.96.3 : Détail en coupe transversale de la structure septale du spécimen CPUN DA2805E6-1 (lame mince).
Fig.3.96.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA2705E5-1.
Fig.3.96.5 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA2805E6-1.

♦

Fig.3.96.1 : Distal view of the specimen CPUN DA2705E5-1.
Fig.3.96.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA2805E6-1.
Fig.3.96.3 : Detail of septal structure in transverse section of the specimen CPUN DA2805E6-1.
Fig.3.96.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA2705E5-1.
Fig.3.96.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA2805E6-1.

Famille : Caryophylliidae Dana, 1846
Genre : *Thecocyathus* Milne Edwards & Haime, 1848
Espèces originellement incluses : *T. tintinnabulum* (Goldfuss, 1826) et *T. mactra* (Goldfuss, 1826)
Espèce type : *Cyathophyllum tintinnabulum* Goldfuss, 1826 p.56, pl. 16 fig. 6 a,b; désignation subséquente par Milne Edwards and Haime, 1850, p. XIV
Statut : disponible, valide.

Thecocyathus mactrus (Goldfuss, 1826)

Fig. 3.97

Synonymie:

1826 *Cyathophyllum mactra* - Goldfuss, p. 56 pl. 16 fig. 7
1826 *Cyathophyllum tintinnabulum* Goldfuss - Goldfuss, p. 56 pl. 16 fig. 7
1830 *Fungia mactra* (Goldfuss) - Blainville, p. 303
1848 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Milne-Edwards & Haime, p. 318
1848 *Cyclolites mactra* (Goldfuss) - Bronn, p. 374
1850 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Orbigny, p. 259
1851 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Milne-Edwards & Haime, p. 24
1852 *Cyclolites mactra* (Goldfuss) - Quenstedt, p. 657 pl. 59 fig. 14-15
1856 *Cyathophyllum mactra* (Goldfuss) - Quenstedt, p. 317 pl. 43 fig. 38
1857 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Milne-Edwards, p. 49
1861 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Fromentel, p. 81
1865 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Fromentel & Ferry, p. 32 pl. 1 fig. 2
1866 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Delbos Koechlin, p. 305
1866 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Bölsche, p. 441
1867 *Cyclolites mactra* (Goldfuss) - Quenstedt, p. 789 pl. 76 fig. 14-15
1867 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Moesch, p. 70
1874 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Moesch, p. 20
1874 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Dumortier p. 317 pl. 12 fig. 6-7
1879 *Cyathophyllum mactra* (Goldfuss) - Quenstedt, p. 582 pl. 164 fig. 45-55
1879 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) -Branco, p. 16
1881 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Koby, p. 14 pl. 3 fig. 3-7
1888 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Meyer, p. 42 pl. 6 fig. 18-20
1912 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Lissajous, p. 179 pl. 18 fig. 57-58
1943 *Thecocyathus mactrus* (Goldfuss) - Vaughan & Wells, p. ? pl. 41 fig. 1, 1ab
1948 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Charles, p. 58
1952 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Alloiteau, p. 644 pl. 1 fig. 7
1954 *Thecocyathus mactra* (Goldfuss) - Guerin, p. 14
1956 *Thecocyathus mactrus* (Goldfuss) - Wells, p. 421 fig. 322-2
1991 *Thecocyathus cf mactrus* (Goldfuss) - Negus p.256

Matériel disponible (77 spécimens) : Lot M03354 (13 spécimens, collections MNHN), Lots 20, 25, 38, et non numérotés (62 spécimens, MAN - collections ENSG), AM16100, AM 16101 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire discoïde à turbiné parfois déformé à surface calicinale déprimée en son centre présentant souvent sur sa face inférieure une cicatrice d'adhérence. Les éléments radiaires sont des costoseptes compacts, droits, exerts. Les faces latérales semblent ornées de granules et le bord distal porte de grosses dents arrondies correspondant à des trabécules qui se projettent également en pali au niveau du bord interne des septes. Pas d'endothèque visible. Columelle papilleuse fortement développée, formée de tigelles prismatiques assez homogènes qui se confondent avec les pali. Une épithèque plissée concentriquement recouvre la partie inférieure du calice.

Diamètre du calice (Cd) : 4 à 15 mm – Hauteur (Ph) : 3 à 5 mm – Nombre de septes (Ns) : 47 à 86 – Densité septale (Sd) : 4 à 6 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien de Lorraine et du Jura (France), Toarcien moyen / supérieur d'Amellagou (Haut Atlas marocain), Europe de l'Ouest, Europe du Sud, Europe centrale, Asie du Sud-Est; Jurassique inférieur à Crétacé inférieur.

♦

Studied material (77 specimens) : batch M03354 (13 specimens, MNHN), batches 20, 25, 38, and specimens without number (62 specimens, MAN - ENSG), AM16100, AM 16101 (Collections CPUN).

Description: discoidal to turbinate solitary coral sometimes distorded, with axially depressed calicular surface and adhesion scars on lower face. Radial elements are compact, straight, exert costosepta. Lateral faces seem to hold granules and the distal edge hold big rounded teeth corresponding to trabeculae, which also project as pali at the inner edge of septa. No endotheca. Large papillose columella, made of homogeneous prismatic rods similar to pali. An epitheca with concentric bulges covers the lower side of the calix.

Calicular diameter: 4 to 15 mm – Corallum high: 3 to 5 mm – Number of septa: 47 to 86 – Septal density: 4 to 6 for 2 mm

Geographic and stratigraphic range: Toarcian of Lorraine and Jura (France), middle and upper Toarcian of Amellagou (High Atlas of Morocco), Western Europe, Southern Europe, Central Europe, Southeast Asia; Early Jurassic - Early Cretaceous.

Fig.3.97.1 : Vue distale d'un spécimen de *T. mactrus* du lot M03354 (MNHN).
Fig.3.97.2 : Vue basale d'un spécimen de *T. mactrus* du lot MNHN M03354.
Fig.3.97.3 : Vue distale oblique du spécimen CPUN AM16100.
Fig.3.97.4 : Lot de spécimens de *T. mactrus* non numéroté (MAN – ENSG).

♦

Fig.3.97.1 : Distal view of *T. mactrus* specimen from the batch MNHN M03354.
Fig.3.97.2 : Basal view of *T. mactrus* specimen from the batch MNHN M03354.
Fig.3.97.3 : Distal oblique view of the specimen CPUN AM16100.
Fig.3.97.4 : Batch of *T. mactrus* specimens without number (MAN – collections ENSG).

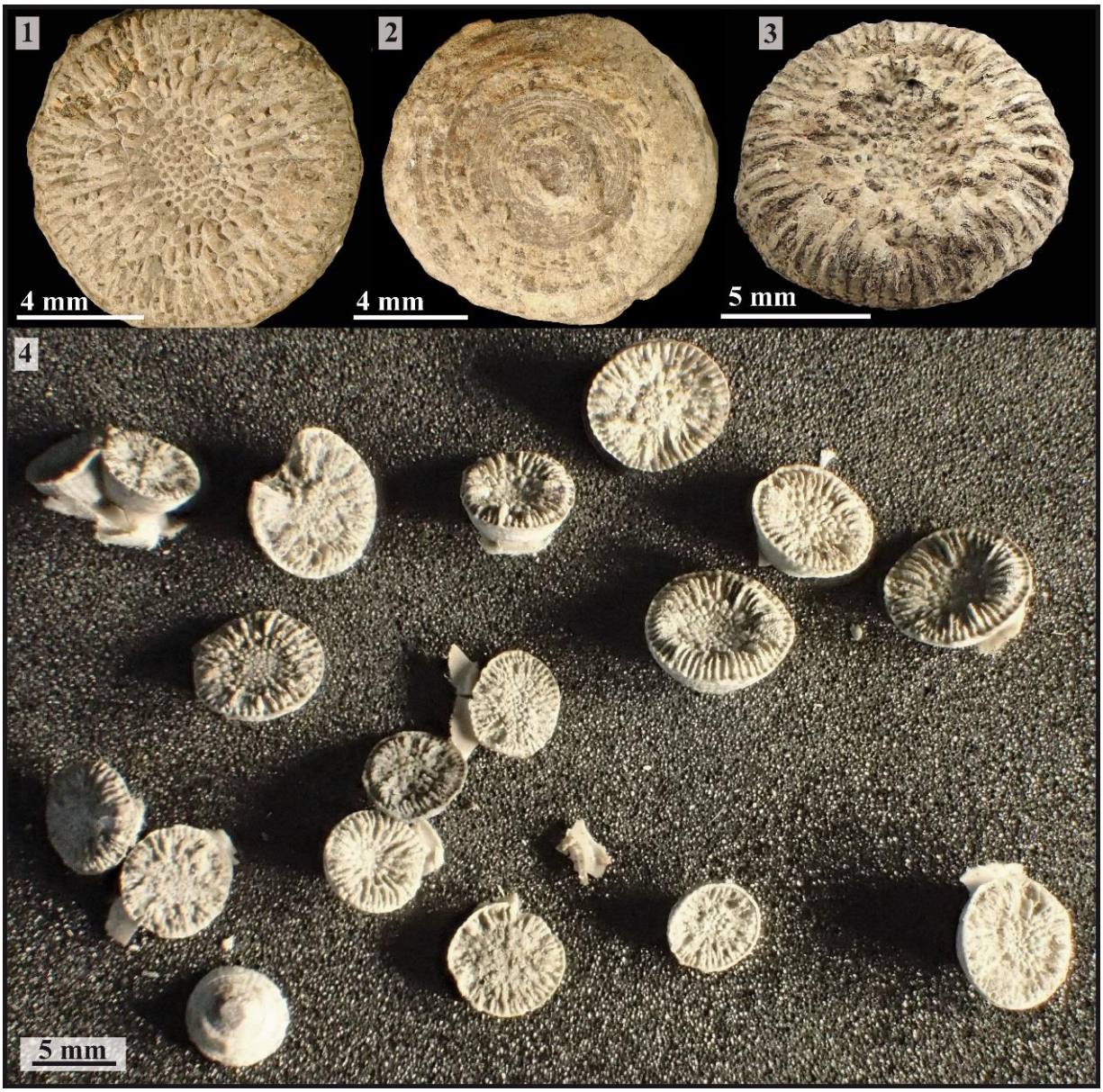


Figure 3.97 – *Thecocyathus mactrus*

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : *Thecosmilia* Milne Edwards, 1848
Espèces originellement incluses : *Lithodendron trichotomum* Goldfuss, 1826
Espèce type : *Lithodendron trichotomum* Goldfuss, 1826, p. 45, pl. 13, fig. 6; designation par monotypie
Remarques : 26 espèces crétacées et plus de 100 espèces jurassiques ont été attribuées justement ou par erreur au genre *Thecosmilia*.
Statut : disponible, valide.

Thecosmilia sp. 1

Fig. 3.98

Synonymie:

v. 2011 *Thecosmilia* sp.1 - Lathuilière, p. 537, Pl. I, fig. 8-12

Matériel disponible (spécimens) : MAM 7 ; MA0804E2-1 (Collections CPUN).

Description : polypier phacéloïde formée de polypiérites à section circulaire parfois déformés par le mode de gemmation intracalicinal. Les éléments radiaires sont des costoseptes compacts, légèrement bicunéiformes, droits ou courbes à forme parfois zigzagée, libres ou jointifs. Les faces latérales des septes portent des granules organisés en carènes de forme et de disposition montlivaltides même si la régularité et la symétrie des granules de part et d'autres du plan septal dévient parfois du modèle. Pas de columelle mais une fossette souvent allongée. Endothèque abondante, formée de nombreux dissépiments vésiculeux. Pas de synapticule observable. Muraille parathécale.

Diamètre des calices (Cd) : 6 à 15 mm – Nombre de septes (Ns) : 38 à 47 – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 10 à 25 mm – Epaisseur des septes (Sw) : 100 à 300 µm (MAM 7) , 100 à 550µm (MA0804E2-1).

Remarques : les deux échantillons présentés ici diffèrent uniquement par la taille moyenne des calices et la largeur des septes de premiers ordres, tous deux plus importants chez MA0804E2-1. Nous les avons néanmoins regroupés dans une même espèce étant donné que les fourchettes de valeurs se chevauchent et qu'il peut s'agir d'un cas de variabilité intraspécifique.

Rapports et différences : ce *Thecosmilia* rappelle beaucoup le *Thecosmilia mg* sp. du Bajocien inférieur in Lathuilière (2000).

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aït Athmane (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Remarks: 26 Cretaceous and more than 100 Jurassic nominal species have been attributed rightly or wrongly to *Thecosmilia*.

Studied material (2 specimens): MAM 7 ; MA0804E2-1 (Collections CPUN).

Description: phaceloid colony made of cylindrical corallites, sometimes distorted by the intracalicular budding. Radial elements are slightly bicuneiform, straight or curved, free of joining costosepta sometimes with zigzag shape. Lateral faces of septa hold granules organized in carina, typically montlivaltid in shape and distribution. Although, the symmetry and regularity of granules on both sides of the septa sometimes differ from the typical model. No columella but an often elongated fossa. Endotheca abundant, made of vesicular dissepiments. No synapticulae observed. Parathecal wall.

Calicular diameters: 6 to 15 mm – Number of septa: 38 to 47 – Septal density: 3 to 4 for 2 mm – Distance between calices centers: 10 to 25 mm – Septal width: 100 to 300 µm (MAM 7), 100 to 550µm (MA0804E2-1).

Remarks: the two samples considered here differ only by the average size of their calices and the width of first orders septa, both higher for MA0804E2-1. We chose to group them under one single species because the value intervals overlap and it could be only a case of intraspecific variability.

Similarities and differences: this *Thecosmilia* is very similar to *Thecosmilia mg* sp. of Lower Bajocian in Lathuilière (2000).

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aït Athmane (Middle Atlas of Morocco).

Fig.3.98.1 : Coupe transversale dans le spécimen CPUN MA0804E2-1.
Fig.3.98.2 : Coupe transversale dans le spécimen CPUN MAM 7.
Fig.3.98.3 : Détail en section transversale d'un calice du spécimen CPUN MAM 7.
Fig.3.98.4 : Détail en section transversale d'un calice du spécimen CPUN MA0804E2-1.
Fig.3.98.5 : Détail en section longitudinale de la structure septale du spécimen CPUN MAM 7 (lame mince).
Fig.3.98.6 : Section transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0804E2-1.
Fig.3.98.7 : Détail en section transversale de la structure septale montlivaltide du spécimen CPUN MA0804E2-1 (lame mince).

♦

Fig.3.98.1 : Transverse section in sample CPUN MA0804E2-1.
Fig.3.98.2 : Transverse section in sample CPUN MAM 7.
Fig.3.98.3 : Detail in transverse section of one calix in sample CPUN MAM 7.
Fig.3.98.4 : Detail in transverse section of one calix in sample CPUN MA0804E2-1.
Fig.3.98.5 : Detail in longitudinal thin section of septal structure in sample CPUN MAM 7.
Fig.3.98.6 : Transverse thin section in sample CPUN MA0804E2-1.
Fig.3.98.7 : Detail in transverse thin section of montlivaltid septal structure in sample CPUN MA0804E2-1.

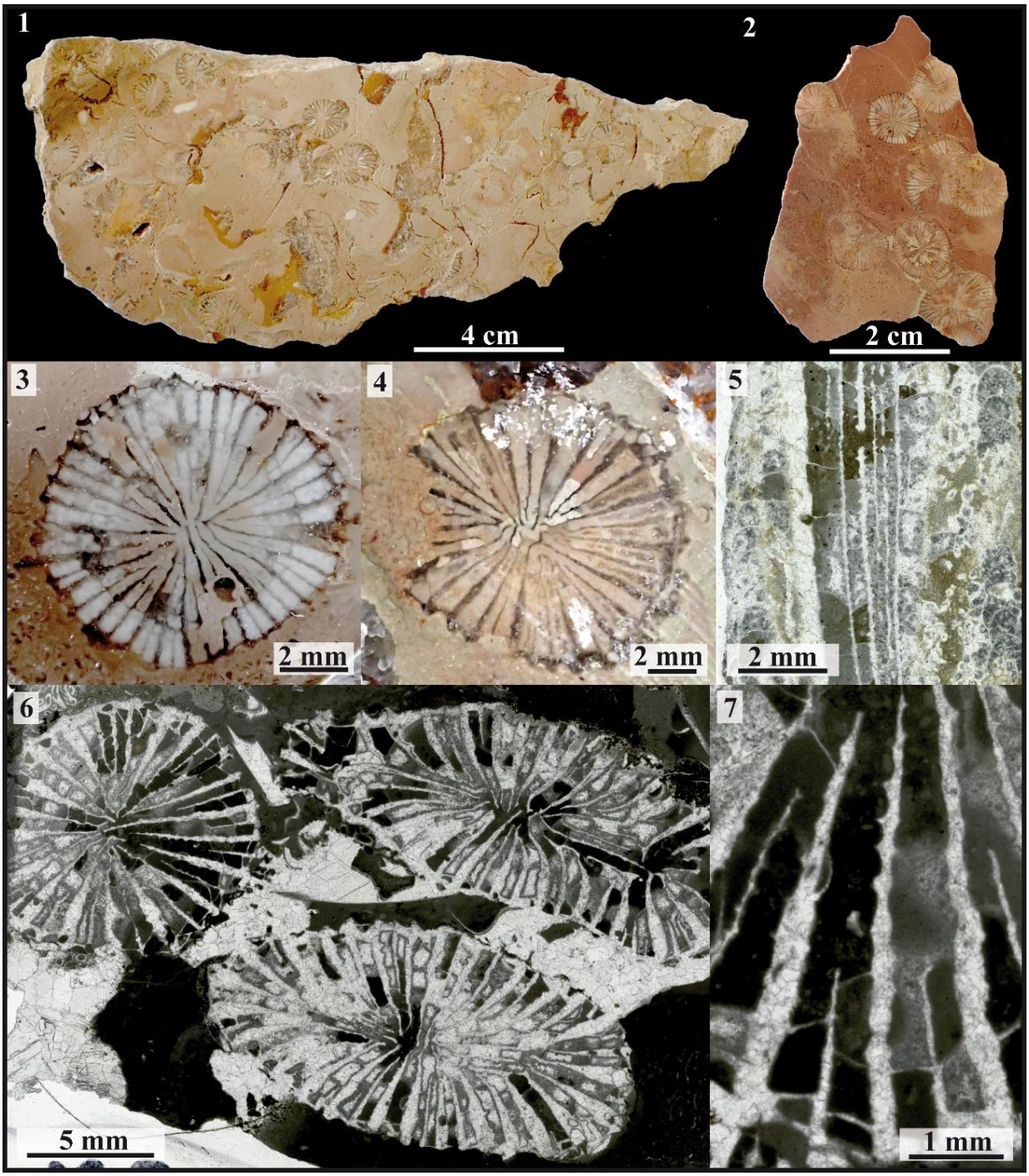


Figure 3.97 – *Thecosmilia* sp. 1

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : *Thecosmilia* Milne Edwards, 1848
Espèces originellement incluses : *Lithodendron trichotomum* Goldfuss, 1826
Espèce type : *Lithodendron trichotomum* Goldfuss, 1826, p. 45, pl. 13, fig. 6; designation par monotypie
Remarques : 26 espèces crétacées et plus de 100 espèces jurassiques ont été attribuées justement ou par erreur au genre *Thecosmilia*.
Statut : disponible, valide.

Thecosmilia sp. 2

Fig. 3.99

Synonymie :

v. 2011 *Thecosmilia?* sp. 2 - Lathuilière p. 537, Pl. II, fig. 1-2

Matériel disponible (77 spécimens) : MAM 8, populations MA0804E2-A, B et F, MA1004E4-12 (collections CPUN).

Description : colonie phacéloïde, avec des polypiérites à section très elliptique parfois très déformés et comprimés, présentant deux modes de reproduction distincts : gemmation intracalicinale ou bourgeonnement latéral d'aspect extracalicinal avec détachement du bourgeon laissant place à des cicatrices de bourgeonnement à la surface des individus. Les éléments radiaires sont des costoseptes compacts, le plus souvent libres, courbes, plus atténués que bicunéiformes, à côtes inégales, souvent agencés en vortex axial (Fig.x.7). Structure septale typiquement montlivaltide. Endothèque présente, constituée de dissépiments vésiculeux. Pas de synapticules. Pas de columelle. Muraille parathécale incomplète, côtes recouvertes par une épithèque incomplète.

Diamètres des calices (Cd): 7,3 à 37,2 mm – Nombre de septes (Ns) : 39 à 143 – Densité septale (Sd) : 3 à 4 par 2 mm

Remarques : il est difficile de savoir si la structure en vortex axial a une origine biologique ou diagénétique. Le mode de reproduction très singulier nécessite des investigations complémentaires

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien supérieur d'Aïn Leuh (Moyen Atlas du Maroc).

♦

Studied material (77 specimens) : MAM 8, populations MA0804E2-A, B et F, MA1004E4-12 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony with calices elliptical in outline sometimes highly distorted by budding and/or compression, showing two distinct modes of reproduction: increase by intracalicinal budding and increase by lateral budding in aspect with detachment of the young polypes creating budding scars on the parent corallite. Radial elements are compact, slightly bicuneiform, and generally free costosepta with unequal costae, often curved in an axial vortex (Fig.x.7). Septal structure typically montlivaltid. Endotheca present, made of vesicular dissepiments. No columella. Incomplete parathecal wall, an incomplete epitheca l.s. covers the costae.

Calicular diameter: 7.3 to 37.2 mm – Number of septa: 39 to 143 – Septal density: 3 to 4 for 2 mm

Remarks: it is difficult to determine if the organization in axial vortex is of biological or diagenetic origin. The very peculiar mode of increase deserves complementary investigations.

Geographic and stratigraphic ranges: Upper Toarcian of Aïn Leuh (Middle Atlas of Morocco).

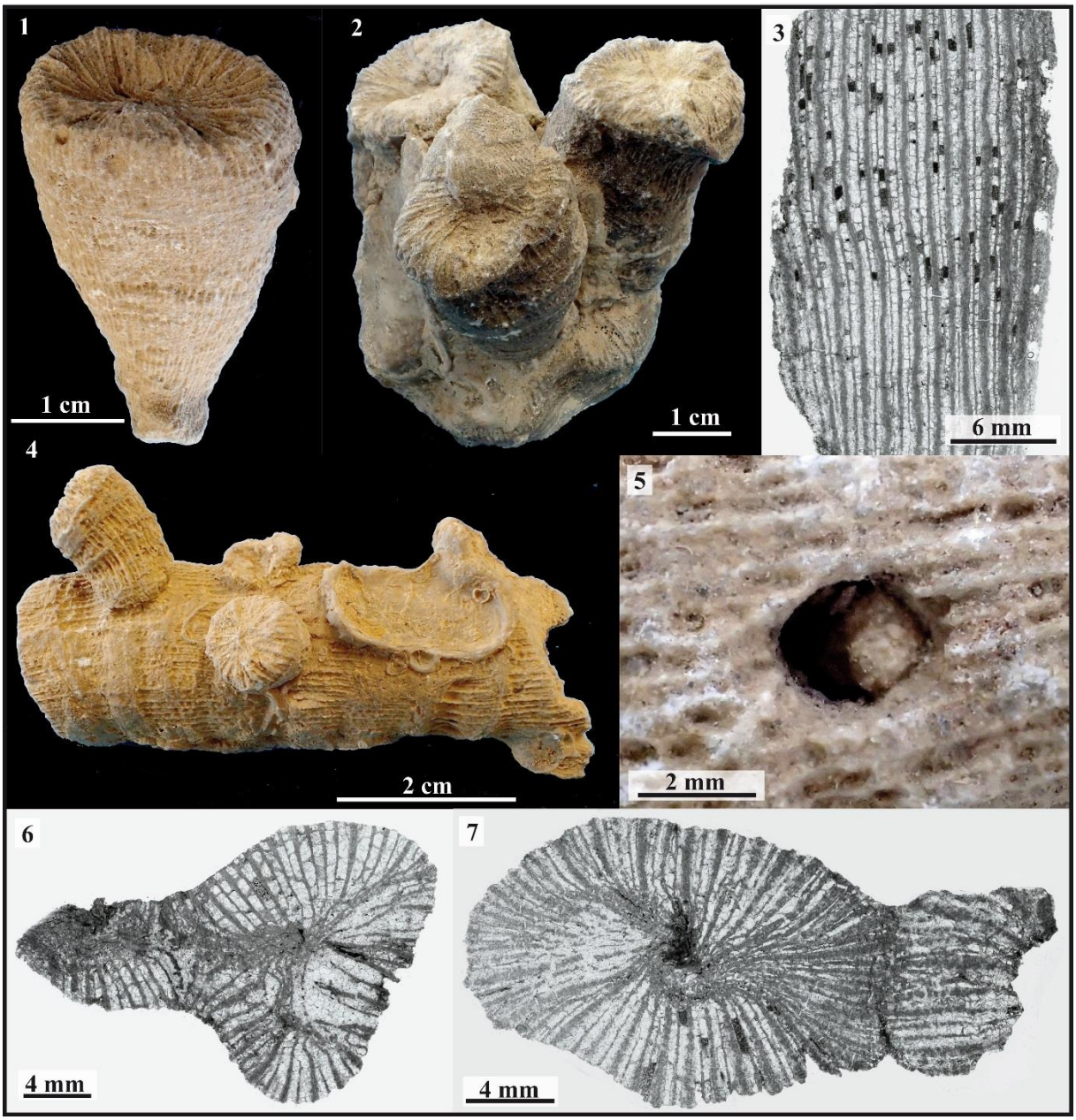


Figure 3.99 – Thecosmilia sp. 2

Fig.3.99.1 : Spécimen CPUN MA0804E2-A62.
Fig.3.99.2 : Spécimen CPUN MAM 8.
Fig.3.99.3 : Coupe longitudinale en lame mince du spécimen CPUN MA0804E2-A20b.
Fig.3.99.4 : Spécimen CPUN MA0804E2-A1 à nombreux bourgeonnements d'aspect extracalicinal. L'hypothèse de jeunes polypiérites liés à une reproduction sexuée n'est pas exclue d'autant que le polypiérite principal a servi de substrat pour le recrutement d'huîtres et de thécidés. Noter la direction de croissance vers le haut des jeunes polypiérites.
Fig.3.99.5 : Détail d'une cicatrice de bourgeonnement à la surface du spécimen CPUN MA0804E2-A62.
Fig.3.99.6 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0804E2-A1a montrant un cas de bourgeonnement intracalicinal.
Fig.3.99.7 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN MA0804E2-A20 montrant un cas de bourgeonnement extracalicinal et de vortex axial.

♦

Fig.3.99.1 : Specimen CPUN MA0804E2-A62.
Fig.3.99.2 : Specimen CPUN MAM8.
Fig.3.99.3 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN MA0804E2-A20b.
Fig.3.99.4 : Specimen CPUN MA0804E2-A1 showing many extracalicular buddings. The hypothesis of small corallites related to a sexual reproduction is not excluded as the big corallite is also the substrate for the recruitment of thecideans and oysters. Note the growth of young corallites directed upward.
Fig.3.99.5 : Detail of a buddding scar on the specimen CPUN MA0804E2-A62.
Fig.3.99.6 : Transverse thin section in the specimen CPUN MA0804E2-A1a showing a case of intracalicular budding.
Fig.3.99.7 : Transverse thin section in the specimen CPUN MA0804E2-A20 showing a case of extracalicular budding and axial vortex.

Famille : Thecosmiliidae Duncan, 1884
Genre : *Thecosmilia* Milne Edwards, 1848
Espèces originellement incluses : *Lithodendron trichotomum* Goldfuss, 1826
Espèce type : *Lithodendron trichotomum* Goldfuss, 1826, p. 45, pl. 13, fig. 6; designation par monotypie
Remarques : 26 espèces crétacées et plus de 100 espèces jurassiques ont été attribuées justement ou par erreur au genre *Thecosmilia*.
Statut : disponible, valide.

Thecosmilia sp. 3

Fig. 3.100

Matériel disponible (3 spécimens) : DA0206E1, DA0206E1'', DA0206E1-8 (collections CPUN).

Description : polypier phacéloïde formé de polypiérites à section circulaire parfois déformés par le mode de gemmation intracalicinal. Les éléments radiaires sont des costoseptes compacts, bicunéiformes atténués, droits ou courbes, libres ou jointifs. . Les faces latérales des septes portent des granules organisés en carènes de forme et de disposition montlivaltides même si la régularité et la symétrie des granules de part et d'autres du plan septal dévient parfois du modèle. Pas de columelle mais les septes de premier ordre se rejoignent parfois à l'axe du calice. Endothèque abondante, formée de nombreux dissépiments vésiculeux. Pas de synapticule observable. Une épithèque au sens large de nature indéfinie recouvre les côtes.

Diamètre des calices (Cd) : 5,7 à 13,9 mm – Nombre de septes (Ns) : 38 à 48 – Densité septale (Sd) : 6 à 7 par 2 mm – Distance entre centres calicinaux (c-c) : 6 à 12 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen d'Ouguerd Zegzaoune (Gorges de Dadès, Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: 26 Cretaceous and more than 100 Jurassic nominal species have been attributed rightly or wrongly to Thecosmilia.

Studied material (3 specimens): DA0206E1, DA0206E1'', DA0206E1-8 (collections CPUN).

Description: phaceloid colony made of cylindrical corallites, sometimes distorted by the intracalicular increase. Radial elements are slightly bicuneiform, straight or curved, free of joining, compact costosepta. Lateral faces of septa hold granules organized in carina, typically montlivaltid in shape and distribution. Although, the symmetry and regularity of granules on both sides of the septa sometimes differ from the typical model.No columella but some first order septa sometimes join in the axis of the calix. Endotheca abundant, made of vesicular dissepiments. No synapticulae observed. An epitheca *l.s*. cover the costae.

Calicular diameters: 5.7 to 13.9 mm – Number of septa: 38 to 48 – Septal density: 6 to 7 for 2 mm – Distance between calices centers: 6 to 12 mm

Geographic and stratigraphic ranges: middle Toarcian of Ouguerd Zegzaoune (Dades valley, High Atlas of Morocco).

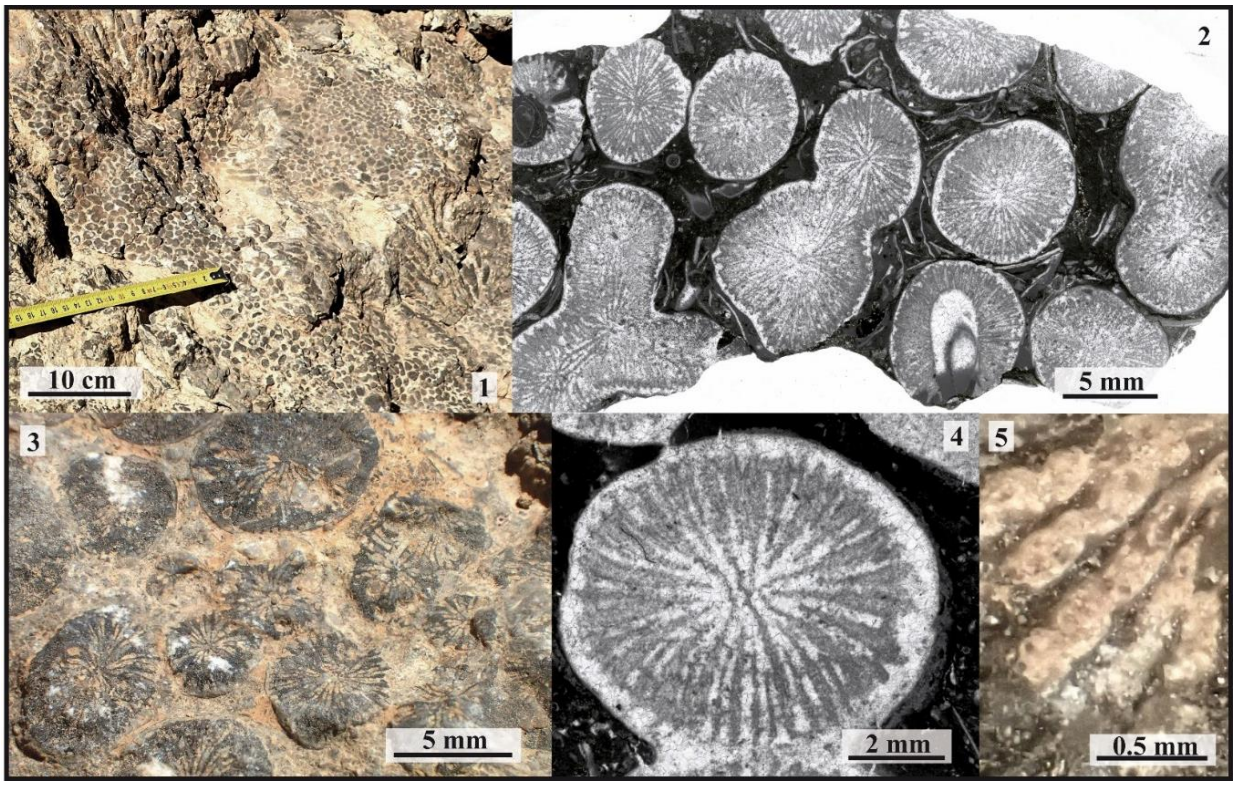


Figure 3.100 – *Thecosmilia* sp. 3

Fig.3.100.1 : Colonies de *Thecosmilia* sp.3 photographiée sur le terrain (gorges de Dadès, Haut Atlas du Maroc)
Fig.3.100.2 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA0206E1-8.
Fig.3.100.3 : Détail de Thecosmilia sp.3 photographiée sur le terrain (gorges de Dadès, Haut Atlas du Maroc)
Fig.3.100.4 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN DA0206E1''.
Fig.3.100.5 : Détail de la structure septale montlivaltide en vue distale du spécimen CPUN DA0206E1.

♦

Fig.3.100.1 : *Thecosmilia* sp.3 colonies pictured in the field (Dades valley, High Atlas of Morocco)
Fig.3.100.2 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA0206E1-8.
Fig.3.100.3 : Detail of *Thecosmilia* sp.3 pictured in the field (Dades valley, High Atlas of Morocco)
Fig.3.100.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA0206E1''.
Fig.3.100.5 : Detail in distal view of montlivaltid structure in sample CPUN DA0206E1.

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Trocharea* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864
Espèces originellement incluses : *Trocharea actiniformis* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864.
Espèce type : *Trocharea actiniformis* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864, p. 411, pl. 58 fig. 4 par monotypie.
Remarques : Alloiteau (1957) et Fischer (1969) remarquèrent que *Trochoplegma* Gregory, 1900 se distingue de *Trocharea* par sa tendance à présenter des septes de premier ordre compacts. Des trabécules plus réduites et des ménianes légèrement tournées vers l'extérieur sont d'autres critères discriminants possibles. *Chomatoseris* Thomas, 1935 est libre et croît vers le bas, *Trochoplegmopsis* Roniewicz, 1996 possède une columelle papilleuse.
Statut : disponible, valide.

Trocharea sp. 1

Fig. 3.101

Matériel disponible (2 spécimens) : AM16132-3, AM16178-3 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire discoïde à calice circulaire fixé à son substrat (ici une coquille de bivalve) par sa face inférieure dont la morphologie asymétrique semble s'être adaptée aux contraintes physiques subies par l'organisme : l'un des bords en coupe longitudinale radiale est plus élevé et tassé latéralement que l'autre. Les septes sont pennulaires, perforés, droits, libres ou jointifs à ménianes continues horizontales sur les faces latérales. Le bord distal est orné de petites dents régulières. La zone axiale laisse place à une petite fossette calicinale et probablement une petite columelle papilleuse en profondeur formée par les projections trabéculaires des septes. Une épithèque au sens large, de nature indéterminée recouvre la face inférieure du calice. Endothèque et rares dissépiments en profondeur. Synapticules abondantes. Pas de symétrie bilatérale, ni hexamérale visible.

Diamètre des calices (Cd) : 19.3 mm – Densité septale (Sd) : 16 par 5 mm

Rapports et différences: Le genre est très proche de *Chomatoseris* Thomas, 1935 mais s'en différencie par l'absence de croissance vers le bas.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellago, Haut Atlas du Maroc.

♦

Remarks: Alloiteau (1957) and Fischer (1969) remarked that *Trochoplegma* differs from *Trocharea* by its tendency of compactness in septa of first order. The smaller size of trabecules and the slightly dipping outward menianae are other possible criteria. *Chomatoseris* is free living, *Trochoplegmopsis* has a papillose columella.

Studied material (2 specimens): AM16132-3, AM16178-3 (collections CPUN).

Description: solitary discoid coral, circular in outline, fixed to its substratum (bivalve shell in this case) by its lower face, which morphology seems to have been governed by physical constraints sustained by the organism: in longitudinal radial section, one side is more elevated and laterally packed than the opposite one.Septa pennular, perforated, straight, free or joined with continuous horizontal menianes on lateral faces. Distal edge ornamented with small regular teeth. Axial zone with a restricted fossa and probably a papillose columella resulting of trabecular projection of septa in-depth. The lower face of the corallum is layered by an epitheca *lato sensu* of unknown nature. Endotheca made of rare dissepiments in-depth. Synapticulae abundant. No bilateral nor hexameral symmetry observed.

Calicular diameter: 19.3 mm – Septal density: 16 for 5 mm

Similarities and differences: The genus differs from *Chomatoseris* Thomas, 1935 by the lack of downward growth.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

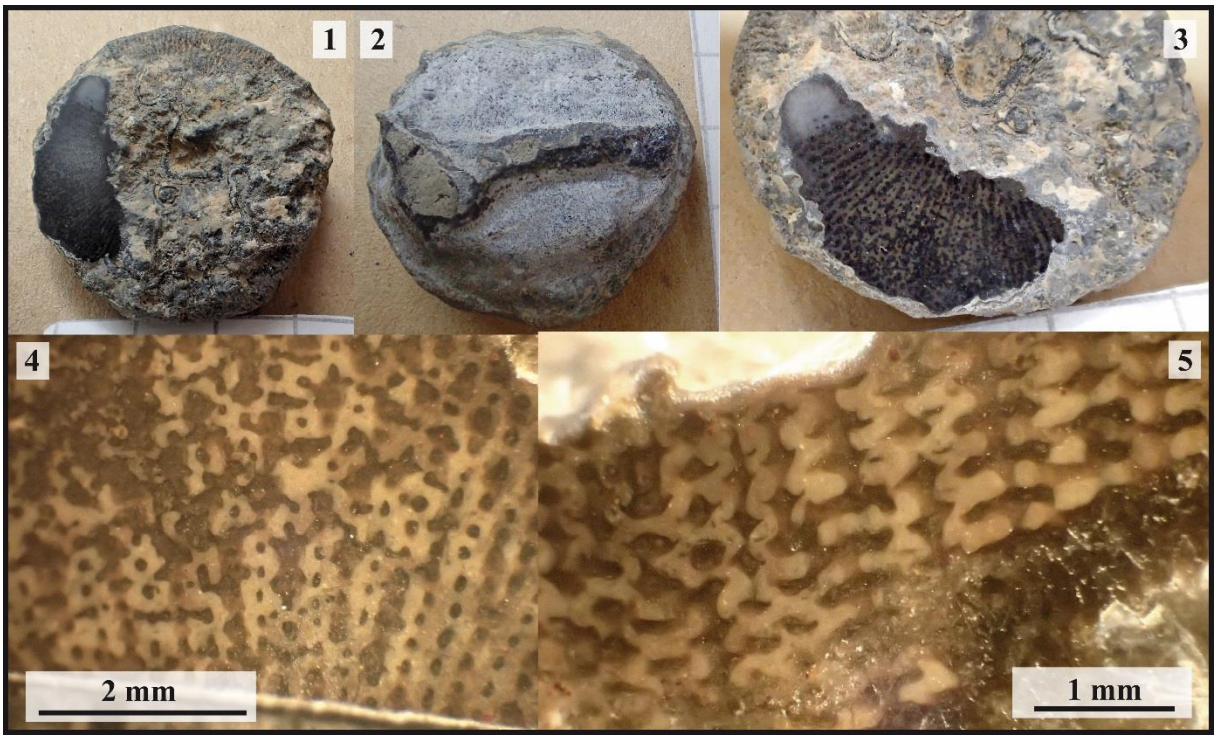


Figure 3.101 – *Trocharea* sp. 1

Fig.3.101.1 : Face supérieure du spécimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.2 : Face inférieure du spécimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.3 : Détail en section polie de la surface du spécimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.4 : Détail en section transversale polie de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.5 : Détail en section longitudinale polie de la structure septale pennulaire du spécimen CPUN AM16178-3.

♦

Fig.3.101.1 : Upper face of the specimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.2 : Lower face of the specimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.3 : Detail of polished section on the surface of the specimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.4 : Detail of the pennular septal structure in transverse polished section of the specimen CPUN AM16178-3.
Fig.3.101.5 : Detail of the pennular septal structure in longitudinal polished section of the specimen CPUN AM16178-3.

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Trocharea* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864
Espèces originellement incluses : *Trocharea actiniformis* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864.
Espèce type : *Trocharea actiniformis* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864, p. 411, pl. 58 fig. 4 par monotypie.
Remarques : Alloiteau (1957) et Fischer (1969) remarquèrent que *Trochoplegma* Gregory, 1900 se distingue de *Trocharea* par sa tendance à présenter des septes de premier ordre compacts. Des trabécules plus réduites et des ménianes légèrement tournées vers l'extérieur sont d'autres critères discriminants possibles. *Chomatoseris* Thomas, 1935 est libre et croît vers le bas, *Trochoplegmopsis* Roniewicz, 1996 possède une columelle papilleuse.
Statut : disponible, valide.

Trocharea sp. 2

Fig. 3.102

Matériel disponible (2 spécimens) : AM16160-6, AM16178-5 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire fungiforme à calice circulaire fixé à son substrat par sa face inférieure de diamètre réduit formant un pédoncule. Les septes sont pennulaires, perforés, droits, libres ou jointifs à ménianes discontinues sur les faces latérales. Le bord distal est orné de petites dents régulières. La zone axiale laisse place à une petite fossette calicinale et probablement une petite columelle papilleuse en profondeur formée par les projections trabéculaires des septes. Une épithèque au sens large, de nature indéterminée recouvre la face inférieure du calice ainsi que sa périphérie mais ne remonte pas latéralement sur toute la hauteur des septes. Endothèque formée de rares dissépiments en profondeur. Synapticules abondants. Pas de symétrie bilatérale, ni hexamérale visible.

Diamètre du calice (Cd) : 20,1 mm – Densité septale (Sd) : 14 à 15 par 5 mm

Rapports et différences : diffère de *Trocharea* sp.1 par son aspect fungiforme pédonculée.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellago, Haut Atlas du Maroc.

♦

Remarks: Alloiteau (1957) and Fischer (1969) remarked that *Trochoplegma* Gregory, 1900 differs from *Trocharea* by its tendency of compactness in septa of first order. The smaller size of trabecules and the slightly dipping outward menianae are other possible criteria. *Chomatoseris* Thomas, 1935 is free living and grow downward, *Trochoplegmopsis* Roniewicz, 1996 has a papillose columella.

Studied material (2 specimens): AM16160-6, AM16178-5 (collections CPUN).

Description: solitary fungiform coral, circular in outline, fixed to its substratum by a lower face reduced in diameter forming a peduncle. Septa pennular, perforated, straight, free or joined with discontinuous menianae on lateral faces. Distal edge ornamented with small regular teeth. Axial zone with a restricted fossa and probably a papillose columella resulting of trabecular projection of septa in-depth. The lower face of the corallum is layered by an epitheca *sensu lato* of unknown nature. Endotheca made of rare dissepiments in depth. Synapticulae abundant. No bilateral nor hexameral symmetry observed.

Calicular diameter: 20.1 mm – Septal density: 14 to 15 par 5 mm

Similarities and differences: differs from *Trocharea* sp.1 by its fungiform, pedunculate shape.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

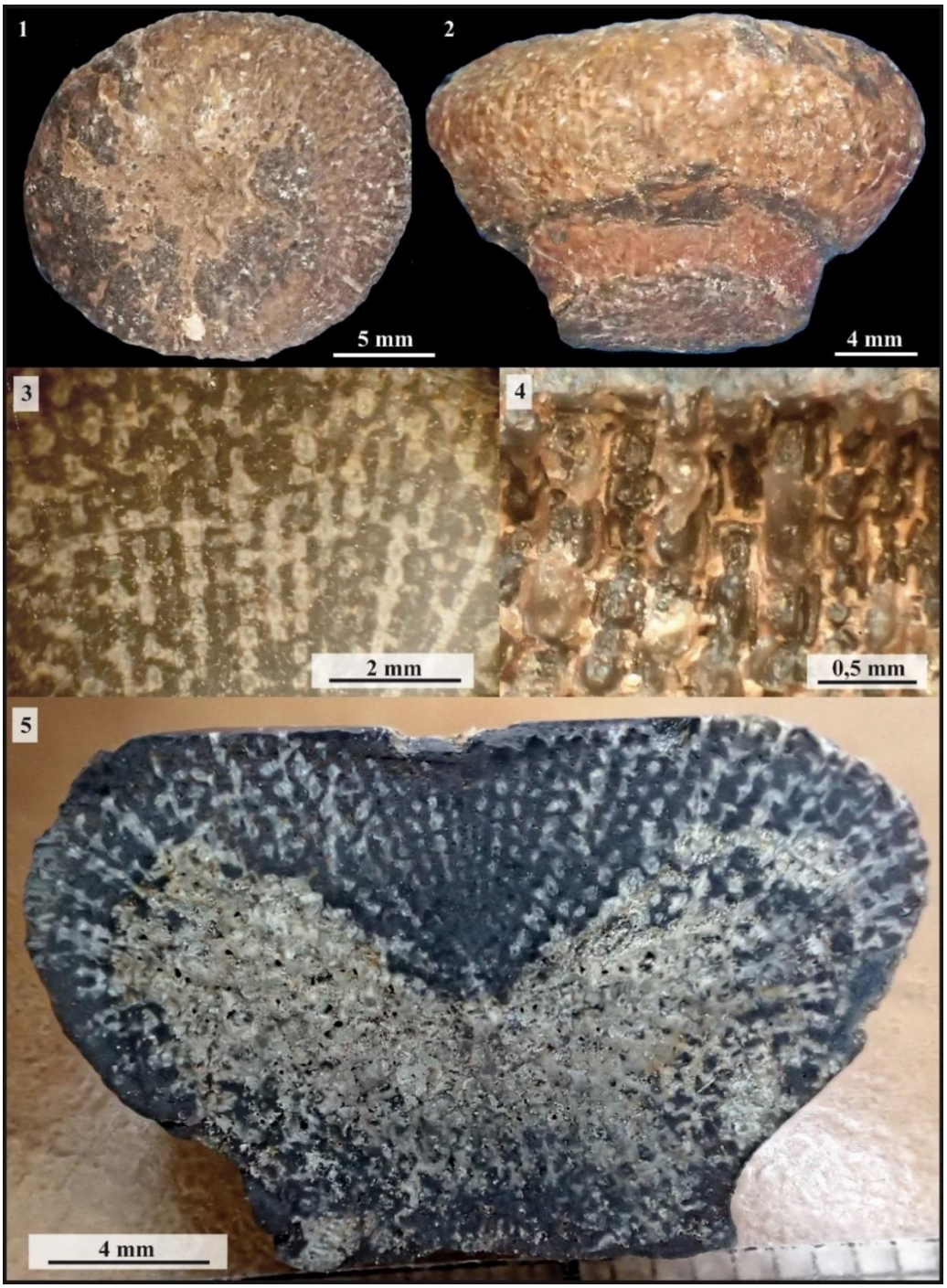


Figure 3.102 – *Trocharea* sp. 2

Fig.3.102.1: Vue distale du spécimen CPUN AM16160-6 avant section.
Fig.3.102.2: Vue latérale du spécimen CPUN AM16160-6.
Fig.3.102.3: Détail en coupe transversale de l'appareil septal du spécimen CPUN AM16160-6.
Fig.3.102.4: Détail en vue distale périphérique de l'organisation septale pennulaire du spécimen CPUN AM16160-6.
Fig.3.102.5: Coupe longitudinale axiale du spécimen CPUN AM16160-6 (le squelette est en clair).

♦

Fig.3.102.1: Distal view of the specimen CPUN AM16160-6 before cutting.
Fig.3.102.2: Lateral view of the specimen CPUN AM16160-6.
Fig.3.102.3: Detail in transverse section of the septal apparatus of the specimen CPUN AM16160-6.
Fig.3.102.4: Detail in distal-peripheric view of pennular septal organisation of the specimen CPUN AM16160-6.
Fig.3.102.5: Axial longitudinal section in sample CPUN AM16160-6 (skeleton corresponds to light parts).

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Trocharea* Etallon in Thurmann and Etallon, 1864
Espèces originellement incluses : *Trocharea actiniformis* Etallon in Thurmann et Etallon, 1864.
Espèce type : *Trocharea actiniformis* Etallon in Thurmann et Etallon, 1864, p. 411, pl. 58 fig. 4 par monotypie.
Remarques : Alloiteau (1957) et Fischer (1969) remarquèrent que *Trochoplegma* Gregory, 1900 se distingue de *Trocharea* par sa tendance à présenter des septes de premier ordre compacts. Des trabécules plus réduites et des ménianes légèrement tournées vers l'extérieur sont d'autres critères discriminants possibles. *Chomatoseris* Thomas, 1935 est libre et croît vers le bas, *Trochoplegmopsis* Roniewicz 1996 possède une columelle papilleuse.
Statut : disponible, valide.

Trocharea sp. 3

Fig. 3.103

Matériel disponible (1 spécimen): CDAm10 (collections CPUN).

Description : polypier solitaire subcylindrique à calice subcirculaire légèrement bilobé. Les septes sont pennulaires, perforés, droits, libres ou jointifs à ménianes discontinues sur les faces latérales. Le bord distal est orné de petites dents trabéculaires régulières. La zone axiale laisse place à une petite fossette calicinale et peut-être une petite columelle papilleuse en profondeur formée par les projections trabéculaires des septes. Une épithèque *l.s*. de nature indéterminée enveloppe le calice. Endothèque formée de rares et fins dissépiments. Synapticules présents. Pas de symétrie bilatérale, ni hexamérale visible.

Diamètre des calices (Cd) : 12 mm – Nombre de septes (Ns) : environ 96 – Densité septale (Sd) : 8 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Studied material (1 specimen): CDAm10 (collections CPUN).

Description: subcylindrical solitary coral, subcircular and slightly bilobate in outline. Septa pennular, perforate, straight, free or joined with discontinuous menianes on lateral faces. Distal edge ornamented with small regular trabecular teeth. Axial zone with a restricted fossa and maybe a papillose columella resulting of trabecular projection of septa in-depth. The corallum is wrapped into an epitheca *l.s.* of unknown nature. Endotheca made of rare dissepiments. Synapticulae present. No bilateral nor hexameral symmetry observed.

Calicular diameter: 12 mm – Number of septa: approximately 96 – Septal density: 8 per 2 mm

Remarks: Alloiteau (1957) and Fischer (1969) remarked that Trochoplegma Gregory, 1900 differs from Trocharea by its tendency of compactness in septa of first order. The smaller size of trabecules and the slightly dipping outward menianae are other possible criteria. Chomatoseris Thomas, 1935 is free living and grow downward, Trochoplegmopsis Roniewicz 1996 has a papillose columella.

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.103.1 : Vue latérale du spécimen CPUN CDAm10.
Fig.3.103.2 : Vue latérale du spécimen CPUN CDAm10.
Fig.3.103.3 : Coupe transversale en lame mince du spécimen CPUN CDAm10.

♦

Fig.3.103.1 : Lateral view of the specimen CPUN CDAm10.
Fig.3.103.2 : Lateral view of the specimen CPUN CDAm10.
Fig.3.103.3 : Transverse thin section of the specimen CPUN CDAm10.

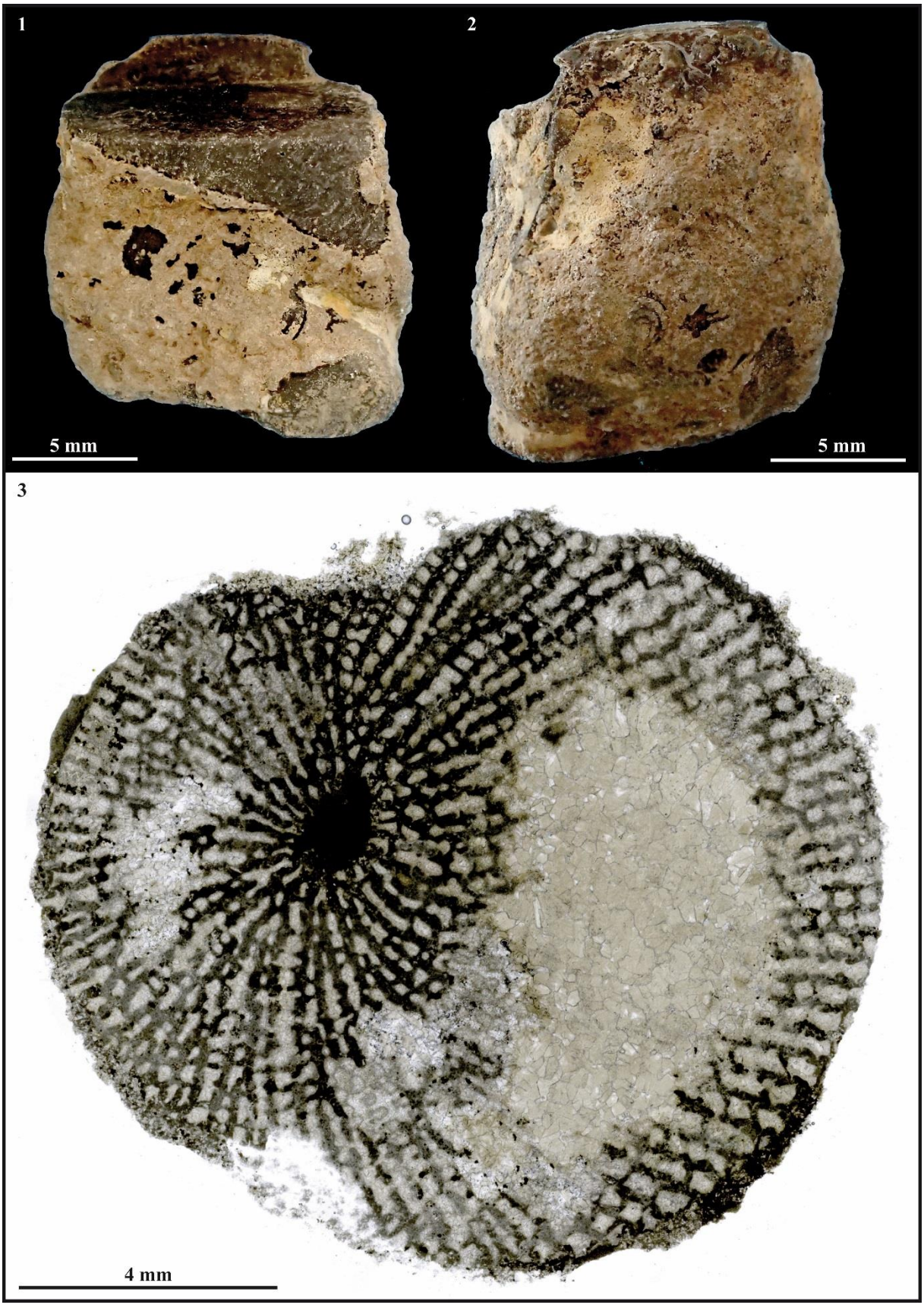


Figure 3.103 – *Trocharea* sp. 3

Famille : Caryophylliidae Dana, 1846
Genre : *Trochocyathus* Milne-Edwards & Haime, 1848
Espèces originellement incluses : 30 espèces (p. 301)
Espèce type : *Turbinolia mitrata* Goldfuss, 1826 désignation subséquente par Milne Edwards & Haime, 1850, p. XIV
Statut : disponible, valide.

Trochocyathus provincialis Alloiteau, 1948

Fig. 3.104

Synonymie :

v. 1948 *Trochocyathus provincialis* - Alloiteau p. 2 pl 1 fig 1,2,3
v. 1948 *Trochocyatus provincialis* Alloiteau - Charles p.58, pl.1 fig.1.2.3

Matériel disponible (2 spécimens): lot A26691 (collections MNHN).

Description: petit corail solitaire conique arqué (en forme de corne) à surface externe costulée. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes droits ou ondulés, libres, dont on ne distingue que deux ordres de grandeur qui alternent d'un septe au suivant. Certains septes rejoignent une columelle papilleuse formée de larges poutrelles en forme d'étoile en section transversale. Pas d'endothèque observée. Muraille apparemment septothécale.

Diamètre des calices (Cd) : environ 3 mm – Hauteur des calices (Ch) : environ 6 mm – Nombre de septes (Ns) : 34 – Densité septale (Sd) : 5 par 1 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien (d'après Alloiteau, 1948) ou Aalénien (d'après Charles, 1948) de Dardennes (France).

♦

Studied material (2 specimens): lot A26691 (collections MNHN).

Description: Small conical, curved solitary coral (horn shaped) with costulate external surface. Radial elements are bicuneiform, straight or wavy, free costosepta organized in two distinct size orders that alternate from one septum to the next. Some septa join an axial papillose columella made of large beams in form of stars in transverse section. No endotheca observed. Wall apparently septothecal.

Calicular diameter: approximately 3 mm – Calicular high: approximately 6 mm – Number of septa: 34 – Septal density: 5 for 1 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Toarcian (according to Alloiteau, 1948) or Aalenian (According to Charles, 1948) of Dardennes (France).

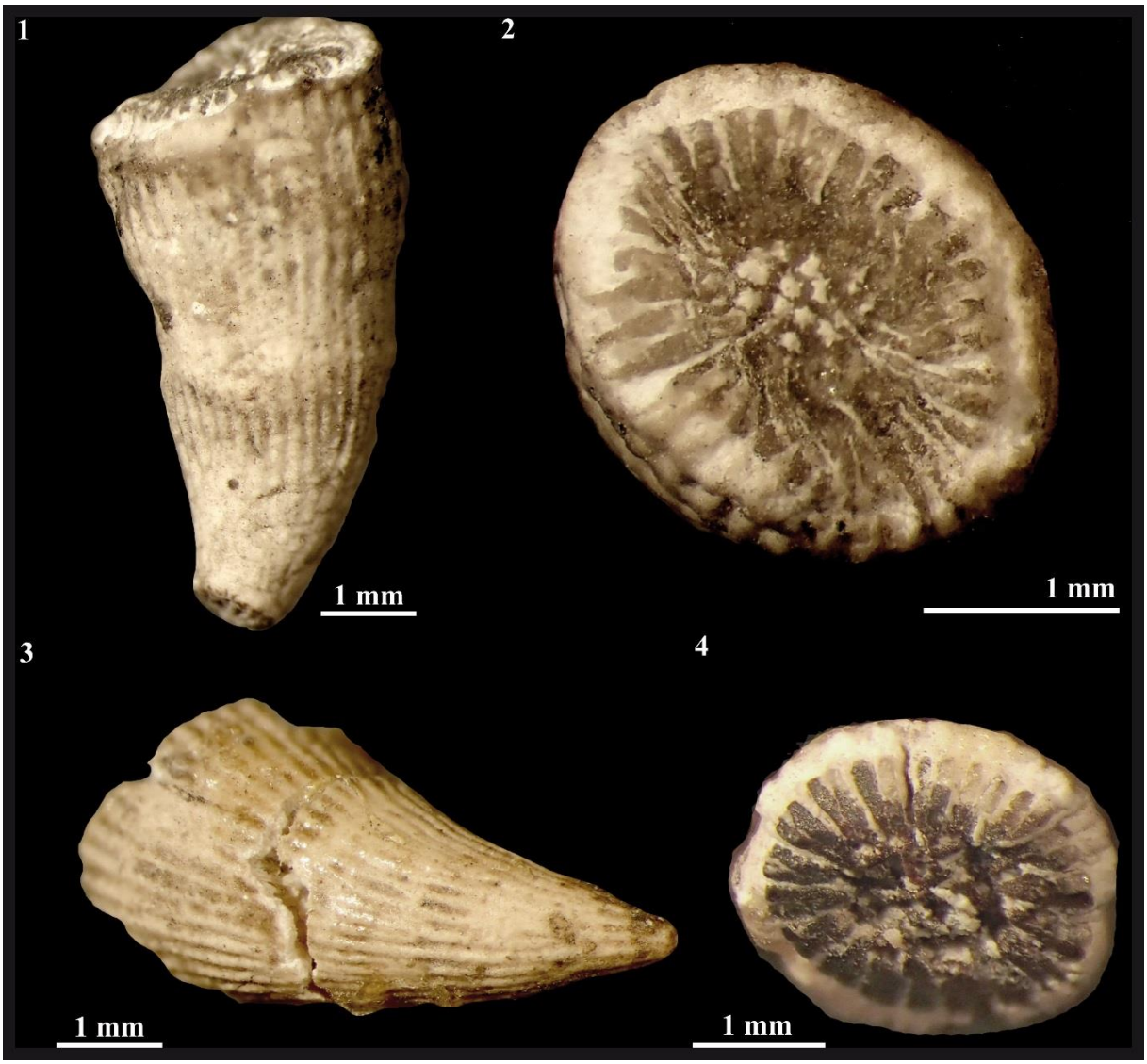


Figure 3.104 – *Trochocyathus provincialis*

Fig.3.104.1 : Vue latérale de l'un des spécimens du lot MNHN A26691.
Fig.3.104.2 : Vue distale de l'un des spécimens du lot MNHN A26691.
Fig.3.104.3 : Vue latérale de l'un des spécimens du lot MNHN A26691.
Fig.3.104.4 : Vue distale de l'un des spécimens du lot MNHN A26691.

♦

Fig.3.104.1 : Lateral view of one of the specimens from the lot MNHN A26691.
Fig.3.104.2 : Distal view of one of the specimens from the lot MNHN A26691.
Fig.3.104.3 : Lateral view of one of the specimens from the lot MNHN A26691.
Fig.3.104.4 : Distal view of one of the specimens from the lot MNHN A26691.

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Trochoplegma* Gregory, 1900
Espèces originellement incluses : *Trochoplegma tenuilamellosa* Gregory, 1900
Espèce type : *Trochoplegma tenuilamellosa* Gregory, 1900, p.180, pl. 23, fig. 3-10, pl.2A fig. 8; désignation originale.
Remarque : le genre se distingue de *Trocharea* par des septes et trabécules plus fins et des pennules plus prononcées (Pandey *et al.* (1999: 1017) et régulières d'après nos observations. *Trochoplegmopsis* possède une columelle papilleuse (Roniewicz (1976: 95) ; *Chomatoseris* est une forme libre sans épithèque (Pandey et Fürsich 2003: 111) et possédant une croissance vers le bas ; *Dimorpharaea, Genabacia* et *Semeloseris* sont des formes coloniales.
Statut : disponible, valide.

Trochoplegma? ilerdensis (Beauvais, 1962)

Fig. 3.105

Synonymie :

v. 1962 *Anabacia ilerdensis* - M. Beauvais p.272, pl.IVb, fig.1a,b.

Matériel disponible (1 spécimen): A50994 (collections MNHN).

Description: corail solitaire subhémisphérique libre, dépourvu d'holothèque sur sa face basale. Les éléments radiaires sont des costoseptes droits ou légèrement flexueux, libres, poreux, exserts, dont les cycles sont difficiles à différencier. La microstructure septale est typiquement microsolénide. Le bord distal est orné de petites dents trabéculaires très régulières. Nombreux synapticules présents. Pas d'endothèque observée mais la description originale fait état de rares dissépiments très minces répartis dans tout l'espace interseptal. Pas de columelle mais une fossette axiale très allongée définissant un plan de symétrie bilatérale.

Diamètre des calices (Cd) : 34,4 x 32,2 mm – Densité septale (Sd) : 7-8 par 2 mm

Remarques : l'usage du genre *Anabacia* ayant été abandonné, il convient de réattribuer ce taxon à un genre valide correspondant à ses caractéristiques. *Chomatoseris* possède une croissance vers le bas qui n'est pas observée ici. La régularité de l'appareil septal et la finesse des septes et trabécules nous incitent à proposer le genre *Trochoplegma* bien que nous n'ayons pas observé d'épithèque sur la face basale (peut-être érodée ?).

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Marnes toarciennes de Catalogne (Espagne).

♦

Remarks: the genus differs from *Trocharea* by its thinner trabeculae and septa and much more pronounced pennulae (Pandey *et al.* (1999: 1017) that are also more regular according to our own observations. *Trochoplegmopsis* is characterized by a papillose columella (Roniewicz (1976: 95); *Chomatoseris* is free living and without epitheca (Pandey and Fürsich 2003: 111) and grew upward and downward; *Dimorpharaea Genabacia* and *Semeloseris* are colonial.

Studied material (1 specimen): A50994 (collections MNHN).

Description: the usage of the genus *Anabacia* has been abandoned. Consequently, this taxon needs a reattribution to a valid genus according to its features. *Chomatoseris* shows a downward growth that is not observed here. The regularity of the septal apparatus ant the thinner trabeculae and septa incite us to suggest the genus *Trochoplegma* despite we did not observe any epitheca on the basis of the corallum.

Calicular diameter: 34.4 x 32.2 mm – Septal density: 7-8 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Toarcian marls of Catalonia (Spain).

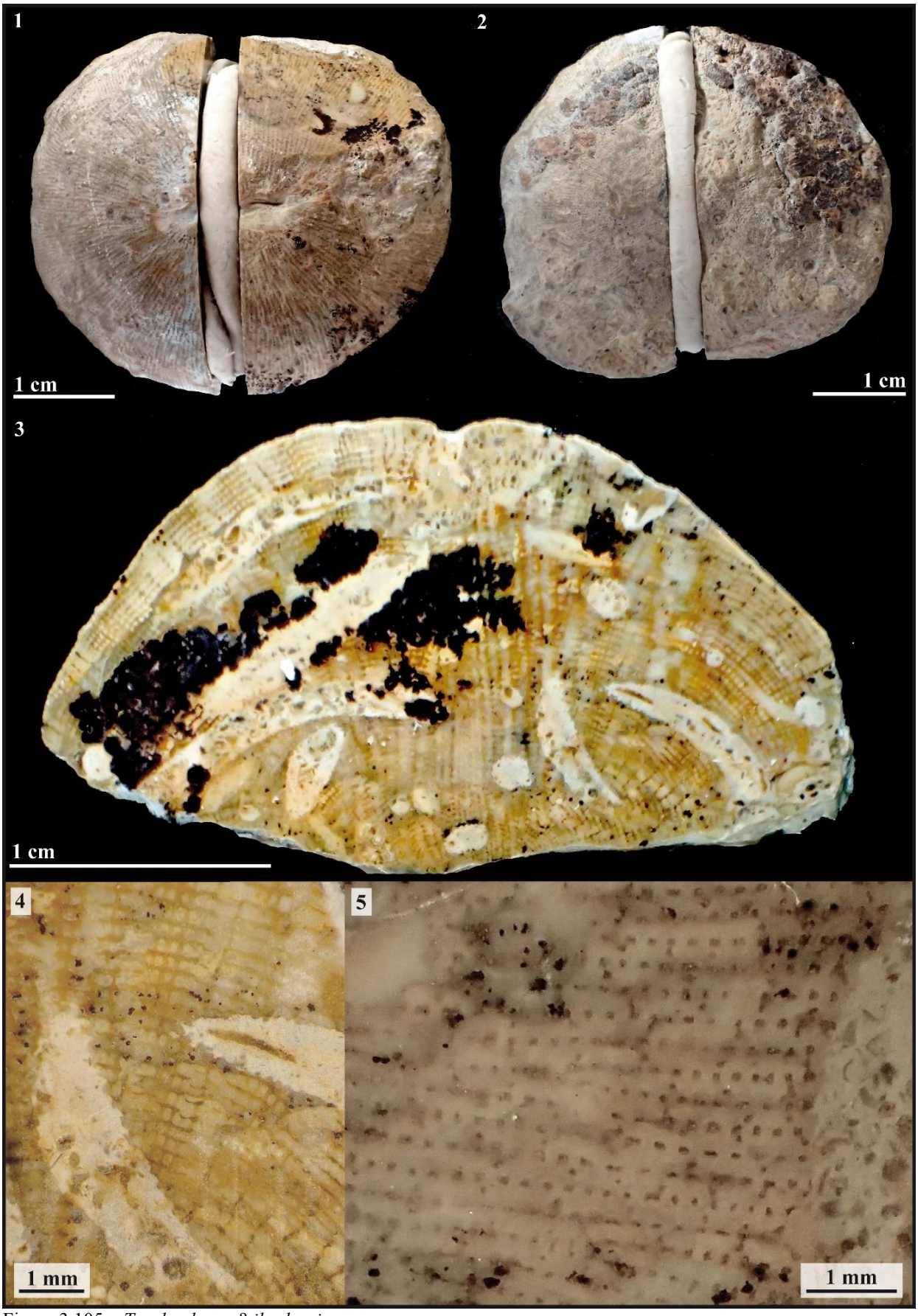


Figure 3.105 – *Trochoplegma? ilerdensis*

Fig.3.105.1 : Vue distale du spécimen MNHN A50994.
Fig.3.105.2 : Vue proximale du spécimen MNHN A50994.
Fig.3.105.3 : Coupe longitudinale polie du spécimen MNHN A50994.
Fig.3.105.4 : Détail en coupe longitudinale polie du spécimen MNHN A50994.
Fig.3.105.5 : Détail en coupe transversale polie du spécimen MNHN A50994.

♦

Fig.3.105.1 : Distal view of the specimen MNHN A50994.
Fig.3.105.2 : Proximal view of the specimen MNHN A50994.
Fig.3.105.3 : Longitudinal polished section of the specimen MNHN A50994.
Fig.3.105.4 : Detail in longitudinal polished section of the specimen MNHN A50994.
Fig.3.105.5 : Detail in transverse polished section of the specimen MNHN A50994.

Famille : Microsolenidae Koby, 1889
Genre : *Trochoplegma* Gregory, 1900
Espèces originellement incluses : *Trochoplegma tenuilamellosa* Gregory, 1900
Espèce type : *Trochoplegma tenuilamellosa* Gregory 1900, p.180, pl. 23, fig. 3-10, pl.2A fig. 8; désignation originale.
Remarque : le genre se distingue de *Trocharea* par des septes et trabécules plus fins et des pennules plus prononcées (Pandey *et al.* (1999: 1017) et régulières d'après nos observations. *Trochoplegmopsis* possède une columelle papilleuse (Roniewicz (1976: 95) ; *Chomatoseris* est une forme libre sans épithèque (Pandey et Fürsich 2003: 111) et possédant une croissance vers le bas ; *Dimorpharaea, Genabacia* et *Semeloseris* sont des formes coloniales.
Statut : disponible, valide.

Trochoplegma sp. 1

Fig. 3.106

Matériel disponible (2 spécimens): 2303A4(2)-3, AM16164-4 (collections CPUN).

Description: polypier solitaire fungiforme à surface calicinale circulaire plane ou légèrement convexe mais présentant une dépression axiale étroite. Les éléments radiaires sont des septes droits, poreux, à structure pennulaire typiquement microsolénide. Une petite columelle de nature indéterminée apparait en profondeur au centre des calices. L'endothèque est faite de rares et fins dissépiments vésiculeux. Synapticules présents. Une épaisse holothèque plissée concentriquement recouvre la surface inférieure du polypier.

Diamètre des calices (Cd) : 24 à 26 mm – Nombre de septes (Ns) : >300 – Densité septale (Sd) : 9 par 2 mm

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Pliensbachien d'Amellagou (Haut Atlas du Maroc).

♦

Remarks: the genus differs from *Trochraea* by its thinner trabeculae and septa and much more pronounced pennulae (Pandey *et al.* (1999: 1017) that are also more regular according to our own observations. *Trochoplegmopsis* is characterized by a papillose columella (Roniewicz (1976: 95); *Chomatoseris* is free living and without epitheca (Pandey and Fürsich 2003: 111) and grew upward and downward; *Dimorpharaea Genabacia* and *Semeloseris* are colonial.

Studied material (2 specimens): 2303A4(2)-3, AM16164-4 (collections CPUN).

Description: solitary, fungiform corallum with circular, flat or slightly convex calicular surface showing a small axial fossa. Radial elements are straight, porous septa with typically microsolenid pennular structures. A weak columella of unknown nature appears in depth. Endotheca made of rare, thin vesicular dissepiments. Synapticulae present. A thick, concentrically wrinkled holotheca covers the base of the colony.

Calicular diameter: 24 to 26 mm – Number of septa: >300 – Septal density: 9 per 2 mm

Geographic and stratigraphic ranges: Pliensbachian of Amellagou (High Atlas of Morocco).

Fig.3.106.1 : Vue distale du spécimen CPUN 2303A4(2)-3 avant section.
Fig.3.106.2 : Vue distale du spécimen CPUN AM16164-4.
Fig.3.106.3 : Vue de détail distale du calice du spécimen CPUN AM16164-4.
Fig.3.106.4 : Vue latérale du spécimen CPUN AM16164-4.
Fig.3.106.5 : Surface polie transversale du spécimen CPUN 2303A4(2)-3. Squelette en demi-teinte, vide squelettique en clair vers le haut, en sombre vers le bas
Fig.3.106.6 : Section polie longitudinale du spécimen CPUN 2303A4(2)-3 ne passant pas par le centre calicinal. Squelette en clair.

♦

Fig.3.106.1 : Distal view of the specimen CPUN 2303A4(2)-3 before section.

Fig.3.106.2 : Distal view of the specimen CPUN AM16164-4.
Fig.3.106.3 : Detail distal view of the calix in the specimen CPUN AM16164-4.
Fig.3.106.4 : Lateral view of the specimen CPUN AM16164-4.
Fig.3.106.5 : Polished transverse surface of the specimen CPUN 2303A4(2)-3. Skeleton in halftone, skeletal void in bright in the upper part, in dark in the lower part.
Fig.3.106.6 : Longitudinal polished section of the specimen CPUN 2303A4(2)-3 that does not cross the calicular center. Skeleton in bright.

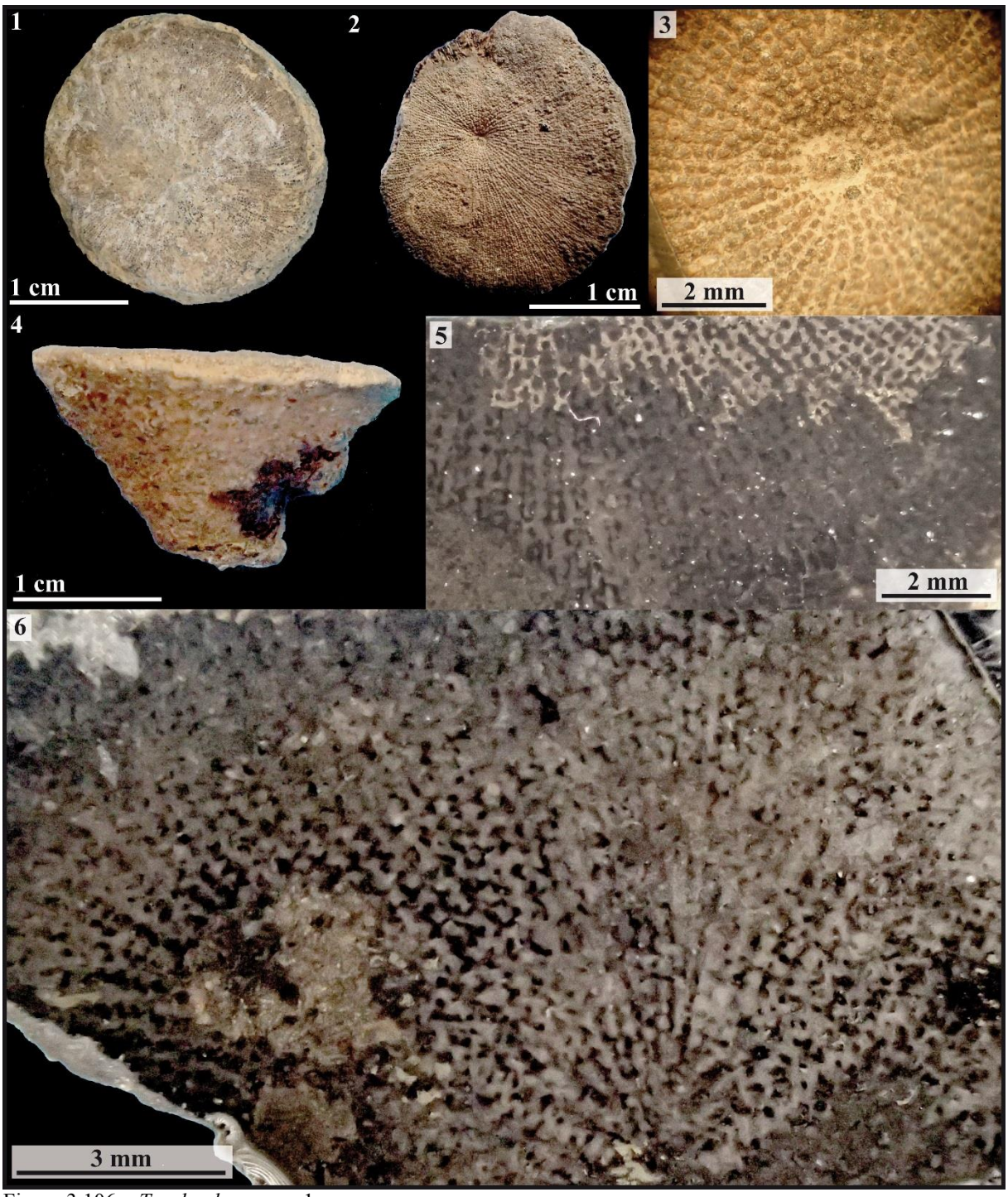


Figure 3.106 – *Trochoplegma* sp. 1

Famille : *Incertae sedis*
Genre : *Vallimeandropsis* Beauvais, 1966
Espèces originellement incluses : seulement l'espèce type *V. davidsoni* (M. Edwards and Haime, 1851)
Espèce type : *Latomeandra davidsoni* Edwards and Haime, 1851, p. 137, pl. 27 fig. 10; désignation originale.
Remarque : le genre se distingue de *Microphyllia* par des septes non pennulaires à structure montlivaltide.
Statut : disponible, valide.

Vallimeandropsis lineata (Beauvais, 1986)

Fig. 3.107

Matériel inclus à l'origine : 1 spécimen coll. Faugères N°237, Toarcien supérieur de Moulay Idriss (Maroc), décrit et figuré par Beauvais (1986).
Désignation du type porte-nom : Holotype : MNHN R11636 par désignation originale.
Localité type : Toarcien supérieur de Moulay Idriss (Maroc)

Synonymie :

v. 1986 *Microphyllia lineata* - Beauvais, p. 58 pl. 12 fig. 2 & pl. 14 fig.2.
v. 2011 *Microphyllia*? *lineata* Beauvais - Lathuilière, p.540 pl. III fig.1-3.

Matériel disponible (14 spécimens) : Holotype R11636 (collections MNHN), MAM12, MA0804E2-4, MA1004E1-1, MA1004E3-1, MA1004E4-1,2,13,14,15, AM1603A6E1, DA2705E4-2, DA2805E5-1, A112 (collections CPUN).

Description : colonie méandroïde à zones parfois thamnastérioïdes massive dépourvue d'holothèque visible, à longues séries subparallèles (le plus souvent 5 à 10 calices par série), parfois bifurquées. Les vallées sont séparées par des collines tectiformes dépourvues d'ambulacre. Bourgeonnement intracalicinal. Des septes de vallées connectent les différents calices au sein d'une même série. Les éléments radiaires sont des septes ou lames biseptales droits ou courbes, subcompacts, souvent jointifs, subconfluents ou non-confluents de part et d'autre des collines. La structure septale évoque une structure montlivaltide classique, les faces latérales des septes sont ornées de petites dents aiguës régulières. Les trabécules sont homogènes en diamètre et en espacement, ce qui confère au bord distal des septes un aspect denté régulier. Elles sont subverticales sur la partie externe des septes mais tendent à s'horizontaliser au niveau du bord interne. Columelle d'aspect pariétal visible uniquement en profondeur. En surface, la columelle laisse place à une fossette axiale au centre du calice dans laquelle les trabécules des septes se projettent. Endothèque constituée de nombreux dissépiments vésiculeux. Synapticules non observés. La nature de la muraille n'a pas pu être établie.

Distance calice à calice (c-c): 2.9 à 8.3 mm – Densité septale (Sd) : 6 à 8 par 2 mm – Densité trabéculaire (Td) : 9 à 11 par 2 mm – Diamètre des trabécules (Dt) : 130 à 250 microns

Rapports et différences : la réattribution de ce taxon au genre *Vallimeandropsis* se fonde sur la structure septale dépourvue de pennules vraies mais correspondant davantage à une structure montlivaltide bien que la haute fréquence de coalescence des septes chez ces échantillons soit assez inhabituelle pour une structure de ce type.

Répartition stratigraphique et géographique de l'espèce : Toarcien moyen / supérieur d'Aïn Leuh et Amellagou (maroc).

♦

Remarks: the genus differs from *Microphyllia* by non-pennular septa of typical montlivaltid structure.

Studied material (14 specimens) : Holotype R11636 (collections MNHN), MAM12, MA0804E2-4, MA1004E1-1, MA1004E3-1, MA1004E4-1,2,13,14,15, AM1603A6E1, DA2705E4-2, DA2805E5-1, A112 (collections CPUN).

Description: Massive meandroid colony, locally thamnasterioid without holotheca, with long subparallel series (generally 5 to 10 calices for one series), sometimes dichotomous. Valleys are separated by tectiform collines with no ambulacrum. Intracalicinal budding. Valleys septa connect the different calices in one serie. Radial elements

are straight or curved septa or biseptal sheets, subcompact, often joined, subconfluent or not confluent from one side of a colline to the other. Septal structure correspond to a classical montlivaltid model, lateral faces of septa are ornamented with small regular sharp teeth. Trabeculae are homogeneous in size and spacing, conferring a regular dentate aspect to the distal edge. Trabeculae are externally subvertical and tend to lie down in the internal part of septa. Parietal columella in-depth. On the upper part of the calices, the columella is not visible and is replaced by a fossa in which trabeculae of septa project. Endotheca made of numerous vesicular dissepiments. Synapticulae not observedFigure x.6). Wall of unknown nature.

Distance between calices centers: 2.9 to 8.3 mm – Septal density: 6 to 8 for 2 mm – Trabecular density: 9 to 11 for 2 mm – Trabecular diameter: 130 to 250 micrometers

Similarities and differences: the reattribution of this taxon in the genus *Vallimeandropsis* is justified by the lack of pennular structures on septa, which present a classical montlivaltid-like septal structure, althought the high frequence of coalescents septa in these samples is surprising for this kind of septal microstructure.

Geographic and Stratigraphic ranges: Middle / Upper Toarcian of Aïn Leuh and Amellagou (Morocco).

Fig.3.107.1 : Holotype MNHN R11636.
Fig.3.107.2 : *V. lineata* photographié sur le terrain (vallée de Ziz dans le Haut Atlas Marocain).
Fig.3.107.3 : Détail en vue distale du spécimen CPUN MA1004E6.
Fig.3.107.4 : Section transversale en lame mince du spécimen CPUN MA1004E1-1.
Fig.3.107.5 : Section transversale en lame mince du spécimen CPUN DA2705E4-2.
Fig.3.107.6 : Section transversale en lame mince du spécimen CPUN DA2805E5-1.

♦

Fig.3.107.1 : Holotype MNHN R11636.
Fig.3.107.2 : *V. lineata* pictured on the field.
Fig.3.107.3 : Detail in distal view of the specimen CPUN MA1004E6.
Fig.3.107.4 : Transverse thin section of the specimen CPUN MA1004E1-1.
Fig.3.107.5 : Transverse thin section of the specimen CPUN DA2705E4-2.
Fig.3.107.6 : Longitudinal thin section of the specimen CPUN DA2805E5-1.

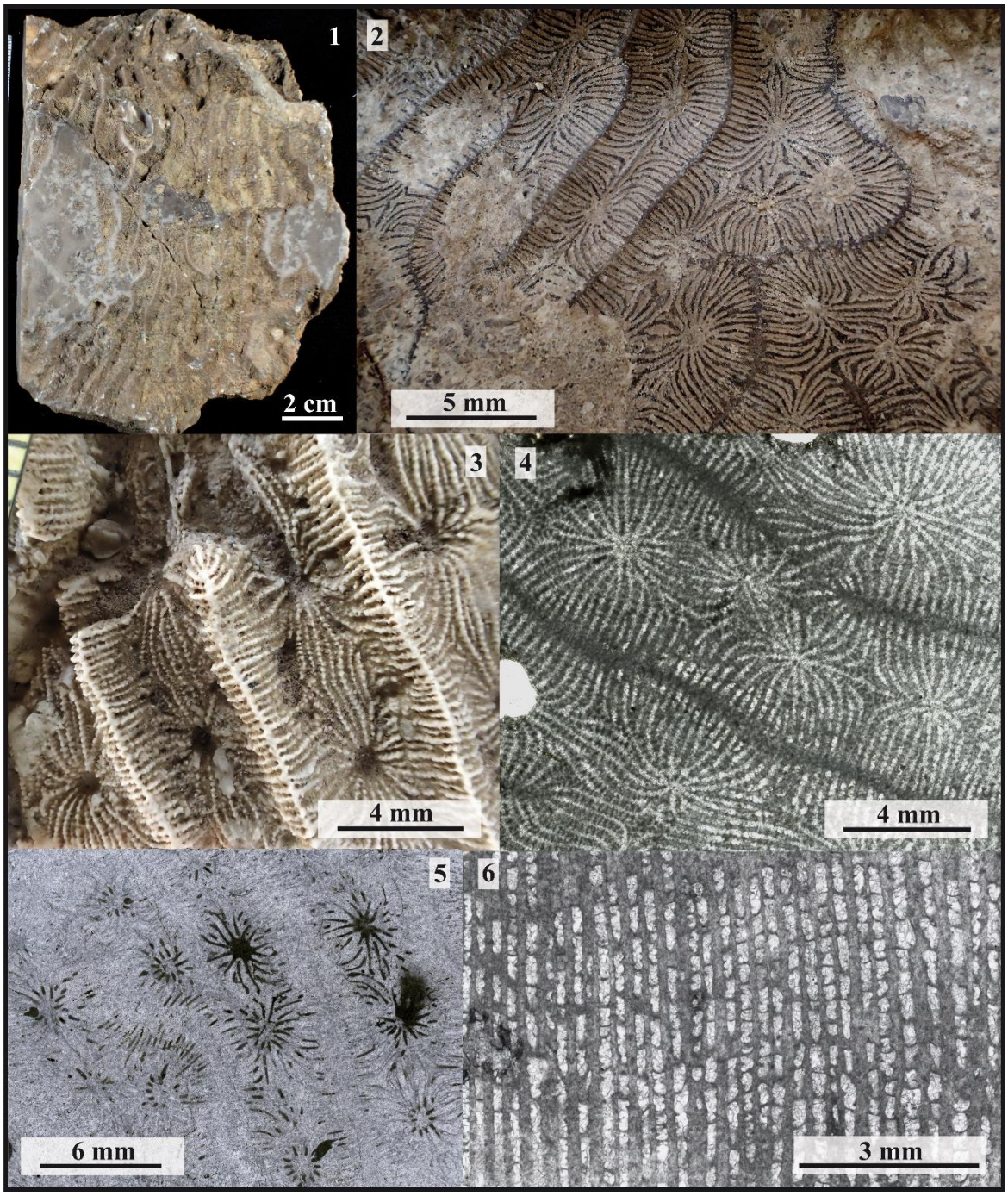


Figure 3.107 – *Vallimeandropsis lineata*

Chapitre 4 :

Articles de publication

♦

Lower Jurassic corals from Morocco with skeletal structures convergent with those of Paleozoic rugosan corals.

♦

Stratigraphic distribution and paleoecological significance of Early Jurassic (Pliensbachian-Toarcian) lithiotid-coral reefal deposits from the Central High Atlas of Morocco.

Lower Jurassic corals from Morocco with skeletal structures convergent with those of Paleozoic rugosan corals.

Keywords: Corals; Early Jurassic; CT scan; taxonomy; Rugosa; Scleractinia

Vasseur, R.[1] Boivin, S.[2] Lathuilière, B.[1] Lazăr, I.[3] Durlet, C.[4] Martindale, R.C.[5] Bodin, S.[6] Elhmidi, K.[7]

[1] *Université de Lorraine, CNRS, lab. GeoRessources, UMR 7359, BP 70239, 54506, Vandoeuvre-lès-Nancy Cedex, France. e-mails: raphael.vasseur@univ-lorraine.fr, bernard.lathuiliere@univ-lorraine.fr*

[2] *University of Geneva, Department of Earth Sciences, Rue des Maraîchers 13, 1205 Geneva, Switzerland. e-mails: simon.boivin@unige.ch*

[3] *University of Bucharest, Faculty of Geology and Geophysics, Department of Geology and Paleontology, 1, N. Balcescu Ave., RO – 010041, Bucharest, e-mail: iuliana.lazar@g.unibuc.ro*

[4] *UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 21000 DIJON (France), e-mail : christophe.durlet@u-bourgogne.fr*

[5] *Department of Geological Sciences, Jackson School of Geosciences, University of Texas at Austin, 2275 Speedway Stop C9000, Austin, TX, United States, 78712, e-mail: martindale@jsg.utexas.edu*

[6] *Aarhus University, Department of Geoscience, Høegh-Guldbergs Gade 2, 8000 Aarhus C, Denmark, e-mail : stephane.bodin@geo.au.dk*

[7] *Département de l'Energie et des Mines Direction de la Géologie, Rue Abou Marouane Essaadi BP 6208, Haut Agdal, Rabat, Morocco e-mail: k.elhmidi@mem.gov.ma*

ABSTRACT

Neorylstonia nom. nov. *pseudocolumellata,* a replacement name for *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986 is only known from uppermost Sinemurian to uppermost Pliensbachian (Lower Jurassic) strata of Morocco. This solitary coral species went extinct during the Pliensbachian-Toarcian transition (~183.5 Ma), which is currently considered to be a second order biodiversity crisis linked to a period of rapid and global paleoenvironmental disturbances. *Neorylstonia pseudocolumellata* has a distinctive skeletal organization; the axial structure of the corallite, which has no equivalent in Mesozoic taxa, is reminiscent of the skeletal organization of some Paleozoic rugose corals such as *Amygdalophyllum* Dun & Benson 1920 or *Rylstonia* Hudson & Platt 1927, based on the occurrence of a calicular boss. As Rugosa and Scleractinia appear not closely related, we consider that this feature cannot be due to evolutionary inheritance from a Rugosan ancestor. The morphological aspects of the skeleton have been assessed in order to understand the function and growth of this axial "calicular boss" as well as to more precisely describe the genus and species characters. The organization of the septal apparatus points to a typical Scleractinian pattern, which is also supported by the original aragonitic mineralogy of the skeleton. This implies a convergence phenomenon, leaving open the question of the functional significance of such a calicular organization. We posit that this feature was used for sexual reproduction and so did not always develop in a population.

PLAIN LANGUAGE SUMMARY

This study describes a scleractinian coral species that lived in warm seas during the Late Sinemurian to the end of the Pliensbachian, appromimatively 200 to 183 million years ago: *Neorylstonia pseudocolumellata*. This coral is distinctive because it shows a skeletal structure similar to much older corals of the Rugosan group, which went extinct approximately 250 million years ago. The aim of this study is to understand the characteristics and role of this similarity in skeletal structure that resulted from independent evolutionary processes.

INTRODUCTION

The Pliensbachian/Toarcian boundary event (~183.5 Ma) and the Toarcian Oceanic Anoxic Event (Early Toarcian, ~183 Ma) are two intervals of worldwide environmental and ecological disruption during the Early Jurassic. This period is known for large-scale black shale deposits (e.g., Jenkyns , 1985, 1988; Jenkyns and Clayton, 1986; Schmid-Röhl, 2002) and multiple negative excursions of $\delta^{13}C$ affecting exogenic carbon reservoirs and associated sediments (e.g., Pálfy *et al.*, 2002; Littler *et al.*, 2010; Bodin *et al.*, 2016). These events have been associated with marine eutrophication, increased ocean anoxia (e.g., Röhl *et al.*, 2001; Morard, 2003, Bodin *et al.*, 2010), high global temperatures (e.g. Vakhrameyev, 1982; Jenkyns, 2003; Rosales & al., 2004, Suan *et al.*, 2010), putative acidification of the oceans (Trecalli *et al.*, 2012), and global disturbances of the carbon cycle attributed to the pulsed emplacement of the Karoo-Ferrar flood basalts (Sell *et al.*, 2014; Burgess *et al.*, 2015; Duncan *et al.*, 1997). These paleoenvironmental disturbances appear to be contemporaneous with a second-order biodiversity crisis affecting various taxonomic groups such as ammonites, foraminifera, bivalves, and brachiopods (e.g., Raup and Sepkoski, 1984, 1986; Harries and Little, 1999; Caswell *et al.*, 2009; Dera *et al.*, 2010; Guex *et al.*, 2012; Goričan *et al.*, 2013; Caruthers *et al.*, 2013, 2014; Danise *et al.*, 2013, 2015; Martindale and Aberhan, 2017). Nevertheless, data about coral turnover are relatively sparse and the only detailed study is based on a compilation of bibliographical data (Lathuilière and Marchal, 2009).

This publication focuses on one of the victims of the Pliensbachian/Toarcian boundary crisis; this unique coral has features that are reminiscent of Paleozoic coral structures, likely a case of convergent evolution rather than inheritance (see for example Oliver, 1980; Fedorowski, 1997).. As Rugosa and Scleractinia are not closely related, a case of inheritance is excluded (see for examples Oliver, 1980; Fedorowski, 1997). This taxon was initially described in Beauvais (1986) as "Mesophyllum pseudocolumellatum" but the genus name is currently unavailable because of homonymy; thus a nomen novum is required. The original description of this species was established on the basis of a narrow sampling of only seven poorly preserved specimens from Beni Tadjit in Morocco (Menchikoff

collections) and the genus is based on these seven samples and six other specimens from the Jebel Bou Dahar found in the Du Dresnay collections. These other samples were considered by Beauvais as another potential species but the preservation was too poor to validate this assumption. The present study is based on the analysis of 91 specimens of "Mesophyllum" collected and/or pictured by our team during field campaigns from the Dades Valley and the Amellagou region in the Central High Atlas as well as from the Guigou Plateau in the Middle Atlas of Morocco. This significant new sampling effort results in new insights about the morphology of this taxon, its taxonomy, its biostratigraphic attribution and sedimentological context. This work also raises new questions about the phylogeny and function morphology of this coral taxon.

GEOLOGICAL SETTING

The majority of the samples used in this study were collected by the authors from the Lower Jurassic of Morocco. Additional samples from the collections of the Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN) of Paris have also been studied (Figure 1). In Morocco, studied sites are located in the Amellagou area, the Dades Valley, and the Guigou Plateau; GPS locations are presented in Table 1. Liassic distal environments in Morocco contain abundant biostratigraphically useful ammonites (see synthesis in Dommergues & Meister, 2017) and so there is a relatively good biostratigraphical framework established for the coral occurrences reported here.

The municipality of Amellagou is in the southern part of the Central High Atlas rift basin, in the Gueris Valley. Some of the samples have been found in Pliensbachian-aged (from Ibex to Spinatum ammonite chronozones) coral and sponge bioherms , which grew on the upper slope that bordered the thick southern carbonate platform. Abundant lithiotid communities developed on subtidal lagoon paleoenvironments on this platform, outcropping at the top of Jebel Taabest, for example. Numerous other specimens have been collected in olistoliths that slipped eastwards and northwards, up to the lower slope, in a hemipelagic environment. These olistoliths are associated with slumps and calciturbidites, related to synsedimentary faults and tilting; they are attributed to the lateral transition between the Choucht and Ouchbis Formations. Olistoliths show a boundstone to floatstone texture,

with solitary and colonial corals, sponges, gastropods, serpulid worms, crinoids, brachiopods, echinoids tests and spines, and occasional chaetetid sponges and microbialites. Some of the olistoliths also contain lithiotid bivalves (including Cochlearites and Opisoma genera). Numerous olistoliths originating from the carbonate platform slipped towards the basin during the latest Pliensbachian lowstand (Spinatum chronozone), just before the drowning of the Taabest platform, which occurred during the earliest Toarcian. Older specimens of presently studied corals have been collected from the Serdrar reef, a 200 meters-high basinal patch reef. The Serdrar reef is located on a local high, the foot wall of the Serdrar fault, which was tectonically active during the Early Jurassic (Sarih, 2008; Lachkar *et al.* 2009). Ammonites of the uppermost Sinemurian (Raricostatum chronozone) have been found on the distal slope deposits of this big bioconstruction (see Table 1).

The Dades Valley also belongs to the southern margin of the central High Atlas rift basin. Specimens come from the upper part of the Choucht Formation, which is a proximal equivalent of the Ouchbis Formation. This interval is dated by ammonite biostratigraphy and corresponds to the late Pliensbachian Emaciatum ammonite chronozone, more specifically the Elisa sub-chronozone (Ettaki *et al.* 2000). The age is confirmed by the presence of the nannofossil Lotharingius sigillatus (a marker for the nannofossil subzone NJT5b) found below the Choucht Formation in the Tizguin section (Mattioli *et al.*, 2013; Bodin *et al.*, 2016). The Choucht Formation is a succession of shallow-water deposits made of packstone to mudstone beds deposited in a carbonate platform environment, including phaceloid coral reefs with rare lithiotids bivalves. Nonetheless, ammonites, belemnites and Zoophycos ichnofossils are observed in this formation, in close association with the reefs, suggesting relatively deep (shoreface to offshore transition) depositional conditions for this formation (wave influence sedimentary structures have not been observed to date).

The Guigou Plateau is located in Middle Atlas where several huge carbonate buildups from Carixian (lower Pliensbachian sub-stage) to Domerian (upper Pliensbachian sub-stage) shape the landscape. This carbonate platform is generally interpreted as capping a tilted block limited in the southeast by the “Northern Middle-Atlasic Accident” (Colo 1961, El Arabi *et al.* 1987), which marks the boundary between tabular Middle-Atlas and “wrinkled” Middle-Atlas, and by the “Tizi n’Trettène accident” in

the northwest, which separates two distinct plateaus of the Tabular Middle Atlas. One of the sampling areas has been concentrated especially on one of these bioconstructions: the Koudiat Ech Chehem. It is an approximately 100 meters-high buildup prograding towards the southwest and rising above limestone-marls deposits including early Domerian ammonites Protogrammoceras (Morabet 1974 according to El Arabi *et al.* 1987). Marly limestone and marl alternations containing Hildaites gyralis, Hildaites subserpentinus and Harpoceras cf. madagascariense (all known from the Serpentinum Zone, early Toarcian) onlap the flanks of the bioconstruction. The other outcrop for sampling is part of the "Taililout" section located in the western part of the Guigou Plateau, directly west from Koudiat Ech Chehem. This outcrop corresponds to lower or middle Carixian stage; it is topped by a level that stratigraphically corresponds to the Maftah 2 Formation (comforted by personal communications from André Charrière in the field), which contains the middle Carixian ammonite Tropidoceras (see Charrière *et al.* 2011 p. 62). The outcrop level sampled corresponds to the transition between the Maftah 1 and Maftah 2 formations. In fact, the core of Maftah 1 Formation shows mudstone to packstone limestone alternations containing bivalves, foraminifera, and algae, sometimes with cross-bedding. Then, the top of Maftah 1 Formation is made of cross-bedded oolitic and bioclastic calcarenites including corals in some beds. A major discontinuity showing a ferruginous hardground, including wood, marks the top of this Formation. The Maftah 2 Formation includes more silicified bioclastic and oolitic limestones or thin argillaceous limestones and is dated by the presence of middle Carixian ammonite Tropidoceras at the base and the upper Carixian ammonites Becheiceras gallicum and Fuciniceras aff. bastianii (Davoei zone) in the core of the member. The subsequent Maftah 3 Formation records deeper depositional environments with clay and limestones alternations including lower to middle Domerian ammonites.

Sampling sites	*Formation*	*Coordinates*	*Stage, chronozones*	*Main biostratigraphic markers (ammonites when not precised)*	*Depositional environments*
Jebel Serdrar	Aberdouz	N 32,0077 W 4,9453	Upper Sinemurian Oxynotum & Raricostatum chronozones	*Microderoceras (Eteoderoceras)* sp. *Paltechioceras* sp. *Bouhamidoceras ziziense* *Parasteroceras* sp.	A 200m - high coral patch-reef growing on a fault bounded high (or margin), which was tectonically active during the Early Jurassic, surrounded by micritic limestones and marls deposited in lower offshore environment.
Jebel Taabest	Choucht to Agoudim	Several *in situ* patch reefs and slided reefs between N 31,9351 W 4,9594 & N 31,9334 W 5,0020	Lower Pliensbachian, Jamesoni & Ibex chronozones	Several ammonite taxa such as: *Fuciniceras (Fuciniceras) mellahense-peyrei* *Fuciniceras (Fuciniceras) volubile-pantanelli* *Galaticeras aegoroides* *Metaderoceras* sp.	*Neorylstonia* specimens were observed and collected in both *in situ* and slided patch reefs, along the slope of the southern carbonate platform.
Taililout	Maftah 1 top to Maftah 2 base	N 33,458576 W 4,990422	Lower Pliensbachian, mainly Ibex chronozone (middle Carixian)	A few hundred meters away at the same horizon, corals are associated side by side with: *Tropidoceras* sp. *Liparoceras (Becheiceras) gallicum* *Fuciniceras (Fuciniceras)* aff. *bastianii* And below levels of the Davoei chronozone (Charrière *et al.* 2011)	Cross bedded oolitic and bioclastic calcarenites including *in situ* corals, separated by minor discontinuities as bioturbated grounds. A major discontinuity with ferrugineous crusts and wood debris caps the coral-rich facies and corresponds to a deepening during Maftah 1 to Maftah 2 transition.
Koudiat Ech Chehem	Maftah 3	N 33,452816 W 4,922526	Upper Pliensbachian (Domerian)	Below the bioconstruction: *Protogrammoceras celebratum* (Lower Domerian). In onlapping strata : *Hildaites gyralis* *Hildaites subserpentinus* *Harpoceras* cf. *madagascariense* All from Serpentinum zone (Lower Toarcian).	Giant bioherm made of interlayered boundstones (pillarstones and mixstones) and crinoidal grainstones and packstones. Environment in the optimal reef window, at the boundary between shoreface and offshore. Well-lit and diverse communities.
Dades Valley 1	Choucht	N 31,5612 W 5,9033	Upper Pliensbachian Spinatum chronozone, mainly Elisa sub-chronozone	Corals associated laterally with: Ammonites: *Emaciaticeras* sp. Nanofossils: *Lotharingius sigillatus* Indicative of a latest Pliensbachian age	Shallow-water deposits made of pack-to-mudstone beds deposited in a carbonate platform environment (shoreface - offshore transition). Reworked algae, ammonites, belemnites and *Zoophycos*.
Dades Valley 2	Choucht	N 31,5683 W 5,8935			
Amellagou plain	Agoudim	Several olistoliths between N 31.9796 W5.0125 & N31.9555 W5.0388	Upper Pliensbachian Spinatum chronozone	Coral-rich olistoliths are embedded in hemipelagic marls and limestones with numerous ammonite taxa such as : *Fuciniceras* sp., *Leptaleoceras* sp., *Calliphilloceras* sp., *Leptaleoceras* sp., *Zaghouanites* sp., *Neolioceras* sp., *Emaciaticeras* sp., *Emaciaticeras* gr. *fervidum, Emaciaticeras* gr. *emaciatum, Canavaria* sp.	*Neorylstonia* specimens were collected from olistoliths resedimented within offshore marls. These olistoliths originated from the shelf break and the upper slope of the southern carbonate platform.

Table 1: Stratigraphic position, coordinates, and sedimentary context of the different sampling sites

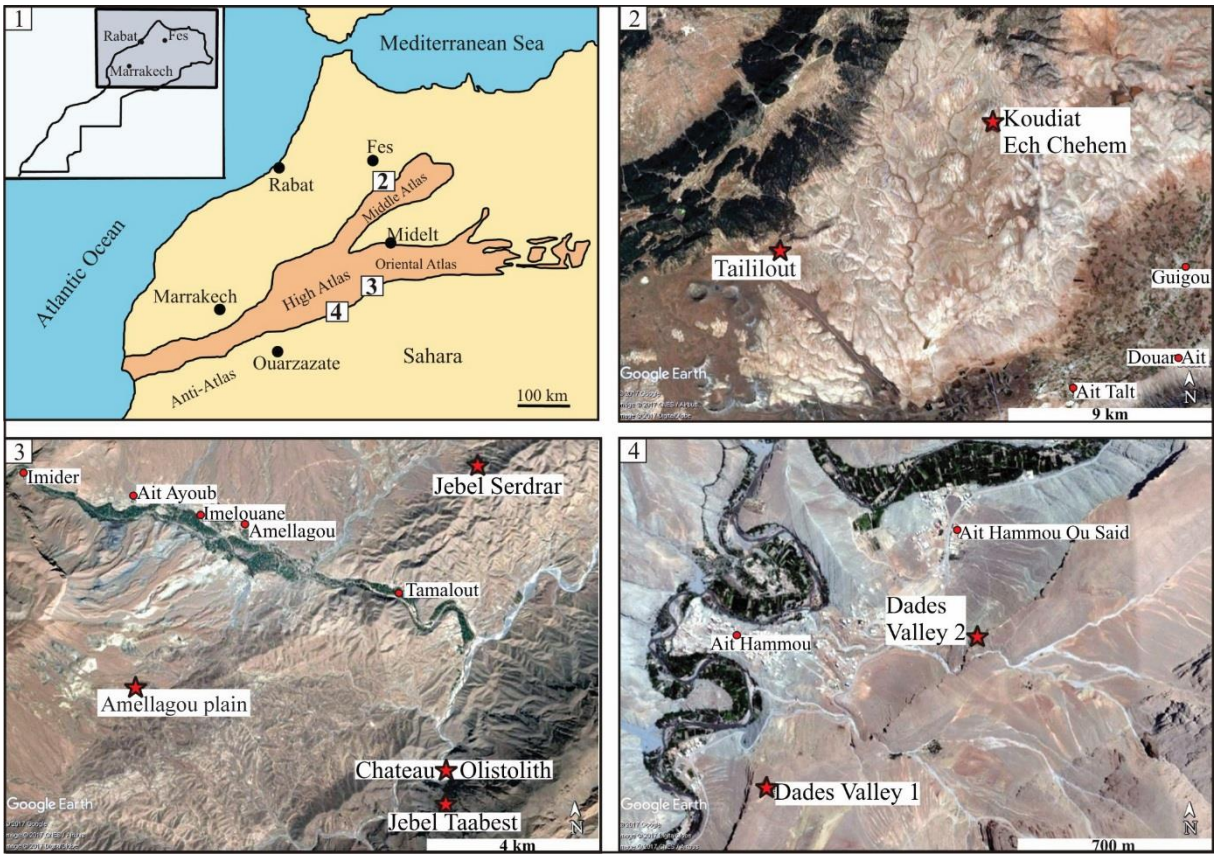


Figure 1: Geographic location of the different sampling sites where *N. pseudocolumellata* has been found in Morocco. 1- General location of the studied areas in the Atlas Mountains (orange zone); 2- Guigou plateau; 3- Amellagou municipality; 4- Dades Valley.

Despite a thorough investigation of Toarcian outcrops from these regions, no *N. pseudocolumellata* was found in post-Pliensbachian strata, to date.

MATERIALS, METHODS AND TERMINOLOGY

3.1 Materials

The studied material is represented by 77 specimens collected by our team in the Lower Jurassic of Morocco although 14 additional specimens considered in this study come from the collection of the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) in Paris, including the holotype of the type species of the genus *Mesophyllum* Beauvais non Schlüter. Four specimens come from the Beni Tadjit

(Menchikoff collections) and the others were in the collections of the Museum, associated with a note from Alloiteau but without any locality (they are suspected to come from Morocco, possibly specimens from Menchikoff collections and Du Dresnay collections cited by Beauvais, 1986).

3.2 Terminology: the concept of pseudocolumella

The samples correspond to scleractinian solitary corals with an axial structure corresponding to the definition of a pseudocolumella according to Milne-Edwards and Haime (1848a) and later Berkowski and Weyer (2012). This term was introduced initially by Milne-Edwards and Haime (1848a), as an alternative to the term columella, in view to describe different types of axial structures for skeleton-bearing corals (Rugosa, Scleractinia and Tabulata). The distinction was mainly based on the genesis of the axial edifice: septal origin in the case of pseudocolumella, non-septal origin in the case of a "columella propria" (Berkowski and Weyer, 2012). Even if the distinction was used by some authors (see for example Fedorowski, 1974) the term pseudocolumella has often been forgotten and the term columella applied to describe all skeletal axial structures in corals fossils, especially in the case of scleractinian description. Chevalier (1987) describes the columella of Scleractinia as a part of the skeleton occupying the axial part of the corallites. In this definition, the columella can have a septal origin or a non-septal origin. We choose to reintroduce here the terminology of Milne-Edwards and Haime (1848a) for scleractinian corals because the columellae of septal origin described up until now was structurally distinct from the skeletal structure of the specimens described in this study. In fact, columellae of septal origin in scleractinians occur in the following ways: i) in a single lamellae in the main plan of the corallite (lamellar columella); ii) in the projection of septal trabeculae in the axis of the corallite (papillose and spongy columella); iii) in a thickening and welding of the inner edges of septa ("fausse columelle" - fake columella - in Chevalier, 1987). »The axial structure described in this study is made of many septal lamellae separated from the main part of septa early in the coral's ontogeny and organized in bilateral symmetry. These features correspond to the description of the axial structure of the example used by Milne-Edwards and Haime (1848a): the genus *Clisiophyllum* Dana, 1846 (Berkowski and Weyer, 2012 proposed *Clisiophyllum keyserlingi* M'Coy, 1849 as the

definitive morpho-terminological type of the term pseudocolumella). It also corresponds, to the description of some pseudocolumella morphologies described by Fedorowski (1974) for the genus *Lophophyllidium* Grabau, 1928. Consequently, we propose that the term pseudocolumella be used for the singular cases of scleractinian corals showing a rugose-like axial structure made of several septal lamellae organized in a bilateral symmetry.

3.3 Methods

The samples have been prepared and analyzed using photographs, polished sections, thin sections, and computed tomography (CT) scans. The usual qualitative observations on polished surfaces and thin sections have been supplemented by morphometric measurements. Nine characters were measured on photographs by the lead author using the measurement software Canvas 9 (see Table 2); these characters are:

1- great calicular diameter (**Gd**): the longest linear length passing across the center of the calice
2- small calicular diameter (**Sd**): the shortest linear length passing across the center of the calice
3- number of calicular septa (**Ns**): septa counted along the corallite periphery
4- homogeneous septal density (**hsd**): in order to compare all samples with a homogeneous parameter, the septal density of only S1 and S2 (first and second septal size orders) has been measured over a 5 mm distance at the periphery of the calice
5- length of S1 (**lS1**): measurement of the longest and the shortest septa of the first size order S1
6- length of S2 (**lS2**): measurement of the longest and the shortest S2
7- length of S3 (**lS3**): measurement of the longest and the shortest S3
8- greater pseudocolumella diameter (**dp**): the longest linear length passing across the center of the calice from the edges of the pseudocolumella in transverse section
9- number of pseudocolumellar septa (**nps**): septa counted along the pseudocolumella periphery

Using these measurements as a basis, four types of transformed data have been produced for the statistical analysis:

1- extrapolated number of calicular septa (**exns**): the total number of calicular septa has been estimated including hidden or broken septa. In fact, the preservation of samples is often poor and it is frequently hard to determine if the third order of septa is present; in some cases these septa are partially or completely obscured by stereome thickening deposits or recrystallization.
2- middle of variation range value for length of S1 (**mlS1**). Middle of variation range value of septa length is obtained by adding the highest and the lowest measured value of septal length for one order and then calculating the average of this sum.
3- middle of variation range value for length of S2 (**mlS2**)
4- middle of variation range value for length of S3 (**mlS3**).

Finally, two other pieces of information have been added to the database:

1- Sampling outcrop (**Os**): some numbers have been allocated to different sampling zones for each sample: 1 - Amellagou plain; 2 - MNHN; 3 - Dades Valley; 4 - Jebel Taabest; 5 - Beni Tadjit (Menchikoff collection); 6 - Jebel Serdrar; 7 - Koudiat Ech Chehem; 8 - Taililout.
2- Pseudocolumella shape (**ps**): the two main shapes of pseudocolumella observed have been labelled with associated numbers and each sample has been associated with an apparent pseudocolumella shape.

Measurements have been used to perform univariate and multivariate statistical analysis, in order to distinguish characters and identify potential connections between them. These analyses were conducted with the statistic software PAST (PAleontological STatistics; Hammer *et al.*, 2001). In addition to the classical univariate and bivariate analysis, principal component, correspondence, and discriminant analyses have been performed on three distinct sets of data to maximize the number of samples considered in each analysis (the missing values written "n.c." in Table 2 rule out the corresponding samples in the analysis):

- Set 1 includes all the characters (**Gd**, **Sd**, **exns**, **hsd**, **mlS1**, **mlS2**, **mlS3**, **ps**, **dp**) but with a number of only 23 samples
- Set 2 includes set 1 but excludes the characters **mlS1**, **mlS2** and **mlS3** for a total of 44 samples

- Set 3 includes set 1 but excludes the character **mls3** for a total of 34 samples in the analysis

In the analysis, the points corresponding to the samples have been differentiated in accordance with the apparent morphology of pseudocolumella observed (point for type 1 and cross for type 2); and sometimes also in accordance with the sampling location.

Three-dimensional CT-scan reconstructions have been created using the nanotom S phoenix 180 kV of Georessources laboratory in Nancy. The X-ray CT is a non-destructive technique used to inspect the internal structure of solid specimen based on recording abnormal attenuations levels of X-rays after passing them through a specimen. The X-ray measurements are dependent on density contrasts within studied specimen (Pryvalov *et al.*, 2017). Two samples (A57331-1 and AM16161) have been chosen for their sufficient density contrasts between skeleton and matrix. Their internal skeletal structure has been observed in the three directions of a defined space as three sets of successive slices perpendicular to each axis of the define space (Figure 2). Successive transverse sections along the height of the corallites of each sample are presented in Appendices 2 and 3.

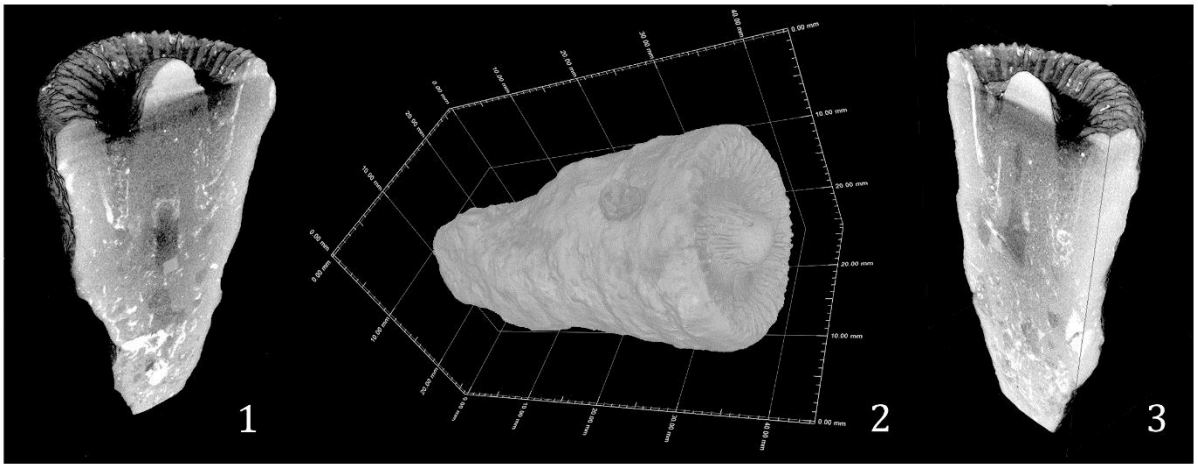


Figure 2: Examples of CT scan images provided by nanotom S phoenix 180 kV analysis on sample A57331-1. The slices through the coral presented in 1 and 3 are perpendicular to each other and

parallel to their corresponding plan materialized by white dotted lines in 2. The annotated graduations in 2 are centimeters.

RESULTS

4.1 Systematic paleontology

Phylum CNIDARIA Verrill, 1865

Class ANTHOZOA Ehrenberg, 1834

Sub-Class HEXACORALLIA Haeckel, 1866

Order SCLERACTINIA Bourne, 1900

Sub-Order CARYOPHYLLIINA Vaughan and Wells, 1943

Super-Family VOLZEIOIDEA Melnikova, 1974

Family *incertae sedis*

Genus *NEORYLSTONIA, nomen novum pro Mesophyllum* Beauvais 1986 *non* Schlüter 1889

Type Species: *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986

- **Derivatio nominis**: *Neorylstonia* in reference to its doppelganger Paleozoic *Rylstonia*

Remarks: *Mesophyllum* Beauvais 1986 is a junior homonym of *Mesophyllum* Schlüter, 1889 (p. 67) and also *Mesophyllum* Hahn 1911 and *Mesophyllum* Viera, 1942. As it is an unavailable name, a *nomen novum* is proposed here.

The family is given as *incertae sedis* because this taxon presents some characters of both Gardineriidae and Volzeiidae. The genus shares smooth lateral faces of septa with the Gardineriidae but differs to them by the presence of an endotheca; and the microstructure of septa is close to the one of Volzeiidae (according to the description of *Volzeia badiotica* in Cuif 1974) but with no lateral spines or granulation.

Species *Neorylstonia pseudocolumellata* (Beauvais, 1986)

Synonymy

v. 1986 *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986, p. 20, Pl. 4, fig. 1a-1b

Originally included material: 7 specimens

Type designation: *Mesophyllum pseudocolumellatum* Beauvais, 1986 MNHN.F.R11604, Menchikoff collection. Holotype by original designation Beauvais p. 20, figured pl. 4 fig. 1a, 1b

Paratypes figured pl.4, fig. 1c, d and e.

Type locality: Beni Tadjit, Lower Jurassic

Status: available and valid

Dimensions: Great diameter: 9 to 29 mm – Small diameter: 7.5 to 22.1 mm – Number of septa: 41 to 104 (mostly around 96) – Septal density (S1 + S2): 4 to 10 for 5 mm

-
-

Description: Solitary coral. Corallum ceratoid, straight, or curved. The calice is subcircular in outline. Costosepta straight or slightly curved (possibly post-mortem distortion), free, compact, occasionally

rhopaloid. Some first-order (S1) septa rarely reach the axial structure but in most cases the inner edge abruptly dips in the fossa (see Figure 3.1-2). Lateral faces and distal edge are smooth. No palus. Radial elements are commonly arranged in three distinct size orders with different length and width in transverse sections but S1 and S2 are occasionally indistinct because of similar sizes. In contrast, some other samples show four clearly distinguishable size orders of septa. In the latter case, the first and second size orders geometrically correspond to a subdivision of the S1. Lastly, the S3 are sometimes missing.

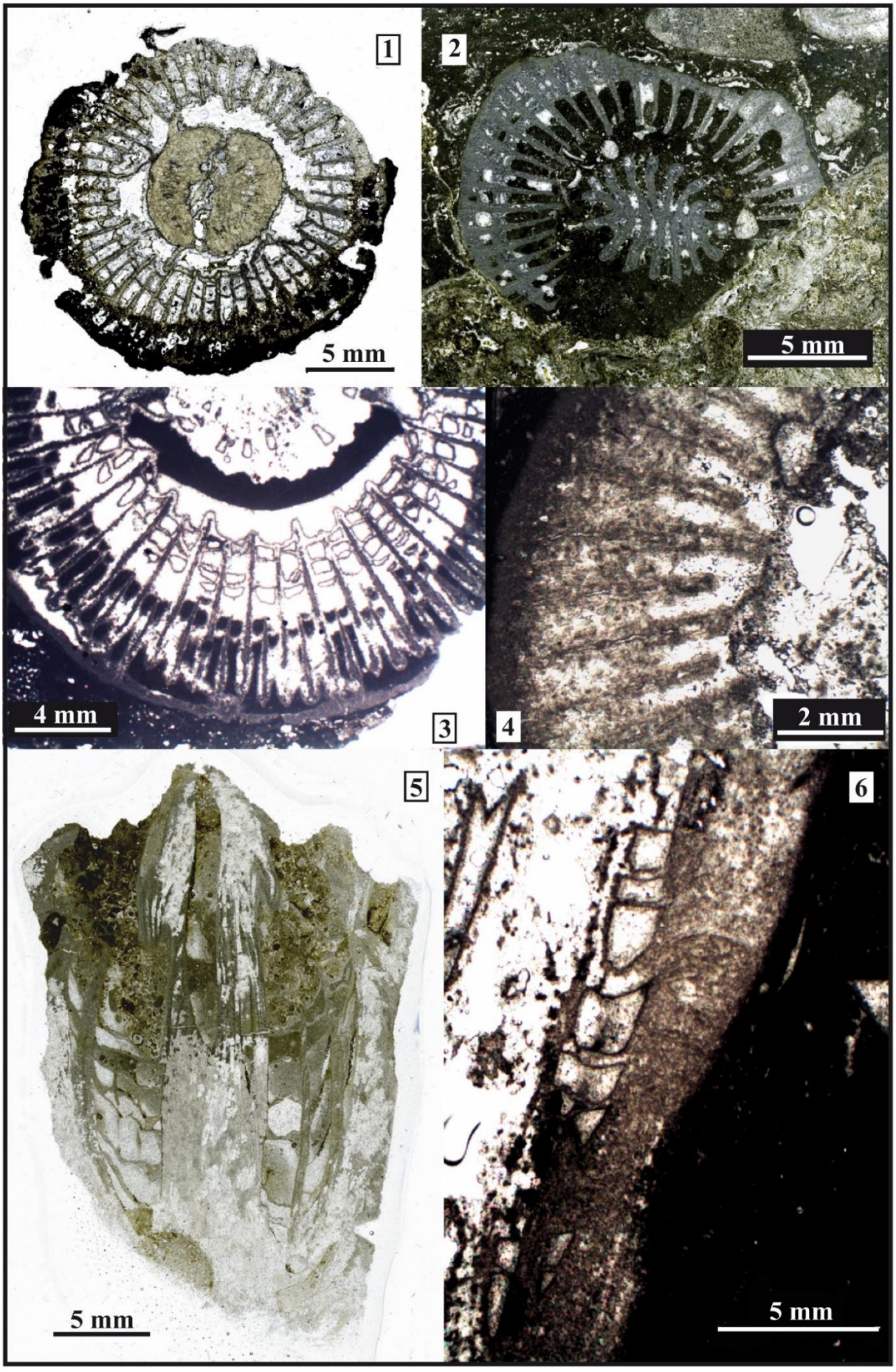

1
5 mm
2
5 mm
4 mm
3
4
2 mm
5
5 mm
6
5 mm

Figure 3: Plate of photographs of *N. pseudocolumellata*

- Fig. 3.1: transverse section of the sample AM16164-2 showing a type 2 pseudocolumella with visible pseudocolumellar septa.
- Fig. 3.2: transverse section of sample AM175 showing a type 1 pseudocolumella.
- Fig. 3.3: transverse section in sample DA2905E1.1 showing the true epitheca surrounding the septal apparatus and the stereome deposits on septa.
- Fig. 3.4: detail of the ghosts of septal structure in transverse section (sample 2110A2) and the stereome deposits in "ogives" or "glove fingers".
- Fig. 3.5: longitudinal section of sample A57331-2 showing the endothecal organization in tabular dissepiments and the axial porosity of the pseudocolumella.
- Fig. 3.6: detail of the parathecal wall in continuity with the tabular dissepiments (longitudinal section of sample 2110A2)

On the basis of the described arrangement of septal length and thicknesses a very classical model of septal insertion can be proposed, namely 96 septa distributed in five ontogenetical cycles according to 6+6+12+24+48 septa (see Figure 4). This model of septal insertion is statistically significant by univariate statistical analysis, in which the number 96 shows a well-marked mode. Ghosts of septal structures can sometimes be observed in thin sections (figure 3.4). They consist in transverse section of a darker axial zone within the septum, a brighter zigzag line or some dark spots in a line considered as remains of "centers of calcification" or centers of rapid accretion (Stolarski, 2003). Growth lines in "ogive" or "gloves fingers" can be seen in longitudinal sections, resulting from the deposition of different successive layers of stereome thickening the septa (thickening deposits of Stolarski, 2003).

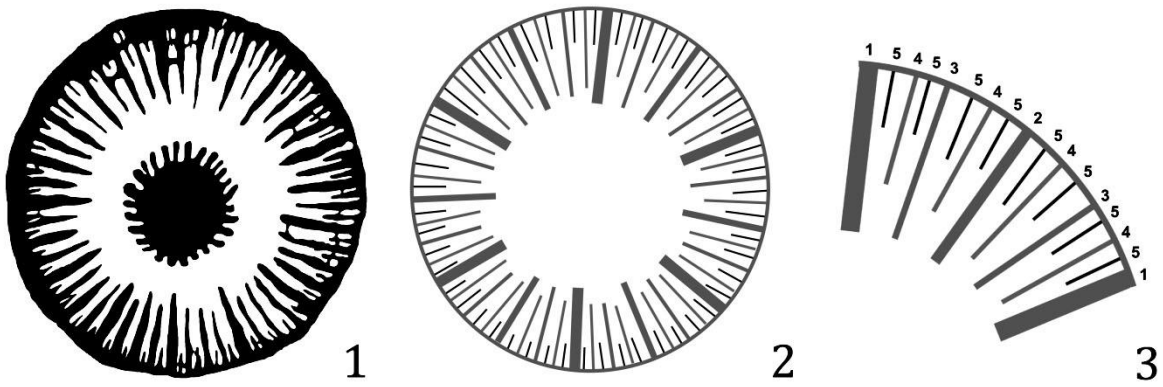


Figure 4: Model of septal insertion based on the sample A57331-1. 1- Septal organization of the sample A57331-1. 2- Geometrical interpretation of the septal apparatus of the sample. 3- Detail of one of the six systems of the corallite including the five supposed ontogenetic cycles. In most samples these ontogenetic cycles are inferred from morphology by the three distinct size orders: size order 1 includes cycles 1, 2 and 3; order 2 includes cycle 4 and order 3 includes cycle 5. In very few samples only, ontogenetic cycles 1, 2 and 3 can be differentiated.

Axial structure is present, in the form of a Rugose-like calicular boss made of septa and endotheca. This pseudocolumella presents different morphologies throughout the polyp's life (Figure 5, Appendix 1–3), giving the fossils a very characteristic aspect in transverse section. The pseudocolumella is made of 16 to 26 septal lamellae that seem to correspond to septa in some samples but, contrary to the septal system, are organized in a bilateral symmetry rather than the strict radial symmetry. Tabulae in the axial porosity (when present) and dissepiments between the lamellae sustain this structure. Most commonly the pseudocolumella consists, on average, of 21 to 22 lamellae organized in two main skeletal morphologies:

Type 1 morphology: lamellae organized in the form of a star with opposite septa sometimes linked in the calicular axial zone (Figure 5.3). In some cases, the bilateral symmetry plan is materialized by a

stereome deposit between lamellae, which should not be confused with a rugose-like axial lamellae (Figure 6.6).

Type 2 morphology: lamellae organized in two soft crescents (the cross sections look like two kidney beans, see Figure 5.12) separated by an axial cavity regularly sealed by tabulae, which seem to serve as basis for the genesis of new lamellae (Figure 6.2). These tabulae probably correspond to stasis phases in the growth of the polyp alternating with stages of vertical increase associated with the secretion of lamellae by the soft ectodermal tissues of the animal.

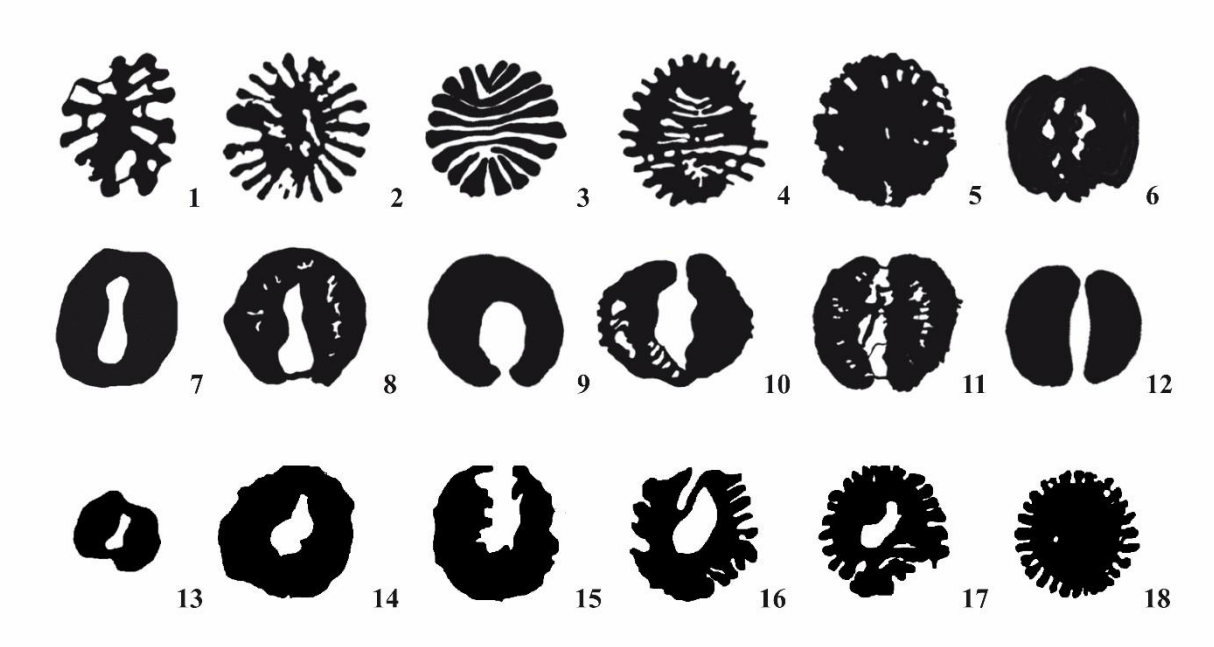


Figure 5: Schematic representations of the different shapes of pseudocolumella observed among the samples (1 – 12) or in one single sample, from the base to the top (13 – 18). Shapes 1, 2, 3, 4, 5, 17, 18 correspond to type 1 morphology and shapes 6, 7, 8, 9 ,10 ,11, 12, 13, 14, 15, 16 correspond to the type 2 morphology.

Between these two extreme morphologies are some transitional states (Figure 5) and both morphologies sometimes coexist in one single sample. In such cases, the pseudocolumella always shows the same ontogenic pattern starting with a type 2 morphology in the early stages of development then vertically turning to a type 1 morphology in the oldest stages of development. Once

the type 1 morphology is established, it never transforms (back) to type 2. Another point is that type 1 pseudocolumella are associated with a more conical shape of the corallite and, in this conformation, the axial structure continues to grow when the vertical increase of the wall stopped, sometimes highly surpassing the calix rim (Figure 6.9, 6.10, 6.11). Type 2 pseudocolumella never surpass the distal edges of septa and are associated with more cylindrical corallite shapes suggesting a continuous growth during the animal's life.

The pseudocolumella is generally wrapped into continuous deposits of stereome, which separate it from the lumen. It is observed independently of the morphology of the axial structure (Figure 6.3, 6.4, 6.5) and excludes the possibility of post-secretion modifications of the skeleton to explain the variations observed in morphologies (for example a case of symbiosis associated with specific bioerosion is excluded). These stereome deposits attenuate the spiky aspect of the pseudocolumella periphery in cross section. A model of step-by-step skeletal growth is proposed in figure 7.

In most cases, hexameral symmetry can be established on the basis of the different septa systems. The superimposed bilateral symmetry is evidenced by the spatial organization of the axial structure. Endotheca abundant and made of tabular dissepiments regularly arranged in the axial zone. Parathecal wall is present and the paratheca is continuous with the dissepiments. Synapticulae absent. A true epitheca with growth striae and wrinkles encloses the corallite (Figure 3.3).

Figure 6: Plate of photographs of *N. pseudocolumellata* focusing on the pseudocolumella structure.

- Fig. 6.1: transverse section of the sample AM16164-1, showing a type 2 pseudocolumella with visible pseudocolumellar septa.
- Fig. 6.2: longitudinal section of the type 2 pseudocolumella AM16164-1. Note the regular tabulae in the axial porosity and the way it sustains new lamellae (arrow).

- Fig. 6.3: transverse section of the sample 2303A7, showing a type 1 pseudocolumella with curved lamellae connected following a bilateral plan of symmetry. An incomplete stereome deposit can be observed around the pseudocolumella (arrow).

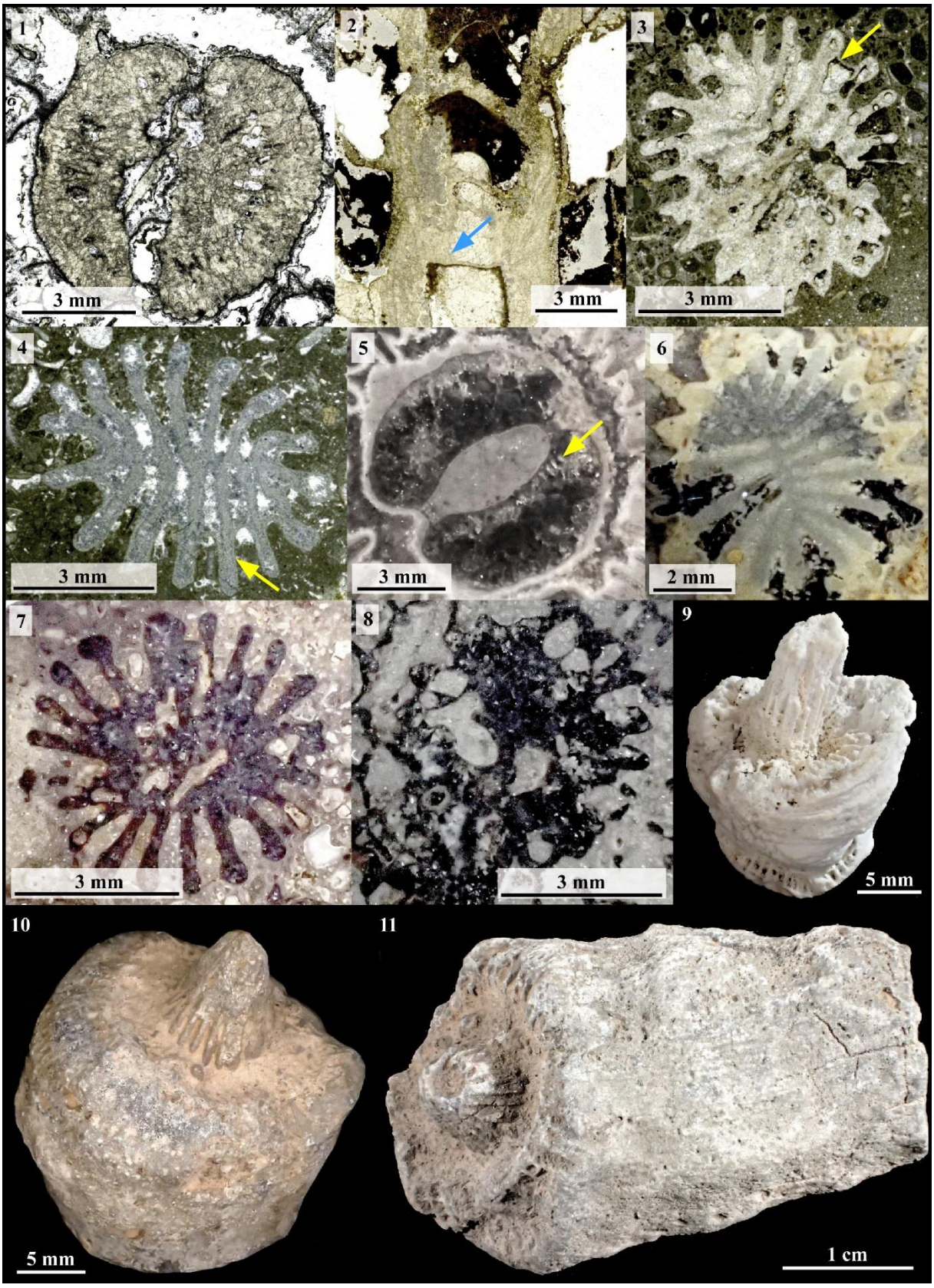
- Fig. 6.4: transverse section of the sample AM175, showing a type 1 pseudocolumella with curved lamellae connected following a bilateral plan of symmetry. A complete stereome deposit separate the pseudocolumella lamellae from the lumen (arrow).

- Fig. 6.5: transverse polished section of the sample AM16160 with a type 2 pseudocolumella with crescents connected by endothecal structures. Note the radiant structure into the crescents made of lamellae (arrow) attenuated at their periphery by the stereome deposits.

- Fig. 6.6: transverse polished section of the sample A57331-5 with a type 1 pseudocolumella showing stereome deposits in the bilateral symmetry plan imitating an axial lamellae.

- Fig. 6.7, 6.8: transverse polished section of the sample 2303A7-1 sectioned at the top (6.7) and at the basis (6.8). The early stages of development at the basis present a rudimentary type 2 pseudocolumella (modified by bioerosion) while the later stage of development shows a type 1 pseudocolumella.

- Fig. 6.9, 6.10, 6.11: photographs in lateral views of 3 specimens of *N. pseudocolumellata* with a type 1 pseudocolumella surpassing the distal peripheral edges of the calix (respectively A30500, a paratype from the collections of the Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, A57331-8, and A57331-2).


1
3 mm
2
3 mm
3
3 mm
4
3 mm
5
3 mm
6
2 mm
7
3 mm
8
3 mm
9
5 mm
10
5 mm
11
1 cm

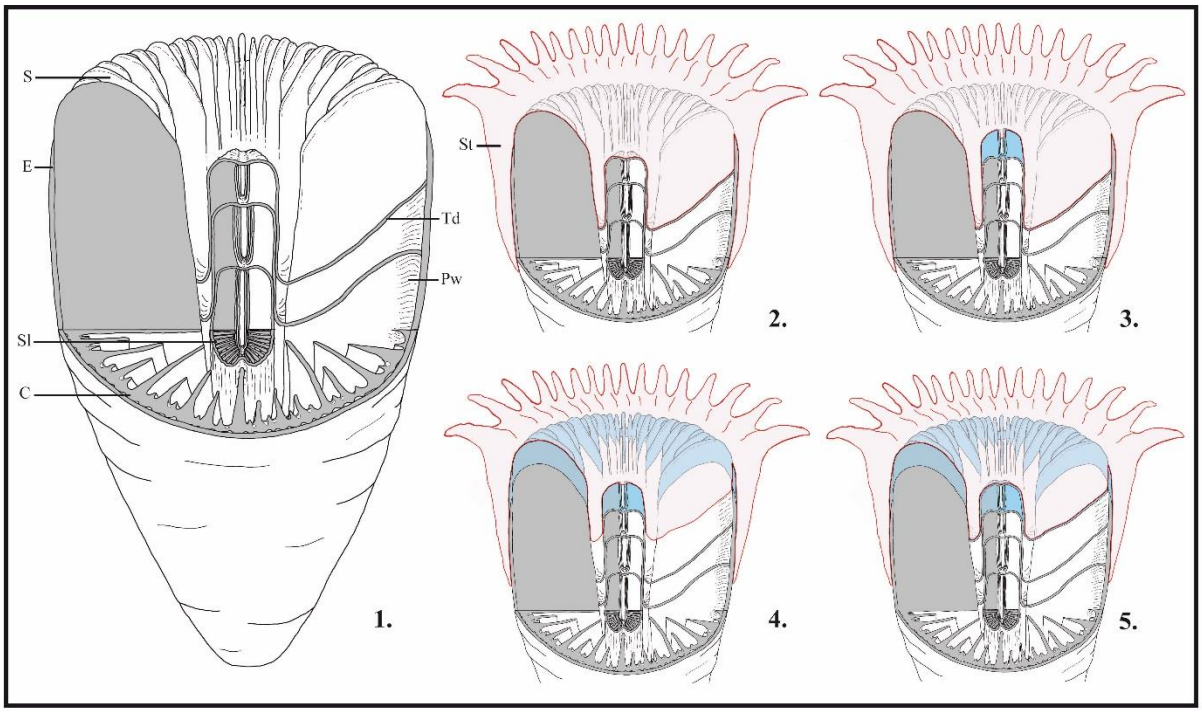


Figure 7: Step-by-step model of growth for *N. pseudocolumellata* based on the assumption of an upward migration of polyp soft tissues by muscular contraction in accordance with structural observations of Brahmi *et al.*, 2012 on dissepiments. C, costa; E, epitheca; Pw, parathecal wall; S, septa; Sl, septal lamellae; St, soft tissues; Td, tabular dissepiment. Alternative modes of growth for soft tissues exist in the literature but do not impact the skeletal growth in the model (see Chevalier, 1987). 1- Coral skeleton without soft tissues. 2- Between two cycles of growth, soft tissues (in red) sit on the tabular dissepiments. 3- Initiating a new cycle of growth, soft tissues raise above the pseudocolumella and cristallize a new set of septal lamellae (in blue). In this case, relaxed soft tissues above the pseudocolumella produce an axial fold resulting in a type 2 pseudocolumella. 4- Soft tissues lift up, and simultaneously raise the septal and epithecal edges and raise the parathecal wall at the periphery of the corallite. At this stage, soft tissue is suspected to lift up by (i.) septal traction of the growing septa or by (ii.) standing on the pseudocolumella and successive stereome deposits forming the parathecal wall or even by (iii.) floating on a gas of fluid blister separating the basal rim of the polyp and the tabular dissepiment (see Wells, 1969). 5- At the end of the growing cycle, new tabular dissepiments are synthetized in contact with the basal epiderm of the polyp. The model is the same for a type 1 pseudocolumella but septal lamellae are connected in the axis. The step-by-step growing

phases presented here are a simplified proposition to help the understanding of the reader, the exact details of the coral's growth process 183 million years ago may have been different.

As *Neorylstonia* is monospecific, the specific diagnosis is identical to the generic diagnosis.

Range: Uppermost Sinemurian (Raricostatum ammonite chronozone) to uppermost Pliensbachian (Spinatum ammonite Chronozone), with a probable acme during Late Pliensbachian (Domerian).

Occurrence: High Atlas and Middle Atlas of Morocco

Nomenclatural remarks: *Mesophyllum* Beauvais, 1986 is a junior homonym of *Mesophyllum* Schlüter, 1889 (p. 67). Unfortunately, as already indicated, several other junior homonyms were reported and among them another Liassic coral. The genus *Mesophyllum* Hahn, 1911 (p. 555) is a junior homonym of *Mesophyllum* Schlüter, 1889 (p. 67). *Archaeosmilia* Melnikova, 1975 could be an available synonym but a comparison with the type material is still necessary. If these two genera are justified in terms of taxonomy, a *nomen novum* should be created for *Mesophyllum* Hahn. Another junior homonym is also reported with the mention of "*Mesophyllum* Barrois, 1889 (see Mém. Soc. géol. Nord, 3, 67)" by Neave (1940, p. 119). This quotation was present in other earlier indexes (e.g.,Waterhouse 1902, p. 219) but the citation could not be found in the 1888 nor the 1889 works of Barrois. Nevertheless, Barrois (1898, p. 241) gave a faunal list with "*Mesophyllum lissingenense*, Schlu." [Schlüter] and "*Mesophyllum* nov. sp."; the latter of which might be the origin of the erroneous entry. In conclusion, for these reasons, "*Mesophyllum* Barrois" is unavailable. *Mesophyllum* Hahn 1911 is also a senior homonym of *Mesophyllum* Viera, 1942 and *Mesophyllum* Beauvais 1976, all of them depending on the zoological code. Incidentally, *Mesophyllum* is also the name of a red alga.

4.2 Statistical approach – univariate and bivariate analyses

A number of trends can be deduced from the univariate and bivariate analysis (Figure 8). As it appears in figure 8.2, the extrapolated number of septa (**exns**) seems to increase to some extent with the increase of the calicular diameter, but the link between these two characters is moderate (r = 0.42077), that is quite unexpected for scleractinian corals. A part of this weak correlation between diameters and number of septa is probably related either to a preservation bias or ontogeny. The process of extrapolation of the number of septa can result in an overestimation of the true number of septa in the sample; this may also erase the gradual establishment of the different orders of septa during the growth of the corallum. On the other hand, the apparent number of septa can lead to an underestimate of the true number of septa if some are hidden or broken. Nevertheless, a similar weak correlation is obtained with the non-extrapolated number of apparent septa in the samples (Figure 8.3). The points in figure 8.3 are grouped in four packages (samples having approximately 12, 24, 48 and 96 septa) corresponding to different stages of development of the septal apparatus in the samples (see Figure 4), but all the samples from the package corresponding to approximately 48 septa in the septal apparatus could potentially be corals with a hidden third order of septa. Consequently, the possibility of making different species from these three packages, as old typological methods could have done, is not advised. Finally, the only conclusion that can be drawn from the values in figures 8.2 and 8.4 is that *N. pseudocolumellata* develops its three orders even with small calicular diameters. This supports the idea that the growth size of the coral is more influenced by environmental parameters than the number of septa which could be more linked to age.

The homogeneous septal density (**hsd**) is very clearly negatively correlated with the calicular diameter (Figure 8.4). As demonstrated in figure 8.5 the main number of extrapolated septa conforms well to the model with 96 septa exposed in the diagnosis. Figures 8.8, 8.9 and 8.10 emphasize the correlation between the length of septa from one cycle of septa to another cycle of septa.

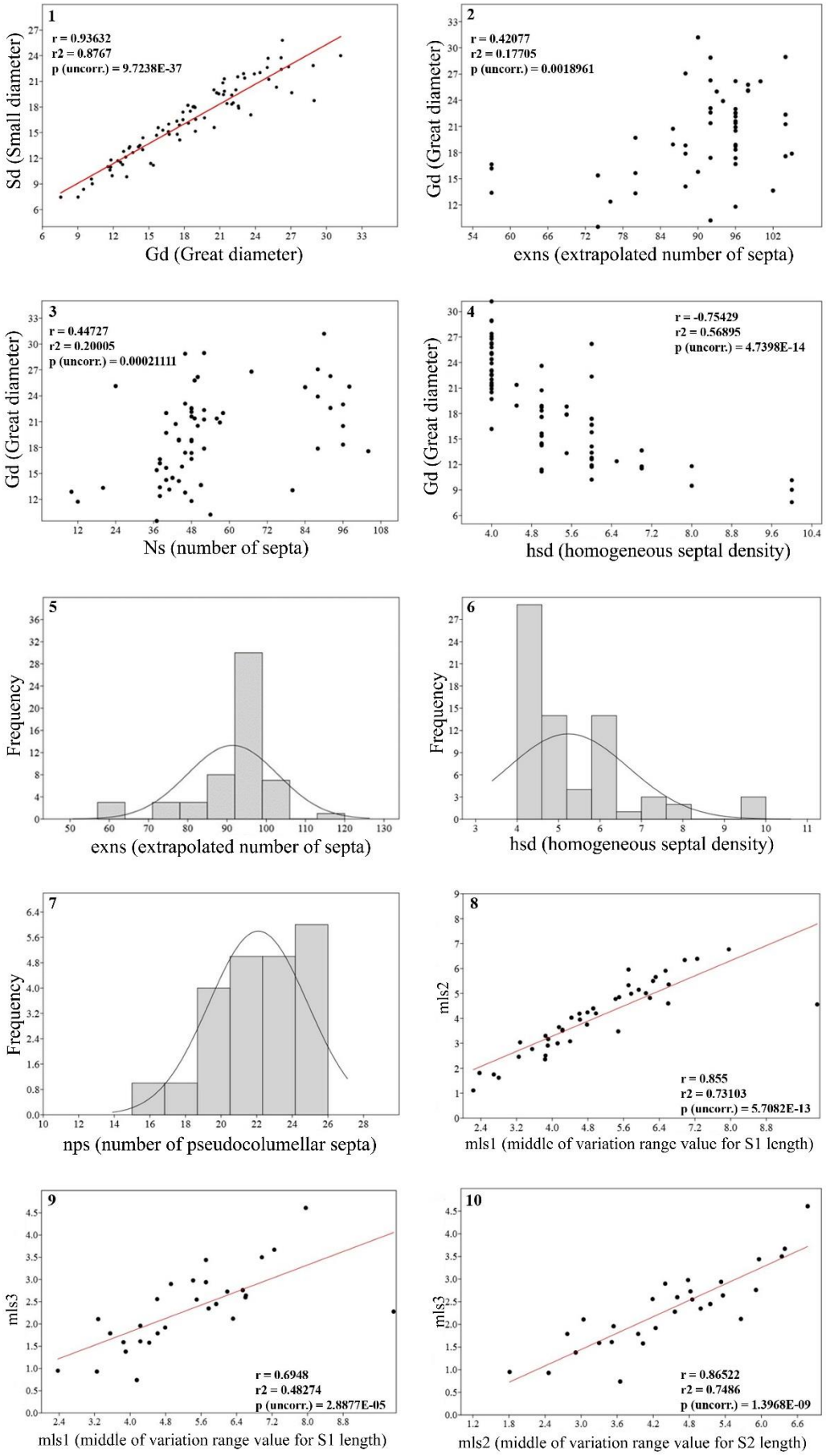

1
r = 0.93632
r2 = 0.8767
p (uncorr.) = 9.7238E-37
Sd (Small diameter)
Gd (Great diameter)
2
r = 0.42077
r2 = 0.17705
p (uncorr.) = 0.0018961
Gd (Great diameter)
exns (extrapolated number of septa)
3
r = 0.44727
r2 = 0.20005
p (uncorr.) = 0.00021111
Gd (Great diameter)
Ns (number of septa)
4
r = -0.75429
r2 = 0.56895
p (uncorr.) = 4.7398E-14
Gd (Great diameter)
hsd (homogeneous septal density)
5
Frequency
exns (extrapolated number of septa)
6
Frequency
hsd (homogeneous septal density)
7
Frequency
nps (number of pseudocolumellar septa)
8
mls2
r = 0.855
r2 = 0.73103
p (uncorr.) = 5.7082E-13
mls1 (middle of variation range value for S1 length)
9
mls3
r = 0.6948
r2 = 0.48274
p (uncorr.) = 2.8877E-05
mls1 (middle of variation range value for S1 length)
10
mls3
r = 0.86522
r2 = 0.7486
p (uncorr.) = 1.3968E-09
mls2 (middle of variation range value for S2 length)

Figure 8: Univariate analysis based on the data in Table 2. 1- Small diameter (**Sd**) as a function of great diameter (**Gd**); 2- Great diameter (**Gd**) as a function of the extrapolated number of septa (**exns**); 3- Great diameter (**Gd**) as a function of the number of septa (**Ns**); 4- Great diameter (**Gd**) as a function of homogeneous septal density; 5- Frequencies of the values of extrapolated number of septa (**exns**); 6- Frequencies of the values of homogeneous septal density (**hsd**); 7- Frequencies of the values of number of pseudocolumellar septa (**nps**); 8- Middle of variation range value of S1 length as a function of the middle of variation range value of S2 length; 9- Middle of variation range value of S2 length as a function of the middle of variation range value of S3 length; 10- Middle of variation range value of S3 length as a function of the middle of variation range value of S1 length. The r value corresponds to the linear correlation coefficient and P (uncorr.) value represents the probability of having no correlation between the two compared sets of data.

4.3 Statistical approach – multivariate analyses

Principal components analysis (PCA) gave a sum of variance percentages greater than 93% for PC1 + PC2 in every set of data considered. The most influential character is the extrapolated number of septa (**exns)** in each case, followed by the great calicular diameter (**Gd)** and small calicular diameter (**Sd)** and after come the pseudocolumella diameter (**dp)** and the middle of variation range values for length of septa (**mls1**, **2**, **3)**. The major role of dimensions and number of septa in PCA results is already well known for corals and corresponds to the traditional measurements used in taxonomy since the 19th century. Interestingly, the samples with a type 1 pseudocolumella are associated to high diameters and number of septa when the samples with a type 2 pseudocolumella correspond to high homogeneous septal density values and smaller calicular diameters (Figure 9). Similar results are observed with correspondence analysis and discriminant analysis and the same trends are recorded for each set of data. Discriminant analysis gives one more important piece of information as it shows an "outcrop effect"; the corals from a same site are morphologically linked and the distribution of type 1 and type 2 pseudocolumella follows the same trends within a single sampling site. To avoid duplications, we choose here to show only two graphic results; one from PCA on set 3 (Figure 9) and one from

discriminant analysis on set 2 (Figure 10).

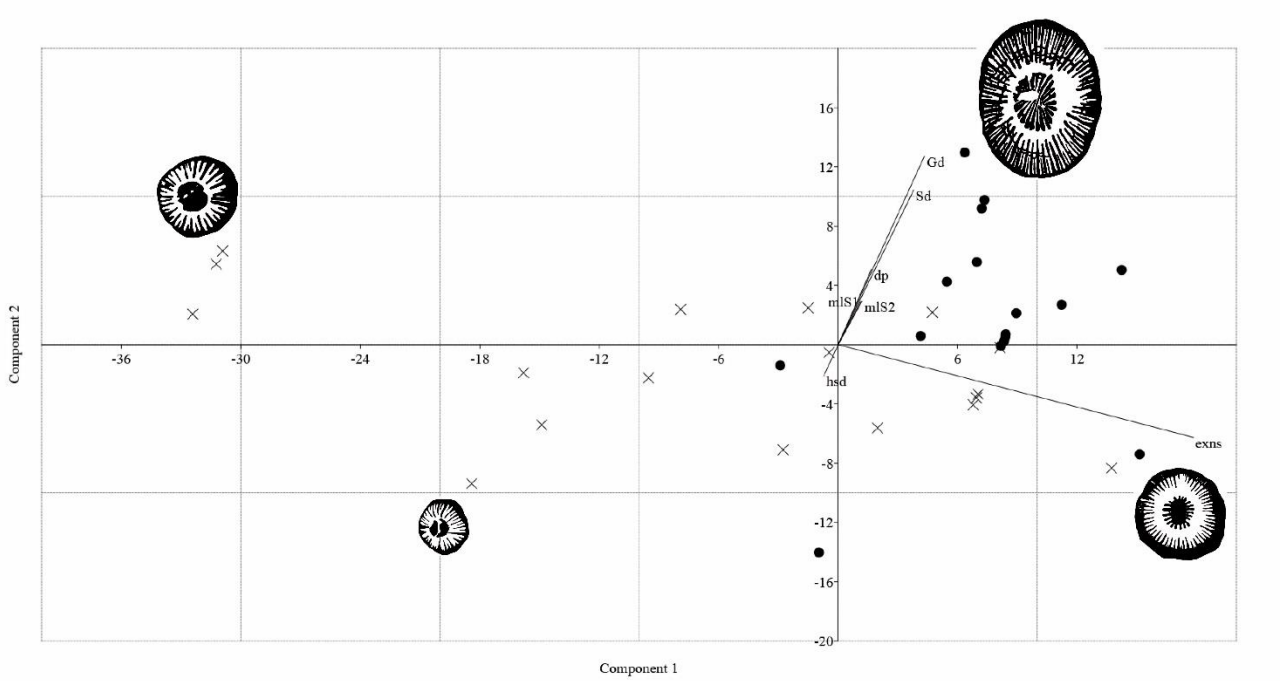


Figure 9: Set 3 PCA considering components 1 and 2, which sum gives more than 93% of variance percentage. Samples with type 1 pseudocolumella are symbolized with a dot on the graph and samples with type 2 pseudocolumella are symbolized with an “x”. The influence of each character is quantified and polarized with segments. Images of coral cross sections are from the data point closest to them.

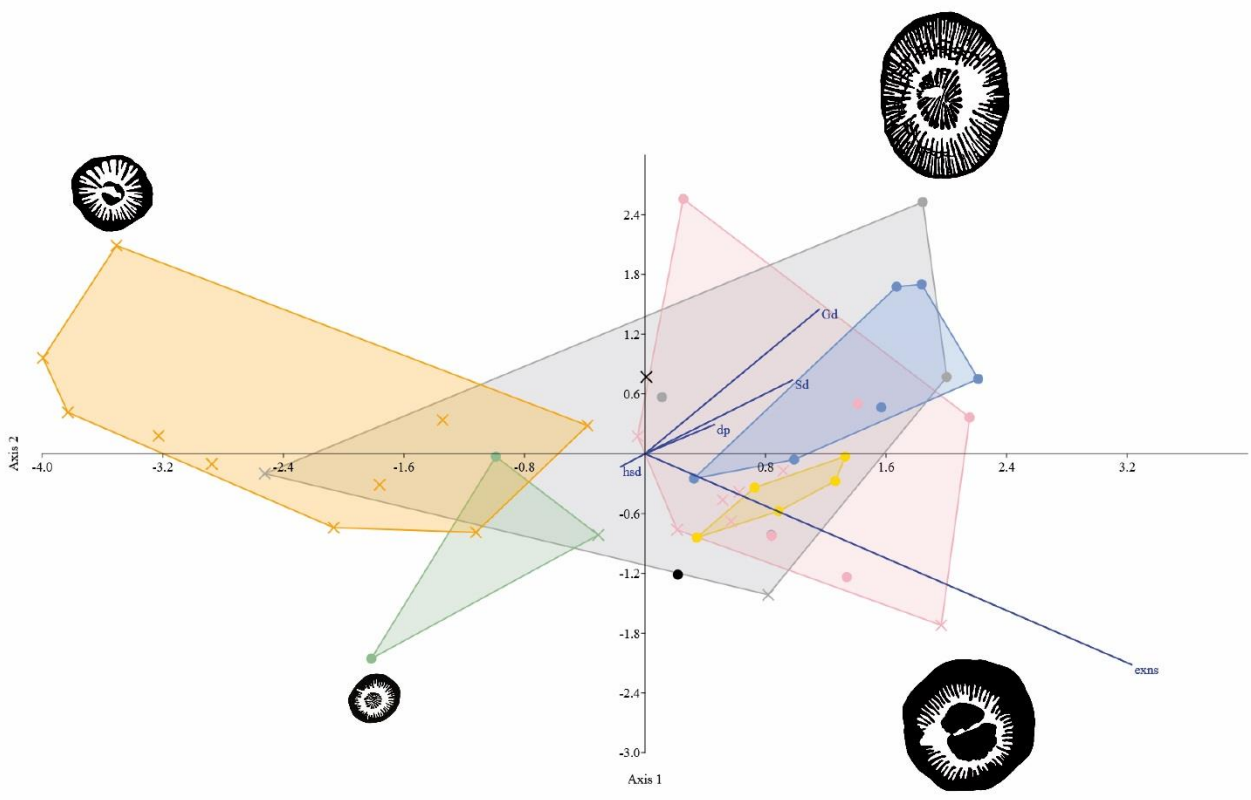


Figure 10: Set 2 discriminant analysis. Different colors correspond to different area of sampling. Pink: Amellagou olistoliths; Yellow: MNHN collections; Grey: Dades Valley; Green: Jebel Taabest; Black: Jebel Serdrar; Blue: Koudiat Ech Chehem; Orange: Taililout. Character influences are quantified and polarized with blue segments. Samples with type 1 pseudocolumella are symbolized with a dot on the graph and samples with type 2 pseudocolumella are symbolized with an "x". Images of coral cross sections are from the data point closest to them.

DISCUSSION

Without considering the question of the pseudocolumella, univariate and multivariate statistical analyses show significant overlap in coral dimensions and number of septa, thus we conclude that all the samples belong to a single species. Since there is a correlation between locality and morphology, it can also be concluded that this taxon is strongly influenced by its living environment. Nevertheless, the variability of the pseudocolumella shape makes the case more complex. The two morphologies of

pseudocolumella are associated with different trends in overall morphologies of the corallites. In fact, type 2 is preferentially associated with small calicular diameters, low numbers of septa, and high septal density, which could correspond to young development stages. On the other hand, type 1 is more often associated with greater calicular diameters, a higher number of septa, and smaller septal density. This can be attributed to an older or more mature development stage. In addition, the distribution of pseudocolumella morphologies in one population of corals is obviously strongly linked with the sampling area of this population (Figure 10). Taililout and Koudiat Ech Chehem populations show two extreme situations with all samples exhibiting the same pseudocolumella type; thus excluding the possibility of a random sampling effect in the distributions. If there is an equal chance of sampling either pseudocolumella morphology (i.e., a 50/50 chance of sampling type 1 or type 2), the probability of observing exclusively one pseudocolumella type in a *Neorylstonia* population (e.g., the Taililout population) would be extremely low; i.e., 24 examples of one type = $(1/2)^{24}$= 0.6 x 10^{-7}. These unequal distributions from one outcrop to the other can be explained by three hypotheses:

1- the type of pseudocolumella is the only difference between two distinct species within the genus *Neorylstonia*;
2- the change in the type of pseudocolumella is the result of an evolutionary novelty among one single species and the different stratigraphic positions explain the different distributions;
3- the type of pseudocolumella is constrained by the paleoecological conditions occurring during the life of the animals.

As Koudiat Ech Chehem is stratigraphically above than Taililout, it is possible that the appearance of a type 1 pseudocolumella could be interpreted as an evolutionary novelty appearing at the end of the ontogeny in more recent *Neorylstonia*. That said, other outcrops reveal that there is no consistency in the temporal distribution of the pseudocolumella types; for example, the Choucht Formation in the Dades Valley belongs to the uppermost Domerian and includes both type 1 and 2 pseudocolumellae. The first and second hypotheses are rejected due to the coexistence of both morphologies in the same localities and even within a single sample (see Appendix 2, sample A57331-1). The co-occurrences of

both morphologies in one outcrop, together with the results from univariate analysis, suggest that the type 2 pseudocolumella corresponds to a younger growth stage than the type 1.

The third hypothesis proposed is the preferred explanation for the data presented here, but the succession of the two morphologies in one single sample must be explained. As the type 1 morphology seems to be a facultative mature stage constrained by paleoecological conditions, we propose that, as a secondary character, the type 1 pseudocolumella is a mature morphology linked to sexual reproduction. This explanation would require that the type 1 shape could be associated with gonadic fixation/activity when the environment is favorable for sexual reproduction. This would imply that unfavorable conditions would lead to asexual reproduction or the total lack of breeding activity, associated with type 2 morphology. This last hypothesis is supported by the lack of budding scars on the corals, which implies that budding was restricted to the soft parts of the animals or was totally absent. Unfortunately, due to the lack of studies about the relationship between present day coral skeletons and sexual maturity, we cannot confirm this idea with a modern coral as an analogous example. In addition, direct field observations provide no evidence of the precise ecological factors impacting *Neorylstonia pseudocolumellata* morphology.

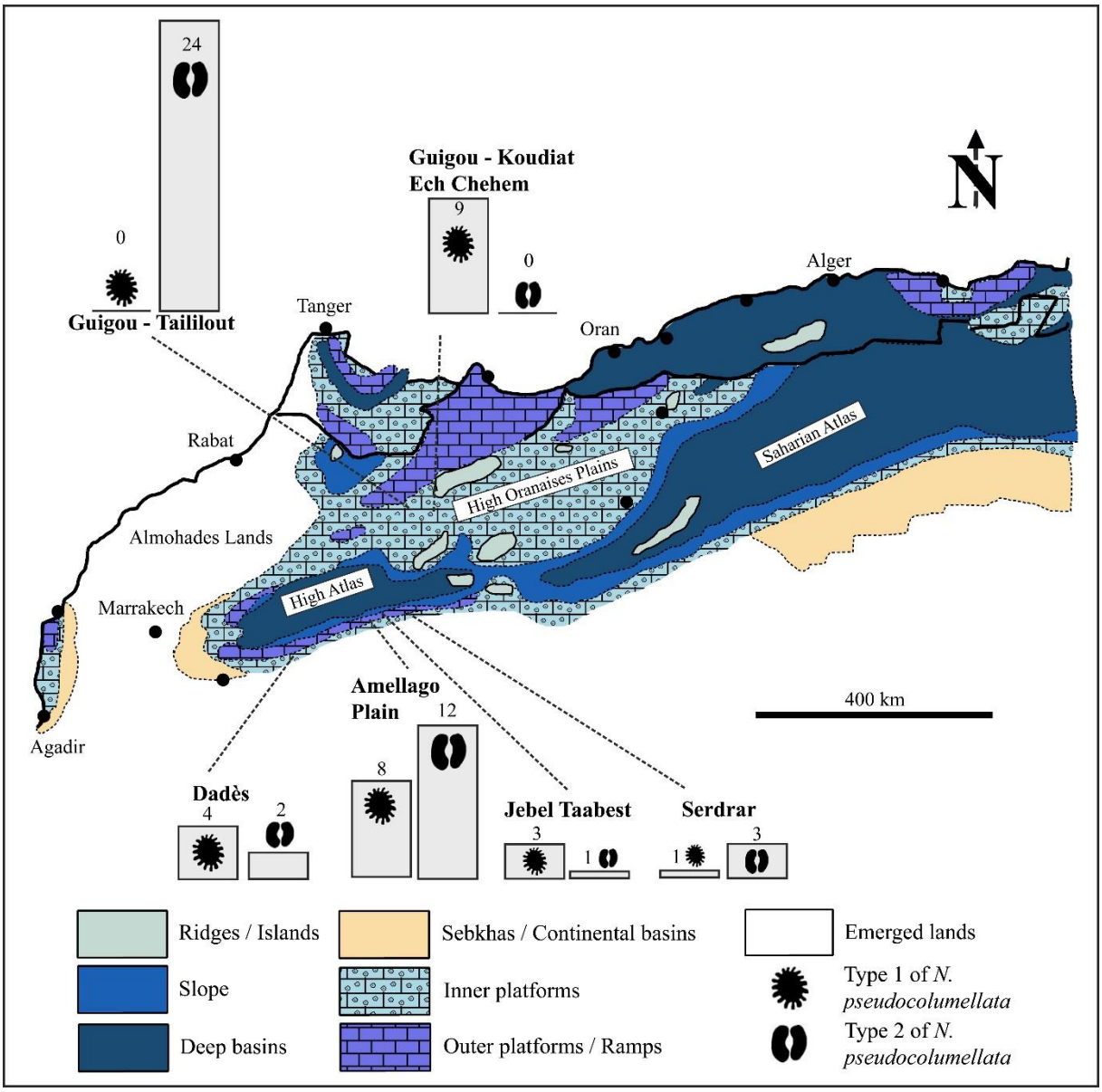


Figure 11: Distribution of the two extreme shapes of pseudocolumella (type 1 and type 2) in each sampling sites in High and Middle Atlas in Morocco; bar height indicates the number of type 1 and type 2 specimens. Facies map for the Pliensbachian modified from Ait Addi *et al.*, 2005.

The mode of pseudocolumella growth in *Neorylstonia* is analogous to that observed in the Rugosa subfamily Amygdalophyllinae described in Fedorowski (1970) and Żołyński (2000) (Figure 12). Another rugose coral with analogous features for the axial structure corresponds to the genus *Lophophyllidium sensu* Fedorowski (1974), which can present a lamello-tabellar pseudocolumella

made of septal lamellae sustained at their base by axial tabellae. These alternations are interpreted by the author as changes in the rhythm of the secretion of the structural elements. In *Lophophyllidium*, the pseudocolumella is wrapped into concentric endothecal layers in continuity with the tabulae of the lumen (see Fedorowski, 1974) and, like *Neorylstonia,* shows a sustained increase of the axial structure when the calix does not grow anymore.

The *Neorylstonia* pseudocollumella axial structure is totally unique among Mesozoic corals. Despite a through literature search, no similar features could be found in Cenozoic or present-day corals either. Axial structures in post-Paleozoic corals are equally from a septal and/or endothecal origin, but the organization in septal lamellae, the bilateral symmetry, the ontogenic variations, the axial porosity, and the overcalicular apical growth found in *Neorylstonia* are singular characters that are only known in rugose corals. Type 1 and type 2 pseudocollumella are both facultative states as each can be absent in samples studied.

Another point is the question of the link between *N. pseudocolumellata* axial structure and the pseudocolumella of some rugose corals from Paleozoic (Figure 12). As phylogenetic inheritance is excluded between Paleozoic Rugosa and post-Paleozoic Scleractinia, only a convergence phenomenon can be purposed to explain the similarity of the axial structure in *N. pseudocolumellata* and some Rugosa. The affiliation of *N. pseudocolumellata* to Scleractinia is evidenced by the typical scleractinian organization of its septal apparatus in hexameral symmetry and by the probable aragonitic nature of the original skeleton (i.e., before diagenesis). Scleractinians almost exclusively biomineralize aragonitic skeletons, although rare examples of calcitic Scleractinia have been discovered (Stolarski, 2007, 2008). An original aragonitic skeleton is interpreted for *N. pseudocolumellata* because all samples collected have been inverted to calcite (losing its initial microstructural architecture during neomorphism), whereas a calcitic coral would not be altered and thus would conserve its microstructural features. So, this similar axial organization appears to be a surprising convergence phenomenon. The key of the functional significance of this organization may be in the understanding of its ecological role in similar rugose corals. In Rugosans it is either interpreted as a structure associated with sexual reproduction (Poty, 1981) because of its development

(seasonally or environmentally influenced), or as a reinforcement structure for the skeleton (Poty, personal communication, 2017). More generally, the increase of calcification associated with the formation of the pseudocolumella can be interpreted as a way to eliminate calcium carbonate ($CaCO_3$) excess in the body tissues resulting from photosynthetic activity, or also as a way to manage hypoxia (see Wooldridge, 2013 concerning general processes of calcification). In this study, we also proposed the possibility that the pseudocolumella was used to help soft tissues lift-up during the growth of the septal apparatus.

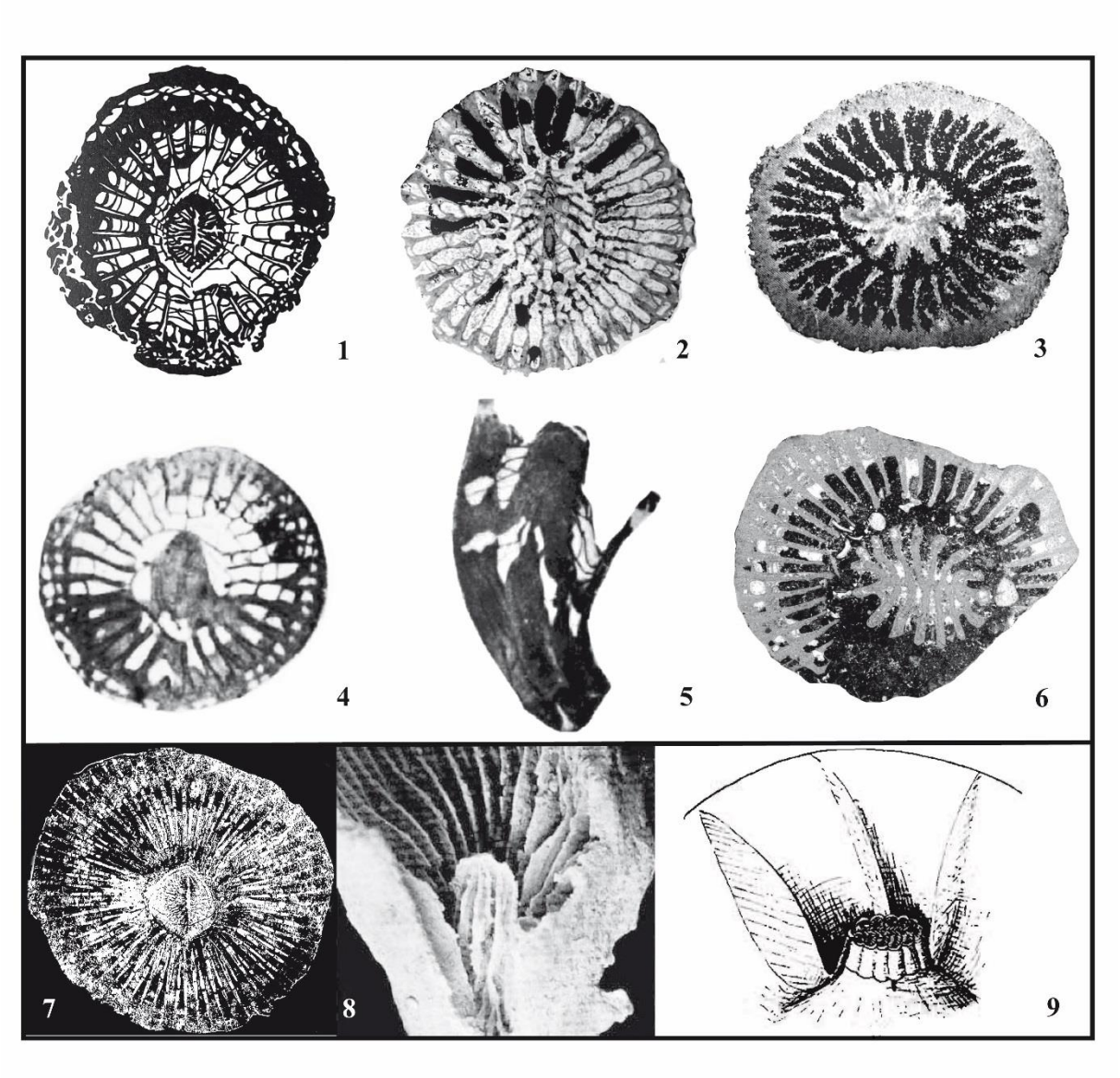


Figure 12: Comparison of *N. pseudocolumellata* with examples of Paleozoic corals with a similar pseudocolumella axial structure. 1- Transverse section of *Carruthersella* sp. Garwood 1913 modified

from Moore *et al.* (1956); 2- Transverse section of *Hamaraxonia* sp. Berkowski 2012 modified from Berkowski & Weier (2012); 3- Transverse section of *Sloveniaxon* sp. Kossovaia 2012 modified from Kossovaya *et al.*, 2012; 4- Transverse section of *Rylstonia benecompacta*, Hudson & Platt 1927 modified from Hill *et al.*, 1981; 5- Longitudinal section of *Rylstonia benecompacta*, Hudson & Platt 1927 modified from Hill *et al.*, 1981; 6- Transverse section in *Neorylstonia pseudocolumellata* (for comparison), sample AM175; Transverse section of *Amygdalophyllum sudeticum* Żołyński, 2000; 8- Lateral view of the columella in a broken coral from the genus *Lophophyllidium* Grabau, 1928 modified from Fedorowski, 1974; Reconstruction of the axial structure in the family Amygdalophyllidae: pseudocolumella with a multilamellar structure with primary lamella marked in the axial part, septal lamellae are an integral part of columella, tabella reaching the pseudocolumella in the same manner as septum (modified from Fedorowski 1970).

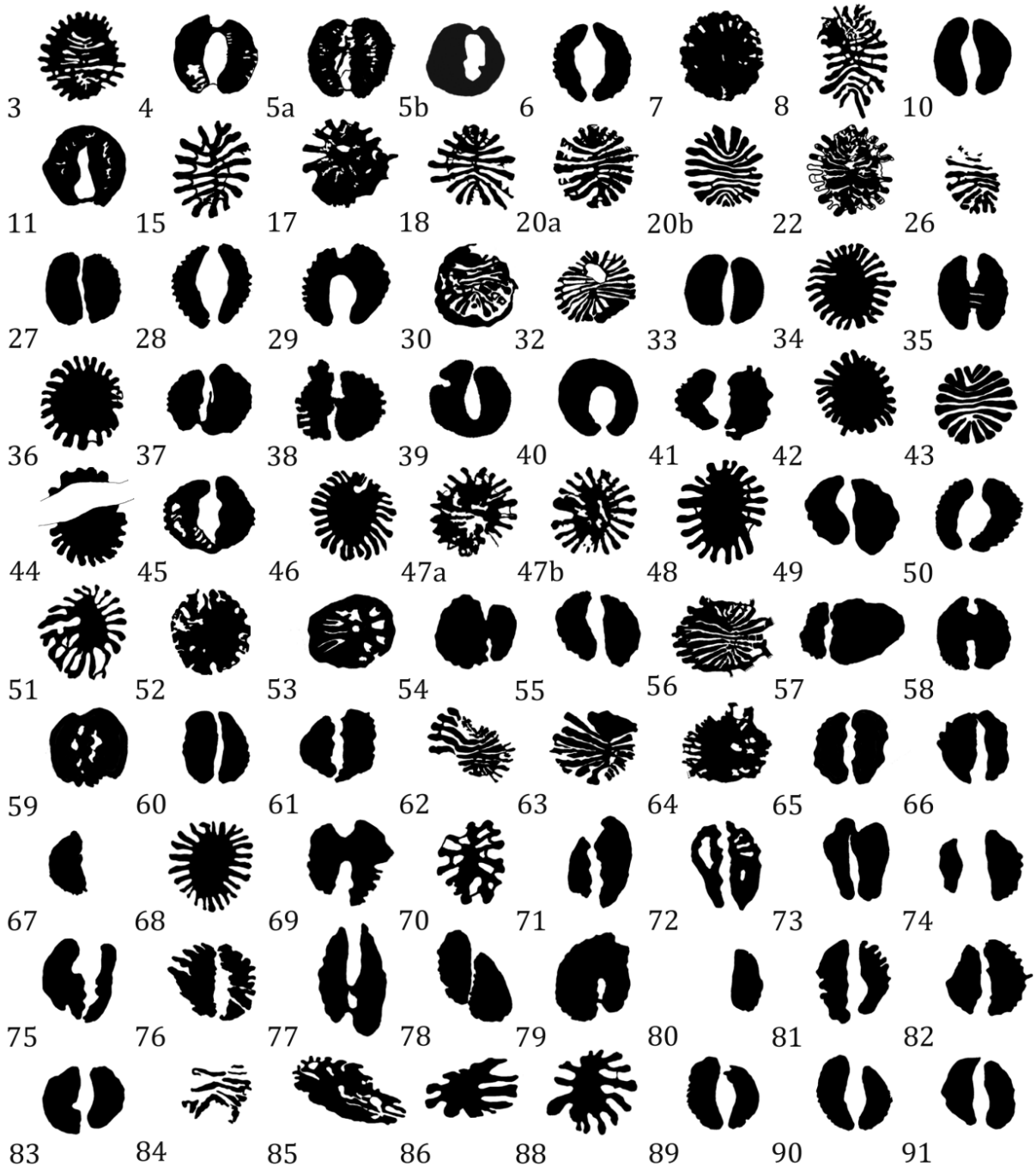
CONCLUSION

Neorylstonia pseudocolumellata is a small solitary Moroccan coral that lived nearshore in the far end of a western Tethyan Gulf during the late Sinemurian and Pliensbachian stages. This scleractinian coral disappeared at the Pliensbachian/Toarcian boundary. Its skeletal structure is reminiscent of the pseudocolumella structure found in some rugose corals. In Rugosa, the pseudocolumella occasionally exhibits a seasonal or environmentally-dependent development. This comparable organization results in a convergence phenomenon between some Paleozoic rugosa made of calcite and this originally aragonitic scleractinian coral. Concerning *N. pseudocolumellata*, the pseudocolumella axial structure shows two main different morphologies between the different samples and vertically within a single sample (transition stages observed). One of these morphologies (type 1) is associated with an advanced degree of maturity; it is always observed as a final stage when present, is sometimes present since the beginning of the pseudocolumella formation, but can also be absent. This environmentally-dependent type 1 morphology is proposed to be linked to sexual reproduction, possibly as a gonads-fixation structure. The type 2 morphology would thus be conditioned by the conformation of the soft tissues at the base of the polyp, in this case more relaxed and pleated. This conformation would

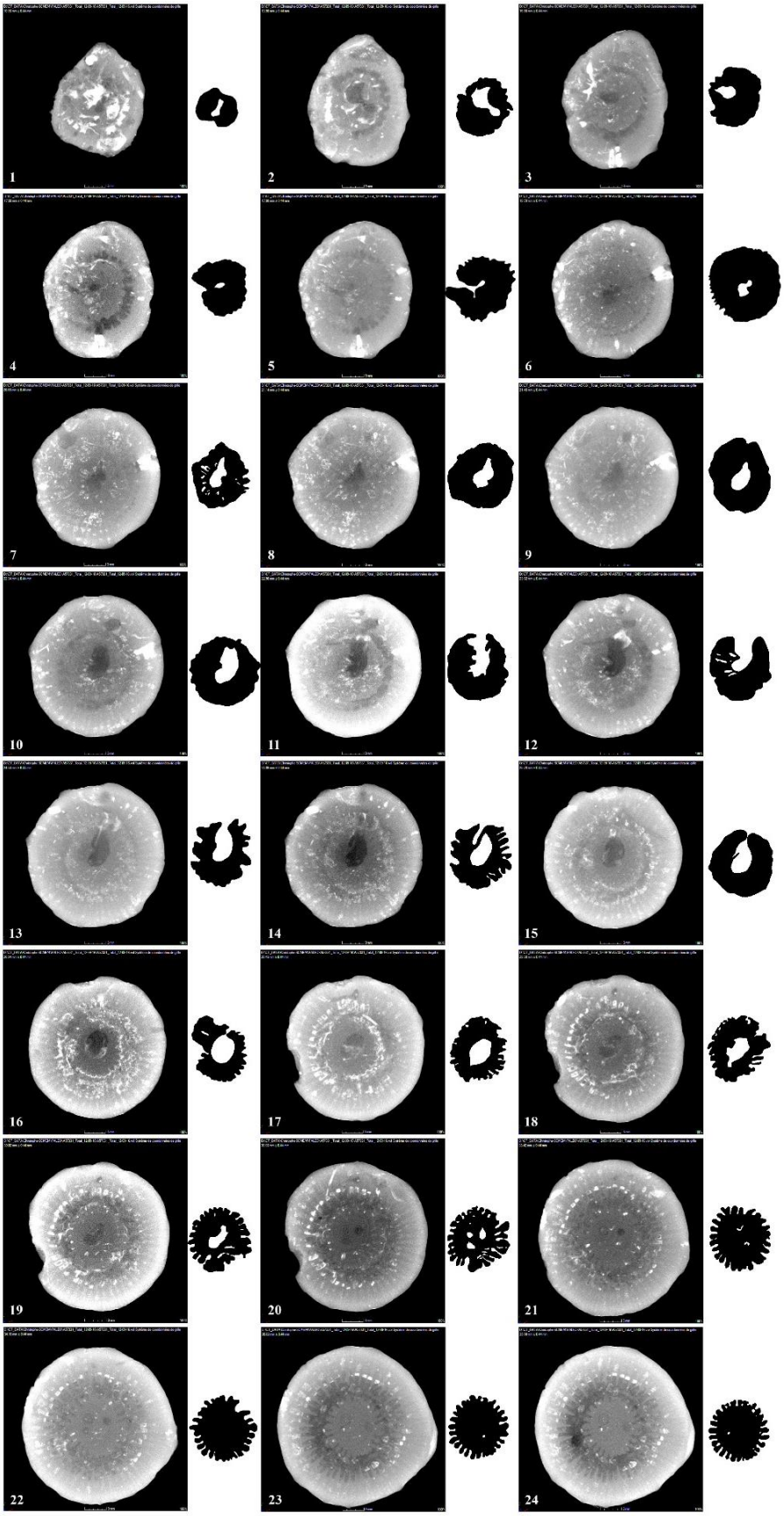
correspond to unfavorable environmental conditions for sexual reproduction. Despite important variability in dimensions and number of septa and septal lamellae among the samples, statistical analyses do not distinguish two different species under the genus *Neorylstonia*. Due to the large variability in dimensions as well as the ontogenic modifications of the axial structure, *N. pseudocolumellata* appears to be a significant example of the possible intraspecific variability in scleractinian coral species and a unique case of true pseudocolumella in Scleractinia.

1	Sample name	Outcrop number	Gd	Sd	Ns	exns	hsd	lS1	mlS1	lS2	mlS2	lS3	mlS3	ps	pd	nps
2	AM16177	1	17.88	16.51	44 for 1/2 calice	88	5.5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	7.6	n.c.
3	A57331 - 1	2	23	21.9	96	96	4	5.09 - 4.15	4.62	4.51 - 3.39	3.95	2.26 - 1.32	1.79	1	7.3	26
4	AM16160	1	18.82	18.04	44	88	5.5	5.12 - 4.46	4.79	4.45 - 4.03	4.24	2.04 - 1.89	1.92	2	6.33	21
5	AM16164	1	21.37	21.29	56	92	4.5	5.15 - 4.81	4.98	4.45 - 3.95	4.2	n.c.	n.c.	2	7.76	n.c.
6	AM16164 bis	1	18.9	17.95	48	96	5	4.25 - 3.56	3.91	3.32 - 3.01	3.17	n.c.	n.c.	2	5.7	n.c.
7	DA2905E1.1	3	26.28	25.8	92	92	4	7.32 - 6.61	6.97	6.51 - 6.16	6.34	3.9 - 3.1	3.5	1	9.7	n.c.
8	2703A6	1	26.8	22.7	67	n.c.	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	12.56	25
9	AM16172	4	25.07	23.7	98	98	4	7.08 - 6.14	6.61	5.56 - 5.15	5.36	2.85 - 2.42	2.64	n.c.	9.44	n.c.
10	AM16161	1	18.74	18.02	48	96	5	4.31 - 4.14	4.23	3.53 - 3.48	3.51	1.70 - 1.51	1.61	2	6.5	n.c.
11	A30500 - 1	5	21.3	19.45	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
12	A30500 - 2	5	18.5	17.5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
13	A30500 - 3	5	14.5	14.4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
14	A30500 - 4	5	18.3	18.2	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
15	AM16175	4	18.93	15.16	22 for 1/2 calice	86	4.5	4.45 - 3.84	4.15	4.00 - 3.30	3.65	1.21 - 0.67	0.74	1	6.56	15
16	A57331 - 2	2	22.51	21.53	48	96	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	7.75	> 21
17	A57331 - 4	2	16.68	16	48 S1 + S2	96	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	7	n.c.
18	A57331 - 5	2	21.38	19.84	49 S1 + S2	96	4	6.53 - 6.11	6.32	5.80 - 5.51	5.66	2.26 - 1.98	2.12	1	7.72	18
19	A57331 - 6	2	26.19	22.4	50 S1 + S2	96	6	6.74 - 5.78	6.26	5.86 - 5.14	5.5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
20	A57331 - 8	2	18.95	16.55	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	6.39	21
21	A57331 - 9	2	15.47	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	5.21	n.c.
22	A57331 - 10	2	22.13	18.49	24 S1 + S2 for 1/2 calice	96	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	8.24	23
23	A57331 - 11	2	22.56	18.1	48 S1 + S2	96	4	5.8 - 5.2	5.5	5.0 - 4.7	4.85	2.7 - 2.4	2.55	1	9.86	23
24	A57331 - 12	2	15.16	11.4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	n.c.	n.c.
25	2110A2	1	21.6	18.41	48 S1 + S2	96	4	6.65 - 5.22	5.94	5.53 - 4.76	5.15	2.70 - 2.19	2.45	2	7.83	n.c.
26	DA2905E2	3	22.59	17.87	92	92	4	4.55 - 3.90	4.23	3.99 - 3.08	3.54	2.14 - 1.77	1.96	1	6.41	> 17
27	AM16183	1	18.34	16.11	48 for 1/2 calice	96	5	6.15 - 5.38	5.77	5.46 - 4.51	4.99	2.71 - 1.98	2.35	2	6.99	n.c.
28	PIC - P5310116	3	17.58	15.88	104	104	5	3.41 - 3.08	3.25	2.91 - 2	2.46	1.24 - 0.62	0.93	2	6.24	n.c.
29	PIC - P5290182	3	12.38	11.71	19 S1 + S2 for 1/2 calice	76	6.5	3.43 - 3.13	3.28	3.13 - 2.94	3.04	2.34 - 1.87	2.11	2	4.5	n.c.
30	PIC - P5290125	3	20.5	20	48 for 1/2 calice	96	4	5.22 - 4.66	9.94	4.75 - 4.36	4.56	2.54 - 2.02	2.28	1	7	20
31	PIC - P5290123	3	23.91	21.87	44 for 1/2 calice	94	4	6.15 - 5.26	5.71	5.67 - 4.99	5.33	3.30 - 2.58	2.94	n.c.	n.c.	n.c.
32	IMG_ 2112	3	31.2	24	90	90	4	7.66 - 6.84	7.25	6.65 - 6.12	6.39	4.03 - 3.31	3.67	1	12.48	25
33	PIC - DSC 0413	4	15.79	15.58	45 S1 + S2	90	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	7.16	n.c.
34	PIC - DSC 0465	1	22.35	20	52	104	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	8.24	24
35	PIC - DSC 0433	6	22	19.4	> 40 S1 + S2	n.c.	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	6	n.c.
36	PIC - DSC 0474	1	20.91	19.55	> 57	96	4	6.05 - 4.78	5.42	5.11 - 4.45	4.78	3.27 - 2.68	2.98	1	8.18	21
37	PIC - DSC 0473	1	21.25	20.82	> 52	104	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	10.51	n.c.
38	PIC - BL 03229	6	22	18.33	29 for 1/2 calice	n.c.	n.c.	7.16 - 6.04	6.6	5.23 - 3.97	4.6	2.74 - 2.46	2.6	2	6.44	25
39	PIC - BL 03264	1	13.045	12.15	40 for 1/2 calice	n.c.	n.c.	3.58 - 3.51	3.55	2.78 - 2.75	2.77	2.08 - 1.50	1.79	2	5.07	n.c.
40	PIC - RV 22196	1	12.78	11.27	23 S1 + S2 for 1/2 calice	n.c.	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	5.56	n.c.
41	PIC - P3170911	1	23.61	17.08	n.c.	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	9.03	> 18
42	PIC - DSC 0473	1	25	22.62	> 84	93	4	5.07 - 4.77	4.92	4.5 - 4.3	4.4	3.8 - 2.4	2.9	1	9.52	24
43	PIC - P3191196	4	10.22	9.02	27 for 1/2 calice	92	6	2.52 - 2.21	2.37	2.01 - 1.6	1.81	0.97 - 0.93	0.95	1	4.09	19
44	PIC - P3201269	1	n.c.	n.c.	> 52 S1 + S	92	4	4.95 - 4.27	4.61	4.45 - 3.92	4.19	2.85 - 2.26	2.56	1	n.c.	> 16
45	PIC - P3201273	1	n.c.	n.c.	36 S1 + S2 for 1/2 calice	120	n.c.	4.66 - 4.19	4.43	4.36 - 3.69	4.03	1.73 - 1.43	1.58	2	n.c.	n.c.
46	PIC - P3191046	4	n.c.	n.c.	> 65	96	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	n.c.	25
47	2303A7 - 1	1	27.07	19.67	44 for 1/2 calice	88	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	5.9	20
48	PIC - P3230535	1	17.88	17.4	> 52	105	5.5	4.63 - 3.07	3.85	3.56 - 3.04	3.3	1.83 - 1.35	1.59	1	6.45	21
49	MA0504E3	8	14.24	13.52	20 for 1/2 calice	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	5	n.c.
50	PIC - CD 50	1	20.52	15.6	25 for 1/2 calice	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	n.c.	> 21
51	PIC - P4050245	7	17.37	16.35	48 S1 + S2	96	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	5.09	n.c.
52	PIC - P4050261	7	23.09	21.38	46 S1 + S2	92	4	6.16 - 5.25	5.71	5.24 - 4.68	5.96	3.66 - 3.22	3.44	1	9.31	> 20
53	PIC - P4050251	7	11.8	11.8	24 S1 + S2 for 1/2 calice	96	8	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	4.54	n.c.
54	PIC - P4050137	8	19.7	16.73	40 S1 + S2	80	4	5.93 - 6.27	6.1	5.10 - 4.91	5.01	n.c.	n.c.	2	5.98	n.c.
55	PIC - P4050139	8	13.33	13.19	20 S1	80	5.5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	4.3	n.c.
56	PIC - P4070376	7	28.96	18.75	52 S1 + S2	104	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	9.71	22
57	PIC - P4050141	8	17.4	14.81	46 S1 + S2	92	6	4.31 - 3.37	3.84	2.78 - 1.84	2.36	n.c.	n.c.	2	4.34	n.c.
58	PIC - P4050173	8	14.12	13.34	44 S1 + S2	88	6	4.06 - 3.63	3.85	2.96 - 2.05	2.51	n.c.	n.c.	2	5.07	n.c.
59	PIC - P4050157	8	16.18	15.29	38 S1 + S2	57	4	4.34 - 3.9	4.12	3.37 - 2.63	3	n.c.	n.c.	2	6.41	n.c.
60	PIC P4050179	8	13.39	13.35	38 S1 + S2	57	6	2.29 - 2.16	2.23	1.23 - 0.99	1.11	n.c.	n.c.	2	4.54	n.c.
61	PIC - P4050171	8	16.65	15.12	38 S1 + S2	57	6	3.14 - 2.46	2.8	1.78 - 1.45	1.62	n.c.	n.c.	2	4.7	n.c.
62	MA0904E9	7	26.17	23.76	25 S1 + S2 for 1/2 calice	100	4	8.37 - 7.54	7.96	7.25 - 6.28	6.77	4.67 - 4.55	4.61	1	7.76	23
63	PIC - P4070392	7	28.88	22.85	46 S1 + S2	92	4	6.8 - 6.27	6.54	6.03 - 5.78	5.91	3.18 - 2.34	2.76	1	11.88	20
64	PIC - P4070394	7	25.78	20.32	49 S1 + S2	98	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	7.64	n.c.
65	PIC - P4050159	8	11.72	10.64	12 S1	n.c.	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	3.97	n.c.
66	PIC - P4050163	8	13.13	9.84	41	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	3.04	n.c.
67	PIC - P4050183	8	12.87	12.81	10 S1	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	4.03	n.c.
68	MA0904E7	7	25.13	21.24	24 S1	98	4	4.15 - 3.64	3.9	3.08 - 2.73	2.91	1.60 - 1.15	1.38	1	8.93	25
69	SB236A---035	6	20.73	19.66	43 S1 + S2	86	5	7.42 - 4.95	6.19	5.80 - 3.84	4.82	3.14 - 2.31	2.73	2	5.6	n.c.
70	SB238	6	13.65	12.67	51	102	7	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	5.04	> 13
71	PIC - P4050131	8	14.4	n.c.	23 for 1/2 calice (S1 + S2)	92	5	4.63 - 4.17	4.4	3.49 - 2.67	3.08	n.c.	n.c.	2	5.08	n.c.
72	PIC - P4050151	8	16.72	14.81	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	7.02	n.c.
73	PIC - P4050153	8	9.02	7.46	n.c.	n.c.	10	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	2.69	n.c.
74	PIC - P4050155	8	11.9	9.96	n.c.	n.c.	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	3.52	n.c.
75	PIC - P4050161	8	7.56	7.45	n.c.	n.c.	10	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	2.01	n.c.
76	PIC - P4050165	8	10.15	9.58	n.c.	n.c.	10	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	n.c.	> 19
77	PIC - P4050175	8	15.38	11.19	37 S1 + S2	74	5	5.74 - 3.82	4.78	4.56 - 2.94	3.75	n.c.	n.c.	2	6.76	n.c.
78	PIC - P4050177	8	11.4	n.c.	16 for 1/2 calice	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	5.78	n.c.
79	PIC - P4050185	8	17.61	14.14	n.c.	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	5.78	n.c.
80	PIC - P4050187	8	11.54	11.02	n.c.	n.c.	7	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	3.34	n.c.
81	PIC - P4050193	8	12.61	11.54	n.c.	n.c.	6	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	3.42	n.c.
82	PIC - P4050195	8	9.49	8.37	37 S1 + S2	74	8	2.87 - 2.50	2.69	1.83 - 1.66	1.75	n.c.	n.c.	2	3.09	n.c.
83	PIC - P4050197	8	15.65	14.69	40 S1 + S2	80	5	5.61 - 5.34	5.48	3.7 - 3.26	3.48	n.c.	n.c.	2	4.76	n.c.
84	PIC - P4070330	7	24.39	22.03	n.c.	n.c.	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	5.42	n.c.
85	PIC - P4070355	7	27.4	n.c.	n.c.	n.c.	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	9.63	n.c.
86	PIC - P4070378	7	11.18	n.c.	n.c.	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	3.85	n.c.
87	PIC - P4070386	7	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
88	MA0904E9	7	11.77	10.98	n.c.	n.c.	7	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	1	3.74	n.c.
89	PIC - P3230852	1	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	n.c.	n.c.
90	PIC - P3230544	1	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	n.c.	n.c.
91	PIC - P3201301	1	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	n.c.	n.c.
92	SB166	6	14.48	13.01	42	n.c.	5	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	2	4.4	n.c.

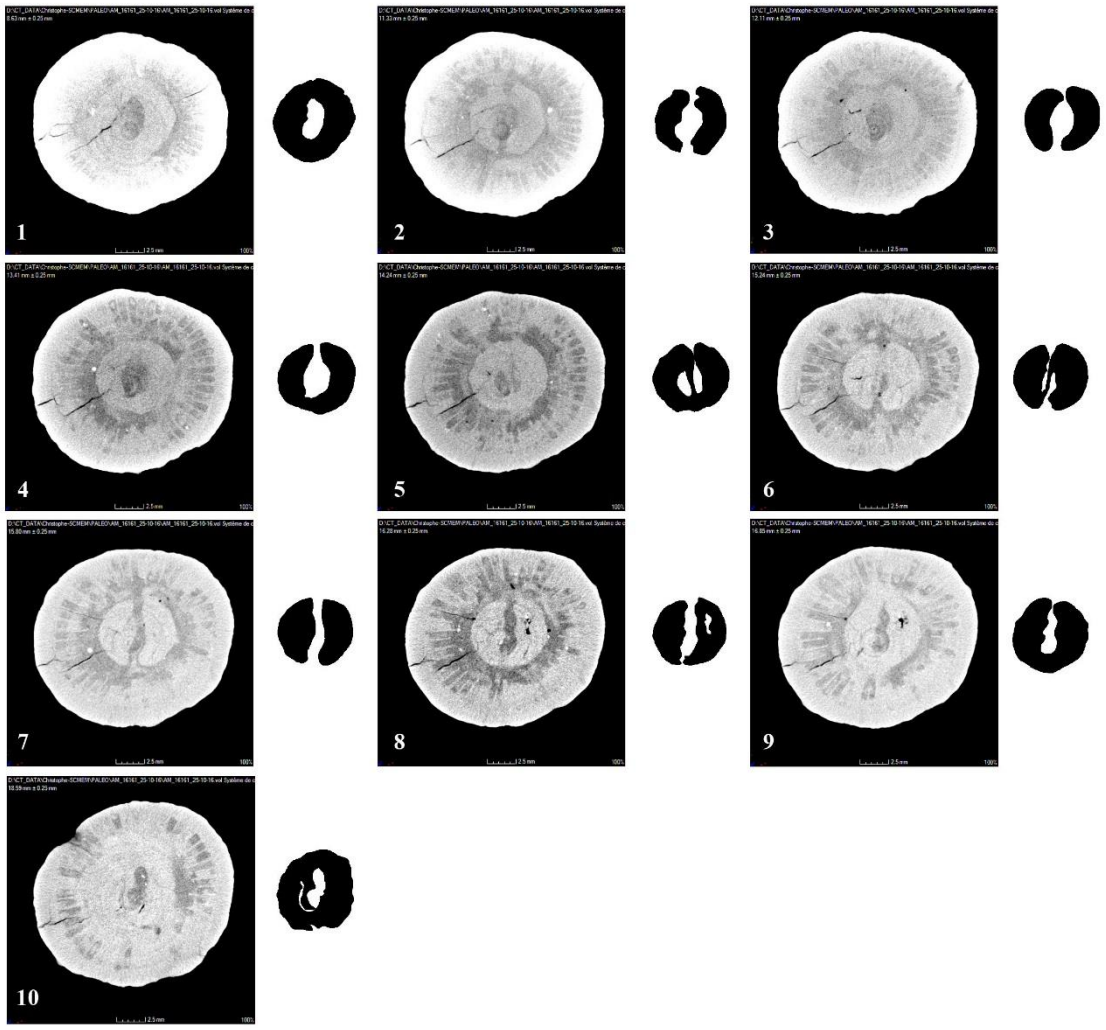
Table 2: Values of biometrical measurements for each specimen and character considered in this study. **Gd** = Great calicular diameter; **Sd** = Small calicular diameter; **Ns** = Number of septa; **exns** = extrapolated number of septa; **hsd** = homogeneous septal density; **lS1** = variation range of S1 length; **mls1** = middle of the variation range of S1 length value; **lS2** = variation range of S2 length; **mls2** = middle of the variation range of S2 length value; **lS3** = variation range of S3 length; **mls3** = middle of the variation range of S3 length value; **ps** = pseudocolumella shape; **pd** = great pseudocolumellar diameter; **nps** = number of pseudocolumellar septa.



Appendix 1: apparent shape of pseudocolumella in transverse or slightly inclined sections for different samples.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

Appendix 2: X-ray transverse sections all along the sample A57331-1 provided by the nanotom S phoenix 180 kV CT-scan of Georessources laboratory in Nancy. The images are ordered following the orientation from the lowest part of the sample (in living position) to its top.



Appendix 3: X-ray transverse sections all along the sample AM16161 provided by the nanotom S phoenix 180 kV CT-scan of Georessources laboratory in Nancy. The images are ordered following the orientation from the lowest part of the sample (in living position) to its top and corresponds to the exploitable part of a longer fragment of *N. pseudocolumellata*.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 514 (2019) 813–837

Contents lists available at ScienceDirect

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/palaeo

Stratigraphic distribution and paleoecological significance of Early Jurassic (Pliensbachian-Toarcian) lithiotid-coral reefal deposits from the Central High Atlas of Morocco

Hannah-Maria R. Brame[a], Rowan C. Martindale[a,*], Nicholas P. Ettinger[a], Irena Debeljak[b], Raphaël Vasseur[c], Bernard Lathuilière[c], Lahcen Kabiri[d], Stéphane Bodin[e]

[a] Department of Geological Sciences, The University of Texas at Austin, 2275 Speedway Stop C9000, Austin, TX 78712, USA
[b] Ivan Rakovec Institute of Palaeontology ZRC SAZU, Novi trg 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenia
[c] GeoRessources, University of Lorraine, Faculty of Science and Technology, BP 70239, 54506 Vandoeuvre-lès-Nancy, CEDEX, France
[d] Department of Geological Sciences, Faculty of Science and Techniques of Errachidia, University Moulay Ismail, BP 509, 52000 Boutalamine, Errachidia, Morocco
[e] Department of Geoscience, Aarhus University, Høegh-Guldbergs Gade 2, 8000 Aarhus C, Denmark

ARTICLE INFO

Keywords:
Biostrome
Oceanic Anoxic Event
Extinction
Lithiotid bivalves
Phaceloid corals
Tethys Ocean

ABSTRACT

During the Early Jurassic, a group of large, aberrant bivalves called lithiotids proliferated in proximal, shallow marine environments. These lithiotids formed bioherms and extensive biostromes in the western and southern margins of the Tethys Ocean as well as eastern Panthalassa. In the Central High Atlas of Morocco, Pliensbachian and Toarcian (Lower Jurassic) lithiotid and lithiotid-coral reefal deposits occur within carbonate and mixed carbonate/siliciclastic neritic depositional settings. This study describes the stratigraphic distribution, taxonomy, and architecture of these lithiotid-rich deposits.

The studied lithiotid and lithiotid-coral deposits from Morocco occur in sheltered, near-shore lagoons along tropical carbonate ramps and platforms. These facies are abundant in upper Pliensbachian strata as well as in the early Toarcian. The persistence and similarity of lithiotid-coral buildups across the stage boundary indicate that these ecosystems were not significantly affected by the Pliensbachian/Toarcian extinction in Morocco (at least, not until the Toarcian Oceanic Anoxic Event). In both the upper Pliensbachian and lower Toarcian, lithiotids (*Lithioperna* and *Cochlearites*) are frequently associated with phaceloid corals (*Retiophyllia* in the Pliensbachian and *Phacellophyllia* and *Archaeosmiliopsis* in the Toarcian) and solitary corals (*Haimeicyclus* and *Archaeosmilia*) as well as other corals and bivalves (*Gervilleioperna*, *Mytiloperna*, *Opisoma*, and rare megalodontids); however, the spatial distribution of taxa is patchy. The close association of lithiotid bivalves and corals is rarely documented in the literature, and lithiotid-coral reefal deposits are rare. Thus, these Moroccan biostromes and bioherms that record the interaction of corals and lithiotids are of particular scientific importance. Furthermore, multiple generations and successions of lithiotid-coral framestones can be observed in both Pliensbachian and Toarcian strata, which provide insight into the evolution of these communities and their resilience to ecosystem perturbations. Despite the success of lithiotid-coral communities in the Pliensbachian and Toarcian, these ecosystems were decimated by the Toarcian Oceanic Anoxic Event and never recovered.

1. Introduction

In the Mesozoic Era there are multiple examples of major perturbations to the Earth system, such as mass extinctions and Oceanic Anoxic Events (e.g., Jenkyns, 1988, 2010), which had long-term effects on marine communities. In addition, the early Mesozoic contained several important events in the evolution of reef ecosystems (Fig. 1), including biotic turnovers of various reef builders (e.g., corals versus bivalves; Fig. 1A), changes in ocean chemistry (e.g., acidification events; Hönisch et al., 2012; Greene et al., 2012; Martindale et al., 2012), and the rise and radiation of scleractinian corals and their photosymbionts (see summary in Stanley and van de Schootbrugge,

* Corresponding author at: 2275 Speedway Stop C9000, Austin, TX 78712, USA.
E-mail addresses: hmrbrame@utexas.edu (H.-M.R. Brame), martindale@jsg.utexas.edu (R.C. Martindale), nicholasettinger@utexas.edu (N.P. Ettinger), irenade@zrc-sazu.si (I. Debeljak), raphael.vasseur@univ-lorraine.fr (R. Vasseur), Bernard.lathuiliere@univ-lorraine.fr (B. Lathuilière), l.kabiri@fste.umi.ac.ma (L. Kabiri), stephane.bodin@geo.au.dk (S. Bodin).

https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.09.001
Received 1 January 2018; Received in revised form 1 September 2018; Accepted 1 September 2018
Available online 03 September 2018
0031-0182/ © 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

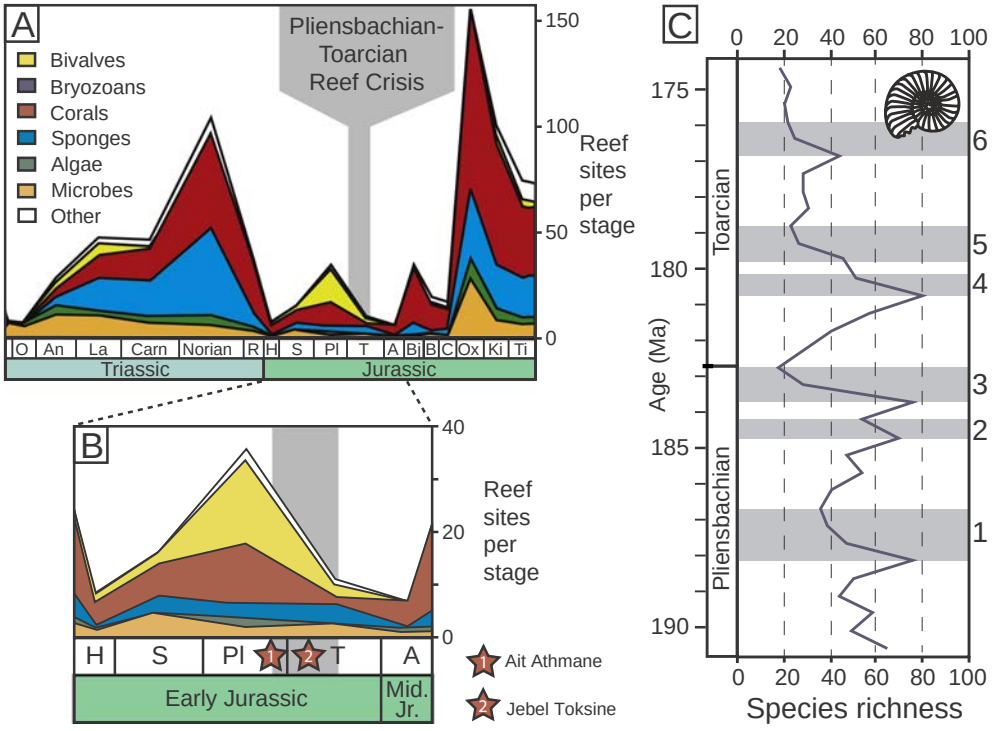


Fig. 1. Ecological and taxonomical changes during the Pliensbachian/Toarcian stage boundary and Toarcian Oceanic Anoxic Event (T-OAE). (A) Number of reef sites per stage and the major reef builders (modified from Kiessling, 2010). (B) The Early Jurassic reef record expanded from panel A. Red stars indicate the intervals with lithiotid and coral reefal deposits studied in this project. (C) Species-level ammonite diversity from the northwest Tethys and Arctic oceans during the Pliensbachian and Toarcian; modified from Caruthers et al. (2013, 2014). The six major declines in biodiversity (grey shading, labeled #1–6) are highlighted. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

2009; Martindale et al., 2018). The Early Jurassic interval is of particular interest due to the number and severity of global and regional environmental perturbations (e.g., Dera et al., 2010). One of the most ecologically severe global crises of the Jurassic occurred during the late Pliensbachian and early Toarcian; extinctions are recognized from the stage boundary (e.g., Bambach, 2006), the Toarcian Oceanic Anoxic Event or T-OAE (e.g., Little, 1996; Danise et al., 2015; Martindale and Aberhan, 2017), as well as throughout the late Pliensbachian and early Toarcian (i.e., pulsed extinctions, see Caruthers et al., 2014 and references therein).

During the Sinemurian, Pliensbachian, and Toarcian, "lithiotids" (an informal group of large, aberrant bivalves) proliferated in nearshore marine environments and constructed extensive bioherms and biostromes around the globe. Lithiotids and other accompanying bivalves from the so-called "*Lithiotis*" facies have been described from a many Tethyan localities (e.g., Italy, Spain, Slovenia, Croatia, Morocco) as well as locations in eastern Panthalassa (e.g., United States and Chile) (e.g. von Hillebrandt, 1971; Bosellini, 1972; Broglio Loriga and Neri, 1976; Geyer, 1977; Lee, 1983; Park, 1983; Nauss and Smith, 1988; Buser and Debeljak, 1996; Fraser et al., 2004; Posenato and Masetti, 2012; Della Porta et al., 2014; Bassi et al., 2015; Posenato et al., 2018). The term "lithiotid" is loosely applied to three otherwise not closely related, monospecific bivalve genera represented by the species: *Cochlearites loppianus*, *Lithioperna scutata*, and *Lithiotis problematica* (e.g. Debeljak and Buser, 1997; Posenato et al., 2018). All three lithiotid taxa had similar ecologies as well as the ability to be framework builders in reefs and biostromes (e.g., Lee, 1983; Fraser et al., 2004; Posenato and Masetti, 2012). Lithiotid shells are very large (up to 70 cm), flat, and distinctly dorso-ventrally elongated (e.g., Debeljak and Buser, 1997); the bivalve's soft body only occupied the ventral end of their shell and was extremely small compared to the overall size of the shell. Throughout their life, lithiotids constantly grew upwards so that in environments with rapid sedimentation rates, their soft tissues remained above the level of the surrounding substrate (Chinzei, 1982; Seilacher, 1984; Debeljak and Buser, 1997). They had a considerable capacity to modify their orientation by twisting as they grew, particularly in aggregates of tightly packed individuals, resulting in highly variable shell morphologies.

The occurrence of lithiotids in a variety of depositional environments and settings – from siliciclastic-rich volcanic intra-arc basins, intracratonic basins, mixed carbonate/siliciclastic rift basins, to isolated carbonate platforms (Fraser et al., 2004) – attests to the ecological diversity and flexibility of the group. The rise to prominence of these large bivalves remains enigmatic and the specific factors that facilitated their evolution and radiation are unresolved (see discussion in Fraser et al., 2004 and Franceschi et al., 2014). Based on their abundance, lithiotids were well adapted to conditions in the Early Jurassic; however, after their origination in the Sinemurian and acme as reef builders during the Pliensbachian, lithiotids were largely extinct by the middle Toarcian (Leinfelder et al., 2002). The success and subsequent decline of lithiotids is illustrated by the number of lithiotid biostromes and bioherms during this time; it is estimated that lithiotid biostromes and bioherms make up half of Pliensbachian reefs (53% of reefs recorded in the PaleoReefs database; www.paleo-reefs.pal.uni-erlangen.de, accessed June 9th 2017; Kiessling et al., 2003), whereas, only two lithiotid reefs in the PaleoReefs database are explicitly reported from the Toarcian (not including those described herein).

The late Early Jurassic reef crisis (encompassing both the Pliensbachian/Toarcian extinction and T-OAE; Fig. 1A, B) has been identified as one of the most significant reef collapses of the Phanerozoic and was selective against physiologically unbuffered and sensitive hypercalcifying taxa such as corals (Kiessling and Simpson, 2011). Lithiotids are commonly absent in lower Toarcian deposits, especially within unconformable boundary sections where the exact position of the Pliensbachian/Toarcian stage boundary is unclear (e.g., Italy; Posenato and Masetti, 2012; Trecalli et al., 2012). It has thus often been uncertain whether they went extinct at the stage boundary or before the T-OAE (e.g., Wignall et al., 2006). Lithiotid bivalves have been reported from a few Toarcian localities (Krencker et al., 2015; Bodin et al., 2016; Posenato et al., 2018) but the study of these deposits remains minimal, specifically in terms of their paleoecology, with the exception of recent work in Italy (e.g., Posenato et al., 2018). Given the reported occurrence of lithiotid reefal deposits in both the Pliensbachian and early Toarcian of Morocco (e.g., Krencker et al., 2014, 2015), the question of

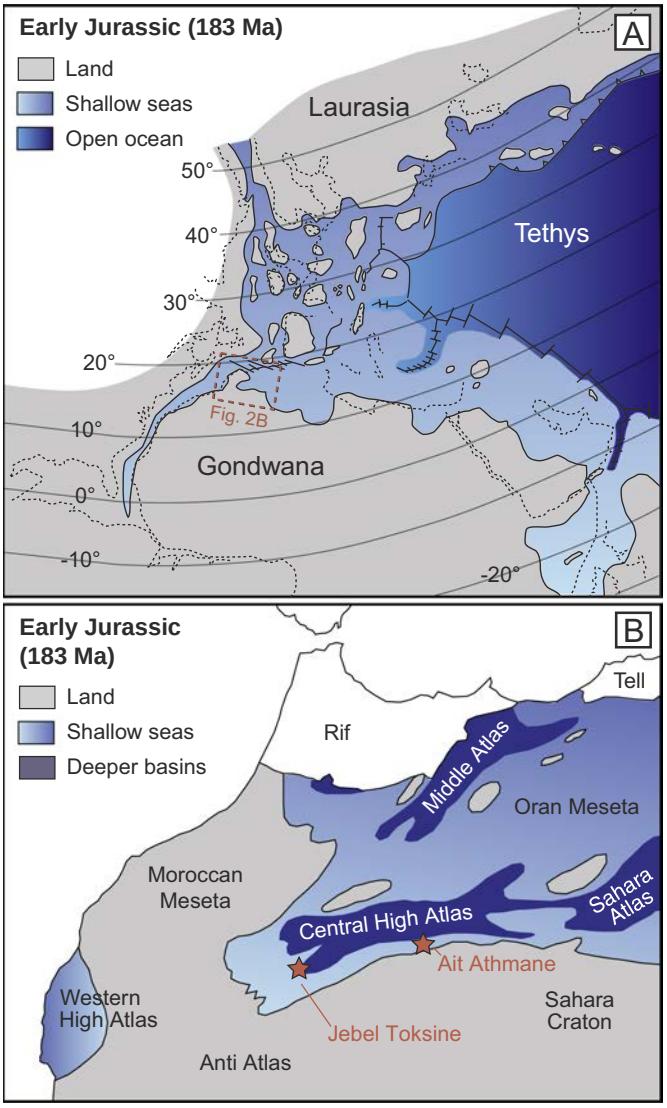


Fig. 2. Locations of studied sections (modified from Bodin et al., 2016 and references therein). (A) Paleogeographic map of the Western Tethys during the Early Jurassic (red dashed box indicates the area of panel B). (B) Paleogeographic map of Morocco showing the location of major physiographic regions and the studied locations (red stars), Jebel Toksine and Ait Athmane. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

how these ecosystems were affected by the environmental perturbations that characterize the stage boundary can now be addressed.

To simplify complicated reef terminology, “lithiotid reefs” refer to reefs, reef mounds, undifferentiated bioherms, and biostromes where lithiotids act as chief macrobenthos; see James and Jones (2016). Where possible, more specific descriptions are used for the studied lithiotid units, specifically in the differentiation of facies with framework sensu stricto (discussed in Insalaco, 1998) as well as aggregations that form bioherms (lens-shaped organic structures, mounds) versus biostromes (low-relief, tabular, laterally extensive organic structures). We posit that the Moroccan lithiotid ecosystems from the late Pliensbachian and early Toarcian will be similar in terms of their construction and ecology, since they show no significant turnover in Italy (Posenato et al., 2018).

This study describes upper Pliensbachian and lower Toarcian lithiotid accumulations from two well-exposed paleo-tropical localities in Morocco (Figs. 2, 3). Previous studies have generated expanded, high-resolution litho-, bio-, and chemostratigraphic records for these sites (Fig. 3; Bodin et al., 2010, 2016; Krencker et al., 2014, 2015), which provide excellent age constraints and stratigraphic context for this study (see section 2). This paper includes detailed lithostratigraphic analysis and evaluation of lithiotid genera, growth forms, and architecture of their buildups, with special attention paid to the co-occurrence of lithiotids and corals. It is hypothesized that the corals found with the lithiotids are well adapted to the unique lithiotid ecosystem. This work can inform our understanding of the evolution of reef-forming bivalves as well as their unique ecosystems and depositional environments in the Early Jurassic, in addition to the dynamics of ecological and faunal turnover across intervals of severe environmental perturbations.

2. Geological setting and previous research on study localities

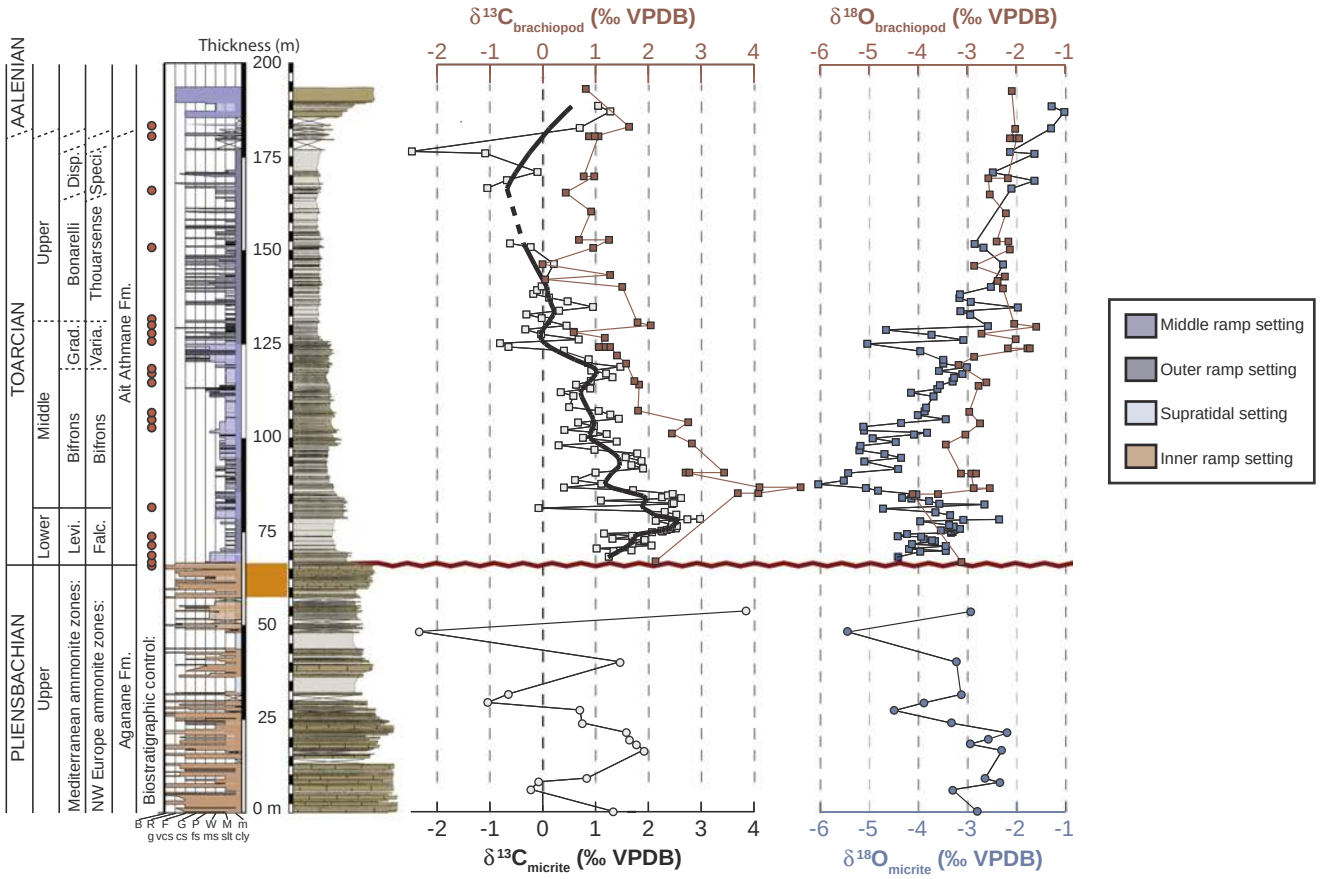
A spectacularly exposed succession of shallow-marine sedimentary rocks, consisting predominantly of carbonates with periodic siliciclastic input forms a thick section of the Moroccan High Atlas Mountains (Warme et al., 1988). These sediments were deposited within an aulacogen-rift system during the opening of the northern Atlantic and western Tethys oceans (Warme et al., 1988). High subsidence rates led to the development of the Central High Atlas Basin, bordered by the Moroccan Meseta to the northwest and Sahara Craton to the southeast (Fig. 2A; Bodin et al., 2016). Marine carbonate deposition initiated in the Early Jurassic (Warme et al., 1988) when the basin was located at approximately 18°N of the equator (Bassoullet et al., 1993; Fig. 2A) and an epicenter of reef building developed in the Moroccan region (Leinfelder et al., 2002). During the Pliensbachian and Toarcian stages, the Central High Atlas Basin experienced deep marine sedimentation in the center with shallow shelfal equivalents in the southern and western margins (Du Dresnay, 1971; Souhel et al., 2000; Bodin et al., 2010). A diachronous pattern of carbonate deposition developed from the Sinemurian to early Toarcian as a result of the emergence of different fault block-controlled carbonate platforms (Bodin et al., 2010).

The Central High Atlas Basin was tectonically inverted in the Cenozoic during the Alpine uplift (Frizon de Lamotte et al., 2008), exposing shelf to basin transects in the High Atlas Mountains (e.g., Blomeier and Reijmer, 1999; Wilmsen and Neuweiler, 2008; Bodin et al., 2010, 2016; Krencker et al., 2015). In this study, two sections were examined from the Central High Atlas Mountains (Figs. 2, 3); one section along a carbonate ramp in the western part of the Basin (Jebel Toksine in the Dades Valley) and one from a structurally-controlled, flat-topped platform in the mountains north of Errachidia (Ait Athmane in the Ziz Valley). Previous work on both sections provides age control via biostratigraphy and chemostratigraphy (Fig. 3) (see: Wilmsen et al., 2002; Wilmsen and Neuweiler, 2008; Krencker et al., 2014, 2015; Bodin et al., 2016).

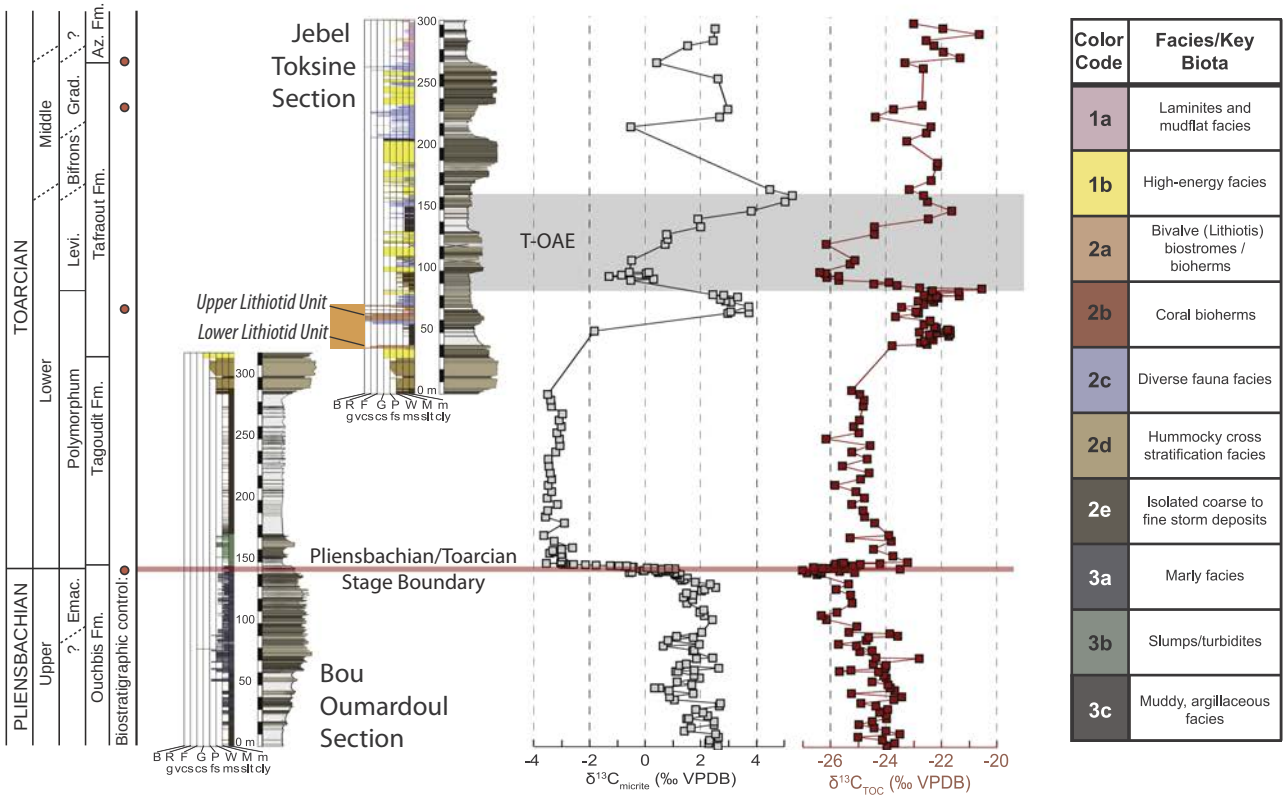
In the High Atlas Mountains, the Pliensbachian/Toarcian boundary coincides with a major lithological change from carbonate-dominated to siliciclastic-dominated sedimentary rocks (Blomeier and Reijmer, 1999; Ettaki and Chellaï, 2005; Wilmsen and Neuweiler, 2008; Krencker et al., 2014, 2015; Bodin et al., 2011, 2016). This shift is observed in both shallow- and deep-water depositional settings throughout the Central High Atlas Basin and is linked to a major climatic change from dry to humid conditions (Wilmsen and Neuweiler, 2008; Bodin et al., 2016). In European deposits, the T-OAE is marked by prominent black shales. In Morocco, however, an organic-matter-rich interval is absent and thus there is no reliable lithological marker for the T-OAE in deep-neritic settings (Bodin et al., 2011). In shallow-neritic settings, the lower part of the T-OAE is marked by a ubiquitous red interval rich in hummocky cross-stratification (Krencker et al., 2015).

In deep-neritic settings, the Pliensbachian/Toarcian boundary is identified based on numerous ammonite findings throughout the basin (El Kamar et al., 1997; Ettaki et al., 2000). Boundary definition is more difficult in the shallower sections due to the inherent lack of ammonites

A) Ait Athmane Site modified from Krencker et al. (2014)



B) Jebel Toksine Site modified from Krencker et al. (2015)



(caption on next page)

Fig. 3. Litho-, bio- and chemostratigraphy of the studied sections, based on published data, largely work by Krencker et al. (2014, 2015) and references therein. Sections discussed in this paper highlighted by orange box. Biostratigraphic controls (i.e., the height of recovered index fossils) denoted by red dots; lithostratigraphic log on left represents facies and log on right is the weathering profile. (A) Ait Athmane, Ziz Valley (Krencker et al., 2014); note unconformity that removes Pliensbachian/Toarcian boundary and part of the earliest Toarcian strata. (B) Jebel Toksine, Dades Valley composite section (Krencker et al., 2015); note that only the Mediterranean ammonite zones are listed. Ammonite Zone Abbreviations: Levi. = Levisoni; Emac. = Emaciatum; Grad. = Gradata; Falc. = Falciferum; Varia. = Variabilis; Speci. = Speciosum; Grad. = Gradata; Disp. = Dispansum. Lithology Abbreviations: Fm. = Formation; Az Fm. = Azilal Fm.; B = boundstone, R = rudstone, F = floatstone, G = grainstone, P = packstone, W = wackestone, M = mudstone, m = marl, g = gravel, vcs = very coarse sand, cs = coarse sand, fs = fine sand, ms = medium sand, slt = silt, cly = clay. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

in more proximal settings. Nevertheless, rare ammonite findings are complemented by benthic foraminiferal biostratigraphy (scheme of Septfontaine, 1984) and brachiopod biostratigraphy (Krencker et al., 2015) allowing the shallow-neritic equivalent of the T-OAE to be unambiguously distinguished. These biostratigraphic data are also complemented by carbon isotope stratigraphy (e.g., Fig. 3; Bodin et al., 2011, 2016; Krencker et al., 2014, 2015), which has further enabled the precise definition of both the Pliensbachian/Toarcian boundary and T-OAE by their negative carbon isotope excursions in the carbonate phase and the T-OAE by a coeval negative carbon isotope excursion in organic matter (Fig. 3; Krencker et al., 2014; Bodin et al., 2016; Martinez et al., 2017).

2.1. Ait Athmane - latest Pliensbachian (Emaciatum Zone)

The Pliensbachian-aged Aganane Formation at Ait Athmane (Fig. 3A) is predominantly composed of shallowing upward sequences of limestones capped by paleosols (Wilmsen and Neuweiler, 2008; Krencker et al., 2014). Shallowing-upward hemicycles generally consist of shallow subtidal, cross-bedded floatstones to framestones with abundant lithiotids that transition into packstones and grainstones with evidence of subaerial exposure (e.g., sheet cracks, vugs, fenestral fabrics), lagoonal marls, and bioturbated red mudstones with root traces and calcrete. Based on these observations and the regional geological setting, the Aganane Fm. has been interpreted as a shallow lagoon within a coralgal reef-rimmed carbonate platform (Wilmsen and Neuweiler, 2008; Krencker et al., 2014). Within the upper part of the Aganane Fm. (uppermost Pliensbachian, *Emaciaticeras emaciatum* ammonite zone; Krencker et al., 2014; Wilmsen and Neuweiler, 2008), lithiotid and coral biostromes have been observed. The Aganane Fm. terminates at an oyster-rich hardground (Fig. 3A), which is a hiatal surface that encompasses most of the early Toarcian, likely representing > 1 Myr based on integrated biostratigraphic and chemostratigraphic controls (Krencker et al., 2014). Therefore, the Pliensbachian/Toarcian stage boundary, as well as most of the T-OAE, is not preserved in this section (Krencker et al., 2014). Initiation of deposition of the overlying Ait Athmane Fm. is dated from the latest *Hildaites levisoni* zone (after the onset of the T-OAE), marking the return of weak carbonate production until the Toarcian-Aalenian transition (Krencker et al., 2014).

2.2. Dades Valley - earliest Toarcian (Polymorphum zone)

The basal unit of Jebel Toksine lithostratigraphy (Fig. 3B) is the Ouchbis Fm., characterized by alternating mudstones to packstones and marls with abundant bioturbation (Ettaki and Chellaï, 2005; Krencker et al., 2015). A pulse of siliciclastic deposition (Tagoudite Fm.) in the early Toarcian separates carbonate ramp deposits of the Pliensbachian (Ouchbis Fm.) from the mixed siliciclastic-carbonate ramp facies of the late early Toarcian (Tafraout Fm., *Dactylioceras (Eodactylites) polymorphum* ammonite zone; Ettaki and Chellaï, 2005; Krencker et al., 2014, 2015; Krencker, 2016). Within the Tagoudite Fm., there is an increase in terrestrial plant material and siliciclastics, which suggests a shift to a more humid paleoclimate in the earliest Toarcian (Krencker et al., 2014; Bodin et al., 2016). The deposition of the lower Tafraout Fm. (early Toarcian) is correlated with a return to dryer and more arid conditions.

The Tafraout Fm. marks a return to a shallow mixed carbonate-siliciclastic ramp system (Krencker et al., 2015). At Jebel Toksine, the base of the formation is composed of high-energy, bioclastic packstones and grainstones (Krencker et al., 2014; Bodin et al., 2016) with trough cross-bedding, wave ripples, and flaser bedding (upper shoreface, shallow subtidal to intertidal environment). Lithiotid-coral beds with age-diagnostic brachiopods and minor ooids occur above the base of this unit and are interbedded with green, silty, lagoonal marls, bioclastic wackestones, and packstones (Krencker et al., 2014; Bodin et al., 2016). The succession is capped by a 3-meter horizon of high energy, ooid-bioclastic packstones and grainstones that represent the last carbonate facies before the onset of the T-OAE.

The OAE interval at Jebel Toksine is identified on the basis of brachiopod biostratigraphy and by concomitant negative excursions of approximately 4‰ and 3.5‰ in marine carbonate and organic matter, respectively (see Fig. 3B and Bodin et al., 2016). An abrupt deepening and pulse of siliciclastics is coincident with the carbon isotope excursions and is interpreted to correlate to a third-order transgression documented across other Tethyan platforms (e.g., Hardenbol et al., 1998; Pienkowski, 2004; Sabatino et al., 2013; Pittet et al., 2014). An expansion of storm wave-modulated bedforms (e.g., hummocky cross-stratification) and increase in the amount of siliciclastics has been attributed to an episode of extreme warmth leading to increased continental weathering and intensification of tropical hurricanes (Krencker et al., 2015).

3. Methods

Fieldwork in Morocco was conducted in May of 2016 and 2017 and builds on the previous lithostratigraphic and chemostratigraphic studies discussed above (Fig. 3) that established the stratigraphic position of the lithiotid and coral units at Jebel Toksine and Ait Athmane (Wilmsen and Neuweiler, 2008; Krencker et al., 2014, 2015; Bodin et al., 2016). Detailed stratigraphic sections were logged for units that contained lithiotid bivalves with special attention paid to describing bioherm/biostrome architecture as well as lithiotid and coral taxa present. Lithological assignments were noted, based on the Dunham (1962) and Embry and Klovan (1971) classifications. The Embry and Klovan expansion of the “boundstone” category is interpretive (particularly bafflestones) and so the term framestone (indicating framework sensu stricto) is only used where bioconstructors could clearly be observed growing together or growing off one another (Insalaco, 1998).

Rock and fossil samples were collected from selected intervals and cut for polished slabs and thin sections. High-resolution outcrop photographs and panoramas were taken to aid in the description of the vertical and lateral variations in deposits as well as more detailed analysis of lithiotid-coral associations. Coral and lithiotid taxonomy was tentatively assessed in the field; selected samples of the best-preserved and representative specimens were either photographed extensively or collected for taxonomic study. Over one thousand high-definition photographs of in situ lithiotid specimens were assessed for final taxonomic determinations. Lithiotids and other bivalve genera can be difficult to confidently identify from the outcrops, especially when their sections are poorly visible or not typical; therefore, not all specimens could be identified. Specific growth patterns and forms of lithiotid

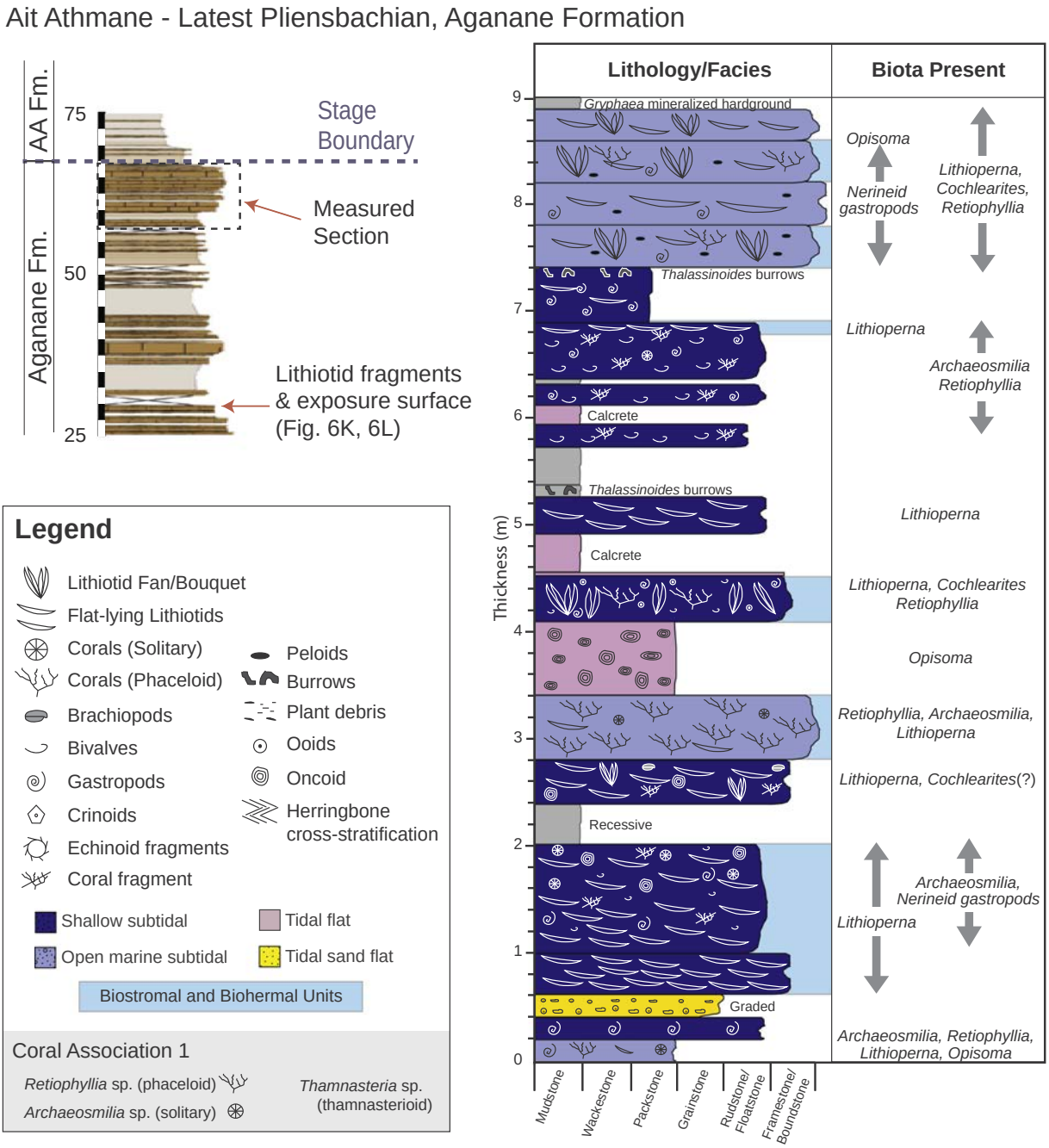


Fig. 4. Lithostratigraphy of the Ait Athmane section highlighting coral bioherms and lithiotid-coral biostromal units. Also illustrated are the lithiotid taxonomic identifications, coral associations, and major sedimentary features. Inset stratigraphic column (weathering profile modified from Krencker et al., 2014) shows the location of the ~9 m expanded section measured in this work. Legend also corresponds to Fig. 9.

bivalves have been identified where possible, based on previous work by Chinzei (1982), Chinzei et al. (1982), Seilacher (1984), Debeljak and Buser (1997), Broglio Loriga and Posenato (1996), and Fraser et al. (2004).

4. Results

4.1. Ait Athmane - late Pliensbachian lithiotid-coral buildups

At Ait Athmane a detailed stratigraphic column (Fig. 4) was measured just below the Pliensbachian/Toarcian unconformity with additional information from laterally equivalent uppermost Pliensbachian strata (bedding planes and road cuts, Fig. 5), within approximately 1 km of the original section. Bivalve fauna at Ait Athmane include *Lithioperna scutata*, *Cochlearites loppianus*, *Mytiloperna* sp., *Opisoma menchikoffi* (and possibly also *Opisoma excavatum*), as well as some mytilids and megalodontids (Figs. 5, 6). In general, *Lithioperna* are the most abundant lithiotids with *Cochlearites* also found commonly in certain horizons; the other, non-lithiotid bivalves occur much less frequently. Corals consist of abundant, large phaceloid colonies as well as minor small thamnasterioid (*Thamnasteria*) and solitary (*Archaeosmilia*) corals (Fig. 7). The phaceloid genus at this site is similar to the common Triassic genus *Retiophyllia* sensu Roniewicz, 1989, but differs from typical *Retiophyllia* morphologies by the extracalicular parietal mode of increase (budding). There are also several undetermined individuals, which may be solitary corals or young phaceloid corals.

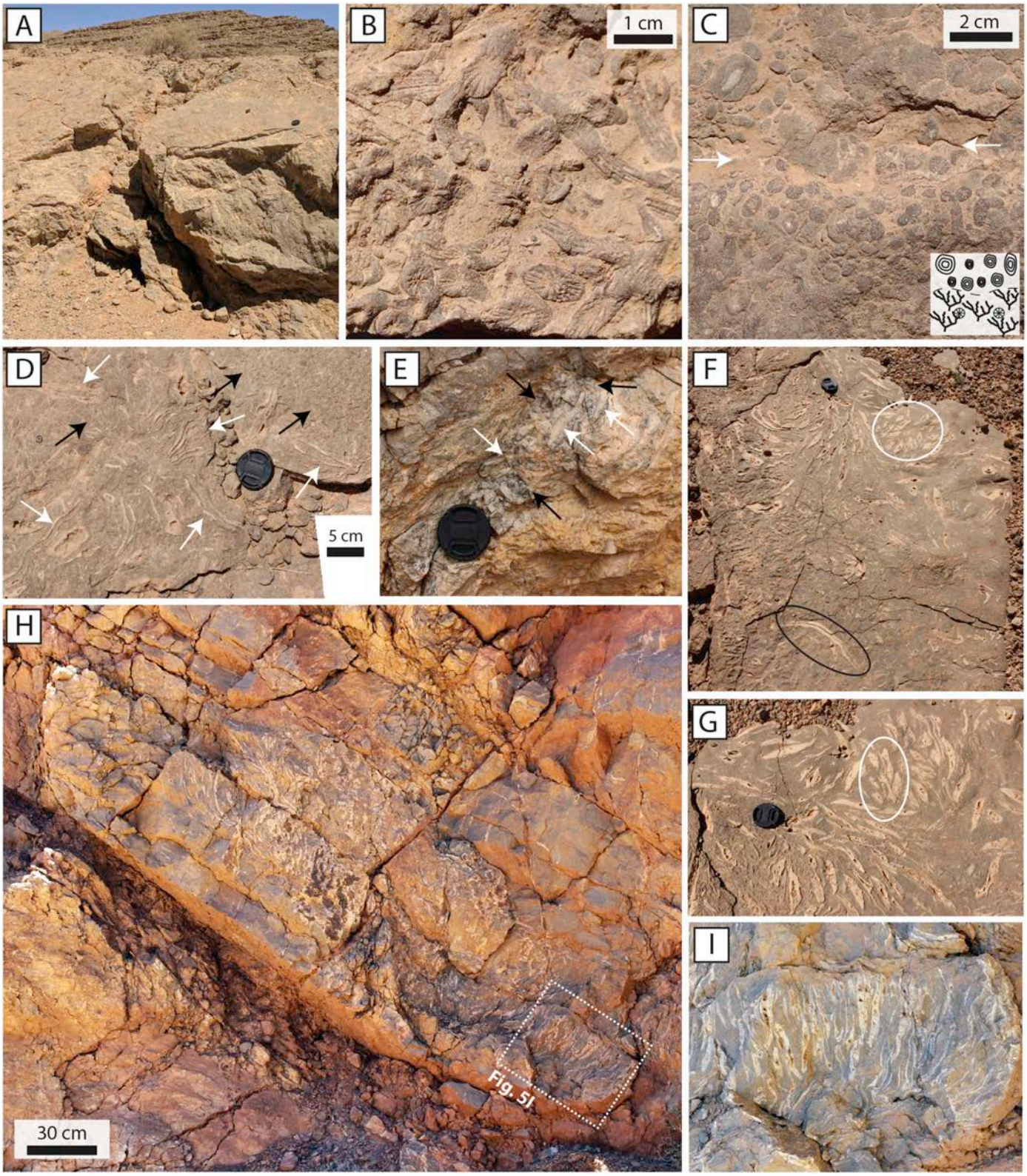


Fig. 5. Field images of biostromes and reef mounds from Ait Athmane. (A) Uplifted bedding plane of *Lithioperna* and *Cochlearites* biostrome along strike from main section, black lens cap for scale (~6.5 cm in diameter). (B) Phaceloid *Retiophyllia* coral colonies found at 3 m in the stratigraphic section (Fig. 4). (C) Irregular boundary (arrows) between phaceloid *Retiophyllia* corals and overlying oncoids from 3.4 m in the stratigraphic section (Fig. 4). (D) Cluster of *Lithioperna* (white arrows) in between phaceloid coral colonies (black arrows), bedding plane view. (E) Phaceloid corals (black arrows) with lithiotid shells; probably *Cochlearites* (white arrows) in cross sectional view, black lens cap for scale. (F) Bedding plane view of a *Cochlearites* bouquet and a few *Lithioperna* (black lens cap for scale); best examples of *Cochlearites* and *Lithioperna* circled in white and black, respectively. (G) Close up of *Cochlearites* bouquet in panel F (black lens cap for scale); the most typical sections of *Cochlearites* circled in white. (H) Large *Cochlearites* mound in cross sectional view with some *Lithioperna* on the edges (best seen on the left); up is to the upper right of the photo. White dashed box indicates area in panel I. (I) Close up of *Lithioperna* and *Cochlearites* from panel H.

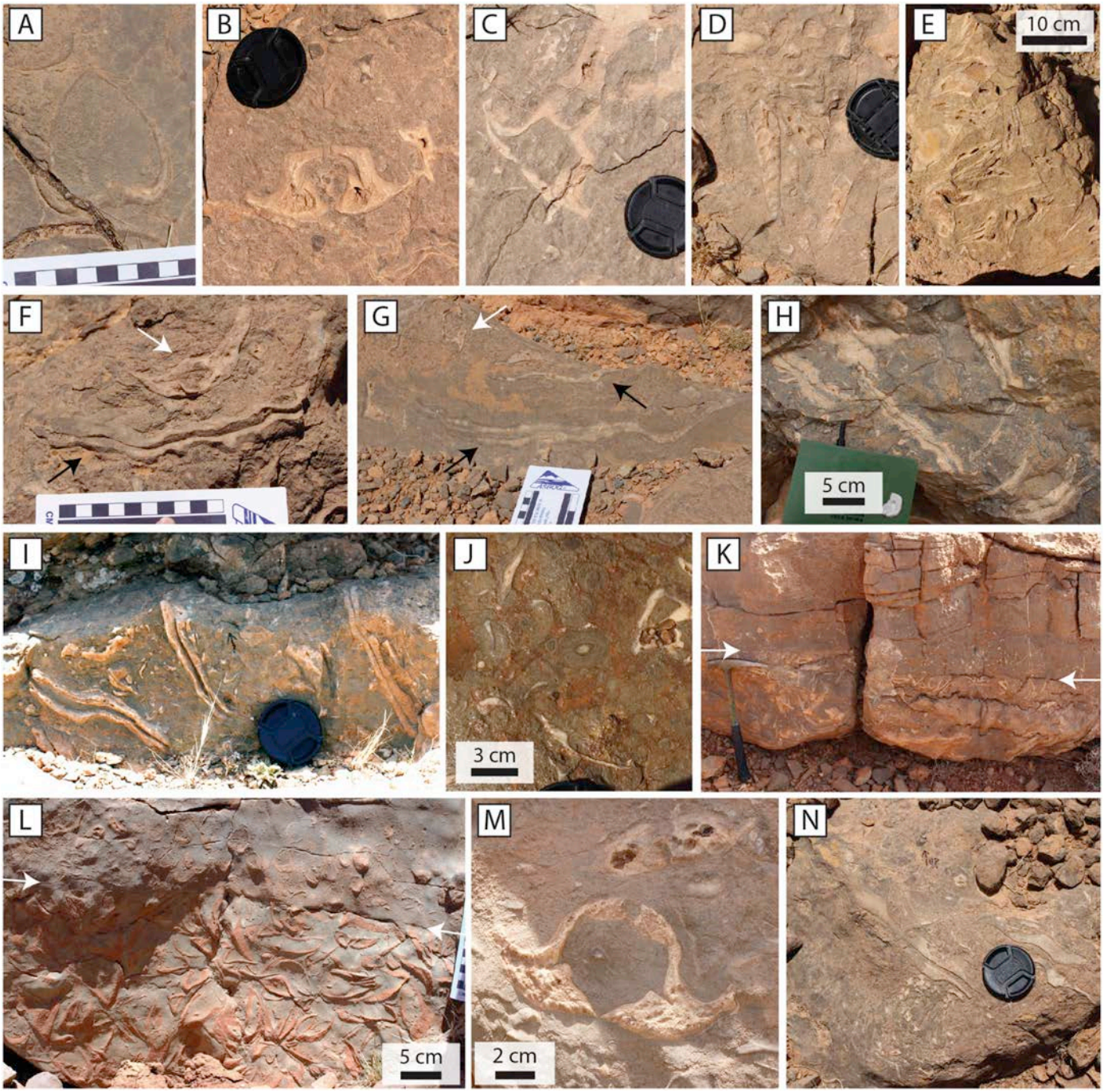
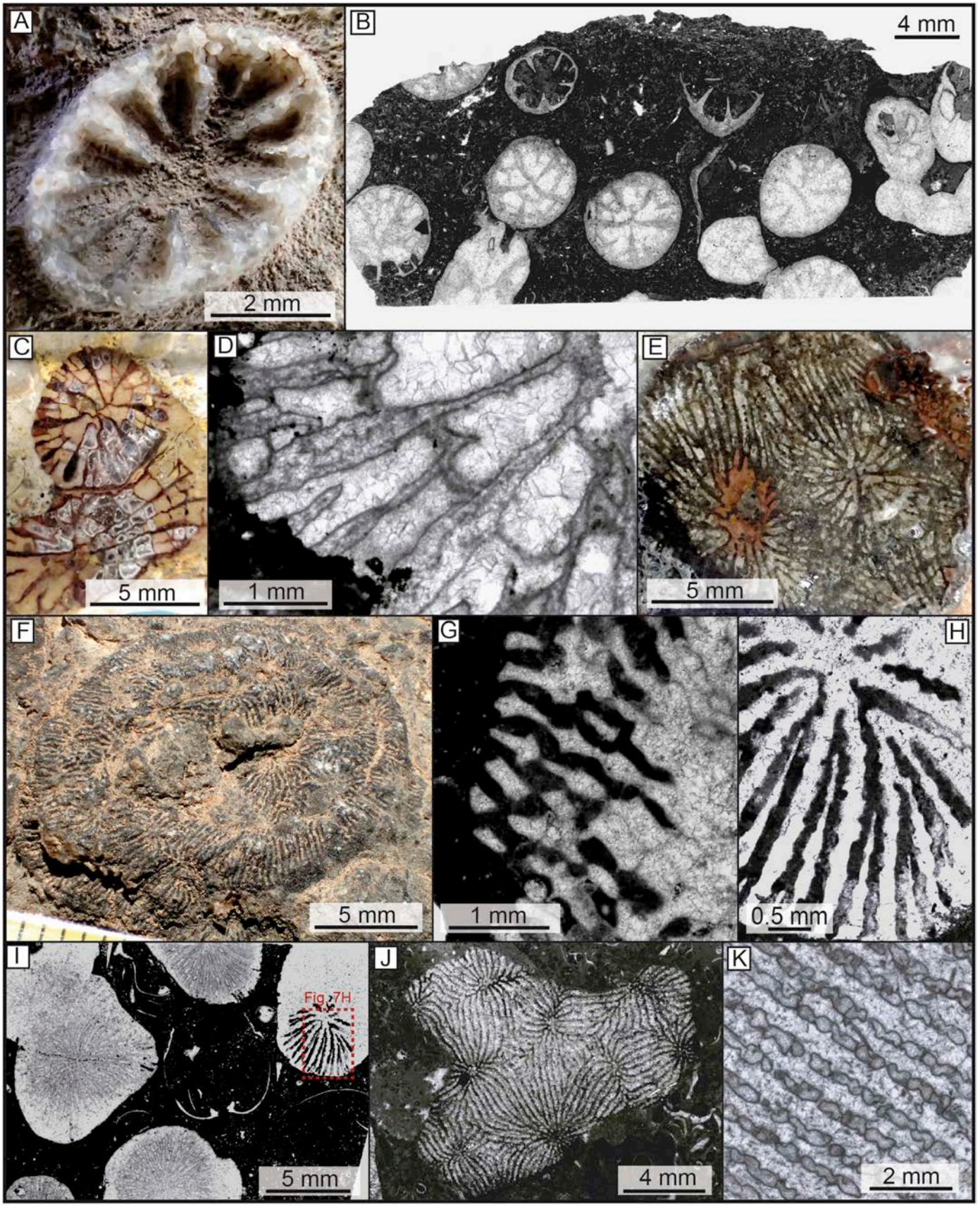


Fig. 6. Mollusks from Ait Athmane (upper Pliensbachian). (A) Megalodontid bivalve from strata below the logged section (bedding plane view, scale is in cm). (B) *Opisoma menchikoffi* (bedding plane view, black lens cap for scale is ~6.5 cm in diameter). (C) *Opisoma* cf. *menchikoffi* and high-spired gastropod (bedding plane view, black lens cap for scale). (D) High-spired (nerineid?) gastropods in a bed with loose aggregations of *Lithioperna* recliners (not visible in image); bedding plane view, black lens cap for scale. (E) *Mytiloperna* shells in a transported boulder (from strata below the logged section). (F) *Lithioperna* shell with strong ridges (black arrow) and longitudinal section of *Opisoma* (white arrow) (bedding plane view, scale is in cm). (G) *Lithioperna* shells (black arrows) and *Opisoma* cf. *menchikoffi* cross-section (white arrow); bedding plane view (small scale is cm and larger scale is inches). (H) *Lithioperna* shells with strong ridges (cross-sectional view, top of bed is towards upper right of the photo). (I) Upright, in situ *Lithioperna* shells just below coral bioherm at ~2.6 m in measured section (Fig. 4); cross-sectional view, bed is oriented so that stratigraphic up is towards the top of the image, black lens cap for scale. (J) Oncoids with fragments of *Opisoma* and lithiotid shells (note: photographed surface is wet). (K) Some lithiotids (lowermost part of the photo) and mytilid bivalves below an exposure surface (unconformity, arrows), with small megalodontid bivalves in the unit above (cross-sectional view, bed is oriented correctly; rock hammer is ~40 cm long). (L) Mytilid (possibly *Pseudopachymytilus*) below unconformity (arrows, same exposure surface as panel K), with megalodontids above the unconformity. (M) Cross section of *Opisoma* cf. *menchikoffi* with a second *Opisoma* section (top right corner of image), possibly *O. excavatum.* (N) Boulder of coral-lithiotid framestone, note the phaceloid coral colony and a couple of large *Lithioperna* shells with strong ridges.

The Ait Athmane section consists of interbedded lithiotid and coral rudstones to framestones and mudstones to packstones, with common hardgrounds and hiatal surfaces (e.g., Fig. 6K, L). The measured section focused on the large lithiotid biostromes (Fig. 4); however, the intertidal to subtidal facies below the measured section does contains beds with rare lithiotids (*Lithioperna* or/and possibly *Cochlearites*, e.g., the



(caption on next page)

Fig. 7. Pliensbachian and Toarcian coral taxa found in the studied sections. All coral specimens are curated at the University of Lorraine. (A) Distal view of the solitary coral *Archaeosmilia* sp. pictured in the field (upper Pliensbachian, Ait Athmane) with typical cuneiform septa. (B) Transverse thin section of the phaceloid *Archaeosmiliopsis* sp. also with cuneiform septa (sample DA0106E2-1, lower Toarcian, Jebel Toksine). (C) Transverse section in the phaceloid coral *Retiophyllia* sp. (sample DA2705E1, upper Pliensbachian, Ait Athmane). (D) Detail in transverse section showing zigzag mid-septal line and lateral granules in *Retiophyllia* sp. (sample DA2805E7, upper Pliensbachian, Ait Athmane). (E) Transverse section in *Ampakabastraea* sp. showing the cerioid structure with confluent septa (sample DA0106E2-3, lower Toarcian, Jebel Toksine). (F) Distal view of *Periseris* sp. (sample DA0106E3-1, lower Toarcian, Jebel Toksine). (G) Detail of pennular septal structure in longitudinal section of *Periseris* sp.; note the pennular rims turned outward (sample DA0106E3-1, lower Toarcian, Jebel Toksine). (H) Detail in transverse thin section of septal ornamentation in *Phacelophyllia* sp. (sample DA3005E2-1, lower Toarcian, Jebel Toksine); enlargement of coral in panel I. (I) Detail in transverse thin section of *Phacelophyllia* sp. (orange box denotes area expanded in panel H); note the detachment of trabeculae at the inner edge of septa producing a characteristic papillose columella (sample DA3005E2-1, lower Toarcian, Jebel Toksine). (J) Transverse thin section of *Thamnasteria* sp. typically thamnasterioid with a styliform columella (sample DA2805E6-1, upper Pliensbachian, Ait Athmane). (K) Detail of septal structure in *Thamnasteria* sp. with typical flattened granules on lateral faces and synapticulae (sample DA2805E6-1, upper Pliensbachian, Ait Athmane).

base of Fig. 6K) as well as beds with rudstones of *Mytiloperna* (Fig. 6E), mytilids (possibly *Pseudopachymytilus*) (Fig. 6K, L), or megalodontids (Fig. 6A, L). The top of the section is marked by the ferruginous oyster-rich hardground (Fig. 4).

Lithiotid-rich beds occur as thin (20–60 cm) packstones to rudstones that can contain, corals, other bivalve taxa, gastropods, and ooid wackestone matrix, as well as thicker beds (up to 1.5 m) of lithiotid or lithiotid-coral rudstones to framestones. Lithiotid packstone facies predominantly contain loose accumulations of flat-lying to mostly reclined *Lithioperna* shells, in some cases with their ventral ends pointing upwards, as in life position. Solitary *Lithioperna* specimens observed in this interval have a typical sinuous shell and frequently exhibit a peculiar outer surface with distinct ridges (Fig. 6F–H, N). Such morphology presumably aided shell stabilization on the sea floor. Taxa such as corals (Figs. 5D, 6N), *Opisoma* (Fig. 6F, G), high-spired (nerineid?) gastropods (Fig. 6C, D), and large oncoids (Fig. 6J) frequently occur in beds with *Lithioperna*. In most cases, articulated *Lithioperna* shells are upright and have evidence of being in situ. Nevertheless, in some parts of the section (e.g., the lithiotid bed at 2.4 m in section, Fig. 4) there is evidence of lithiotid breakage, disarticulation, and transport.

In cases where lithiotids and corals have grown together [e.g., a cluster of *Lithioperna* recliners (Figs. 5D, 6N) or possible *Cochlearites* bouquet (Fig. 5E) with phaceloid coral colonies], framework is considered to be present (i.e., framestones). The lithiotid and lithiotid-coral rudstone to framestone beds contain beautiful examples of large (meter-scale) *Cochlearites* thickets and bouquets (Fig. 5F–I), with mostly loose (but some dense) accumulations of *Lithioperna* recliners (Figs. 5D, 6I) and common *Opisoma* (Fig. 6B, C, M). Many thick lithiotid biostrome units contain lithiotids, *Opisoma*, and corals (Figs. 4–6), often with upright to reclined *Lithioperna* shells and phaceloid coral thickets growing together (Figs. 5D, 6N). Notably, intact and in situ phaceloid coral colonies seem to predominantly be associated with fan-like *Lithioperna* clusters (growing between the coral colonies) and loose associations of solitary, reclining *Lithioperna* (e.g., Figs. 5D, 6N), with a few examples of phaceloid corals and *Cochlearites* bouquets occurring together. These lithiotid and lithiotid-coral framestone units (biostromes) often extend laterally (up to approximately 1 km) and are best exposed in the laterally equivalent bedding planes and road cut to the south of the measured stratigraphic column (e.g., Fig. 5A, D–I). In one outcrop there is a mixed *Cochlearites-Lithioperna* buildup, with semi-vertical to reclined and shingled *Lithioperna* shells growing on the flanks and on top of a large (~2 m wide) *Cochlearites* mound (Fig. 5H, I). It seems that horizontally lying lithiotid shells provided a firm basis for initial attachment of *Cochlearites* here. *Lithioperna*, on the other hand, found additional support around the *Cochlearites* aggregate. The relative abundance of in situ lithiotids is often laterally heterogeneous (e.g., Fig. 5F, H).

There are also coral-rich framestones (2.8 to 3.4 m in measured section, Fig. 4) built predominantly by phaceloid corals (Fig. 5B, C), which form similarly sized bioherms. Within the measured section, upright lithiotids were not observed within the phaceloid coral framestone; however, some reclined lithiotids (probably *Lithioperna*) were identified at the base of the coral mound. Thus, although lithiotids and large phaceloid coral colonies often grew together, the framestones are predominantly built by either corals or lithiotids (with the other taxa as secondary components). These coral and lithiotid associations are not always immediately apparent, but are observed most easily in bedding planes.

These lithiotid and coral biostrome/bioherm intervals are interbedded with high-spired gastropod rudstones, normally graded peloidal to oolitic grainstones with intraclasts and occasionally large, 2 cm oncoids (Fig. 5C), as well as mudstones and marls. The tops of several beds are truncated sharply (hardgrounds and/or hiatal surfaces) but some may be erosional. For example, the boundary between the coral bioherm and the overlying oncoidal packstone at 3.2 m in section is sharp and irregular (Fig. 5C); the oncoids within this packstone are large and asymmetric, and occur with minor unidentifiable bivalve shell fragments and gastropods (most commonly high-spired gastropods, likely nerineids). Other surfaces are dolomitic with vadose textures and are occasionally associated with red marls that contain calcretes (average 0.1 m thick) or calcrete nodules, which indicate that they are exposure surfaces.

The top of the Ait Athmane section is marked by a mineralized (ferruginous) hardground with oysters. The earliest Toarcian (pre-T-OAE) interval is absent from the sedimentary record at this locality (Krencker et al., 2014) and, to date, no lithiotids have been found above the ferruginous hardground. Therefore, the presence or absence of lithiotids during the earliest Toarcian in Ait Athmane cannot be determined.

4.2. Jebel Toksine - lower Toarcian lithiotid-coral biostromes

At Jebel Toksine, there are two main intervals dominated by lithiotid and lithiotid-coral biostromes (Figs. 8, 9). The lower interval, herein referred to as the “lower lithiotid unit” (subdivided by biostrome), occurs just above herringbone cross stratified oolitic packstones to grainstones. This lower lithiotid unit is overlain by approximately 15–20 m of green, silty, lagoonal marls that grade upward into bioclastic wackestones and packstones separated by mudstones to wackestones (not logged in Fig. 9, but shown in Fig. 3). Overlying this interval is an approximately 10 m thick unit with lithiotid biostromes and channel fills, herein referred to as the “upper lithiotid unit”. The upper lithiotid unit is approximately 10–15 m below the onset of the Toarcian Oceanic Anoxic Event (Fig. 8A).

Both upper and lower lithiotid units were logged along a Berber path on the north side of the mountain (Jebel Toksine, Fig. 8A), and a second section of the upper lithiotid unit was logged along the south side of Jebel Toksine (Fig. 9). Additional observations were made along a newly exposed outcrop along the Gorges du Dadès road just to the northwest of Jebel Toksine that provided a continuous outcrop from the lower to upper lithiotid units (Fig. 8B).

Generally, the Jebel Toksine lithiotid intervals are characterized by alternating ooid-, peloid- and skeletal-rich wackestones to grainstones interbedded with thick lithiotid and lithiotid-coral rudstones to framestones. Bivalve fauna at Jebel Toksine include *Cochlearites loppianus*, *Lithioperna scutata*, *Opisoma menchikoffi*, *Gervilleioperna* sp. and possibly

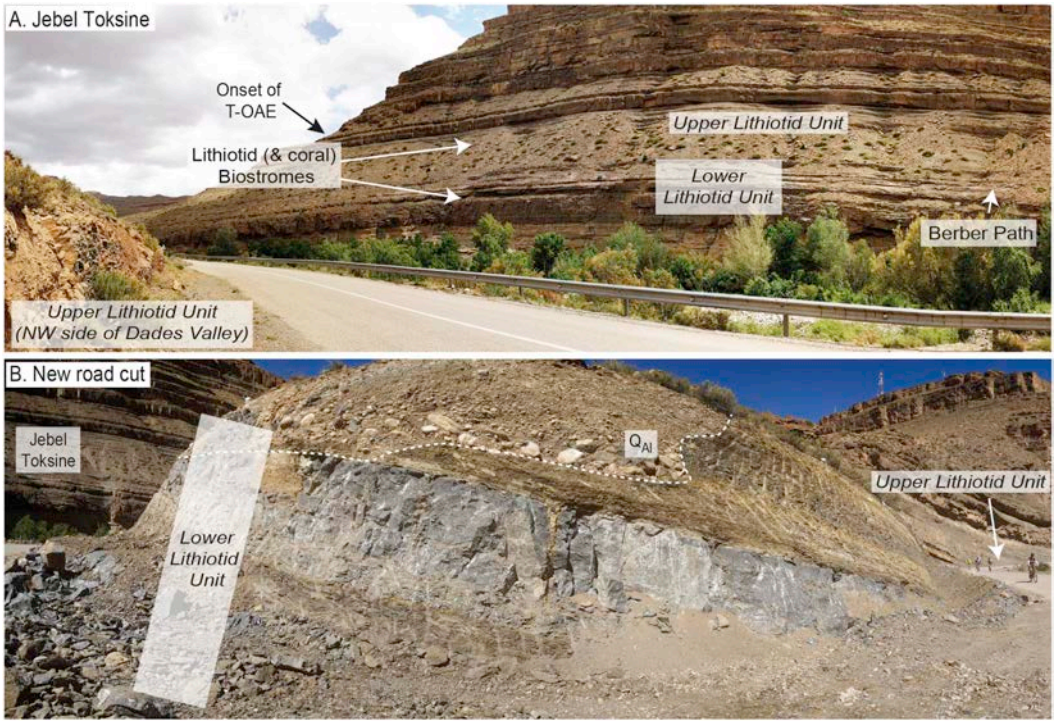


Fig. 8. Jebel Toksine outcrops in the Dades Valley. A) North hillside of Jebel Toksine as viewed from across the river (at the upper lithiotid unit); B) New Road cut to the northwest of Jebel Toksine; at the forefront are lithiotid biostromes from the lower lithiotid unit. Q_{Al} = quaternary alluvium eroding into the Jurassic strata.

Mytiloperna sp., as well as rare megalodontids (Figs. 10, 11). In general, *Lithioperna*, *Cochlearites*, and *Gervilleioperna* are the most abundant large bivalves with certain beds being dominated by one genera or another (e.g., Figs. 9–11). Notably, cross-sections of biostromes at Jebel Toksine record multiple generations of lithiotid growth (discussed below). It should also be noted that there is lateral heterogeneity within these biostromes with some pinching out laterally, or changes in faunal compositions over the ~1 km of exposure. Corals consist of solitary, cerioid, thamnasterioid, and phaceloid coral types (genera described below).

4.2.1. Lower lithiotid units

The lower lithiotid unit can be broadly divided into four lithiotid packages (see Fig. 9A) that are relatively continuous over the explored outcrop region. While there are structures that form discrete domes or bushes of in situ, intergrown lithiotids and corals (i.e., bioherms) in these beds, the units as a whole are relatively thin and laterally quite extensive. Thus, these lithiotid (-coral) units are termed biostromes. Each biostrome is separated by a thin marly wackestone to packstone bed (Fig. 9A). Underlying the lithiotid biostromes and within the biostromes themselves are abundant woody plant debris preserved as jet or coalified (Fig. 12E–H). Abundant macroinvertebrate benthos were observed in association with the lithiotid biostromes, including large and small high-spired gastropods, as well as rare limpets (Fig. 12C), megalodontid bivalves, and small arbacioid echinoids (Fig. 12B). Lithiotid shells (particularly *Cochlearites*) often had epibionts, such as solitary corals (Fig. 12A), limpets (*Scurriopsis?*, Fig. 12C), serpulid worm tubes, as well as calcified features that resemble root traces based on their branching and thinning pattern (Fig. 12D, these may be Jurassic or Quaternary).

Corals in the lower lithiotid unit (Coral Association 3 in Fig. 9) are dominantly solitary and phaceloid forms. Solitary corals (*Archaeosmilia*) were observed in all biostromes in the lower unit. Abundant phaceloid coral colonies were also observed within the first and third lithiotid biostromes (Fig. 9), and the floatstones/rudstones (and occasionally packstones) also contained thamnasterioid (*Periseris*) and cerioid corals (*Ampakabastraea* and unidentified Actinastreids), as well as many undetermined solitary or young colonial corals.

The base of the measured section on the north side of the Jebel Toksine (Fig. 9A) consists of packstone to grainstone with abundant ooids, peloids, and skeletal grains with both trough cross bedding and herringbone cross stratification. Thin section petrography revealed moderately sorted, often broken, radial ooids, about a quarter of which are superficial ooids (Fig. 13B); other grains include peloids and bivalve fragments with micritic coatings. Packstone matrices consist of mud and sub-rounded quartz silt and very fine sand-sized epidote grains.

The lowermost lithiotid biostrome ("Lower 1" in Fig. 9) in the lower lithiotid unit contains dense, flat-lying lithiotids forming an irregular but sharp contact with the underlying nodular, reddish peloidal packstone. This lithiotid bed transitions upward into a lithiotid framestone interval with dense *Cochlearites* aggregates (approximately 40–50% lithiotids) and rare phaceloid and solitary corals ("Lower 1" in Fig. 9). A thin fissile calcareous siltstone above this bed is overlain by a second biostromal, recrystallized, lithiotid framestone with minor solitary corals ("Lower 2" in Fig. 9). The matrix of these framestones (Fig. 13A) consists of skeletal grains, including peloids, small gastropods and bivalves, echinoid spines, green algae, microbial peloids, oncoids, organic detritus, and minor quartz silt. Micritic coating of grains is common to abundant.

The third biostrome ("Lower 3" in Fig. 9) is unique as it contains abundant bivalves that are likely *Gervilleioperna* with some *Mytiloperna* (these two taxa are difficult to determine in the field and can be hard to distinguish, Fig. 10I, J) in an organic-rich peloidal matrix with abundant subangular quartz silt. The lower boundary is sharp (underlain by a wackestone/floatstone layer) and immediately transitions into dense *Gervilleioperna*-phaceloid coral framestones to rudstones. Many shells in this unit are disarticulated and fragmented suggesting possible transport (although phaceloid colonies appear to be in situ). *Gervilleioperna* (and probably also *Mytiloperna*) occur with some *Cochlearites* and a solitary megalodontid bivalve (Fig. 10I, J); the matrix is composed of an echinoid spine-bivalve fragment packstone with abundant plant debris. Bivalves and corals decrease upsection within this biostrome. This

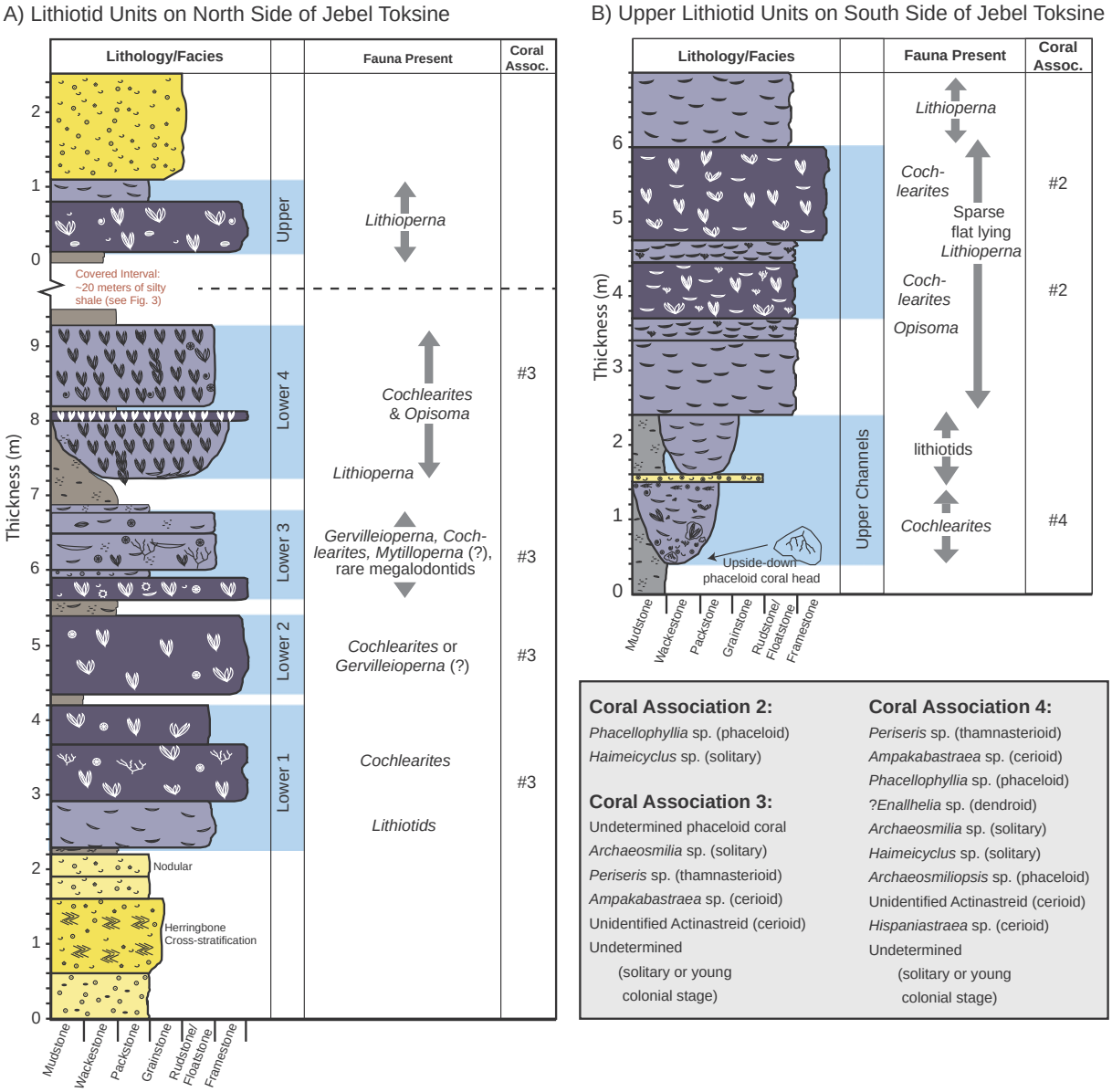
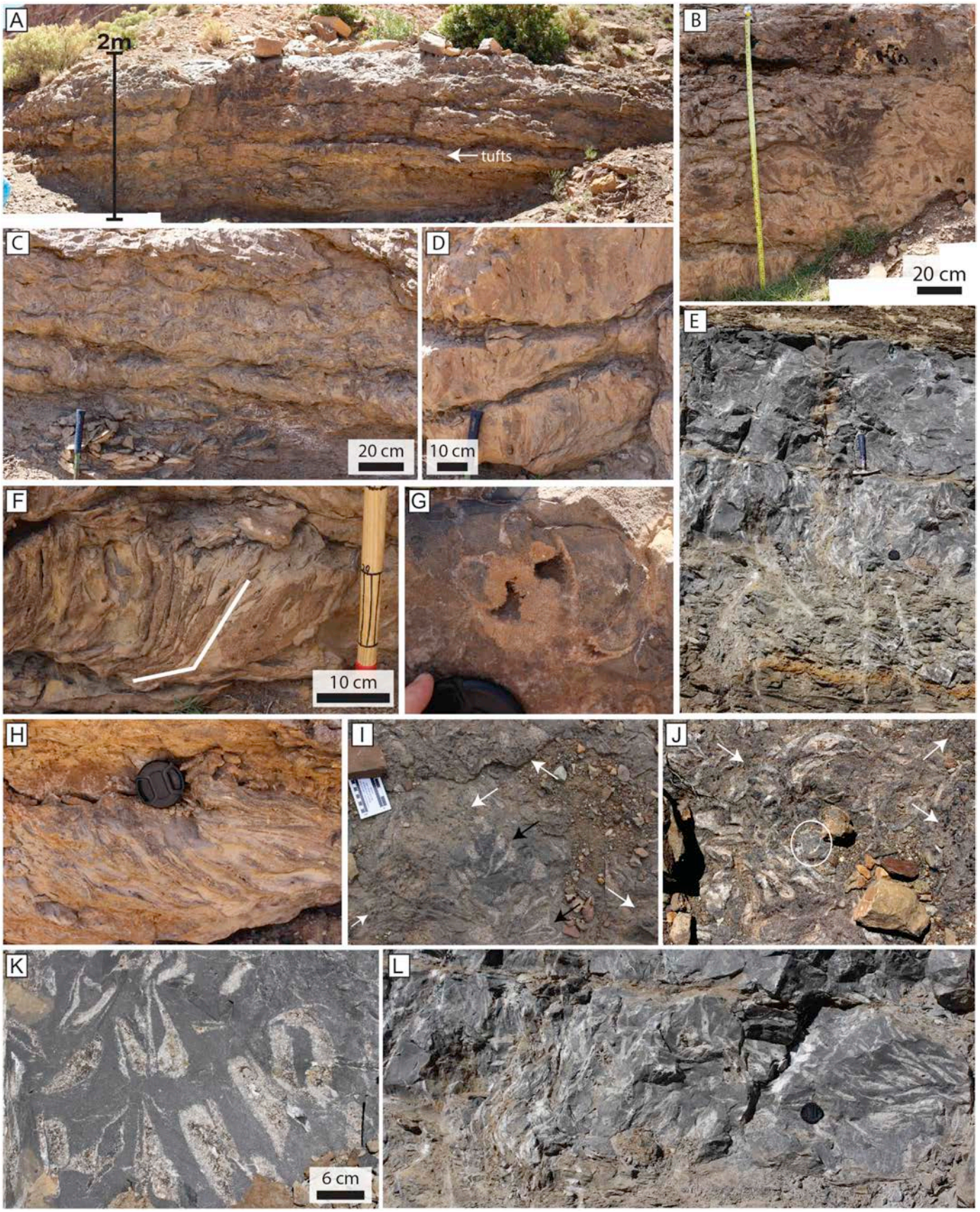


Fig. 9. Lithostratigraphy of the Jebel Toksine section highlighting the lithiotid-coral biostromal units, taxonomic identifications, coral associations, and major sedimentary features. Please refer to Fig. 4 for legend. (A) Stratigraphic section measured on the north side of the hill, including the lower lithiotid units and one upper lithiotid unit. (B) Stratigraphic section of the upper lithiotid unit measured on the south side of the hill.

bivalve-coral floatstone has a green algal-bivalve-rich wackestone matrix, and also contains brachiopods and minor subrounded quartz silt (Fig. 13C).

The fourth lithiotid floatstone to framestone unit ("Lower 4" in Fig. 9) is similar to the underlying biostromes in that it is underlain by an approximately 0.2 m thick silty packstone with abundant plant debris and charcoal (contact is irregular but sharp, characterized by a sudden increase in the density and abundance of lithiotids). The base of this unit contains more or less flat lying lithiotid shells; in some exposures, shingled, reclined lithiotids (likely *Lithioperna*) can be observed (Fig. 10H). The majority of this unit is an amalgamation of *Cochlearites* buildups (Fig. 10A–D, F). The unit as a whole is biostromal in geometry (Fig. 10A); however, multiple generations of *Cochlearites* bioherms with *Opisoma* (Fig.10G) form clear framestones that can occur as small mounds (Fig. 10B). The excellent cross sections of this ~2 m lithiotid biostrome (Fig. 10A–D) make it easy to identify 5–6 generations of *Cochlearites* growth, including large bouquets with shells oriented in different directions, smaller tufts, and dense thickets of more or less upright shells (e.g., Fig. 10A–D, 10F). Different generations of dense *Cochlearites* growth are separated by thin fissile layers that drape the upper surfaces of bouquets (Fig. 10C, D).

These biostromes from the lower lithiotid unit can be traced to the northwest side of the Dades Valley (across the road/river from Jebel Toksine). In 2017, a fresh road cut beautifully exposed these beds (Fig. 8B). One of the best exposed intervals is a set of ~2 m thick lithiotid biostromes that are similar in composition to the "Lower 3" and "Lower 4" biostromes in the measured section on the north side of the Jebel Toksine hill. Here, a succession of bivalve fauna can be observed (Fig. 10E): roughly flat lying *Lithioperna* shells initiate the biostrome, then *Cochlearites* thickets and bouquets become established (with lateral variability in the orientation of the shells, Fig. 10L), and finally a thick layer of less densely packed *Cochlearites* and *Gervilleioperna* occurs [the proportion of *Gervilleioperna* (Fig. 10K) increases with respect to *Cochlearites* up-section (Fig. 10E)]. As with the previously described sections, multiple episodes of lithiotid growth and accumulation can be observed, punctuated with fissile layers that drape the upper bivalve



(caption on next page)

Fig. 10. Fauna and bioherm/biostrome architecture of the lower lithiotid units at Jebel Toksine (lower Toarcian). (A) Lower lithiotid unit #4 in outcrop; the distinct layers of framestone are formed different generations of *Cochlearites* growth; note a thin layer with "tufts" of small *Cochlearites* shells (white arrow). (B) Multiple generations of *Cochlearites* thicket- and bouquet-like growth; in lower lithiotid unit #4. (C) Multiple generations of *Cochlearites* bouquets with some *Opisoma* sections in upper layers; note the more fissile marls that drape each generation of lithiotids (lower lithiotid unit #4). (D) Three generations of *Cochlearites* bouquets and thickets; note the more fissile marls that drape each generation of lithiotids (lower lithiotid unit #4). (E) The new road cut through a lower lithiotid unit biostrome; flat lying *Lithioperna* form the bottom of the biostrome, followed by bouquets of *Cochlearites* that grade upwards into *Cochlearites* and probably *Gervilleioperna* (rock hammer is ~30 cm long). Identifications of taxa at this scale are difficult, determinations were from more detailed photos of individual parts of this interval. (F) *Cochlearites* bouquet from lower lithiotid unit #4, note the "knee bend" in the shells (highlighted by the white line) indicating that the growth direction changed through the life of these lithiotids. (G) *Opisoma* cf. *menchikoffi* from lower lithiotid unit #4. (H) Strongly reclined, shingled lithiotids (probably *Lithioperna*) from base of lower lithiotid unit #4 (black lens cap for scale is ~6.5 cm in diameter). (I) Bedding plane view of Jebel Toksine lower lithiotid unit #3 with phaceloid corals (white arrows) and *Gervilleioperna* (black arrows); small scale in cm, larger scale bar in inches. (J) Bedding plane view of Jebel Toksine lower lithiotid unit #3 with phaceloid corals (white arrows), (probably) *Mytiloperna* sections, and a megalodontid bivalve (circled); scale is approximately the same as in panel I. (K) *Gervilleioperna* in a freshly blasted boulder from the new road cut (lower lithiotid unit). (L) Lateral variability of shell orientation in a *Cochlearites* framestone with thicket/bouquet-like growth (lower lithiotid unit from the new road cut); black lens cap for scale.

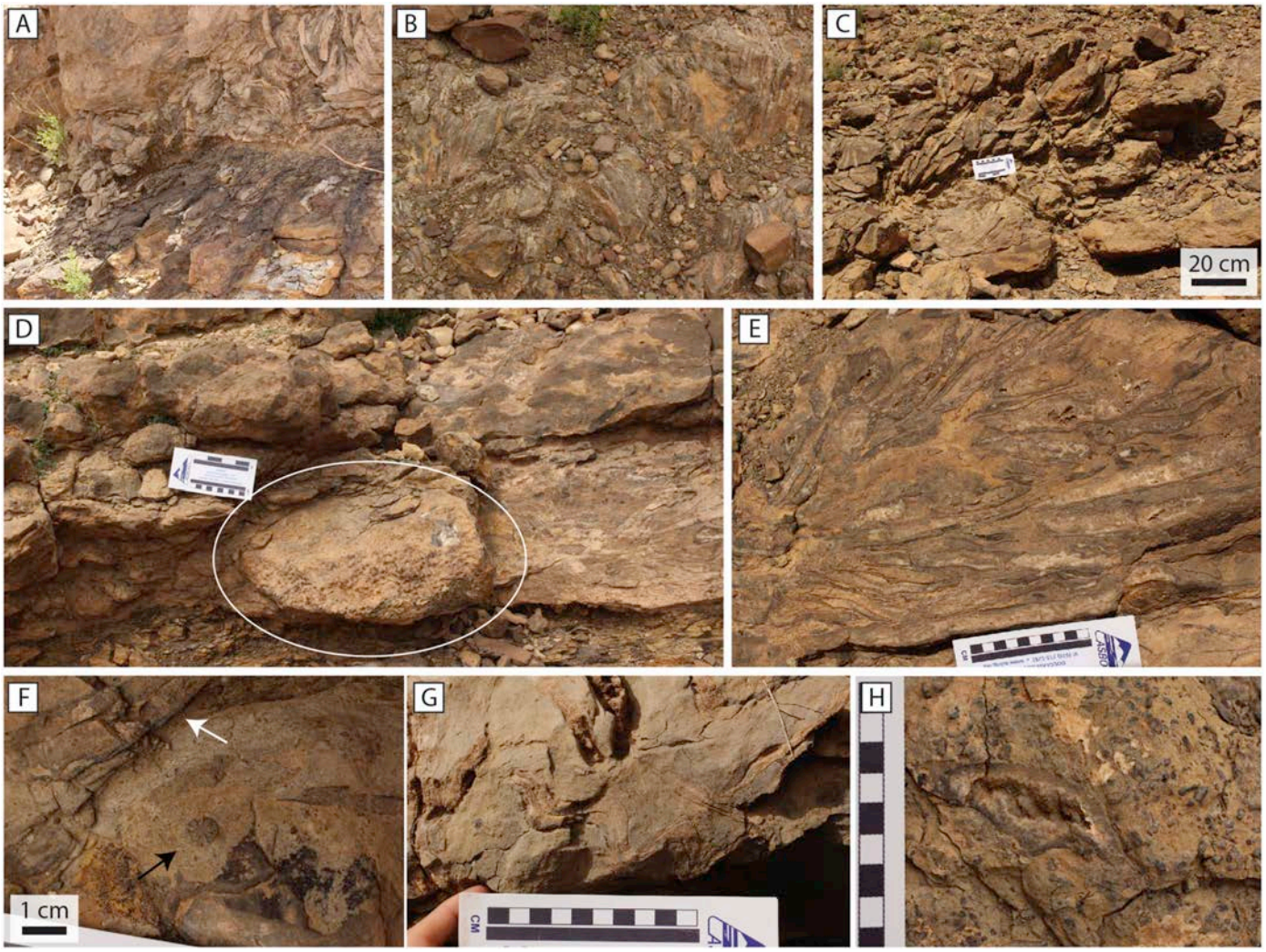


Fig. 11. Fauna and bioherm/biostrome architecture of the upper lithiotid units at Jebel Toksine (lower Toarcian). (A) Reclined to upright *Lithioperna* (upper lithiotid units) on the north side of Jebel Toksine (field of view is approximately 0.5 m high and 1.5 m wide). (B) Oblique cut through *Cochlearites* bouquets in the upper lithiotid units from the south side of Jebel Toksine (field of view is approximately 0.5 m high and 1.5 m wide). (C) Inclined *Cochlearites* bouquet from the upper lithiotid units (south side of Jebel Toksine). (D) Overturned phaceloid *Archaeosmiliopsis* coral head in the base of the upper channel with transported lithiotids (south side of Jebel Toksine, upper lithiotid units); small scale in cm, larger scale bar in inches. (E); Part of an inclined *Cochlearites* bouquet from the upper lithiotid units from the south side of Jebel Toksine (scale in cm). (F) Lithiotid shell, probably *Lithioperna* (white arrow) with solitary coral (black arrow) from upper lithiotid unit on the NW side of the Dades Valley. (G) Strongly undulatory *Lithioperna* shell in the upper lithiotid unit from the new road cut (scale in cm). (H) Longitudinal section of an *Opisoma* in the upper lithiotid unit (scale in cm).

surfaces (Fig. 10E).

An interval of approximately 20 m separates the lower and upper lithiotid units on the north side of Jebel Toksine (measured in Fig. 3 but not included in Fig. 9). This interval is composed of dark marls rich in coalified plant debris.

4.2.2. Upper lithiotid units

On the north side of the Jebel Toksine hill (Fig. 9A), a wackestone with abundant carbonized plant material underlies the lithiotid framestone (similar to the lower units). In this region, shingled, reclined to upright *Lithioperna* shells (Fig. 11A) dominate the core of the biostrome,

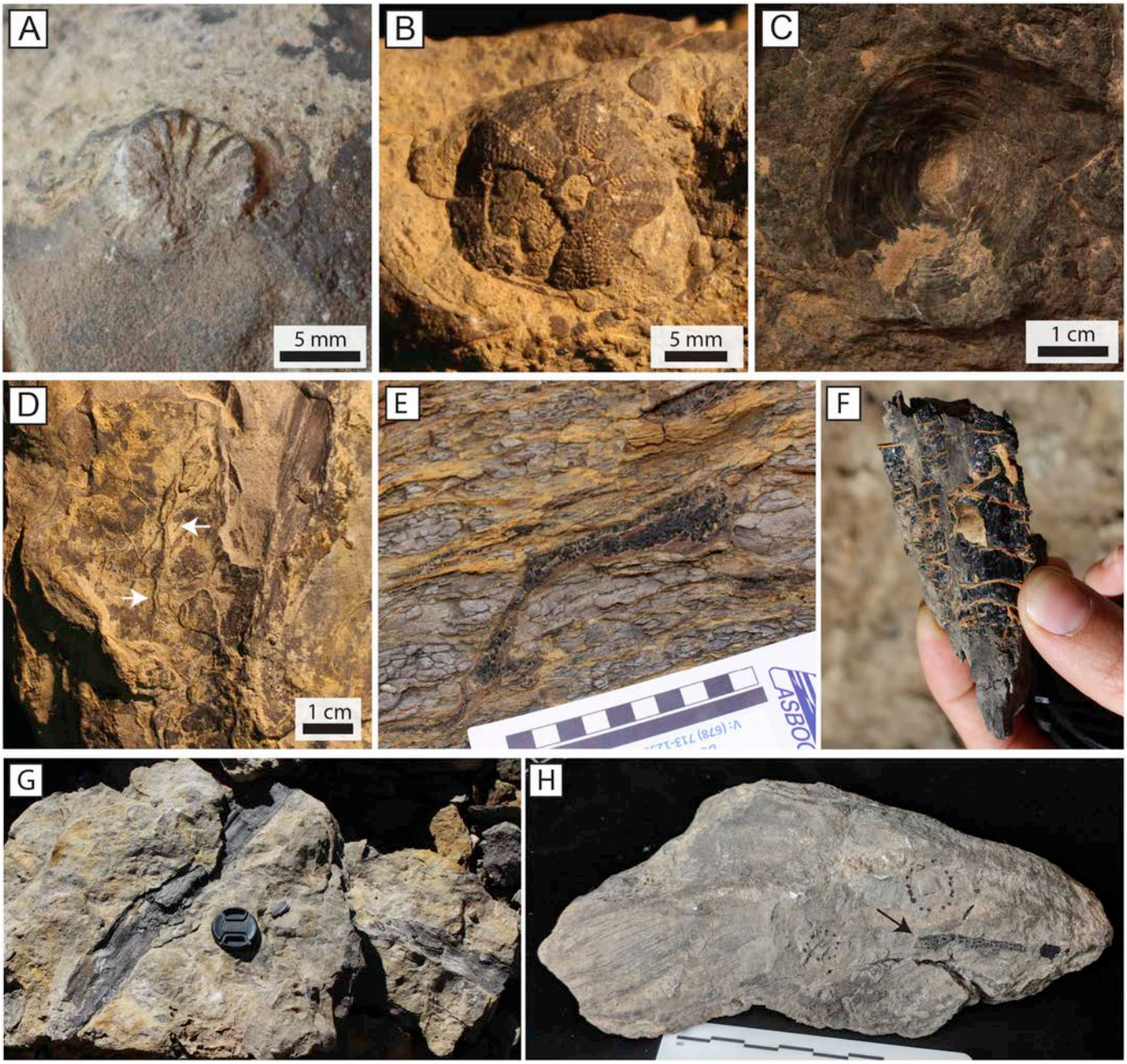


Fig. 12. Lithiotid epibionts and associated fauna from Jebel Toksine. (A) Solitary coral (possibly *Archaeosmilia*?) encrusting a lithiotid (*Cochlearites*) valve (lower lithiotid unit #4). (B) *Arbacioid* echinoid (lower lithiotid unit #4). (C) *Scurriopsis*? limpet (lower lithiotid unit #4). (D) Calcified features on a *Cochlearites* shell; the branching pattern and thinning of these lineations looks very similar to plant root traces (lower lithiotid unit #4). (E) Coalified plant debris from the marl beds between lithiotid biostromes (between lower lithiotid units #3 and #4), scale is in cm. (F) Jet from the beds between lithiotid biostromes in the new road cut. (G) Coalified plant debris (wood logs) in blasted boulders from the new road cut (lower lithiotid units, black lens cap is ~6.5 cm in diameter). (H) Coalified plant debris on a *Cochlearites* shell from (lower lithiotid unit #4 in measured section), scale is in cm.

which is capped by a lithiotid floatstone to packstone with flat-lying *Lithioperna* within a skeletal matrix. The inter-lithiotid matrix is poorly sorted and generally uncompacted; the grainstone matrices are composed of bivalves, surficial and micritized ooids, minor udotacean algae, and gastropods (Fig. 13D). The packstone matrices within this bed are composed of gastropods, bivalves, echinoid spines, intraclasts, oncoids, udotacean algae (possibly *Cayeuxia*), detrital quartz silt, minor organics, and several benthic foraminifera (Fig. 13F). Notably, corals were not observed in this bed. Ultimately, this lithiotid biostrome is overlain by a thick ooid and bioclastic grainstone.

The lithiotid section described from the south side of Jebel Toksine (Fig. 9B) could not be directly correlated with a specific unit from the north side of the mountain. Nevertheless, the position of this section within the overall Dades Valley lithostratigraphy (Fig. 9B) indicates that it is generally correlated to the upper lithiotid unit. The south side upper lithiotid unit (e.g., Fig. 9B) has fewer well-developed biostromes from the lower lithiotid unit (e.g., Fig. 9A) and clear examples of lithiotid framework are harder to find. Both phaceloid and solitary corals are still present in the lithiotid beds in this part of the section, often occurring as large, in situ colonies in autochthonous units or with fragmented lithiotids in the transported units (channels). Notably, these beds seem to be less continuous than the biostromes in the lower

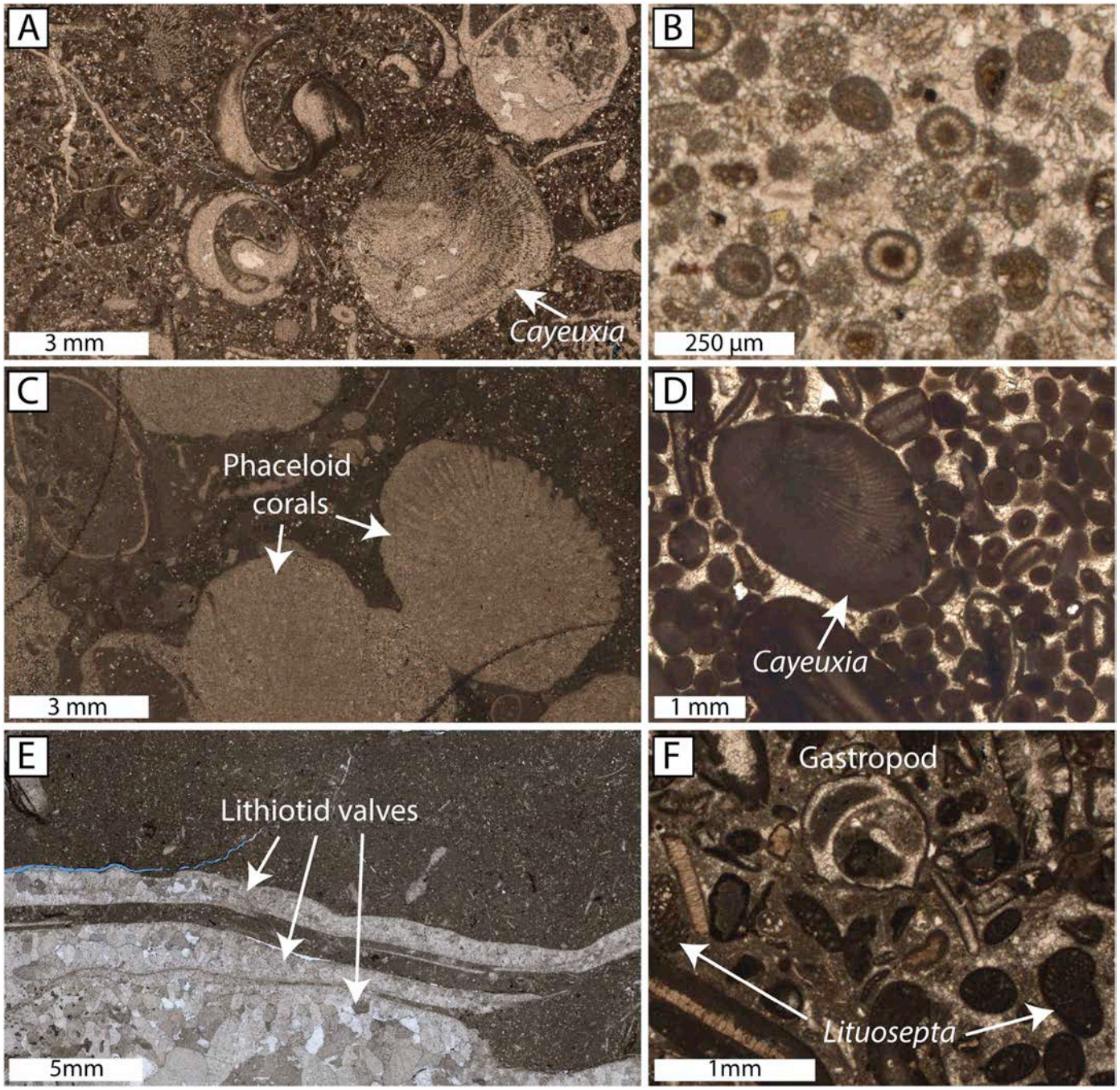


Fig. 13. Thin sections from Jebel Toksine. (A) Bivalve-gastropod-calcimicrobe floatstone with a skeletal mud-dominated packstone matrix containing lithiotid fragments, udotacean algae (possibly *Cayeuxia*), gastropods, echinoid spines, coral fragments, oncoids (sponge/microbe), subangular quartz silt, microbial peloids and abundant microbial coatings. Thin section from lower lithiotid unit #1 (3.6 m in section measured on the north side of the hill, Fig. 9A). (B) Bivalve-peloidal-ooid grain-dominated packstone with ooids (radial, often broken), peloids, bivalve fragments, and subrounded quartz silt. Thin section from lower lithiotid unit (north side of the hill, Fig. 9A); (C) Phaceloid coral framestone with a peloidal-bivalve wackestone matrix, from the lower lithiotid unit #3 (6.2 m in section measured on the north side of the hill, Fig. 9A). (D) Bivalve-ooid grainstone with udotacean algae and gastropods (heavily micritized). Thin section from upper lithiotid unit (0.5 m in section measured on the north side of the hill, Fig. 9A) (E) Lithiotid framestone with a bivalve wackestone matrix from the lower lithiotid unit #4, (7.8 m in section measured on the north side of the hill, Fig. 9A). (F) Gastropod-bivalve mud-dominated packstone with numerous foraminifera from the upper lithiotid unit (2 m in section).

lithiotid unit; moreover, there is higher variability in the lithiotid taxa present (i.e., *Lithioperna* are common on the north side of the hill whereas *Cochlearites* are common on the south side).

The lower portion of the upper lithiotid unit from the south side of Jebel Toksine (Fig. 9B) consists of two couplets of mudstone to wackestone underlying lithiotid grainstones to floatstones that occur as channel fill (graded). The base of each lithiotid channel is irregular and approximately 1 m deep at a maximum. In the lower channel, more or less flat lying transported and broken lithiotids (and possibly one *Cochlearites* bouquet, Fig. 11E) and at least one large upside-down phaceloid coral head (Fig. 11D) can be observed. These beds grade upward from a grain-rich interval to float- to framestones containing large, flat-lying lithiotids as well as other disarticulated bivalves, gastropods, corals, and sponges. Wackestones from this interval contain a variety of

skeletal grains, including brachiopods, bivalves, gastropods, echinoid spines, and udotacean algae, as well as abundant sucrosic dolomite and organics.

The remaining 3.6 m logged are lithiotid rudstones (flat-lying *Lithioperna*) to framestones (*Cochlearites* bouquets, Fig. 11B, C, E) with a coral-gastropod packstone matrix and some *Opisoma* shells. Above this, a mostly covered and highly weathered section contains oolitic grainstones, skeletal mudstones to floatstones with large, flat-lying lithiotids, nodular limestones, green siltstones, and ultimately the T-OAE (Figs. 3, 8A). No lithiotids were observed above the onset of the T-OAE in the Dades Valley.

The coral fauna found in the upper lithiotid unit are more diverse than those from the lower lithiotid unit. Within the channel and overlying units, the following coral genera were identified: two solitary corals (*Haimeicyclus* and *Archaeosmilia*), two phaceloid corals (*Phacellophyllia* and *Archaeosmiliopsis*), at least three cerioid corals (*Ampakabastraea*, *Hispaniastraea*, and an unidentified Actinastreid), one thamnasterioid coral (*Periseris*), one dendroid coral (*Lophelia*-like, ?*Enallhelia*), as well as other undetermined solitary or young colonial stage corals. On the basis of the observed type material, the corals classified as *Thecactinastraea* and *Myriophyllum fasciatum* by Beauvais (1986) are here merged with the genus *Phacelophyllia*; the state of preservation of the type material does not allow the distinctions proposed by Beauvais (1986). The only difference we observed between these genera and species is the present or absent junction of septa. We prefer to keep it as a specific rather than generic distinctive character. Annual growth rate for *Phacellophyllia* is 3.25 mm per year, based on the regular beaded outline of the epitheca of a single specimen.

On the northwest side of the Dades Valley (across the road/river from Jebel Toksine), the upper lithiotid unit can be identified on both the north side of the hill (new road cut, Fig. 8B) and the south side of the hill (by the river). Here, *Cochlearites* bouquets occur in between intervals of *Lithioperna*. In some sections, highly sinuous *Lithioperna* occur as either loose associations of strongly reclined to flat-lying individuals (Fig. 11G) or as denser, fan-like aggregations. Solitary corals (Fig. 11F) and some sections of *Opisoma* were also observed (Fig. 11H).

5. Depositional environments at Ait Athmane and Jebel Toksine

Field observations, thin-section analysis, and lithostratigraphy of the measured sections indicate that lithiotid-coral bioherms/biostromes grew in the inner carbonate platform at Ait Athmane and along the proximal portions of a mixed carbonate-siliciclastic ramp at Jebel Toksine. Although lithiotid biostromes are present in both sections, Ait Athmane and Jebel Toksine differ notably in terms of their age, ramp/platform geometry, the frequency of subaerial exposure, climate (arid versus humid), and the amount of terrestrial siliciclastic input. Proposed models for the depositional environments of Ait Athmane and Jebel Toksine are presented in Fig. 14, using the carbonate ramp terminology of Burchette and Wright (1992).

The measured section from Ait Athmane is characterized by alternating float- to framestones (containing gastropod and bivalve faunas, symmetric to asymmetric oncoids, lithiotid and lithiotid-coral biostromes), and lagoonal marls punctuated by hiatus or exposure surfaces (Fig. 6K, L). These observations suggest deposition in shallow water, likely a sheltered lagoon, in the interior of the platform (Fig. 14A), similar to lithiotid buildups of the Rotzo Formation of the Trento Platform (Posenato and Masetti, 2012). The measured section at Jebel Toksine is characterized by packages of lithiotid and lithiotid-coral floatstones to grainstones punctuated by marls and bracketed by skeletal ooid grainstones. At Jebel Toksine, the abundance of terrestrially-sourced, fine-grained siliciclastics and organic detritus (including coalified plant debris) and evidence of tidal influence (i.e., herringbone cross-stratification in underlying ooid grainstones) in close stratigraphic proximity to the lithiotid beds suggest a low- to moderate-energy tidally-influenced sheltered lagoon environment for the lower Toarcian lithiotid and coral reef deposits (Fig. 14B).

We suggest that the lithiotid biostromes likely grew near the intertidal zone but in subtidal facies of normal marine salinities (particularly based on the abundance of corals and echinoids). The dominantly *Lithioperna-Cochlearites*-coral biostromes grew in an upper subtidal (inner platform) environment at Ait Athmane and the *Cochlearites-Gervilleioperna-Lithioperna*-coral bioherms/biostromes grew in the upper subtidal (inner to middle ramp) environment at Jebel Toksine (consistent with similar interpretations by Wilmsen and Neuweiler, 2008; Krencker et al., 2014, 2015; Krencker, 2016). Although there is clear evidence of intertidal environments near the lithiotid beds, the dense thickets of phaceloid corals, *Lithioperna* aggregates, *Cochlearites* bouquets, and *Gervilleioperna* aggregates are interpreted to be subtidal.

Bioclastic wackestones and packstones in the Tafraout Fm. (Jebel Toksine) often incise into underlying marls (Krencker et al., 2015). This was also noted at the base of each discrete lithiotid unit at Jebel Toksine. We interpret this relationship to reflect the transport of material from more open marine or tidally modulated facies into subtidal lagoonal and intertidal facies. In addition, channel features, characterized by a lense-like cross-section with an incised base, approximately 10–20 meter wide can be observed in the upper lithiotid units. Along the base of this channel, large clasts (e.g., lithiotid shells, skeletal fragments, and even a large overturned coral head, Fig. 11D) provide further evidence of higher energy conditions occasionally transporting large debris into and/or along the channels. While most of the lithiotid biostromes clearly have in situ aggregates of *Cochlearites*, *Lithioperna*, and phaceloid corals, there are some deposits (e.g., the Upper Channels in Fig. 9) that show evidence of large clast (coral and lithiotid) transport.

Higher energy ooid grainstones are attributed to the inner ramp, forming just distal of the inner ramp lithiotid biostromes (Fig. 14A). Oolitic grainstones with peloids and bivalves are also likely moderate energy subtidal deposits. The diversity of skeletal grains and high degree of micritization, however, suggests they do not represent the ramp crest ooid factory, but rather formed adjacent to the shoals in subtidal areas where ooids and other skeletal debris mixed. The lack of compaction in these samples (Fig. 13B) can be attributed to early marine cementation. The water flow necessary for such cements to form suggests that these grainstones formed in moderate to high energy conditions, proximal to the inner ramp from which the ooids were shed. Herringbone cross-stratification observed at the base of the Jebel Toksine section within the channel gives credence to this interpretation. In addition to supplying ooids, the inner ramp shoals likely provided the energy barrier for more diverse skeletal packstones and biostromes to develop in otherwise well-circulated, subtidal inner ramp facies. Based on the models proposed by Krencker (2016), the presence of lithiotids and coral buildups as well as ooids would place these sections within the subtidal to intertidal inner ramp environment. This is in good agreement for the environments interpreted for lithiotid biostromes in Italy and Slovenia (e.g., Posenato and Masetti, 2012; Buser and Debeljak, 1996).

The presence of detrital terrestrial organics (e.g., coalified plant debris, Fig. 12E–H) and fine siliciclastics in the lowermost Toarcian lithiotid units at Jebel Toksine are suggestive of low-energy, subtidal conditions in a proximal environment. Where corals and echinoderms are abundant, stenohaline conditions can be inferred; that said, given the abundance of terrestrial detritus, it is possible that salinity was temporally or spatially variable within sub-environments. In sections where lithiotids dominate in the absence of in situ corals and echinoderms, more brackish estuarine conditions may have prevailed. Further investigation is warranted into the direct effects of fluvial or terrestrial input within these sections, especially direct inferences of restricted salinity. Nevertheless, we infer that elevated turbidity was common in the shallow subtidal to intertidal environment during early Toarcian lithiotid growth based on the abundance of siliciclastic clay and silt-

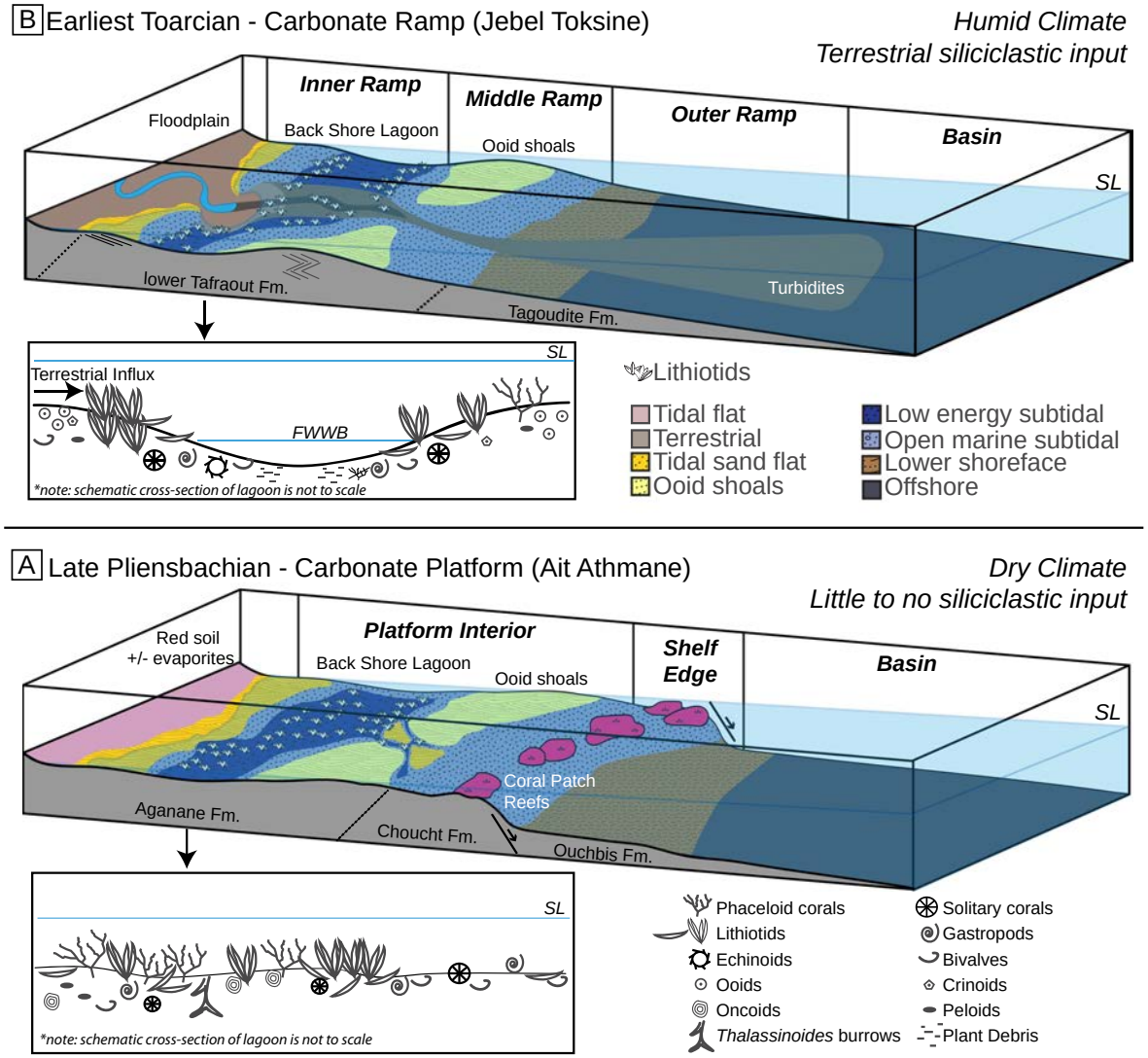


Fig. 14. Depositional models for the (A) late Pliensbachian carbonate platform of Ait Athmane and (B) earliest Toarcian carbonate ramp of Jebel Toksine.

sized particles, organics, and tidal features. Increased terrigenous input, due to accelerated rates of continental weathering during the early Toarcian (Dera and Donnadieu, 2012; Bodin et al., 2016), in concert with the hypothesized breakdown of the pelagic carbonate factory at the Pliensbachian-Toarcian boundary and at the T-OAE, should be taken into close consideration when interpreting facies and depositional environment during this interval.

At Jebel Toksine, lithiotids stabilized their substrate and the surrounding matrix via their byssal attachments to firm objects (*Lithioperna*) and ability to cement to other individuals (*Cochlearites*) at least as juveniles. Lithiotids mutually supported each other in a framework of crowded aggregates as they grew upwards (e.g. Debeljak and Buser, 1997) forming well-cemented lithiotid horizons and laterally accreting bedforms. It is also possible that marginal marine vegetation was also a stabilizing factor based on the abundance of visible plant matter. Bank stabilization is more common in relatively humid environments prone to the development of marginal marine plants and has the propensity to develop meandering channel morphologies (e.g., Millar, 2000). With the aid of early cemented and/or byssally attached lithiotids (Debeljak and Buser, 1997), bank stability likely promoted the development of more tortuous, tidally influenced, meandering channels belts. In such an environment, Walther's law suggests a vertical succession with diverse lithological changes; these shifts at Jebel Toksine reflect lateral facies changes within the inner ramp facies tract.

Within the studied sections, lithofacies changes are frequent and bed thicknesses range from 0.1 to approximately 1.5 m, indicating either localized heterogeneity of the depositional environment, rapid changes in base-level, or both. These lithofacies changes are much more pronounced at Ait Athmane, likely related to a shallower water depth and flatter platform geometry. Given the prevailing greenhouse to transitional climatic conditions of the Early Jurassic (Suan et al., 2010; Korte and Hesselbo, 2011; Krencker et al., 2014; Korte et al., 2015), high frequency sea-level oscillations are not anticipated, suggesting that lithiotid parasequences are autocyclic in nature. Interfingering of siliclastic-rich clays and marls with the banks of lithiotid biostromes gives testament to the inherent autocyclicity of the deposit.

6. Discussion

6.1. Interpretation of lithiotid-coral biostromes

In the High Atlas Mountains of Morocco, lithiotid accumulations are substantial in both upper Pliensbachian strata (Ait Athmane in the Ziz Valley) and in lower Toarcian strata before the onset of the T-OAE (Jebel Toksine sites in the Dades Valley). Although there are some beds that contain disarticulated and transported lithiotid valves, the majority of the lithiotid and lithiotid-coral beds observed in this work are composed of predominantly in situ lithiotids.

Associations with coral colonies and vertically to sub-vertically oriented lithiotid clusters (reclining *Lithioperna* and *Cochlearites* bouquets) typically display a framework structure with lithiotids (and often corals) growing together. The presence of framework (i.e., an intergrown rigid, biological structure) implies gregarious in situ growth of phaceloid corals, *Lithioperna*, and *Cochlearites*; also found in this facies are other coral taxa, *Opisoma*, *Gervilleioperna*, and occasionally megalodontids. *Lithioperna*, *Cochlearites*, and coral framestones formed extensive biostromes of modest vertical relief (typically 1–2 m) from the shallow lagoon floor as well as within intertidal channels.

Kershaw (1994) proposed that the variability of biostrome structure (e.g., composition, thickness, geometry, internal bedding, and proportion of bioconstructors in growth position) could be used to expand the biostrome nomenclature. The internal structure of the Moroccan lithiotid biostromes ranges from floatstones to framestones with thicknesses of approximately 0.5 to 2 m; thus, these lithiotid buildups can be classified as autobiostromes (majority of lithiotids in place) to autoparabiostromes (some lithiotids possibly transported, but mostly in place) using the terminology of Kershaw (1994).

6.1.1. Upper Pliensbachian lithiotid biostromes (Ziz Valley)

The Ait Athmane lithiotid facies fall into two main categories: a) loose accumulations of reclined to flat-lying *Lithioperna* (rudstones to framestones), and b) *Cochlearites-Lithioperna*-coral framestones. The loose accumulations of *Lithioperna* often occur with corals, gastropods, *Opisoma*, and oncoids. Reclining *Lithioperna* in these units are relatively thin shelled, markedly equivalved, and often exhibit sinuous profiles with distinctive ridges on the shell surface (Fig. 6F–H, N), which probably aided shell stabilization, particularly if the animals were growing without the support of other lithiotids. Corals, *Lithioperna*, and *Cochlearites* individuals often form dense, in situ frameworks (e.g. Figs. 5D–I, 6N). These lithiotid-coral biostromes are exposed along broad bedding planes and extend laterally for kilometers; their overall geometries are sheet-like rather than ribbon-like (sensu Kershaw, 1994). In these biostromes, large *Cochlearites* bouquets occur with loose *Lithioperna* recliners and small (~20–50 cm) phaceloid coral colonies. This biotic association seems to only occur when there are accumulations of in situ, upright or reclined lithiotids (either *Lithioperna* or *Cochlearites*) so it is herein proposed that coral colonies established themselves between the lithiotids during times when sedimentation rates decreased, during more oligotrophic intervals, or when mud was winnowed away by current or wave energy.

6.1.2. Lower Toarcian lithiotid biostromes (Dades Valley)

The lithiotid facies at the Jebel Toksine outcrops are broadly similar to the Ait Athmane lithiotid facies but with some key differences. Lithiotid-coral biostromes occur at both sites; however, the dominant lithiotid builder at Jebel Toksine is *Cochlearites* and there are beds that are dominantly composed of *Gervilleioperna* shells and phaceloid corals. Although the corals seem to be in situ, most *Gervilleioperna* shells do not appear to be in life position (fragmented and randomly oriented); perhaps the bivalves were accumulating in phaceloid coral thickets (i.e., the corals were acting as baffles). The lithiotid (-coral) associations with good evidence of framework (*Cochlearites* bouquets or dense aggregates of *Lithioperna*) are interpreted to have grown in small reef mounds, subtidal flats, or channels, comparable to the interpretations of Lee and Burgess (1978). In addition to lithiotids and both colonial and solitary corals, Jebel Toksine carbonates include echinoderm fragments (small regular echinoids, echinoid spines, crinoid columnals), mollusks (bivalves, gastropods), brachiopods, and plant debris. The presence of abundant echinoid spines and whole skeletons suggests that the nearshore environments where lithiotids grew were of normal salinity.

At Jebel Toksine, many of the lithiotid biostromes are characterized by erosive lower contacts, similar to those described from Italy ("Type A" of Bosellini, 1972) and Jebel Azourki, Morocco (Lee, 1983). Typically, the beds underlying the biostromes are recessive and marly with coalified woody debris (including whole logs of wood; Fig. 12G). Dense accumulations of shingled, reclined, or flat-lying *Lithioperna* (Fig. 10H), often establish the base of the biostrome, although *Cochlearites* bouquets can also initiate biostrome growth (Fig. 10B–D).

Most of the biostromes at Jebel Toksine are dominantly composed of *Cochlearites* bouquets; additionally, there are often dense aggregations of shingled *Lithioperna* shells, loose clusters of *Lithioperna* recliners, or accumulations of *Gervilleioperna* shells, with phaceloid and other corals. The Jebel Toksine lithiotid-coral biostromes are internally bedded, and well-exposed cross sections exhibit multiple generations of *Cochlearites* growth (Fig. 10A–D). The fissile layers that separate the generations, drape established topography, but for the most part, breaks do not seem to change the overall biostrome architecture (i.e., *Cochlearites* bouquets are replaced by a second generation of *Cochlearites* bouquets). Herein, these breaks are interpreted as storm events or other ephemeral perturbation events such as phytoplankton blooms (eutrophication and possibly short-term dysoxia) that paused lithiotid biostrome growth or temporarily shut it down. When favorable conditions returned, the lithiotid biostrome was re-established. For example, the growth period that resulted in a ~20 cm thick dense accumulation of relatively small upright *Cochlearites* shells (their growth resembling tufts) within the "Lower 4" lithiotid biostrome, can be correlated across an exposure for several tens of meters (Fig. 10A). It is unclear what halted biostrome and bioherm growth. The two uppermost *Cochlearites* generations get progressively less dense upsection (i.e., a declining ratio of bivalve shells:sediment), so we propose that elevated, terrigenous-rich sedimentation was the primary cause of biostrome shutdown.

The Jebel Toksine *Cochlearites-Lithioperna*-(*Gervilleioperna*)-coral biostromes exhibit sheet-like and occasionally ribbon-like geometries. (e.g., Figs. 8, 10A). The vertical variation of taxa (e.g., the abundance of *Cochlearites*, *Lithioperna*, and *Gervilleioperna*; e.g., Fig. 10E) and lateral variation of shell orientations (e.g., Fig. 10L) within individual biostromes can be observed in some outcrops. The similarity of the biostrome units in different parts of the Jebel Toksine outcrop (i.e., the south side vs. north side of the hill vs. the road-cut) suggests the lower and upper lithiotid units can broadly be traced for hundreds of meters, if not kilometers, but that individual biostromes pinch out or change composition laterally.

Although lithiotid biostromes can be traced for tens of meters in the lower lithiotid unit, subtidal channel fills observed in the upper lithiotid unit visibly thin out laterally within tens of meters. These biostrome geometries are comparable to those documented in Italy (e.g., Bosellini, 1972; Posenato and Masetti, 2012; Trecalli et al., 2012). Shingled lithiotid valves have previously been interpreted as transported lag deposits indicative of flow within tidal channels (Park, 1983; Lee, 1983) and alternatively, as in-place accumulations along the flanks of mounds or other large buildups (e.g., Posenato and Masetti, 2012).

6.1.3. General ecological interpretations (Pliensbachian and Toarcian coral and lithiotid facies)

Taken as a whole, the assemblage of corals in the studied sections is moderately diverse: 10 genera can be identified with several other specimens that were not identifiable. Among them the most significant genera in terms of size and richness belong to the phaceloid morphological group. Solitary corals were observed in higher generic abundance but are generally small in size, biomass, and reef construction potential. Other colonial coral growth forms occur, but are limited to rare, small-sized colonies. Consequently, it is predominantly the phaceloid corals (and lithiotid bivalves) that are responsible for the lithiotid-coral bioconstructions.

It has typically been thought that Early Jurassic coral buildups and lithiotid biostromes occupied different niches on a carbonate platform (e.g., Della Porta et al., 2014; Merino-Tomé et al., 2012) or that lithiotid bivalves proliferated in the Early Jurassic while corals struggled in elevated temperature or nutrient conditions (Fraser et al., 2004). Nevertheless, the sections at Ait Athmane and Jebel Toksine clearly

demonstrate that corals and lithiotid bivalves (*Lithioperna* and *Cochlearites*) as well as *Gervilleioperna*, *Mytiloperna*, *Opisoma*, and megalodontids grew together in the same ecosystems. The association of lithiotids and corals growing together is considered to be relatively rare (particularly in Italy); however, corals (in several cases phaceloid corals) have been found within or near lithiotid-bearing strata in Morocco, Spain, Oman, Slovenia, Italy, Switzerland, the Himalayas, and Timor (summarized in Geyer, 1977). In the Moroccan sites studied here, in situ lithiotids (*Cochlearites* and *Lithioperna*) and phaceloid corals (*Retiophyllia* in the Pliensbachian and *Phacellophyllia* and *Archaeosmiliopsis* in the Toarcian) grew together and were the dominant skeletal components of the biostromal/biohermal framework. These phaceloid colonies have a small corallite diameter, and so can be broken and transported. It is possible that microbial binding may have also played a role in forming a framework within some of the lithiotid-coral biostromes; thin sections from Jebel Toksine show phaceloid corals in association with some clotted texture suggestive of microbial fabrics. Nevertheless, the level of bioerosion and overall encrusting of organisms (including microbialites) is very low, which is not unexpected given the semi-infaunal mode of life for lithiotids (e.g., Chinzei et al., 1982).

With the exception of one phaceloid coral reef mound at Ait Athmane, abundant occurrences of phaceloid corals seem to be restricted to units that also contain loose clusters of reclined *Lithioperna* and occasionally *Cochlearites* bouquets (e.g., Figs. 5D, E, 6N). Corals are heterogeneously distributed within primarily lithiotid biostromes. It is possible that in some cases the transition from *Lithioperna* to phaceloid corals or *Lithioperna* to *Cochlearites* may be considered ecological succession or a shift in sub-environments; however, we do not favor this interpretation. There is a lot of overlap in the occurrence of the corals and the different lithiotids and while there are indeed some situations of biological succession [e.g., in the lower lithiotid units from the new road cut at Jebel Toksine (Fig. 8B) subtle ecological succession can be identified: reclined and flat-lying *Lithioperna* are replaced by *Cochlearites* bouquets and then *Cochlearites-Gervilleioperna* accumulations (Fig. 10E)], there are many more examples of growth synchrony and cohabitation. The close association of the coral and lithiotid taxa suggests that either there was an environment that was simultaneously conducive to the growth of both taxa and/or there was an ecological interaction between these bioconstructors. Therefore, we suggest that lithiotids (*Lithioperna* and *Cochlearites*) and phaceloid corals occupied similar niches, perhaps with subtle differences in optimal niche conditions that resulted in differences in abundance or dominance in a specific habitat.

In terms of the lithiotids, *Lithioperna* was clearly the most flexible and opportunistic bivalve, occurring in more diverse ecological settings than *Cochlearites* (and presumably *Lithiotis*); this observation is in agreement with previous work in Italy (Broglio Loriga and Posenato, 1996) and Slovenia (Buser and Debeljak, 1996), for example. In Morocco, loose clusters of in situ *Lithioperna* recliners (especially the equivalve, thin-shelled, sinuous morphotype) were frequently observed with phaceloid corals. There are also dense aggregations of upright to strongly reclined and shingled *Lithioperna* shells with parallel-oriented commissure planes (small fan-like or book-like clusters). *Lithioperna* accumulations (in situ and transported) were frequently observed at the base of *Cochlearites* (e.g., Fig. 10E) or coral framework units, and even as part of phaceloid coral (e.g., Figs. 5D, 6N) and *Cochlearites* frameworks (e.g., Fig. 5F–I). Thus we suggest that, in addition to the other modes of life proposed for *Lithioperna* (e.g., Fraser et al., 2004), this bivalve could also form part of the framework reefal habitats like *Cochlearites* and *Lithiotis*. *Cochlearites* bivalves typically occurred as dense thickets and bouquets forming a rigid framework of shells with commissure planes oriented in different directions (as illustrated in Debeljak and Buser, 1997).

One notable curiosity is the lack of *Lithiotis* in the Moroccan sites studied; no definitive examples of *Lithiotis* could be identified. Some of the *Cochlearites* specimens have extremely thin right valves (e.g., Figs. 5G, 10F, L 11E), thus resembling *Lithiotis*, but closer inspection confirms that they are *Cochlearites*. Interestingly, *Lithiotis* has not been reported from Jebel bou Dahar (only *Lithioperna*, Della Porta et al., 2014) or Assemsouk (only *Cochlearites*, *Mytilus*, and *Opisoma*; Lee, 1983). Lee (1983) does report that all three lithiotid types, *Lithiotis*, *Cochlearites*, and *Lithioperna*, occur in the Central High Atlas, but the only figured lithiotids are *Lithioperna*. Similarly, Fraser et al. (2004) mention that the Moroccan sites contain all types of lithiotids; however, *Lithiotis* is neither included in their faunal list nor figured or described in the paper. We could not find definitive evidence of true *Lithiotis problematica* in Morocco (i.e., a figured specimen in the literature) and so suggest that it may not have been present in this region. *Lithiotis* and *Cochlearites* have previously been posited to inhabit different niches (Posenato and Masetti, 2012), so it is possible that there was a subtle environmental factor that excluded *Lithiotis* from Moroccan biostromes; alternatively, perhaps *Lithiotis* larvae simply did not disperse to (or become settled in) Moroccan localities.

The abundance of organics and clay to silt-sized siliciclastics within the lithiotid horizons and adjacent depositional environments (particularly in the lower Toarcian) suggests that the Moroccan lithiotids and associated fauna (phaceloid and other corals, *Opisoma*, *Gervilleioperna*, *Mytilloperna*, megalodontid bivalves, and high-spired gastropods) were well suited for life in nearshore settings with a supply of terrestrial effluent. Water clarity was likely poor due to the relatively high concentration of suspended particulates in the water column (particularly the terrigenous debris at Jebel Toksine) and salinity may have fluctuated in the most proximal areas. That said the presence of putatively photosymbiotic (corals and *Opisoma*) and stenohaline (corals and echinoids) organisms suggests that conditions were not extreme (or persistent). Overall, the presence of diverse macrobenthos associated with the lithiotid biostromes suggests a relatively healthy marine ecosystem.

Notably, the co-occurrence of *Cochlearites-Lithioperna* biostromes with corals seems to be related to the phaceloid colony integration, rather than taxonomic specificities. For example, similar lithiotid biostromes (e.g., *Cochlearites* with rare *Lithioperna* and *Opisoma*) at different stratigraphic levels are accompanied by different coral associations at Jebel Toksine (Fig. 9). It is clear from the Moroccan High Atlas that lithiotids and corals occupied niches that allowed for ecological integration. Within the context of lithiotid-dominated constructions, we formulate three non-exclusive mechanisms that could favor the dominance of the phaceloid colonial shape: (1) a high net sedimentation rate; (2) a self-burying of the reefal architecture by feces and pseudofeces of lithiotid facies bivalves (filter feeders); and (3) turbidity, which is easy to accommodate with a lagoonal environment. A functional morphologic approach has been performed for phaceloid scleractinian corals (Hubbard and Pocock, 1972; Hubbard, 1973; see also Sanders and Baron-Szabo, 2005 for a more recent application of these results and additional discussion and references). These studies suggest that due to their peculiar structure, phaceloid corals are more efficient in turbid waters and in environments with high sedimentation rate: they can cope with these stresses because they have a higher vertical growth rate compared to massive colonies. The annual growth rate of a *Phacellophyllia* sample is estimated to have been 3.25 mm per year. This rate is comparable with other Jurassic genera such as Bajocian *Cladophyllia* but is low in comparison to other fast growing genera (9 mm for Bajocian *Thecosmilia* and 10 mm for Oxfordian *Aplosmilia*) and much lower than Recent ramose corals (Geister, 1995; Lathuilière, 2000). The semi-infaunal life mode and “stick-like” shape of *Cochlearites* (and lithiotids in general) has also been interpreted as an adaptation towards high sedimentation rates (e.g. Chinzei et al., 1982; Debeljak and Buser, 1997). Growth rates of approximately 1 cm per year (Chinzei, 1982), 1–1.25 cm per year (Accorsi Benini, 1985), and 2.5 cm per year (Killam et al., 2016) have been reported for lithiotids in Italy.

6.1.4. Did the Moroccan corals and lithiotids have photosymbionts?

The effects of reduced water clarity (i.e., turbidity) and elevated temperatures on organisms with photosymbionts (such as modern scleractinian corals or the bivalve *Tridacna*) are significant. The environmental conditions inferred for Moroccan lithiotids-coral biostromes (i.e., increased turbidity, fine siliciclastics, terrestrial input) are not typically considered favorable for photosymbiosis. Therefore, the prevalence of photosymbiosis in corals and lithiotids in these intervals must be queried.

The coral colonies collected as part of this study are not preserved in their original aragonitic skeletal composition and so neither the fine scale skeletal banding proxy (Frankowiak et al., 2016a) nor the current geochemical proxies (e.g., Frankowiak et al., 2016b; Tornabene et al., 2017) for photosymbiosis could be used. Only the classical morphological approach to assessing photosymbiosis (Coates and Oliver, 1973; Coates and Jackson, 1987) can be applied here. The size of solitary corals from Morocco is not sufficient to confidently prescribe these corals as zooxanthellate corals. Phaceloid corals have a low level of integration (and are sometimes even qualified of pseudocolonial) and so may be either zooxanthellate or azooxanthellate. The measured growth rate of *Phacellophyllia* exactly fits in the overlapping interval between zooxanthellate and azooxanthellate corals of Chevalier (1987). Cerioid forms are not particularly informative to this discussion and display small sizes. Two coral genera exhibit a thamnasterioid colonial structure classically considered as typical of zooxanthellate corals (Coates and Oliver, 1973; Coates and Jackson, 1987); however, an interesting exception to this rule was recently discovered. A cave-dwelling thamnasterioid coral (*Leptoseris*) has lost its zooxanthellae but still displays a small corallum size, often with a single mouth (Hoeksema, 2012). In sum, based on the morphological character of the coral fauna, photosymbiosis was probably present but possibly with a limited efficiency.

Although photosymbiosis has been hypothesized for *Lithiotis* and *Cochlearites* (e.g., Broglio Loriga and Neri, 1976; Accorsi Benini and Broglio Loriga, 1977; Fraser et al., 2004), it has not been conclusively supported (e.g., Posenato and Masetti, 2012; Killam et al., 2016). Furthermore, the environmental conditions inferred for the lithiotid beds studied here (i.e., turbidity, fine siliciclastics, terrestrial input) are not conducive to photosymbiosis. As such, interpretations of lithiotid-coral buildups in this paper do not rely on the assumption of photosymbiosis within this group of bivalves. It is tempting to speculate further on the nature of this relationship; however, due to limitations in our understanding of the paleoecology of these organisms, it is beyond the scope of this paper to interpret further. What is significant, and seems to be uncommon outside of Moroccan examples, is the prevalence of an association between in situ lithiotids and large phaceloid coral colonies acting together as framework builders.

6.2. Biotic changes at the Pliensbachian/Toarcian boundary and T-OAE

Following the almost complete reef collapse at the end-Triassic mass extinction and the subsequent recovery of coral, sponge, and microbial reefs in the Hettangian and Sinemurian stages of the Early Jurassic, reefs built by lithiotids and corals rise to prominence during the Pliensbachian stage (Kiessling, 2010). The Early Jurassic reef record was punctuated by extinctions in the late Pliensbachian-early Toarcian and T-OAE, which were substantial for both coral and lithiotid reef ecosystems (e.g., Flügel and Kiessling, 2002; Lathuilière and Marchal, 2009; Kiessling and Simpson, 2011; Fig. 1). The extinctions of macrobenthic communities have largely been tired to pulses of dysoxia (e.g., Aberhan and Baumiller, 2003), but to date, no evidence of early Toarcian dysoxia/anoxia has been found in the shallow-marine ramps and platforms of Morocco (Krencker et al., 2014, 2015; Bodin et al., 2016). In addition, these lithiotid and lithiotid-coral communities can be found in various sub-environments (i.e., an oligotrophic upper Pliensbachian carbonate platform and a moderately turbid water, lower Toarcian ramp), which indicates some degree of environmental flexibility.

The presence of lithiotid and lithiotid-coral biostromes in the lowermost Toarcian strata (Jebel Toksine) is evidence that these communities survived the Pliensbachian/Toarcian extinction. As recently noted by Posenato et al. (2018), the presence of Toarcian lithiotids contradicts the paradigm that lithiotids were restricted to the Pliensbachian (e.g., Lee and Burgess, 1978). The occurrence of abundant *Lithioperna* and *Cochlearites* biostromes, in association with *Opisoma* and phaceloid corals, in both Pliensbachian and Toarcian stages also suggests that these lithiotid communities were not significantly affected by the Pliensbachian/Toarcian boundary extinction event (at least not in the Central High Atlas and Apulia). The most significant differences between the Pliensbachian and Toarcian lithiotid-coral biostromes are a) the shift from *Lithioperna* to *Cochlearites* as the most common lithiotid, which is also accompanied by an increase in the abundance of *Gervilleioperna* and b) the biotic turnover of the coral fauna. The late Pliensbachian corals at these sites are limited to *Retiophyllia*, *Thamnasteria*, and *Archaeosmilia* (Fig. 4), whereas the coral associations found in the Toarcian sections (Fig. 9) are much more diverse.

The co-occurrence of lithiotids and corals during the Early Toarcian (prior to the T-OAE) is significant because: (1) coral reefs are comparably rare during the Early Toarcian (e.g., Fig. 1A); (2) there is a diversification of numerous solitary coral genera in the Pliensbachian (Lathuilière and Marchal, 2009); (3) the presence of lithiotid-coral reefs indicates a temporal and ecological overlap between coral recovery and the proliferation of large lithiotid bivalves reefs; and (4) the Jebel Toksine corals are the earliest documented substantial and diverse coral associations documented following the Pliensbachian/Toarcian extinction. The data presented here (and ongoing research) suggest an important turnover event at the Pliensbachian/Toarcian boundary for the corals, but perhaps not for the lithiotids and associated bivalve faunas.

As filter feeders, high nutrient settings should have been optimal for the lithiotid fauna. Nevertheless, the bivalves and corals may have had a threshold of siliciclastic tolerance given their absence during periods characterized by the physically-dominated siliciclastic ramp (Krencker et al., 2015). In the lower part of the *Polymorphum* Zone (early Toarcian), a storm-dominated siliciclastic ramp coincides with the Pliensbachian/Toarcian boundary event and lacks any known lithiotid buildups. The brief upper *Polymorphum* interval that saw the development of a mixed-carbonate siliciclastic system is characterized by lithiotid-coral buildups, perhaps as a result of the amelioration of the environmental deterioration associated with the Pliensbachian/Toarcian carbon cycle perturbation and extinction interval (Bodin et al., 2016). These disturbances may have included warming, increased storm intensity (e.g., Krencker et al., 2015), hypercapnia, and an overwhelming influx of siliciclastics as a result of increased continental weathering. Documentation of *Cochlearites* and *Lithioperna* biostromes in the lower Toarcian confirms that lithiotids remained prolific carbonate producers after the Pliensbachian/Toarcian extinction (see also discussion in Trecalli et al., 2012).

Following the re-establishment of nearshore lithiotid communities in the Dades Valley with the return of the mixed carbonate-siliciclastic ramp, lithiotids were seriously diminished by the T-OAE. Even following environmental recovery after the T-OAE, lithiotids never again returned to prominence as important bioconstructors in reef systems. Originally thought to go extinct at the T-OAE, rare lithiotids can still be found in the Toarcian of Morocco following the T-OAE (Bodin, personal observation).

6.3. Comparison with other lithiotid deposits and the significance of Moroccan lithiotid-coral biostromes

A variety of different lithiotid associations, facies, and buildup architectures have been described from localities around the globe (e.g., Bosellini, 1972; Lee, 1983; Park, 1983; Buser and Debeljak, 1996;

Turnšek et al., 2003; Scheibner and Reijmer, 1999; Fraser et al., 2004; Wilmsen and Neuweiler, 2008; Posenato and Masetti, 2012; Della Porta et al., 2014; Bassi et al., 2015; Gale, 2015; Črne and Goričan, 2008; Posenato et al., 2018) with a range of environmental interpretations, from lagoonal to open marine shelf margins (e.g., Fraser et al., 2004). These lithiotid reef mounds and biostromes form the majority of the Pliensbachian reef sites (Fig. 1A).

Based on lithiotid associations from western North America, Italy, and Morocco, Fraser et al. (2004) suggested that non-reef-building taxa were restricted to intertidal and shallow-subtidal (*Gervilleioperna* and *Mytiloperna*) or lagoonal (*Lithioperna*) environments (including some environments interpreted as being oxygen-poor), whereas *Lithiotis* and *Cochlearites* were interpreted to occupy reefal or biostromal subtidal environments (see Fig. 10 of Fraser et al., 2004). The observations of the Moroccan deposits presented here contradict the proposed Fraser et al., 2004 biozonation; instead, we posit that many bivalves had a wider range of environmental tolerances. The "*Lithiotis*" facies bivalve genera observed in this study (i.e., *Cochlearites*, *Lithioperna*, *Gervilleioperna*, *Mytiloperna*, and *Opisoma*) occur in close association with one another. Furthermore, bivalve beds are rarely monospecific (although often one taxa dominates in specific intervals) and typically contain multiple genera with a variety of taxonomic compositions, even within framework units (i.e., corals, *Cochlearites*, and *Lithioperna*). Using a direct application of Fraser et al.'s (2004) genera-specific depositional environment interpretations, a single biostrome (e.g., Fig. 10E) would represent rapid non-Waltherian transitions between reef, shoal, intertidal, and lagoonal environments. Therefore, it is likely that lithiotid associations, particularly *Lithioperna* and *Cochlearites*, can inhabit a variety of sub-environments. We posit that lithiotid associations, particularly *Lithioperna* and *Cochlearites*, could inhabit a variety of sub-environments and thus suggest that "*Lithiotis*" facies bivalves not be used for precise paleoenvironmental biozonations, such as those proposed by Fraser et al. (2004).

Three general types of Early Jurassic reefs occur in Morocco, sponge-microbial reefs, coral reefs, and lithiotid bivalve reefs (Du Dresnay, 1971, 1972, 1977; Park, 1983; Lee, 1983; Scheibner and Reijmer, 1999; El Hammichi et al., 2002; Elmi et al., 2002; Chafiki et al., 2004; Neuweiler and Mehdi, 2001; Wilmsen and Neuweiler, 2008; Charrière et al., 2011; Lathuilière, 2011; Della Porta et al., 2014). Complex Lower Jurassic bivalve-coral mounds are described from Ifrane and Taza (Park, 1983); upper Pliensbachian lithiotid-coral mounds are found at Jebel Azourki (Tizi n' Tizint and Assemsouk; Lee, 1983). Studies of Moroccan lithiotid mounds were highly influenced by descriptions of Italian lithiotid buildups (e.g., Bosellini, 1972), which do not discuss colonial coral and lithiotids growing within the same biostromes or bioherms. When interpreting the Moroccan reefs, the authors proposed generalized models for bivalve mound accumulation within lower intertidal to subtidal environments, with lithiotids primarily in lagoonal environments and phaceloid corals restricted to the subtidal reef-wall margin (e.g., Park, 1983). Recently, late Pliensbachian lithiotid-coral associations were described from a large, isolated platform at Djebel Bou Dahar (Merino-Tomé et al., 2012; Della Porta et al., 2014), where lithiotid biostromes are part of a predominately coral-sponge-microbial platform. This pattern is in stark contrast to the Dades Valley and Ait Athmane sections where lithiotids (*Lithioperna* and *Cochlearites*) are the dominant carbonate-producing benthos and occur with (predominantly phaceloid) corals. Therefore, considerable variation likely exists in the character of lithiotid-coral ecosystems through time, spatially, and along different carbonate profiles (i.e., ramps versus platforms). Reefs containing phaceloid corals have been described from the upper Pliensbachian of other Moroccan localities (e.g., the Jebel Bou Dahar reef, Della Porta et al., 2014; the Liigic reefs of the Guigou block, El Arabi et al., 1987); however, their occurrence throughout the Dades Valley in the early Toarcian (i.e., after the Pliensbachian/Toarcian extinction) has only recently been noted (e.g., Krencker et al., 2015). Early Jurassic communities containing both lithiotids and corals are of particular interest because of their scarce documentation, particularly outside of Morocco, and the profoundly negative impact that Early Jurassic environmental perturbations had on reef builders.

Given our observations here, it is clear that European reefs and lithiotid bioherms/biostromes are distinct from the Moroccan equivalents. One major difference is in the framework-building organisms; Moroccan outcrops seem to lack *Lithiotis* but commonly feature *Cochlearites* and *Lithioperna* growing together with phaceloid corals and other coral colonies. Therefore, new outcrops should be analyzed carefully with detailed study of the relationship between lithiotids and corals; the models established for Italian occurrences should be applied only with great care and consideration. Furthermore, new biostratigraphic and chemostratigraphic data constrain the precise stratigraphic position of Early Jurassic bioherms and biostromes; lithiotid biota persisted as major carbonate producers and biostrome builders across the Pliensbachian/Toarcian boundary in both Italy (Trecalli et al., 2012; Posenato et al., 2018) and Morocco (this study).

7. Conclusions

Early Jurassic lithiotid and lithiotid-coral facies occur in upper Pliensbachian (Ait Athmane) and lower Toarcian (Jebel Toksine) strata in the Central High Atlas Mountains, Morocco. At both localities *Lithioperna*, *Cochlearites*, and (dominantly) phaceloid corals built reefal framestones that form laterally extensive biostromes. The co-occurrence of different bivalve taxa, *Lithioperna*, *Cochlearites*, *Gervilleioperna*, *Mytiloperna*, *Opisoma*, and rare megalodontids (i.e., not monospecific assemblages), as well as in situ associations of lithiotids and corals during this interval is significant due to the rarity of coral reefs and the association of corals and lithiotids during the Early Jurassic. In addition, the coral-lithiotid biostromes described from Jebel Toksine are some of the earliest substantial coral associations documented following the Pliensbachian/Toarcian extinction. Within these biostromes, the dominant lithiotid taxa are variable (laterally and stratigraphically) and the distribution of corals is patchy. Considerable variation likely exists in the character of lithiotid-coral ecosystems through the Early Jurassic as well as in different habitats and geographic regions. Nevertheless, the presence of lithiotids and corals within biostromes/bioherms indicates a temporal and ecological overlap between coral recovery and the proliferation of large lithiotid bivalve reefs. The Moroccan sites are notably distinct from European sites (i.e., the abundance of corals intergrown with lithiotids and lack of *Lithiotis*) and thus require new or modified ecological models for these biostromes and bioherms.

Lithioperna, *Cochlearites*, and their ecosystems persisted from the Pliensbachian, across the Pliensbachian/Toarcian boundary, until the Toarcian Oceanic Anoxic Event; thus lithiotids are not age-diagnostic of the Pliensbachian. Curiously, no *Lithiotis* specimens could be identified in the studied section; in fact, the occurrence of *Lithiotis* in Morocco cannot be verified in the published literature. The persistence of lithiotid taxa (*Lithioperna*, *Cochlearites*) through time and within a variety of paleoenvironments suggests that they may be ecologically flexible and able to survive better than other reef-building taxa. Nevertheless, with the onset of the Toarcian Oceanic Anoxic Event, the conditions for optimal lithiotid growth deteriorated rapidly and the lithiotids lost their foothold as significant bioconstructors and framework builders.

Acknowledgments

The authors would like to thank Jan Danisch for assistance in the field, Jaspal Singh for thin section preparation, and Charlie Kerans for constructive discussions regarding the depositional models. We also thank Aissam El Khlifi, Chief of La Division des Infrastructures Géologiques, Ministère de l'Energie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement, Royaume du Maroc for research and sample export permits. RCM would like to thank Renato Posenato and Daniele Masetti

for leading an informative field trip to multiple Italian lithiotid deposits. Finally, the authors also thank T. Algeo and two anonymous reviewers whose constructive comments greatly improved this manuscript. A large portion of the field work for this paper was supported by a 2015 UT Austin Jackson School of Geosciences seed grant to R. Martindale. This research was also supported in part by a Geological Society of America Graduate Student Research Grant, a Paleontological Society Student Research Grant (Arthur J. Boucot Award), and the Off Campus Research Fund (William R. Muehlberger Field Geology Fund) from the University of Texas at Austin Jackson School of Geological Sciences to H.M. Brame. Stéphane Bodin was supported by the Aarhus Universitets Forskningsfond (ref. AUFF-E-2015-FLS-8-77).

References

Aberhan, M., Baumiller, T., 2003. Selective extinction among Early Jurassic bivalves: a consequence of anoxia. Geology 31 (12), 1077–1080. https://doi.org/10.1130/G19938.1.

Accorsi Benini, C., 1985. The large Liassic bivalves: symbiosis or longevity. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 52 (1), 21–33.

Accorsi Benini, C., Broglio Loriga, C., 1977. Lithiotis Gümbel, 1871 e Cochlearites Reis, 1903. I—revisione morfologica e tassonomica. Boll. Soc. Paleontol. Ital. 16 (1), 15–60.

Bambach, R., 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 34 (1), 127–155. https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.092203.122654.

Bassi, D., Posenato, R., Nebelsick, J., 2015. Paleoecological dynamics of shallow-water bivalve carpets from a Lower Jurassic lagoonal setting, northeast Italy. PALAIOS 30 (10), 758–770. https://doi.org/10.2110/palo.2015.020.

Bassoullet, J.P., Elmi, S., Poisson, F., Cecca, F., Belion, Y., Guiraud, R., Baudin, F., 1993. Mid Toarcian. In: Atlas Tethys, Paleoenvironmental Maps. Becip-Franlab, Rueil-Malmaison, pp. 63–80.

Beauvais, L., 1986. Monographie des madréporaires du Jurassique inferieur du Maroc. Palaeontographica 194A, 1–68.

Blomeier, D.P.G., Reijmer, J.J.G., 1999. Drowning of a Lower Jurassic Carbonate Platform: Jbel Bou Dahar, High Atlas, Morocco. Facies 41 (1). https://doi.org/10.1007/BF02537461.

Bodin, S., Mattioli, E., Fröhlich, S., Marshall, J.D., Boutib, L., Lahsini, S., Redfern, J., 2010. Toarcian carbon isotope shifts and nutrient changes from the northern margin of Gondwana (High Atlas, Morocco, Jurassic): palaeoenvironmental implications. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 297 (2), 377–390. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.08.018.

Bodin, S., Fröhlich, S., Boutib, L., Lahsini, S., Redfern, J., 2011. Early Toarcian source-rock potential in the central high Atlas Basin (Central Morocco): regional distribution and depositional model. J. Pet. Geol. 34 (4), 345–363. https://doi.org/10.1111/j.1747-5457.2011.00509.x.

Bodin, S., Krencker, F.-N., Kothe, T., Hoffmann, R., Mattioli, E., Heimhofer, U., Kabiri, L., 2016. Perturbation of the carbon cycle during the Late Pliensbachian – Early Toarcian: new insight from high-resolution carbon isotope records in Morocco. J. Afr. Earth Sci. 116 (April), 89–104. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2015.12.018.

Bosellini, A., 1972. Paleoecologia Dei Calcari a 'Lithiotis' (Guirassico Inferiore, Prealpi Venete). Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 3 (78), 441–464.

Broglio Loriga, C., Neri, C., 1976. Aspetti paleobiologici e paleogeografici della facies a "Lithiotis" (Giurese inf.). Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 82 (4), 651–706.

Broglio Loriga, C., Posenato, R., 1996. Adaptive strategies of Lower Jurassic and Eocene multivincular bivalves. Boll. Soc. Paleontol. Ital. 3, 45–61.

Burchette, T.P., Wright, V.P., 1992. Carbonate ramp depositional systems. Sediment. Geol. 79 (1–4), 3–57. https://doi.org/10.1016/0037-0738(92)90003-A.

Buser, S., Debeljak, I., 1996. Lower Jurassic beds with bivalves in south Slovenia. Geologija 37–38, 23–62.

Caruthers, A.H., Smith, P.L., Gröcke, D.R., 2013. The Pliensbachian-Toarcian (Early Jurassic) extinction, a global multi-phased event. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 386, 104–118.

Caruthers, A.H., Smith, P.L., Gröcke, D.R., 2014. The Pliensbachian–Toarcian (Early Jurassic) Extinction: a North American Perspective. Geol. Soc. Am. Spec. Pap. 505 (September), 225–243. https://doi.org/10.1130/2014.2505(11).

Chafiki, D., Canérot, J., Souhel, A., Taj Eddine, K., 2004. Les monticules micritiques sinémuriens sur la transversale de Midelt-Errachidia (Haut Atlas central, Maroc). Estud. Geol. 60, 139–152.

Charrière, A., Ouarhache, D., El-Arabi, H., 2011. Le Moyen Atlas. In: Michard, A., Saddiqi, O., Chalouan, A., Rjimati, E., Mouttaqi, A. (Eds.), New geological and mining guidebooks of Morocco, Notes et Mémoires du Service géologique, éditions du service géologique du Maroc, Rabat. 559 (4). pp. 11–107.

Chevalier, J.P., 1987. Ordre des Scléractinaires. In: Grassé, P.P. (Ed.), Traité de Zoologie. 3(3). pp. 403–764.

Chinzei, K., 1982. Morphological and structural adaptations to soft substrates in the Early Jurassic monomyarians Lithiotis and Cochlearites. Lethaia 15, 179–197.

Chinzei, K., Savazzi, E., Seilacher, A., 1982. Adaptational strategies of bivalves living as infaunal secondary soft bottom dwellers. Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh. 164, 229–244.

Coates, A.G., Jackson, J.B.C., 1987. Clonal growth, algal symbiosis, and reef formation by corals. Paleobiology 13 (4), 363–378.

Coates, A.G., Oliver Jr., W.A., 1973. Coloniality in Zoantharian corals. In: Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Oliver Jr.W.A. (Eds.), Animal Colonies - Development and Function Through Time. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsberg, Pennsylvania, pp. 3–27.

Črne, A.E., Goričan, Š., 2008. The Dinaric Carbonate Platform margin in the Early Jurassic: a comparison between successions in Slovenia and Montenegro. Boll. Soc. Geol. It. (Ital. J. Geosci.) 127, 389–405.

Danise, S., Twitchett, R.J., Little, C.T.S., 2015. Environmental controls on Jurassic marine ecosystems during global warming. Geology 43 (3), 263–266.

Debeljak, I., Buser, S., 1997. Lithiotid bivalves in Slovenia and their mode of life. Geologija 40, 11–64.

Della Porta, G., Merino-Tomé, O., Kenter, J.A.M., Verwer, K., 2014. Lower Jurassic microbial and skeletal carbonate factories and platform geometry (Djebel Bou Dahar, High Atlas, Morocco). In: Verwer, K., Playton, T.E., Harris, P.M. (Eds.), Deposits, Architecture, and Controls of Carbonate Margin, Slope and Basinal Settings. SEPM Society for Sedimentary Geology, pp. 237–263. http://sp.sepmonline.org/content/sepsp105/1/SEC11.abstract.

Dera, G., Donnadieu, Y., 2012. Modeling evidences for global warming, Arctic seawater freshening, and sluggish oceanic circulation during the Early Toarcian Anoxic Event. Paleoceanography 27 (2), PA2211.

Dera, G., Neige, P., Dommergues, J.-L., Fara, E., Laffont, R., Pellenard, P., 2010. High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian–Toarcian Ammonites (Cephalopoda). J. Geol. Soc. 167 (1), 21–33. https://doi.org/10.1144/0016-76492009-068.

Du Dresnay, R., 1971. Extension et développement des phénomènes recifaux Jurassique dans le domaine Atlasique Marocain, particulièrement au Lias Moyen. Bull. Soc. Géol. Fr. 13, 46–56.

Du Dresnay, R., 1972. Les phénomènes de bordure des constructions carbonatées du Lias moyen du Haut Atlas oriental (Maroc). C.R académie des sciences de Paris série D 275. pp. 535–537.

Du Dresnay, R., 1977. Le milieu récifal fossile du Jurassique inférieur (Lias) dans le domaine des chaines atlasiques du Maroc. B.R.G.M. éd.: issu du bibliogen. pp. 296–312.

Dunham, R.J., 1962. Classification of Carbonate rocks according to depositional texture. In: Ham, W.E. (Ed.), Classification of Carbonate Rocks. American Association of Petroleum Geologists Memoir. American Association of Petroleum Geologists, pp. 108–121.

El Arabi, H., Canérot, J., Charrière, A., 1987. Reef dynamics and distended tectonics in tilted blocks: the example of the Liigic reefs of the Guigou block (Middle Atlas Causse, Morocco). Arch. Sci. Geneva 40 (3), 259–271.

El Hammichi, F., Elmi, S., Faure-Muret, A., Benshili, K., 2002. Une plate-forme en distension, témoin de phases pré-accrétion téthysienne en Afrique du Nord pendant le Toarcien-Aalénien (synclinal Iguer Awragh-Afennourir, Moyen Atlas occidental, Maroc). C. R. Geosci. 334, 1003–1010.

El Kamar, A., Boutakiout, M., Elmi, S., Sadki, D., Ruget, C., 1997. Foraminifères et Ostracodes Du Lias Supérieur et Du Bajocien de La Ride de Talghemt (Haut-Atlas Central, Maroc). In: Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat. 21. pp. 31–41.

Elmi, S., El Hammichi, F., Benshili, K., Faure-Muret, A., 2002. Découverte de récifs toarciens dans le Moyen Atlas marocain. In: Gaillard, C., Hantzpergue, P. (Eds.), Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon, pp. 102–103.

Embry, A.F., Klovan, J.E., 1971. A Late Devonian reef tract on Northeastern Banks Island, NWT. In: Canadian Petroleum Geology Bulletin. 19.

Ettaki, M., Chellaï, E.H., 2005. Le Toarcien inférieur du Haut Atlas de Todrha–Dadès (Maroc): sédimentologie et lithostratigraphie. Compt. Rendus Geosci. 337 (9), 814–823. https://doi.org/10.1016/j.crte.2005.04.007.

Ettaki, M., Chellaï, E.H., Milhi, A., Sadki, D., Boudchiche, L., 2000. Le Passage Lias moyen–Lias Supérieur dans la Région de Todrha-Dadès: événements Bio-Sédimentaires et Géodynamiques (Haut Atlas Central, Maroc). C. R. Acad. Sci. Ser. IIA Earth Planet. Sci. 331 (10), 667–674. https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)01458-0.

Flügel, E., Kiessling, W., 2002. Patterns of Phanerozoic Reef Crises. http://archives.datapages.com/data/sepm_sp/SP72/Patterns_of_Phanerozoic_Reef_Crises.htm.

Franceschi, M., Dal Corso, J., Posenato, R., Roghi, G., Masetti, D., Jenkyns, H.C., 2014. Early Pliensbachian (Early Jurassic) C-isotope perturbation and the diffusion of the Lithiotis Fauna: Insights from the western Tethys. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 410, 255–263. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.025.

Frankowiak, K., Kret, S., Mazur, M., Meibom, A., Kitahara, M.V., Stolarski, J., 2016a. "Fine-scale skeletal banding can distinguish symbiotic from asymbiotic species among modern and fossil scleractinian corals." Edited by S. Goffredo. PLoS One 11 (1), e0147066. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147066.

Frankowiak, K., Wang, X.T., Sigman, D.M., Gothmann, A.M., Kitahara, M.V., Mazur, M., Meibom, A., Stolarski, J., 2016b. Photosymbiosis and the expansion of shallow-water corals. Sci. Adv. 2 (11).

Fraser, N.M., Bottjer, D.J., Fischer, A.G., 2004. Dissecting 'Lithiotis' bivalves: implications for the Early Jurassic reef eclipse. PALAIOS 19 (1), 51–67. https://doi.org/10.1669/0883-1351(2004)019<0051:DLBIFT>2.0.CO;2.

Frizon de Lamotte, D., Zizi, M., Missenard, Y., Hafid, M., El Azzouzi, M., Maury, R.C., Charrière, A., Taki, Z., Benammi, M., Michard, A., 2008. Chapter 4: the Atlas system. In: Michard, A., et al. (Eds.), Continental Evolution: The Geology of Morocco. Lecture Notes in Earth Sciences. 16. pp. 133–202.

Gale, L., 2015. Microfacies caharacteristics of the Lower Jurassic lithiotid limestone from

the northern Adriatic Carbonate Platform (central Slovenia). Geologija 58 (2), 121–138.
Geister, J., 1995. Sclerochronology of Jurassic Corals: Geological Applications. Publications du Service Géologique du Luxembourg. 29. pp. 150–152.
Geyer, O.F., 1977. Die 'Lithiotis-Kalke' Im Bereich der Unterjurassichen Tethys. Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh. 153, 304–340.
Greene, S.E., Martindale, R.C., Ritterbush, K.A., Bottjer, D.J., Corsetti, F.A., Berelson, W.M., 2012. Recognising ocean acidification in deep time: an evaluation of the evidence for acidification across the Triassic-Jurassic boundary. Earth-Sci. Rev. 113 (1–2), 72–93.
Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M.B., Jacquin, T., de Graciansky, P.-C., Vail, P.R., 1998. Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European basins. In: de Graciansky, P.-C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P.R. (Eds.), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 60. pp. 3–13.
von Hillebrandt, A., 1971. Der Jura in Der Chilenisch-Argentinischen Hochkordillere (25° Bis 32° 30'S). 20(21). pp. 63–87.
Hoeksema, B., 2012. Forever in the Dark: the cave-dwelling azooxanthellate reef coral *Leptoseris troglodyta* sp. n. (Scleractinia, Agariciidae). ZooKeys 228 (October), 21–37. https://doi.org/10.3897/zookeys.228.3798.
Hönisch, B., Ridgwell, A., Schmidt, D.N., Thomas, E., Gibbs, S.J., Sluijs, A., Zeebe, R.E., Kump, L.R., Martindale, R.C., Greene, S.E., Kiessling, W., Ries, J.B., Zachos, J.C., Royer, D.L., Barker, S., Marchitto, T.M.J., Moyer, R.P., Pelejero, C., Ziveri, P., Foster, G., Williams, B., 2012. The Geological Record of Ocean Acidification. Science 335 (6072), 1058–1063.
Hubbard, J.A.E.B., 1973. Sediment-shifting experiments: a guide to functional behavior in colonial corals. In: Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Oliver, W.A. (Eds.), Animal Colonies: Their Development and Function Through Time. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsberg, Pennsylvania, pp. 31–42.
Hubbard, J.A.E.B., Pocock, Y.P., 1972. Sediment rejection by recent scleractinian corals: a key to palaeo-environmental reconstruction. Geol. Rundsch. 61 (2), 598–626.
Insalaco, E., 1998. The descriptive nomenclature and classification of growth fabrics in fossil scleractinian reefs. Sediment. Geol. 118 (1), 159–186. https://doi.org/10.1016/S0037-0738(98)00011-6.
James, N.P., Jones, B., 2016. Origin of Carbonate Sedimentary Rocks. John Wiley & Sons, Inc., Chichester, West Sussex, UK; Hoboken, NJ, USA.
Jenkyns, H.C., 1988. The Early Toarcian (Jurassic) Anoxic Event; stratigraphic, sedimentary and geochemical evidence. Am. J. Sci. 288 (2), 101–151. https://doi.org/10.2475/ajs.288.2.101.
Jenkyns, H.C., 2010. Geochemistry of oceanic Anoxic Events. Geochem. Geophys. Geosyst. 11 (3), Q03004. https://doi.org/10.1029/2009GC002788.
Kershaw, S., 1994. Classification and geological significance of biostromes. Facies 31 (1), 81–91. https://doi.org/10.1007/BF02536934.
Kiessling, W., 2010. Reef expansion during the Triassic: spread of photosymbiosis balancing climatic cooling. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 290 (1), 11–19. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.03.020.
Kiessling, W., Simpson, C., 2011. On the potential for ocean acidification to be a general cause of ancient reef crises. Glob. Chang. Biol. 17 (1), 56–67. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02204.x.
Kiessling, W., Flügel, E., Golonka, J., König, D., Röper, W., Steuding, R., Haas, A., Däßler, R., 2003. The Paleoreefs Project. http://www.paleo-reefs.pal.uni-erlangen.de.
Killam, D., Clapham, M.E., Posenato, R., 2016. Sclerochronology of the Early Jurassic Lithiotid bivalves: searching for symbiosis. In: T150. Topics in Paleoecology: Modern Analogues and Ancient Systems (Posters). Vol. 48 GSA, Denver.
Korte, C., Hesselbo, S.P., 2011. Shallow marine carbon and oxygen isotope and elemental records indicate icehouse-greenhouse cycles during Early Jurassic. Paleoceanography 26 (4). https://doi.org/10.1029/2011PA002160.
Korte, C., Hesselbo, S., Ullmann, C., Dietl, G., Ruhl, M., Schweigert, G., Thibault, N., 2015. Jurassic climate mode governed by ocean gateway. Nat. Commun. 6 (December), 10015. https://doi.org/10.1038/ncomms10015.
Krencker, F.-N., 2016. Impacts of Pliensbachian-Toarcian Paleoenvironmental Changes on Shallow-Water Carbonate Environments in the NW Tethys (PhD Dissertation). Ruhr-Universität Bochum, Straßburg.
Krencker, F.-N., Bodin, S., Hoffmann, R., Suan, G., Mattioli, E., Kabiri, L., Föllmi, K.B., Immenhauser, A., 2014. The Middle Toarcian cold snap: trigger of mass extinction and carbonate factory demise. Glob. Planet. Chang. 117 (June), 64–78. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2014.03.008.
Krencker, F.-N., Bodin, S., Suan, G., Heimhofer, U., Kabiri, L., Immenhauser, A., 2015. Toarcian extreme warmth led to tropical cyclone intensification. Earth Planet. Sci. Lett. 425 (September), 120–130. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2015.06.003.
Lathuilière, B., 2000. Coraux constructeurs du Bajocien inférieur de France. Geobios 33 (1), 51–72. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(00)80149-7.
Lathuilière, B., 2011. Faune corallienne des récifs toarciens du moyen Atlas marocain première approche. Bull. Soc. Geol. Fr. 182, 533–544.
Lathuilière, B., Marchal, D., 2009. Extinction, survival and recovery of corals from the Triassic to Middle Jurassic Time. Terra Nova 21 (1), 57–66. https://doi.org/10.1111/j.1365-3121.2008.00856.x.
Lee, C.W., 1983. Bivalve mounds and reefs of the Central High Atlas, Morocco. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 43 (1–2), 153–168. https://doi.org/10.1016/0031-0182(83)90052-4.
Lee, C.W., Burgess, C.J., 1978. Sedimentation and tectonic controls in the Early Jurassic Central High Atlas Trough, Morocco. Geol. Soc. Am. Bull. 89 (8), 1199–1204. https://doi.org/10.1130/0016-7606(1978)89<1199:SATCIT>2.0.CO;2.
Leinfelder, R.R., Schmid, D.U., Nose, M., Werner, W., 2002. Jurassic Reef patterns - the expression of a changing globe. In: Phanerozoic Reef Patterns. 72. SEPM Special Publication, pp. 465–520.
Little, C.T.S., 1996. The Pliensbachian-Toarcian (Lower Jurassic) extinction event. Geol. Soc. Am. Spec. Pap. 307, 505–512.
Martindale, R.C., Aberhan, M., 2017. Response of macrobenthic communities to the Toarcian Oceanic Anoxic Event in northeastern Panthalassa (Ya Ha Tinda, Alberta, Canada). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 478, 103–120.
Martindale, R.C., Berelson, W.M., Corsetti, F.A., Bottjer, D.J., West, A.J., 2012. Constraining carbonate chemistry at a potential ocean acidification event (the Triassic–Jurassic boundary) using the presence of corals and coral reefs in the fossil record. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 350–352, 114–123.
Martindale, R.C., Foster, R.J., Velledits, F., 2018. The survival, recovery, and diversification of Metazoan reef ecosystems following the End-Permian mass extinction event. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.08.014. (accepted).
Martinez, M., Krencker, F.-N., Mattioli, E., Bodin, S., 2017. Orbital chronology of the Pliensbachian – Toarcian transition from the Central High Atlas Basin (Morocco). Newsl. Stratigr. 50 (1), 47–69. https://doi.org/10.1127/nos/2016/0311.
Merino-Tomé, Ó., Della Porta, G., Kenter, J.A.M., Verwer, K., Harris, P., Adams, E.W., Playton, T.E.D., Corrochano, D., 2012. Sequence development in an isolated carbonate platform (Lower Jurassic, Djebel Bou Dahar, High Atlas, Morocco): influence of tectonics, eustacy and carbonate production. Sedimentology 59 (1), 118–155.
Millar, R.G., 2000. Influence of bank vegetation on alluvial channel patterns. Water Res. J. 36 (4), 1109–1118. https://doi.org/10.1029/1999WR900346.
Nauss, A.L., Smith, P.L., 1988. Lithiotis (Bivalvia) Buildups in the Lower Jurassic of East-Central Oregon, U.S.A. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 65, 253–268.
Neuweiler, F., Mehdi, M., 2001. Facies of Liassic sponge mounds, Central High Atlas, Morocco. Facies 44, 243–264.
Park, R.K., 1983. Lower Jurassic carbonate buildups and associated facies, central and western Morocco. In: Harris, P.M. (Ed.), Carbonate Buildups – A Core Workshop. SEPM Special Publication 4. pp. 328–365.
Pienkowski, G., 2004. The epicontinental Lower Jurassic of Poland. In: Polish Geological Institute Special Papers. 12. pp. 1–154.
Pittet, B., Suan, G., Lenoir, F., Duarte, L.V., Mattioli, E., 2014. Carbon isotope evidence for sedimentary discontinuities in the Lower Toarcian of the Lusitanian Basin (Portugal): sea level change at the onset of the oceanic Anoxic Event. Sediment. Geol. 303 (April), 1–14. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2014.01.001.
Posenato, R., Masetti, D., 2012. Environmental control and dynamics of Lower Jurassic bivalve build-ups in the Trento Platform (Southern Alps, Italy). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 361 (November), 1–13. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.07.001.
Posenato, R., Bassi, D., Trecalli, A., Parente, M., 2018. Taphonomy and evolution of Lower Jurassic lithiotid bivalve accumulations in the Apennine Carbonate Platform (southern Italy). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 489, 261–271. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.10.017.
Roniewicz, E., 1989. Triassic Scleractinian Corals of the Zlambach Beds, Northern Calcareous Alps, Austria. Springer, Verlag, Wien.
Sabatino, N., Vlahović, I., Jenkyns, H.C., Scopelliti, G., Neri, R., Prtoljan, B., Velić, I., 2013. Carbon-isotope record and palaeoenvironmental changes during the Early Toarcian oceanic Anoxic Event in shallow-marine carbonates of the adriatic carbonate platform in Croatia. Geol. Mag. 150 (6), 1085–1102. https://doi.org/10.1017/S0016756813000083.
Sanders, D., Baron-Szabo, R.C., 2005. Scleractinian assemblages under sediment input: their characteristics and relation to the nutrient input concept. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 216 (1–2), 139–181. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.10.008.
Scheibner, C., Reijmer, J.G., 1999. Facies patterns within a Lower Jurassic upper slope to inner platform transect (Jbel Bou Dahar, Morocco). Facies 41 (1), 55–80. https://doi.org/10.1007/BF02537460.
Seilacher, A., 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers [twenty-fourth annual address, delivered 10 March 1983]. Palaeontology 27 (2), 207–237.
Septfontaine, M., 1984. Biozonation (à l'aide des Foraminifères Imperforés) de la Plate-Forme Interne Carbonatée Liasique Du Haut Atlas (Maroc). Rev. Micropaleontol. 27, 209–229.
Souhel, A., Canerot, J., El Bchari, R., Chafiki, D., Charib, A., El Hariri, K., Bouchouata, A., 2000. "The Liassic Carbonate Platform on the Western Part of the Central High Atlas (Morocco): Stratigraphic and Palaeogeographic Patterns." Mémoires Du Muséum National D'histoire Naturelle, Editions du Muséum, Paris, France (1993) (Revue). 182. pp. 39–56.
Stanley Jr., G.D., van de Schootbrugge, B., 2009. The evolution of the coral–algal symbiosis. In: van Oppen, M.J.H., Lough, J.M. (Eds.), Coral Bleaching. Springer Berlin Heidelberg, pp. 7–19. (Ecological Studies 205). https://doi.org/10.1007/978-3-540-69775-6_2.
Suan, G., Mattioli, E., Pittet, B., Lécuyer, C., Suchéras-Marx, B., Duarte, L.V., Philippe, M., Reggiani, L., Martineau, F., 2010. Secular environmental precursors to Early Toarcian (Jurassic) extreme climate changes. Earth Planet. Sci. Lett. 290 (3–4), 448–458. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.12.047.
Tornabene, C., Martindale, R.C., Wang, X.T., Schaller, M.F., 2017. Detecting photosymbiosis in fossil scleractinian corals. Sci. Rep. 7 (1). https://doi.org/10.1038/s41598-017-09008-4.
Trecalli, A., Spangenberg, J., Adatte, T., Föllmi, K.B., Parente, M., 2012. Carbonate

platform evidence of ocean acidification at the onset of the Early Toarcian oceanic Anoxic Event. Earth Planet. Sci. Lett. 357 (December), 214–225. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2012.09.043.

Turnšek, D., Buser, S., Debeljak, I., 2003. "Liassic coral patch reef above the "Lithiotid limestone" on Trnovski gozd plateau, west Slovenia: Liasni koralni kopasti greben na "litiotidnem apnencu" v Trnovskem gozdu, zahodna Slovenija." Razprave IV. razreda SAZU. 44. pp. 285–331.

Warme, J.E., Crevello, P.D., Hazlett, B.A., Atmane, F., Ben Bouziane, M., 1988. Evolution of the Jurassic High Atlas Rift, Morocco: Transtension, Structural and Eustatic Controls on Carbonate Deposition, Tectonic Inversion. Colorado School of Mines Exploration Geosciences Institute Publication (no. 9. S.l.).

Wignall, P.B., Hallam, A., Newton, R.J., Sha, J.G., Reeves, E., Mattioli, E., Crowley, S., 2006. An Eastern Tethyan (Tibetan) record of the Early Jurassic (Toarcian) mass extinction event. Geobiology 4 (3), 179–190. https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2006.00081.x.

Wilmsen, M., Neuweiler, F., 2008. Biosedimentology of the Early Jurassic post-extinction carbonate depositional system, Central High Atlas Rift Basin, Morocco. Sedimentology 55 (4), 773–807. https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2007.00921.x.

Wilmsen, M., Blau, J., Meister, C., Mehdi, M., Neuweiler, F., 2002. Early Jurassic (Sinemurian to Toarcian) ammonites from the central High Atlas (Morocco) between Er-Rachidia and Rich. Rev. Paleobiol. Genève 21, 149–175.

Chapitre 5 :
Analyse des résultats et discussion

Chapitre 5 : Analyse des résultats et discussion :

Le long travail de description et de révision de la taxinomie des coraux du Lias supérieur présenté dans les chapitres 3 et 4 de ce manuscrit de thèse prend tout son sens à la lumière de la première figure présentée dans ce chapitre (figure 5.1), laquelle résume en un coup d'œil les bouleversements subis par ce groupe au passage du Toarcien inférieur. Ce chapitre propose une analyse des assemblages de faunes dans leur ensemble pour le Pliensbachien, le Toarcien pré-TOAE et le Toarcien post-TOAE afin de les comparer et de mesurer l'impact à la fois du passage de la limite entre les deux étages et également du passage de l'évènement de TOAE. Il en ressort un scénario global intégrant les différentes données passées en revue dans le chapitre 1 « Crise Pliensbachien – Toarcien : état de l'art » ainsi que les informations issues des nouvelles données collectées pour cette thèse.

I/ Analyse des résultats :

Avant de proposer une interprétation de la figure 5.1 il nous semble important d'attirer l'attention du lecteur sur trois points qui, s'ils ne sont pas soulevés, pourraient donner lieu à des confusions dans la suite de l'exposé.

Le premier point est que cette figure ne présente que les taxons que nous avons eu l'occasion d'étudier dans le cadre de ce travail, il ne s'agit donc que de taxons possédant une occurrence au Pliensbachien et/ou au Toarcien. Par exemple, un taxon ayant existé à l'Hettangien-Sinémurien et s'étant éteint au passage Sinémurien-Pliensbachien n'apparaîtra pas sur cette figure. De même, les quelques taxons décrits dans la littérature mais dont nous n'avons pas eu l'opportunité de contrôler le matériel type n'ont pas été inclus ainsi que le genre *Margarosmilia* auquel nous avons attribué deux taxons avec doute.

Le deuxième point concerne le niveau de fiabilité de la distinction entre le passage de la limite Pliensbachien-Toarcien et la TOAE au Toarcien inférieur. Malgré nos efforts pour trouver des populations de coraux ayant vécu entre ces deux évènements, nos échantillonnages pour les niveaux correspondants se résument au contenu remanié d'un chenal tidal et de quelques niveaux de biostromes de faible profondeur. Si les taxons que nous y retrouvons ont bien une existence avérée après la limite entre le Plienbachien et le Toarcien, nous ne pouvons en revanche pas considérer de façon absolue que les taxons que nous faisons terminer sur la limite

ne se sont pas également maintenus jusqu'à l'évènement anoxique. Le risque est donc ici de tomber dans un effet « Signor-Lipps » à savoir dans notre cas un biais dû à l'hétérogénéité des échantillonnages en matière de quantité de spécimens et de nature du milieu de dépôt (Signor & Lipps, 1982). Le calibre et la nature des spécimens transportés dans un chenal tidal est très certainement influencé par les contraintes physiques des courants d'eau qui y circulent.

Enfin, le troisième point porte sur le choix de présenter une analyse de répartition des taxons à l'échelle des genres ici et non à l'échelle des espèces. Cela s'explique par les contraintes temporelles de ce travail de thèse. La grande quantité d'espèces traitées multipliée par le temps important d'explorations bibliographiques nécessaire à l'attribution formelle d'un taxon à une espèce nouvelle ou déjà existante au Trias ou au Jurassique (voire dans des cas extrêmes au Crétacé) surpasse largement le temps de travail d'un exercice de thèse en trois ans et nous nous sommes vus contraints d'attribuer certains taxons en « sp. » dans le doute d'une appartenance à une espèce existant dans la littérature hors Pliensbachien et Toarcien. Cette configuration nous prive donc de la possibilité de présenter la répartition biostratigraphique exacte de l'ensemble des espèces identifiées en dehors de tout risque de surestimation des taux d'extinctions et recouvrements d'espèces au passage de la limite.

La figure 5.1 comptabilise 60 genres de coraux parmi lesquels 24 genres voient leur répartition biostratigraphique s'étendre :

- *Paravolzeia*, *Protostylophyllum*, *Astraeomorpha* et *Distichophyllia* voient leur dernière occurrence remonter au Pliensbachien

- *Archaeosmilia*, *Archaeosmiliopsis* et *Hispaniastraea* voient leur dernière occurrence remonter au Toarcien pré-TOAE.

- *Cyathocoenia* et *Phacelophyllia* voient leur dernière occurrence remonter au Toarcien post-TOAE.

- *Calamophylliopsis*, *Pseudodiplocoenia*, *Thamnasteria*, *Trochoplegma* et *Complexastrea* ont leur première occurrence qui remonte au Pliensbachien.

- *Periseris*, *Aggomorphastraea*, *Dimorpharaea*, *Microsolena*, *Diplocoenia*, *Dermosmilia*, *Enallocoenia*, *Latiastrea*, *Latomeandra* et *Vallimeandropsis* voient leur première occurrence remonter au Toarcien.

Parmi ces 60 genres, seuls 19 genres se maintiennent entre la fin du Pliensbachien et le Toarcien post-TOAE ou en d'autres termes, survivent à la période actuellement considérée comme crise biologique de second ordre. Cela représente arrondi à l'entier le plus proche 32% de genres.

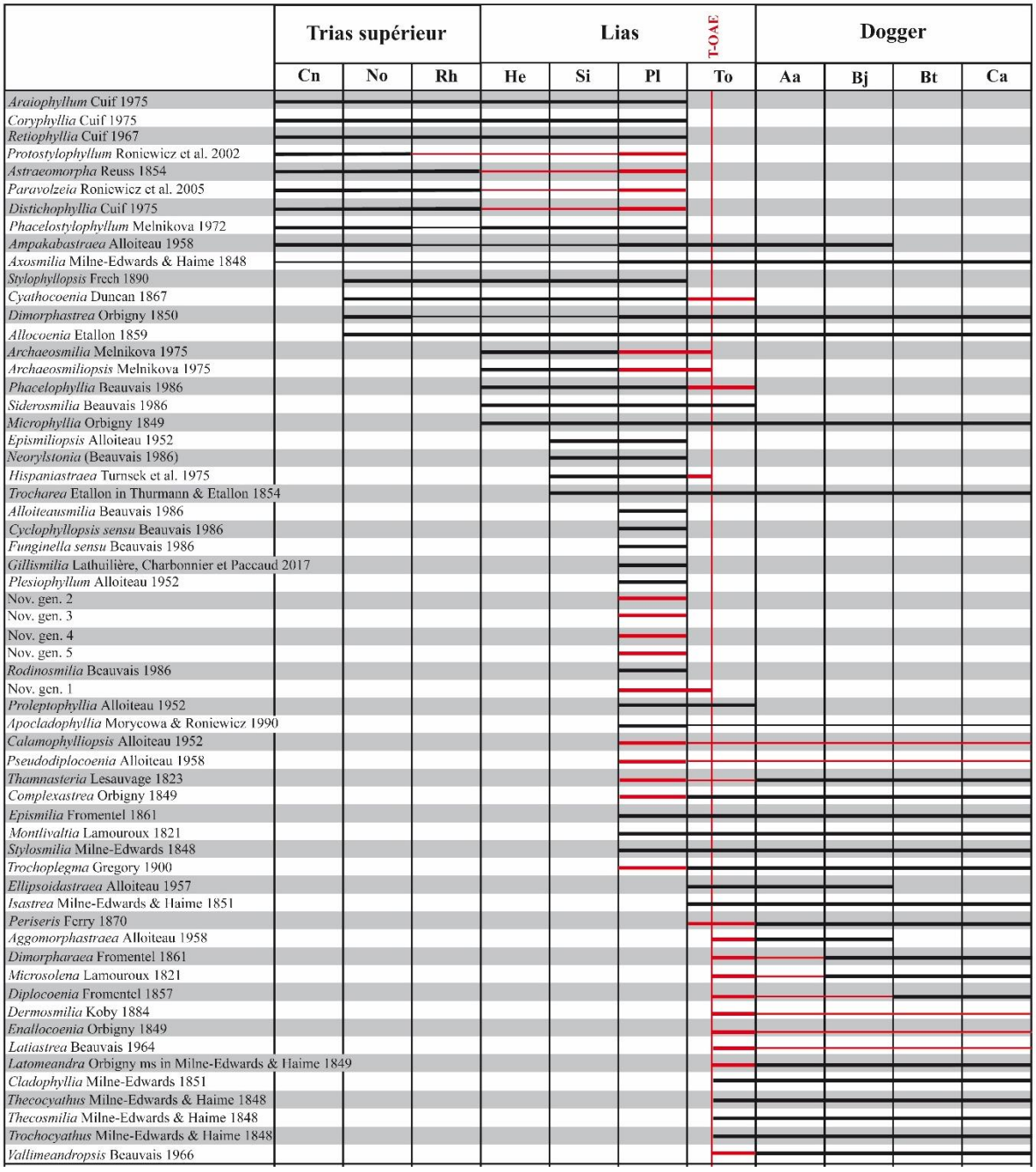


Figure 5.1 : Répartition stratigraphique des genres de coraux connus au Pliensbachien et/ou au Toarcien et étudiés dans le cadre de ce travail de thèse. Les lignes épaisses correspondent aux étages où des spécimens ont été collectés et les lignes fines correspondent à des étages où aucun représentant du genre n'a été retrouvé mais le genre est supposé existant car existant dans des

niveaux stratigraphiques déposés antérieurement et postérieurement. Les parties rouges correspondent aux données apportées par le présent travail.

	Pliensbachien	**Toarcien pré-TOAE**	**Toarcien post-TOAE**
Solitaire	39	4	9
Phacéloïde	14	2	12
Plocoïde	2	1	2
Cérioïde	7	4	13
Thamnastérioïde	3	1	4
Méandroïde	0	0	5
Effectifs cumulés	**65**	**12**	**45**

Tableau 5.1 : Nombre d'espèces pour chacune des grandes morphologies coloniales au Pliensbachien, Toarcien pré-TOAE et Toarcien post-TOAE. Dans les rares cas où la morphologie coloniale varie au sein d'une même espèce, celle-ci est comptabilisée une fois pour chaque morphologie qu'elle peut adopter.

1- Le Pliensbachien :

Sur le terrain, les assemblages de coraux appartenant au Pliensbachien sont largement dominés quantitativement (en diversité et biomasse) par les formes solitaires et phacéloïdes, les formes dites de plus haut niveau d'intégration (plocoïdes, cérioïdes, thamnastérioïdes et méandroïdes)

étant beaucoup plus rares avec des dimensions de colonies très réduites (de l'ordre de quelques centimètres) excepté dans le Moyen Atlas et en Calabre où des formes de haute intégration de plus grande taille ont été observées (*Hispaniastrea*, *Pseudodiplocoenia* et nov. gen. 4 sp. 1, ainsi que quelques formes thamnastérioïdes, cérioïdes et méandroïdes malheureusement non identifiables en raison de leur piètre état de conservation).

Les coraux sont retrouvés en association étroite avec des lithiotidés dans le Haut Atlas du Maroc, mais nous n'avons retrouvé aucune trace de ces bivalves constructeurs en association avec des coraux ni dans le Moyen Atlas, ni en Calabre (on retrouve néanmoins des petits groupements isolés de lithiotidés en bordure de plateforme, loin des bioconstructions, sur le plateau du Guigou). Cela peut s'expliquer par le fait que les populations de coraux échantillonnées dans ces localités se sont établies dans une position plus distale, sous forme d'édifices bioconstruits sur la pente faible d'un grand bloc basculé sans doute un peu compliqué dans le cas du Koudiat Ech Chehem (plateau du Guigou, voir chapitre 4 et El Arabi *et al.,* 1984) par une perturbation tectonique très locale. Dans le cas du bassin de Longobucco (Santantonio 2012, Santantonio *et al.,* 2016) les récifs sont peu développés et accrochés à des paléopentes très abruptes. Dans ces derniers cas (où les lithiotidés sont absents), les formes de haut niveau d'intégration sont davantage représentées en termes de diversité et biomasse.

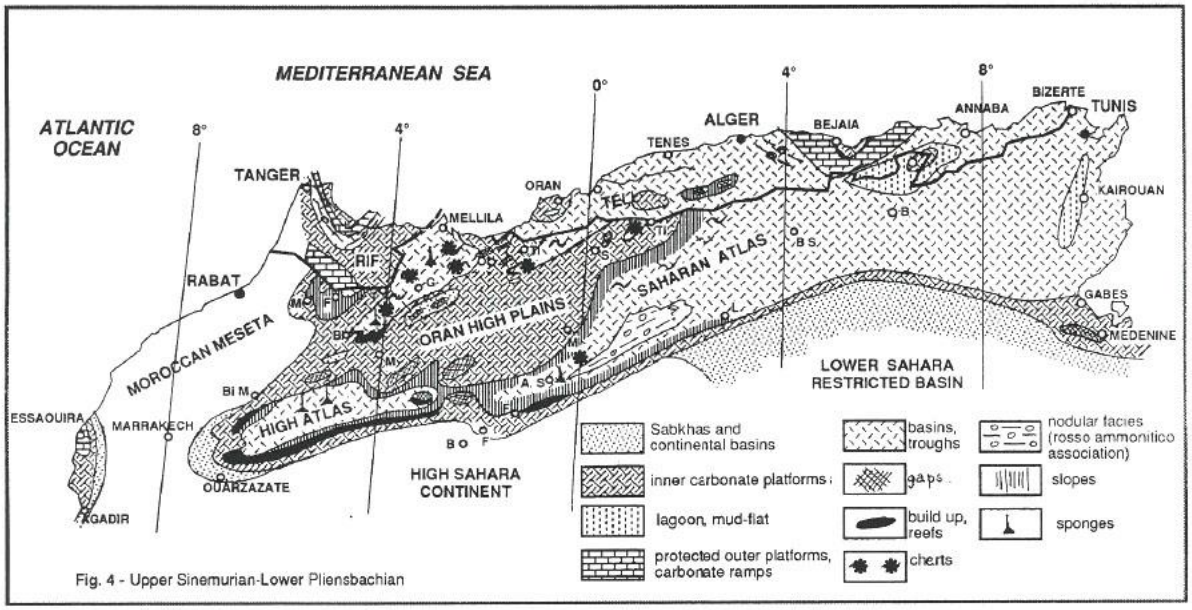


Figure 5.2 : Carte de faciès du Maroc pour la période du passage Sinémurien - Pliensbachien (modifié d'après Elmi 1996). Le Haut-Atlas où l'on retrouve les associations coraux-lithiotidés

est en situation proximale, avec forts apports du continent à l'inverse du Moyen-Atlas qui est en position plus distale.

Les faunes de coraux du Pliensbachien sont constituées en partie de genres qui s'enracinent dans le Trias ou le début du Lias mais contiennent très peu de genres persistant dans le Toarcien et encore moins dans le Jurassique moyen ou supérieur. Les formes phacéloïdes sont en première place en termes de volume et en seconde place en termes de diversité d'espèces (voir figure 5.3) alors que les formes solitaires sont en deuxième place en volume mais dominent largement en diversités spécifique et générique.

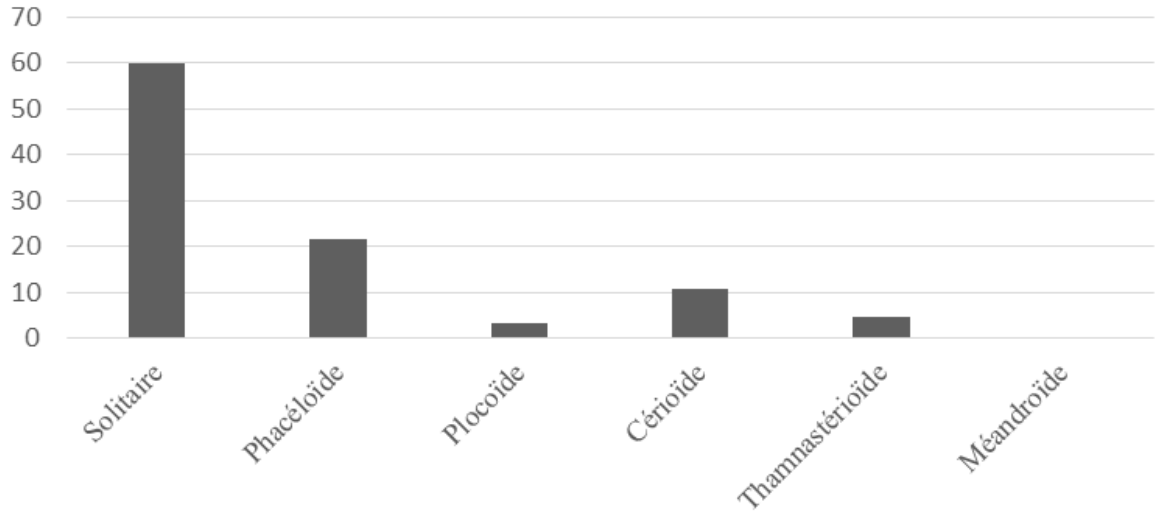


Figure 5.3 : Distribution des espèces de coraux selon leur niveau d'intégration (en %) au Pliensbachien.

Le Pliensbachien est marqué par un phénomène inattendu de radiation avec 21 genres apparaissant au cours de cet étage dont 11 sont exclusivement solitaires et 5 sont phacéloïdes. Parmi ces 21 nouveaux genres, 9 seulement se maintiennent au-delà de la TOAE, dont seulement 3 genres strictement phacéloïdes et 3 genres strictement solitaires.

La question de la photosymbiose reste ouverte pour ces assemblages. Les formes à haut niveau d'intégration y sont rares (les formes méandroïdes, qui sont les seules formes de coraux actuels exclusivement photosymbiotiques, sont totalement absentes des échantillonnages à l'exception de quelques spécimens retrouvés dans le Koudiat Ech Chehem) et les taux de croissance des coraux phacéloïdes ne dépassent pas les taux maximums des coraux avérés azooxanthellés et ne permettent donc pas de trancher. De même, la grande majorité des coraux solitaires ayant

prospéré au Pliensbachien n'apportent pas non plus d'argument en faveur de la photosymbiose, ni par leur taille ni par leurs taux de croissance souvent indéfinis. A première vue, il semble donc tout aussi vraisemblables que les assemblages de coraux du Pliensbachien soient dominés par des formes zooxanthellées ou azooxanthellées.

Néanmoins, quelques éléments font pencher la balance en faveur de populations photosymbiotiques. Premièrement, les formes solitaires de grande taille du genre *Coryphyllia* sont probablement zooxanthellés de par leurs dimensions importantes. D'autre part, les colonies cérioïdes de grande taille du genre *Hispaniastrea* observées en Calabre et Moyen-Atlas présentent quant à elles des variations dans l'organisation des colonies qui évoquent fortement des adaptations morphologiques liées à la captation de la lumière analogues à l'exemple de *M. annularis* exposé en chapitre 2, raison pour laquelle nous les considérons également comme des coraux zooxanthellés. Un autre argument est l'absence totale de coraux autochtones dans le Pliensbachien hémipélagique de la plaine d'Amellagou : on ne les retrouve que dans les olistolithes allochtones issus de la plateforme plus proximale, en association avec des lithiotidés et dans des chenaux à bioclastes où ils sont remaniés sans leur matrice (témoignage d'un remaniement précoce). Cela suggère que parmi les nombreuses formes solitaires et phacéloïdes retrouvées dans ces détachements de plateforme, aucune ne s'est totalement émancipée du besoin de lumière.

Ainsi, les assemblages de coraux du Pliensbachien étaient plus probablement constitués de formes à photosymbiose « atténuée » en cela qu'elle ne permettait pas la mise en place de morphologies de haut niveau d'intégration, conséquence possible de la turbidité des eaux dans ces milieux proximaux. L'exception à la règle est ici la bioconstruction en position distale du Koudiat Ech Chehem dans le Moyen Atlas où des formes cérioïdes, thamnastérioïdes et méandroïdes non identifiables parfois décimètriques ont été observées, suggérant que l'activité photosynthétique était manifestement plus soutenue au sein de ces assemblages. Les coraux qui le constituent bénéficiaient alors d'un environnement éloigné des côtes et donc des apports continentaux, sans compétiteurs et probablement proche de la surface bien éclairée.

L'absence totale de formes méandroïdes dans les échantillonnages en association avec les lithiotidés est un argument supplémentaire en faveur d'une activité photosynthétique réduite ne permettant pas la production de ce type de squelette et témoigne par la même occasion en faveur de l'argument d'eaux fortement chargées de particules en suspension d'origine continentale.

Enfin, le genre solitaire *Proleptophyllia*, abondant et particulièrement diversifié dans le Pliensbachien (nous distinguons 7 espèces au sein du genre) ainsi que les genres phacéloïdes *Phacelophyllia* et nov. gen. 2 (qui sont très fortement représentés en biomasse dans les bioconstructions) sont tous des taxons à structure septale pennulaire. La fonction des pennules en relation avec un régime alimentaire filtreur mise en évidence par Schlichter (1991) à partir du genre actuel *Leptoseris* (voir aussi Gill et al., 2004) ajoute un argument en faveur d'une photosynthèse modérée, supplémentée par un régime mixotrophe et induite par un manque de transparence des eaux.

2- Le Toarcien pré-TOAE :

Aucun récif au sens strict n'a été retrouvé en place dans les niveaux du Toarcien pré-TOAE ce qui rend difficile l'appréciation des formes dominant en volume dans les assemblages. Néanmoins, les analyses de diversité des échantillonnages de coraux remaniés et biostromes révèlent des assemblages de faunes constitués de taxons d'affinités tantôt triasique tantôt du Jurassique moyen / supérieur. Cela suggère un état transitoire pour cette période où des phénomènes d'extinction se produisent simultanément à des phénomènes de radiation.

Les taxons à hauts niveaux d'intégration sont davantage représentés en termes de diversité d'espèces qu'au Pliensbachien (voir Figure 5.3) et, en cumulé, dominent sensiblement les assemblages par rapport aux espèces de solitaires et phacéloïdes.

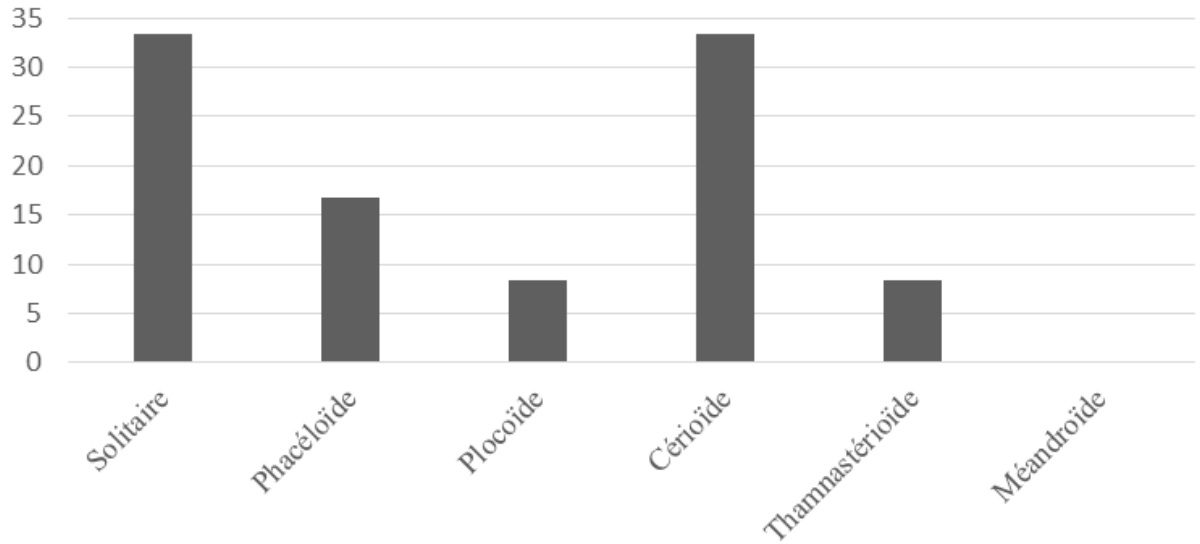


Figure 5.4 : Distribution des espèces de coraux selon leur niveau d'intégration (en %) au Toarcien pré-TOAE.

La question de la photosymbiose amène aux mêmes conclusions que dans le cas du Pliensbachien (voir Brame *et al.* 2018).

D'autre part, le Toarcien pré-TOAE renferme les derniers assemblages importants de lithiotidés observés avant leur déclin au passage de l'évènement anoxique (Brame *et al.,* 2018, Posenato *et al.* 2018).

3- Le Toarcien post-TOAE :

Le Toarcien post-TOAE abrite des récifs de grande taille où les formes de haut niveau d'intégration concurrencent largement les formes phacéloïdes tant en biomasse qu'en diversité (Voir figure 5.4). La majorité des genres formant la diversité de ces assemblages se maintiennent et se diversifient au Jurassique moyen / supérieur.

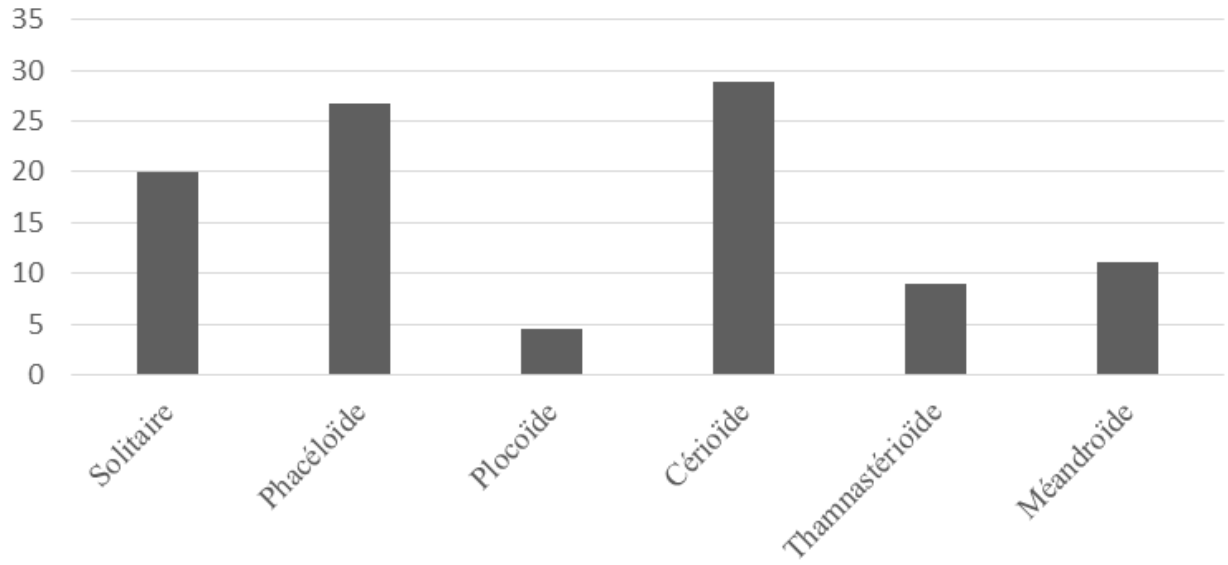


Figure 5.5 : Distribution des espèces de coraux selon leur niveau d'intégration (en %) au Toarcien post-TOAE.

Les formes méandroïdes sont très diversifiées et représentent l'une des formes majoritaires en terme de biomasse et de nombre de spécimens pour deux récifs de grande taille échantillonnés

au Maroc (le Toarcien moyen / supérieur d'Aït Atmane dans la Vallée du Ziz et le Toarcien supérieur d'Aïn Leuh dans le Moyen - Atlas).

L'importance et la taille des formes de haut niveau d'intégration (en particulier les formes méandroïdes) et des bioconstructions ainsi que leur position paléobathymétrique laisse peu de doute quant au caractère à dominance photosymbiotique des assemblages du Toarcien moyen et supérieur. Des genres florissant au Toarcien et connus comme de première importance dans les récifs du Bajocien tels que *Periseris* ou *Isastrea* sont également classiquement considérés comme autotrophes (Lathuilière, 2000).

Si nous considérons le Toarcien dans son ensemble, 16 genres apparaissent au niveau de cet étage.

4- Taux d'extinctions spécifiques et analyse à l'échelle des familles :

L'analyse à l'échelle des familles nous permet une mesure de la disparité au sens où l'entendait Gould (1991) par opposition à la diversité calculée à partir des espèces. Les familles représentent en effet chez les coraux des unités morphologiques et structurales essentiellement fondées sur la diversité des structures septales, aujourd'hui considérées comme les vraies originalités évolutives. Nous constatons que 5 familles d'affinité triasique s'éteignent au passage Pliensbachien - Toarcien (Coryphylliidae, Cuifastreidae, Margarophylliidae, Protoheterastreidae et Reimaniphylliidae) et que deux familles d'affinité Jurassique moyen / supérieur apparaissent après l'évènement anoxique (Caryophylliidae et Rhipidogyridae). La période du Toarcien inférieur pré-TOAE voit aussi le développement de familles d'importance stratégique dans les assemblages du Dogger et du Malm : les Thecosmiliidae, les Microsolenidae, les Stylinidae et les Thamnasteriidae. Ces données confirment le Toarcien pré-TOAE comme une période transitoire alliant extinctions et recouvrements.

Pour finir, sur 107 espèces décrites, seulement 6 sont communes au Pliensbachien et au Toarcien et 3 sont communes au Pliensbachien et au Toarcien post-TOAE. Si nous élargissons la période d'extinction à tout le Toarcien pré-TOAE cela revient à dire que **environ 3% des espèces de coraux considérées ici ont survécu à cet intervalle d'extinction**.

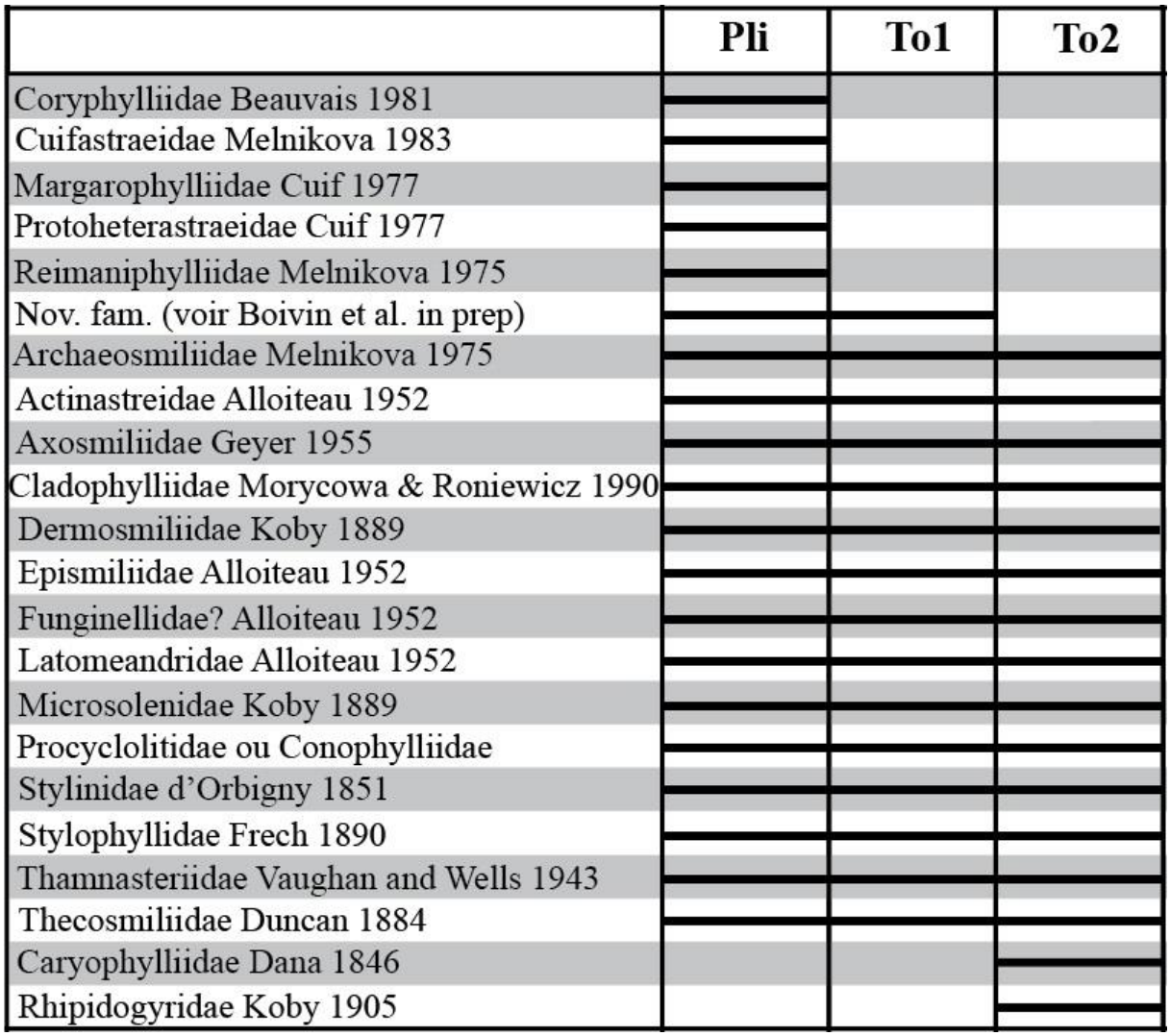


Figure 5.6 : Répartition stratigraphique des familles de coraux rencontrées dans cette étude. Pli = Pliensbachien ; To1 = Toarcien pré-TOAE ; To2 = Toarcien post-TOAE.

La crise prise dans son ensemble parait donc avoir structuré profondément l'évolution des coraux par son impact sur la disparité et sur la diversité du groupe. Les populations coralliennes avant et après la crise sont si différentes qu'on peut les utiliser sans crainte à des fins biostratigraphiques pour distinguer les étages en dépit de la mauvaise réputation du groupe à cet égard.

5- La question des biais d'échantillonnages :

Dans un souci de s'émanciper autant que possible des biais d'échantillonnages et de durée des étages, nous avons comparé les analyses de résultats brutes présentées précédemment avec des résultats pondérés en fonction de la durée des étages (pour le calcul de la diversité) et en fonction de la diversité globale (pour le calcul des taux d'extinction) selon les méthodes

appliquées par Lathuilière et Marchal (2009). Nous avons également effectué ces mesures quantitatives en discriminant Toarcien pré-TOAE et Toarcien post-TOAE, en dépit du risque de comparer l'incomparable en terme de qualité d'échantillonnage.

Aberhan et Kiessling (2002) proposent d'éliminer les singletons des analyses pour minimiser les biais d'échantillonnage. Dans le cas présenté ici, qui propose une analyse des genres, les singletons correspondent aux genres n'incluant qu'une seule espèce elle-même représentée par un seul spécimen. Nous avons donc effectué des mesures pondérées sur les échantillonnages avec et sans les singletons.

Le TOAE commence à la base de la zone à Levisoni, datée à -181.7 Ma (Krencker et al., 2014) et sa durée est estimée à 900 000 ans (Bodin et al., 2011).

Durée des étages calculés d'après la charte stratigraphique internationale 2018 :

Pliensbachien : 190.8 - 182.7 = 8.1 Ma

Toarcien : 182.7 - 174.1 = 8.6 Ma

Toarcien pré-TOAE : 182.7 - 181.7 = 1 Ma

Toarcien post-TOAE : 8.6 - 1.9 = 6.7 Ma

Liste des singletons : *Araiophyllum*, *Archaeosmiliopsis*, *Astraeomorpha*, *Dimorpharaea*, *Gillismilia*, *Microsolena*, *Siderosmilia*.

* Mesure pondérée de la diversité en fonction de la durée des étages avec (1) et sans (2) les singletons pour l'étage du Pliensbachien :

(1)- Nombre de genres dans l'étage / durée de l'étage = 44 / 8.6 = 5.12

(2)- Nombre de genres dans l'étage / durée de l'étage = 41 / 8.6 = 4.77

* Mesure pondérée de la diversité en fonction de la durée des étages avec (1) et sans (2) les singletons pour l'étage du Toarcien :

(1)- Nombre de genres dans l'étage / durée de l'étage = 39 / 8.1 = 4.81

(2)- Nombre de genres dans l'étage / durée de l'étage = 36 / 8.1 = 4.44

* Mesure pondérée de la diversité en fonction de la durée des étages avec (1) et sans (2) les singletons pour le Toarcien pré-TOAE (To1) :

(1)- Nombre de genres dans la période / durée de la période = 26 / 1 = 26

(2)- Nombre de genres dans la période / durée de la période = 25 / 1 = 25

* Mesure pondérée de la diversité en fonction de la durée des étages avec (1) et sans (2) les singletons pour le Toarcien post-TOAE (To2) :

(1)- Nombre de genres dans la période / durée de la période = 35 / 6.7 = 5.22

(2)- Nombre de genres dans la période / durée de la période = 33 / 6.7 = 4.9

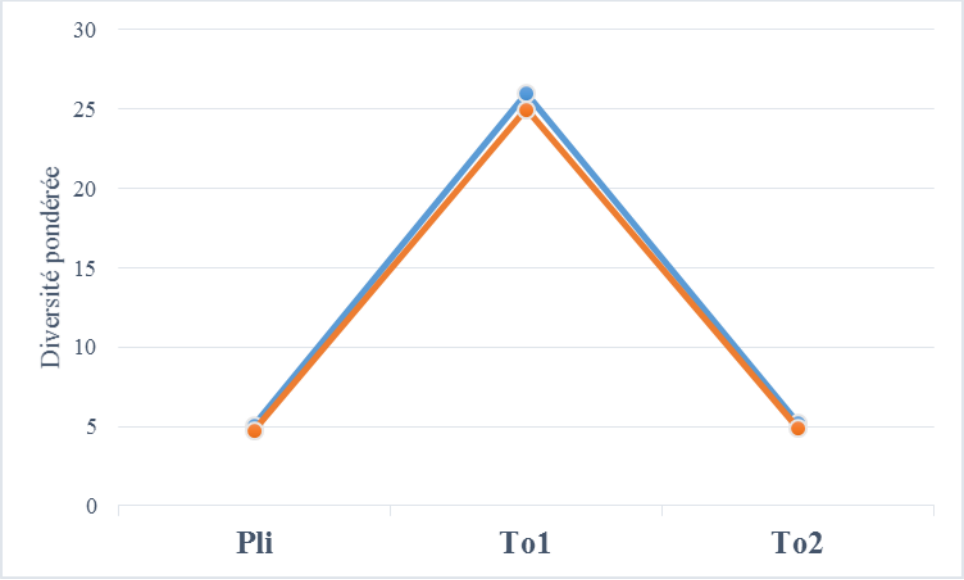


Figure 5.7 : Valeurs pondérées de la diversité pour le Pliensbachien (Pli), le Toarcien pré-TOAE (To1) et le Toarcien post-TOAE (To2) mesurées avec (en bleu) ou sans (en rouge) les singletons.

* Mesure pondérée des extinctions en fonction de la diversité globale avec (1) et sans (2) les singletons pour l'étage du Pliensbachien :

(1)- Nombre d'extinctions en fin d'étage / nombre d'occurrences dans l'étage = 21 / 21 = 1

(2)- Nombre d'extinctions en fin d'étage / nombre d'occurrences dans l'étage = 18 / 20 = 0.9

* Mesure pondérée des extinctions en fonction de la diversité globale avec (1) et sans (2) les singletons pour l'étage du Toarcien :

(1)- Nombre d'extinctions dans l'étage / nombre d'occurrences dans l'étage = 4 / 16 = 0.25

(2)- Nombre d'extinctions dans l'étage / nombre d'occurrences dans l'étage = 3 / 14 = 0.21

* Mesure pondérée des extinctions en fonction de la diversité globale avec (1) et sans (2) les singletons pour le Toarcien pré-TOAE (To1) :

(1)- Nombre d'extinctions dans la période / nombre d'occurrences dans la période = 4 / 3 = 1.33

(2)- Nombre d'extinctions dans la période / nombre d'occurrences dans la période = 3 / 3 = 1

* Mesure pondérée des extinctions en fonction de la diversité globale avec (1) et sans (2) les singletons pour le Toarcien post-TOAE (To2) :

(1)- Nombre d'extinctions dans la période / nombre d'occurrences dans la période = 4 / 13 = 0.31

(2)- Nombre d'extinctions dans la période / nombre d'occurrences dans la période = 4 / 11 = 0.36

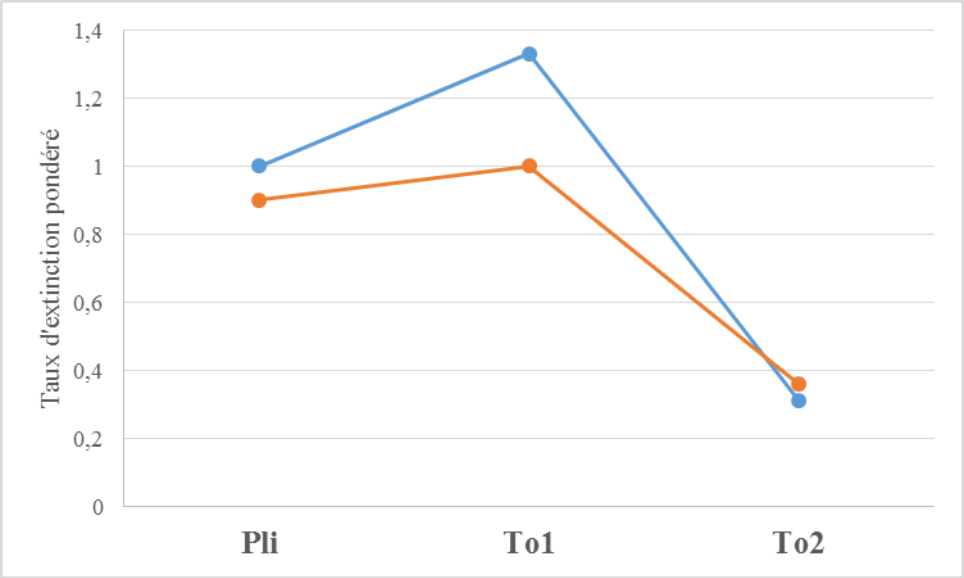


Figure 5.8 : Valeurs pondérées de taux d'extinctions pour le Pliensbachien (Pli), le Toarcien pré-TOAE (To1) et le Toarcien post-TOAE (To2) mesurées avec (en bleu) ou sans (en rouge) les singletons.

Les données pondérées nous donnent donc des taux d'extinctions nettement plus importants pour la fin de l'étage Pliensbachien que pour le Toarcien (la valeur inclut ici le passage de la TOAE et la fin de l'étage), ce qui est en accord avec les résultats issus de l'analyse des données brutes. De même, le Toarcien post-TOAE présente des taux d'extinction bien plus faibles que pour la fin du Pliensbachien et la période pré-TOAE.

La valeur de diversité importante observée au Toarcien pré-TOAE est en accord avec l'idée d'un état transitoire présentant une combinaison de faunes d'affinité pré- et post- crise. Pour les autres périodes nous observons des valeurs de diversités assez homogènes traduisant un état de recouvrement qui se développe simultanément aux pulses d'extinctions.

Nous observons donc des résultats similaires à ceux obtenus à partir des données brutes lorsque nous travaillons avec des données pondérées et également assez semblables entre les données incluant les singletons et celles qui les excluent. Cela s'explique par le fait que les étages du Pliensbachien et du Toarcien sont semblables en durée, que les taxons sont équitablement

répartis entre le Pliensbachien et le Toarcien et que les singletons sont rares et de répartition assez équitable également entre les deux étages.

II/ Discussion :

La compilation des résultats disponibles dans la littérature avec ceux issus de ce travail de thèse nous amène aujourd'hui à proposer un scénario expliquant les remaniements faunistiques survenus pour le groupe des coraux au Pliensbachien puis au Toarcien.

Comme nous l'avons vu au chapitre 1, les mesures isotopiques sur rostres de bélemnites suggèrent d'importantes variations de paléotempératures océaniques au cours du Pliensbachien et du Toarcien inférieur (Rosales *et al.*, 2004 ; Gómez *et al.,* 2010) :

- une première période de températures élevées au Pliensbachien, de la zone à *Uptonia jamesoni* à la zone à *Amaltheus stokesi* inférieure (moyenne de température estimée à 17.9°C dans le bassin Basque) : ces températures semblent propices à la fois au développement du groupe des lithiotidés et au maintien des coraux du Sinémurien dont les genres semblent hérités du Trias dans une proportion importante selon l'interprétation faite de la figure 5-1.

- une seconde période plus froide allant de la sous-zone à *Protogrammoceras celebratum* (zone *A. stokesi*) du Pliensbachien à la zone à *Dactylioceras tenuicostatum* au Toarcien (la température moyenne du Bassin Basque chuterait brusquement à 14°C). Cette période de refroidissement global des eaux océaniques a très certainement entraîné une augmentation des taux de matière organique en suspension dans les eaux, créant des environnements défavorables au maintien des coraux que nous suspectons autotrophes à mixotrophes au Pliensbachien dans les basses latitudes. A l'inverse, les pourtours de la Tethys se sont alors révélés très favorables au développement des lithiotidés que nous supposons hétérotrophes ou mixotrophes (Posenato *et al.,* 2013, Brame *et al.,* 2018). Cela correspond également au moment où les faunes d'Amaltheidae (ammonites) boréales migrent vers le Sud (Meister, 1988 ; Terrinha *et al*., 2002).

- une troisième période de réchauffement rapide au cours de la zone à *Harpoceras serpentinum* où les températures moyennes du Bassin Basque seraient de 21°C. Cette période coïncide avec la disparition des lithiotidés et la libération des niches écologiques jusqu'alors occupées par ces

derniers. Ces évènements, couplés à la mise en place de températures océaniques proches de l'optimum observé chez les coraux actuels, serait à l'origine de la radiation des coraux autotrophes de haut niveau d'intégration qui structurent les récifs du Toarcien post-TOAE.

Nous proposons donc le phénomène de chute de la température au passage Pliensbachien - Toarcien comme moteur principal de la radiation spectaculaire du groupe des lithiotidés sur la même période. Des eaux froides, davantage chargées en matière organique, nous semblent en effet tout à fait propices au développement de ces organismes plutôt interprétés comme ayant un mode alimentaire filtreur.

Toutefois, certains auteurs avancent l'hypothèse d'une photosymbiose pour certains genres de lithiotidés sur la base d'arguments morphofonctionnels (Fraser *et al.*, 2004, Posenato *et al*., 2013). Dans le cas où les lithiotidés auraient été des organismes à activité photosymbiotique, l'hypothèse d'un régime mixotrophe, soutenue également par Posenato (2013) supplémentée par un régime filtreur semblerait alors plus probable.

Les faunes de coraux du Pliensbachien sont largement dominées en biomasse et diversité par les formes solitaires et phacéloides. Dans les environnements actuels, ce type d'assemblage est classiquement associé à des milieux à fort taux de sédimentation (par exemple les environnements lagunaires du Golfe de Gucayanabo sur Cuba décrits par Zlatarski et Martinez Estalella, 1982), attendu que les formes phacéloïdes possèdent des taux de croissance verticale élevés, que les formes solitaires peuvent éviter l'enfouissement si elles sont mobiles ou possédant un forme de « flottaison » sur le sédiment due à leur morphologie, et que ces deux groupes morphologiques possèdent de bonnes aptitudes pour évacuer les excédents de sédiment qui pourraient les ensevelir (Gill *et al*., 1976, Brame *et al.,* 2018).

Les environnements actuels abritant d'importantes populations de bivalves filtreurs (des huîtres par exemple) sont des milieux à forts taux de sédimentation en raison de la production importante de déchets fins et riches en matière organique rejetés par ces organismes qui présentent une forte tendance à s'auto-ensevelir (Stenzel, 1971). Si, via notre compréhension du principe mis en œuvre ici nous faisons une analogie entre l'activité trophique de ces espèces actuelles et l'impact que pourraient avoir des organismes filtreurs tels que les lithiotidés sur leur environnement, nous arrivons à la conclusion que les milieux colonisés par ces organismes devaient aussi présenter de forts taux de sédimentation (les matrices très sombres et fines constituant la fabrique des olistolithes à Amellagou soutiennent cette hypothèse).

Les populations de lithiotidés sont généralement interprétées comme colonisant des milieux plus proximaux que les coraux (*e.g.* Brame *et al.,* 2018) pourtant les assemblages récifaux du Haut Atlas Marocain ne laissent aucun doute sur l'existence de zones de cohabitation entre ces deux groupes. De fait, les populations de coraux solitaires et phacéloïdes semblent tout à fait adaptées à une cohabitation de cette nature car ces formes peuvent croître dans les espaces laissés libres par les bivalves et éviter d'être ensevelies par leurs rejets organiques.

Nous proposons donc ici le succès évolutif du groupe des lithiotidés comme principale cause de la radiation évolutive d'espèces de coraux solitaires et phacéloïdes au Pliensbachien par l'application d'un processus de sélection naturelle classique ayant généré d'importants taux d'apparitions d'espèces adaptées à ces nouveaux environnements proximaux.

Des taux importants d'extinction surviennent ensuite pour les coraux et les lithiotidés au passage Pliensbachien - Toarcien et lors de la TOAE, entraînant pour ce dernier groupe un déclin fulgurant et irréversible au Toarcien menant à sa totale extinction avec le genre *Opisoma* au Jurassique supérieur (Franceschi *et al*., 2014).

La disparition des récifs à lithiotidés après la TOAE libère alors des niches écologiques stratégiques permettant la radiation importante de formes massives à haut niveau d'intégration et la mise en place au cours du Toarcien d'une grande part de la diversité florissant par la suite au Dogger et au Malm.

Conclusions générales et perspectives

Conclusions générales et perspectives

L'objectif principal de ce travail de thèse visait à confirmer ou infirmer l'hypothèse d'une crise biologique survenue pour le groupe des coraux il y a 183 millions d'années, au passage entre les étages Pliensbachien et Toarcien du Jurassique inférieur. Cette perspective impliquait une remise en question de la taxinomie alors en place et admise par les spécialistes comme partiellement insatisfaisante.

Pour ce-faire, la première étape a consisté en la reconsidération de la littérature ainsi que du matériel disponible au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris ayant servi à la réalisation de la taxinomie en place ; pour la plus grande part décrit dans Beauvais, 1986 (il s'est avéré malheureusement que les collections de coraux étaient en délocalisation à ce moment-là et une partie du matériel existant nous a malheureusement échappé - voir Annexe 3). Quelques spécimens de France ont également été retrouvés dans les collections ENSG du Museum-Aquarium de Nancy, dans le matériel de thèse de Philippe Fauré et dans les collections privées de Marc Chesnier.

En parallèle, des missions de terrain ont été organisées dans le Moyen et Haut Atlas du Maroc ainsi qu'en Italie (Nord-Est de Calabre) afin d'augmenter les échantillonnages dans des contextes stratigraphique et sédimentologique bien définis.

Nous avons ainsi échantillonné plus de 345 spécimens identifiables qui, avec des spécimens des collections de musées qui viennent amplement grossir les rangs, ont été attribués après révision de la taxinomie à **107 espèces** distinctes, parmi **60 genres** et au moins **22 familles**.

Au total, 24 genres voient leur répartition biostratigraphique s'étendre à travers cette étude :

- *Paravolzeia*, *Protostylophyllum*, *Astraeomorpha* et *Distichophyllia* voient leur dernière occurrence remonter au Pliensbachien.

- *Archaeosmilia*, *Archaeosmiliopsis* et *Hispaniastraea* voient leur dernière occurrence remonter au Toarcien pré-TOAE.

- *Cyathocoenia* et *Phacelophyllia* voient leur dernière occurrence remonter au Toarcien post-TOAE.

- *Calamophylliopsis*, *Pseudodiplocoenia*, *Thamnasteria*, *Trochoplegma* et *Complexastrea* ont leur première occurrence qui remonte au Pliensbachien.

- *Periseris*, *Aggomorphastraea*, *Dimorpharaea*, *Microsolena*, *Diplocoenia*, *Dermosmilia*, *Enallocoenia*, *Latiastrea*, *Latomeandra* et *Vallimeandropsis* voient leur première occurrence remonter au Toarcien.

Du fait de l'abondance du matériel disponible, notre tendance à regrouper les nombreuses espèces qui ont été générées (en dépit de la considération des variabilités intraspécifiques) par l'approche purement typologique des auteurs nous ayant précédés est en partie masquée par la découverte d'au moins **19 nouvelles espèces**, **5 nouveaux genres** et **1 nouvelle famille** (Boivin *et al.* à paraître). A titre d'exemple, le genre *Proleptophyllia* a subi lors de nos révisions taxinomiques d'importants regroupements : *P. rejuvenescens* et *P. subcylindrica* ont été refondus dans *P. multiradiata*, *P. bilobata* trop mal préservé a été abandonné et *Cyclophyllopsis cornutiformis* a été placé en synonymie de *P. granulum*. Pourtant, ce même genre s'est également vu attribuer deux espèces issues des collections de Paris jusqu'alors affiliées à d'autres genres (*P. fragilis* et *P. punctulum*) et trois nouvelles espèces issues de nos échantillonnages de terrain.

Outre l'assainissement notable de la systématique des coraux du Lias supérieur, cette étude a permis de confirmer l'existence de bouleversements majeurs dans les faunes de ce groupe lors de la crise biologique du Pliensbachien - Toarcien avec **l'extinction de près de 97% des espèces affiliées au Pliensbachien dès la fin du Toarcien inférieur.**

Les observations paléoenvironnementales de terrain et la haute définition du calage stratigraphique des différents sites d'échantillonnages prospectés ont apporté des informations qui nous permettent aujourd'hui de proposer un **scénario d'extinction en deux phases**, étroitement lié à l'existence du groupe de bivalves constructeur que sont les lithiotidés.

Une première phase d'extinction se produit au passage de la limite entre les étages Pliensbachien et Toarcien et une seconde phase d'extinction se produit au passage de l'évènement anoxique du Toarcien inférieur (TOAE).

Les assemblages faunistiques démontrent au Pliensbachien une âpre compétition entre les lithiotidés et les coraux pour les niches écologiques des plateformes internes de l'Ouest téthysien, ce qui entraîne pour les coraux l'application d'une pression évolutive au profit de la diversification des formes solitaires et phacéloïdes et au détriment des formes de plus hauts niveaux d'intégration qui ne se maintiennent que dans des situations plus distales.

La période du Toarcien pré-TOAE apparaît comme un état transitoire entre les assemblages du Pliensbachien (à dominance de formes peu intégrées de forte affinité triasique supplémentées d'une grande diversité de formes solitaires propres à ce seul étage géologique) et les faunes du Toarcien post-TOAE (dominées par des formes d'affinité Jurassique moyen à supérieur de haute intégration formant des biohermes de tailles importantes). Nous observons un recouvrement entre les phénomènes d'extinctions qui se prolongent jusqu'au TOAE et les phénomènes de radiation qui commencent dès le début du Toarcien.

Ce travail démontre également qu'une grande part des genres et familles qui se diversifient et structurent les assemblages de coraux du Dogger et du Malm prennent leurs racines dans le Toarcien moyen/supérieur et donc dans les phénomènes de recouvrements associés à la crise biologique étudiée ici. De par le contraste important entre les caractères des faunes du Pliensbachien et du Toarcien, **les coraux apparaissent pour cette période comme de bons marqueurs biostratigraphiques pour distinguer les étages** en dépit de la mauvaise réputation du groupe à cet égard.

Cette thèse a permis également l'étude approfondie de taxons énigmatiques, en particulier le corail solitaire *Neorylstonia pseudocolumellata* (voir chapitre 4) qui est un exemple flagrant de la singularité des formes adoptées par les coraux solitaires lors de leur cohabitation avec les lithiotidés. Ce taxon d'intérêt stratigraphique (il n'existe qu'au Sinémurien et Pliensbachien) possède une apparence énigmatique car très semblable à celle des coraux rugueux du Paléozoïque. Des analyses statistiques univariées et multivariées sur des mesures morphométriques et des populations d'échantillonnage statistiquement représentatives ont permis de comprendre en détail la singularité structurale de ce corail solitaire.

Les missions de terrain ont soulevé de nombreuses questions et les perspectives d'avancement post-thèse sont multiples :

- Une monographie reprenant toutes les descriptions et révisions taxinomiques avec identification ferme des nouvelles espèces ici laissées en nomenclature ouverte devra être publiée, ainsi que les résultats concernant l'état de crise biologique pour le groupe des coraux, qui devront idéalement être liés aux résultats de la thèse en cours de Simon Boivin à l'Université de Genève sur les recouvrements de coraux à l'Hettangien - Sinémurien.

- La description du matériel italien doit être terminée et devrait être publié dans le cadre d'une étude sédimentologique replaçant ces évènements récifaux dans la logique de dépôt complète et cohérente du bassin de Longobucco.

- Des études structurales des différents édifices observés sur le terrain, en particulier les biohermes d'Amellagou, d'Aïn Leuh et les énigmatiques bioconstructionss du plateau de Guigou mériteraient une étude sédimentologique plus poussée afin de replacer ces édifices dans leur contexte paléoenvironnemental global et de décrire leur structuration faunistique. Les mécanismes de mise en place des édifices tels que les quatre bioconstructions (parmi lesquels le Koudiat Ech Chehem) du plateau de Guigou demeurent aujourd'hui mal compris et il s'agit pour l'heure des édifices bioconstruits parmi les plus volumineux connus au Pliensbachien. Cela pourrait être complété par la prospection des affleurements étudiés par Philippe Fauré et ayant fourni les échantillons des Pyrénées ainsi que du Jebel Bou Dahar que nous n'avons pas pu explorer mais d'où provient une grande part du matériel des musées.

D'une manière générale, un changement d'échelle d'étude par la suite permettrait de compléter les compréhensions apportées par ce travail avec une analyse approfondie de la zonation des faunes de coraux à l'échelle des récifs et de la configuration paléogéographique de ces derniers. La taxinomie révisée ici deviendrait alors un outil précieux permettant de jongler entre les différentes échelles d'études et de créer une cohérence d'ensemble concernant les bouleversements récifaux survenus lors de la crise Pliensbachien-Toarcien.

Enfin, les résultats de ce travail apportent des arguments solides pour reconsidérer la crise Pliensbachien – Toarcien non comme une crise biologique de second ordre mais bien comme une crise majeure de la biodiversité, à l'instar des cinq grandes crises enregistrées dans le registre fossile et de celle actuellement en cours.

Références bibliographiques

-A-

Aberhan, M. 2001. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165(3-4), 375-394.

Aberhan, M. 2002. Opening of the Hispanic Corridor and Early Jurassic bivalve biodiversity. *Geological Society, London, Special Publications*, 194(1), 127-139. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2002.194.01.10

Aberhan, M., & Kiessling, W. 2012. Phanerozoic marine biodiversity: a fresh look at data, methods, patterns and processes. In *Earth and life* (pp. 3-22). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3428-1_1

Ait Addi, A., Benshili, K., Benzaggagh, M., Chafiki, D., El Hariri, K., Elmi, S., Fedan, B., Ibhou, H., & Sadki, D. 2005. Le Jurassique marocain: transversale du Rif à la bordure saharienne. *Livret guide d'excursion du Groupe Français d'Etude du Jurassique*, 1-85.

Alloiteau, J., & Charles, R. P. 1948. Quelques fossiles nouveaux ou peu connus dans le Lias de Provence. *Société d'études paléontologiques et palethnographiques de Provence*.

Alloiteau, J. 1952b. Embranchement des coelentérés. Masson., 1, 376–684. In Piveteau, J. (ed.), *Traité de Paléontologie*. Paris.

Alloiteau, J. 1953. Sur cinq genres nouveaux de madréporaires post-paléozoïques. *Bulletin de la Société géologique de France*, 6:873–887.

Alloiteau, J. 1957. Contribution à la systématique des Madréporaires fossiles (Vol. 1). *Centre national de la recherche scientifique*.

Alloiteau, J. 1958a. Monographie des madréporaires fossiles de Madagascar. *Annales géologiques de Madagascar* 25 (1958a): 1–218.

Almeras, Y., & Moulan, G. 1979. Biostratigraphie des Terebratulidae et des Zeilleriidae du Lias et du Dogger de la région toulonnaise (Var, France). *Geobios*, *12*(6), 893-897. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(79)80006-6

Anderson, T. F., & Arthur, M. A. 1983. Stable isotopes of oxygen and carbon and their application to sedimentologic and paleoenvironmental problems. *SEPM short course* No. 10, pp.1-151. https://doi.org/10.2110/scn.83.01.0000

Arias, C. 2008. Palaeoceanography and biogeography in the Early Jurassic Panthalassa and Tethys oceans. *Gondwana Research*, 14(3), 306-315.

Arias, C. 2009. Extinction pattern of marine Ostracoda across the Pliensbachian-Toarcian boundary in the Cordillera Ibérica, NE Spain: Causes and consequences. *Geobios*, 42(1), 1-15. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2008.09.004

-B-

Baeza-Carratalá, J. F. 2013. Diversity patterns of Early Jurassic brachiopod assemblages from the westernmost Tethys (Eastern Subbetic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 381, 76-91. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.04.017

Bailey, T. R., Rosenthal, Y., McArthur, J. M., Van De Schootbrugge, B., & Thirlwall, M. F. 2003. Paleoceanographic changes of the Late Pliensbachian–Early Toarcian interval: a possible link to the genesis of an Oceanic Anoxic Event. *Earth and Planetary Science Letters*, 212(3-4), 307-320. https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00278-4

Barnes, D. J. 1973. Coral reef project—papers in memory of Dr. Thomas F. Goreau. 12. Growth in colonial scleractinians. *Bulletin of Marine Science*, 23(2), 280-298.

Barrabé, L. 1929. Contribution à l'étude stratigraphique et pétrographique de la partie médiane du Pays Sakalave (Madagascar). *Mémoires de la Société Géologique de France*, Nouvelle Série, 12, 1-269.

Bartolini, A., & Larson, R. L. 2001. Pacific microplate and the Pangea supercontinent in the Early to Middle Jurassic. *Geology*, 29(8), 735-738.

Barrois, C. 1889. Faune du Calcaire d'Erbray (Loire Inférieure). *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, 3:1-348.

Barrois, C. 1898. Des relations des mers dévoniennes de Bretagne avec celles des Ardennes. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 27:231–259.

Bassoullet, J. P., P. Bernier, M. A. Conrad, R. Deloffre, et M. Jaffrezo. Les algues dasycladales du Jurassique et du Crétacé. *Geobios, Mém. sp.* 2 (40 pl 1978): 330 p.

Bassoullet, J. P., & Baudin, F. 1994. Le Toarcien inférieur: une période de crise dans les bassins et sur les plate-formes carbonatées de l'Europe du Nord-Ouest et de la Téthys. *Geobios*, 27, 645-654. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(94)80227-0

Baudin, F., Herbin, J. P., & Vandenbroucke, M. 1990. Mapping and geochemical characterization of the Toarcian organic matter in the Mediterranean Tethys and Middle East. *Organic Geochemistry*, 16(4-6), 677-687.

Baudrimont, A.F. & Beauvais, M. 1962. Sur la présence du genre *Anabacia* Milne Edwards non d'Orbigny dans le Toarcien inf. des Pyrénées catalanes. *Bulletin de la Société géologique de France*, (7), 3:271–273.

Beauvais, L. 1958. Une nouvelle forme de polypier dans le Jurassique supérieur de l'Yonne, *Icaunhelia michelini nov*. gen., *nov*. sp. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 6(6), 621-628. https://doi.org/10.2113/gssgfbull.S6-VIII.6.621

Beauvais, L. 1963. Sur quelques genres de Madréporaires peu connus de l'Argovien supérieur suisse. *Bulletin de la Société géologique de France*, (7) 5:147–153.

Beauvais, L. 1964. Etude stratigraphique et paléontologique des formations à madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'Est du Bassin de Paris. *Mémoires de la Société géologique de France*, 100:1–287.

Beauvais, L. 1966. Révision de quelques madréporaires du Dogger d'Angleterre de la collection Milne Edwards. *Bulletin de la Société géologique de France*, (7) 7 (for 1965):871–875.

Beauvais, L. 1970. Sur quelques genres nouveaux ou peu connus de madréporaires jurassiques. *Eclogae geologicae helvetiae*, 63, 1109-1131.

Beauvais, L. 1971. Essai de répartition stratigraphique des madréporaires du Dogger. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* - Série D, 272:3256–3259.

Beauvais, L. 1978. Révision des topotypes de madréporaires bathoniens de Cutch (Inde). *Annales de Paléontologie (invertébrés),* 64:47–68.

Beauvais, L. 1980. Sur la taxinomie des Madréporaires mésozoiques. *Acta Palaeontologica Polonica*, 25(3-4).

Beauvais, L. 1981. Sur la taxinomie des Madréporaires mésozoïques. *Acta Palaeontologica Polonica*, 25 (1980):345–360.

Beauvais, L. 1986. Monographie des madréporaires du Jurassique inférieur du Maroc. *Palaeontographica, Abteilung*, A 194(1/3):1-68.

Beauvais, L. 1988. Jurassic corals and coral bearing limestones of Thailand and Burma. *CCOP Tech Bull*, 20, 152-184.

Beauvais, M. 1977. Le nouveau sous-ordre des Heterocoeniida. *Mémoires du B.R.G.M*., 89:271–282.

Beauvais, M. 1982. Révision systématique des Madréporaires des couches de Gosau (Crétacé supérieur, Autriche). *Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés, Université Pierre et Marie Curie*.

Becaud, M., Rulleau, L.,& Elmi, S. 2005. Le renouvellement des faunes d'ammonites à la limite Toarcien moyen-Toarcien supérieur dans les domaines du nord-ouest de l'Europe et de la Téthys occidentale. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 176(1), 23-35.

Bellanca, A., Masetti, D., Neri, R., & Venezia, F. 1999. Geochemical and sedimentological evidence of productivity cycles recorded in Toarcian black shales from the Belluno Basin, Southern Alps, northern Italy. *Journal of Sedimentary Research*, 69(2), 466-476. https://doi.org/10.2110/jsr.69.466

Berkowski, B. & Weier, D. 2012. *Hamaraxonia*, a new pseudocolumellate genus of Middle Devonian deep-water Rugosa (Anthozoa) from Morocco. In Denayer, J., Aretz, M. & Poty, E. (Eds). Proceedings of the XIth International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, *Geologica Belgica*, vol.15, n°4:245-253.

Bilotta, M., Venturi, F., & Sassaroli, S. 2010. Ammonite faunas, OAE and the Pliensbachian–Toarcian boundary (Early Jurassic) in the Apennines. *Lethaia*, 43(3), 357-380. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00201.x

Bjerrum, C. J., Surlyk, F., Callomon, J. H., & Slingerland, R. L. 2001. Numerical paleoceanographic study of the Early Jurassic transcontinental Laurasian Seaway. *Paleoceanography*, 16(4), 390-404.

Blainville, D. de. 1830. Zoophytes, p. Levrault., 60, 1–548. In Defrance, J.L.M. (ed.), Dictionnaire des sciences naturelles. Paris.

Bodin, S., Mattioli, E., Fröhlich, S., Marshall, J.D., Boutib, L., Lahsini, S. & Redfern, J. 2010. Toarcian carbon isotope shifts and nutrient changes from the Northern margin of Gondwana (High Atlas, Morocco, Jurassic): Palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297:377-390. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.08.018

Bodin, S., Mattioli, E., Fröhlich, S., Marshall, J. D., Boutib, L., Lahsini, S., & Redfern, J. 2010. Toarcian carbon isotope shifts and nutrient changes from the Northern margin of Gondwana (High Atlas, Morocco, Jurassic): palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297(2), 377-390. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.08.018

Bodin, S., Krencker, F.-N., Kothe, T., Hoffmann, R., Mattioli, E., Heimhofer, U., & Kabiri, L., 2016. Perturbation of the carbon cycle during the late Pliensbachian – Early Toarcian: New insight from high-resolution carbon isotope records in Morocco. *Journal of African Earth Sciences*, vol.116:89-104. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2015.12.018

Bölsche, W. 1866. Die Korallen des norddeutschen Jura und Kreide Gebirges. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft Stuttgart*, 18:439–486.

Boon, J. J. 1983. Organic geochemical studies of Solar Lake laminated cyanobacterial mats. Advances in *Organic Geochemistry* 1981, 207-227.

Boulila, S., Galbrun, B., Huret, E., Hinnov, L. A., Rouget, I., Gardin, S., & Bartolini, A. (2014). Astronomical calibration of the Toarcian Stage: implications for sequence stratigraphy and duration of the early Toarcian OAE. *Earth and Planetary Science Letters*, 386, 98-111. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2013.10.047

Bourne, G., C. 1900. *A Treatise on Zoology. Part II, the Porifera and Coelentera*. Adam & Charles Black. https://doi.org/10.5962/bhl.title.11637

Brahmi,C., Kopp, C., Domart-Coulon, I., Stolarski, J., & Meibom, A., 2012. Skeletal growth dynamics linked to trace-element composition in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 99:146-158. http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2012.09.031

Brame, H. M. R., Martindale, R. C., Ettinger, N. P., Debeljak, I., Vasseur, R., Lathuilière, B., Kabiri, L. & Bodin, S. 2018. Stratigraphic distribution and paleoecological significance of Early Jurassic (Pliensbachian-Toarcian) lithiotid-coral reefal deposits from the Central High Atlas of Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.09.001

Branco, W. 1879. Der untere Dogger Deutsch-Lothringens. *Abhandlungen zur geologischen Spezial-Karte von Elsass Lothringen*, t. II,1879, Texte et Atlas.

Buckman, S. S. 1910. Certain Jurassic (Lias-Oolite) strata of south Dorset; and their correlation. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 66(1-4), 52-89.

Budd, A. F., & Stolarski, J. 2011. Corallite wall and septal microstructure in scleractinian reef corals: comparison of molecular clades within the family Faviidae. *Journal of Morphology*, 272(1), 66-88. https://doi.org/10.1002/jmor.10899

Burgess, S.D., Bowring, S.A., Fleming, T.H. and Elliot, D.H., 2015. High-precision geochronology links the Ferrar large igneous province with early-Jurassic ocean anoxia and biotic crisis. *Earth and Planetary Science Letters*, 415:90–99. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2015.01.037

-C-

Caruthers, A.H., Smith, P.L. & Gröcke, D.R., 2013. The Pliensbachian–Toarcian (Early Jurassic) extinction, a global multi-phased event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386:104-118. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.05.010

Caruthers, A.H., Smith, P.L. & Gröcke, D.R., 2014. The Pliensbachian–Toarcian (Early Jurassic) extinction: A North American perspective. *Geological Society of America Special Papers* 505:225-243. https://doi.org/10.1130/2014.2505(11)

Caswell, B.A., Coe, A.L. & Cohen, A.S. 2009. New range data for marine invertebrate species across the early Toarcian (Early Jurassic) mass extinction. *Journal of the Geological Society*, 166:859–872. https://doi.org/10.1144/0016-76492008-0831.

Cathles, L. M., & Hallam, A. 1991. Stress-induced changes in plate density, vail sequences, epeirogeny, and short-lived global sea level fluctuations. *Tectonics*, 10(4), 659-671.

Chapuis, F., & Dewalque, G. 1853. Description des fossiles des terrains secondaires de la province de Luxembourg (Vol. 25). M. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique.

Charbonnier, S., Audo, D., Caze, B., & Biot, V. 2014. The La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte (Middle Jurassic, France). *Comptes Rendus Palevol*, 13(5), 369-381. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.03.001

Charles, R. P. 1948. Le lias de la Basse Provence Occidentale: étude paléontologique et paléobotanique (Doctoral dissertation, Imprimerie Saint-Claire).

Charrière, A., Ibouh, H., and Haddoumi, H., 2011. The Central High Atlas from Beni Mellal to Imilchil. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 559, vol.4.

Chevalier, J.P. 1987. *Ordre des scléractiniaires*, t.3, fasc. 3:403-764. In Grassé, P.P. (ed.), Traité de Zoologie. Masson.

Christie-Blick, N., Grotzinger, J. P., & Von der Borch, C. C. 1988. Sequence stratigraphy in Proterozoic successions. *Geology*, 16(2), 100-104.

Clémence, M. E., Gardin, S., & Bartolini, A. 2015. New insights in the pattern and timing of the Early Jurassic calcareous nannofossil crisis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *427*, 100-108. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.03.024

Coates, A.G. & Oliver Jr., W.A., 1973. Coloniality in zoantharian corals. In: Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Oliver, W.A. (Eds.), *Animal Colonies: Development and Function Through Time*. Dowden Hutchinson, and Ross, Stroudsburg, pp. 3 – 25.

Colo, G. 1961. Contribution à l'étude du Jurassique du Moyen Atlas septentrional. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 139.

Cuif J.P. 1973: Recherches sur les Madréporaires du Trias. I. Famillle des Stylophyllidae. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Sciences de la Terre)3*, 97, 17, 211-291.

Cuif, J.P. 1974. Recherches sur les madréporaires du Trias. II. Astraeoidea. Révision des genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*. Etude de quelques types structuraux du Trias de Turquie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Sciences de la Terre)*, 275, n°40:293-400.

Cuif, J.P. 1975. Recherches sur les madréporaires du Trias. III. Etude des structures pennulaires chez les madréporaires triasiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (Sciences de la Terre),* 310, n°44:45–127.

Cuif, J. P. 1976. Recherches sur les madréporaires du Trias: répartition systématique des polypiers triasiques (thèse de doctorat).

Cuif, J.P. 1977. Arguments pour une relation phylétique entre les madréporaires paléozoïques et ceux du Trias. Implications systématiques de l'analyse microstructurale des Madréporaires triasiques. *Annales des Sciences naturelles* - 3ème Série, tome LVI:1–54.

Cumings, E. R., & Shrock, R. R. 1928. Niagaran coral reefs of Indiana and adjacent states and their stratigraphic relations. *Bulletin of the Geological Society of America*, 39(2), 579-620.
https://doi.org/10.1130/GSAB-39-579

-D-

Dana, J.D. 1846. Genera of fossil corals of the family Cyathophyllidae. *American Journal of Science*, 1:181-184.

Danise, S., Twitchett, R.J., Little, C.T.S. Clémence, M.-E., 2013. The impact of global warming and anoxia on marine benthic community dynamics: an example from the Toarcian (Early Jurassic). *PLoS ONE* vol.8. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056255

Danise, S., Twitchett, R.J. & Little, C.T.S., 2015. Environmental controls on Jurassic marine ecosystems during global warming. *Geology* 43:263-266. https://doi.org/10.1130/G36390.1

Delbos, J. & Koechlin-Schlumberger. J. 1866 Description géologique et minéralogique du département du Haut-Rhin, 2, 1866-67.

Dera, G., Pellenard, P., Neige, P., Deconinck, J. F., Pucéat, E., & Dommergues, J. L. 2009. Distribution of clay minerals in Early Jurassic Peritethyan seas: palaeoclimatic significance inferred from multiproxy comparisons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271(1-2), 39-51.

Dera, G., Pucéat, E., Pellenard, P., Neige, P., Delsate, D., Joachimski, M. M., Reisberg, L. & Martinez, M. 2009. Water mass exchange and variations in seawater temperature in the NW Tethys during the Early Jurassic: evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. *Earth and Planetary Science Letters*, 286(1-2), 198-207. http://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.06.027

Dera, G., Neige, P., Dommergues, J.-L., Fara, E., Laffont, R. & Pellenard, P., 2010. High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian–Toarcian ammonites (Cephalopoda). *Journal of Geological Society of London*, vol.167:21–33. https://doi.org/10.1144/0016-76492009-068

Diener, C. 1921. Fossilium catalogus : I. Animalia; Pars.13, Cnidaria triadica. Junk. Berlin.

Dommergues, J.-L. & Meister, C., 2017. Ammonites du Jurassique inférieur (Hettangien, Sinémurien, Pliensbachien) d'Afrique du Nord (Algérie, Maroc et Tunisie). Atlas d'identification des espèces. *Revue de paléobiologie du Muséum de Genève*, vol.36(2) :189-367. https://doi.org/10.5281/zenodo.1144068

Dumortier, E. 1874. Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône: partie Lias supérieur (Vol. 4). F. Savy.

Duncan, P.M. 1867. A monograph of the British fossil corals. *Palaeontographical Society Monographs*, 20:1–43.

Duncan, P. M. 1884. A Revision of the Families and Genera of the Sclerodermic Zoantharia, Ed. & H., or Madreporaria (M. Rugosa excepted). Chapters I.-VI. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 18(104-105), 1-204.

Duncan, R., Hooper, P., Rehacek, J., Marsh, J. & Duncan, A. 1997. The timing and duration of the Karoo igneous event, southern Gondwana. *Journal of geophysical Research*, 102:18,127–18,138. https://doi.org/10.1029/97JB00972

-E-

Ebli, O., Vető, I., Lobitzer, H., Sajgó, C., Demény, A., & Hetényi, M. 1998. Primary productivity and early diagenesis in the Toarcian Tethys on the example of the Mn-rich black shales of the Sachrang Formation, Northern Calcareous Alps. *Organic Geochemistry*, 29(5-7), 1635-1647. https://doi.org/10.1016/S0146-6380(98)00069-2

Ehrenberg. 1834. Die Korallenthiere des rothen Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet. Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Korallenthiere im allgemeinen, und besonders des rothen Meeres. *Physicalische abhanblungen der königlischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 225–380.

El Arabi, H. Canerot, J. & Charrière A. 1987. Dynamique récifale et tectonique distensive en blocs basculés: l'exemple des récifs liasiques du bloc du Guigou (Causse moyen atlasique-Maroc). *Archives des Sciences de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 259-271.

Eliášová, H. 1976. Familles Placosmiliidae Alloiteau, 1952 et Misistellidae nov. fam. (Hexacorallia) des calcaires de Stramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie). *Casopis pro mineralogii a geologii*, 21, 337-347.

Elmi, S. 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 19, 1-845.

Elmi, S., Gabilly, J., Mouterde, R., Rulleau, L., & Rocha, R. B. 1994. L'étage Toarcien de l'Europe et de la Téthys; divisions et corrélations. *Geobios*, 27, 149-159.

Elmi, S. 1996. Stratigraphic correlations of the main Jurassic events in the Western Mediterranean Tethys (western Algeria and eastern Morocco). In Retrospective Collection (Vol. 19, pp. 343-358). *Trans Tech Publications*.

Elmi, S., Rulleau, L., Gabilly, J., & Mouterde, R. (1997). Toarcien. Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: Pau, *Bulletin du Centre de recherche ELF Exploration Production, mémoire*, 17, 25-36.

Emmrich, A. 1853. Geognostische Beobachtungen aus den östlichen bayerischen und den angränzenden österreichischen Alpe. *Jahrbuch der [Kaiserlich-Königlichen] Geologischen Reichanstalt*, 4:326–394.

Etallon, A. 1859. Etudes paléontologiques sur le Haut-Jura. Rayonnés du Corallien. *Mémoires de la Société d'Emulation du département du Doubs*, (3), 3:401–553.

Etallon, A. 1862. Additions et rectifications (supplément aux rayonnés du Corallien du Haut Jura). *Mémoires de la Société d'Émulation du Doubs*, (3):216–244 ou 1–28.

Etallon, A. 1864. Classe des Polypes. Lethea Bruntrutana, ou études paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura bernois et, en particulier, sur les en virons de Porrentruy. *Neue Denkschriften der allgemeinen Schweitzerischen Gesellschaft für Naturwissenschaften*, 20, 357-464.

Ettaki, M., Chellai, E. H., Milhi, A., Sadki, D. & Boudchiche, L., 2000. Le passage Lias moyen-Lias supérieur dans la région de Todrha-Dades : événements bio-sédimentaires et géodynamiques (Haut Atlas central, Maroc). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences* - Series IIA - Earth and Planetary Science, vol.331, n°10:667–674. https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)01458-0

Ezaki, Y., 1998. Paleozoic Scleractinia: progenitors or extinct experiments? *Paleobiology* 24 (2), 227–234. https://doi.org/10.1666/0094-8373(1998)024[0227:PSPOEE]2.3.CO;2

Ezaki, Y., 2000. Palaeoecological and phylogenetic implications of a new scleractiniamorph genus from Permian sponge reefs, south China. *Palaeontology* 43 (2), 199–217. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00124

-F-

Fauré, P. 2002. Le Lias des Pyrénées. *Strata* 39 : 1–365, 366–760.

Farrimond, P., Eglinton, G., Brassell, S. C., & Jenkyns, H. C. 1988. The Toarcian black shale event in northern Italy. *Organic geochemistry*, 13(4-6), 823-832. https://doi.org/10.1016/0146-6380(88)90106-4

Fedorowski, J. 1970. Some Upper Visean columnate tetracorals from the Holy Cross Mountains (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, 15.

Fedorowski, J. 1974. The Upper Palaeozoic tetracoral genera *Lophophyllidium* and *Timorphyllum*. *Palaeontology*, vol. 17, part 3:441-473.

Fedorowski, J. 1997. Rugosa and Scleractinia-a commentary on some methods of phylogenetic reconstructions. *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 42, 446-456.

Ferry de, H. 1870. Polypiers nouveaux ou peu connus. *Annales de l'Académie de Mâcon*, 9:189–206.

Fischer, J. C. 1969. Géologie, paléontologie et paléoécologie du Bathonien au Sud-Ouest du Massif ardennais. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* sér. C, t. 20, 1-319.

Flugel, E., & Kiessling, W. 2002. Patterns of Phanerozoic reef crises. *Special Publication-SEPM*, 72, 691-734.

Fraguas, Á., & Young, J. R. 2011. Evolution of the coccolith genus *Lotharingius* during the Late Pliensbachian-Early Toarcian interval in Asturias (N Spain). Consequences of the Early Toarcian environmental perturbations. *Geobios*, *44*(4), 361-375. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.10.005

Franceschi, M., Dal Corso, J., Posenato, R., Roghi, G., Masetti, D., & Jenkyns, H. C. 2014. Early Pliensbachian (Early Jurassic) C-isotope perturbation and the diffusion of the *Lithiotis* Fauna: insights from the western Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 410, 255-263. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.025

Fraser, N. M., Bottjer, D. J., & Fischer, A. G. 2004. Dissecting "*Lithiotis*" bivalves: implications for the Early Jurassic reef eclipse. *Palaios*, *19*(1), 51-67. https://doi.org/10.1669/0883-1351(2004)019<0051:DLBIFT>2.0.CO;2

Frech, F. 1890. Die Korallenfauna der Trias, 1. Die Korallen der Juvavischen Triasprovinz. *Palaeontographica*, 37:1–116.

Fromentel de, E. 1856. Note sur les polypiers fossiles de l'étage portlandien de la Haute-Saône. *Bulletin de la Société géologique de France*, 13:851–865.

Fromentel de, E. 1857. Description des fossiles de l'étage Néocomien. *Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de l'Yonne*, 1–78.

Fromentel de, E. 1861. Introduction à l'étude des polypiers fossiles. *Mémoire de la Société d'Emulation du département du Doubs*, 1–357.

Fromentel de, E. & Ferry de, H. 1865-1869. Zoophytes, terrains jurassiques. *Paléontologie française*.

-G-

Gabilly, J. & Lafuste, J. 1957. *Paleomillepora liasica* nov.gen. nov. sp. hydrozoaire nouveau du Lias de Vendée. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 6, t.7:355–360 pl. 24 b.

Gautret, P., Cuif, J. P., & Freiwald, A. 1997. Composition of soluble mineralizing matrices in zooxanthellate and non-zooxanthellate scleractinian corals: biochemical assessment of photosynthetic metabolism through the study of a skeletal feature. *Facies*, 36(1), 189-194. https://doi-org.bases-doc.univ-lorraine.fr/10.1007/BF02536884

Garwood, E. J. 1913. The Lower Carboniferous succession in the north-west of England. Q. J. *Geological Society of London*, 68:449-586.

Geyer, O. F. 1955. « Korallen Fauna aus dem oberen Jura von Portugal ». *Senckenbergiana Lethaea* 35 (1955a): 317-56.

Gill, G. A. 1967. Quelques précisions sur les septes perforés des Polypiers mésozoïques. *Mémoires de la Société Géologique de France* (ns), 46, 58-81.

Gill, G. A., & Coates, A. G. 1977. Mobility, growth patterns and substrate in some fossil and recent corals. *Lethaia*, 10(2), 119-134. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1977.tb00601.x

Gill, G. A. 1977a. Essai de regroupement des Stylines (Hexacorallaires) d'après la morphologie des bords internes de leurs septes. *Mémoire du Bureau de recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.)* 89: 283-295.

Gill, G. A., Santantonio, M., & Lathuilière, B. 2004. The depth of pelagic deposits in the Tethyan Jurassic and the use of corals: an example from the Apennines. *Sedimentary Geology*, 166(3-4), 311-334. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2004.01.013

Goldfuss, A. 1826. Petrefacta germaniae (1,1)Arnz. Arnz, Düsseldorf.

Gómez, J. J., Goy, A., & Canales, M. L. 2008. Seawater temperature and carbon isotope variations in belemnites linked to mass extinction during the Toarcian (Early Jurassic) in Central and Northern Spain. Comparison with other European sections. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 258(1-2), 28-58.

Gómez, J. J., & Arias, C. 2010. Rapid warming and ostracods mass extinction at the Lower Toarcian (Jurassic) of central Spain. *Marine Micropaleontology*, 74(3-4), 119-135.
https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2010.02.001

Gómez, J. J., & Goy, A. 2011. Warming-driven mass extinction in the Early Toarcian (Early Jurassic) of northern and central Spain. Correlation with other time-equivalent European sections. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 306(3-4), 176-195.

Goričan, Š., Carter, E.S., Guex, J., O'Dogherty, L., De Wever, P., Dumitrica, P., Hori, R.S., Matsuoka, A. & Whalen, P.A., 2013. Evolutionary patterns and palaeobiogeography of Pliensbachian and Toarcian (Early Jurassic) Radiolaria. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386:620-636. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.06.028

Gould, S. J. 1991. La vie est belle. Vol. Paris, 391 p. Seuil ed.

Goy, A., Comas-Rengifo, J., Gomez, J., Gonzales, J., Herrero, C., Palencia, A., Perilli, N., & Rodrigo, A. 2006. The Pliensbachian/Toarcian boundary in the Almonacid de la Cuba section (Iberian Range, Spain). *Volumina Jurassica*, 4(4), 164-166.

Gregory, J. W. 1900. The Jurassic fauna of Cutch, The corals. *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica*, ser., 9, 2, 12-196.

Guex, J. 1972. Observation sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 71, 463-476.

Guex, J., Morard, A., Bartolini, A., & Morettini, E. 2001. January. Discovery of an important stratigraphic gap at the Domerian - Toarcian limit : Palaeo - oceanographic implications. *Bulletin de la société vaudoise des sciences naturelles*, 87.3:277 – 284.

Guex, J., Bartolini, A., Spangenberg, J., Vicente, J.-C. & Schaltegger, U., 2012. Ammonoid multi-extinction crises during the Late Pliensbachian-Toarcian and carbon cycle instabilities. *Solid Earth Discussions* 4:1205-1228. https://doi.org/10.5194/sed-4-1205-2012

Guex, J., Pilet, S., Müntener, O., Bartolini, A., Spangenberg, J., Schoene, B., Sell, B., & Schaltegger, U. (2016). Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction. *Scientific reports*, 6, 23168.

Guillocheau, F. 1991. Modalités d'empilement des séquences génétiques dans un bassin de plate-forme (Dévonien armoricain): nature et distorsion des différents ordres de séquences de dépôts emboîtées. *Bulletin du Centre de Recherche Exploration Production. Elf-Aquitaine*, 15(2), 383-410.

Guillocheau, F., Robin, C., Allemand, P., Bourquin, S., Brault, N., Dromart, G., Friedenberg, G., Garcia, J.-P., Gaulier, J.-M., Gaumet, F., Grosdoy, B., Hanot, F., Le Strat, P., Mettraux, M., Nalpas, T., Prijac, C., Rigollet, C., Serrano, O., Vairon, J. & Grosdoy, B. 2000. Meso-Cenozoic geodynamic evolution of the Paris Basin: 3D stratigraphic constraints. *Geodinamica Acta*, 13(4), 189-245.

-H-

Haeckel, E. 1866. Generelle morphologie der organismen. Allgemeine grundzüge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte descendenztheorie. *Zweiter band: allgemeine entwicklungsgeschichte der organismen.* Verlag von Georg Reimer.

Hahn, F. 1911. Neue Funde in nordalpinen Lias der Achenseagegend und bei Ehrwald. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paläontologie,* Beilage Band 32:537-557.

Hallam, A. 1985. A review of Mesozoic climates. *Journal of the Geological Society*, 142(3), 433-445.

Hallam, A. 1986. The Pliensbachian and Tithonian extinction events. *Nature*, 319(6056), 765.

Hallam, A. 1987. Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiology*, *13*(2), 152-168.

Hallam, A. 1993. Jurassic climates as inferred from the sedimentary and fossil record. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* B, 341(1297), 287-296. https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0114

Hallam, A. 1994. An Outline of Phanerozoic Biogeography, Oxford University Press, Oxford, 246 pp.

Hallam, A. 1997. Estimates of the amount and rate of sea-level change across the Rhaetian—Hettangian and Pliensbachian - Toarcian boundaries (latest Triassic to early Jurassic). *Journal of the Geological Society*, 154(5), 773-779.

Haq, B. U., Hardenbol, J., & Vail, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156-1167.

Haq, B. U., Vail, P. R., Hardenbol, J., Van Wagoner, J. C., & Matthews, R. K. 1988. Sea Level History: Response. *Science*, 241(4865), 596-599.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4:9 pp.

Hanzo, M., & Espitalié, J. 1993. Relation entre matière organique et sédimentation, dans le Lias de Lorraine (France). *Comptes rendus de l'Académie des* sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre, 316(7), 945-950.

Hanzo, M., & Espitalié, J. 1994. Relationship between organic matter and sedimentation in the Lias of Lorraine (France). In *Hydrocarbon and Petroleum Geology of France* (pp. 121-136). Springer, Berlin, Heidelberg.

Harries, P. J., Kauffman, E. G., & Hansen, T. A. (1996). Models for biotic survival following mass extinction. *Geological Society, London, Special Publications*, 102(1), 41-60. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1996.001.01.03

Harries, P.J. & Little, C.T.S. 1999. The early Toarcian (early Jurassic) and the Cenomanian - Turonian (late Cretaceous) mass extinction : similarities and contrasts. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 154:39-66. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00086-3

Hermoso, M. 2007. Les perturbations environnementales au cours du Toarcien inférieur. Apport de l'étude sédimentologique et géochimique de séries boréales et Ouest-Téthysiennes (thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6)).

Hesselbo, S. P., Gröcke, D. R., Jenkyns, H. C., Bjerrum, C. J., Farrimond, P., Bell, H. S. M., & Green, O. R. 2000. Massive dissociation of gas hydrate during a Jurassic oceanic anoxic event. *Nature*, 406(6794), 392.

Hesselbo, S. P., Jenkyns, H. C., Duarte, L. V., & Oliveira, L. C. 2007. Carbon-isotope record of the Early Jurassic (Toarcian) Oceanic Anoxic Event from fossil wood and marine carbonate (Lusitanian Basin, Portugal). *Earth and Planetary Science Letters*, *253*(3-4), 455-470. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2006.11.009

Hill, D. 1981. *Coelenterata Suppl. I. Rugosa and tabulate*. In Moore, R.C. & Teichert C. (eds), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G, Echinodermata 2*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas.

Hinnov, L. A., & Park, J. J. 1999. Strategies for assessing Early--Middle (Pliensbachian--Aalenian) Jurassic cyclochronologies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 357(1757), 1831-1859. https://doi.org/10.1098/rsta.1999.0403

Hou, X. G., Stanley, G., Zhao, J., & Ma, X. Y. 2005. Cambrian anemones with preserved soft tissue from the Chengjiang biota, China. *Lethaia*, 38(3), 193-203. https://doi.org/10.1080/00241160510013295

Hudson, R. G. S., & Platt, M. I. (1927). III. On the Lower Carboniferous corals: The development of *Rylstonia benecompacta*, gen. et. sp. n. *Journal of Natural History*, *19*(109), 39-48.

-I-J-

Ikeda, M., & Tada, R. 2013. Long period astronomical cycles from the Triassic to Jurassic bedded chert sequence (Inuyama, Japan); Geologic evidences for the chaotic behavior of solar planets. *Earth, Planets and Space*, 65(4), 351-360.

Ikeda, M. & Hori, R.S. 2014. Effects of Karoo–Ferrar volcanism and astronomical cycles on the Toarcian Oceanic Anoxic Events (Early Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 410:134–142. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.026.

Jenkyns, H.C. 1985. The Early Toarcian and Cenomanian-Turonian anoxic events in Europe: comparisons and contrasts. *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, 74/3:505-518. https://doi.org/10.1007/BF01821208

Jenkyns, H.C. & Clayton, C.J. 1986. Black shales and carbon isotopes in pelagic sediments from the Tethyan Lower Jurassic. *Sedimentology*, 33:87-106. https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1986.tb00746.x.

Jenkyns, H.C. 1988. The early Toarcian (Jurassic) anoxic event; stratigraphic, sedimentary and geochemical evidence. *American Journal of Science*, 288:101-151. https://doi.org/10.2475/ajs.288.2.101

Jenkyns, H. C., & Clayton, C. J. 1997. Lower Jurassic epicontinental carbonates and mudstones from England and Wales: chemostratigraphic signals and the early Toarcian anoxic event. *Sedimentology*, 44(4), 687-706.

Jenkyns, H. C., Gröcke, D. R., & Hesselbo, S. P. 2001. Nitrogen isotope evidence for water mass denitrification during the early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event. *Paleoceanography*, *16*(6), 593-603. https://doi.org/10.1029/2000PA000558

Jenkyns, H. C., Jones, C. E., Gröcke, D. R., Hesselbo, S. P., & Parkinson, D. N. 2002. Chemostratigraphy of the Jurassic System: applications, limitations and implications for palaeoceanography. *Journal of the Geological Society*, 159(4), 351-378. https://doi.org/10.1144/0016-764901-130

Jenkyns, H.C. 2003. Evidence for rapid climate change in the Mesozoic-Palaeogene greenhouse world. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 361:1885–1916. https://doi.org/10.1098/rsta.2003.1240

Jones, C. E., & Jenkyns, H. C. 2001. Seawater strontium isotopes, oceanic anoxic events, and seafloor hydrothermal activity in the Jurassic and Cretaceous. *American Journal of Science*, *301*(2), 112-149.

Joral, F. G., Gómez, J. J., & Goy, A. 2011. Mass extinction and recovery of the Early Toarcian (Early Jurassic) brachiopods linked to climate change in northern and central Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 302(3-4), 367-380. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.01.023

Jiménez, A. P., De Cisneros, C. J., Rivas, P., & Vera, J. A. 1996. The Early Toarcian anoxic event in the westernmost Tethys (Subbetic): paleogeographic and paleobiogeographic significance. *The Journal of Geology*, *104*(4), 399-416. https://doi.org/10.1086/629836

-K-

Kaplan, M.E., 1978. Calcite pseudomorphoses in Jurassic and Lower Cretaceous deposits of the Northern Area of Eastern Siberia. *Soviet Geology and geophysics,* 12, 62–70.

Kayal, E., Roure, B., Philippe, H., Collins, A. G., & Lavrov, D. V. (2013). Cnidarian phylogenetic relationships as revealed by mitogenomics. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 5. https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-5

Kemp, D. B., Coe, A. L., Cohen, A. S., & Schwark, L. 2005. Astronomical pacing of methane release in the Early Jurassic period. *Nature*, 437(7057), 396.

Kiessling, W. 2011. Patterns and Processes of Ancient Reef Crises. *The Paleontological Society Papers*, 17, 1-14. https://doi.org/10.1017/S1089332600002412

Kiessling, W. & De Baets, K., 2018.Ecological and evolutionary drivers of temporal variations in body size. 5th International Paleontological Congress (IPC5), Paris, 9th-13th July 2018, 96.

Klipstein, A. von 1843: Beiträge zur geologischen Kenntnis der östlichen Alpen. 311 pp. Heyer, Gieüen.

Knitter, H., & Ohmert, W. 1983. Das Toarcium der Schwärze bei Badenweiler (Oberrheingebiet S Freiburg). *Jahreshefte des Geologischen Landesamts Baden-Württemberg*, 25, 233-281.

Koby, F. 1881. Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse (1). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 7 (1880):1–60, pl. 1–12.

Koby, F. 1884. Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse (4). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse,* 11:149–212, pl. 43–63.

Koby, F. 1885. Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse (5). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 12:213–304, pl.64–89.

Koby, F. 1887. Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse (7). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 14:353–400, pl.99–108.

Koby, F. 1888. Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse (8). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 15:401–456, pl.109–120.

Koby, F. 1889. Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse (9). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 16:457–586, pl.121–130.

Koby, F. 1904. Description de la faune jurassique du Portugal, polypiers du Jurassique supérieur. *Communicacoes da Commissao do Servico Geologico de Portugal*, 1–167.

Korte, C., & Hesselbo, S. P. 2011. Shallow marine carbon and oxygen isotope and elemental records indicate icehouse-greenhouse cycles during the Early Jurassic. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 26(4).

Kossovaya, O.L., Nowak, M. & Weyer, D. 2012. *Sloveniaxon*, a new genus of ahermatypic Rugosa (Anthozoa) from the basal Permian (Asselian) of Slovenia. In Denayer, J., Aretz, M. & Poty, E. (Eds). Proceedings of the XIth International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, Geologica Belgica, vol.15, n°4:361-369.

Krasnov, E.V. & Starostina, E.A. 1970. Pozdnjejurskie skleraktinii severnogo Kavkaza. Mezozojskie koralli SSSR, TrudiII, Vsesojuz Simp. Korallov SSSR Moskova, 4:75–80.

Krencker, F. N., Bodin, S., Suan, G., Heimhofer, U., Kabiri, L., & Immenhauser, A. 2015. Toarcian extreme warmth led to tropical cyclone intensification. *Earth and Planetary Science Letters*, *425*, 120-130. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2015.06.003

Kristan-Tollmann, E. 1963. Das mittle-ostalpine Rhät-Standardprofil aus dem Stagalm-Mesozoikum (Kärnten). *Mitteilungen der Geologischen Gesellschaft in Wien*, 56:539–589.

Küspert, W. 1982. Environmental changes during oil shale deposition as deduced from stable isotope ratios. In Cyclic and event stratification (pp. 482-501). *Springer*, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75829-4_36

-L-

Lachkar, N., Guiraud, M., Harfi, A.E., Dommergues, J.-L., Dera, G., & Durlet, C. 2009. Early Jurassic normal faulting in a carbonate extensional basin: characterization of tectonically driven platform drowning (High Atlas rift, Morocco). *Journal of the Geological Society*, 166:413-430. https://doi.org/10.1144/0016-76492008-084.

Lamouroux, J. 1821. Exposition méthodique des genres de l'ordre des polypiers Agasse. Paris.

Lathuilière, B., & Gill, G. A. 1995. Some new suggestions on functional morphology in pennular corals. *Publications du Service géologique du Luxembourg*, 29, 259-263.

Lathuilière, B. 2000. Coraux constructeurs du Bajocien inférieur de France: 1ère Partie. *Geobios*, 33(1), 51-72. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(00)80149-7

Lathuilière, B. 2000. Coraux constructeurs du Bajocien inférieur de France: 2ème partie. *Geobios*, 33(2), 153-181. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(00)80013-3

Lathuilière, B. & Marchal, D. 2009. Extinction, survival and recovery of corals from the Triassic to Middle Jurassic Time. *Terra Nova*, 21:57-66. https://doi.org/10.1111/j.1365-3121.2008.00856.x

Lathuilière, B. 2011. Faune corallienne des récifs toarciens du Moyen Atlas marocain, première approche. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 182(6), 533-544.
https://doi.org/10.2113/gssgfbull.182.6.533

Lathuilière, B., Charbonnier, S., & Pacaud, J. M. 2017. Nomenclatural and taxonomic acts and remarks for the revision of Jurassic corals. *Zitteliana*, 133-150.

Lecointre, G., Le Guyader, H., & Visset, D. 2001. Classification phylogénétique du vivant (Vol. 1). Paris: Belin.

Lecointre, G., Le Guyader, H., & Visset, D. 2001. Classification phylogénétique du vivant (Vol. 2). Paris: Belin.

Lesauvage, M. 1823. Mémoire sur un genre nouveau de polypier fossile. *Mémoires de la Société d'Histoire naturelle de Paris*, 1:241–244.

Letunic, I., & Bork, P. 2016. Interactive tree of life (iTOL) v3: an online tool for the display and annotation of phylogenetic and other trees. *Nucleic acids research*, 44(W1), W242-W245. https://doi.org/10.1093/nar/gkw290

Levinton, J. S. 1970. The paleoecological significance of opportunistic species. *Lethaia*, 3(1), 69-78. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1970.tb01264.x

Leymerie, M.A. 1846. Statistique géologique et minéralogique du département de l'Aube. Laloy. Troyes.

Lin, M. F., Kitahara, M. V., Luo, H., Tracey, D., Geller, J., Fukami, H. & Chen, C. A. (2014). Mitochondrial genome rearrangements in the Scleractinia/Corallimorpharia complex: implications for coral phylogeny. *Genome biology and evolution*, 6(5), 1086-1095. https://doi.org/10.1093/gbe/evu084

Lissajous, M. 1912. Jurassique mâconnais. Description des fossiles caractéristiques et des espèces les plus communes. *Bulletin de la Société d' Histoire naturelle de Mâcon*, vol.3, n°3-16, (1907-1911), 208 p., 19 pl.

Littler, K., Hesselbo, S.P. & Jenkyns, H.C. 2010. A carbon-isotope perturbation at the Pliensbachian–Toarcian boundary: evidence from the Lias Group, NE England. *Geological Magazine*, 147 (2):181-192. https://doi.org/10.1017/S0016756809990458

Loretz, H. 1875. Einige Petrefacten der alpinen Trias aus den Südalpen. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, 27:784–841.

Löser, H. 2008. A new solitary coral genus of the suborder Heterocoeniina (Scleractinia) from the Aptian (Cretaceous) of Spain. *Paläontologische Zeitschrift*, 82(3), 279-284. https://doi.org/10.1007/BF02988895

Löser, H. 2012. Corals from the Maastrichtian Ocozocoautla Formation (Chiapas, Mexico): a closer look. *Revista mexicana de Ciencias geológicas*, 29(3), 534-550.

Löser, H. 2016. Systematic part. Catalogue of Cretaceous Corals, CPress Verlag (Ed.) 4, 1-710.

-M-

Martindale, R. C., & Aberhan, M., 2017. Response of macrobenthic communities to the Toarcian Oceanic Anoxic Event in northeastern Panthalassa (Ya Ha Tinda, Alberta, Canada): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 478:103-120. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.01.009

Macchioni, F. & Cecca, F. 2002. Biodiversity and biogeography of middle-late Liassic ammonoids: implications for the early Toarcian mass extinction. *Geobios*, 35:165–175. doi:10.1016/S0016-6995(02)00057-8.

Martindale, R. C., & Aberhan, M. 2017. Response of macrobenthic communities to the Toarcian Oceanic Anoxic Event in northeastern Panthalassa (Ya Ha Tinda, Alberta, Canada). *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, *478*, 103-120. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.01.009

Martini, R., Vachard, D., Zaninetti, L., Cirilli, S., Cornée, J.J., Lathuilière, B. & Villeneuve, M., 1997. Sedimentology, stratigraphy and micropaleontology of the Upper Triassic series in Eastern Sulawesi (Indonesia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128, 157– 174. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)81128-5

Masaitis V.L., Mashchak M.S., Naumov MV 1996. The Puchezh-Katunki astrobleme: A structural model of a giant impact crater. *Solar System Research* 30: 3-10

Masaitis V.L. & Pevzner L.A. 1999. Deep Drilling in the Puchezh-Katunki Impact Structure (In Russian). *VSEGEI Press*, Saint-Petersburg, 392 pp

Mattioli, E., & Pittet, B. 2002. Contribution of calcareous nannoplankton to carbonate deposition: a new approach applied to the Lower Jurassic of central Italy. *Marine Micropaleontology*, *45*(2), 175-190. https://doi.org/10.1016/S0377-8398(02)00039-7

Mattioli, E., & Pittet, B. 2004. Spatial and temporal distribution of calcareous nannofossils along a proximal–distal transect in the Lower Jurassic of the Umbria–Marche Basin (central Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205(3-4), 295-316. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.12.013

Mattioli, E., Plancq, J., Boussaha, M., Duarte, L.V. & Pittet, B. 2013. Calcareous nannofossil biostratigraphy: new data from the Lower Jurassic of the Lusitanian Basin. *Comunicação Geológicas*, 100, Especial I: 69-76.

Maxwell, E. E., & Vincent, P. 2016. Effects of the early Toarcian Oceanic Anoxic Event on ichthyosaur body size and faunal composition in the Southwest German Basin. *Paleobiology*, *42*(1), 117-126. https://doi.org/10.1017/pab.2015.34

McElwain, J. C., Wade-Murphy, J., & Hesselbo, S. P. (2005). Changes in carbon dioxide during an oceanic anoxic event linked to intrusion into Gondwana coals. *Nature*, 435(7041), 479. https://doi.org/10.1038/nature03618

Melnikova, G. K. 1972. Revision of some Late Triassic and Early Jurassic Stylophyllidae (Scleractinia). *Paleontological Journal*, 6, 191-200.

Melnikova, G.K. 1974. Osobennosti gistologicheskikh struktur i mikrostruktur septalnogo aparata u pozdnetriasovykh skleraktinii. *Trudy (Institut geologii i geofiziki. Sibirskoe Otdelenie)*, 201:224-228.

Melnikova, G.K. 1975. Novye rannejurskie predstaviteli Amphiastraeina (Skleraktinii) jugo-vostocnogo Pamira. In: Dzalilov, V. (Ed.): *Voprocy Paleontologii Tadjikistana. Akademija Nauk Tadzikskoj SSR, Dushanbe*: 108-120.

Melnikova, G.K. 1975. Late Triassic Scleractinia of the south-eastern Pamirs. Akademiya Nauk Tadzhikskoi SSR, Dushanbe, 1–235.

Melnikova, G.K. 1983. New Upper Triassic Scleractinia from the Pamir Region. *Palaeontological Journal*, 1:45–53.

McArthur, J.M., D. T. Donovan, M. F. Thirlwall, B. W. Fouke, & D. Mattey 2000. Strontium isotope profile of the Early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event, the duration of ammonite biozones, and belemnite palaeotemperatures. *Earth and Planetary Science Letters*., 179, 269–285. http://doi.org/10.1016/S0012-821X(00)00111-4

Meister, C. 1988. Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 81(3), 763-841.

Metodiev, L. S., Savov, I. P., Gröcke, D. R., Wignall, P. B., Newton, R. J., Andreeva, P. V., & Koleva-Rekalova, E. K. 2014. Paleoenvironmental conditions recorded by 87Sr/86Sr, δ13C and δ18O in late Pliensbachian–Toarcian (Jurassic) belemnites from Bulgaria. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 409, 98-113. http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.04.025

Meyer, D. 1888. Die Korallen des Doggers von Elsass-Lothringen. *Abhandlungen zur Geologischen Specialkarte von Elsass-Lothringen*, 4:1–44.

Miall, A. D. 1992. Exxon global cycle chart: An event for every occasion ? *Geology*, 20(9), 787-790.

Michelin, H. 1841-1848. Iconographie Zoophytologique, description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnants Bertrand. Paris.

Milaschewitsch. 1876. Die Korallen der Nattheimer Schichten (2). *Palaeontographica*, 21:62–123.

Milne-Edwards, H., & Haime, J. 1848. Recherches sur la structure et la classification des polypiers récents et fossiles. Imprimerie de L. Martinet.

Milne Edwards H., Haime J. 1848a. Observations sur les polypiers de la famille des astréides. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 27 (19), pp. 465-469.

Milne Edwards, H., et Haime, J. 1849b. « Recherches sur les polypiers. Mém.4, Monographie des Astreides ». *Annales des Sciences naturelles* 11 (1849b): 235–312.

Milne Edwards, H. & Haime, J. 1850. A monograph of the British fossil corals (First Part). Tertiary and Cretaceous. *Monographs of the Palaeontographical Society* 3, 1-71, pl. 71-11.

Milne Edwards, H., and Haime, J. 1851b. British fossil corals, second part : corals from the oolitic formations. *Palaeontographical Society Monographs*, 71–145.

Milne Edwards, H., Haime, J. 1854. *A monograph of the British fossil corals*. Paleontographical society, 597 pp.

Milne Edwards, H., Haime, J. 1857b. Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Tome 2. Zoanthaires Sclérodermés (Zoantharia Sclerodermata) ou Madréporaires. *American Museum of Natural History*, 1–633.

Milne Edwards, H., 1860. Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Tome 3 1–560.

Mitchell, A. J., Allison, P. A., Gorman, G. J., Piggott, M. D., & Pain, C. C. 2011. Tidal circulation in an ancient epicontinental sea: the Early Jurassic Laurasian Seaway. *Geology*, 39(3), 207-210.

Moesch, C. 1867. Der Aargauer-Jura und die nördlichen Gebiete des Kantons Zürich (Vol. 4). J. Dalp.

Moesch, C. 1874. Der südliche Aargauer-Jura und seine Umgebungen: enthalten auf Blatt VIII des Eidgenössischen Atlas: mit einem Anhang zur IV. Lieferung der Beiträge (Aargauer-Jura). In Commission bei J. Dalp.
Monestier, J. 1921. Le Toarcien supérieur de la région Sud-Est de l'Aveyron. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, 280-312.

Montgelard, C., Buchy, M. C., Gautret, P., & Dauphin, Y. 1997. Biogeochemical characterization of ichthyosaur bones from Holzmaden (Germany, Lias). *Bulletin de la Société géologique de France*, 168(6), 759-766.

Morabet, A. 1974. The Lias reefs of the middle Atlas platform, Morocco. Unpublished Master of Science Thesis, University of South Carolina, USA.

Morard, A., Guex, J., Bartolini, A., Morettini, E. & De Wever, P. 2003. A new scenario for the Domerian – Toarcian transition. *Bulletin de la Société géologique de France* t. 174, n°4:351-356. https://doi.org/10.2113/174.4.351

Morard, A. 2004. Les événements du passage Domérien-Toarcien entre Téthys occidentale et Europe du Nord-Ouest (thèse de doctorat, Université de Lausanne, Faculté des sciences).

Morsch, S. M. 1994. Mise au point sur les genres *Complexastrea* d'Orbigny et *Confusastrea* d'Orbigny (Scleractinia-Jurassique). *Annales de Paléontologie (Invert.)*, 80(4), 213-235.

Morten, S. D., & Twitchett, R. J. 2009. Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian–Toarcian extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284(1-2), 29-38. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.08.023

Morycowa, E., & Roniewicz, E. 1990. Revision of the genus Cladophyllia and description of Apocladophyllia gen. n.(Cladophylliidae fam. n., Scleractinia). *Acta Palaeontologica Polonica*, 35(3-4).

Morycowa, E. & Misik, M. 2005. Upper Jurassic shallow-water scleractinian corals from the Pieniny Klippen belt (Western Carpathians, Slovakia). *Geologica Carpathica*, 56:415–432.

Morycowa, E., & Roniewicz, E. 2016. Microstructural evidence of the stylophyllid affinity of the genus *Cyathophora* (Scleractinia, Mesozoic). In *Annales Societatis Geologorum Poloniae* (Vol. 86, No. 1, pp. 1-16). http://dx.doi.org/10.14241/asgp.2015.023

Moulin, M., Fluteau, F., Courtillot, V., Marsh, J., Delpech, G., Quidelleur, X., Gérard, M. & Jay, A. E. 2011. An attempt to constrain the age, duration, and eruptive history of the Karoo flood basalt: Naude's Nek section (South Africa). *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 116(B7). https://doi.org/10.1029/2011JB008210

Mouterde, R., Tintant H., Allouc, J., Gabilly, J., Hanzo, M., Lefavrais, A. & Rioult, M., 1980. Lias - Synthèse géologique du bassin de Paris. (Ed.) : C. Mégnien, *Mémoires du BRGM*, 101, 75-123.

Münster, G.G. 1841. Beiträge zur Geognosis und Petrefactenkunde des südöstlichen Tirols.I.Planzenthiere 25–39.

Münster, G.G. 1841. II.Beschreibung und Abbildung der in den Kalkmergelschichten von St. Cassian gefundenen Versteinerung, 25-39.

Muscatine, L., Goiran, C., Land, L., Jaubert, J., Cuif, J. P., & Allemand, D. 2005. Stable isotopes (δ13C and δ15N) of organic matrix from coral skeleton. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(5), 1525-1530. https://doi.org/10.1073/pnas.0408921102

-N-O-

Naydin, D. P., & Teys, R. V. 1976. Oxygen isotope compositions of Eurasian Toarcian–Aalenian seas. *Geochemistry International*, 13, 163-173.

Neave, S. A. 1940. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of Linnaeus 1758 to the end of 1935. *Nomenclator zoologicus*, 3.

Negus, P.E. 1991. Stratigraphical table of scleractinian coral genera and species occurring in the British Jurassic. *Proceedings of the Geologists' Association*, 102:251–259.

Nicollin, J. P., Faure, P., & Ruget, C. 1995. Le Toarcien inférieur, période charnière dans l'évolution des Nodosariidés (foraminifères): l'exemple des Pyrénées méridionales du Haut-Aragon. *Geobios*, 28, 347-356. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80180-4

Nikitenko, B. L., Reolid, M., & Glinskikh, L. 2013. Ecostratigraphy of benthic foraminifera for interpreting Arctic record of Early Toarcian biotic crisis (Northern Siberia, Russia). *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 376, 200-212. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.03.003

Oliver, W.A. 1980. The relationship of the scleractinian corals to the rugose corals. *Paleobiology*, 6 (2):146-160. https://doi.org/10.1017/S0094837300006709

Oliver Jr., W.A., 1996. Origins and relationships of Paleozoic coral groups and the origin of the Scleractinia. In: Stanley Jr., G.D. (Ed.), Paleobiology and Biology of Corals. *Paleontological Society*, Pittsburgh, pp. 107–135.
https://doi.org/10.1017/S1089332600000073

Oppenheim, L.P. 1930a. Die Anthozoen der Gosauschichten in den Ostalpen 1–604.

Orbigny d', A. 1849. Note sur des polypiers fossiles. Masson, Paris.

Orbigny d', A. 1850. Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés – Tome 1 Masson., 1. Paris.

Orbigny d', A. 1850. Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés – Tome 2 Masson., 1. Paris.

Orbigny d', A. 1851. Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques 2:150–189.

-P-Q-

Pálfy, J., & Smith, P. L. 2000. Synchrony between Early Jurassic extinction, oceanic anoxic event, and the Karoo-Ferrar flood basalt volcanism. *Geology*, 28(8), 747-750.

Pálfy, J., Smith, P.L. & Mortensen, J.K. 2002. Dating the end-Triassic and Early Jurassic mass extinctions, correlative large igneous provinces, and isotopic events. Special Paper 356: Catastrophic events and mass extinctions: impacts and beyond. *Geological Society of America* 356:523-532. https://doi.org/10.1130/0-8137-2356-6.523

Pálfy, J. 2004. Did the Puchezh-Katunki impact trigger an extinction? In Cratering in marine environments and on ice (pp. 135-148). *Springer*, Berlin, Heidelberg.

Palliani, R. B., & Riding, J. B. 2003. Biostratigraphy, provincialism and evolution of European Early Jurassic (Pliensbachian to early Toarcian) dinoflagellate cysts. *Palynology*, 27(1), 179-214.

Pandey, D.K. & Fürsich, F.T. 1993. Contributions to the Jurassic of Kachchh, Western India. The coral fauna. *Beringeria*, 8:3–69.

Pandey, D.K., McRoberts, C.A., & Pandit, M.K. 1999. Dimorpharaea (Scleractinia, Anthozoa) from the Middle Jurassic of Kachchh, India. *Journal of Paleontology*, 73:1015–1028.

Pandey, D. K., & Fursich, F. T. 2003. Jurassic corals from east-central Iran. *Beringeria* 32 (2003): 3–138.

Pandey, D. K., & Fürsich, F. T. 2006. Jurassic corals from the Shemshak Formation of the Alborz Mountains, Iran. *Zitteliana*, (41-74).

Parisi, G., Ortega-Huertas, M., Nocchi, M., Palomo, I., Monaco, P. & Martinez, F. 1996. Stratigraphy and geochemical anomalies of the early Toarcian oxygen-poor interval in the Umbria-Marche Apennines (Italy). *Geobios*, 29, 4 : 469-484.

Parrish, J. T., & Curtis, R. L. 1982. Atmospheric circulation, upwelling, and organic-rich rocks in the Mesozoic and Cenozoic eras. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 40(1-3), 31-66. https://doi.org/10.1016/0031-0182(82)90084-0

Pérès, J. M. 1961. Océanographie biologique et biologie marine (Vol. 1). *Presses universitaires de France*, Vendôme, 541 p.

Pierre, A. 2006. Un exemple de référence pour les systèmes de rampes oolitiques: un affleurement continu de 37 km de long (falaises jurassiques d'Amellago, Haut Atlas, Maroc) (thèse de doctorat, Dijon).

Posenato, R., & Masetti, D. 2012. Environmental control and dynamics of Lower Jurassic bivalve build-ups in the Trento Platform (Southern Alps, Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 361, 1-13. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.07.001

Posenato, R., Bassi, D., Trecalli, A., & Parente, M. 2018. Taphonomy and evolution of Lower Jurassic lithiotid bivalve accumulations in the Apennine Carbonate Platform (southern Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 489, 261-271. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.10.017

Poty, E. 1981. Recherches sur les Tétracoralliaires et les Hétérocoralliaires du Viséen de la Belgique. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 35(1).

Prauss, M., Ligouis, B., & Luterbacher, H. 1991. Organic matter and palynomorphs in the 'Posidonienschiefer'(Toarcian, Lower Jurassic) of southern Germany. *Geological Society, London, Special Publications*, 58(1), 335-351.

Prauss, M., & Riegel, W. 1989. Evidence from phytoplankton associations for causes of black shale formation in epicontinental seas. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, *Monatshefte*, 11, 671-682.

Price, G. D. 1999. The evidence and implications of polar ice during the Mesozoic. *Earth-Science Reviews*, 48(3), 183-210.

Prinz, P. 1991. Mesozoische Korallen aus Nordchile. *Palaeontographica* (A), 216:147–209.

Pryvalov, V.A., Pironon, J., Izart, A. & Morlot, C. 2017. Exploration of architecture and connectivity of cleat arrays in coals of the Lorraine CBM play by the means of X- ray computer tomography. *79th EAGE Conference and Exhibition 2017*. https://doi.org/10.3997/2214-4609.201700758

Quenstedt F.A., 1852. Handbuch der Petrefactenkunde. Laupp & Siebeck, lore Odition, 796p.

Quenstedt, F.A. 1856-1857. Der Jura. 842 pp. Verlag der Laupp'schen Buch - handlung, Tübingen.

Quenstedt, F.A. 1867. Handbuch der PetrefactenkundeLaupp & Siebeck. Tübingen.

Quenstedt, F.A. 1879. Petrefactenkunde Deutschlands, (6) : Röhren und Sternkorallen (1). Fues Verlag, 1–624.

Quenstedt, F.A. 1880. Petrefactenkunde Deutschlands (6:) Röhren und Sternkorallen (2) 625–912.

-R-

Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81:801-805. https://doi.org/10.1073/pnas.81.3.801

Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. 1986. Periodic extinction of families and genera. *Science*, 231:833-836. https://doi.org/10.1126/science.11542060

Rees, P. M., Ziegler, A. M., Valdes, P. J., Huber, B. T., MacLeod, K. G., & Wing, S. L. 2000. Jurassic phytogeography and climates: new data and model comparisons. *Warm climates in earth history*, 297-318.

Reig Oriol, J., & Vilella, J. 1995. Un nuevo subgénero de corales (Maastrichtiense de Isona, Llerida). *Batalleria*, 5.

Reuss, A.E. 1854b. Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen, besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 7:1–157.

Reuss, A.E. 1864. Über einige Anthozoen der Kössener Schichten und der alpinen Trias. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-Naturwiss*. Kl, 50:153–168.

Rita, P., De Baets, K., & Schlott, M. 2018. Rostrum size differences between Toarcian belemnite battlefields. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Fossil Record*, *21*(1), 171. https://doi.org/10.5194/fr-21-171-2018

Rogov, M. A., & Zakharov, V. A. 2010. Jurassic and Lower Cretaceous glendonite occurrences and their implication for Arctic paleoclimate reconstructions and stratigraphy. *Earth Science Frontiers*, 17 (special issue), 345-346.

Röhl, H.-J., Schmid-Röhl, A. and Oschmann W. 2001. The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SW-Germany: an oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165:27-52.

Roniewicz, E. 1974. Rhaetian corals of the Tatra Moutains. *Acta Geologica Polonica*, 24:97–116.

Roniewicz, E. 1976. Les scléractiniaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea centrale (Roumanie). *Palaeontologia Polonica*, 34:17–121.

Roniewicz, E. 1987. Correction of homonymy of the generic name *Etallonia* Roniewicz, 1966 into *Etallonasteria* nom.n. *Acta Palaeontologica Polonica*, 32.

Roniewicz, E. 1989. Triassic scleractinian corals of the Zlambach Beds, Northern Calcareous Alps, Austria. Denkschr Osterr Akad Wiss Math Nat K1, 126, 1-152.

Roniewicz, E. 1996. The key role of skeletal microstructure in recognizing high-rank scleractinian taxa in the stratigraphical record. *The Paleontological Society Papers*, 1, 187-206. https://doi.org/10.1017/S1089332600000103

Roniewicz, E., & Michalik, J. 2002. Carnian corals from the Male Karpaty Mountains, Western Carpathians, Slovakia. *Geologica Carpathica*, 53(3), 149-157.

Roniewicz, E., Stanley, G.D., Da Costa Monteiro, F., & Grant-Mackie, J.A. 2005. Late Triassic (carnian) corals from Timor-Leste (East Timor): their identity, setting, and biogeography. Alcheringa, 29:287–303. https://doi.org/10.1080/03115510508619307

Roniewicz, E. 2008. Kimmeridgian-Valanginian reef corals from the Moesian platform from Bulgaria. In *Annales Societatis Geologorum Poloniae* (Vol. 78, No. 2, pp. 91-134).

Roniewicz, E., & Stanley, G. D. 2009. Noriphyllia, a new Tethyan Late Triassic coral genus (Scleractinia). *Paläontologische Zeitschrift*, 83(4), 467. https://doi.org/10.1007/s12542-009-0030-8

Rosales, I., Quesada, S. & Robles, S. 2004. Paleotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites from the Basque–Cantabrian basin, northern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203:253–275. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00686-2

Royer, D. L., Berner, R. A., & Beerling, D. J. 2001. Phanerozoic atmospheric CO2 change: evaluating geochemical and paleobiological approaches. *Earth-Science Reviews*, *54*(4), 349-392. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00042-8

Ruban, D. A. (2004). Diversity dynamics of Early-Middle Jurassic brachiopods of Caucasus, and the Pliensbachian-Toarcian mass extinction. *Acta Palaeontologica Polonica*, *49*(2).

-S-

Santantonio, M. 2012. Mesozoic evolution of the Caloveto Group, NE Calabria. *Rendiconti Ondine della Società Geologica Italiana*, 21, 295-297.

Santantonio, M., Fabbi, S., & Aldega, L. 2016. Mesozoic architecture of a tract of the European–Iberian continental margin: Insights from preserved submarine palaeotopography in the Longobucco Basin (Calabria, Southern Italy). *Sedimentary Geology*, 331, 94-113. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2015.10.010

Sarih, S. 2008. Geodynamique et transferts sédimentaires gravitaires des bassins Liasiques du Haut-Atlas central (Maroc). Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, France.

Schlichter, D. 1991. A perforated gastrovascular cavity in the symbiotic deep-water coral Leptoseris fragilis: a new strategy to optimize heterotrophic nutrition. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 45(4), 423. https://doi.org/10.1007/BF02367177

Schlüter, C. 1889. Anthozoen des reinischen Mittel-Devon. *Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten*, 8(4):259-465.

Schmid-Röhl, A., Röhl, H.J. & Oschmann W. 2002. Paleoenvironmental reconstruction of Lower Toarcian epicontinental black shales (Posidonia Shale, SW Germany): global versus regional control. *Geobios*, vol. 35:13-20. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(02)00005-0

Schmieder, M., & Buchner, E. 2008. Dating impact craters: palaeogeographic versus isotopic and stratigraphic methods–a brief case study. *Geological Magazine*, 145(4), 586-590. https://doi.org/10.1017/S0016756808005049

Scrutton, C.T., 1997. The Palaeozoic corals, I: origins and relationships. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 51, 177– 208. https://doi.org/10.1144/pygs.51.3.177

Sell, B., Ovtcharova, M., Guex, J., Bartolini, A., Jourdan, F., Spangenberg, J.E., Vicente, J.-C. & Schaltegger, U. 2014. Evaluating the temporal link between the Karoo LIP and climatic–biologic events of the Toarcian Stage with high-precision U–Pb geochronology. *Earth and Planetary Science Letters*, 408:48-56. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.10.008

Sellwood, B. W., & Valdes, P. J. 2006. Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. *Sedimentary geology*, 190(1-4), 269-287.

Sepkoski, J. J. 1989. Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *Journal of the Geological Society*, *146*(1), 7-19. https://doi.org/10.1144/gsjgs.146.1.0007

Sha, J. 2002. Hispanic Corridor formed as early as Hettangian: On the basis of bivalve fossils. *Chinese Science Bulletin*, 47(5), 414-417.

Schootbrugge van de, B., McArthur, J. M., Bailey, T. R., Rosenthal, Y., Wright, J. D., & Miller, K. G. 2005. Toarcian oceanic anoxic event: An assessment of global causes using belemnite C isotope records. *Paleoceanography*, *20*(3). https://doi.org/10.1029/2004PA001102

Signor, P. W., Lipps, J. H., Silver, L. T., & Schultz, P. H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns, and catastrophes in the fossil record. *Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth*, 190, 291-296.

Stanley, G.D.J. & Cairns, S.D., 1988. Constructional azooxanthellate coral communities: an overview with implications for the fossil record. *Palaios* 3, 233–242. https://doi.org/10.2307/3514534

Stanley, G. D., & Swart, P. K. 1995. Evolution of the coral-zooxanthellae symbiosis during the Triassic: a geochemical approach. *Paleobiology*, 21(2), 179-199.
https://doi.org/10.1017/S0094837300013191

Stanley, G. D., & Fautin, D. G. 2001. The origins of modern corals. *Science*, 291(5510), 1913-1914. https://doi.org/10.1126/science.1056632

Stanley Jr, G. D. 2003. The evolution of modern corals and their early history. *Earth-Science Reviews*, 60(3-4), 195-225. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00104-6

Stanley Jr, G. D., & Helmle, K. P. 2010. Middle Triassic coral growth bands and their implication for photosymbiosis. *Palaios*, 25(12), 754-763. https://doi.org/10.2110/palo.2010.p10-039r

Steiner, C., Hobson, A., Favre, P., Stampfli, G. M., & Hernandez, J. 1998. Mesozoic sequence of Fuerteventura (Canary Islands): Witness of Early Jurassic sea-floor spreading in the central Atlantic. *Geological Society of America Bulletin*, 110(10), 1304-1317.

Stenzel, H. B. 1971. Oysters. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Bivalvia 3*, N953-N1224.

Stolarski, J. 1996. *Gardineria*-a scleractinian living fossil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 41(4), 339-367.

Stolarski, J. & Roniewicz, E. 2001. Towards a new synthesis of evolutionary relationships and classification of Scleractinia. *Journal of Paleontology*, 75(6), 1090-1108. https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)075<1090:TANSOE>2.0.CO;2

Stolarski, J., & Russo, A. 2002. Microstructural diversity of the stylophyllid [Scleractinia] skeleton. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47(4).

Stolarski, J. 2003. Three-dimensional micro- and nanostructural characteristics of the scleractinian coral skeleton: a biocalcification proxy. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48 (4): 497-530.

Stolarski, J., Meibom, A., Przenioslo, R., & Mazur, M. 2007. A Cretaceous Scleractinian coral with a calcitic skeleton. *Science*, 318:92-94. https://doi.org/10.1126/science.1149237

Stolarski, J., Meibom, A., Mazur, M., & Phillips, G. E., 2008. Calcitic Scleractinian corals: When, where and why? *In 2008 Joint Meeting of The Geological Society of America, Soil Science Society of America, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Gulf Coast Association of Geological Societies with the Gulf Coast Section of SEPM.*

Stolarski, J., Kitahara, M. V., Miller, D. J., Cairns, S. D., Mazur, M., & Meibom, A. 2011. The ancient evolutionary origins of Scleractinia revealed by azooxanthellate corals. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 316. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-316

Suan, G., Pittet, B., Bour, I., Mattioli, E., Duarte, L. V., & Mailliot, S. 2008. Duration of the Early Toarcian carbon isotope excursion deduced from spectral analysis: consequence for its possible causes. *Earth and Planetary Science Letters*, 267(3-4), 666-679. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2007.12.017

Suan, G., Mattioli, E., Pittet, B., Lécuyer, C., Suchéras-Marx, B., Duarte, L. V., Philippe, M., Reggiani, L. & Martineau, F., 2010. Secular environmental precursors to Early Toarcian (Jurassic) extreme climate changes. *Earth and Planetary Science Letters*, vol.290, n° 3-4:448-458. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.12.047

Svensen, H., Planke, S., Chevallier, L., Malthe-Sørenssen, A., Corfu, F., & Jamtveit, B. 2007. Hydrothermal venting of greenhouse gases triggering Early Jurassic global warming. *Earth and Planetary Science Letters*, 256(3-4), 554-566. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2007.02.013

-T-

Terrinha, P., Ribeiro, C., Kullberg, J. C., Lopes, C., Rocha, R., & Ribeiro, A. 2002. Compressive episodes and faunal isolation during rifting, Southwest Iberia. *The Journal of Geology*, 110(1), 101-113.

Thomas, H. D. 1935. On *Tricycloseris*, *Anabacia*, and some new genera of Hexacoralla. *Geological Magazine*, 72(9), 424-430.

Tomes, R.F. 1885. On some new or imperfectly known Madreporaria from the great oolite of the counties of Oxford, Gloucester and Somerset. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 41:170–190.

Tomes, R.F. 1893. Description of a new genus of Madreporaria from the Sutton Stone of South Wales. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 49:574–578.

Tornabene, C., Martindale, R. C., Wang, X. T., & Schaller, M. F. 2017. Detecting photosymbiosis in fossil scleractinian corals. *Scientific reports*, 7(1), 9465. https://doi.org/10.1038/s41598-017-09008-4

Trecalli, A., Spangenberg, J., Adatte, T., Föllmi, K. B., & Parente, M., 2012. Carbonate platform evidence of ocean acidification at the onset of the early Toarcian oceanic anoxic event. *Earth and Planetary Science Letters*, vol. 357-358:214-225. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2012.09.043

Tremolada, F., Van de Schootbrugge, B., & Erba, E. 2005. Early Jurassic schizosphaerellid crisis in Cantabria, Spain: implications for calcification rates and phytoplankton evolution across the Toarcian oceanic anoxic event. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, *20*(2). https://doi.org/10.1029/2004PA001120

Turnšek, D., Seyfried, H., et Geyer, O. F. 1975. Geologische und paleontologische Untersuchungen an einem Korallen-Vorkommen im subbetischen Unterjura von Murcia (Süd-Spanien). *Razprave Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti* IV 18 (1975): 117–151.

Turnšek, D., & Košir, A. 2000. Early Jurassic corals from Krim Mountain, Slovenia. Razprave IV. Razreda Sazu 41 (2000): 81–113.

Tyrrell, T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature*, 400(6744), 525.

-V-

Vakhrameyev, V. A. 1982. *Classopollis* pollen as an indicator of Jurassic and Cretaceous climate. *International Geology Review*, vol. 24, n°10:1190-1196.

Vaughan, T. W., and Wells, J. W. 1943. Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. *Geological Society of America*, vol. 44. https://doi.org/10.1130/SPE44

Veron, J. E. 2000. Corals of the World, vol. 1–3. *Australian Institute of Marine Science*, Townsville, 295.

Verrill, A. E. 1865. XXVI. Classification of Polyps. (Extract condensed from a synopsis of the Polypi of the North Pacific exploring expedition under Captains Ringgold and Rodgers, U.S.N. *Annals and Magazine of Natural History*, vol.16:191-197. https://doi.org/10.1080/00222936508679407

Vieira, COC. 1942. Ensaio monográfico sobre os quirópteros do Brasil. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo* 3:219-417.

Volz, W. 1896. Die Korallen der Trias monographisch bearbeitet. II, p. 43, 1–127. In Frech, F. and Volz, W. (eds.), Die Korallen der Schichten von St Cassian in Süd-Tirol. *Palaeontographica*, Stuttgart.

Vörös, A. 1993. Jurassic microplate movements and brachiopod migrations in the western part of the Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100(1-2), 125-145. https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90037-J

-W-

Waterhouse, RO. 1902. Index zoologicus. London. *Zoological Society of London and Gurney and Johnson* XII.

Wells, J. W. 1936. The nomenclature and type species of some genera of recent and fossil corals. *American Journal of Science*, (182), 97-134.

Wells, J.W. 1943. Paleontology of the Harrar Province, Ethiopia, Pt.3, Jurassic Anthozoa and Hydrozoa. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 82:31–54.

Wells, J. W. 1956. Scleractinia. In *Treatise on invertebrate paleontology,* édité par R. C. Moore, F:328-444. Lawrence, KS: Geological Society of America & University of Kansas Press, 1956.

Wells, J., W., 1969. The formation of dissepiments in Zoantharian corals. *Stratigraphy and Palaeontology Essays in Honour of Dorothy Hill* (ed. K. S. W. Campbell). Australian University Press, Canberra, 17-26.

Wells, J.W. 1986. A list of Scleractinian generic and subgeneric taxa, 1758-1985. *Fossil Cnidaria*, 15:69.

Wignall, P. B. 2001. Large igneous provinces and mass extinctions. *Earth-science reviews*, 53(1), 1-33. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00037-4

Wignall, P. B., Newton, R. J., & Little, C. T. 2005. The timing of paleoenvironmental change and cause-and-effect relationships during the Early Jurassic mass extinction in Europe. *American Journal of Science*, 305(10). https://doi.org/1014-1032. 10.2475/ajs.305.10.1014

Wignall, P. B., Hallam, A., Newton, R. J., Sha, J. G., Reeves, E., Mattioli, E., & Crowley, S. 2006. An eastern Tethyan (Tibetan) record of the Early Jurassic (Toarcian) mass extinction event. *Geobiology*, 4(3), 179-190.

Wooldridge,S., 2013. A new conceptual model of coral biomineralisation: hypoxia as the physiological driver of skeletal extension. *Biogeosciences* 10:2867-2884. https://doi.org/10.5194/bg-10-2867-2013

-Y-Z-

Yasamanov, N. A. 1981. Paleothermometry of Jurassic, Cretaceous, and Paleogene periods of some regions of the USSR. *International Geology Review*, 23(6), 700-706.

Zaman, S. 2012. Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoïdes jurassiques (sous-ordre Stylinina) (thèse de doctorat, Université de Lorraine).

Zlatarski, V. N., et Martinez Estalella, M. 1982. Les scléractiniaires de Cuba avec des données sur les organismes associés. *Académie bulgare des Sciences Sofia*, 472 p., 161 pl., 136 fig.

Żołyński, L. 2000. *Amygdalophyllum sudeticum* sp. *nov*. (Rugosa) from a Lower Visean gneissic conglomerate, Bardzkie Mts., Sudetes (Poland). *Acta Geologica Polonica*, vol. 50, n°3:335-342.

Liste des figures et tableaux

Liste des figures et tableaux :

Chapitre 1

Figure 1.1 : Zones, sous-zones et horizons des étages Pliensbachien et Toarcien dans les domaines du NW européen et méditerranéen. 10

Figure 1.2 : extrait de l'échelle des temps géologiques présentant les étages et séries des systèmes Trias et Jurassique de l'ère Mésozoïque et âges des limites. 12

Figure 1.3 : Reconstruction paléogéographique pour la période du Pliensbachien - Toarcien. 12

Figure 1.4 : Principales publications antérieures à l'année 2007 documentant l'excursion négative des δ13C au cours du Toarcien inférieur. 19

Figure 1.5 : Rapports 87Sr/86Sr mesurés dans les sédiments d'Angleterre pour les derniers 210 Ma. 20

Figure 1.6 : Pourcentages d'extinctions des familles et genres marins du Permien au Tertiaire calculés à partir de données pondérées. 25

Figure 1.7 : exemples de spécimens issus de différentes espèces du groupe des lithiotidés. 28

Figure 1.8 : Taux d'extinction totaux d'espèces de bivalves par millions d'années au cours du Lias dans les bassins des Andes et dans le NW européen. 28

Figure 1.9 : Correspondances entre zones et sous-zones à ammonites du Pliensbachien et du Toarcien américains, arctiques et européens. 31

Figure 1.10 : Evaluations basse et haute des taux d'extinction et origination en relation avec la biodiversité absolue connue actuellement et la durée des étages. 33

Figure 1.11 : Classement et caractéristiques des dix plus grandes crises récifales phanérozoïques. 35

Figure 1.12 : Schéma de synthèse de l'hypothèse de l'effet de serre volcanique. 36

Figure 1.13 : Schéma récapitulatif du scénario d'effet de serre volcanique incluant une libération massive d'hydrates de méthane. 39

Chapitre 2

Figure 2.1 : Dessin d'une larve planula. 47

Figure 2.2a : Arbre phylogénétique du Vivant simplifié développant les branches amenant au groupe des scléractiniaires. 48

Figure 2.2b : Exemples de relations de parentés possibles au sein du groupe des Hexacoralliaires présentés dans la littérature et obtenus par comparaison des génômes mitochondriaux d'espèces actuelles. 50

Figure 2.3 : Représentation schématique d'un polype de forme coloniale montrant les relations entre le polypiérite et le squelette. 51

Figure 2.4 : Schéma d'une section transversale dans la partie moyenne d'un calice. 53

Figure 2.5 : Vue d'artiste présentant en coupe un polype colonial et son squelette. 54

Figure 2.6 : Principales morphologies observées chez les coraux solitaires. 56

Figure 2.7 : Exemples de morphologies coralliaires et de types de colonies issues de coraux actuels. 57

Figure 2.8 : Exemples en coupe longitudinale de colonies de coraux avec coenosteum entre les polypiérites. 58

Figure 2.9 : Représentation idéale modélisée en trois dimensions de deux extrêmes de microstructures septales de coraux à squelette fibreux. 60

Figure 2.10 : Exemples de microstructures septales régulièrement observées chez les scléractiniaires mézosoïques avec agrandissements. 62

Figure 2.11 : Différents types d'auricules en section transversale. 63

Figure 2.12 : Appareil septal de *Neorylstonia pseudocolumellata*. 64

Figure 2.13 : Exemples de structures septales caractéristiques. 66

Figure 2.14a : Représentation schématique simplifiée des grands types de murailles et épithèque montrant leur relation avec les éléments radiaires. 68

Figure 2.14b : Exemples de reconstructions des parties marginales de coraux présentant différentes structures de muraille/épithèque. 69

Figure 2.15 : Représentation en écorché d'un scléractiniaire solitaire théorique. 72

Figure 2.16 : Tableau comparatif des principaux termes en rapport avec l'appellation « récif » dans la littérature selon les critères principaux de description de ces édifices. 73

Figure 2.17 : Carte de répartition des récifs coralliaires au sens large du terme à l'échelle mondiale. 74

Figure 2.18 : Variations de la morphologie de colonie en fonction de la profondeur chez le scléractiniaire actuel *Montastrea annularis*. 76

Figure 2.19 : Comparaison des taux de croissance mesurés à partir des bandes de croissances chez une espèce actuelle (*M. faveolata*) et fossile (*C. variabilis*) par quatre méthodes distinctes de mesure (HR, 2dz, PP et VV).77

Figure 2.20 : Expansion géologique des trois groupes majeurs de coraux calcifiés (tabulés, rugueux et scléractiniaires) ainsi que celle des cnidaires à tissus mous exclusivement dont pourraient être issus les coraux calcifiés (qui n'est pas un groupe à valeur phylogénétique). 81

Figure 2.21 : Représentation schématique comparant les plans d'organisation classiquement observés chez les coraux rugueux et chez les scléractiniaires. 82

Chapitre 3

Figure 3.0 : Cartes de localisation des sites d'échantillonnage de Calabre, Moyen-Atlas et Haut- Atlas. 102

Figures 3.1 à 3.107 – voir fiches coraux correspondantes (sommaire en début d'ouvrage).

Chapitre 4

Table 1: Stratigraphic position, coordinates, and sedimentary context of the different sampling sites. 383

Figure 1: Geographic location of the different sampling sites where N. pseudocolumellata has been found in Morocco. 384

Figure 2: Examples of CT scan images provided by nanotom S phoenix 180 kV analysis on sample A57331-1. 388

Figure 3: Plate of photographs of *N. pseudocolumellata*. 393

Figure 4: Model of septal insertion based on the sample A57331-1. 394

Figure 5: Schematic representations of the different shapes of pseudocolumella observed among the samples or in one single sample, from the base to the top. 395

Figure 6: Plate of photographs of *N. pseudocolumellata* focusing on the pseudocolumella structure. 396

Figure 7: Step-by-step model of growth for *N. pseudocolumellata* based on the assumption of an upward migration of polyp soft tissues by muscular contraction in accordance with structural observations of Brahmi et al., 2012 on dissepiments. 399

Figure 8: Univariate analysis based on the data in Table 2. 403

Figure 9: Set 3 PCA considering components 1 and 2. 404

Figure 10: Set 2 discriminant analysis. 405

Figure 11: Distribution of the two extreme shapes of pseudocolumella (type 1 and type 2) in each sampling sites in High and Middle Atlas in Morocco. 408

Figure 12: Comparison of N. pseudocolumellata with examples of Paleozoic corals with a similar pseudocolumella axial structure. 410

Table 2: Values of biometrical measurements for each specimen and character considered in this study. 414

Appendix 1: apparent shape of pseudocolumella in transverse or slightly inclined sections for different samples. 415

Appendix 2: X-ray transverse sections all along the sample A57331-1 provided by the nanotom S phoenix 180 kV CT-scan of Georessources laboratory in Nancy. 417

Appendix 3: X-ray transverse sections all along the sample AM16161 provided by the nanotom S phoenix 180 kV CT-scan of Georessources laboratory in Nancy. 417

Chapitre 5

Figure 5.1 : Répartition stratigraphique des genres de coraux connus au Pliensbachien et/ou au Toarcien et étudiés dans le cadre de ce travail de thèse. 449

Tableau 5.1 : Nombre d'espèces pour chacune des grandes morphologies coloniales au Pliensbachien, Toarcien pré-TOAE et Toarcien post-TOAE. 450

Figure 5.2 : Carte de faciès du Maroc pour la période du passage Sinémurien - Pliensbachien. 451

Figure 5.3 : Distribution des espèces de coraux selon leur niveau d'intégration (en %) au Pliensbachien. 452

Figure 5.4 : Distribution des espèces de coraux selon leur niveau d'intégration (en %) au Toarcien pré-TOAE. 455

Figure 5.5 : Distribution des espèces de coraux selon leur niveau d'intégration (en %) au Toarcien post-TOAE. 455

Figure 5.6 : Répartition stratigraphique des familles de coraux rencontrées dans cette étude. 457

Figure 5.7 : Valeurs pondérées de la diversité pour le Pliensbachien, le Toarcien pré-TOAE et le Toarcien post-TOAE mesurées avec ou sans les singletons. 460

Figure 5.8 : Valeurs pondérées de taux d'extinctions pour le Pliensbachien, le Toarcien pré-TOAE et le Toarcien post-TOAE mesurées avec ou sans les singletons. 461

Annexe 1 :

Liste des échantillons collectés sur le terrain et utilisés pour les descriptions avec identification correspondantes et coordonnées (si disponibles).

1603A1E1 (AM16100)	*Thecocyathus mactra*	N31,986517 W5,0444970
1603A2E1 (AM16101)	*Thecocyathus mactra*	N31,986517 W5,0444970
1603A3E1 (AM16102)	*Dermosmilia* sp	N31,986517 W5,0444970
1603A3E2 (AM16102)	*Ampakabastrea ampakabensis*	N31,986517 W5,0444970
1603A3E3 (AM16102)	*Latiastrea* sp1	N31,986517 W5,0444970
1603A3E4 (AM16102)	*Latiastrea* sp1	N31,986517 W5,0444970
1603A3E5	*Actinastrea* sp1	N31,986517 W5,0444970
1603A5E3	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A6E1	*Vallimeandropsis lineata*	N31,9844093 W5,0492525
1603A8-1	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-10	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-11	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-12	*Microphyllia irregularis*	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-14	*Stylosmilia* sp	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-15	*Microphyllia irregularis*	N31,9845943 W5,0491996

1603A8-17	*Enallocoenia* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-2	*Isastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-3	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-4	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-5	*cyathocoenia* sp2	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-6	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-7	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A8-9	*cyathocoenia* sp2	N31,9845943 W5,0491996
1603A9-1	*Enallocoenia* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603A9-2	*Latiastrea* sp1	N31,9845943 W5,0491996
1603NR	*Stylosmilia* sp	Inconnu
1613A8-13	*Microphyllia irregularis*	N31,9845943 W5,0491996
1703A2-1 (AM 16140)	Nov Gen 3 sp 1	N31,9614506 W5,0290852
1703A2-2	*Proleptophyllia*? Sp	N31,9614506 W5,0290852
2110A2	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,96847 W5,02611

2210E2	Nov Gen3 sp1	N32,01361 W4,95884
2303A1-1	Nov Gen3 sp1	N31,96845 W5,02609
2303A1-6	*Hispaniastraea muricana*	N31,96845 W5,02609
2303A1-9	Nov Gen3 sp1	N31,96845 W5,02609
2303A4-2	*Stylophyllopsis zitelli*?	N31,96845 W5,02609
2303A4-3	*Trochoplegma* sp1	N31,96845 W5,02609
2303A5-3	Nov gen 5 sp1	N31,9582175 W5,03901
2303A6-1	*Coryphyllia regularis*	N31,9699744 W5,02153166
2303A6-2	*Epismiliopsis* sp1	N31,9699744 W5,02153166
2303A7-1	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,9699744 W5,02153166
2310A1-3	*Distichophyllia* sp2	N31,93306 W5,00024
2310A2	*Distichophyllia* sp3	N31,93342 W5,00089
2603A1-1	*Dermosmilia* sp	N31,9845467 W5,0492382
2603A1-11	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382

2603A1-3	*Microphyllia irregularis*	N31,9845467 W5,0492382
2603A1-6	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
2603A1-7	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
2603A1-8	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
2603A1-9	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
2703A1-4	*Epismiliopsis* sp1	N31,9623280 W5,0315447
2703A1-6	?*Archaeosmilia* sp	N31,9623280 W5,0315447
2703A3-3	*Stylophyllopsis zitelli*	N31,9562722 W5,038142778
2703A3-4	*Distichophyllia* sp1	N31,9562722 W5,038142778
2703A3-5	*Epismiliopsis* sp1	N31,9562722 W5,038142778
2703A6 (AML 11)	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,9562722 W5,038142778
2703A7	Nov Gen3 sp1	N31,96845 W5,02609
A110	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A112	*Vallimeandropsis lineata*	N31,9845467 W5,0492382

A113	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A115	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A116-1	*Allocoenia* sp2	N31,9845467 W5,0492382
A116-2	*Allocoenia* sp2	N31,9845467 W5,0492382
A116-3	*Allocoenia* sp2	N31,9845467 W5,0492382
A122	*Allocoenia* sp2	N31,9845467 W5,0492382
A123	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A125	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A126	*Latiastrea sp1*	N31,9845467 W5,0492382
A127	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A128-1	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A128-2	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A130	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A131	*(?) Latiastraea* sp2	N31,9845467 W5,0492382

A132	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A133	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A134	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A135	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A137	*Enallocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A138	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A139	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A140	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A141	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A142-1	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A142-2	*Latiastrea* sp1	N31,9845467 W5,0492382
A142-3	*Cyathocoenia* sp1	N31,9845467 W5,0492382
AM ?-1	*Coryphyllia regularis*?	N31,95588 W5,03802
AM16107-1	*Complexastrea* sp1	N31,984150 W5,049485

AM16107-2	*Complexastrea* sp1	N31,984150 W5,049485
AM161-2	*Proleptophyllia* sp	N31,94333 W5,03059
AM16124	*Funginella?* sp1	N31,97296 W5,02263
AM16132-2	*Rodinosmilia elegantula*	N 3195737 W 503034
AM16132-4	*Proleptophyllia* sp	N 3195737 W 503034
AM16160	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-1	*Proleptophyllia* sp1	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-12	*Hispaniastraea muricana*	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-16	*Trocharea* sp3	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-2	*Hispaniastraea muricana*	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-22	*Hispaniastraea muricana*	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-26	*Trocharea* sp4	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-27	*Hispaniastraea muricana*	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-3	*Hispaniastraea* sp1	N31,9502735 W5,0424514

AM16160-4	Nov Gen 3 sp1	N31,9502735 W5,0424514
AM16160-6	*Trocharea* sp2	N31,9502735 W5,0424514
AM16161	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,9502735 W5,0424514
AM16162	*Neorylstonia pseudocolumellata*	Inconnu Pli Amellagou
AM16162-10	*Funginella*? sp2	Inconnu Pli Amellagou
AM16162-2	*Proleptophyllia multiradiata*	Inconnu Pli Amellagou
AM16162-20	*Funginella*? sp1	Inconnu Pli Amellagou
AM16162-31	*Funginella*? sp1	Inconnu Pli Amellagou
AM16162-4	*Proleptophyllia* sp3	Inconnu Pli Amellagou
AM16162-9	*Funginella?* sp1	Inconnu Pli Amellagou
AM16163	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,9496517 W5,0422206
AM16164	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,9496517 W5,0422206
AM16164-4	*Trochoplegma* sp1	N31,9496517 W5,0422206
AM16164bis2	*Axosmilia* sp1	N31,9496517 W5,0422206

AM16164bis3	*Proleptophyllia*? sp	N31,9496517 W5,0422206
AM16164bis4	*Stylophyllum praenuntians*	N31,9496517 W5,0422206
AM16165-1	*Astraeomorpha confusa*	N31,9496517 W5,0422206
AM16165-4	*Distichophyllia*? sp3	N31,9496517 W5,0422206
AM16174-1	*Distichophyllia* sp3	N31,9338608 W4,9568210
AM16174-2	*Distichophyllia* sp3	N31,9338608 W4,9568210
AM16177-10	*Coryphyllia*? sp	N31,95588 W5,03799
AM16177-2	*Proleptophyllia granulum*	N31,95588 W5,03799
AM16177-3	Nov Gen3 sp1	N31,95588 W5,03799
AM16177-5	*Distichophyllia*? sp4	N31,95588 W5,03799
AM16177-9	*Distichophyllia*? sp4	N31,95588 W5,03799
AM16178-4	*Proleptophyllia multiradiata*	N31,95561 W5,03747
AM16179-3	*Proleptophyllia* sp3	N31,9570351 W5,0364242
AM16179-4	*Distichophyllia* sp1	N31,9570351 W5,0364242
AM16179-5	*Epismiliopsis* sp1	N31,9570351 W5,0364242
AM16179-6	*Plesiophyllum fritillus*	N31,9570351 W5,0364242
AM16179-8	*Stylophyllopsis zitelli*	N31,9570351 W5,0364242
AM16180-2	*Proleptophyllia* sp2	N31,95921 W5,03547
AM16182-6	*Proleptophyllia granulum*?	N31,9606323 W5,0340395
AM16184-2	?Nov Gen5 sp1	N31,97956 W5,01258
AM16184-4	*Proleptophyllia multiradiata*?	N31,97956 W5,01258
AM16188-11	*Epismiliopsis* sp1	N 3197528 W 502038
AM16188-13	*Archaeosmilia menchikoffi*	N 3197528 W 502038
AM16188-15	*Distichophyllia* sp1	N 3197528 W 502038
AM16188-2	*Epismiliopsis* sp1	N 3197528 W 502038
AM16188-5	*Hispaniastrea* sp1	N 3197528 W 502038
AM16188-7	Gen1 sp1	N 3197528 W 502038
AM16-2	*Distichophyllia* sp1	N31,94333 W5,03059

AM16-2 (B251')	*Proleptophyllia*? sp	Inconnu Pli Amellagou
AM16B236-1	*Stylophyllopsis zitelli*	N31,94313 W5,03034
Aml8-1	*Distichophyllia* sp4?	N31,96922 W5,03311
Ca0111E3-18	*Paravolzeia* sp1	N39,507908 E16,659282
Ca0211E1-1	*Paravolzeia* sp1	N39,465234 E16,791365
Ca0211E1-2	*Paravolzeia* sp1	N39,465234 E16,791365
Ca0211E2-1	*Paravolzeia* sp1	N39,464210 E16,790572
Ca0211E2-6	*Paravolzeia* sp1	N39,464210 E16,790572
CDAM1	*Hispaniastrea* sp1	Inconnu Pli Amellagou
CDAm10	*Trocharea* sp3	Inconnu Pli Amellagou
CDAm11	*Porifera*	Inconnu Pli Amellagou
CDAm12	*Proleptophyllia* sp3	Inconnu Pli Amellagou
CDAm2	*Distichophyllia* sp1	Inconnu Pli Amellagou
CDAm5	*Proleptophyllia granulum*	Inconnu Pli Amellagou

CDAm6	*Distichophyllia*? sp	Inconnu Pli Amellagou
DA0106E1'-1	?*Distichophyllia* sp4	N31,6296806 W5,8460298
DA0106E1-1	*Periseris elegantula*	N31,6296806 W5,8460298
DA0106E2-1	*Archaeosmiliopsis densus*	N31,6275234 W5,8467298
DA0106E2-2	*Actinastrea* sp1	N31,6275234 W5,8467298
DA0106E2-3	*Ampakabastrea ampakabensis*	N31,6275234 W5,8467298
DA0106E2-4	*Porifera*	N31,6275234 W5,8467298
DA0106E2-6	? Nov gen3 sp1	N31,6275234 W5,8467298
DA0106E3-1	*Periseris elegantula*	N31,6278000 W5,8468175
DA0106E3-3	*Haimeicyclus haimei* + *Periseris elegantula*	N31,6278000 W5,8468175
DA0106E3-4	?Nov gen3 sp1	N31,6278000 W5,8468175
DA0106E3-6	?Nov gen3 sp1	N31,6278000 W5,8468175
DA0206E1	*Thecosmilia* sp3	N31,7262115 W5,7474918
DA0206E1"1	*Thecosmilia* sp3	N31,7262115 W5,7474918

DA0206E1-2	*Latiastrea* sp1	N31,7262115 W5,7474918
DA0206E1-4	*Ampakabastrea ampakabensis*	N31,7262115 W5,7474918
DA0206E1-6	*Stylosmilia* sp1	N31,7262115 W5,7474918
DA0206E1-7	*Isastrea toarciensis*	N31,7262115 W5,7474918
DA0206E1-8	*Thecosmilia* sp3	N31,7262115 W5,7474918
DA0306sb	*Haimeicyclus haimei*	Inconnu Pli pré-TOAE Dadès
DA2705E1	*Retiophyllia* sp1	N32,0671806 W4,3825116
DA2705E2	*Retiophyllia* sp1	N32,0671188 W4,3823690
DA2705E4-1	*Latomeandra* sp1 + *Stylosmilia ?* sp2	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-11	*Latomeandra* sp1	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-13	*Latomeandra* sp1	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-14	*Latomeandra* sp1	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-15	*Latomeandra* sp1	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-18	*Stylosmilia*? Sp2	N32,0632515 W4,3584538

DA2705E4-2	*Vallimeandropsis lineata*	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-3	*Latomeandra* sp1	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E4-8	*Stylosmilia*? sp1	N32,0632515 W4,3584538
DA2705E5	?Nov gen3 sp1	N32,0670395 W4,3826299
DA2705E5-1	*Thamnasteria* sp1	N32,0670395 W4,3826299
DA2705E7	*Retiophyllia* sp1	N32,0634880 W4,3567214
DA2805E2-1	*Stylosmilia*? Sp2	N32,0642967 W4,3570366
DA2805E3	*Latomeandra* sp1	N32,0633659 W4,3597350
DA2805E4	*Stylosmilia*? sp2	N32,0641785 W4,3570781
DA2805E5-1	*Vallimeandropsis lineata*	N32,0645228 W4,3558531
DA2805E6-1	*Thamnasteria* sp1	N32,0703125 W4,3791389
DA2805E7	*Retiophyllia* sp1	N32,0706520 W4,3794513
DA2905E1'1	*Alloiteausmilia boudaharensis*	N31,5612450 W5,9033070
DA2905E1-1	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,5612030 W5,9032140

DA2905E1-2	*Margarosmilia*? sp1 + *Hispaniastrea murciana*	N31,5612030 W5,9032140
DA2905E2	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N31,5612030 W5,9032140
DA2905E2-1	*Margarosmilia*? sp1	N31,5612030 W5,9032140
DA2905E2-2	*Hispaniastraea muricana*	N31,5612030 W5,9032140
DA2905E3	Nov gen2 sp1	N31,5612030 W5,9032140
DA3005E1	*Actinastrea* sp1	N31,62977703 W5,8461471
DA3005E2-1	*Phacelophyllia termieri*	N31,62977703 W5,8461471
DA3005E2-2	*Haimeicyclus haimei*	N31,62977703 W5,8461471
DA3105E1	Nov gen2 sp1	N31,5682106 W5,8937588
DA3105E2-1	*Funginella*? sp1	N31,5684242 W5,8936434
DA3105E2-2	*Funginella*? sp1	N31,5684242 W5,8936434
DA3105E2-3	*Funginella*? sp1	N31,5684242 W5,8936434
DA3105E2-4	*Funginella*? sp1	N31,5684242 W5,8936434
DA3105E2-5	*Funginella*? sp1	N31,5684242 W5,8936434
DA3105E2-7	*Funginella*? sp1	N31,5684242 W5,8936434
DA3105E3-1	*Hispaniastraea muricana*	N31,5685043 W5,8936157
MA0504E2-2	*Stylophyllopsis zitelli*?	N33,458436 W4,988101
MA0504E2-3	*Complexastrea* sp2	N33,458436 W4,988101
MA0504E2-4	*Complexastrea* sp2	N33,458436 W4,988101
MA0504E2-5	*Hispaniastrea murciana*	N33,458436 W4,988101
MA0504E3	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N33,458805 W4,987944
MA0504E3-1	*Hispaniastraea muricana*	N33,458805 W4,987944
MA0504E5-1	*Hispaniastraea muricana* + *Calamophylliopsis phaceloida*	N33,451709 W4,929515
MA0504E5-2	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,451709 W4,929515
MA0504E6-5	*Hispaniastraea muricana*	N33,471771 W4,929707
MA0504E7-1	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-1	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-15	Nov gen3 sp1	N33,453491 W4,927865

MA0504E7-17	*Coryphyllia* sp1	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-2	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-3	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-4	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-5	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-7	*Hispaniastraea muricana*	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-8	*Pseudodiplocoenia* sp1	N33,453491 W4,927865
MA0504E7-9	*Actinastrea* sp1	N33,453491 W4,927865
MA0604E1-1	Gen indet 2 sp1	N33,374300 W4,921920
MA0704E2-1	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452894 W4,921777
MA0704E3-11	*Pseudodiplocoenia* sp1	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-12	*Coryphyllia* sp1	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-3	*Pseudodiplocoenia* sp1	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-4	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452893 W4,922453

MA0704E3-5	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-6	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-7	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-8	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452893 W4,922453
MA0704E3-9	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452893 W4,922453
MA0704E4-2	*Pseudodiplocoenia* sp1	N33,452816 W4,922526
MA0704E4-3	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452816 W4,922526
MA0704E4-4	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452816 W4,922526
MA0704E4-5	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452816 W4,922526
MA0704E4-6	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452816 W4,922526
MA0704E4-7	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452816 W4,922526
MA0704E4-8	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452816 W4,922526
MA0704E5-1	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452753 W4,922639
MA0704E5-2	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452753 W4,922639

MA0704E5-3	*Calamophylliopsis phaceloida*	N33,452753 W4,922639
MA0704E5-4	*Apocladophyllia* sp1	N33,452753 W4,922639
MA0704E6-1	Gen4 sp1	N33,452807 W4,922837
MA0704E6-2	Gen4 sp1	N33,452807 W4,922837
MA0704E6-3	Gen4 sp1	N33,452807 W4,922837
MA0704E6-4	Gen4 sp1	N33,452807 W4,922837
MA0704E6-5	*Coryphyllia* sp1?	N33,452807 W4,922837
MA0704E7-1	*Hispaniastraea muricana*	N33,452573 W4,923662
MA0704E8-4	*Phacelophyllia* sp1	N33,452490 W4,924860
MA0704E8-5	*Coryphyllia*? sp	N33,452490 W4,924860
MA0804E2-1	*Microphyllia irregularis*	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-10	*Aggomorphastraea* sp1	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-11	*Aggomorphastraea* sp1	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-12	*Aggomorphastraea* sp1 + *Periseris elegantula*	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-13	*Diplocoenia* sp1	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-14	*Diplocoenia* sp1	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-2	*Latomeandra* sp1	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-4	*Vallimeandropsis lineata*	N33,192115 W5,351871
MA0804E2-9	*Aggomorphastraea* sp1	N33,192115 W5,351871
MA0904E10	*Apocladophyllia* sp1	N33,454526 W4,927693
MA0904E7	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N33,450382 W4,927496
MA0904E9	*Neorylstonia pseudocolumellata*	N33,452542 W4,924990
MA1004E1	*Montlivaltia* sp2	N33,191128 W5,351721
MA1004E1-1	*Vallimeandropsis lineata*	N33,191128 W5,351721
MA1004E1-4	*Montlivaltia* sp2	N33,191128 W5,351721
MA1004E1-5	Gen indet3 sp1	N33,191128 W5,351721
MA1004E3-1	*Vallimeandropsis lineata*	N33,191571 W5,352503
MA1004E3-2	*Dimorphastrea* sp1	N33,191571 W5,352503

MA1004E3-3	*Latomeandra* sp1	N33,191571 W5,352503
MA1004E4-1	*Vallimeandropsis lineata*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-11	*Actinastrea* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-12	*Thecosmilia* sp2	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-13	*Vallimeandropsis lineata*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-14	*Vallimeandropsis lineata*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-15	*Vallimeandropsis lineata*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-16	*Microphyllia irregularis*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-18	*Aggomorphastraea* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-19	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-2	*Vallimeandropsis lineata*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-20	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-21	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-22	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569

MA1004E4-23	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-24	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-25	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-26	*Cladophyllia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-27	*Isastrea* sp2	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-28	Gen indet 3 sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-3	*Microphyllia irregularis*	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-30	*Isastrea* sp2	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-31	Gen indet 4 sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-32	*Dimorphastrea* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-33	*Dimorphastrea* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-34	*Microsolena* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-4	*Latomeandra* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-6	Gen indet 3 sp 1	N33,192137 W5,352569

MA1004E4-7	*Latiastrea* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-8	*Diplocoenia* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E4-9	*Dimorphastrea* sp1	N33,192137 W5,352569
MA1004E5-10	*Cladophyllia* sp1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-11	*Ampakabastrea ampakabensis*	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-12	*Latiastrea* sp1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-2	*Aggomorphastraea* sp1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-3	Gen indet1 sp1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-3'	Gen indet1 sp1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-4	*Phacelophyllia fasciculata*	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-5	*Isastrea* sp2	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-6	*Dimorpharaea* sp1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-7	Gen indet 4 sp 1	N33,192311 W5,352480
MA1004E5-8	*Diplocoenia* sp1	N33,192311 W5,352480

MA1004E5-9	*Cladophyllia* sp1	N33,192311 W5,352480
PFPyr10	*Phacelostylophyllum* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr12	*Phacelostylophyllum* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr13	*Phacelostylophyllum* sp2	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-10	*Stylophyllopsis* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-11	*Stylophyllopsis* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-12	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-13	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-14	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-15	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-16	*Stylophyllopsis* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-2	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-3	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-4	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées

PFPyr6-5	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-6	Nov gen3 sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-7	*Stylophyllopsis* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-8	*Stylophyllopsis* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr6-9	*Stylophyllopsis* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr7	*Phacelostylophyllum* sp1	Inconnu Pli des Pyrénées
PFPyr9	*Phacelostylophyllum* sp2	Inconnu Pli des Pyrénées
ToA1	*Latiastrea* sp1	Inconnu

Annexe 2 :

Description du devenir des espèces décrites dans Beauvais (1986) proposé par ce travail de thèse.

Nom d'espèce tel que présenté dans Beauvais 1986	Statut pour l'étude	Espèce considérée ou non pour l'étude après révision
Stylophyllopsis victoriae (Duncan) 1867	Matériel non vu.	Non
Stylophyllopsis ? cf. *murchisoniae* (Duncan) 1867	Matériel non vu.	Non
Stylophyllopsis walliae (Duncan 1864)	Matériel non vu.	Non
Stylophyllopsis zitelli Frech 1890	Matériel non vu mais des spécimens de cette espèce ont été collectés sur le terrain.	Oui
Stylophyllopsis elchabirensis nov. sp.	Matériel non vu.	Non
Stylophyllopsis cf. *rudis* (Emmrich) 1853	Matériel non vu.	Non
Stylophyllopsis cf. *paradoxum* Frech 1890	Matériel non vu.	Non
Phacelostylophyllum ? cf. *subdichotomum* Laube (non Münster)	Matériel non vu.	Non
Phacelostylophyllum ramosum nov. sp.	Matériel vu, le matériel type porte deux taxons distincts, l'un identifié comme *Archaeosmiliopsis densus*, majoritaire en nombre de calices et l'autre trop mal préservé pour exclure une appartenance à d'autres genres (*Phacelophyllia* par exemple). L'holotype est un *Archaeosmiliopsis densus*.	Non
Archaeosmilia beata Melnikova 1975	Matériel non vu.	Non
Archaeosmilia menchikoffi nov. sp.	Matériel vu, d'autres spécimens ont été collectés sur le terrain.	Oui
Archaeosmilia ? sp.1	Matériel vu, quelques spécimens similaires collectés sur le terrain, dans un état de préservation similaire. Néanmoins, l'un des spécimens de Beauvais présente une structure stylophyllide avérée et tous ont un appareil septal à symétrie hexamérale très régulière ce qui nous laisse penser qu'il s'agit de stades jeunes du taxon Nov. sp. 3 sp. 1.	Non
Archaeosmilia sp.2	Matériel utilisé non vu.	Non
Archaeosmilia subrecta nov. sp.	Matériel vu, non traité car Sinémurien néanmoins le matériel est pauvre pour construire une nouvelle espèce: un seul spécimen mal préservé sans caractéristiques apparentes discriminantes pour l'exclure d'autres taxons.	Non
Plesiophyllum cylindricum nov. sp.	Matériel non vu.	Non

Parapleurosmilia inflata nov. sp.	Matériel vu, regroupé avec *Axotrochus outitensis* sous *Axosmilia outitensis.*	Non
Alloiteausmilia boudaharensis nov. sp.	Matériel vu, un autre spécimen collecté sur le terrain.	Oui
Epismilia mauretaniensis nov. sp.	Matériel vu, les spécimens utilisés sont mal préservés et ne présentent pas de caractéristiques discriminantes pour les exclure d'autres taxons déjà existants. Qui plus est, l'échantillonnage est vraisemblablement hétérogène.	Non
Epismiliopsis liasica (De Fromentel) 1861	Matériel utilisé non vu mais nous considérons dans l'étude le matériel type d'*Epismiliopsis liasicum* utilisé par Alloiteau qui est Pliensbachien.	Oui
Epismiliopsis sp.	Matériel vu, l'un des deux spécimens a été réattribué à Nov. Gen. 3 sp1	Oui
Volzeia badiotica (Volz)	Matériel non vu.	Non
Mesophyllum pseudocolumellatum nov. sp.	Matériel vu, de nombreux spécimens ont été collectés sur le terrain et décrits dans Vasseur et al. (voir chapitre 4) Le nom de genre, en homonymie, a été changé pour *Neorylstonia pseudocolumellata*.	Oui
Mesophyllum sp.	Matériel non vu.	Non
Rodinosmilia elegantula nov. sp.	Matériel vu, d'autres spécimens ont été collectés sur le terrain.	Oui
Coryphyllia subregularis nov. sp.	Matériel vu.	Oui
Axotrochus outitensis nov. sp.	Matériel vu, d'autres spécimens non publiés ont été retrouvés dans les collections MNHN. Réattribution au genre *Axosmilia*.	Oui
Parathecosmilia mokhtensis nov. sp.	Matériel vu mais non considéré car la préservation du seul spécimen servant d'holotype ne permet pas de l'exclure des genres *Phacelostylophyllum* et *Retiophyllia*.	Non

Retiophyllia ahraboutensis nov. sp.	Matériel vu, non considéré dans l'étude car aaléno-bajocien néanmoins nous contestons l'interprétation sur la columelle et l'épithèque et émettons un doute sur l'attribution au genre *Retiophyllia*.	Non
Margarosmilia ? *gemminata* nov. sp.	Matériel vu, un spécimen appartenant vraisemblablement à la même espèce a été observé dans le lot des paratypes de l'espèce décrite dans la même publication sous *Cyclophyllopsis cornutiformis* (collections MNHN).	Oui
Cardiastraea cristata L. Beauvais 1978	Matériel non vu.	Non
Procyclolites septocoartae nov. sp.	Matériel non vu.	Non
Actinastraea plana Duncan 1867	Matériel non vu, deux spécimens non figurés mais identifiés par Beauvais sous le même nom ont été retrouvés dans les collections MNHN et semblent correspondre à ce que nous avons collecté et appelé *Allocoenia* sp.1.	Non
Actinastraea minima nov. sp.	Matériel non vu.	Non
Allocoeniopsis dendroidea (Duncan) *tadjitensis* nov. s/sp.	Matériel non vu.	Non
Coenastrea sp.	Matériel non vu.	Non
Thecactinastraea fasciculata nov. sp.	Matériel vu, réattribué au genre *Phacelophyllia*.	Oui
Macgeopsis sp.	Matériel vu, insatisfaisant pour produire une nouvelle espèce, il présente les caractères généraux d'un jeune *Coryphyllia* d'espèce non identifiée.	Non
Cyclophyllopsis cornutiformis nov. sp.	Matériel vu, consistant en un lot hétérogène dont l'holotype est réattribué à *Proleptophyllia granulum*. Parmi les paratypes ont été relevés un spécimen appartenant à *Margarosmilia gemminata*, un spécimen appartenant à *Neorylstonia pseudocolumellata* et trois spécimens ayant servi à produire le taxon *Episimilia* sp.1.	Non
Myriophyllum munsteri (Volz) 1896	Matériel non vu.	Non

Myriophyllum constrictum nov. sp.	Matériel vu. La préservation peu satisfaisante et le traitement à l'acide semblent avoir grandement altéré la structure septale que nous suspectons néanmoins d'être pennulaire, permettant de réattribuer sous réserve le spécimen type à *Proleptophyllia multiradiata*. Le paratype bien que très mal préservé est indubitablement d'une autre espèce et d'un autre genre.	Oui
Myriophyllum fasciatum nov. sp.	Matériel vu, réattribué à *Phacelophyllia fasciculata*.	Non
Myriophyllum ? sp.	Matériel non vu.	Non
Omphalophylliopsis lobatus nov. sp.	Matériel vu, insatisfaisant pour produire une nouvelle espèce, il présente les caractères généraux d'un *Proleptophyllia* d'espèce non identifiée.	Non
Phacelophyllia termieri nov. sp.	Matériel vu, un autre spécimen collecté sur le terrain.	Oui
Isastrocoenia ? *faugeresi* nov. sp.	Matériel vu, réattribué au genre *Cyathocoenia*.	Oui
Ellipsoidastrea sp.	Matériel vu.	Oui
Stylosmilia dresnayi nov. sp.	Matériel vu, maintenu avec doute dans le genre *Stylosmilia*.	Oui
Goniocora concinna Tomes 1882	Matériel non vu.	Non
Stylina bernardiana (d'Orbigny 1850)	Matériel non vu.	Non
Paraphyllogyra sp.	Matériel non vu.	Non
Rhabdophyllia ? *phaceloida* nov. sp.	Matériel vu, réattribué au genre *Calamophylliopsis.*	Oui
Isastrea hourcqi Alloiteau 1958	Matériel vu, réattribué au genre *Ampakabastraea*.	Oui
Isastrea sp.	Matériel non vu.	Non
Isastrea ? sp.	Matériel non vu.	Non
Goldfussastrea toarciensis nov. sp.	Matériel vu, réattribué au genre *Isastrea*. Un autre spécimen a été récolté sur le terrain.	Oui
Haplaraea ? sp.	Matériel non vu.	Non
Astraraeidae Incertae sedis	Matériel non vu.	Non

Andemantastraea consobrina d'Orbigny	Matériel vu, le spécimen doit être replacé dans les *Isastrea* ou *Ampakabastraea* mais, à défaut de lame mince ou de sections polies de meilleure qualité, il est impossible de trancher entre ces deux genres avec le seul spécimen observé.	Non
Trigerastraea minima nov. sp.	Matériel vu, en très mauvais état de préservation, l'unique spécimen est insatisfaisant pour produire une nouvelle espèce.	Non
Ampakabastrea ampakabensis toarciensis nov. ssp.	Matériel non vu mais des spécimens d'*Ampakabastrea ampakabensis* ont été récoltés sur le terrain, nous abandonnons donc uniquement la sous-espèce produite par Beauvais pour cette étude.	Non
Mesomorpha pseudo-mammosa Beauvais 1972	Matériel non vu.	Non
Mesomorpha gracilis Beauvais 1970	Matériel non vu.	Non
Thamnasteriamorpha dronovi Melnikova	Matériel non vu.	Non
Funginella domeriensis nov. sp.	Matériel vu, l'holotype est en mauvais état (en deux parties) mais semble plus proche d'un *Proleptophyllia multiradiata* que les paratypes qui sont plus singuliers néanmoins nous avons récolté sur le terrain des spécimens semblables à certains paratypes. Nous les avons donc attribués avec doute au même genre dans l'attente d'une révision plus approfondie de ce dernier.	Oui
Siderosmilia toarciensis nov. sp.	Matériel vu.	Oui
Siderosmilia ? cf. *septanectens* (Loretz)	Matériel non vu.	Non
Dimorphastraea menchikoffi nov. sp.	Matériel vu, nous émettons un doute sur l'attribution générique.	Oui
Proleptophyllia multiradiata nov. sp.	Matériel vu.	Oui
Proleptophyllia rejuvenescens nov. sp.	Matériel vu, réattribué à *Proleptophyllia multiradiata*.	Non
Proleptophyllia subcylindrica nov. sp.	Matériel vu, réattribué à *Proleptophyllia multiradiata*.	Non

Proleptophyllia bilobata nov. sp.	Matériel vu, en très mauvais état de préservation, l'unique spécimen est insatisfaisant pour produire une nouvelle espèce.	Non
Chomatoseris orbulites (Lamouroux)	Matériel non vu.	Non
Araiophyllum liasicum nov. sp.	Matériel vu.	Oui
Epistreptophyllum vetusum nov. sp.	Matériel vu, consistant en un lot hétérogène dont l'holotype appartient aux Stylophyllidae. L'un des paratypes semble appartenir au genre *Proleptophyllia*. Aucun spécimen ne présente les caractères du genre *Epistreptophyllum*.	Oui
Brachyseris walfordi (Tomes 1882)	Matériel non vu.	Non
Microphyllia irregularis (Koby) 1885	Matériel vu.	Oui
Microphyllia convergens nov. sp.	Matériel vu. Nous émettons un doute sur l'attribution générique.	Oui
Microphyllia lineata nov. sp.	Matériel vu, réattribué au genre *Vallimeandropsis.*	Oui
Incertae sedis *rofanica* ? (Frech)	Matériel non vu.	Non
Inserta sedis *parallelum* Turnsek & Geyer 1975	Matériel non vu.	Non