

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 87 (1994)
Heft: 3: Concepts and controversies in phosphogenesis : proceedings of the symposium and workshop held on 6-10 September 1993

Artikel: Sur le genre Heliocoenia Etallon, Scléractiniaire mésozoïque
Autor: Beauvais, Louise
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-167480>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 25.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Sur le genre *Heliocoenia* ETALLON, Scléractiniaire mésozoïque

LOUISE BEAUVAIS¹

Key words: Mesozoic, scleractinia, macro- and microstructures, septal arrangement and development, Systematics

Mots clefs: Scléractiniaux, mésozoïque, macro- et microstructures, insertion septale, systématique

ABSTRACT

The holotype of the type species of the genus *Heliocoenia* has not been found. Specimens from the type-locality (Valfin, Jura) have been investigated. Wall and peritheca structures, septal microstructure and development of the septal apparatus are specified. The systematic position is more accurately defined: *Heliocoenia* ETALLON is placed in the family Agatheliidae, between the suborders Stylinida and Heterocoeniida. Variability and correlation of the calicinal diameter and the number of septa of the 35 species described by the authors show that only 10 species and 2 subspecies may be valid. The possibility of a monospecific genus is taken under consideration.

RESUME

L'holotype de l'espèce-type du genre *Heliocoenia* n'ayant pas été retrouvé, des spécimens provenant de la localité-type (Valfin, Jura) ont été examinés. Cette étude a permis: 1) de mieux comprendre et d'interpréter d'une façon nouvelle les structures murale et périthéciale, la mise en place de l'appareil septal et la microstructure des septes du genre *Heliocoenia* ETALLON; 2) de préciser sa position systématique, intermédiaire entre les Stylinida et les Heterocoeniida. 3) L'étude de la variabilité des diamètres calicinaux et l'examen des corrélations existant entre le diamètre du calice et le nombre de septes chez les 35 espèces du genre décrites par les auteurs, permet de les regrouper en seulement 10 espèces et 2 sous-espèces. L'hypothèse d'un genre monospécifique n'a pas été écartée.

1. Historique

Le genre *Heliocoenia* a été créé par Etallon en 1858 pour y ranger quatre espèces du «Dicératien» de Valfin (Jura, France). Il est caractérisé, grâce à la bonne description donnée par l'auteur, par les particularités suivantes:

- Les polypiérites sont serrés, accolés, munis d'une double muraille, l'externe épaisse, un peu plus aux angles, mais restant toujours elliptique.
- Les intervalles entre les calices sont couverts d'une granulation serrée, les granulations remplissent les intervalles ... Dans les coupes on voit parfaitement les deux murailles et les intervalles des calices.
- Deux cloisons opposées un peu plus développées se réunissent à une columelle légèrement comprimée.

¹ Laboratoire de Paléontologie MNHN, URA 12 du CNRS, 8 rue Buffon, F-75005 Paris

- L'appareil septal dépend de dix systèmes qui présentent cette particularité de n'être pas égaux, il y a six grandes cloisons et quatre autres presque aussi développées que les premières dans les systèmes qui touchent aux deux grandes cloisons opposées; il n'y a donc que les deux systèmes perpendiculaires au plan de la columelle où il manque de cette cloison secondaire; dans toutes il y a un second ordre de cloisons peu développées.
- Présence de côtes seulement près du bord calicinal.

Les quatre espèces qui suivent la description originale sont: *Heliocoenia variabilis* ETALLON, *Heliocoenia humberti* ETALLON, *Heliocoenia dendroidea* ETALLON et *Heliocoenia ?thiollieri* ETALLON.

De Fromentel (1861), considérant que la présence de deux cloisons principales plus grandes que les autres et les intervalles intercalicinaux granulés ne sont pas des caractères suffisants pour un genre distinct, fait entrer *Heliocoenia* dans la synonymie de *Stylina*.

En 1862, le créateur du genre redécrit succinctement un *Heliocoenia variabilis* provenant de la Caquerelle (Jura bernois): «Cloisons continuées par une granulation fine, serrée. Columelle styliforme un peu aplatie», et il figure cette espèce pour la première fois (pl. 52, fig. 13). Toutefois, la figuration ne fait pas apparaître la symétrie bilatérale décrite en 1858; on peut y compter 6 S1, 6 S2, 12 S3 et 48 côtes.

En 1881 Koby décrit plusieurs espèces sous le nom de genre *Heliocoenia* en s'attardant surtout sur l'appareil septal. Il classe les espèces lui appartenant en trois catégories: les Hexaheliocoeniae, les Octoheliocoeniae et les Decaheliocoeniae. Il conserve cependant un seul nom de genre, *Heliocoenia*, pour les trois groupes et reconnaît chez *H. humberti* ETALLON, qu'il place dans les Decaheliocoeniae, un appareil septal très irrégulier variant d'un calice à l'autre.

A propos de la muraille, l'auteur suisse ne donne aucune indication mais il parle de «polypiérites unis entre eux par un grand développement de feuillets qui sont les prolongements des cloisons, et d'intervalles entre les calices couverts d'une granulation serrée souvent disposée en lignes rayonnantes».

En 1904, le même auteur affirme que la muraille est «nettement délimitée» et que «les espaces entre les tubes sont remplis d'un coenenchyme granulé disposé en couches horizontales assez serrées». Il indique que *H. humberti* possède six, huit, dix ou douze cloisons principales et *H. micropora*, six grandes cloisons dans les calices circulaires, souvent huit dans les calices elliptiques avec deux, quatre et rarement six cloisons secondaires.

Vaughan & Wells (1943) ramènent *Heliocoenia* au rang de sous-genre du genre *Stylina* et fixent le subgénotype (subgénélectotype) *H. variabilis* ETALLON 1858 de Valfin, en indiquant: «genre identique à *Stylina* mais surface de la périthèque non costulée, couverte de granulations.»

En 1948, Alloiteau retrouve sur un spécimen de la collection d'Orbigny déterminé par ce dernier auteur comme *Conocoenia tumularis* MICHELIN, tous les caractères décrits par Etallon. Il identifie donc cette espèce à *Heliocoenia variabilis* ETALLON et montre ses différences avec *Stylina*:

- agencement particulier de l'appareil septal décrit par Etallon
- columelle aplatie soudée à un ou à deux S1 opposés,

- muraille septothécale
- existence d'une fausse muraille externe déterminée par les côtes intercalaires qui donnent à la surface péricalicinale de la périthèque son aspect granuleux.

C'est donc par erreur qu'en 1952 il attribua le genre *Heliocoenia* à d'Orbigny en désignant comme génotype *Astrea tumularis* MICHELIN.

En 1964, Beauvais, considérant que le spécimen de Valfin n'est pas figuré, choisit *H. variabilis* de la Caquerelle comme type du genre et crée pour *H. variabilis* ETALLON de Valfin un nouveau genre: *Alloiteaucoenia* avec pour espèce-type *H. variabilis* de Valfin. Pour cet auteur, *Heliocoenia* posséderait un arrangement septal de type hexaméral simple tandis qu'*Alloiteaucoenia* serait caractérisé par une symétrie d'ordre 6, doublée d'une symétrie bilatérale avec 6 S1, 6 S2 et seulement 8 S3. Trois espèces sont placées dans ce genre: *Alloiteaucoenia tumularis* (ALLOITEAU) non MICHELIN, qui renferme vingt septes et quarante côtes, *A. ternodorensis* BEAUVAIS avec le même nombre d'éléments radiaires et *H. pentagonalis* (MICHELIN) chez qui on compte quarante septes et quatre vingt côtes.

L'auteur affirme, de plus, que le nombre de côtes est double de celui des septes, indiquant, comme l'avait fait Alloiteau, que ces côtes intercalaires représentent la double muraille d'Etallon tandis que, plus loin, une «muraille septothécale épaissie en stéréozone» est décrite.

La même année, Morycowa, en se basant sur des espèces nouvelles du Néocomien des Carpathes qu'elle rapporte au genre *Heliocoenia*, apporte des précisions sur la structure de la périthèque mais reste indécise sur celle de la muraille: on lit, en effet dans la diagnose de son espèce *H. rozkowskiae* (p. 40) «septes s'élargissant au bord du calice et se continuant en côtes assez courtes et côtes intercalées dont le nombre est au moins deux fois plus grand que le nombre de septes. Les côtes intercalées apparaissent souvent non pas au bord du calice, mais à une certaine distance. La muraille est très épaisse, formée d'une stéréozone dissépinmentale. Exothèque compacte, formée de couches périodiques à structure tabulocolumnaire, concaves vers le bas ou parfois presque horizontales. Entre ces couches se trouvent des dissépiments vésiculeux bien développés, souvent à structure colonnaire» et, dans celle de *H. carpathica* (p. 42): «Muraille septothécale. Côtes parfois remplacées par des granules». Morycowa donne également des précisions sur la microstructure: «les costoseptes sont constitués de trabécules fortement inclinées, en revanche, la partie intercalicinale, périthécale des éléments radiaires est constituée de trabécules subverticales qui s'isolent facilement les unes des autres. Les grosses trabécules isolées forment la granulation de la surface périthécale».

En 1966, Roniewicz, à juste titre, et pour éviter toute confusion, pense que le genre *Heliocoenia* doit être rétabli, avec *H. variabilis* ETALLON 1858 comme espèce-type et, comme caractère distinctif, la symétrie particulière de l'appareil septal décrite dans la diagnose originale. Toutefois, constatant que le type de symétrie est sujet à de grandes variations et qu'il existe des transitions manifestes entre les différents types de symétrie, elle traite ce caractère au niveau du sous-genre et crée trois nouveaux sous-genres: *Hexaheliocoenia*, *Octoheliocoenia* et *Decaheliocoenia*. Elle place le genre *Alloiteaucoenia* BEAUVAIS dans le sous-genre *Decaheliocoenia*. Dans sa description du genre, elle parle de «périthèque granuleuse constituée de couches de petits dissépiments alternant avec des couches de dépôt trabéculaire» mais nulle part elle ne mentionne la muraille.

Enfin, en 1976, Roniewicz affirme encore que les espèces d'*Heliocoenia* se distinguent avant tout par les types de symétrie et que ceux-ci présentent des transitions dans un même polypier.

Ainsi, *Heliocoenia* est un genre d'Etallon créé en 1858, dont l'espèce-type *Heliocoenia variabilis* de Valfin a été fixé par Vaughan & Wels en 1943. Malheureusement l'holotype de l'espèce-type n'a été retrouvé ni dans la collection Etallon à Porrentruy (Suisse), ni dans celle du même auteur conservée à Dijon (Côte-d'Or). Ses caractères, établis par Etallon, ont été complétés avec beaucoup de soin et de précision par Morycowa (1964) grâce à du matériel crétacé de Pologne. Roniewicz (1966) ajoute des considérations sur la symétrie de l'appareil septal: «On observe un type hexaméral de symétrie de départ, ainsi que deux types dérivés à la suite de sa bilatéralisation. Le type de départ est représenté par le sous-genre *Hexaheliocoenia*, il se développe par réduction de deux secteurs opposés en type représenté par le sous-ordre *Decaheliocoenia* tandis que la réduction de quatre secteurs se produisant en même temps que le développement des deux autres ont donné le type caractérisant *Octoheliocoenia*. On observe entre eux des liaisons réciproques aussi bien par les formes de passage que par la manifestation sporadique d'un type de symétrie dans l'autre. Cela permet de supposer qu'il existe dans le genre *Heliocoenia* ETALLON une possibilité potentielle de développement de plusieurs types de symétrie qui, dans les conditions normales, se réalisent indépendamment et, dans le cas de certaines perturbations, peuvent, par contre, apparaître simultanément en tant que caractères tératologiques. Du point de vue de la différenciation spécifique, *Heliocoenia* est un genre intéressant car les faits qu'on y observe peuvent être interprétés comme exemple d'une radiation rapide à directions multiples qui, inaugurée dans l'Oxfordien a donné entre l'Oxfordien et le Kimméridgien une grande différenciation de formes».

De nouvelles plaques minces effectuées sur du matériel provenant de la localité-type (Valfin, Jura) nous permettent maintenant de mieux comprendre et d'interpréter d'une nouvelle façon les structures murale et périthécale, la variabilité de la disposition de l'appareil septal et la microstructure du genre *Heliocoenia*. Une nouvelle place systématique peut également lui être impartie.

2. Redescription du genre *Heliocoenia*

Etude de la muraille (fig. 1 et pl. 1, fig. 4 et pl. 2, fig. 4):

Les nombreuses sections transversales effectuées sur des spécimens provenant de la localité-type ont montré que la «double muraille» d'Etallon consiste en une première muraille (la plus interne) parathécale, mince, formée par un simple anneau de dissépiments, doublée d'une seconde muraille beaucoup plus épaisse qui est une stéréozone septo-parathécale, édifiée par un ou deux anneaux concentriques de dissépiments exothécaux, par les côtes correspondant aux septes et par les côtes intercalaires ne se prolongeant par aucune partie septale dans la cavité axiale. C'est cette seconde muraille qui avait été qualifiée de «pseudothèque» par Alloiteau (1948). Il est à noter que dans les calices jeunes, il n'existe qu'une seule muraille parathécale.

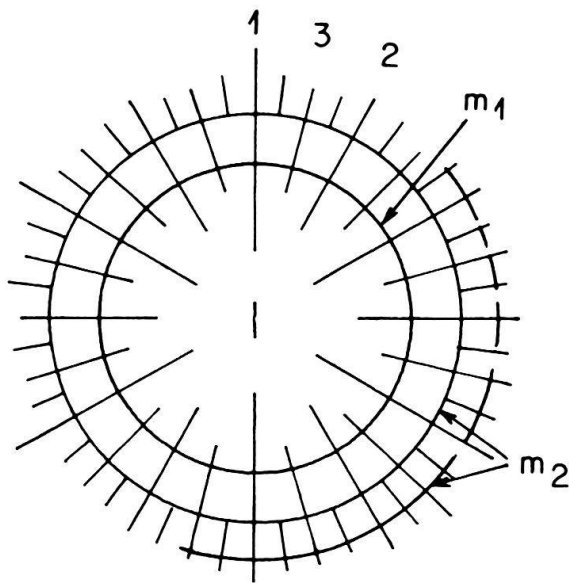


Fig. 1. Schéma représentant les deux murailles chez *Heliocoenia*.

m1 = muraille parathécale (un anneau de dissépiments)
 m2 = muraille septo-parathécale épaissie en stéréozone
 (un anneau ou deux de dissépiments et côtes
 intercalaires)

Etude de la périthèque (pl. 2, fig. 5, 7, 8):

Le matériel du Jura est très recristallisé, néanmoins certaines sections verticales ont permis d'observer la périthèque. Celle-ci est formée par des couches horizontales se redressant au voisinage des murailles. Ces couches ont une microstructure colonnaire (c'est-à-dire composées de petites trabécules élémentaires perpendiculaires aux deux faces de chaque lame (pl. 2, fig. 8). Des côtes, sous forme d'épines costales (côtes lonsdaléioides) peuvent s'y insérer, donnant à la surface de la périthèque son aspect granulé.

Microstructure (fig. 2 et pl. 2., fig. 6):

Malgré le mauvais état de conservation du matériel de Valfin on peut cependant observer sur des sections transversales que les éléments radiaux sont parcourus par une ligne claire centrale zigzagüe flanquée de deux lignes sombres. Il semble donc qu'*Heliocoenia* possède une microstructure fibreuse et poutrelle avec de très petits centres de calcification disposés de part et d'autre d'un plan médio-septal continu et plus ou moins en zigzag. L'arrangement vertical des centres de calcification constitue de longues trabécules disposées en un système divergeant. Les trabécules de la partie costale peuvent se dissocier en épines septales qui parfois s'insèrent directement sur l'exothèque tabulaire. Celle-ci semble posséder une structure colonnaire, c'est-à-dire qu'elle paraît constituée par de petites trabécules élémentaires perpendiculaires aux deux faces de chaque lame (pl. 2, fig. 8).

Bord interne des éléments radiaux (pl. 2, fig. 4):

Le bord interne des S1 est souvent muni d'auricules identiques à celles qui furent décrites par Gill (1977) chez le genre *Stylina* et qui confèrent à ce bord interne, en section transversale, une forme rhopaloïde, claviforme ou en T.

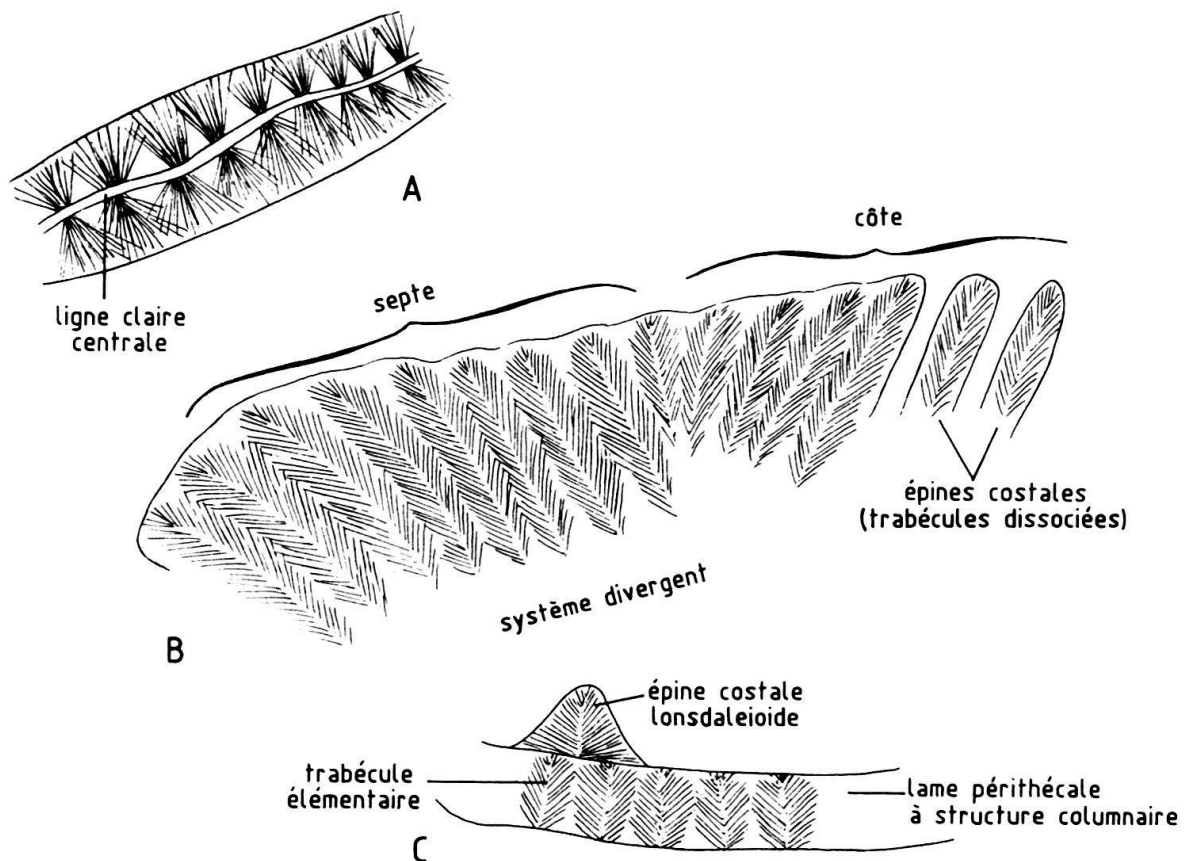


Fig. 2. Interprétation schématique de la microstructure chez *Heliocoenia* ETALLON.

A: Section transversale d'un élément radiaire

B: Section verticale d'un élément radiaire

C: Section verticale à travers une lame périthéciale

Etude de la mise en place de l'appareil septal (fig. 3 et pl. 1 et 2):

L'étude de la mise en place des septes chez ce genre colonial peut se faire en examinant la disposition des éléments radiaires sur des formes qui présentent dans une même colonie un nombre de septes variable («appareil septal irrégulier» de Koby); c'est-à-dire sur des colonies qui possèdent des calices matures et des calices n'ayant pas achevé leur développement. On peut penser que les colonies dont les calices contiennent tous le même nombre de septes ont atteint leur potentiel maximum de développement.

Malheureusement nous n'avons pas eu en mains de colonies suffisamment petites et l'état de recristallisation interne des colonies n'a pas permis d'effectuer des sections assez profondes pour pouvoir observer de stades antérieurs à 10 septes. Une seule espèce ne possédant que 10 septes par calice a été décrite par Bendukidze (1960) sous le nom de *H. humberti* ETALLON. Aucune figuration n'est donnée de ce spécimen.

– Stade à 12 septes (fig. 3A, pl. 1, fig. 6 et pl. 2, fig. 4):

A été observé dans les petits calices de *H. humberti* ETALLON, *H. micropora* Koby, *H. oolitica* TOMES, et *H. rarauensis* MORYCOWA. Le nombre maximum de septes observés

dans les plus grands calices de ces espèces est respectivement 20, 24, 22 et 24. A ce stade, on compte 6 S1 et 6 S2.

– Stade à 16 septes (fig. 3 B et pl. 1, fig. 7):

On le trouve chez *H. corallina* Koby et dans les petits calices de *H. humberti* Etallon, *H. variabilis* Etallon et de *H. gracilis* Roniewicz.

A ce stade (Text-fig. 3 B a) quatre S3 apparaissent dans les secteurs I et VI, adjacents et symétriques par rapport à l'axe de symétrie du calice. Puis (Text-fig. 3 B b) les S2 des secteurs I et VI s'allongent et deviennent presque aussi larges que les S1 tandis que les quatre S4 nouvellement apparus atteignent à peu près la même largeur que celle de S2 des secteurs II, III, IV et V, de telle sorte qu'on a huit grands septes (6 S1 et 2 S2) et huit petits septes (4 S2 et 4 S3). C'est la symétrie 8 décrite par les auteurs.

– Stade à 20 septes (fig. 3 C et pl. 1, fig. 2, 3, 8):

Ce stade s'observe chez de nombreuses espèces: *H. pentagonalis* (Michelin), *H. tumularis* Alloiteau, *H. variabilis* Etallon, *H. humberti* Etallon, *H. strambergensis* Geiger et dans quelques calices de *H. minima* Sikharulidze et de *H. decasepta* Solomko.

Quatre nouveaux S3 prennent naissance dans les secteurs III et IV opposés aux secteurs I et VI (Text-fig. 3 C a). On observe alors la disposition septale décrite par Etallon dans laquelle les deux secteurs II et V, opposés et symétriques par rapport à l'axe de symétrie, sont dépourvus de S3. En 3 C b, il y a régulation de la largeur des septes donnant l'apparence d'une symétrie décamerale avec dix grands septes (6 S1 et 4 S2) et dix petits (2 S2 et 8 S3).

– Stade à 22 septes (fig. 3 D):

N'a été constaté que chez *H. oolitica* Tomes.

Deux S3 apparaissent dans les secteurs II et V. On voit alors 6 S1, 6 S2 et seulement 10 S3.

– Stade à 24 septes (fig. 3 E, pl. 1, fig. 1, 4, 5 et pl. 2, fig. 3):

Ce stade est visible dans de nombreuses espèces: *H. variabilis* Etallon, *H. costulata* Koby, *H. etalloni* Koby, *H. stellata* Roniewicz, *H. orbigny* Roniewicz, *H. carpathica* Morycowa, *H. rarauensis* Morycowa, *H. triradiata* Morycowa, *Kobycoenia claudiopolisensis* Beauvais, *H. decorata* Eliasova, *H. abichi* Babaev, *H. zaglica* Babaev, *H. bendukidzae* Babaev et *H. kabakovitschae* Bendukidze.

Les deux derniers S3 prennent naissance dans les secteurs opposés II et V, la symétrie radiaire d'ordre 6 est rétablie avec 6 S1, 6 S2 et 12 S3.

– Stade à 32 septes (fig. 3 F):

H. corallina Koby in Morycowa 1964, *H. corallina* Koby in Sikharulidze 1977, *H. pseudocorallina* Sikharulidze 1977, *H. lamellosa* (Trautschold) in Sikharulidze. *H. rozkowskiae* Morycowa et *H. orbigny* Roniewicz in Rosendahl 1985 présentent cette symétrie.

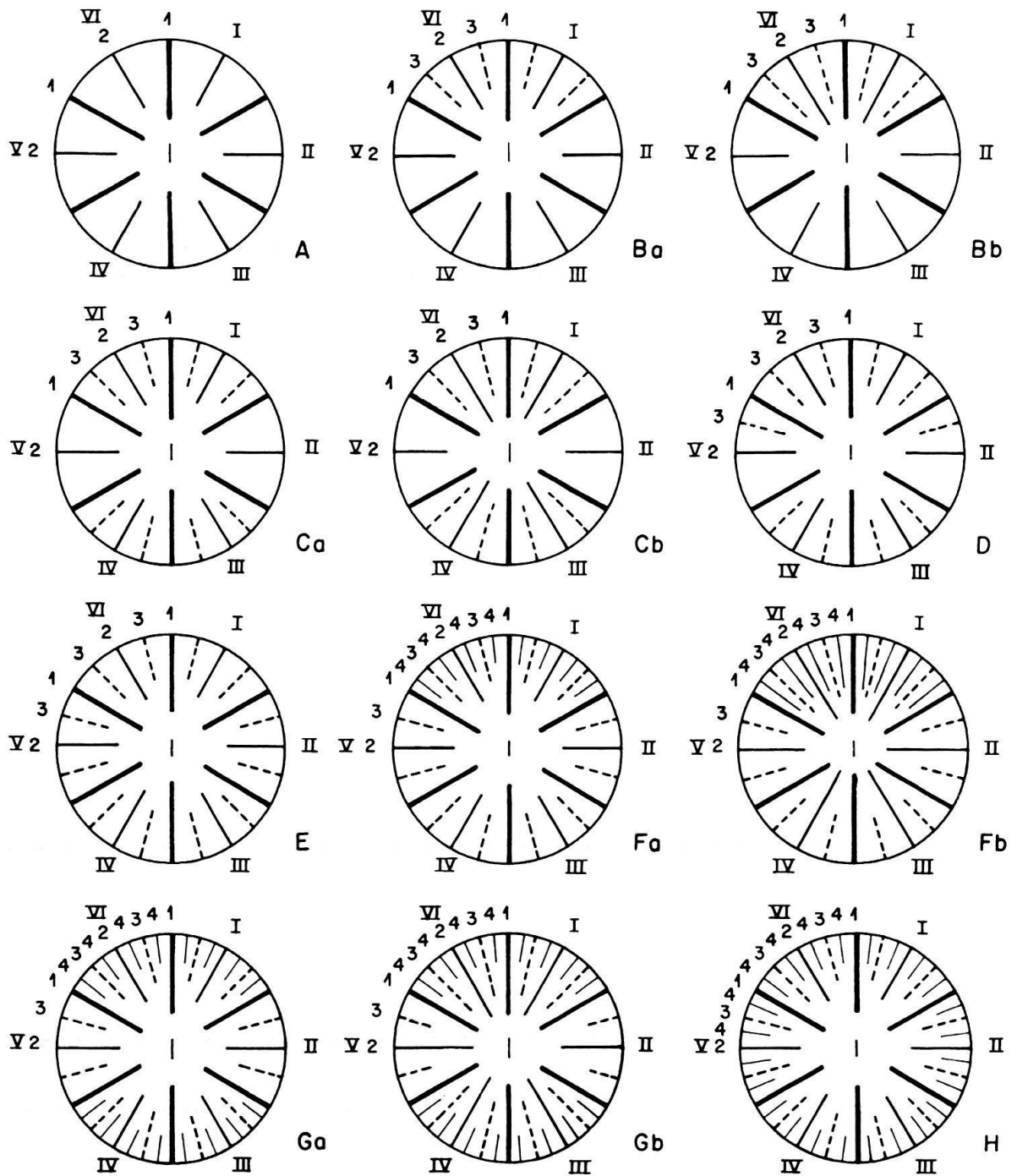


Fig. 3. Les étapes de la mise en place de l'appareil septal chez le genre *Heliocoenia* ETALLON.

- A: Stade à 12 septes (symétrie 6)
- B: Stade à 16 septes (symétrie 8)
- C: Stade à 20 septes (symétrie 10)
- D: Stade à 22 septes
- E: Stade à 24 septes (symétrie 6)
- F: Stade à 32 septes (symétrie 8)
- G: Stade à 40 septes (symétrie 10)
- H: Stade à 48 septes (symétrie 6)

Les S4 apparaissent dans les deux secteurs I et VI. On a alors à nouveau une apparente symétrie 8 avec 6 S1, 6 S2, 12 S3 et 8 S4 qui se répartissent en (Text-fig. 3 F b) huit grands septes (6 S1 et 2 S2), huit septes moyens (4 S2 et 4 S3) et 16 petits septes (8 S3 et 8 S4).

– Stade à 40 septes (fig. 3 G):

Rencontré chez *H. pentagonalis* (MICHELIN) in Roniewicz, *Alloiteucoenia pentagonalis* (MICHELIN) in Beauvais, *H. sparsa* (TRAUTSCHOLD) in Sikharulidze.

Huit S4 se mettent en place dans les secteurs III et IV (Text-fig. 3 G a) donnant une apparente symétrie décimérale (Text-fig. 31 G b) composée de 10 grands septes (6 S1 et 4 S2), 10 septes moyens (2 S2 et 8 S3) et 20 petits septes (4 S3 et 16 S4).

– Stade à 48 septes (fig. 3 H):

Ce stade n'a été trouvé que chez une espèce: *H. pakongensis* LIAO XIA. Après l'apparition des huit derniers S4 dans les deux secteurs II et V, on observe à nouveau une symétrie radiaire d'ordre six: 6 S1, 6 S2, 12 S3 et 24 S4.

Il faut noter que cette espèce ne possède que 60 côtes. Nous pensons que les côtes C5 ne se développent que dans les deux premiers secteurs I et VI, soit seulement 12 côtes C5. Les côtes se composent donc de 6 C1, 6 C2, 12 C3, 24 C4 et 12 C5.

Conclusions sur la mise en place de l'appareil septal du genre *Heliocoenia*:

La mise en place des septes chez *Heliocoenia* se fait selon un plan bien établi de symétrie radiaire hexamérale, doublée d'une symétrie bilatérale, soulignée, la plupart du temps par l'aplatissement de la columelle dans la direction de l'axe de symétrie. Le nombre variable des septes au sein d'une même colonie permet de mettre en évidence les stades ontogéniques de leur apparition. Cette mise en place est identique à celle qui a déjà été décrite par plusieurs auteurs pour des formes simples Alloiteau 1959, Cuif 1968, Beauvais 1976, Chaix 1978 et Chevalier 1971 et 1987). Elle suit le modèle exposé par Duerden (1900) chez *Manicina* et est très probablement la même chez tous les Scléactiniaires. La même étude est en cours sur d'autres genres coloniaux contenant un petit nombre d'éléments radiaires (donc plus faciles à repérer et à compter), tels que les genres *Stylna*, *Actinastraea*, qui ont aussi été décrits par les auteurs avec des symétries 6, 8 ou 12.

Ainsi, les lois émises par Alloiteau (1959) sur le développement des septes des genres *Turbinolia*, *Thecocyathus*, *Deltocythus*, *Sphenotrochus* et *Caryophyllia* semblent pouvoir être généralisées et définitivement remplacer les règles énoncées par Milne-Edwards (1848 et 1857) sur le développement des cloisons, à savoir:

Chez les Scléactiniaires

- il existe avant tout une symétrie bilatérale.
- l'ordre d'apparition des septes diffère peu de ce qui est admis d'une manière classique pour les Madréporaires paléozoïques.
- les éléments radiaires se développent par paires ou par paires de couples (et non par cycles et simultanément, comme l'avait pensé Milne-Edwards) dont les éléments sont symétriques par rapport à l'axial septum.

- pour chacun des différents ordres, les premiers éléments apparaissent dans les chambres primaires dorsales.
- l'ordre d'apparition est dans l'ensemble réglé par un gradient d'organisation soit dorso-ventral, soit ventro-dorsal.
- l'apparition des septes ne se produit pas régulièrement d'une chambre interseptale à la contiguë plus ventralement située, elle est subordonnée à des gradients d'organisation variables.
- au niveau du bord calicinal, des septes d'égale largeur peuvent appartenir à des cycles différents; les septes d'un même cycle conservent leur avance relative jusqu'au moment où ils atteignent leur maximum de croissance, leur développement centripète limitant celle-ci, ce qui conduit à l'établissement d'une symétrie radiaire si l'achèvement des cycles est complet, d'une pseudo-symétrie radiaire si l'un d'eux, le dernier surtout est incomplet.

3. Position systématique du genre *Heliocoenia*

Considéré comme un sous-genre de *Stylina* par Vaughan & Wells (1943) ainsi que par Wells (1956), *Heliocoenia* fut placé par Alloiteau (1948 et 1952) dans la famille des Stylinidae D'ORBIGNY. Beauvais (1964), Morycowa (1964 et 1971) et Roniewicz (1966) le maintiennent dans cette famille, mais en 1976, Roniewicz, tenant compte des trabécules isolées de la périthèque, place ce genre dans les Euheliidae Vaughan & Wells; elle est suivie dans cette opinion par Errenst (1990).

La structure de la périthèque et des éléments radiaires nouvellement décrite ici est tout à fait comparable à celle rencontrée chez les genres *Agathelia* REUSS et *Bracthelia* BEAUVAIS pour lesquels L. et M. Beauvais (1975) avaient créé la famille des Agatheliidae. C'est dans cette famille qui appartient au sous-ordre des *Stylinida* que semble devoir prendre place le genre *Heliocoenia* ETALLON, puisqu'il possède à la fois des caractères qui l'apparentent au genre *Stylina* et une structure périthécale qui le rapproche des Heterocoeniidae OPPENHEIM.

4. Composition spécifique du genre *Heliocoenia*

Ce genre bien décrit par Etallon et facile à identifier est très commun en Europe depuis l'Oxfordien jusqu'au Néocomien. Une quarantaine d'espèces ont été décrites par les auteurs qui ont utilisé pour les distinguer le nombre des septes (Ns) et le diamètre calicinal (D). (Dans le tableau suivant, nous les avons groupées selon le nombre de septes).

Espèces	Ns	D
<i>H. humberti</i> ETALLON in Bendukidze 1860	10	0,8–1,2 mm
<i>H. corallina</i> KOBY 1881	10–16	1,5–2 mm
<i>H. corallina</i> KOBY in Roniewicz 1966	id.	1,5–2 mm
<i>H. catenula</i> ZUFFARDI-COMERCI 1954	id.	1,5–2 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON 1858	16–20	1,5 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Koby 1881	id.	1–2 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Koby 1904	id.	1,5 mm

<i>H. variabilis</i> ETALLON in Bendukidze 1960	16–20	1–2 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Turnsek 1972	id.	1,5–2,3 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Roniewicz 1976	id.	1,7–2,1 mm
<i>H. aff. variabilis</i> ETALLON in Sikharulidze 1977	id.	2–3 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Sikharulidze 1979	id.	1,7–2,2 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Eliasova 1981	id.	2–2,5 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Rosendahl 1985	id.	1,2–2,5 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Errenst 1990	id.	1,1–2,4 mm
<i>H. humberti</i> ETALLON 1858	id.	1 mm
<i>H. humberti</i> ETALLON in Koby 1881	id.	0,75–1 mm
<i>H. humberti</i> ETALLON in Eliasova 1981	id.	1,1–1,2 mm
<i>H. dendroidea</i> ETALLON 1858	id.	1 mm
<i>H. pratensis</i> ETALLON 1860	id.	1–3 mm
<i>H. tumularis</i> ALLOITEAU 1948	id.	1–3 mm
<i>Alloiteaucoenia tumularis</i> ALLOITEAU in Beauvais 1964	id.	1–3 mm
<i>Alloiteaucoenia ternodorensis</i> BEAUVAIS 1964	id.	0,5–2 mm
<i>H. strambergensis</i> (GEYER) in Eliasova 1981	id.	1,3–1,9 mm
<i>H. regularis</i> TURNSEK 1968	id.	1,6–2 mm
<i>H. vesicularis</i> ERRENST 1990	id.	2,1–3,2 mm
<i>H. decasepta</i> SOLOMKO in Babaev 1973	id.	2,5–3 mm
<i>H. oolitica</i> TOMES 1885	22	2,1 mm
<i>H. ?tiollieri</i> ETALLON 1858	20–24	1 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON 1862	id.	1,5 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Roniewicz 1966	id.	1,4–1,7 mm
<i>H. variabilis</i> ETALLON in Krasnov 1983	id.	1–2 mm
<i>H. costulata</i> KOPY 1881	id.	1,5–2 mm
<i>H. costulata</i> KOPY in Bendukidze 1960	id.	1,8–2,5 mm
<i>H. costulata</i> KOPY in Errenst 1990	id.	1,8–2,1 mm
<i>H. stallata</i> RONIEWICZ 1966	id.	1,5–1,8 mm
<i>H. orbigny</i> RONIEWICZ 1966	id.	2,2–2,8 mm
<i>H. carpathica</i> MORYCOWA 1964	id.	1,2–2 mm
<i>H. carpathica</i> MORYCOWA in Turnsek 1981	id.	2–2,5 mm
<i>H. rarauensis</i> MORYCOWA 1971	id.	1,3–1,5 mm
<i>H. triradiata</i> MORYCOWA 1971	id.	0,7–1 mm
<i>H. gracilis</i> RONIEWICZ 1976	id.	1,5–1,8 mm
<i>H. decora</i> ELIASOVA 1981	id.	1,8–2,7 mm
<i>H. minima</i> SIKHARULIDZE 1979	id.	1,5–1,8 mm
<i>H. abichi</i> BABAIEV 1965	id.	1–2 mm
<i>H. abichi</i> BABAIEV 1973	id.	1–2 mm
<i>H. zaglica</i> BABAIEV 1965	id.	3–3,5 mm
<i>H. zaglica</i> BABAIEV 1973	id.	3–3,5 mm
<i>H. roznoviensis</i> MORYCOWA 1968	id.	1–1,5 mm
<i>H. bendukidze</i> BABAIEV 1973	id.	1,5–3 mm
<i>H. bendukidze</i> BABAIEV in Liao & Xia	id.	2–3 mm
<i>H. etalloni</i> KOPY in Babaev 1973	id.	1–1,5 mm
<i>H. aff. etalloni</i> KOPY in Babaev 1973	id.	2,5–3,5 mm

<i>H. corallina</i> Koby in Bendukidze 1982	20–24	1,2–2 mm
<i>H. kabakovitsche</i> BENDUKIDZE 1982	id.	1,5–3 mm
<i>H. corallina</i> Koby in Morycowa 1964	24–32	2–2,2 mm
<i>H. corallina</i> Koby in Sikharulidze 1977	id.	2,5–3 mm
<i>H. pseudocorallina</i> SIKHARULIDZE 1977	id.	2,5–4 mm
<i>H. lamellosa</i> (TRAUTSCHOLD) in Sikharulidze 1985	id.	2–2,5 mm
<i>H. rozkowskiae</i> MORYCOWA 1964	id.	3,5–6 mm
<i>H. rozkowskiae</i> MORYCOWA 1971	id.	3–5 mm
<i>H. orbigny</i> RONIEWICZ in Rosendahl 1985	id.	1,5–3 mm
<i>Alloiteaucoenia pentagonalis</i> MICHELIN in Beauvais 1964	32–40	2–3 mm
<i>H. pentagonalis</i> MICHELIN in Roniewicz 1966	id.	3,5–4 mm
<i>H. sparsa</i> (TRAUTSCHILD) in Sikharulidze 1985	id.	1,5–3 mm
<i>H. pakongensis</i> LIAO & XIA 1985	40–48	4–5 mm

Si on étudie la variabilité du diamètre calicinal dans chacun de ces groupes d'espèces (Text-fig. 4), on constate que le nombre d'espèces identifiées par les auteurs est excessif. Nous allons essayer de le réduire de la façon suivante:

– *Heliocoenia* à 10 septes:

L'*Heliocoenia humberti* ETALLON décrite par Bendukidze (1960) provient du même gisement que *Heliocoenia humberti* ET. à 20 septes décrite par le même auteur, il est donc tout à fait logique de penser que l'espèce à 10 septes est une colonie jeune de l'espèce à 20 septes.

– *Heliocoenia* à 16 septes:

Les trois espèces décrites par Koby (1881), Zuffardi-Comerci (1954) et Roniewicz (1966) possèdent toutes trois le même diamètre calicinal, elles semblent donc synonymes. Nous avons donc une seule espèce à 16 septes: *Heliocoenia corallina* Koby 1881, son diamètre est compris entre 1,5 et 2 mm. Entrent dans la synonymie de cette espèce: *H. corallina* Koby in Roniewicz 1966 et *H. catenula* ZUFFARDI-COMERCI 1954.

– *Heliocoenia* à 20 septes:

Les espèces à 20 septes ont une variabilité de diamètre (Text-fig. 4 A) telle qu'on ne peut les distinguer sur ce caractère. Il semble donc qu'il n'existe ici encore qu'une seule espèce: *Heliocoenia variabilis* ETALLON 1858 dont le diamètre calicinal est compris entre 0,75 et 3,2 mm. Sont synonymes de cette espèce: *H. humberti* ETALLON 1858, *H. dendroidea* ETALLON 1858, *H. pratensis* ETALLON 1860, *H. tumularis* ALLOITEAU 1948 (non MICHELIN), *Alloiteaucoenia ternodorensis* BEAUVAIS 1964, *H. regularis* TURNSEK 1968, *H. decasepta* (SOLOMKO) in Babaev 1973, *H. strambergensis* (GEYER) in Eliasova 1981 et *H. vesicularis* ERRENST 1990.

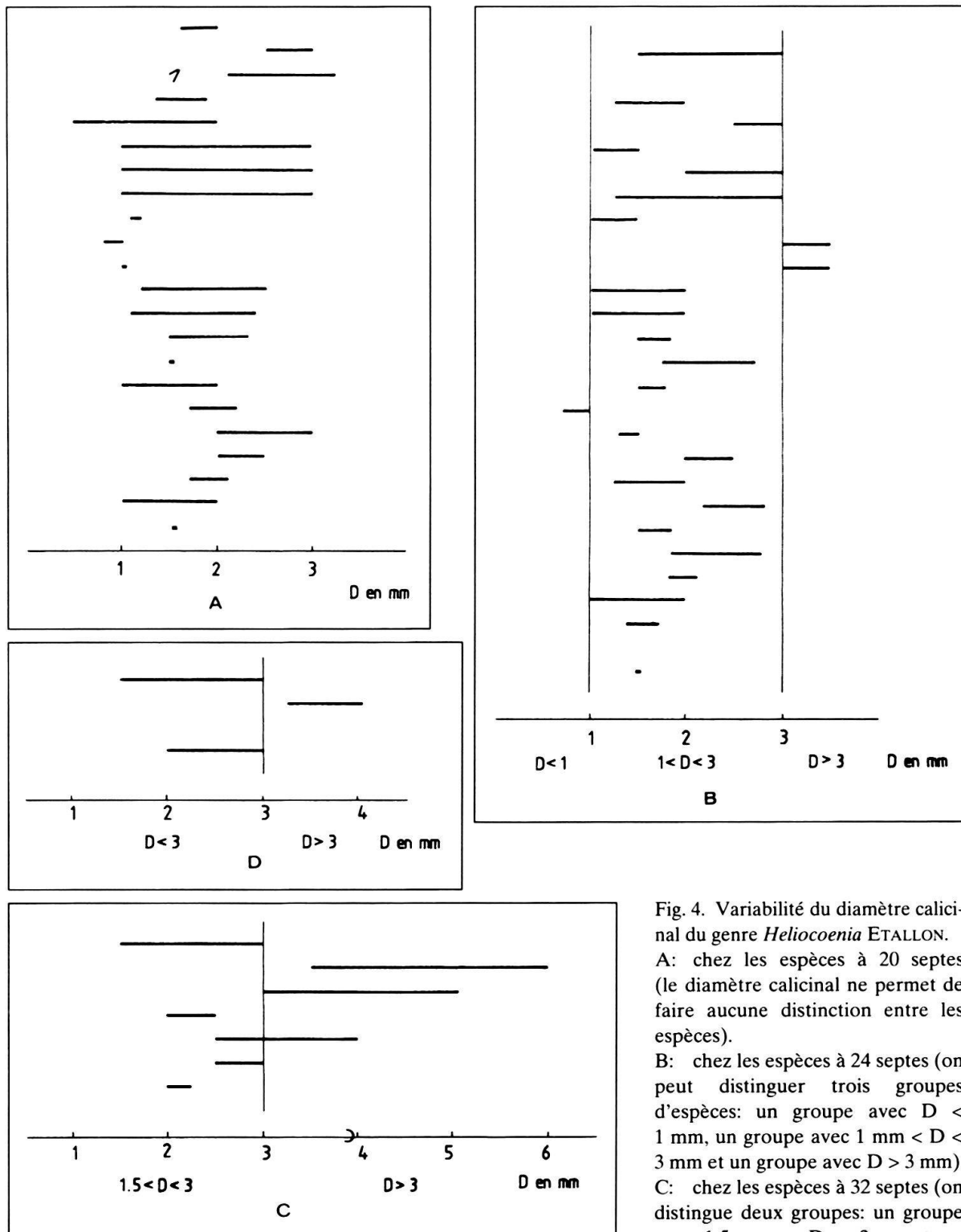


Fig. 4. Variabilité du diamètre calicinal du genre *Heliocoenia* ETALLON.

A: chez les espèces à 20 septes (le diamètre calicinal ne permet de faire aucune distinction entre les espèces).

B: chez les espèces à 24 septes (on peut distinguer trois groupes d'espèces: un groupe avec $D < 1$ mm, un groupe avec $1 \text{ mm} < D < 3$ mm et un groupe avec $D > 3$ mm)

C: chez les espèces à 32 septes (on distingue deux groupes: un groupe avec $1,5 \text{ mm} < D < 3$ mm et un groupe avec $D > 3$ mm).

D: chez les espèces à 40 septes (deux groupes apparaissent qui se distinguent respectivement par leur diamètre calicinal: le premier groupe avec $D < 3$ mm et le deuxième groupe avec $D > 3$ mm).

– Heliocoenia à 22 septes:

Heliocoenia oolitica TOMES 1885

– *Heliocoenia* à 24 septes:

La variabilité du diamètre des espèces à 24 septes (Text-fig. 4 B) permet de distinguer trois espèces: Une espèce regroupant les *Heliocoenia* dont le diamètre est inférieur à 1 mm: *H. triradiata* MORYCOWA 1973. Une deuxième espèce dont le diamètre est compris entre 1 et 3 mm: *H. thiollieri* ETALLON 1858, dans la synonymie de laquelle entrent: *H. variabilis* ETALLON 1862, non 1858, *H. variabilis* ETALLON in Roniewicz 1966, *H. variabilis* ETALLON in Krasnow 1983, *H. costulata* KOBY 1881, *H. costulata* KOBY in Bendukidze 1960, *H. costulata* KOBY in Errenst 1990, *H. stellata* RONIEWICZ 1966, *H. orbignyi* RONIEWICZ 1966, *H. carpathica* MORYCOWA 1964, *H. carpathica* MORYCOWA in Turnsek 1981, *H. rarauensis* MORYCOWA 1971, *H. gracilis* RONIEWICZ 1976, *H. decora* ELIASOVA 1981, *H. minima* SIKHARULIDZE 1979, *H. abichi* BABAIEV 1965. Enfin, une troisième espèce avec un diamètre compris entre 3 et 3,5 mm: *H. zagliaca* BABAIEV.

– *Heliocoenia* à 32 septes:

La variabilité du diamètre calicinal des espèces à 32 septes à l'état adulte (Text-fig. 4 C) ne permet pas de distinguer nettement plusieurs espèces. Notons cependant que *Heliocoenia rozkowskiae* MORYCOWA se distingue des autres par un diamètre pouvant atteindre 5 à 6 mm tandis que *H. pseudocorallina* SIKHARULIDZE avec un diamètre de 2,5 à 4 mm, est intermédiaire entre les formes dont le diamètre calicinal est compris entre 1,5 et 3 mm et les formes dont le diamètre calicinal se situe entre 3 et 6 mm. Ainsi nous pensons que les *Heliocoenia* à 32 septes sont représentés par l'espèce *H. pseudocorallina* SIKHARULIDZE (diamètre de l'espèce-type = 2,5 et 4 mm) qui renferme elle-même deux sous-espèces: *H. pseudocorallina lamellosa* (TRAUTSCHOLD subsp.) in Sikharulidze 1985 (à diamètre calicinal compris entre 1,5 et 3 mm et ayant pour synonymes: *H. corallina* KOBY in Morycowa 1964, *H. corallina* KOBY in Sikharulidze 1977 et *H. orbignyi* RONIEWICZ in Rosendahl 1985.

Et *H. pseudocorallina rozkowskiae* MORYCOWA subsp. dont le diamètre calicinal est compris entre 3 et 6 mm.

– *Heliocoenia* à 40 septes (fig. 4D):

Deux espèces sont révélées grâce à l'examen de la variabilité du diamètre calicinal: *Heliocoenia pentagonalis* (MICHELIN) in Beauvais 1964 avec un diamètre inférieur à 3 mm, dans la synonymie de laquelle nous plaçons: *H. sparsa* (TRAUTSCHOLD) in Sikharulidze 1985 et *Heliocoenia pentagonalis* MICHELIN in Roniewicz 1966 dont le diamètre est compris entre 3 et 4 mm.

– *Heliocoenia* à 48 septes:

Une seule espèce est connue: *Heliocoenia pakongensis* LIAO & XIA 1985, son diamètre calicinal est compris entre 4 et 5 mm.

Ainsi, en nous basant sur le nombre maximum de septes et sur les dimensions du diamètre calicinal, on peut réduire à dix espèces la composition du genre *Heliocoenia*.

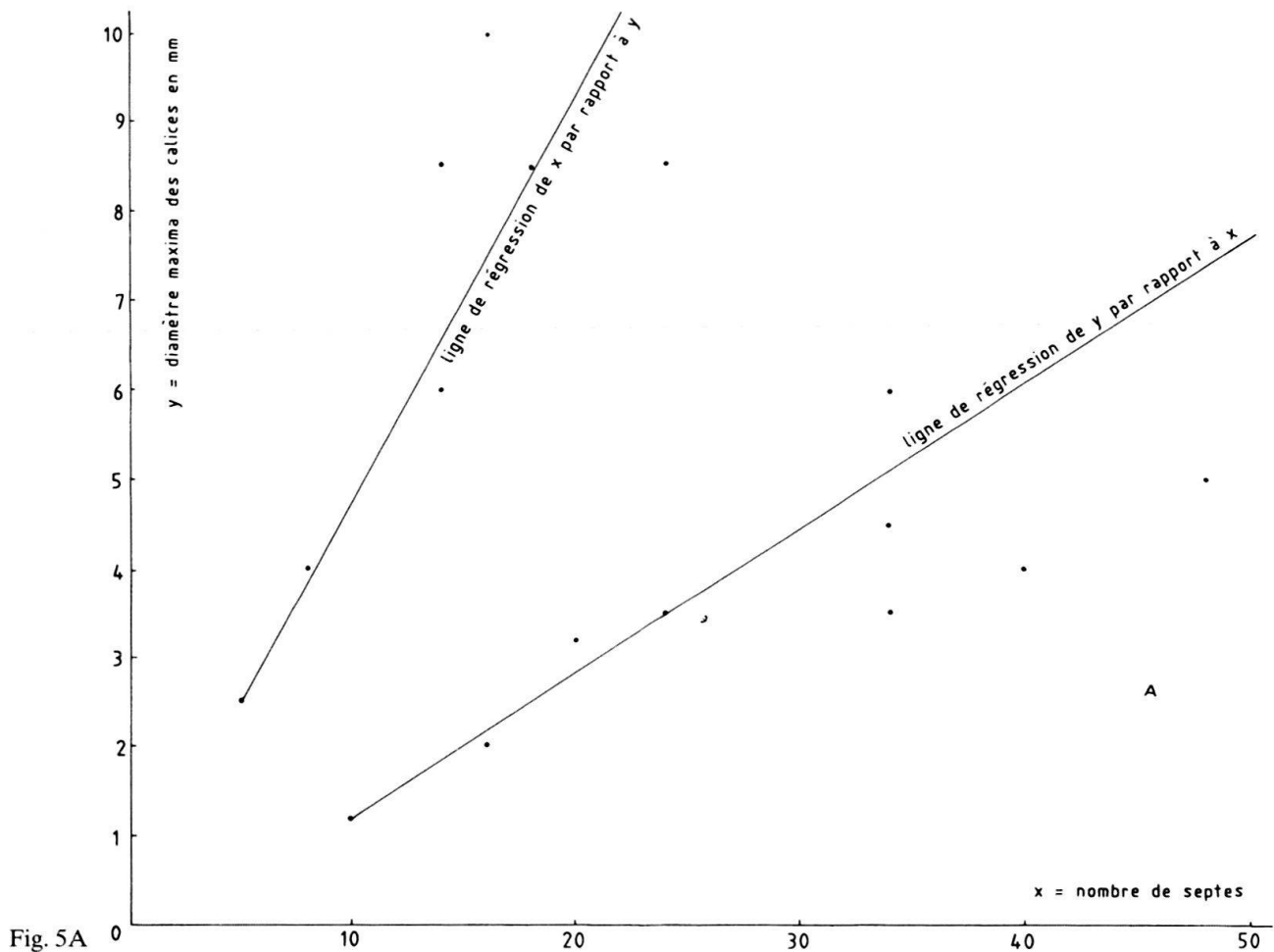
Nous pouvons encore constater qu'il existe une corrélation nette entre la taille des calices et le nombre de septes, tant à l'intérieur d'une même colonie, que d'une espèce à l'autre. Ainsi le diamètre calicinal de *H. humberti* décrite par Bendukidze est compris entre 0,8 et 1,2 mm; *H. corallina* dont le nombre maximum de septes est 16 possède un diamètre calicinal allant de 1,5 à 2 mm; *H. variabilis* à 20 septes possède un diamètre compris entre 0,5 et 3,2 mm; le diamètre des espèces possédant 24 septes atteint 3,5 mm; les espèces à 32 et 40 septes atteignent un diamètre de 4 mm et l'espèce à 48 septes possède un diamètre allant de 4 à 5 mm.

Si on effectue la courbe de corrélation entre le nombre de septes et le diamètre calicinal. (Text-figure 5 A et B), on obtient approximativement une droite comme cela se produirait si l'on avait affaire à une seule espèce.

5. Conclusions

a) Le genre *Heliocoenia* a été établi par Etallon en 1858, ses caractères, précisés par Morycowa (1964), sont complétés ici:

- colonie plocœide. Polypiérites petits, unis par une périthèque feuilletée.
- éléments radiaires sont des costo-septes disposés en symétrie bilatérale souvent soulignée par l'aplatissement de la columelle dans la direction de l'axe de symétrie des calices.
- costo-septes saillants, à partie costale épaissie près du bord calicinal et se prolongeant dans la périthèque sous forme de minces côtes ou d'une rangée de granules.
- bord interne des septes des premiers ordres muni d'auricules identiques à celles qui existent chez les *Stylina*. En section transversale, ce bord interne est donc souvent rhopaloïde, claviforme ou en T. Les autres éléments radiaires sont bicunéiformes.
- côtes intercalaires (ou rangées de granules) ne possédant pas de partie septale se prolongeant dans la cavité calicinale, de telle sorte que le nombre des côtes est toujours double de celui des septes.
- muraille double comprenant une muraille interne parathécale composée par un simple anneau de dissépiments, doublée par une septo-parathèque plus ou moins épaissie en stéréozone, formée par un ou plusieurs anneaux de dissépiments et par les côtes intercalaires qui ne se prolongent jamais à l'intérieur du calice au-delà du premier anneau dissépimental.
- dans la périthèque, à l'exception de la région proche du bord calicinal, les trabécules des éléments radiaires peuvent se dissocier, ainsi, la surface de la périthèque est costulée et/ou granulée.
- la périthèque est elle-même constituée par des lames de sclérenchyme subhorizontales, à microstructure colonnaire, c'est-à-dire formée de trabécules élémentaires comme il en a été décrit dans le sous-ordre des *Heterocoeniida* BEAUVAIS (1975).



- b) Cette structure périthéciale est comparable à celle qui avait été observée en 1975 par L. et M. Beauvais chez les genres *Agathelia* REUSS et *Bracthelia* BEAUVAIS. Une nouvelle famille, les Agatheliidae, placée dans le sous-ordre Stylinida mais proche du sous-ordre Heterocoeniida avait été créée pour ranger ces deux genres. Il semble qu'*Heliocoenia* soit à placer dans cette famille.
- c) Les distinctions faites par Koby (1881) en Hexaheliocoenies, Octoheliocoenies et Decaheliocoenies, par Beauvais (1964) en *Alloiteaucoenia* et *Kobycoenia* et par Roniewicz (1966) en *Heliocoenia* (*Hexaheliocoenia*), *H. (Octoheliocoenia)* et *H. (Decaheliocoenia)* ne peuvent être maintenues. Le nombre variable des septes et les différents types de symétries observés dans les différentes espèces, voire même dans les calices d'une même colonie, ne représentent que des stades plus ou moins avancés de la mise en place de l'appareil septal qui se fait selon un modèle fixe, de type hexaméral doublé d'une symétrie bilatérale. Ce modèle semble devoir être généralisé à tous les Scléractiniaires et les lois de Milne-Edwards doivent être définitivement abandonnées et remplacées par les principes énoncés par Alloiteau en 1959.

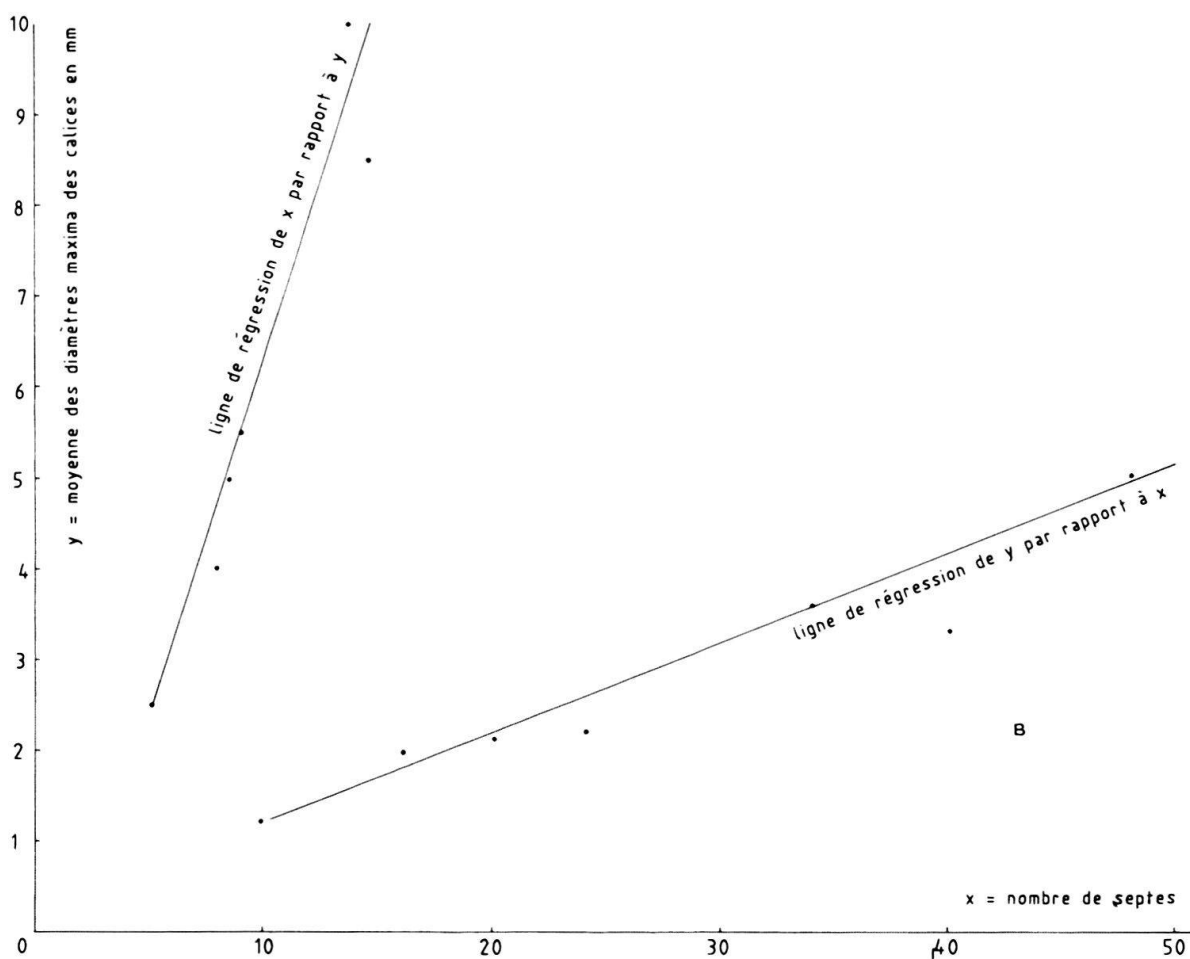


Fig. 5B

Fig. 5. Courbes de corrélation entre le nombre de septes et le diamètre calicinal chez *Heliocoenia* ETALLON.

A: Corrélation entre le nombre de septes et le diamètre maxima des calices.

B: Corrélation entre le nombre de septes et la moyenne des diamètres maxima des calices.

- d) Comme les auteurs l'avaient déjà signalé, on peut observer à l'intérieur d'une même colonie des variabilités dans le nombre des septes allant de 10 à 16, de 16 à 20, de 10 à 20, de 20 à 24, de 24 à 32 ou de 24 à 40. Nous avons retenu comme caractère spécifique le nombre maximum de septes observé dans une même colonie.
- e) En tenant compte de la variabilité du diamètre calicinal dans chacun des groupes d'espèces ainsi déterminés par le nombre maximum de septes de chaque colonie, nous avons regroupé les 35 espèces connues dans la littérature en 10 espèces et deux sous-espèces.
- f) Nous avons constaté qu'une corrélation existe entre la dimension des calices et le nombre de septes.
- g) Dans la plupart des gisements mentionnés par les auteurs, on rencontre presque toujours plusieurs espèces, caractérisées chacune par un nombre de septes différent de celui de ses congénères. Par exemple à Valfin (Jura), ont été récoltées *H. variabilis* à

20 septes et *H. pentagonalis* à 40 septes; à Baltow (Pologne) Roniewicz décrit *H. corallina* à 16 septes, *H. variabilis* à 20 septes, *H. stellata* à 24 septes et *H. pentagonalis* à 40 septes; Bendukidze, près du lac Richa en Géorgie, a rencontré une espèce à 10 septes (*H. humberti*), une à 20 septes (*H. variabilis*) et une à 24 septes (*H. costulata*); Morycowa décrit dans un gisement néocomien des Carpathes polonaises une espèce à 24 septes (*H. carpathica*) et deux espèces à 32 septes (*H. corallina* et *H. roskowskiae*, distinctes par la taille de leurs diamètres calicinaux); Skharulidze, cite en 1977 dans un même gisement trois espèces *H. variabilis*, *H. corallina* et *H. pseudocorallina* ayant respectivement 20 et 32 septes; tandis qu'en 1985 elle décrit deux espèces, l'une avec 32 septes (*H. lamellosa*) et l'autre avec 40 septes (*H. sparsa*); Liao & Xia (1985) décrivent également trois espèces provenant de Pakong (district de Bagoïn, Chine), deux à 24 septes (*H. bendukidzae* et *H. etalloni*), la troisième à 48 septes (*H. pakongensis*).

h) Ces deux dernières observations (f et g) concordent à faire penser que nous pourrions être en présence d'un genre monospécifique. Le diamètre des calices et le nombre de septes dans ceux-ci augmentant avec l'âge des colonies; dans chaque gisement se rencontreraient donc, non pas des individus appartenant à plusieurs espèces, mais des individus de la même espèce à des âges différents. Pour vérifier cette hypothèse, il faudrait procéder à des analyses statistiques sur des populations homogènes d'*Heliocoenia* récoltées gisement par gisement et niveau par niveau ainsi que l'a fait Lathuilière (1988) sur des populations d'*Isastraea* bajociens du Jura. En effet une étude statistique portant sur l'ensemble des espèces décrites par les auteurs pourrait être effectuée mais serait faussée par l'hétérogénéité du matériel (localités, niveaux, environnements différents).

i) Répartition stratigraphique et géographique des *Heliocoenia*:

- *Heliocoenia corallina* Koby se rencontre de l'Oxfordien supérieur au Kimméridgien en Suisse et en Pologne, dans le Jurassique supérieur d'Harar (Étiopie).
- *Heliocoenia variabilis* Etallon est présente dans l'Oxfordien supérieur, le Kimméridgien, le Tithonique et le Néocomien de toute l'Europe: Jura franco-suisse, Portugal, N-E de l'Espagne, Dobrodgea, Slovénie, Tchécoslovaquie, Crimée et Géorgie et au Japon: Torinosu limestones (Jurassique terminal) (identifiée par l'auteur).
- *H. triradiata* Morycowa provient du Néocomien des Carpathes polonaises.
- *H. thiollieri* Etallon a été rencontrée de l'Oxfordien supérieur au Kimméridgien en Suisse, au nord-est de l'Espagne, en Pologne, dans le Caucase, la Géorgie, la Dobrogae, dans le Tithonique de Tchécoslovaquie, le Jurassique supérieur de Chine, le Néocomien des Carpathes polonaises et de Serbie.
- *H. zagliaca* Babaev provient de l'Oxfordien supérieur-Kimméridgien du Caucase.
- *H. pseudocorallina* Skharulidze, du Néocomien de Géorgie.
- *H. pentagonalis* Michelin se rencontre dans l'Oxfordien supérieur et le Kimméridgien du Jura et de la Pologne et dans l'Urgonien de Géorgie.
- *H. pakongensis* Liao & Xia a été récoltée dans le Jurassique supérieur de la province de Bagoïn (Chine).

Remerciements

L'auteur remercie Madame Pilar et Monsieur Merlette du Laboratoire de Paléontologie du Muséum pour l'aide qu'ils lui ont apportés dans l'illustration de cette note.

REFERENCES

- ALLOITEAU, J. 1948: Polypiers des couches albiennes à grandes Trigonies de Padern (Aude). Bull. Soc. géol. Fr. [5], 18, 699–738.
- ALLOITEAU, J. 1952: Embranchement des Coelentérés. In J. Piveteau: Traité de Paléontologie. 1, 376–684.
- ALLOITEAU, J. 1959: Recherches sur le développement du squelette chez les Madréporaires. Bull. Soc. géol. Fr. [7] 1, 678–686.
- BABAEV, R.G. 1965: Novye vidy heksakoralliov otrjada scleractinia. Paleont. Zurnal (Akad. NAUK SSSR) 4, 11–15.
- BABAEV, R.G. 1973: Les hexacoralliaires (Scéactiniaires) du Jurassique supérieur de la partie nord-est du petit Caucase (Azerbaïdjan). «31 M» édit., Bakou. (en russe) 129 p.
- BEAUVAIS, L. 1964: Etude stratigraphique et paléontologique des formations à Madréporaires du Jura et de l'Est du Bassin de Paris. Mém. Soc. géol. Fr. [NS] 43, 100, 287 p.
- BEAUVAIS, L. 1976: Etude morphologique, taxonomique et phylogénétique du sous-ordre Amphiastreaida Alloiteau Madréporaires jurassiques). Mém. Soc. géol. Fr. [NS] 55, 1–42.
- BEAUVAIS, L. & M. 1975: Une nouvelle famille dans le sous-ordre des Stylinida ALL.: Les Agetheliidae nov. fam. (Madréporaires mésozoïques). Bull. Soc. géol. Fr. [7] 17/4, 576–581.
- BEAUVAIS, M. 1977: Le nouveau sous-ordre des Heterocoeniida. Mém. Bur. Rech. géol. min. 89, 271–282.
- BENDUKIDZE, N.S. 1960: Verchnejurski korally zapadnoj časti Abcharii i uscelia r. Mzymta. Trudy Geol. Inst., GSSR, Geol. Ser. (11), 16, 5–36.
- BENDUKIDZE, N.S. 1982: Coraux des dépôts récifaux du Jurassique supérieur du Sud de la Russie. Akad. Nauk SSR Géorgie, 74, 166 p. (en russe).
- CHAIX, C. 1978: Anatomie, développement ontogénique et microstructure de quelques Scléactiniaires simples du Cénozoïque. Thèse. Université P. et M. Curie, 2 vol.
- CHAIX, C. 1980: Les *Turbinolia* et *Sphenotrochus* (Scléactiniaires) du Lutétien de Grignon (Yvelines). Anatomie, développement ontogénique et microstructure squelettique. Bull. Mus. nat. Hist. nat., C, SC. de la Terre. [2] 2, 105–163.
- CHEVALIER, J.P. 1971: Les Scléactiniaires de la Mélanésie française. Expédition française sur les Récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie, Edit. Fond. Singer-Polignac. 5, 1–307.
- CHEVALIER, J.P. 1987: Ordre des Scléactiniaires. In P.P. GRASSÉ-Traité de Zoologie, III, 3, 403–764.
- CUIF, J.P. 1968: Etude ontogénétique de quelques Madréporaires Caryophylliidae actuels et fossiles. Mém.Mus.Hist.nat. [N], C, XVI/3, 101–156.
- DUERDEN, J.E. 1900: The order of appearance of the mesenteries and septa in the Madreporaria. Johns Hopkins Univ. Circ., 19, 47–53.
- EDWARDS, H. MILNE 1848: Observations sur la structure et le développement des polypiers en général. Ann.Sc.nat. 3/9, 43.
- EDWARDS, H. MILNE 1857: Histoire naturelle des Coralliaires et polypes proprement dits. 2 vol.
- ELIÁŠOVÁ, H. 1981: Sous-ordre *Stylinia* ALLOITEAU 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Stramberg (Tithonien, Tchécoslovaquie)., Sb. geol. Věd Paleont. 24, 117–133.
- ERRENST, C. 1990: Das korallenführende Kimmeridgium der nordwestlichen Iberischen Ketten und angrenzender Gebiete. (Fazies, Paläogeographie und Beschreibung der Korallenfauna). Teil 1. Palaeontographica, A., 214/3–6, 121–207, 12 pl., Teil 2 (1991), 215/1–3, 1–42.
- ETALLON, A. 1858: Etudes paléontologiques sur le Haut-Jura. Rayonnés du Corallien. Mém.Soc.Emul.Départ. Doubs. 6, 164 p.
- ETALLON, A. 1860: Rayonnés du Jura supérieur de Montbéliard: sur les rayonnés des terrains jurassiques supérieurs des environs de Montbéliard. Mém.Soc.Emul.Montbéliard, 32 p.
- GILL, G.A. 1977: Essai de regroupement des Stylines (Hexacoralliaires) d'après la morphologie des bords internes de leurs septes. Mém. Bur.Rech.géol.min., 89, 283, 295.
- KOBY, F. 1880–1889: Monographie des Polypiers jurassiques de la Suisse. Mém.Soc.paléont.Suisse, VII–XVI, 1–582.

- KOBY, F. 1904: Description de la faune jurassique du Portugal. Polypiers du Jurassique supérieur. Comm.Serv.geol.Portugal, 167 p.
- KRASNOV, E.V. 1983: Coraux des faciès récifaux du Mésozoïque d'URSS. (En russe). Acad. Nauk URSS, 159 p.
- LATHUILLIERE B. 1988: Analyse des populations d'Isastrées bajociennes (Scléractiniaires jurassiques de France). Conséquences taxonomiques, stratigraphiques et paléocéologiques. Geobios 21/3, 269–306.
- LIAO, WEI HUA & XIA, JUI BAO 1985: Upper Jurassic and Lower Cretaceous Scleractinia from Bangoin district of northern Xizang (Tibet). Mem. Acad. Sinica Nanjing Inst. of Geol.Paleont., 21, 119–174.
- MORYCOWA, E. 1964: Hexacorallia des couches de Grodziszczce (Néocomien, Carpathes). Acta palaeont.pol. IX, 1, 114 p.
- MORYCOWA, E. 1968: Sur les calcaires exotiques à Madréporaires dans les environs du lac de Roznow (Carpathes polonaises du flysch). Roczn. pol.Tow.geol. 38/1, 19–32.
- MORYCOWA, E. 1971: Hexacorallia et Octocorallia du Crétacé inférieur de Rarau (Carpathes orientales roumaines). Acta paleont.pol. XVI/ 1–2, 3–149.
- RONIEWICZ, E. 1966: Les Madréporaires du Jurassique supérieur de la bordure des Monts de Sainte-Croix (Pologne). Acta paleont.pol. XI/2, 157–264.
- RONIEWICZ, E. 1976: Les Scléractiniaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea centrale, Roumanie. Acta paleont.pol. 34, 17–121.
- ROSENDAHL, S. 1985: Die oberjurassische Korallenfazies von Algarve (Südportugal). Arb. geol.-paläont.Inst. Univ. Stuttgart, NF 82, 1–125.
- SIKHARULIDZE, G.I. 1977: Paléontologie et stratigraphie des dépôts mésozoïques de Géorgie. Acad. Nauk SSR Géorgie 58, 66–109. (en russe).
- SIKHARULIDZE, G.I. 1979: Coraux albiens de la région de Xanari (Géorgie occidentale). Acad. Nauk SSR Géorgie 63, 6–49. (en russe).
- SIKHARULIDZE, G.I. 1985: Faune d'Hexacoralliaires de l'Urgonien du massif de Dziroulskogo et du bord nord de son encadrement. Acad. Nauk SSR Géorgie, 88, 1–77. (en russe).
- SOLOMKO, E. 1888: Die Jura- und Kreidekorallen der Krim. Vsesoj. mineral. obšč., 2/24, 67–231.
- THURMANN, J. & ETALLON, A. 1862: *Lethea bruntrutana* ou Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur les terrains jurassiques du Jura bernois et en particulier des environs de Porrentruy. Mém.Soc.helv.Sci.nat., 500 p.
- TOMES, R.F. 1885: On some new or imperfectly known Madreporaria from the Great oolite of the counties of Oxford, Gloucester and Somerset. Quart.J.geol.Soc.London 41, 170–190.
- TURNŠEK, D. 1968: Some Hydrozoans and Corals from Jurassic and Cretaceous strata of Southwestern Yugoslavia. Slov.Akad.Nauk Umetn.Pazr.priod.Medic.Veda.Raz.Pr.Jugosl., 11, 353–365 et 366–376 (en anglais).
- TURNŠEK, D. 1972: Upper jurassic corals of southern Slovenia. Razprave IV., 15/6, 147–265.
- TURNŠEK, D. & MIHAJLOVIC, M. 1981: Lower Cretaceous Cnidarians from Eastern Serbia. Razprave. Acad.Sc.Art.Slovenia, class IV, Diss.XXIII/1, 54 p.
- ZUFFARDI-COMERCI, R. 1959: Coralli e Idrozoi giurassic dgli altipiani Hararini. Accad. nazionale dei Lincei 4/1,201–250.

Manuscrit reçu le 7 décembre 1993

Révision acceptée le 4 mai 1994

Planches 1 et 2

Planche 1 *Heliocoenia variabilis* ETALLON

- Fig. 1. Spécimen de Valfin. Collection d'Orbigny, no 4469 79. Section transversale montrant, au centre, un jeune calice refermant 6 S1 et 6 S2, à droite, un calice adulte avec 6 S1, 6 S2, 12 S3 et 24 côtes intercalaires.
- Fig. 2. Même spécimen, même section, autre région montrant un calice avec 6 S1, 6 S2 et 8 S3 (deux secteurs opposés étant dépourvus de S3), les côtes intercalaires masquées par la diagénèse.
- Fig. 3. Même spécimen, même section, autre calice renfermant 6 S1, 6 S2 et 8 S3 (deux secteurs adjacents (flèches) étant dépourvus de S3).
- Fig. 4. Même spécimen, même section, autre section montrant un calice adulte bien conservé avec 6 S1, 6 S2, 12 S3, 24 S4, la muraille interne parathécale simple et la muraille externe formée de côtes intercalaires et de dissépiments. Quelques trabécules costales sont dissociées (flèche).
- Fig. 5. Même spécimen, même section montrant un calice adulte à 6 S1, 6 S2, 12 S3 et 24 côtes intercalaires.
- Fig. 6. Spécimen de Valfin, collection d'Orbigny no 4469 78. Section transversale montrant un calice jeune à 6 S1 et 6 S2.
- Fig. 7. Spécimen de Gilley (Doubs), collection L. Beauvais. Section transversale montrant un calice avec une fausse symétrie 8 (6 S1, 6 S2 et 4 S3).
- Fig. 8. Même spécimen, même section, autre région montrant un calice à fausse symétrie 10 (6 S1, 6 S2 et 8 S3), la double muraille est masquée par la diagénèse.

Grossissement: une barre = 1 mm.

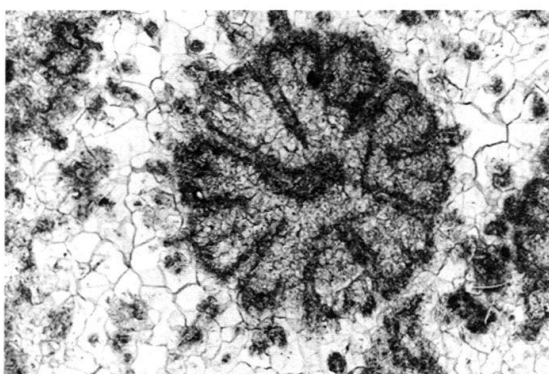
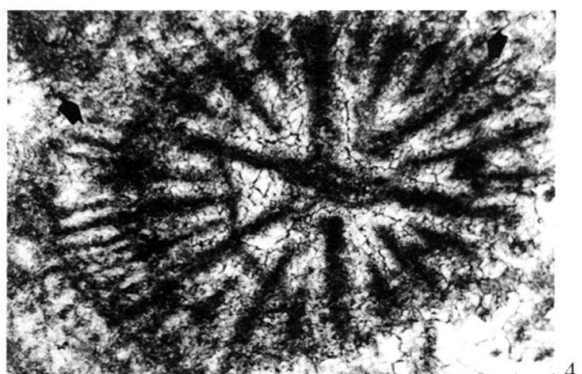
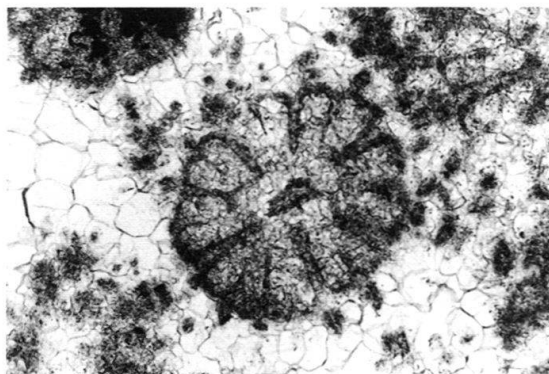
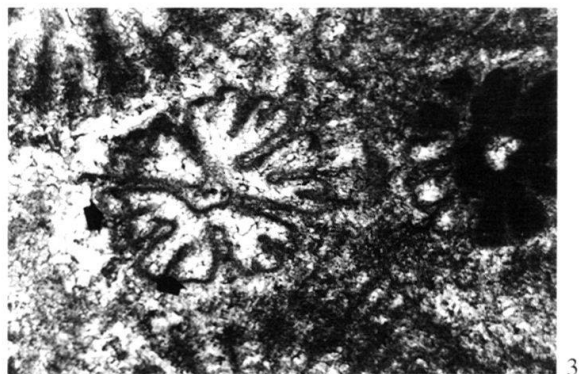
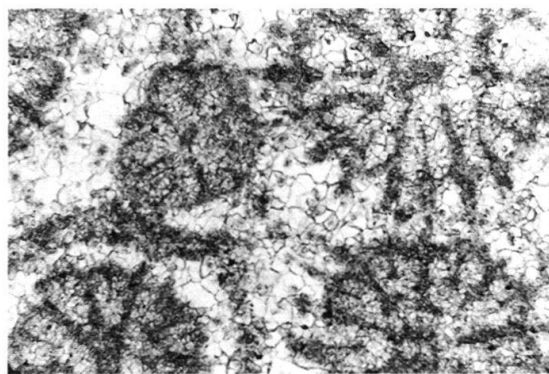
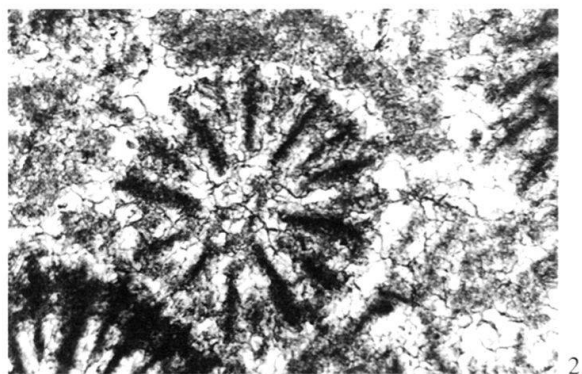
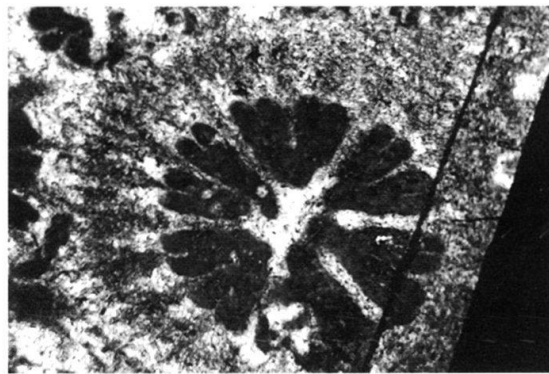
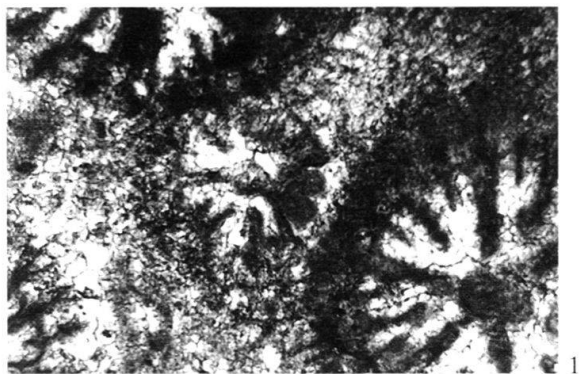
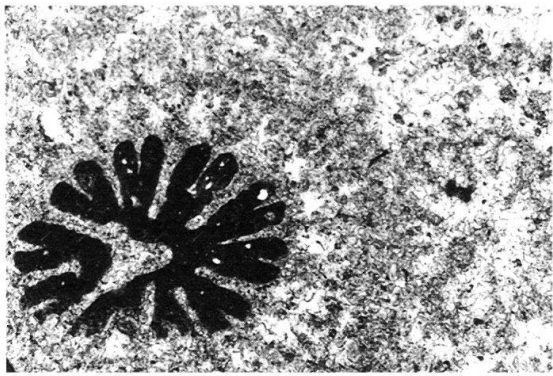


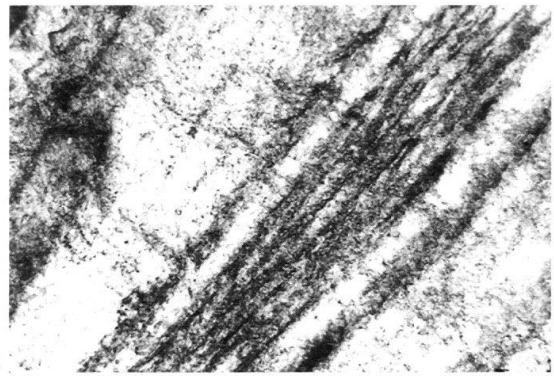
Planche 2 *Heliocoenia variabilis* ETALLON

- Fig. 1. Spécimen de Valfin, collection d'Orbigny no 4469 78. Section transversale montrant un calice avec sa double muraille, les côtes intercalaires et la fausse symétrie de type 10 de l'appareil septal (6 S1, 6 S2 et 6 S3).
- Fig. 2. Même spécimen, même section, montrant un autre calice dont la double muraille est entièrement recristallisée. Auricules au bord interne des S1.
- Fig. 3. Spécimen de la même localité, collection d'Orbigny no 4469 79. Section transversale montrant un calice adulte à symétrie hexamérale (6 S1, 6 S2, 12 S3 et 24 côtes intercalaires).
- Fig. 4. Spécimen de Gilley (Doubs), collection L. Beauvais. Section transversale montrant un calice avec une fausse symétrie 10, la double muraille avec les côtes intercalaires et des auricules au bord interne de cinq S1. Tout à fait à droite, un jeune calice ne renferme que 6 S1 et 6 S2.
- Fig. 5. Spécimen de Valfin, collection Michelin. Sections verticales montrant les planchers de la périthèque.
- Fig. 6. Spécimen de Valfin, collection Michelin. Section transversale montrant un calice avec une symétrie décimérale et la double muraille avec les côtes intercalaires et la ligne claire centrale.
- Fig. 7. Spécimen de Valfin, collection Michelin. Sections verticales montrant les planchers de la périthèque.
- Fig. 8. Spécimen de Gilley (Doubs), collection L. Beauvais. Section verticale montrant les dissépiments subhorizontaux de l'endothèque et les planchers de la périthèque à structure colonnaire avec épines costales (flèches).

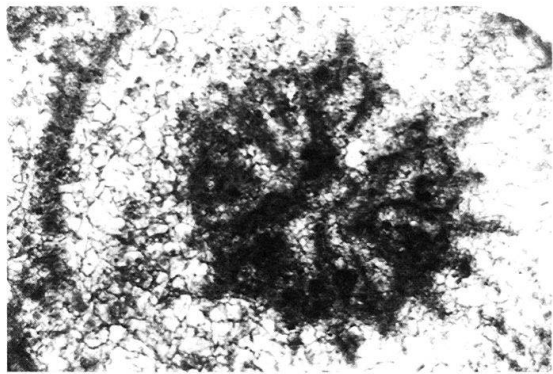
Grossissement: Une barre = 1 mm.



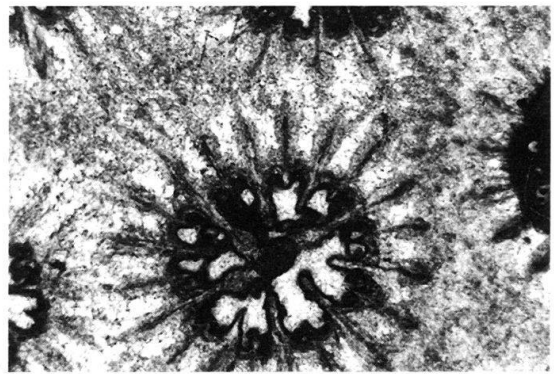
1



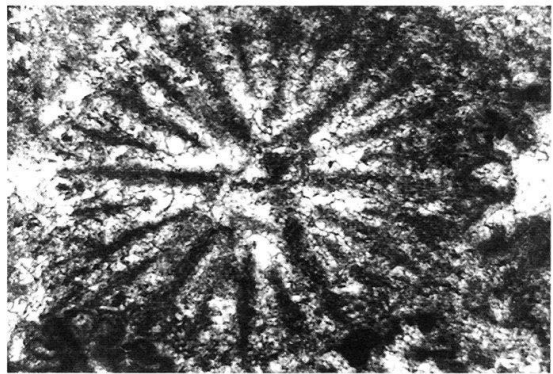
5



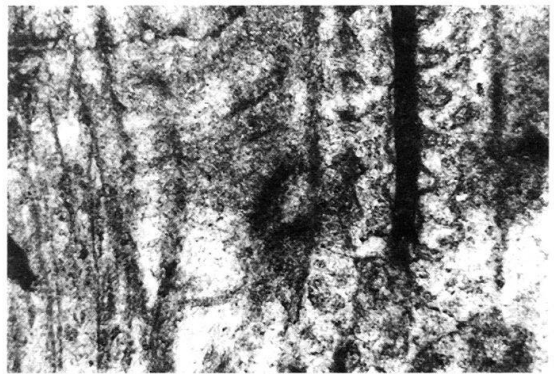
2



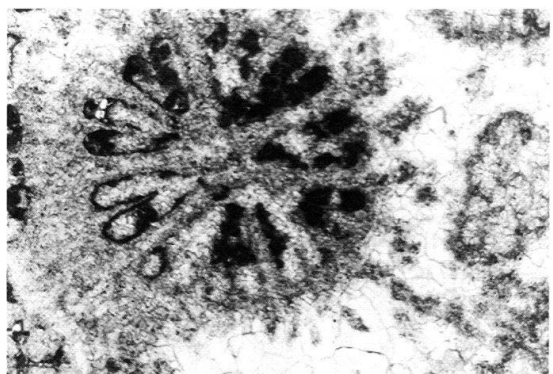
6



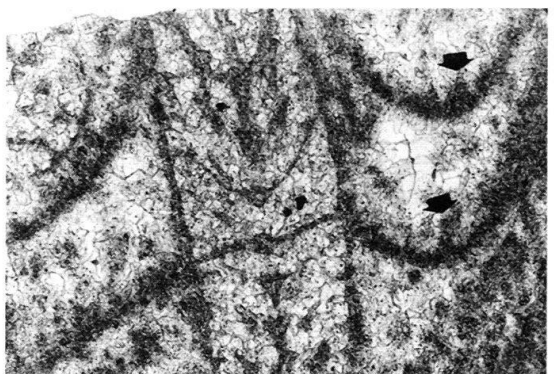
3



7



4



8

