

Révision des espèces de *Cladochonus* MCCOY, 1847 (Tabulata) décrites dans le Frasnien de la Belgique par LECOMPTE en 1939

Cladochonus frasnien de Belgique

Jean LAFUSTE † & Francis TOURNEUR

Résumé

Les trois espèces du Frasnien de Belgique rapportées par LECOMPTE (1939) à *Cladochonus* MCCOY, 1847 sont révisées sur base du matériel original. Deux d'entre elles sont considérées comme valides et maintenues dans le genre: *C. robustus* LECOMPTE, 1939 et *C. maillieuxi* LECOMPTE, 1939; *C. brevicollis devonicus* LECOMPTE, 1939 est à notre avis un synonyme de cette dernière espèce. Une étude microstructurale menée sur *C. robustus* permet une comparaison avec la microstructure des représentants carbonifères du genre. Nous proposons une hiérarchie des caractères systématiques pour la famille Pyrgiidae DE FROMENTEL, 1861.

Mots-clés: *Cladochonus* (Tabulata), Frasnien, Belgique, systématique, microstructure.

Abstract

The original material of the three species from the Frasnian of Belgium formerly assigned to the genus *Cladochonus* MCCOY, 1847 by LECOMPTE (1939) has been revised. Two of these species are considered valid and maintained in the genus: *C. robustus* LECOMPTE, 1939 and *C. maillieuxi* LECOMPTE, 1939; *C. brevicollis devonicus* is for us a synonym of the last species. A microstructural study of *C. robustus* affords a useful comparison with the microstructure of typical *Cladochonus* from the Carboniferous. A systematical hierarchy of characters is proposed for the family Pyrgiidae DE FROMENTEL, 1861.

Key-words: *Cladochonus* (Tabulata), Frasnian, Belgium, Systematics, microstructure.

Introduction

Le genre *Cladochonus* MCCOY, 1847 est souvent considéré comme essentiellement carbonifère, bien qu'il ait été signalé dans le Dévonien dès le siècle passé (LUDWIG, 1865-1866, confirmé par FRECH, 1885). Sa présence dans le Frasnien de Belgique a été mentionnée par MAILLIEUX (1906) qui n'a toutefois pas nommé d'espèce. LECOMPTE (1939) a décrit en détail ce matériel et de nouveaux échantillons: pour les spécimens frasnien, il a créé deux espèces nouvelles et une nouvelle "prémuation" d'une espèce carbonifère, sans donner cependant d'indications précises sur les structures internes. De plus, il a assigné à *Cladochonus* quel-

ques colonies du Couvinien de Treignes, rapportées à l'espèce ancienne *Aulopora alternans* F.A. ROEMER, 1850, qui est attribuée actuellement au genre *Bainbridgia* BALL, 1933 (WEYER & ZAGORA, 1990; TOURNEUR, 1991); nous décrivons ces colonies ultérieurement dans un travail d'ensemble sur *Bainbridgia*.

Nous avons revu le matériel original des espèces frasnien de LECOMPTE (1939) et nous en avons examiné en détail les caractères internes et la microstructure grâce à de nouvelles lames minces et ultra-minces, ces dernières réalisées selon le procédé mis au point par LAFUSTE (1970). L'état de conservation n'est pas toujours très satisfaisant mais les observations sont suffisantes pour confirmer l'attribution au genre *Cladochonus sensu stricto*. Parallèlement, nous avons étudié un matériel beaucoup plus abondant et nettement mieux préservé du Tournaisien de Tournai, appartenant à *Cladochonus michelini* (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851); cette étude nous a apporté des données nouvelles sur le genre *Cladochonus*, que nous présenterons sous peu dans un travail distinct. Aussi nous contenterons nous ici de donner un historique détaillé sur *Cladochonus* et une description précise du matériel frasnien, assortie de quelques remarques sur les caractères génériques chez les Auloporida SOKOLOV 1950.

Historique

En 1844, MCCOY attribue au genre *Jania* LAMOUREUX, 1812 - Algue corallinée - trois nouvelles espèces du Carbonifère d'Irlande: l'une encercle des tiges de Crinoïdes (*J. crassa* MCCOY, 1844, p.197, pl. XXVII, fig. 4), les deux autres sont caractérisées par des tubes divisés de façon di- ou trichotomique (*J. antiqua* MCCOY, 1844, p.197, pl. XXVI, fig. 12 et *J. bacillaria* MCCOY, 1844, p.197, pl. XXVI, fig. 11). En 1847, il crée le nouveau genre *Cladochonus* avec l'espèce nouvelle *C. tenuicollis* du Carbonifère des New South Wales et il range dans ce nouveau genre les deux espèces *crassa* et *bacillaria* (erronément orthographiée *bacularia*). Il rapproche ce nouveau genre d'*Aulopora* GOLDFUSS, 1826 et l'en distingue par son habitus érigé à partir d'une

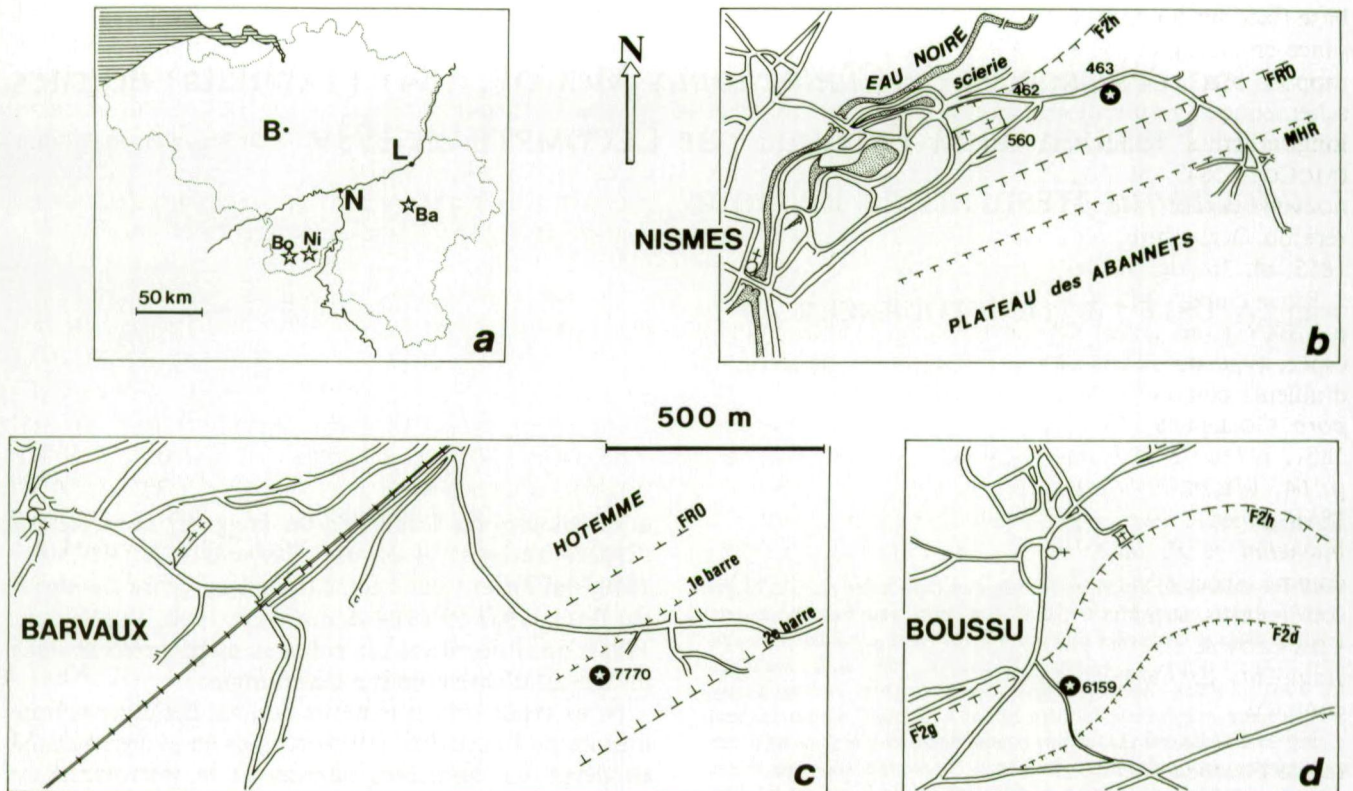


Fig. 1 — Cartes de localisation des gisements, avec esquisse des caractères géologiques (d'après des critères essentiellement topographiques), les trois cartes de détail (b-d) sont à la même échelle:

a. Carte de Belgique indiquant l'emplacement des trois cartes de détail; B = Bruxelles, Ba = Barvaux-sur-Ourthe, Bo = Boussu-en-Fagne, L = Liège, N = Namur et Ni = Nismes;

b. Carte de localisation du gisement Olloy 463; l'étoile désigne l'emplacement probable du gisement de MAILLIEUX (1906), MHR indique le sommet de la Formation du Mont d'Haus, FRO le sommet de la Formation de Fromelennes, F2h le sommet du "récif F2h" et du calcaire "F2g" latéral; d'après la carte topographique au 1:10000ème Olloy-sur-Viroin 58/5;

c. Carte de localisation du gisement Durbuy 7770, désigné par l'étoile; les limites de formations sont reprises de la fig. 10 de COEN (1974); d'après la carte topographique au 1:10000ème Durbuy 55/1;

d. Carte de localisation du gisement Couvin 6159, désigné par l'étoile, le long du chemin de l'Ermitage; F2d indique le sommet du "récif F2d" et du calcaire "F2c" latéral, F2g le sommet du calcaire "F2g" et F2h le sommet du "récif F2h"; d'après la carte topographique au 1:10000ème Couvin 57/8.

Fig. 1 — Localisation maps of the outcrops, with outline of the geology (mainly after topographical data); the three detailed maps (b-d) are at the same scale:

a. Map of Belgium indicating the position of the three detailed maps; B = Brussels, Ba = Barvaux-sur-Ourthe, Bo = Boussu-en-Fagne, L = Liège, N = Namur et Ni = Nismes;

b. Map of Olloy 463 outcrop; the star indicates the probable position of the fossiliferous layers of MAILLIEUX (1906), MHR the top of the Mont d'Haus Formation, FRO the top of the Fromelennes Formation, F2h the top of the "F2h reef" and of the lateral "F2g" limestone; after topographical map at 1:10000 Olloy-sur-Viroin 58/5;

c. Map of Durbuy 7770 outcrop, indicated by star; formation boundaries after fig. 10 by COEN (1974); after topographical map at 1:10000 Durbuy 55/1;

d. Map of Couvin 6159 outcrop, indicated by the star, along the "Chemin de l'Ermitage"; F2d indicates the top of the "F2d reef" and of the lateral "F2c" limestone, F2g the top of the "F2g" limestone and F2h the top of the "F2h reef"; after topographical map at 1:10000 Couvin 57/8.

base fixée sur un corps étranger, par son mode de croissance en zigzag et par ses calices nettement élargis par rapport aux polypiérites tubulaires; les illustrations schématiques montrent clairement la présence de stries longitudinales nombreuses à l'intérieur des calices (MCCOY, 1847, pl. XI, fig. 8). En 1849, il décrit une nouvelle espèce, *Cladochonus brevicollis*, du Carbonifère du Derbyshire, qu'il illustrera plus tard (MCCOY, 1855, pl. 3b, fig. 10).

Entretiens, MILNE-EDWARDS & HAIME (1850, p.LXXVI) ont choisi *Cladochonus tenuicollis* comme espèce-type du genre *Cladochonus*, qu'ils considèrent d'ailleurs comme de jeunes colonies du genre *Syringopora* GOLDFUSS, 1826 (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851, p.156, 296; MILNE-EDWARDS & HAIME, 1852, p.164; MILNE-EDWARDS, 1860, p.298). Ils créent en 1851 le genre *Pyrgia* pour deux nouvelles espèces *P. michelini* et *P. labechei*, la première étant désignée comme espèce-type; la distinction de ce genre repose sur son habitus supposé "libre et simple", car MILNE-EDWARDS & HAIME considèrent de façon erronée les fragments de colonies comme des individus isolés et complets.

En 1869, ROFE signale l'existence, chez des polypiérites de *Cladochonus crassus* attachés à des tiges de Crinoïdes, d'une structure particulière, qu'il figure schématiquement (ROFE, 1869, p.352, fig. 4, 4a); il interprète cette structure comme des planchers et considère *Cladochonus* comme un "tabulated coral".

En 1872, DE KONINCK redécrit en détail la morphologie de l'espèce *michelini* du Tournaisien de Tournai et l'attribue à *Cladochonus*, indiquant par là la synonymie de ce dernier genre et de *Pyrgia*.

NICHOLSON & ETHERIDGE (1879) reprennent l'ensemble du problème: ils considèrent eux aussi le genre *Pyrgia* comme un synonyme de *Cladochonus* et estiment que le "tissu réticulé" développé dans les parois de l'espèce *crassa*, mal interprété par ROFE (1869), suffit à justifier la distinction d'un genre nouveau, baptisé *Monilopora*; ce genre est également caractérisé par l'absence complète de planchers et par l'habitats encroûtant sur des tiges de Crinoïdes. Tout cela écarte considérablement *Monilopora* des autres Tabulata.

Cette distinction générique est mise en doute par THOMSON (1883, p.324): il a examiné plus d'une centaine de spécimens bien conservés du Dinantien de Grande-Bretagne et il a observé une importante variabilité de développement de ce tissu réticulé, présent chez un quart seulement du matériel étudié. Par conséquent, *Monilopora* est pour lui synonyme de *Cladochonus*.

GRABAU (1899, p.409) maintient cependant *Monilopora* en raison de l'absence complète de planchers et de la structure particulière des parois, à lamelles concentriques et à tissu réticulé. Il crée en outre une nouvelle famille, celle des Moniloporidae, pour cette forme et pour le nouveau genre *Ceratopora*, du Dévonien moyen d'Amérique du Nord; le nom, désignant déjà un Bryozoaire, a été remplacé par *Grabaulites* SOKOLOV, 1962. Ce dernier se différencie de *Monilopora* par la présence

de rangées de larges vésicules le long des parois; il est considéré par son auteur comme l'ancêtre probable de *Monilopora*. A notre avis, le genre *Grabaulites* se rapproche beaucoup d'*Aulocystis* SCHLÜTER 1885, avec lequel certains auteurs le mettent d'ailleurs en synonymie (HILL, 1981, p.F.641).

GIRTY (1925) signale l'occurrence fréquente dans les mêmes échantillons de fragments de branches libres du type *Cladochonus* et de tiges de Crinoïdes entourées d'un manchon de polypiérites encroûtants de type *Monilopora* (qu'il orthographie erronément *Monilopora*). Il tente de démontrer d'autre part que ces deux genres sont des synonymes objectifs, en présentant *C. crassus*, première espèce citée par MCCOY (1847) lors de la création du genre *Cladochonus*, comme l'espèce-type de celui-ci; cet argument ne tient pas compte de la désignation formelle de *C. tenuicollis* comme espèce-type par MILNE-EDWARDS & HAIME (1850) et ne peut par conséquent être retenu, ainsi que l'ont souligné tous les auteurs postérieurs.

En 1938, HILL & SMYTH révisent la taxinomie de *Cladochonus*, en examinant le matériel original de MCCOY et un large matériel dinantien des Iles Britanniques. Ils reconnaissent comme caractères diagnostiques du genre le mode de croissance, attaché proximale et libre distale, la forme en trompette ou en pipe des corallites, leur type de bourgeonnement, le sclérenchyme épais et localement réticulé, l'absence de planchers et d'épines septales et la présence éventuelle de rides longitudinales dans les calices. Leur principal argument pour unir *Cladochonus* et *Monilopora* est la découverte de colonies où les deux types de morphologie, encroûtante et libre, sont en connexion; toutefois, ils avouent n'avoir pas rencontré de tissu réticulé - un des critères de distinction spécifique utilisé par NICHOLSON & ETHERIDGE - chez les syntypes de *C. tenuicollis*, illustrés par des dessins (HILL & SMYTH, pl. XXIII, fig. 1). Ils décrivent en détail les caractères externes et internes du matériel britannique; certains de ces caractères - comme ce fameux tissu réticulé, l'absence complète de planchers et un diaphragme percé de pores qui sépare souvent le corallite parent du jeune au point de bourgeonnement - écartent considérablement *Cladochonus* du reste des Tabulata.

En 1972, LAUB présente une révision de *Cladochonus* avec une longue synonymie générique incluant *Pyrgia*, *Monilopora*, *Aulocystis*, *Drymopora* DAVIS, 1887, *Ceratopora* et *Plexituba* STAINBROOK, 1946. Il considère la variabilité de la plupart des caractères telle qu'il est impossible d'établir une distinction nette entre tous ces genres, d'autant qu'il a observé toute une série de spécimens intermédiaires. Enfin, il estime que la structure réticulée longuement discutée par les auteurs précédents pourrait être simplement le résultat de l'altération, voire un artefact de la fabrication des lames minces! Nous exprimerons notre désaccord avec ces conceptions dans le paragraphe consacré à la hiérarchie des caractères chez les Auloporida.

En 1973, HAMADA propose de mesurer un certain

nombre de paramètres - comme longueur totale du corallite, longueur et diamètre du "pédoncule" et du calice, angle d'ouverture calicinal - pour établir des distinctions spécifiques mieux délimitées chez *Cladochonus*; il commente également la croissance de type auloporide et les modes de bourgeonnement associés.

L'un d'entre nous décrit en détail la microstructure de représentants de *Cladochonus* du Dinantien d'Algérie (LAFUSTE, 1979). Il reconnaît au sein des parois la succession des éléments microstructuraux suivants: une couche mince externe constituée de fibres perpendiculaires aux limites squelettiques, une couche médiane de grandes lamelles onduleuses et une couche interne composée de biocristaux allongés et rectilignes, nommés grundules, connus seulement chez ce genre. Il propose d'amender en conséquence la diagnose générique en y introduisant ces données microstructurales.

STASINSKA (1982) souligne l'originalité des caractères morphologiques (absence de planchers et d'appareil septal, diaphragme criblé obturant le pore initial, mode de croissance "sympodial", tissu réticulé dans les parois) et microstructuraux (présence de grundules) de *Cladochonus*, qui n'autorisent pas le maintien de cette forme parmi les Tabulata; elle estime que cet ensemble de caractères permet de rapprocher le genre des Hydroidea. A notre avis, les arguments invoqués ne sont suffisants pour affirmer une séparation aussi nette d'avec l'ensemble des Tabulata.

Enfin, MEYER & AUSICH (1983, p.405-406) examinent les relations entre *Cladochonus* et les Crinoïdes qui leur servent de supports: ils considèrent que les colonies de Tabulés se sont développées du vivant des Crinoïdes et qu'elles constituent des commensaux obligés ("obligate commensals") de ceux-ci.

Systématique

Classe des Anthozoa EHRENBERG, 1834

Sous-classe des Tabulata MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850

Ordre des Auloporida SOKOLOV, 1950

Superfamille Auloporicae MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851

Famille Pyrgiidae DE FROMENTEL, 1861

1861 Pyrgiens. - DE FROMENTEL, p.318.

1899 Moniloporidae, fam. nov. - GRABAU, p.409.

1942 Cladochonidae, fam. nov. - HILL, p.68.

1950 Cladochonidae, nom. nov. (= Moniloporidae GRABAU, 1899) - SOKOLOV, p.171.

1981 Pyrgiidae de Fromentel, 1861 - HILL, p.F.635.

1986 Mirandellidae, fam. nov. - TCHUDINOVA, p.36.

Genre type

Pyrgia MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851 (= *Cladochonus* MCCOY, 1847).

DIAGNOSE

Corallum habituellement constitué de polypiérites libres et isolés, unis seulement à leur parent immédiat au point de bourgeonnement; partie proximale parfois encroûtante, voire développée en lamelle enveloppante. Polypiérites à calices coniques après une portion cylindrique. Développement plus ou moins marqué dans les parois d'une structure réticulée complexe. Pores muraux et planchers absents à l'exception du pore initial.

Genres constitutifs

Cladochonus MCCOY, 1847;? *Bibucia* ROBERTS, 1963; *Aulohelia* GERTH, 1921; *Mirandella* TCHUDINOVA, 1986; nov. gen. *sensu* LAFUSTE, 1978.

Genre *Cladochonus* MCCOY, 1847

1844 *Jania* Lamouroux - MCCOY, p.197 (non *Jania* LAMOUROUX, 1812, Algue corallinacée).

* 1847 *Cladochonus* (M'Coy), new genus - MCCOY, p.227.

1851 *Pyrgia*. - MILNE-EDWARDS & HAIME, p.159, 310-311.

1879 *Monilopora*, Nich. and Eth.jun., (gen. nov.) - NICHOLSON & ETHERIDGE, p.293-295.

1925 *Monilipora* (Nicholson and Etheridge, 1879) - GIRTY, p.19.

1940 *Monilipora* as *Monilopora* Nicholson & Etheridge - LANG, SMITH & THOMAS, p.86.

Espèce-type

Cladochonus tenuicollis MCCOY, 1847, du Carbonifère inférieur des New South Wales (Australie), par désignation ultérieure de MILNE-EDWARDS & HAIME (1850, p.LXXVI).

DIAGNOSE

Corallum habituellement fixé à la partie proximale par un anneau de polypiérites à un corps étranger, libre ensuite. Polypiérites isolés, unis seulement au point de bourgeonnement situé à la base du calice du polypiérite-parent. Polypiérites composés d'une partie cylindrique suivie d'un calice conique plus ou moins évasé. Parois minces à considérablement épaissies, avec développement plus ou moins marqué d'une structure réticulée à lamelles concentriques unies par des piliers complexes. Microstructure: de l'extérieur vers l'intérieur des murailles, mince couche granulaire, étroite zone constituée de fibres perpendiculaires aux limites du squelette, couche de lamelles onduleuses et couche interne de grundules, les proportions respectives de ces deux dernières couches étant très variables. Epines absentes ou développées en rangées longitudinales. Pores et planchers absents, à l'exception d'un pore initial très large et souvent obturé par un diaphragme strié et criblé de petites ouvertures.

Remarques sur la hiérarchie des caractères chez les Auloporida

Au début de l'étude systématique des coraux, dans la première moitié du siècle dernier, les auteurs attribuaient beaucoup d'importance aux caractères morphologiques externes, seuls alors accessibles à leurs investigations. Dès le milieu du XIX^{ème} siècle, on a commencé à tenir compte des caractères internes, observés sur des cassures naturelles ou sur des sections polies; c'était l'époque de MILNE-EDWARDS & HAIME. Par la suite, l'usage des lames minces pour l'examen des structures internes s'est répandu, généralisé par NICHOLSON. Enfin, dans les dernières décennies, les chercheurs se sont penchés avec intérêt sur la microstructure des éléments squelettiques, soit par l'étude au microscope électronique, soit par l'observation au microscope optique de lames ultra-minces à faces polies, selon le procédé mis au point par l'un de nous en 1970. La valeur systématique de ces critères microstructuraux, longtemps controversée, semble peu à peu s'imposer. MISTIAEN (1988) en a souligné récemment l'importance pour débrouiller les problèmes complexes posés par les Auloporida; mais, chez ce groupe où les colonies adoptent souvent un habitus de mince encroûtement, la confection de lames minces est techniquement difficile.

Il peut par conséquent sembler inimaginable de créer de nos jours un taxon nouveau basé sur les seuls caractères externes. C'est pourtant ce qu'a fait BYRA (1983), qui a fondé son nouveau genre *Schlueterichonus* sur l'unique représentant connu de l'espèce ancienne *Aulocystis entalophoroides* SCHLÜTER, 1885 - dont l'aspect interne lui demeurait inconnu. Elle avait rapproché ce genre de *Cladochonus* et l'avait rapporté à la famille Pyrgiidae. Nous avons préparé prudemment une section polie au revers de l'holotype de cette espèce et nous avons retrouvé une série de paratypes à l'Université de Bonn. Ces investigations - dont les résultats seront publiés prochainement - montrent la présence dans les lumens de planchers en grandes vésicules et l'existence dans les parois et sur les planchers de fortes épines fusiformes, qui autorisent un rapprochement avec *Aulocystis* - ainsi que l'avait judicieusement noté l'auteur de l'espèce - et écartent les affinités avec *Cladochonus*. STAINBROOK (1946, p.424) avait déjà remarqué la convergence morphologique externe entre certaines formes d'*Aulocystis* et de *Cladochonus*.

Ceci nous amène à discuter du travail de LAUB (1972). Comme l'a bien souligné STASINSKA (1982), ce chercheur a confondu deux structures différentes et de signification à notre avis fondamentale. Ses figurations présentent de nombreux planchers vésiculeux, reliés par de grandes épines - caractères des Auloporida rapportés à *Aulocystis*. Or, LAUB (1972) assimile, avec un très léger doute il est vrai, ces planchers vésiculeux au tissu réticulé signalé chez *Cladochonus* par NICHOLSON & ETHERIDGE (1879) et figuré photographiquement pour la première fois par HILL & SMYTH (1938, pl. XXII, fig. 4 et pl. XXIII, fig. 5-6). Ces derniers ont décrit en détail ces tissus, comme de minces couches parallèles

aux parois, doucement bombées et unies par un agencement complexe de courtes parois transverses, dessinant en section tangentielle à la muraille une mosaïque de cellules polygonales irrégulières. Ceci est confirmé pleinement par nos propres observations sur du matériel dévono-carbonifère. Nous estimons que ces tissus réticulés, dont le développement au sein des parois est très variable, n'ont rien à voir avec l'appareil globalement horizontal des planchers présents chez la plupart des Tabulata. Nous accordons à ce caractère aisément repérable en section une importance fondamentale pour la distinction de la famille Pyrgiidae au cœur des Auloporida; en effet, nous l'avons reconnu bien sûr chez les *Cladochonus* dévono-carbonifères, mais aussi chez *Aulohelia* GERTH, 1921 du Permien supérieur de Timor, chez *Mirandella* TCHUDINOVA, 1986 du Permien inférieur d'Océanie (LAFUSTE & TOURNEUR, sous presse) et enfin chez un nouveau genre non nommé du Permien inférieur de l'Himalaya (LAFUSTE, 1978). Il s'agit là à notre avis du caractère distinctif des Pyrgiidae.

L'importance de la microstructure est plus délicate à déterminer. Nous avons longtemps considéré qu'elle pouvait servir à établir des distinctions familiales et prévaloir sur des caractères morphologiques purement convergents. L'expérience nous amène à nuancer quelque peu; en effet, nous avons constaté chez plusieurs grands "groupes" (Favositides, Michelinides, Striatoporides et autres branchus) une évolution graduelle de formes anciennes à microstructure essentiellement lamellaire ou microlamellaire, vers des formes plus jeunes, où la constitution fibreuse domine, pour persister seule chez les derniers Tabulata du Permien supérieur. Aussi aurions-nous tendance actuellement à baser les familles sur des critères morphologiques distinctifs, et à reconnaître au sein de ces familles des séries de genres, délimités par des microstructures différentes. C'est ce que nous préconisons pour les Pyrgiidae; le genre "primitif" *Cladochonus* possède une microstructure constituée de trois types d'éléments dont le plus original est la grundule; *Mirandella* présente uniquement des fibres en bouquets organisées autour d'une structure granulaire intrapariétale, et le nouveau genre permien de l'Himalaya montre des lamelles disposées en zigzags à l'image de ce qui est bien connu chez les Rugosa permien (SCHINDEWOLF, 1942). *Aulohelia* est plus complexe et requiert un examen plus approfondi. Quant à *Bibucia*, elle est connue jusqu'à présent par du matériel décalcifié, dépourvu de microstructure.

L'intérêt des études astogéniques et ontogéniques telles qu'en a effectuées SCRUTTON (1990) sur des Auloporides dévoniens d'Angleterre semble indéniable pour la systématique, mais l'approche est trop neuve et doit être appliquée d'abord à un matériel plus abondant et plus varié.

Enfin, les paramètres quantitatifs, maniés avec prudence pour tenir compte d'une variabilité considérable (MISTIAEN, 1988), permettent d'établir les distinctions spécifiques.

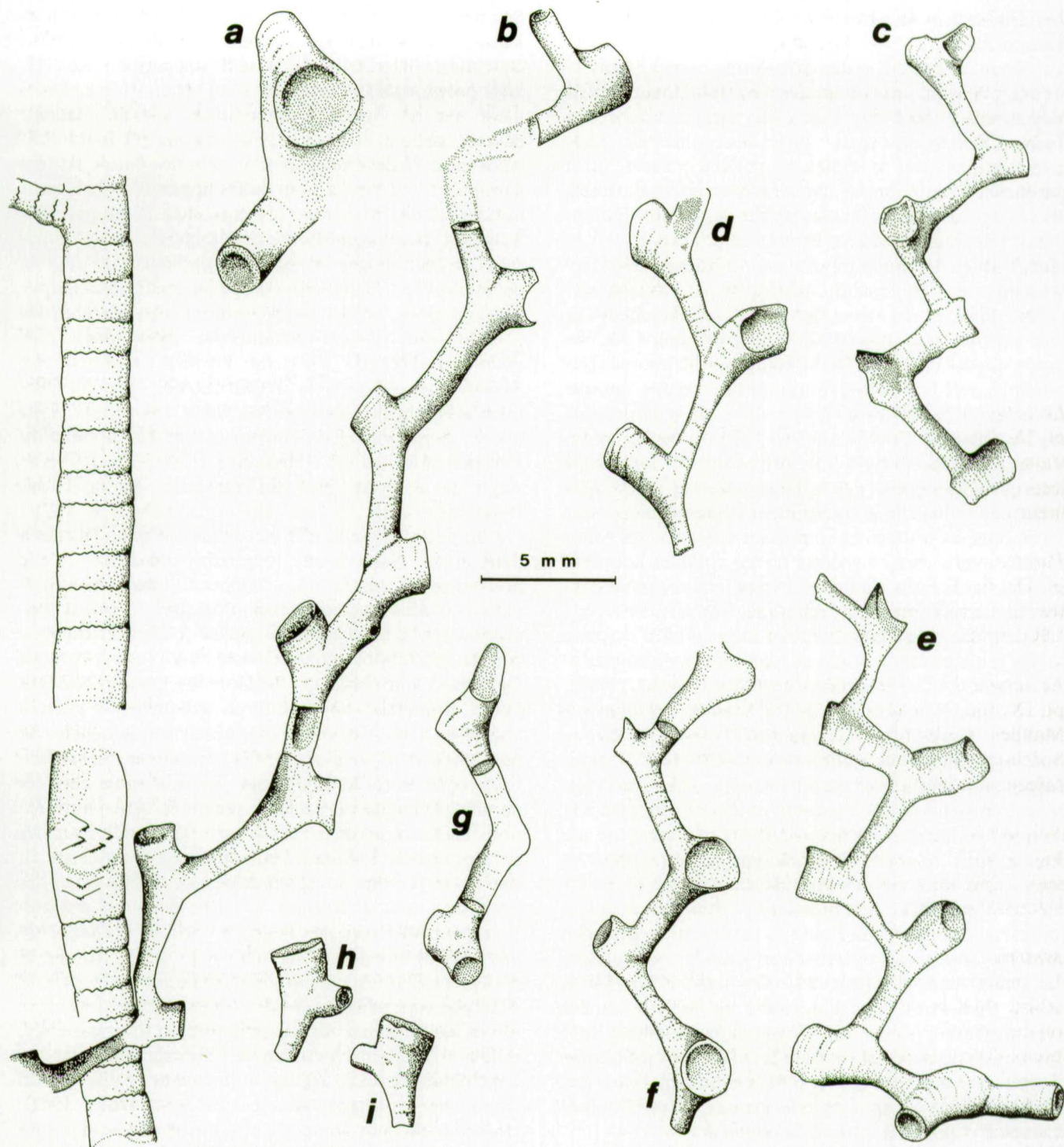


Fig. 2 — Aspects externes des colonies de *Cladochonus*:

a. *Cladochonus robustus*, spécimen IRScNB a3071; b-i. *Cladochonus maillieuxi*:

b. Lectotype, spécimen IRScNB a1434a, contre-empreinte de LECOMPTE (1939, pl. IX, fig. 8),

c. Paralectotype, spécimen IRScNB a1433, figuré par LECOMPTE (1939, pl. IX, fig. 7),

d. Paralectotype de *Cladochonus brevicollis devonicus*, spécimen IRScNB a1431b, sans doute figuré par MAILLIEUX (1906, fig. 3),

e. Lectotype de *Cladochonus brevicollis devonicus*, spécimen IRScNB a1431a, figuré par LECOMPTE (1939, pl. IX, fig. 10) et sans doute par MAILLIEUX (1906, fig. 4),

f. Paralectotype, spécimen IRScNB a1434b,

g. Paralectotype, spécimen IRScNB a1434c,

h. Paralectotype, spécimen IRScNB a1434d,

i. Paralectotype, spécimen IRScNB a1434e.

Fig. 2 — External aspects of colonies of *Cladochonus robustus* (a) and of *Cladochonus maillieuxi* (b-i).

Cladochonus maillieuxi LECOMPTE, 1939

Fig.2b-i

- v. 1906 *Cladochonus*. - MAILLIEUX, p.9-10, fig.1-4.
- v. 1909 *Cladochonus* nov.sp. - MAILLIEUX, p.119, 144.
- v. 1933 *Cladochonus alternans*. - MAILLIEUX, p.80, fig.102 (= copie de MAILLIEUX, 1906, fig.1-4).
- v.* 1939 *Cladochonus maillieuxi* nov.sp. - LECOMPTE, p.185- 186, pl. IX, fig. 7-8.
- v. 1939 *Cladochonus brevicollis* McCoy praemutatio *devonicus* nov.mut. - LECOMPTE, p.184-185, pl. IX, fig. 10.

Lectotype de C. maillieuxi

pl. IX, fig. 8 in LECOMPTE (1939) et Fig. 2b du présent travail, désigné ici. Spécimen IRScNB a1434a de la collection LECOMPTE, conservée à Bruxelles. Nismes, gisement Olloy 463. Frasnien inférieur, schistes "F2e".

Paralectotype de C. maillieuxi

pl. IX, fig. 7 in LECOMPTE (1939) et Fig. 2c du présent travail. Spécimen IRScNB a1433 de la collection LECOMPTE. Même gisement que le précédent.

Lectotype de C. brevicollis devonicus

pl. IX, fig. 10 in LECOMPTE (1939), sans doute fig. 4 in Maillieux (1906) et Fig. 2e du présent travail, désigné ici. Spécimen IRScNB a1431a de la collection LECOMPTE. Même gisement que le précédent.

Paralectotype de C. brevicollis devonicus

Fig. 3 in MAILLIEUX (1906) et Fig. 2d du présent travail. Spécimen IRScNB a1431b de la collection LECOMPTE. Même gisement que le précédent.

Matériel étudié et gisement

Le matériel consiste en une dizaine de plaquettes de schiste dont la surface expose des fragments de colonies ou des polypiérites isolés de *Cladochonus*, à côté de nombreux débris de Bryozoaires (Fénelles et autres), de Trilobites (probablement de la famille Asteropyginae DELO, 1935), de petits Brachiopodes, d'Ostracodes et de Lamellibranches du type de *Buchiola* BARRANDE, 1881. Tout ce matériel provient d'Olloy 463, le long du chemin montant de la scierie aux Abannets, à un kilomètre à l'Est de l'église de Nismes (Fig. 1b).

MAILLIEUX a découvert ce gisement au début de ce siècle et en a signalé l'existence pour la première fois en 1906, dans la note où il révèle la découverte du genre *Cladochonus* dans le Dévonien de Belgique; il présente une liste de faune provisoire et indique comme stratigraphie "les schistes noduleux constituant, à Nismes, la base de l'étage frasnien" (MAILLIEUX, 1906, p.9) ou "les schistes noduleux qui succèdent immédiatement aux couches de calcaire givétien supérieur" (MAILLIEUX, 1906, p.10). Peu après, il confirme cette inter-

prétation, en faisant de ces schistes riches en faune un équivalent latéral des "couches à *Spirifer orbelianus*" dans un faciès spécial (MAILLIEUX, 1907, p.161), baptisé "faciès néritique des Abannets" (MAILLIEUX, 1909, p.119) et repéré par le sigle "Fr2aB" (MAILLIEUX, 1910, p.230). Très rapidement son opinion se modifie et les schistes à *Cladochonus* sont rangés dans le F2e avec "faune à *Leiorhynchus formosus*" (MAILLIEUX, 1913b, p.74); il justifie ce changement par l'existence à Nismes d'une "faille d'écrasement" dite "Faille des Abannets", qui fait disparaître une partie de la série dévonienne (MAILLIEUX, 1913a, p.47; 1913b, p.98, fig. 15, pl. V). Les Ostracodes et les Trilobites de cet affleurement Olloy 463 ont été décrits respectivement par MATERN (1929) et par RICHTER & RICHTER (1926). MAILLIEUX (1927, p.78-79) apporte quelques précisions stratigraphiques sur ce dernier travail et curieusement apparaissent alors deux gisements Olloy 463: le 463a, indiqué comme "petite carrière au sommet du chemin des Abannets" et attribué maintenant au F2b et non plus au F2a (à la suite de nouvelles recherches comme l'explique une note infra-paginale), et le 463, noté "Abannets, derrière le Fourneau" (appellation de la scierie) et rapporté pour sa part à la "zone à *Leiorhynchus formosus* F2e". Par la suite, MAILLIEUX (1940, notamment p.13) ne mentionne plus qu'un seul gisement Olloy 463, dans le F2e, avec une longue liste de faune comprenant les Trilobites et Ostracodes sus-mentionnés.

En 1973, MOURAVIEFF & BOUCKAERT relèvent les confusions de MAILLIEUX concernant la stampe frasnienne de Nismes; ils indiquent l'occurrence d'*Ancyrodella curvata* (BRANSON & MEHL, 1934) à la base du gisement 463 (marqué sur leur carte au Nord du chemin des Abannets), ce qui confirme l'interprétation tardive "F2e" de MAILLIEUX (1940). Les Conodontes de ces sections ont été revus récemment par VANDELAER *et al.* (1989).

Nous avons visité les coupes du Nord-Est de Nismes. En partant de la scierie près de l'Eau Noire vers l'Est et en descendant dans la série stratigraphique, on recoupe d'abord les calcaires "F2gh" qui affleurent largement (belle surface de stratification, point 462 de MOURAVIEFF & BOUCKAERT, 1973); ensuite, s'observent quelques pointements en sous-bois et la carrière abandonnée (point 560 de MOURAVIEFF & BOUCKAERT, 1973), qui a exploité les calcaires "F2cd"; un peu plus loin, des schistes pauvres en faune "F2e", sont exposés dans le bas-côté nord de la route. En poursuivant le chemin peu avant qu'il n'oblique vers le Sud-Est, on remarque sur le côté sud de la route un bel affleurement de schistes brun verdâtre, souligné par un large éboulis; les plaquettes schisteuses montrent une profusion de fossiles, avec des Trilobites de la famille Asteropyginae nettement dominants, aux côtés de fragments de Bryozoaires, de Crinoïdes, de Brachiopodes, de Lamellibranches et d'Ostracodes. Il s'agit là, à n'en pas douter, du fameux gisement qui a livré les faunes décrites par MAILLIEUX, MATERN et RICHTER. La position stratigraphique de ces schistes semble évidente: ils se trouvent juste au-

dessus des calcaires "F2cd" exploités anciennement dans la carrière 560 et ils peuvent donc être assimilés aux schistes "F2e", ce qui confirme donc l'attribution tardive de MAILLIEUX (1940). Dans la terminologie lithostratigraphique adoptée par VANDELAER *et al.* (1989, p.324, fig.2), il s'agit du Membre de l'Ermitage de la Formation de Frasnès; ceci correspond à la zone moyenne à *asymmetricus* de la zonation standard à Conodontes (VANDELAER *et al.*, 1989, p.323, tabl. 1). Toutefois, la région mériterait une nouvelle étude géologique approfondie, pour asseoir définitivement ces interprétations.

DIAGNOSE

Espèce de *Cladochonus* aux polypierites d'un diamètre voisin de 0,8 à 0,9 mm pour la partie tubulaire, d'un diamètre calicinal proche de 1,7 à 1,9 mm pour une longueur de 4 à 7 mm.

DESCRIPTION

Caractères externes: La colonie la plus complète est le lectotype (Fig. 2b), qui compte dix polypierites plus ou moins conservés et l'amorce d'un onzième; les polypierites de la base encerclent une tige de Crinoïde - il s'agit du stade "*crassus*" selon la nomenclature adoptée par WEYER (1976, p.1518). De cette couronne de fixation part une série de polypierites disposés en zigzag - c'est le stade "*bacillarius*". Cette disposition corrobore la reconstitution de la colonie en vie proposée par WEYER (1976, p.1521, fig. 6); le dessin d'HUDSON *et al.* (1966, p.282, fig. 5), qui présente l'association d'une petite colonie globuleuse de Favosite et deux branches de *Cladochonus* fixées sur la même tige de Crinoïde, est un peu moins convaincant, par l'habitus infléchi des rameaux de *Cladochonus*. Le reste du matériel consiste en fragments de colonies qui ne comptent que quelques polypierites. Ceux-ci sont constitués d'une partie proximale cylindrique dont le diamètre varie de 0,5 à 1,1 mm avec une valeur moyenne comprise entre 0,8 et 0,9 mm, suivie par une partie conique incurvée, plus ou moins évasée, qui s'ouvre en un calice circulaire. Le diamètre de celui-ci varie de 1,3 à 2,1 mm, rarement plus, avec une valeur moyenne de 1,7 à 1,9 mm. La longueur totale des polypierites varie de 4 à 7 mm, souvent voisine de 6 mm; la transition entre cylindre et cône est habituellement progressive et il semble illusoire de vouloir quantifier leurs longueurs respectives. A l'endroit où le polypierite s'incurve prend naissance un jeune polypierite, suivant un angle très variable, de 90° à plus de 130° entre l'axe du parent et l'axe du jeune. Il est à remarquer que dès l'insertion, le nouveau polypierite présente un diamètre voisin de la taille optimale de la portion cylindrique. L'extérieur des tubes est couvert d'une fine striation concentrique de croissance, légèrement plus marquée sur la partie calicinale.

Caractères internes: Les lames minces, difficiles à réaliser dans ces minces plaquettes de schistes cassants, ont permis d'observer seulement deux sections partielles,

transversales à obliques, de polypierites; l'une présente une paroi très ténue, de 0,08 mm, alors que la muraille de l'autre dépasse 0,20 mm d'épaisseur. La microstructure, pour autant que la conservation déficiente la laisse reconnaître, apparaît feuilletée. Aucune trace de plancher ni d'épine n'est visible.

DISCUSSION

LECOMPTE (1939) avait distingué dans l'ensemble de ce matériel deux taxons différents: deux spécimens étaient rapprochés de *Cladochonus brevicollis*, avec toutefois un angle plus fort entre les polypierites chez les représentants dévonien. Cette minime différence avait incité LECOMPTE à considérer ces deux colonies comme "prémutation" de l'espèce carbonifère; le terme de *mutatio*, dont l'usage n'est pas formellement reconnu, est employé par LECOMPTE (1939, p.14-16) pour désigner de minimes variations morphologiques considérées comme d'ordre évolutif et temporel; il aurait une valeur inférieure à une distinction spécifique. Quant au reste du matériel, il a servi de base à l'établissement de l'espèce nouvelle *Cladochonus maillieuxi*, chez laquelle LECOMPTE (1939, p.186) reconnaît une "certaine variation en ce qui concerne l'angle des polypierites, la dimension des calices et leur orientation"; toutefois, tous ces spécimens provenant du même gisement ont été rangés dans une seule espèce et les différences sont considérées comme "d'ordre individuel" (LECOMPTE, 1939, p.186). Nous pensons que l'on peut étendre le même raisonnement aux deux uniques colonies de *Cladochonus brevicollis devonicus*, qui proviennent elles aussi du gisement Olloy 463 et dont les paramètres (pour le lectotype, diamètres moyens respectivement de 1,79 mm et de 0,86 mm pour les portions calicinales et cylindriques; pour le paralectotype, valeurs de 2,05 mm et de 0,76 mm) s'inscrivent dans la large variabilité de *Cladochonus maillieuxi*. Nous avons préféré retenir ce dernier nom spécifique, mieux défini et doté d'un statut formel.

L'attribution générique est plus délicate, vu la méconnaissance des caractères internes. Toutefois, l'habitus général des colonies, fixées sur des tiges de Crinoïdes, la morphologie particulière des corallites et l'apparence feuilletée de leurs murailles - qui évoque l'aspect d'une microstructure grundulaire - rendent fort probable le rattachement à *Cladochonus*.

Cladochonus robustus LECOMPTE, 1939

Fig. 2a, 3-7, Pl. 1, Fig. 1-3, Pl. 2, Fig. 1

1925 *Cladochonus alternans* (A. Roem.) - MAILLIEUX, p.162.

v.* 1939 *Cladochonus robustus* nov.sp. - LECOMPTE, p.185, pl.IX, fig.9.

Holotype

pl. IX, fig. 9 in LECOMPTE (1939). Spécimen IRScNB a1432 de la collection LECOMPTE, conservée à Bruxelles. Barvaux-sur-Ourthe, gisement Durbuy 7770. Frasnien inférieur, schistes "F2e".

Matériel étudié et gisements

Pour des raisons pratiques, nous n'avons pu examiner le spécimen dégagé IRScNB a1432 à la surface d'une plaquette de schiste illustré par LECOMPTE (1939, pl. IX, fig. 9). Par contre, un bloc du même gisement conservé sous le numéro IRScNB a3072 a permis de tailler quatre lames minces nouvelles qui se sont ajoutées à deux lames minces anciennes confectionnées par LECOMPTE.

Le gisement Durbuy 7770 est un pointement schisteux en sous-bois, situé approximativement une centaine de mètres au Sud-Ouest du point 1 de la carte donnée par COEN (1974, fig. 10). Nous l'avons recherché en vain, mais un petit chemin, un peu à l'Est, expose en son cours une belle succession schisteuse où l'on reconnaît aisément la deuxième barre calcaire de COEN (1974). Toutefois, les conditions d'affleurement ne permettent pas de récolte efficace de fossiles. Ces schistes sont situés sous la deuxième barre calcaire, caractérisée par la présence d'*Ancyrodella lobata* BRANSON & MEHL, 1934, accompagnée localement d'*Ancyrognathus triangularis euglypheus* STAUFFER, 1938 *sensu* COEN (1973).

Le chemin de l'Ermitage à Boussu-en-Fagne est une section classique du Frasnien de la région de Couvin, décrite maintes fois par MAILLIEUX (entre autres, 1913a: p.60-61); le gisement Couvin 6159 est une ancienne carrière ouverte dans les schistes "F2e", en face de l'école communale. Nous l'avons visitée, sans retrouver de nouveaux spécimens. Aussi avons-nous dû nous contenter des échantillons récoltés par MAILLIEUX; l'un d'entre eux, le numéro IRScNB a3073, a servi à la réalisation de douze lames ultra-minces LFP, alors que l'autre, IRScNB a3071, a permis de fabriquer trois nouvelles lames minces.

DIAGNOSE

Espèce de *Cladochonus* aux polypierites d'un diamètre compris entre 1,1 et 2,0 mm pour la partie tubulaire, d'un diamètre calicinal de 3,0 à 3,2 mm pour une longueur proche de 6 mm.

DESCRIPTION

Caractères externes: Le matériel disponible, très fragmentaire, consiste en polypierites courtauds, dont la partie proximale tubulaire a un diamètre de 1,1 à 2,0 mm, alors que les calices atteignent 3,0 à 3,2 mm, voire 3,4 mm. Leur longueur est difficile à évaluer par suite de l'état incomplet des colonies; elle semble voisine de 6 mm. La surface externe des corallites est couverte de fines stries de croissance concentriques.

Caractères internes: Les fragments contenus dans les blocs sciés pour la confection des lames sont certes peu développés et ne correspondent évidemment plus à la morphologie d'origine. Les polypiers ont donc été brisés, mais il n'y a pratiquement pas d'érosion par usure: l'extérieur est souvent conservé, malgré la présence de perforations localement abondantes, qui taraudent la périphérie des polypierites (Fig. 3i-j). Le parfait état des Bryozoaires à architecture très fragile au sein du sédi-

ment est d'ailleurs la preuve d'absence de trituration dans cet environnement sédimentaire.

Les nombreuses sections d'orientation aléatoire observables en lames minces (Fig. 3a-j) permettent de relever la variabilité importante des caractères. En effet, l'épaisseur des parois, réduites chez certains polypierites à moins de 0,10 mm, peut atteindre chez d'autres 0,70 voire 0,80 mm. A l'intérieur des murailles (Fig. 3b), en bordure du lumen (Fig. 3a) ou franchement en saillie dans la cavité lumineuse (Fig. 3d,h), se développe un tissu réticulé d'ampleur très variable. Ce tissu est formé par de fines lamelles parallèles aux limites du squelette, espacées les unes des autres de 0,07 à 0,08 mm et réunies régulièrement par un réseau dense de courts éléments transverses, écartés de 0,05 à 0,10 mm. L'empilement des lamelles concentriques provoque une saillie au profil arrondi (Fig. 3d), subquadrangulaire (Fig. 3h) ou en dômes surbaissés jointifs (Fig. 3a).

Deux polypierites voisins, supposés parent et descendant, présentent à leur jonction une paroi d'un type particulier, d'épaisseur comprise entre 0,04 et 0,10 mm, de trajet parfois onduleux (Fig. 3f), percé d'un ou de plusieurs pores minuscules, obturés par des diaphragmes minces et sombres (Fig. 3e,g,i). L'examen à grossissement plus élevé de ces parois (Fig. 5) révèle leur constitution fibreuse (Fig. 5, flèche 2) autour d'une structure médiane foncée de nature granulaire (Fig. 5, flèche 1); le contact des fibres de cette paroi avec les grundules des murailles voisines (Fig. 5, flèche 3, grundules recoupées transversalement et flèche 4, recoupées longitudinalement) est souligné par un trait sombre en zigzag. Ces parois criblées de pores obturés correspondent sans aucun doute aux "diaphragmes" décrits en détail chez des spécimens carbonifères par STASINSKA (1982); nous les avons observés parfaitement conservés chez *Cladochonus michelini* de Tournai et discuterons ultérieurement de l'interprétation à donner à ces étranges structures après la description prévue de cette espèce. La trace sombre de la lame médiane et de son enveloppe fibreuse persiste longtemps après que les polypierites se soient séparés et que les parois se soient épaissies (Fig. 3b).

On n'observe aucun plancher dans les lumens, ni aucune trace d'épines dans les parois. Un phénomène intéressant de réjuvenescence (Fig. 3j), où le nouveau polypierite se développe dans la cavité calicinale ancienne, a pu être comparé avec des cas similaires chez les formes tournaisiennes.

Microstructure

La microstructure des éléments squelettiques a été examinée en lames ultra-minces LFP au microscope polarisant. A grossissement modéré, les murailles apparaissent constituées de trois zones clairement distinctes (Fig. 4); le développement respectif de ces trois couches est extrêmement variable, non seulement entre les différentes colonies, mais aussi au sein d'un même corallite. A l'extérieur des parois, on discerne d'abord une étroite couche composée de fibres globalement perpendiculaires aux limites du squelette, cernée du côté externe par

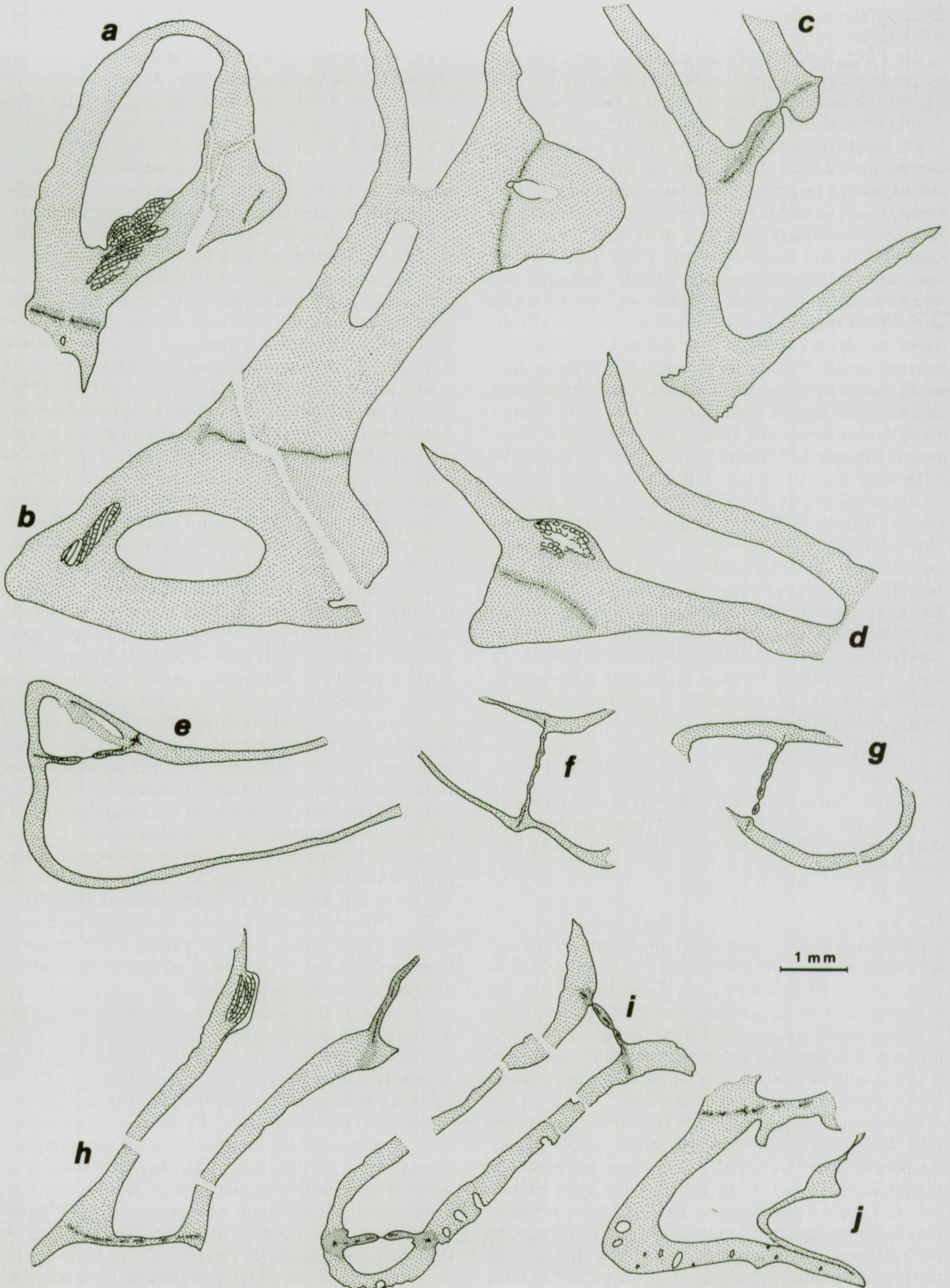


Fig. 3 — Aspects internes de *Cladochonus robustus*: a-b, e-g. Spécimen Couvin 6159/IRScNB a3071, sections subtransversales (a, e-g) et sublongitudinale (b), c-d. Spécimen Couvin 6159/IRScNB a3073, sections sublongitudinales, h-j. Spécimen Durbuy 7770/IRScNB a3072, sections sublongitudinales.

Fig. 3 — Internal aspect of *Cladochonus robustus* in sublongitudinal (b-d, h-j) and subtransverse (a, e-g) sections.

un mince liseré foncé. Ensuite, une zone médiane, habituellement prépondérante (Fig. 4a-b,e) mais parfois peu épaisse (Fig. 4d,g), présente en sections transversales et longitudinales le même aspect de longues lamelles onduleuses intimement enchevêtrées. Enfin, la partie la plus interne des parois, généralement réduite (Fig. 4a,e) ou exceptionnellement développée (Fig. 4g), montre suivant l'incidence des coupes une apparence fort différente: en section transversale, on observe de courts éléments parallèles à la bordure du lumen (Pl.1, Fig. 3 en haut), alors qu'en longitudinale, ces cristaux sont allongés de façon très régulière parallèlement aux limites pariétales, ce qui donne à cette partie des murailles un aspect finement feuilleté très typique (Pl. 1, Fig. 1). Il

s'agit là des caractères des grundules, biocristaux à la fois aplatis et étirés, définis chez des *Cladochonus* du Carbonifère par l'un de nous (LAFUSTE, 1979).

L'examen à fort grossissement des portions les plus amincies des lames LFP permet d'observer avec plus de précision la morphologie et les dimensions des biocristaux, ainsi que leurs dispositions respectives; une comparaison adéquate est ainsi possible avec les paramètres présentés chez les *Cladochonus* du Carbonifère (LAFUSTE, 1979). Le mince liseré sombre externe (Fig. 6) est en fait constitué de granules isodiamétriques, étroitement engrenés par leurs contours capricieux; leurs dimensions n'excèdent guère quelques micromètres (Fig. 6d). La conservation de cette étroite zone granulaire

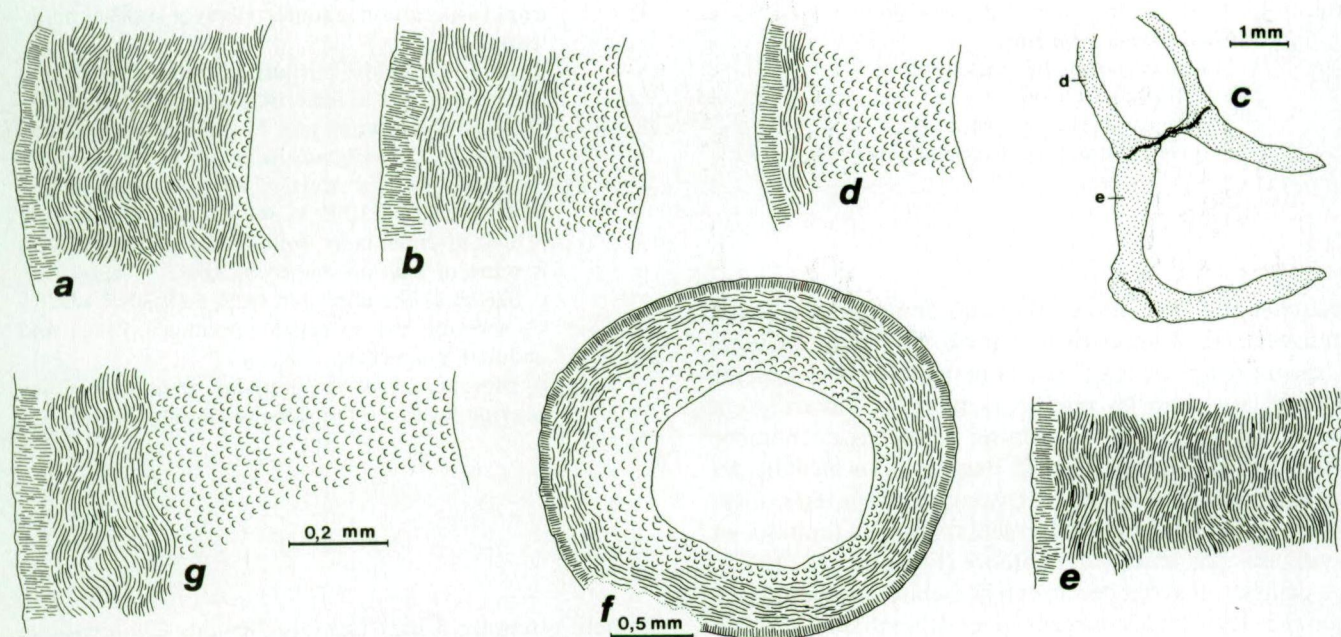


Fig. 4 — Microstructure de *Cladochonus robustus* en coupes transversales à faible grossissement, montrant la forte variabilité de développement des différentes couches; de l'extérieur vers l'intérieur des polypiérites se rencontrent successivement des fibres (courts traits perpendiculaires aux limites squelettiques), des lamelles (longs traits parallèles onduleux) et des grundules (courtes cupules):

- a. lame IRScNB a3073 - LFP G,
- b. lame IRScNB a3073 - LFP A,
- c. lame IRScNB a3073 - LFP H,
- d. lame IRScNB a3073 - LFP H,
- e. lame IRScNB a3073 - LFP H,
- f. lame IRScNB a3073 - LFP N,
- g. lame IRScNB a3073 - LFP G.

Fig. 4 — Microstructure of *Cladochonus robustus* in transverse sections at low magnification, showing the strong variability of the different layers (fibrous, lamellar and grundular, respectively from the outer to the inner part of the wall).

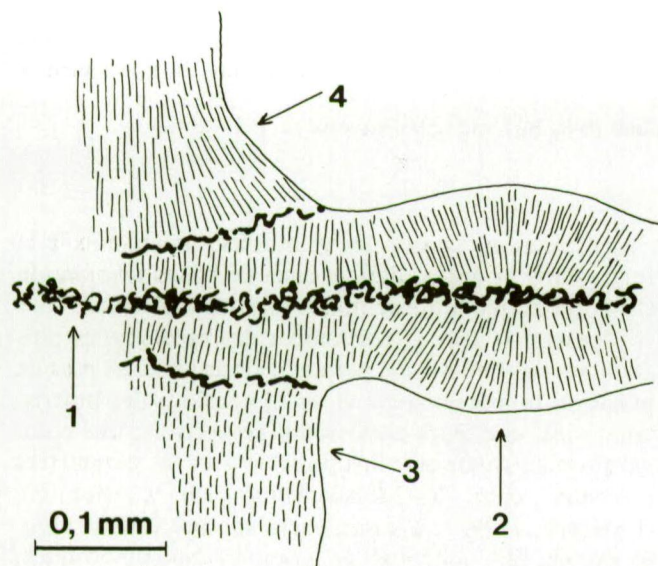


Fig. 5 — Détail de la zone de contact entre deux polypiérites chez *Cladochonus robustus*, sur la lame IRScNB a3073 - LFP C:

- 1 = structure médiane granulaire,
- 2 = couche fibreuse,
- 3 = grundules recoupées transversalement,
- 4 = grundules recoupées longitudinalement.

Fig. 5 — Detail of the contact zone between two corallites in *Cladochonus robustus*:

- 1 = granular median structure,
- 2 = fibrous envelop,
- 3 = transversally cut grundulae,
- 4 = longitudinally cut grundulae.

(épaisseur de 5 à 8 μm) est due sans doute à l'absence de transport liée à un environnement sédimentaire calme. L'aspect foncé est causé par la petite taille des éléments constitutifs, dont les nombreux interfaces interceptent fortement la lumière transmise; le même phénomène engendre les "lignes noires" dans le plan médian des colonies cérioïdes. Viennent ensuite les fibres regroupées en bouquets faiblement divergents, dont les limites sont soulignées par un contour sombre (Fig. 6b-c, Pl. 1, Fig. 2 à gauche). Il s'agit de fibres à bosselures du type classique chez les Tabulés, assez trapues, d'un diamètre voisin de 3 à 4 μm pour une longueur d'un peu plus de 10 μm . Les lamelles onduleuses (Fig. 7a,c, Pl. 1, Fig. 3 en bas) de la zone médiane des murailles présentent une importante variabilité morphologique: leur épaisseur est en moyenne de 2 à 3 μm , ne dépassant pas 4 μm , pour une largeur de 20 à 30 μm au maximum, qui correspond à leur diamètre. Leurs surfaces supérieures sont creusées de petites cupules concaves, dans les creux desquelles reposent les reliefs convexes des lamelles sus-jacentes; lorsque les pointements qui déterminent ces cupules sont particulièrement serrés, on en compte jusqu'à quatre sur une distance de 5 μm ; au contraire, sur certaines portions nettement moins accidentées, la largeur des cupu-

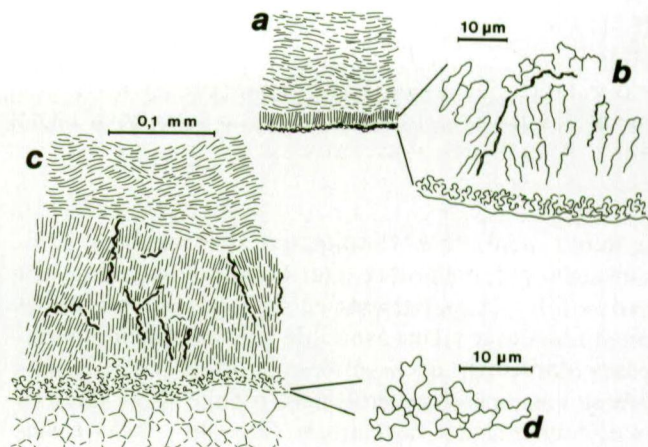


Fig. 6 — Détail de la bordure externe de la muraille en coupes transversales chez *Cladochonus robustus*:

- a. schéma sans échelle de la lame IRScNB a3073 - LFP A, indiquant la localisation de:
- b. mince couche granulaire suivie de fibres à bosselures disposées en bouquets plus ou moins ouverts,
- c. schéma de la lame IRScNB a3073 - LFP C, montrant la succession granules, fibres et lamelles onduleuses,
- d. morphologie des cristaux granulaires de la couche externe, sur la lame IRScNB a3073 - LFP C.

Fig. 6 — Detail of the external part of the wall in transverse sections in *Cladochonus robustus*:

- a. Sketch without scale of the ultra-thin section IRScNB a3073 - LFP A, showing the position of:
- b. Thin granular layer, followed by embossed fibres in more or less fan-shaped bundles;
- c. Sketch of the ultra-thin section IRScNB a3073 - C, showing the succession granulae, fibres and undulating lamellae;
- d. Morphology of the granular biocrystals of the external layer, on the same ultra-thin section.

les peut atteindre 5 μm . Les lamelles des *Cladochonus* carbonifères montrent un diamètre maximal de 40 μm pour une épaisseur de 3 à 5 μm ; elles sont donc sensiblement plus grandes que celles des représentants frasniens du genre.

Enfin, les grundules de la zone interne des murailles, étirées longitudinalement (Fig. 7b) et d'aplatissement un peu variable transversalement (Fig. 7d-f), sont caractérisées par une longueur de 18 à 20 μm , voire 25 μm au maximum, une largeur de 5 à 6 μm , 10 μm tout au plus, et une épaisseur de 2 à 3 μm , atteignant rarement 4 μm . Les reliefs de leurs surfaces sont au nombre de 3 ou 4 par 5 μm et les cupules qui les creusent ne dépassent guère 3 μm de diamètre. Chez les espèces carbonifères

(LAFUSTE, 1979), les dimensions des grundules sont de 50 à 55 μm pour la longueur, de 8 μm pour la largeur moyenne et de 3 à 5 μm pour l'épaisseur; quant au diamètre des cupules, il est de l'ordre de 5 μm environ. Ici aussi, la taille des biocristaux est nettement supérieure chez les colonies plus jeunes; une figuration au même grossissement d'un détail de section transversale chez un spécimen frasnien (Pl. 2, Fig. 1) et chez un spécimen du Dinantien (Pl. 2, Fig. 2) met clairement en évidence cette différence de taille globale.

DISCUSSION

L'appartenance au genre *Cladochonus* au sens strict est confirmée par l'ensemble des caractères morphologiques, par le développement localement important d'un tissu réticulaire typique au sein des parois et par une microstructure en tous points comparable à celle des représentants carbonifères du genre.

L'espèce se distingue nettement de *Cladochonus mailleuxi* par des dimensions dans l'ensemble plus fortes. La comparaison avec les autres espèces dévoniennes rapportées au genre est rendue malaisée par l'imprécision des données souvent anciennes sur ces taxa. L'approche biométrique complète préconisée par HAMADA (1973), qui n'a pu être réalisée ici par suite de l'imperfection du matériel disponible, permettrait sans doute par une standardisation des mesures un traitement plus efficace des mètres. Les espèces classiques d'Allemagne, *Cladochonus tubaeformis* (LUDWIG, 1865) du Frasnien et *Cladochonus schlueteri* HOLZAPFEL, 1895 du Givetien, sont de taille encore plus grande; de plus, leurs caractères internes demeurent très mal connus, si ce n'est la présence chez la dernière espèce nommée de rangées longitudinales de fortes épines dans les calices. Seule une étude en lames minces permettrait d'affirmer leur appartenance au genre.

Conclusions

Cladochonus robustus LECOMPTE, 1939 est à notre connaissance la première espèce dévoniennne à rapporter avec certitude au genre *Cladochonus* MCCOY, 1847 au sens strict, sur base de caractères morphologiques - présence de tissu réticulé - et microstructuraux - succession fibres / lamelles / grundules. Un léger doute subsiste, par manque de données sur la structure interne, quant à l'attribution générique de *Cladochonus mailleuxi* LECOMPTE, 1939.

Une comparaison directe des éléments microstructuraux de l'espèce frasnienne *Cladochonus robustus* et de représentants carbonifères du genre indique la très forte variabilité du développement des zones lamellaires et grundulaires chez le taxon dévoniennne; on peut donc supposer que la domination du "type grundulaire" est moins affirmée au Dévonien qu'au Carbonifère et que la microstructure à lamelles onduleuses "précéderait" en quelque sorte la microstructure à grundules. En outre, les dimensions des biocristaux sont globalement plus importantes au Dinantien qu'au Frasnien.

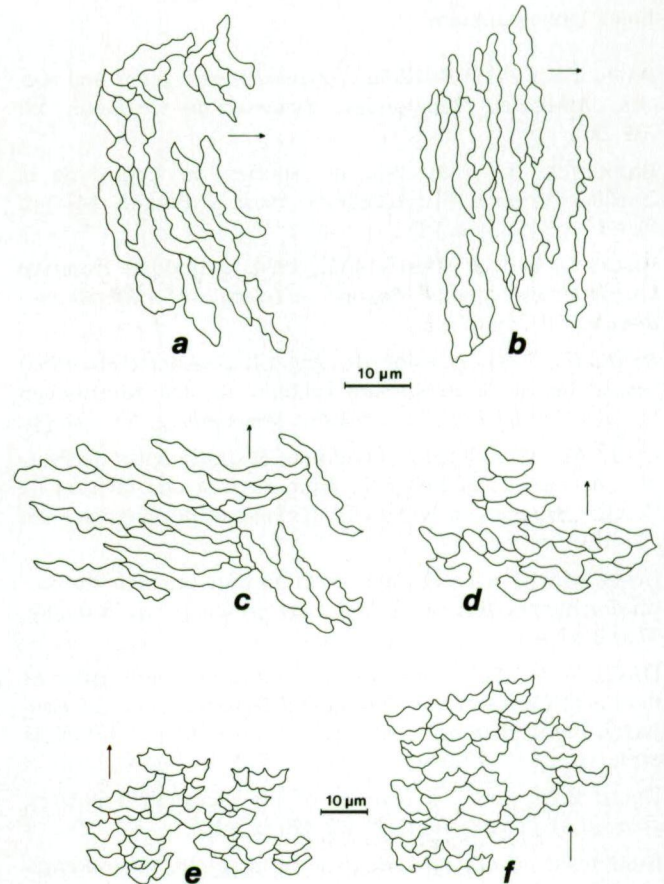


Fig. 7 — Morphologie des biocristaux chez *Cladochonus robustus*; la flèche indique la direction du lumen: a. lamelles onduleuses recoupées longitudinalement, sur IRScNB a3073 - LFP F, b. grundules recoupées longitudinalement, sur IRScNB a3073 - LFP F, c. lamelles recoupées transversalement, sur IRScNB a3073 - LFP B, d. grundules recoupées transversalement, sur IRScNB a3073 - LFP A, e. grundules recoupées transversalement, sur IRScNB a3073 - LFP K, f. grundules recoupées transversalement, sur IRScNB a3073 - LFP N.

Fig. 7 — Morphology of biocrystals in *Cladochonus robustus* after ultra-thin sections (LFP); the arrows indicate the lumen: a. Undulating lamellae, longitudinal section (IRScNB a3073 - LFP F); b. Grundulae, longitudinal section (IRScNB a3073 - LFP F); c. Undulating lamellae, cross section (IRScNB a3073 - LFP B); d. Grundulae, cross section (IRScNB a3073 - LFP A); e. Grundulae, cross section (IRScNB a3073 - LFP K); f. Grundulae, cross section (IRScNB a3073 - LFP N).

Index bibliographique

- BALL, J.R., 1933. *Bainbridgia typicalis*, new genus and species of Silurian Auloporidae. *Panamerican Geologist*, 59: 239-240.
- BARRANDE, J., 1881. Système silurien du Centre de la Bohême. Volume VI. Acéphalés. Paris & Prague, 342 pp. (n.v.)
- BRANSON, E.B. & MEHL, M.G., 1934. Conodonts from the Grassy Creek Shale of Missouri. *University of Missouri Studies*, 8: 171-259 (n.v.).
- BYRA, H., 1983. Revision der von Cl. Schlüter (1880-1889) beschriebenen Chaetetida und Tabulata aus dem Rheinischen Devon. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 59: 127 pp.
- COEN, M., 1973. Faciès, conodontes et stratigraphie du Frasnien de l'est de la Belgique, pour servir à une révision de l'étage. *Annales de la Société géologique de Belgique*, 95: 239-253.
- COEN, M., 1974. Le Frasnien de la bordure orientale du Bassin de Dinant. *Annales de la Société géologique de Belgique*, 97 (1): 67-103.
- DAVIS, W.J., 1887. Kentucky Fossil Corals - a monograph of the Fossil Corals of the Silurian and Devonian rocks of Kentucky, Part 2. *Kentucky Geological Survey*, XIII + 139 pl. et expl.
- DELO, D.M., 1935. A revision of the phacopid Trilobites. *Journal of Paleontology*, 9: 402-420 (n.v.).
- EHRENBERG, C.G., 1834. Beiträge zur physiologischen Kenntnis der Corallentiere im allgemeinen und besonders des roten Meeres, nebst einem Versuche zur physiologischen Systematik derselben. *Abhandlungen der phys. königl. Akademie der Wissenschaft*, 1832: 225-380 (n.v.).
- FRECH, F., 1885. Die Korallenfauna des Oberdevons in Deutschland. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, 37: 21-130.
- FROMENTEL, E. de, 1861. Introduction à l'étude des polypiers fossiles. F. Savy, Paris, 357 pp.
- GERTH, H., 1921. Die Anthozoen der Dyas von Timor. *Paläontologie von Timor*, 9 (16): 67-147.
- GIRTY, G.H., 1925. On the genera *Cladochonus* and *Monilopora*. *Journal of Geology*, 33: 19-27.
- GOLDFUSS, G.A., 1826. Petrefacta Germaniae. Teil 1. Arnz & Co, Düsseldorf, 76 pp.
- GRABAU, W.A., 1899. Moniloporidae, a new family of Palaeozoic corals. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 28: 409-424.
- HAMADA, T., 1973. "*Cladochonus*" (Tabulate Coral) from the Red Bed of Malaya. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia*, 13: 23-37.
- HILL, D., 1942. Further Permian Corals from Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 27: 57-75.
- HILL, D., 1981. Part F. Coelenterata. Supplement 1. Rugosa and Tabulata. In: MOORE, R.C., ROBISON, R.A. & TEICHERT, C. (Editeurs), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado and The University of Kansas, Lawrence, pp.F.1-F.762.
- HILL, D. & SMYTH, L.B., 1938. On the identity of *Monilopora* NICH. & ETH., 1879, with *Cladochonus* MCCOY, 1847. *Proceedings of the Royal Irish Academy, Serie B*, 45: 125-138.
- HOLZAPFEL, E., 1895. Das Obere Mitteldevon (Schichten mit *Stringocephalus Burtini* und *Maeneceras terebratum*) im Rheinischen Gebirge. *Abhandlungen der Preussischen geologischen Landesanstalt*, n.F., 16: 456 pp.
- HUDSON, R.G.S., CLARKE, M.J. & SEVASTOPULO, G.D., 1966. The palaeoecology of a Lower Viséan crinoid fauna from Feltrim, Co. Dublin. *The Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society, Series A*, 2: 273-286.
- KONINCK, L.G. de, 1872. Nouvelles recherches sur les animaux fossiles du terrain carbonifère de la Belgique, première partie. *Bulletin de l'Académie royale des Sciences, Lettres et Beaux-Arts de Belgique*, 39: 1-178.
- LAFUSTE, J., 1970. Lames ultra-minces à faces polies. Procédé et application à la microstructure des Madréporaires fossiles. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 270 D: 679-681.
- LAFUSTE, J., 1978. Une analogie microstructurale entre Tera-coralia et Tabulata: lamelles en zig-zag chez un Cladochonide du Permien du Népal. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 287 D: 13-16.
- LAFUSTE, J., 1979. Microstructure de *Cladochonus* MCCOY, 1847 (Tabulata, Carbonifère). *Géobios*, 12 (3): 353-363.
- LAFUSTE, J. & TOURNEUR, F., sous presse. Distribution of the Tabulate coral genus *Mirandella* TCHUDINOVA 1986 in the Early Permian. *Proceedings of the International Congress on the Permian System*, Perm, August 1991.
- LAMOUREUX, J.V.F., 1812. Extrait d'une mémoire sur la classification des polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouveau Bulletin de la Société Philom. de Paris*, 3: 181-188 (n.v.).
- LANG, W.D., SMITH, S. & THOMAS, H.D., 1940. Index of Palaeozoic coral genera. British Museum (Natural History), London, 231 pp.
- LAUB, R.S., 1972. The auloporid genus *Cladochonus* MCCOY, 1847, new data from the New York Devonian. *Journal of Paleontology*, 46 (3): 364-370.
- LECOMPTE, M., 1939. Les Tabulés du Dévonien moyen et supérieur du bord sud du Bassin de Dinant. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 90: 1-229.
- LUDWIG, R., 1865-1866. Corallen aus paläolithischen Formationen. *Palaeontographica*, 14: 133-244.
- MAILLIEUX, E., 1906. Présence du genre *Cladochonus* dans le Frasnien inférieur. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 20, Procès verbaux: 9-10.
- MAILLIEUX, E., 1907. Compte rendu de l'excursion dans les environs de Couvin les 14 et 15 août 1906 de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 21, Mémoires: 133-167.
- MAILLIEUX, E., 1909. Etude comparative de la répartition des espèces fossiles dans le Frasnien inférieur du bord méridional du bassin dinantais et dans les niveaux synchroniques du Boulonnais. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 23, Mémoires: 115-151.
- MAILLIEUX, E., 1910. Observations sur la nomenclature stratigraphique adoptée en Belgique, pour le Dévonien, et consé-

- quences qui en découlent. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 24, Procès verbaux: 214-231.
- MAILLIEUX, E., 1913a. Compte rendu des excursions dans le Dévonien des environs de Couvin et de Chimay (session extraordinaire annuelle de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, tenue à Nismes, du 1er au 4 septembre 1913). *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 27, Mémoires: 45-65.
- MAILLIEUX, E., 1913b. Nouvelles observations sur le Frasnien et en particulier sur les paléorécifs de la plaine des Fagnes. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 27, Mémoires: 67-104.
- MAILLIEUX, E., 1925. Etude du Dévonien du bord sud du bassin de Dinant. Le Dévonien des environs de Couvin. *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, 6 (2-4): 128-169.
- MAILLIEUX, E., 1927. Sur les Trilobites du Frasnien de la Belgique. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 37, Mémoires: 77-87.
- MAILLIEUX, E., 1933. Terrains, roches et fossiles de la Belgique (seconde édition). Patrimoine du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles, 217 pp.
- MAILLIEUX, E., 1940. Contribution à la connaissance du Frasnien moyen (Assise de Frasnes) de la Belgique. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 16 (14): 44 pp.
- MATERN, H., 1929. Die Ostracoden des Oberdevons. 1. Teil: Aparchitidae, Primitiidae, Zygobolbidae, Beyrichiidae, Kloedenellidae, Entomoidae. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt*, n.F., 118: 100 pp.
- MCCOY, F., 1844. A synopsis of the characters of the Carboniferous Limestone Fossils of Ireland. University Press, Dublin, 207 pp.
- MCCOY, F., 1847. On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia. *Annals and Magazine of Natural History*, (1), 20: 147-157.
- MCCOY, F., 1849. On some new genera and species of Palaeozoic Corals and Foraminifera. *Annals and Magazine of Natural History*, (2), 2: 1-20, 119-136.
- MCCOY, F., 1851-1855. A systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. In: SEDGWICK, A. (Editeur): A synopsis of the classification of the British Palaeozoic rocks. J. Parker, London and Deighton, Bell & Co, Cambridge, XCVII + 661 pp.
- MEYER, D.L. & AUSICH, W.I., 1983. Biotic interactions among recent and among fossil crinoids. In: TEVESZ, M.J.S. & MCCALL, D.L. (Editeurs): Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. Plenum Publishing Corporation, 377-427.
- MILNE-EDWARDS, H., 1860. Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Tome III. Roret, Paris, 560 pp.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J., 1850. A monograph of the British Fossil Corals. Part I, Introduction, Corals from the Tertiary and Cretaceous formations. *Palaeontographical Society of London*, 3: LXXXV p. + 71 pp.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J., 1851. Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 5: 502 pp.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J., 1852. A monograph of the British Fossil Corals. Part III, Corals from the Permian formation and the Mountain Limestone. *Palaeontographical Society of London*, 6: 147-210.
- MISTIAEN, B., 1988. Tabulés Auloporida du Givétien et du Frasnien de Ferques (Boulonnais - France). In: BRICE, D. (Editeur): Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N.France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 7: 197-230.
- MOURAVIEFF, A.N. & BOUCKAERT, J., 1973. MAILLIEUX'S (1940) *Manticoceras intumescens* (BEYRICH) in the Belgian Frasnian with respect to the conodont zonation. *Geologica et Palaeontologica*, 7: 93-95.
- NICHOLSON, H.A. & ETHERIDGE, R.Jr, 1879. On the microscopic structure of three species of the genus *Cladochonus* McCoy. *Geological Magazine*, (2), 6: 289-296.
- RICHTER, R. & RICHTER, E., 1926. Die Trilobiten des Oberdevons. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten IV. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt*, n.F., 99: 314 pp.
- ROBERTS, J., 1963. A Lower Carboniferous fauna from Lewinsbrook, New South Wales. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 97: 1-29.
- ROEMER, F.A., 1850. Beiträge zur geologischen Kenntnis des nordwestlichen Harzgebirges. 1. Abtheilung. *Palaeontographica*, 3: 1-52.
- ROFE, J., 1869. Note on the cause and nature of the enlargement on some crinoidal columns. *Geological Magazine*, 6: 351-353.
- SCHINDEWOLF, O., 1942. Zur Kenntnis der Polycœlien und Pterophyllen. *Abhandlungen des Reichsamts für Bodenforschung*, n.F., 204, 324 pp.
- SCHLÜTER, C., 1885. Ueber einige neue Anthozoen aus dem Devon. *Verhandlungen des Naturhistorischen Vereines der Preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg.-Bezirks Osnabrück*, 42: 144-151.
- SCRUTTON, C.T., 1990. Ontogeny and astogeny in *Aulopora* and its significance, illustrated by a new non-encrusting species from the Devonian of southwest England. *Lethaia*, 23: 61-75.
- SOKOLOV, B.S., 1950. La systématique et l'histoire du développement des coraux paléozoïques Anthozoa Tabulata (en russe). *Trudy Vsesoyuznogo Neftianogo nauchno-Issledovatel'skogo Geologorazvedotchnogo Instituta, novaia seria*, 27: 1-104.
- SOKOLOV, B.S., 1962. Sous-classe des Tabulata. In ORLOV, YU.A (éditeur): *Traité de Paléontologie* (en russe), 2: 192-265, Akademia Nauk SSSR, Moskva.
- STAINBROOK, M.A., 1946. Corals of the Independence Shale of Iowa. *Journal of Paleontology*, 20: 401-427.
- STASINSKA, A., 1982. Colony structure and systematic assignment of *Cladochonus tenuicollis* McCoy, 1847 (Hydroidea). *Acta Palaeontologica Polonica*, 27 (1-4): 59-64.
- STAUFFER, C.R., 1938. Conodonts of the Olentangy Shale. *Journal of Paleontology*, 12: 411-443 (n.v.).
- TCHUDINOVA, I.I., 1986. Sur la position systématique d'un nouveau Tabulé permien (en russe). In: SOKOLOV, B.S. (Editeur): *Récifs et coraux phanérozoïques d'URSS*, 36-38.
- THOMSON, J., 1883. On the development and generic relation of the corals of the Carboniferous system of Scotland. *Proce-*

dings of the Royal Philosophical Society of Glasgow, 14: 296-509.

TOURNEUR, F., 1991. The *Bainbridgia-Dualipora* association (Cnidaria, tabulata): palaeogeographical and palaeoecological implications. *Hydrobiologia*, 216/217: 419-425.

VANDELAER, E., VANDORMAEL, C. & BULTYNCK, P., 1989. Biofacies and refinement of conodont succession in the Lower Frasnian (Upper Devonian) of the type area (Frasnes-Nismes, Belgium). In: ZIEGLER, W. (Editor), 1st International Senckenberg Conference and 5th European Conodont Symposium (ECOS V). Contributions III. Papers on Ordovician to Triassic conodonts. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 117: 321-351.

WEYER, D., 1976. Eine bemerkenswert *Cladochonus*-Kolonie (Anthozoa, Tabulata) aus dem Kulm-Tonschiefer (Unterkarbon, Oberrhein) von Aprath im Rheinischen Schiefergebirge. *Zeitschrift für geologische Wissenschaften*, 11: 1515-1530.

WEYER, D. & ZAGORA, K., 1990. Die ehemalige Givet-Fossilfundstelle Büchenberg im Unterharz. *Hallisches Jahrbuch für Geowissenschaften*, 15: 21-42.

Jean LAFUSTE (1930-1990)
Muséum National d'Histoire
Naturelle, Institut de Paléontologie,
8 Rue de Buffon, F-75005 Paris,
France et ER.154 du C.N.R.S.

Francis TOURNEUR,
Unité de paléontologie et de
paléogéographie,
Université Catholique de Louvain,
3 Place Louis Pasteur,
B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.
Manuscrit reçu le 20 septembre 1991
Manuscrit corrigé reçu le
19 décembre 1991

PLANCHE 1

Cladochonus robustus LECOMPTE 1939

Boussu-en-Fagne, chemin de l'Ermitage, schistes "F2e", Frasnien, spécimen IRScNB a3073,
lames ultra-minces LFP, lumière polarisée, nicols croisés

Fig. 1 — Section longitudinale de grundules; on remarque l'aspect rectiligne de ces biocristaux, LFP C, x 350.

Fig. 2 — Section transversale de la partie externe d'une paroi; le lumen se trouve à droite; à gauche, on observe des fibres perpendiculaires aux limites du squelette, auxquelles succèdent vers la droite des lamelles onduleuses; LFP E, x 350.

Fig. 3 — Détail de section transversale de la partie interne d'une paroi, montrant la transition entre les longues lamelles onduleuses en bas et les courtes grundules en haut, en bordure du lumen; x 500.

PLATE 1

Cladochonus robustus LECOMPTE 1939

Boussu-en-Fagne, Chemin de l'Ermitage, "F2e" shales, Frasnian, spécimen IRScNB a3073,
ultra-thin LFP sections under polarized light and cross nichols

Fig. 1 — Longitudinal section of grundulae, with a typical rectilinear aspect.

Fig. 2 — Cross section in the peripheral part of a wall, the lumen is located to the right; on the left part, fibres perpendicular to the skeleton boundary, on the right, undulating lamellae.

Fig. 3 — Detail of the cross section of the internal part of a wall, showing transition between long undulating lamellae (bottom) and short grundulae (top) at the margin of the lumen.

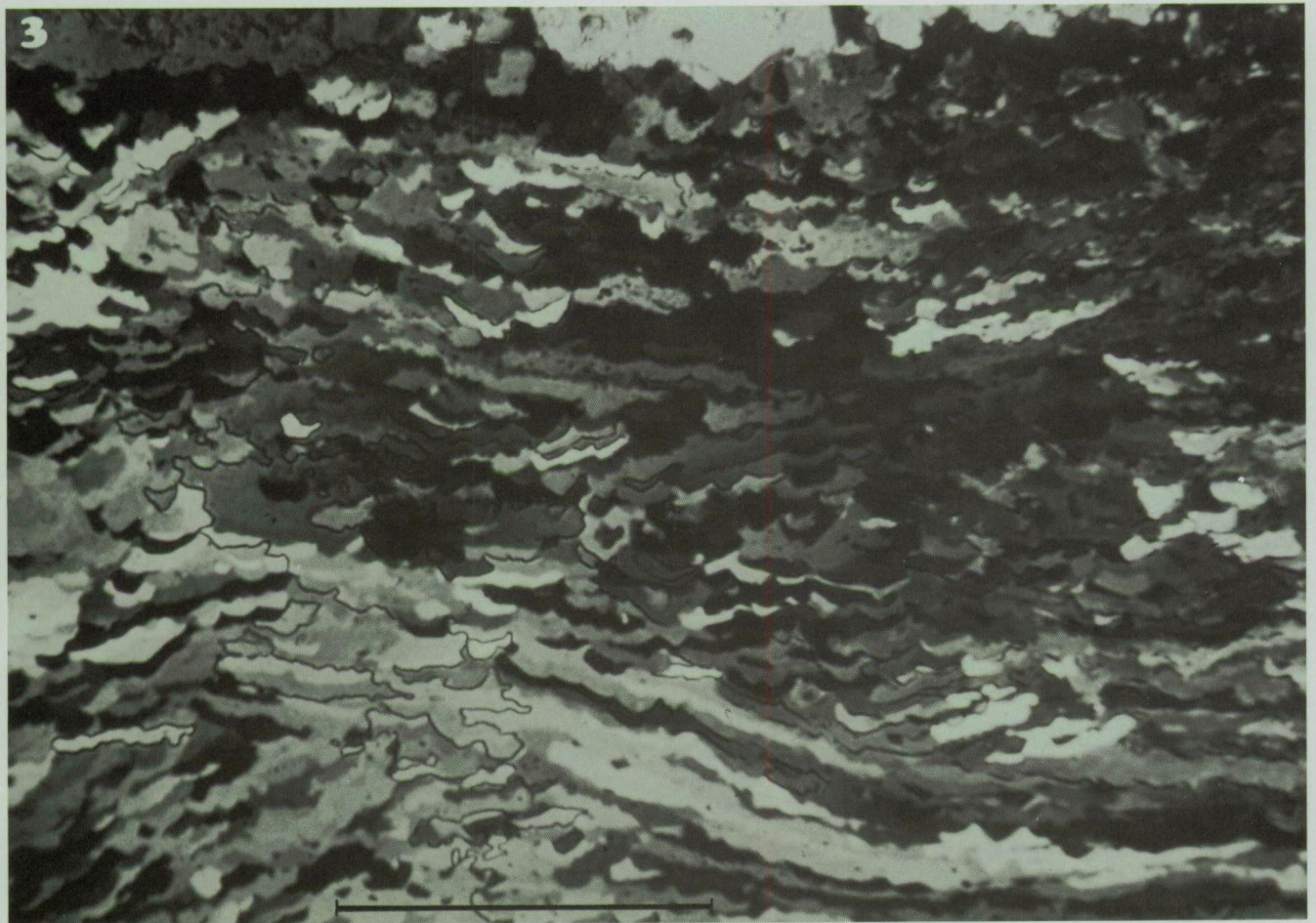
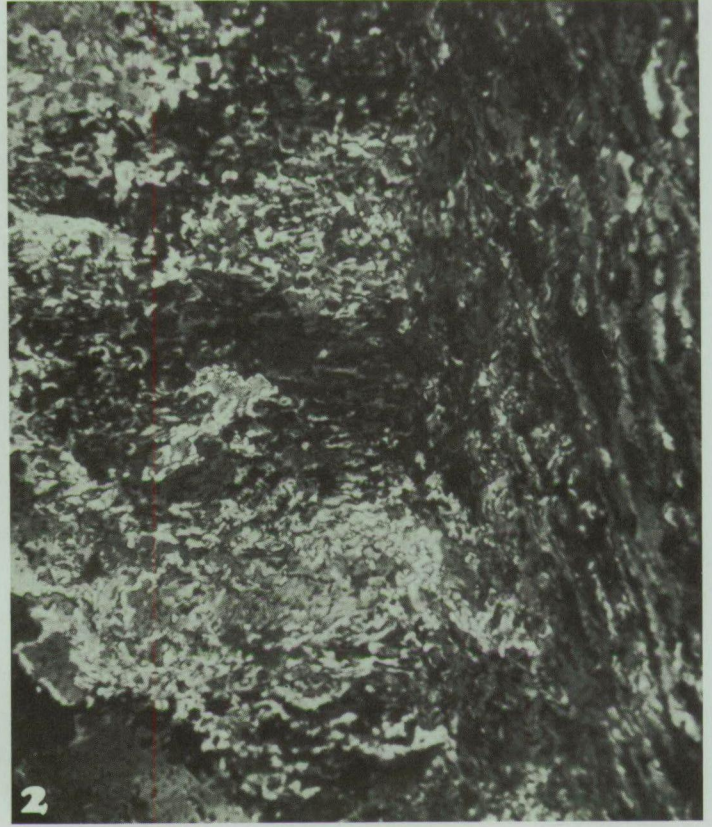
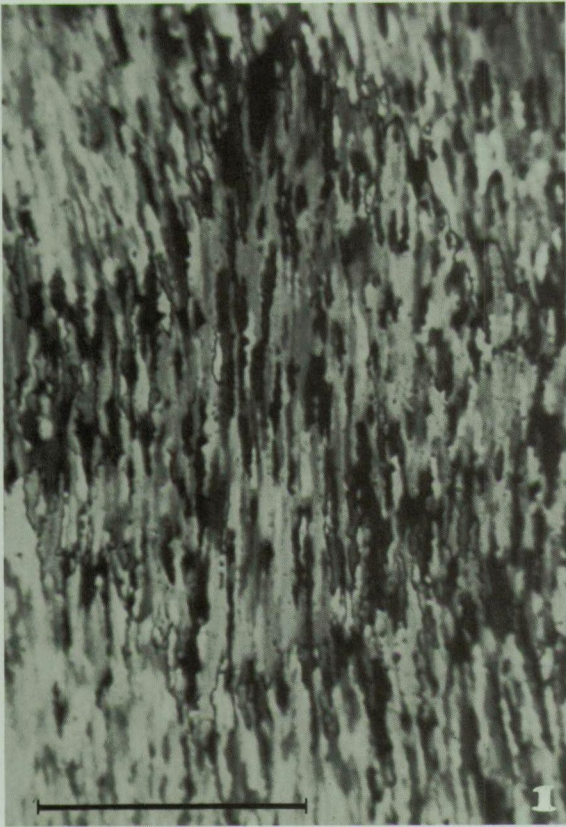


PLANCHE 2

Lames ultra-minces à faces polies LFP, lumière polarisée, nicols croisés

Détails de sections transversales dans la partie interne des murailles, montrant la transition entre les longues lamelles onduleuses (à droite) et les courtes grundules (à gauche), chez une espèce du Dévonien (Fig. 1) et une espèce du Carbonifère (Fig. 2 - Dinantien), x 500

Fig. 1 — *Cladochonus robustus* Lecompte 1939, Boussu-en-Fagne, chemin de l'Ermitage, schistes "F2e", Frasnien, spécimen IRScNB a3073.

Fig. 2 — *Cladochonus* cf. *tenuicollis* McCoy, 1847, Mader el Majhib, nord du Bassin de Colomb-Béchar, Algérie; Viséen inférieur (récolte P. Semenov-Tian-Chansky), collection J. Lafuste, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, lame ultra-mince C 541.

PLATE 2

Ultra-thin sections with polished sides LFP, under polarized light and crossed nichols

Details of transverse sections in the internal part of walls, showing transition from long undulating lamellae (right) to short grundulae (left), in Devonian (Fig. 1) and in Carboniferous (Dinantian - Fig. 2) species, x 500

Fig. 1 — *Cladochonus robustus* Lecompte 1939, Boussu-en-Fagne, Chemin de l'Ermitage, "F2e" shales, Frasnian, specimen IRScNB a3073.

Fig. 2 — *Cladochonus* cf. *tenuicollis* McCoy, 1847, Mader el Majhib, north of the Colomb-Béchar Basin, Algeria; Lower Viséan (collected by P. Semenov-Tian-Chansky), collection J. Lafuste, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, ultra-thin section C 541.

