

EVOLUTION ET ECOLOGIE DES CONSTRUCTEURS DE RECIFS

1. Les Spongiaires

L'archétype de l'éponge est un organisme simple, en forme d'urne, avec une large cavité interne (l'**atrium**) ouverte sur l'extérieur par l'**osculum** et un ensemble plus ou moins dense de pores (**ostia**) ayant une fonction d'inhalation. L'eau filtrée est évacuée par l'osculum via des canaux exhalants donnant sur l'atrium. Sur base de la complexité des canaux inhalants et exhalants, on distingue trois types structuraux d'éponge: l'**ascon**, le **sycon** et le **leucon**.

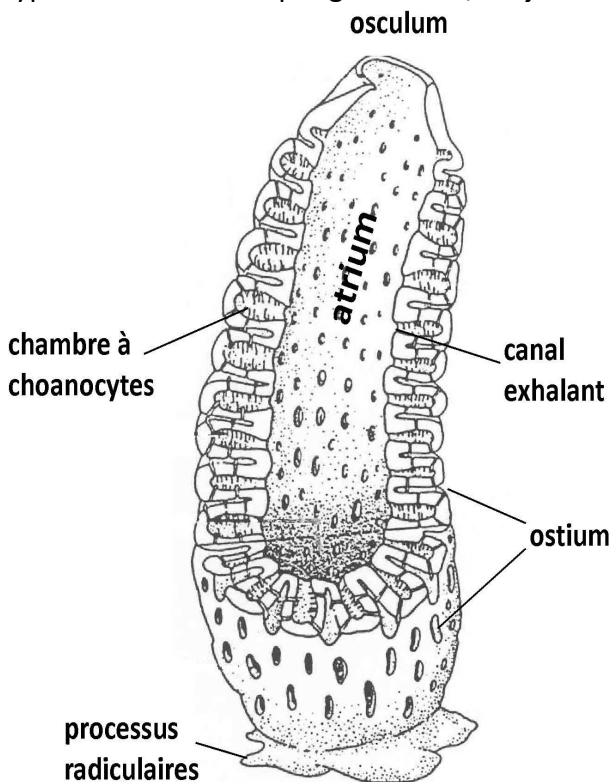


Figure 1: Anatomie d'une éponge type et terminologie des éléments du squelette [10].

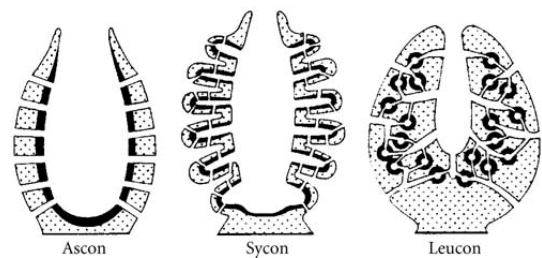


Figure 2: Les trois types structuraux d'éponges [4].

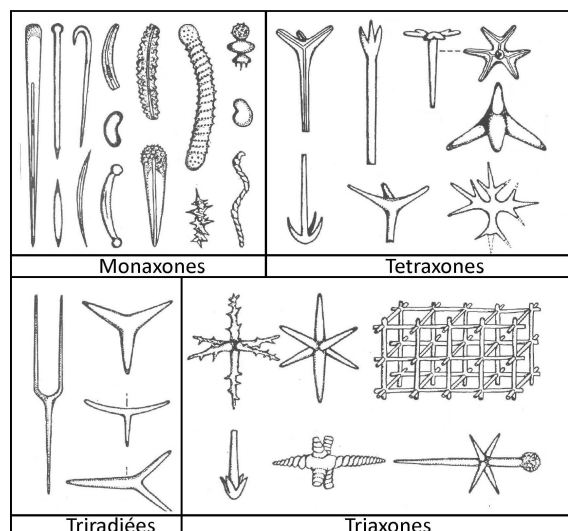


Figure 3: Principaux types de spicules [22].

Le squelette des éponges est constitué de spicules organiques, calcaires ou siliceux, de forme variable (monaxe, triaxone, tétraxone, triradié), organisés en réseau. La forme et la composition de ces spicules servent de base à la classification des éponges. C'est généralement la seule partie de l'organisme qui soit conservée à l'état fossile.

Les éponges apparaissent au sommet du Protérozoïque et se diversifient à partir de l'Ordovicien. Ce sont des organismes courants (mais généralement mal préservés) dans les sédiments phanérozoïques. Elles sont localement abondantes au Dévonien, au Carbonifère supérieur (elles forment alors d'importants récifs), au Permien, au Trias et au Crétacé.

2. Les Archeocyathes

Les archeocyathes sont des organismes marins connus uniquement à l'état fossile. Leur squelette est calcitique (mais sans spicules), en forme de cônes emboîtés, séparés par un **intervalle** et réunis par des **cloisons radiaires**. Des **dissepiments**, des **planchers** et des **processus épineux** peuvent également diviser l'intervalle.

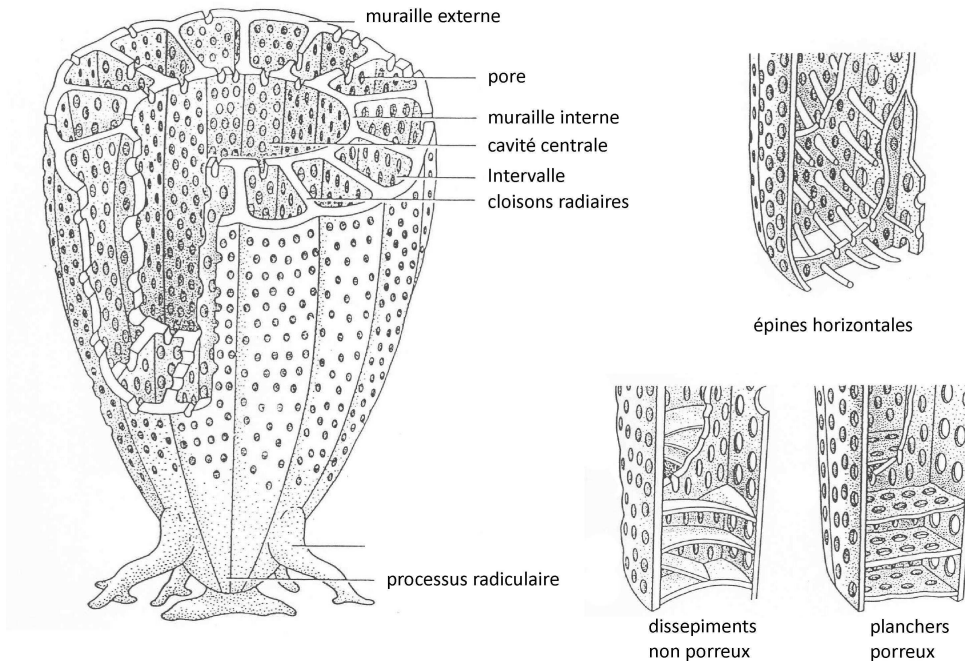


Figure 4: Structure des archeocyathes et terminologie des éléments de l'intervalle [10].

Les archeocyathes (formes solitaires) apparaissent à la base du Cambrien inférieur. Dès la partie moyenne du Cambrien inférieur, des formes coloniales (branchues, fasciculées, massives et rampantes) apparaissent. Ils forment les plus anciens récifs squelettiques, souvent associés à des structures microbiennes. Leur évolution rapide permet leur utilisation en biostratigraphie et des corrélations longues distances ont été possibles. Ils s'éteignent totalement à la fin du Cambrien inférieur sans aucune descendance.

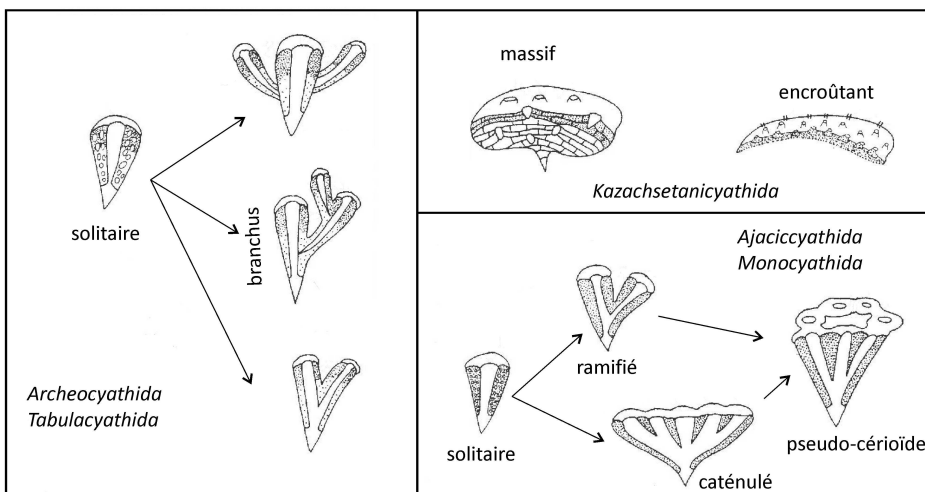


Figure 5: Type de colonies et de croissances chez les différentes classes d'archeocyathes [4].

3. Les Stromatopores

Les stromatopores sont des organismes marins au squelette calcitique composé d'éléments horizontaux (*lamines*), reliés entre eux par des éléments verticaux discontinus (*piliers*). Les lamine sont généralement groupées en unités millimétriques à centimétriques superposées (*latilaminae*). Les latilaminae sont traversées par des canaux subverticaux desquels rayonnent, en surface, de fins sillons ramifiés (*astrorhizes*). Les astrorhizes sont parfois perchés sur de petits reliefs (*mamelons*). Les piliers sont parfois absents, dans ce cas, les lamine sont vésiculaires et irrégulières (*cystes*). Contrairement aux éponges, les stromatopores n'ont pas de spicules.

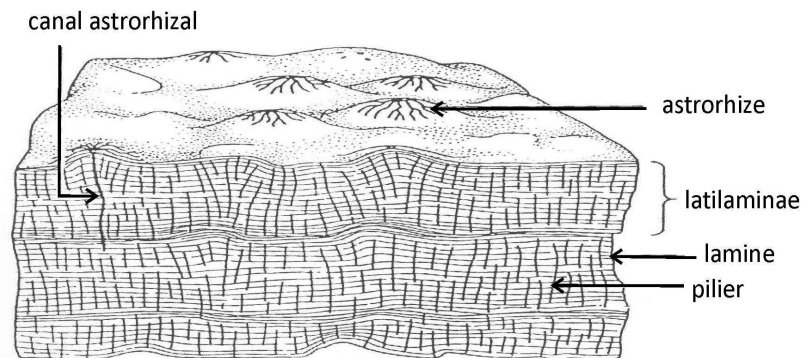


Figure 6: Structure du squelette des stromatopores [10].

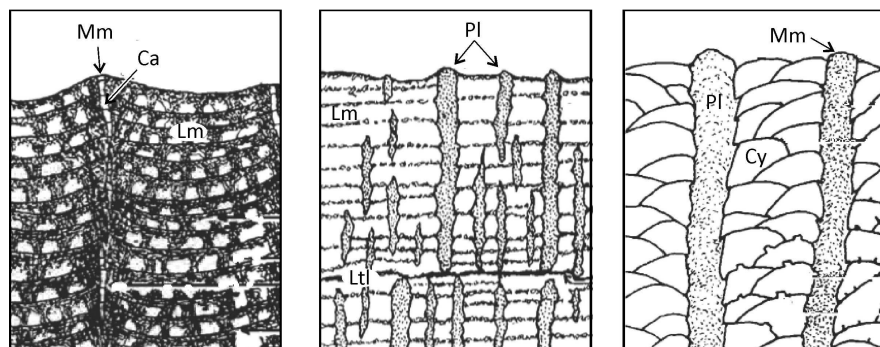


Figure 7: Structure interne des stromatopores: Mm: mamelon astrorhizal, Ca: canal astrorhizal, Lm: lamine, Ltl: latilaminae, Pl: pilier, Cy: cyste [24].

La morphologie des stromatopores étant très malléable, ce sont des fossiles très utiles pour la paléoécologie. On distingue 3 grands ensembles morphologiques de stromatopores sur base de leur forme externe, chaque forme reflétant un environnement (turbulence) particulier:

- formes **lamellaires** et **encroûtantes**: stromatopores largement étalés sur le substrat ou encroûtant d'autres organismes. Ces formes sont fréquentes dans les milieu à agitation modérée (formes lamellaires) ou plus calme (formes encroûtantes).
- formes **massives**: stromatopores **globuleux**, **hémisphériques**, **columnaires** ou **en boules**. Ces formes sont typiques des environnements à forte agitation.
- formes **tubulaires** et **rameuses**: stromatopores fins et longs, poussant perpendiculairement au sédiment et présentant un canal axial (genre *Amphipora*). Les formes ramifiées forment des buissons (*Stachyodes*). Les lamine et les piliers y sont irréguliers et peu reconnaissables. Ces formes ne se rencontrent que dans les environnements à (très) faible agitation.

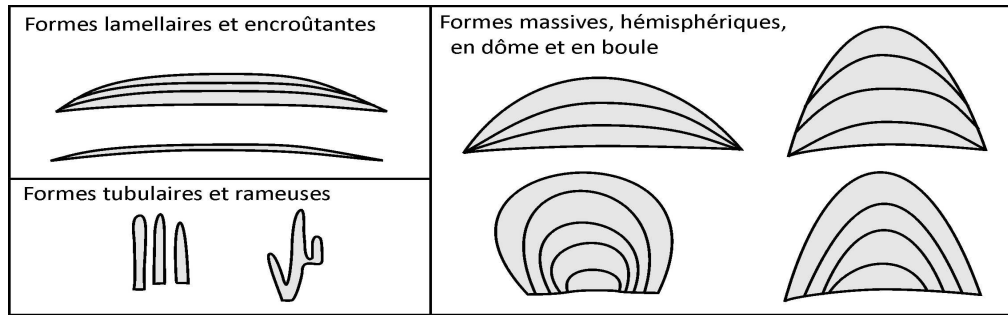


Figure 8: Morphologie des stromatopores.

Les lamines et latilaminae des stromatopores sont interprétées comme l'empreinte d'un phénomène cyclique. Il existe deux hypothèses à quant à leur origine:

- les latilaminae les moins denses (lamines écartées) correspondent à la période de croissance maximale de l'organisme durant la bonne saison, les lamines les plus denses (lamines les plus rapprochées) correspondent à la mauvaise saison.
- les latilaminae les moins denses correspondent à la période de croissance "normale" de l'organisme tandis que les lamitilaminae les plus denses correspondent à la période de reproduction durant laquelle l'énergie de l'organisme est destinée à la production des gonades, le squelette étant dès lors construit moins rapidement.

Les stromatopores apparaissent à l'Ordovicien moyen, mais ne se diversifient qu'à partir de l'Ordovicien terminal. Ils s'éteignent à la limite Dévonien-Carbonifère après avoir pratiquement disparu à la limite Frasnien-Famennien. Les "stromatopores" mésozoïques apparaissent au sommet du Jurassique moyen, se diversifient au Jurassique supérieur et s'éteignent à la limite Crétacé-Tertiaire. Ce groupe n'a vraisemblablement aucun lien avec les stromatopores paléozoïques.

6. Les Bryozoaires

Les bryozoaires forment un groupe homogène d'organismes uniquement coloniaux. Ils apparaissent à l'Ordovicien inférieur et ont colonisé tous les océans durant le Paléozoïque puis les eaux douces dès le Trias. Ce sont toujours à l'heure actuelle des composants importants de la faune benthique marine.

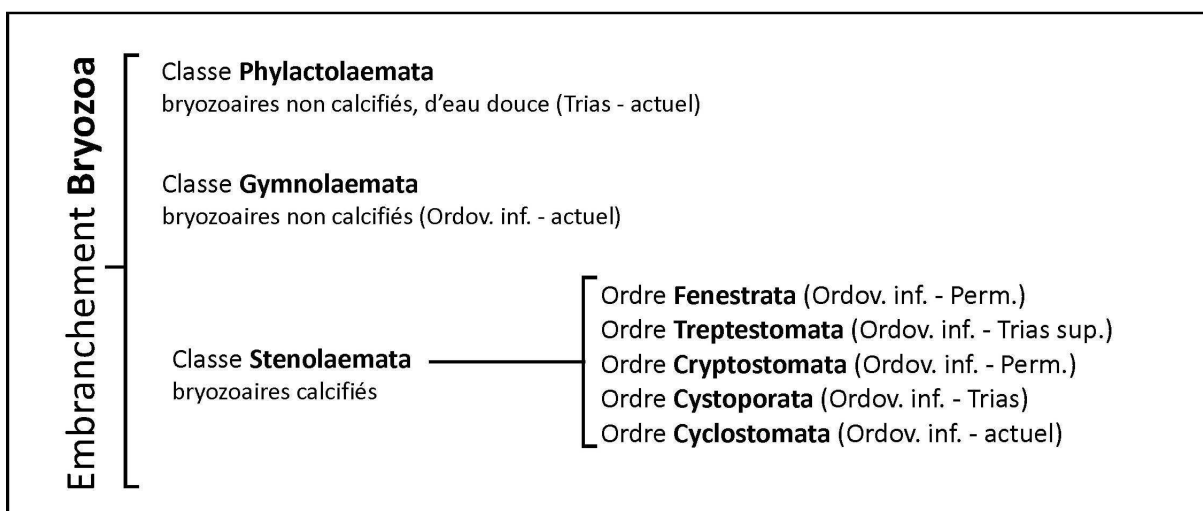


Figure 9: Classification des Bryozoaires. Seule la classe des Stenolaemata est détaillée.

Les bryozoaires sont des invertébrés coloniaux possédant un squelette généralement calcifié. Les individus (les **zoïdes** ou **bryozoïdes**) vivent dans des chambres (**zoécies**) fermées par un opercule articulé. La plupart des zoïdes de la colonies ont une fonction nutritive (**autozoïdes**), les autres (**hétérozoïdes**) ont des fonctions de reproduction, de défense, de nettoyage. Les autozoïdes possèdent un **lophophore** débouchant sur un système digestif en forme de U. Le lophophore peut être rétracté dans le zoécium par des muscles rétracteurs. Chez les hétérozoïdes défensifs, le lophophore est remplacé par l'**aviculaire**, une petite pièce calcifiée en forme de bec articulé qui sert à griffer et mordre les éventuels prédateurs. D'autres hétérozoïdes possèdent un **vibraculum** très sensible et reliés à tous les autres zoïdes par un système nerveux provoquant, en cas d'attaque, la rétraction des lophophores et le positionnement des aviculaires.

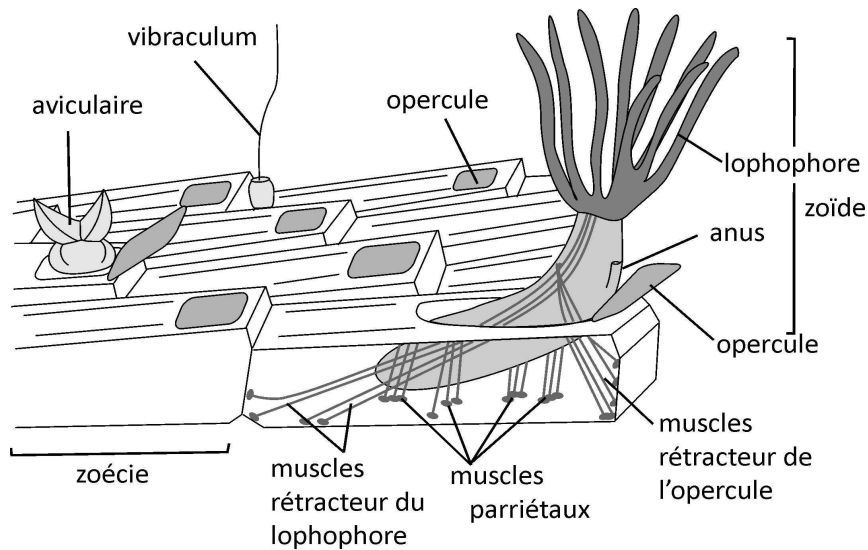


Figure 10: Morphologie et terminologie des organes des bryozoaires [22].

La plupart des bryozoaires forment des colonies fixées à un substrat ou plantées dans le sédiment. Quelques formes actuelles sont mobiles et se déplacent sur des cils. Les colonies sont **massives**, **monticulées**, **rameuses**, **cylindriques**, **spiralées**, **dendroïdes**, **réticulées**, **laminées** (en forme de voile, **unilaminées** si les zoïdes sont tous situés du même côté, **bilaminées** si les deux faces portent des zoïdes). Dans les colonies massives, les zoïdes vivent à la surface de la colonie, posés sur un diaphragme séparant la zoécie occupée des zoécies abandonnées. Les zoécies sont séparées par un tissu tubulaire composé de **mésopores**.

La microstructure du squelette est typiquement fibreuse, généralement épaisse, avec des **acanthopores**, aiguilles sombres situées à la jonction des murs des zoécies.

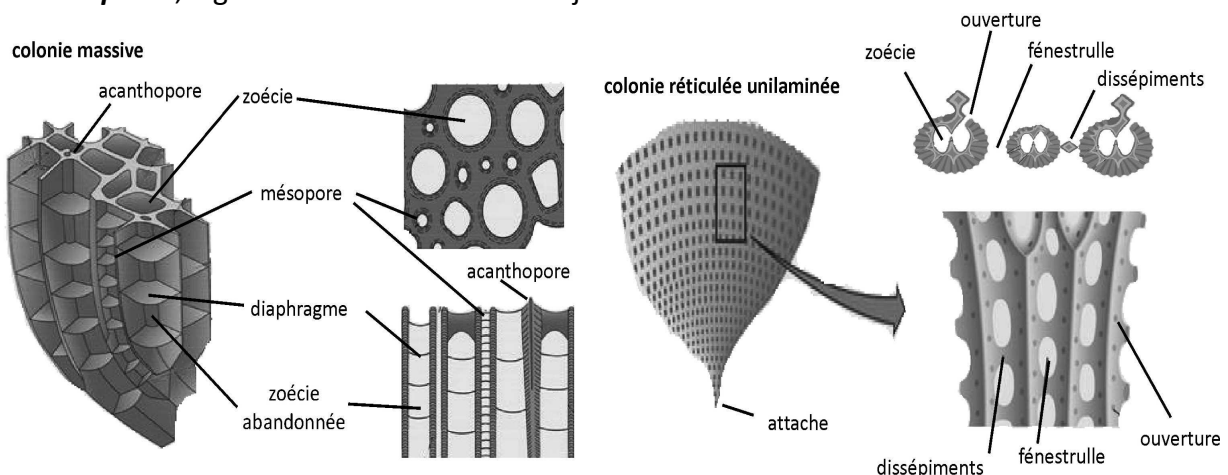


Figure 11: Morphologie et terminologie des éléments du squelette et des colonies de bryozoaires.

Les bryozoaires sont relativement courants à l'état fossile, on les rencontre généralement dans les faciès argileux ou dans les récifs. Dès leur apparition à l'Ordovicien inférieur, ils sont d'important constructeurs de récifs notamment durant le Tournaisien et le Viséen. Les "récifs" waulsortiens, typiques du Tournaisien belge sont en partie construits par les fénestellidés. Ils manquent de s'éteindre à la limite Permien-Trias et une grande partie des stenolaemates disparaissent. Les gymnolaemates apparaissent dès le Trias mais ne deviennent importants qu'après l'extinction de la limite Crétacé-Tertiaire.

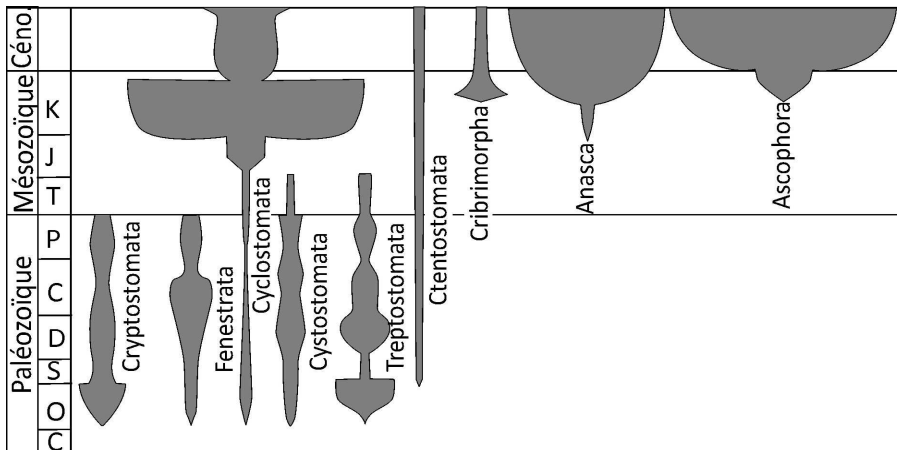


Figure 12: Diversité des bryozoaires au cours des temps. Notez les pics atteints à l'Ordovicien et au Carbonifère [4].

- o *Fenestella s.l.*: Colonie réticulée unilaminée en forme de voile plat ou plissé. Les rangées de zoécies sont parallèles et forment, avec les dissépiments, un réseau quadrillé. Les rangées sont arrangée en éventail depuis la base, étroite et soudée au substrat. Dévonien à Permien.
- o *Archimedes*: Colonie hélicoïdale en forme de vis d'Archimède. Les zoécies sont situées au bord des tour de vis. Carbonifère et Permien d'Amérique du Nord.

7. Les Cnidaires

L'embranchement des Cnidaires compte quatre classes dont une seule, celle des Anthozoaires (sous-classe des Zoanthaires), possède un squelette fossilisable. Parmi ceux-ci, les ordres Tabulata, Rugosa et Scleractinia regroupent la majorité des "coraux", dont seuls les scléractiniens ont des représentants vivants.

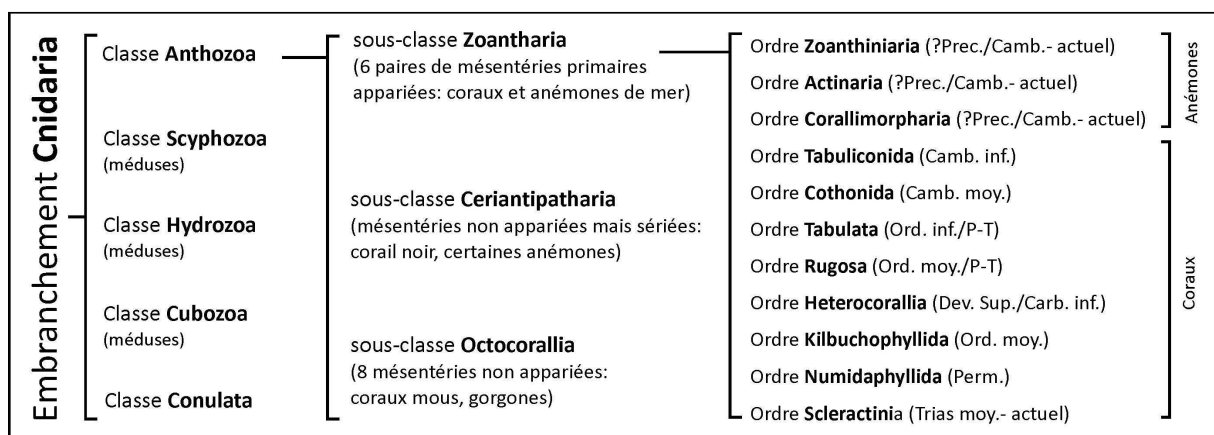


Figure 13: Classification des Cnidaires.

Les coraux tabulés et les rugueux possèdent un squelette en calcite, les scléroractiniaux possèdent un squelette en aragonite qui s'est généralement recristallisé en calcite lors de la diagenèse. Leur squelette - ou **polypier** - est toujours formé de 3 éléments basiques: la **muraille** (élément extérieur), les **planchers** et/ou **dissépipiments** (éléments horizontaux) et les **septes** (éléments verticaux radiaires). Les polypiers peuvent être solitaires ou coloniaux (chaque individu porte alors le nom de **polypiérite**).

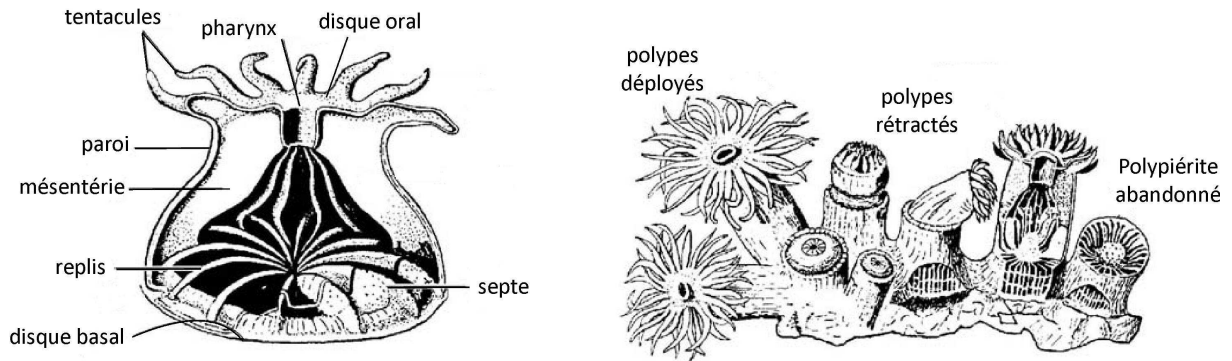


Figure 14: Anatomie des polypes [22].

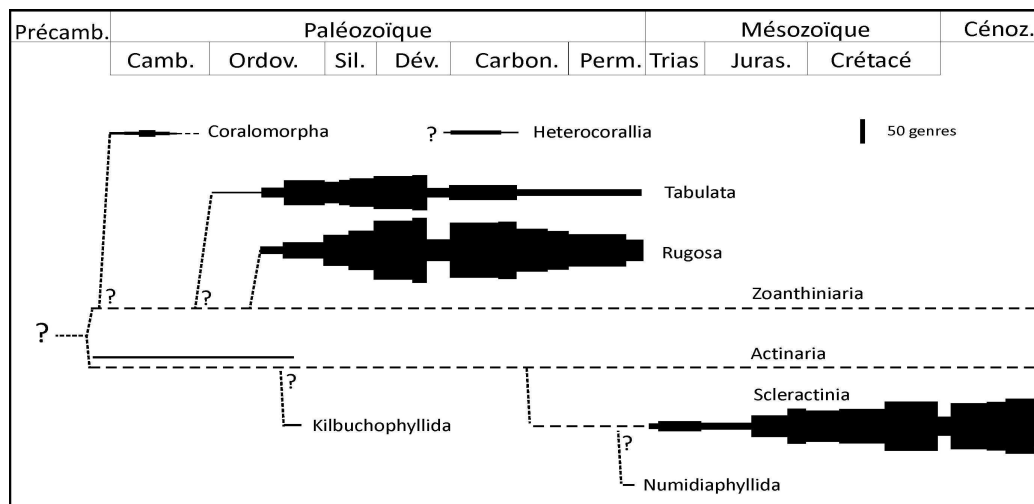


Figure 15: Distribution, diversité et phylogénie des Cnidaires [19].

7.1. Les Coraux Tabulés

Les tabulés sont des coraux uniquement **coloniaux** dont les polypiérites généralement de petite taille, communiquaient parfois entre eux aux travers du squelette par des tubules de connexion (polypiérites séparés) ou des pores (polypiérites accolés), ce sont des colonies dites **perforées**. Dans le cas de colonies à polypiérites soudés, chaque individu sécrète sa muraille calcitique, les deux se joignant par une **ligne médiane** plus sombre. Les septes sont absents ou rudimentaires (épines septales), les planchers sont simples ou vésiculeux. Chez certains tabulés (héliolitidés, sarcinulidés), les polypiérites sont réunis en colonies par une structure squelettique (**coenenchyme**) allant d'un polypiérite à l'autre dans lequel la contribution de chacun des individus n'est pas reconnaissable.

Les colonies montrent une grande diversité de formes: **fasciculées** (polyiérites tubulaires, branchus), **massives** (polypiérites soudés les uns aux autres), **rampantes**, **palissadiques** (ou **caténiforme**: individus soudés latéralement), **rameuses** (branches de polypiérites accolés), **foliées** (larges branches plates), **coenenchymeuses**, etc.

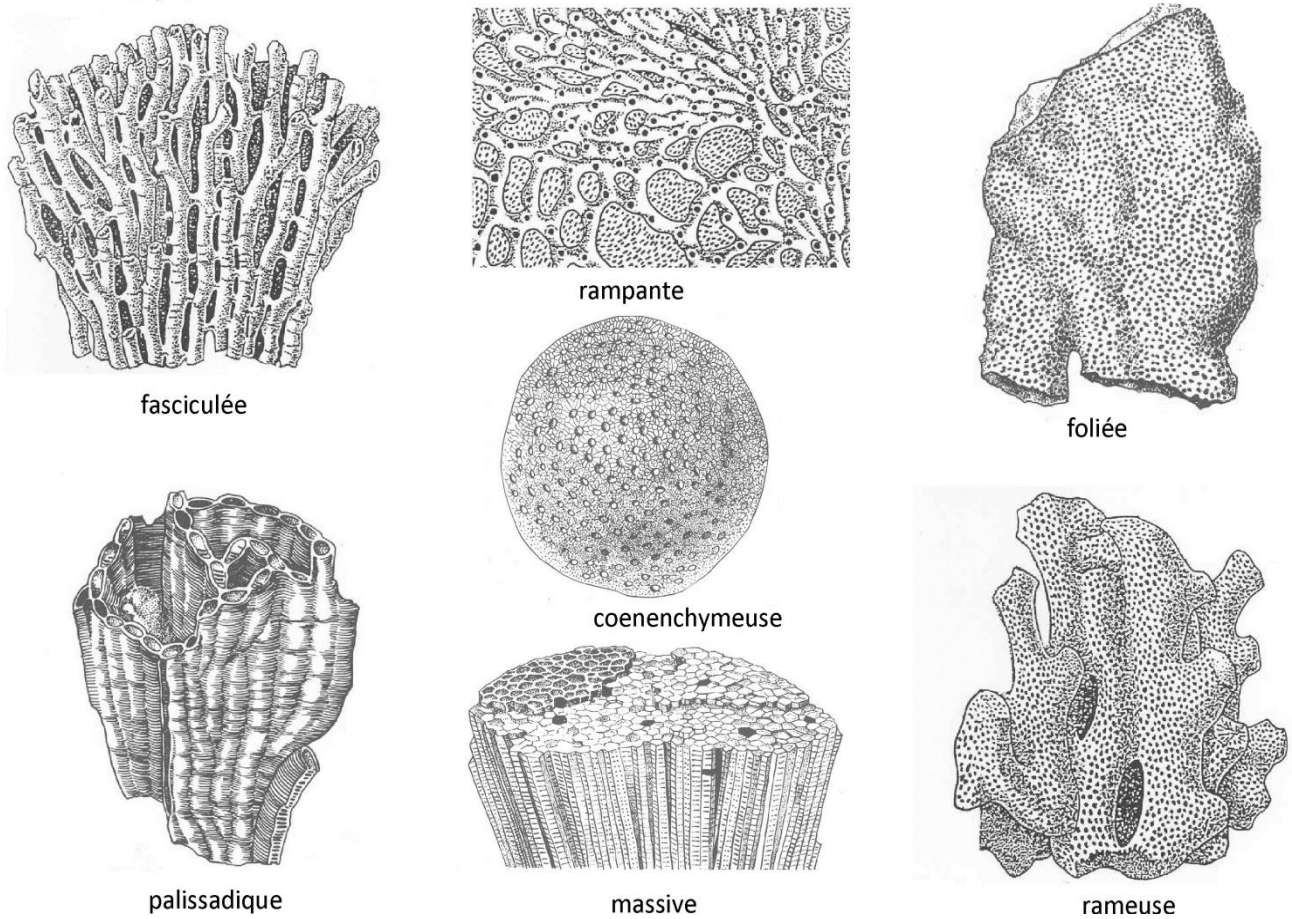


Figure 16: Morphologie et terminologie des colonies de coraux tabulés [13].

Les Tabulata apparaissent à l'Ordovicien inférieur et atteignent leur apogée au Silurien et au Dévonien où ils forment des récifs avec les stromatopores et les coraux rugueux. Gravement atteints par les crises du Dévonien supérieur, les tabulés ne retrouvent jamais leur diversité pré-carbonifère. Ils s'éteignent à la limite Permien-Trias.

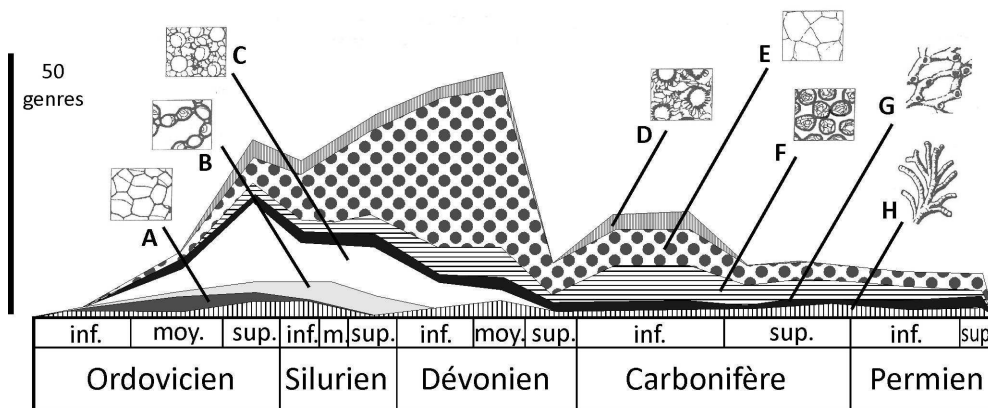


Figure 17: Distribution stratigraphique des habitus rencontrés chez les Tabulés. A: colonie massive, B: caténiforme, C: coenenchymeuse, D: coenenchymeuse perforée, E: massive perforée, F: fasciculée, G: rampante, H: rameuse [19].

ORDRE DES AULOPORIDA

- *Aulopora*: Colonie rampante ou encroûtante à petits polypiérites, formant des chaînes anastomosées en réseaux polygonaux. Calices s'ouvrant vers le haut. Planchers rares ou inexistant. Ordovicien inférieur à Permien.
- *Syringopora*: Colonie fasciculée à polypiérites cylindriques et longs. Présence de tubules de connexion irrégulièrement distribués. Planchers complets ou faiblement divisés, en entonnoir. Ordovicien supérieur à Permien (très fréquent au Carbonifère inférieur).

ORDRE DES HALYSITIDA

- *Halysites*: Colonie palissadique à polypiérites longs, de section transversale elliptique, accolés par leurs petits côtés. Planchers horizontaux. Ordovicien moyen à Silurien supérieur.

ORDRE DES HELIOLITIDA

- *Heliolites*: Les Heliolitidae se distinguent des autres tabulés par la présence d'un coenenchyme qui peut être tubulaire ou vésiculaire. Les polypiérites montrent 12 septes ou 12 rangées d'épines septales. Les planchers sont horizontaux plats ou faiblement concaves ou convexes. Ordovicien moyen à Dévonien moyen.

ORDRE DES FAVOSITIDA

- *Favosites*: Colonie massive de forme variable à polypiérites prismatiques. Pores disposés en une ou plusieurs rangées verticales. Calices polygonaux, à bords verticaux ou faiblement inclinés. Planchers complets et horizontaux. Silurien à Dévonien moyen.
- *Michelinia*: Colonie massive plate à élevée à très larges polypiérites prismatiques (5-20 mm). Pores nombreux, irrégulièrement distribués. Planchers vésiculeux. Dévonien à Permien (très fréquent au Carbonifère inférieur).
- *Pleurodictyum*: Petite colonie massive, discoïde à larges polypiérites à arrangement radiaire. Pores larges, irrégulièrement distribués. Planchers convexes. L'espèce *Pleurodictyum problematicum* du Dévonien inférieur belge présente fréquemment dans la partie centrale de la colonie un commensal: *Hicetes innexus*, un annélide tubicole.
- *Thamnopora*: Colonies rameuses à polypiérites divergeant à partir de l'axe des branches en "épis de blé", de section circulaire à polygonale. Murailles épaisses. Pores larges, en une ou deux rangées verticales. Planchers minces, horizontaux, rares à absents. Silurien à Frasnien.
- *Alveolites*: Colonie massive lamellaire, encroûtante, globuleuse, allongée ou rameuse. Polypiérites étroits, longs, comprimés et s'ouvrent généralement obliquement à la surface des calices en forme de triangle, de croissant, de fente ou de polygone allongé. Pores souvent unisériés. Muraille épaisse. Planchers complets et minces. Silurien supérieur à Frasnien.

7.2. Les Coraux Rugueux ou Tétracoralliaires

Les coraux rugueux sont des organismes marins solitaires ou coloniaux à squelette calcitique, possédant des septes qui se développent dans 4 des 6 cadrans délimités par les 6 **protoseptes**. Les septes des coraux rugueux sont généralement répartis en deux ordres: les **septes majeurs** et les **septes mineurs**, plus petits, rudimentaires ou non développés. Les éléments basaux comprennent les **planchers**, plus ou moins complexes, formant le **tabularium**, auxquels se joignent parfois, en périphérie des **dissépiments** formant le **dissépimentarium**. Une **structure axiale** est parfois présente, de même que des **fossules** (dépressions des planchers) en position **cardinale**, **antipode** ou **al aire**.

On distingue, selon leur mode de croissance, les polypiérites solitaires et les polypiérites coloniaux. Les premiers peuvent être **discoïdes**, **cératoïdes** ("cornus"), **coniques**, **cylindroïdes** ou **scolécoïdes** ("tordus").

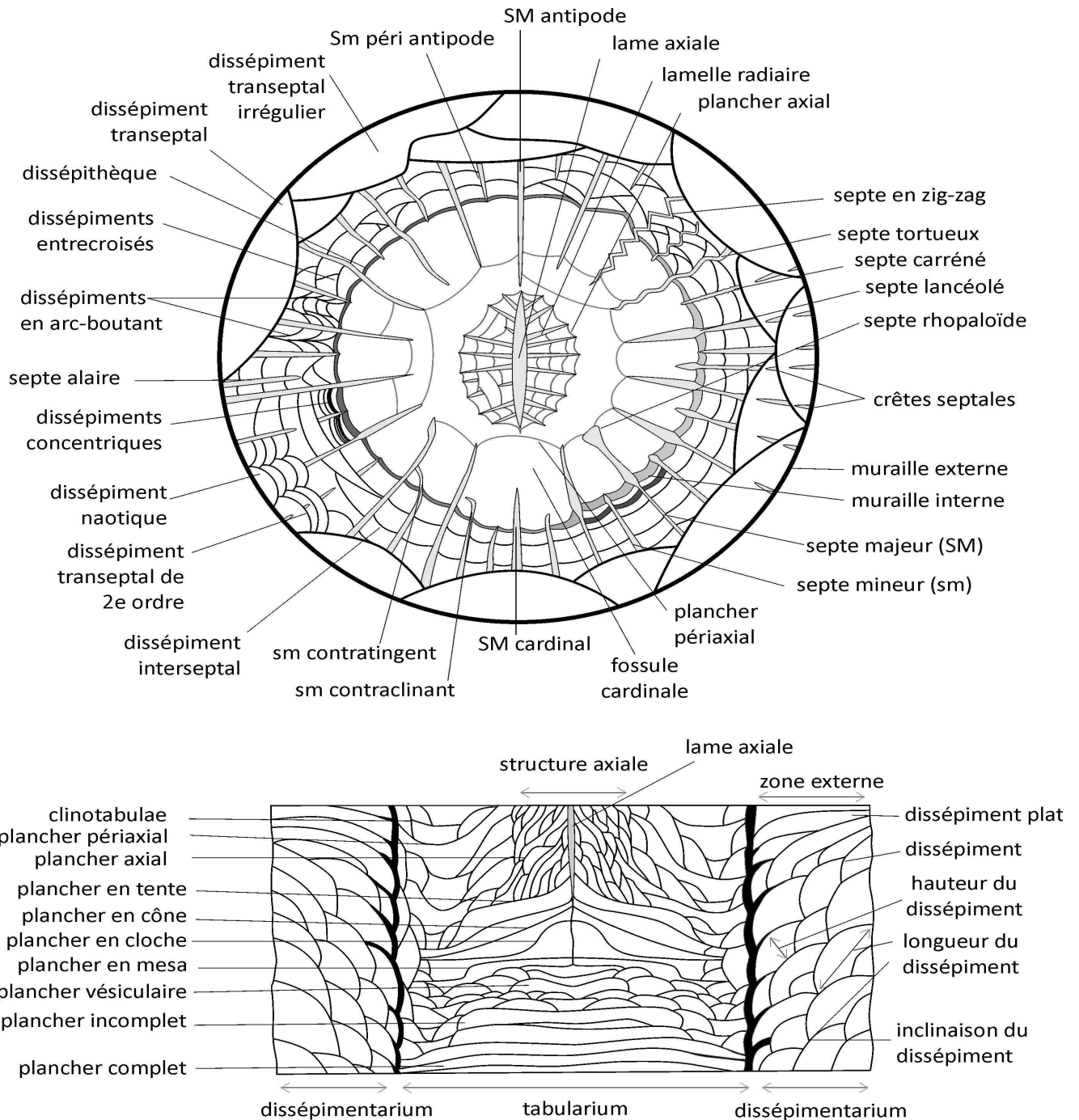
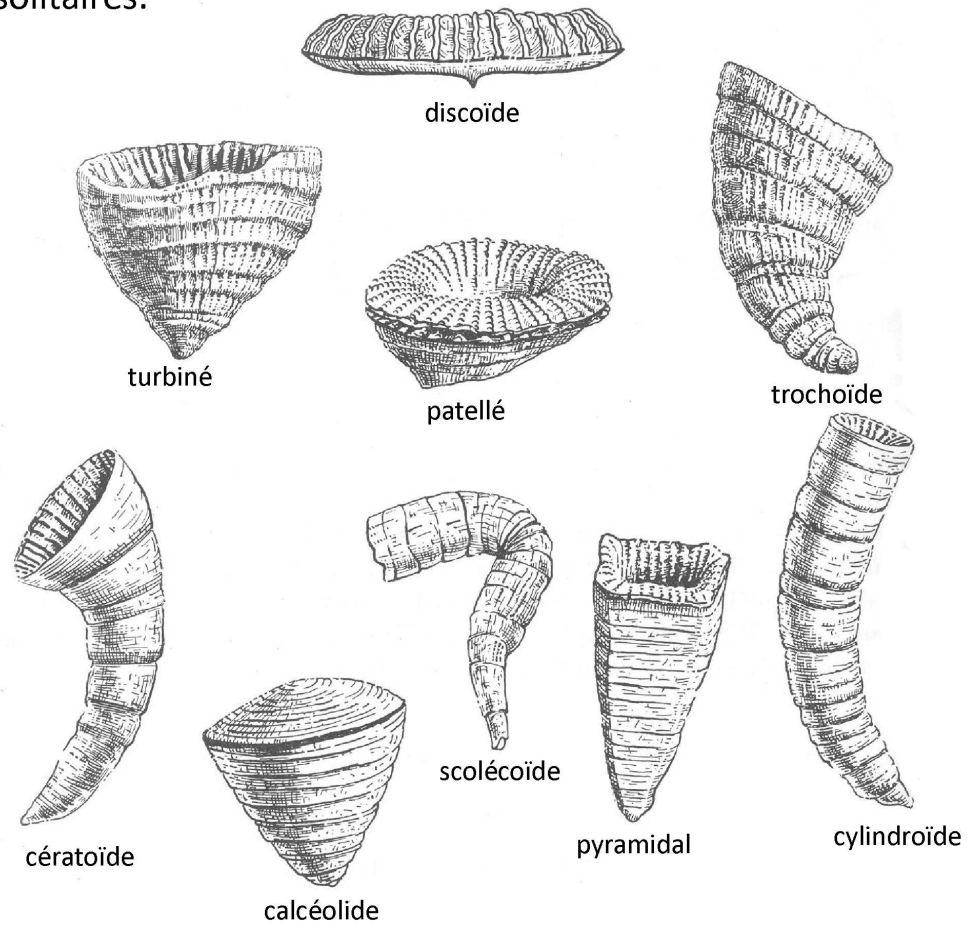


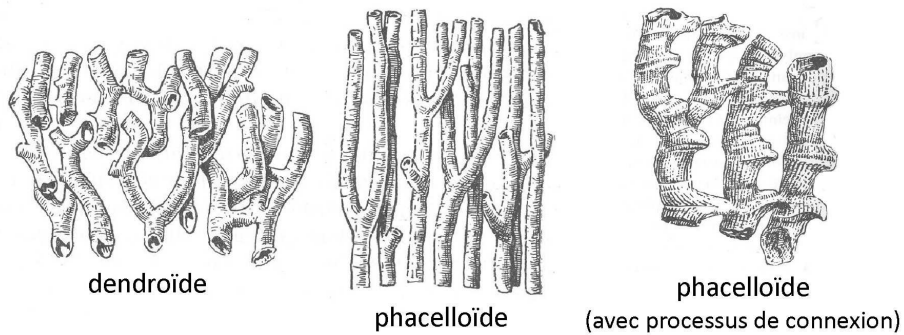
Figure 18: Coupes schématiques transversales et longitudinales au travers d'un corail rugueux type et terminologie des éléments squelettiques [18].

Les colonies sont dites fasciculées lorsque les polypierites sont séparés les uns des autres, on distingue les colonies **fasciculées phacelloïdes**, lorsque les polypierites poussent parallèlement et **dendroïdes** si les polypierites s'écartent les uns des autres. Les colonies sont dites **massives** lorsque les polypierites restent soudés après le bourgeonnement, les colonies massives **cérioïdes** montrent des polypierites séparés par une muraille, dans le cas contraire, la colonie massive est dite **amurale** (ou **plocoïde**). Une colonie est **thamnasterioïde** si les septes passent d'un polypierite à l'autre et **astroïde** si des fragments de muraille persistent. Une colonie est **aphroïde** si les polypierites ne sont séparés que par des dissépiements.

Formes solitaires:



Colonies fasciculées:



Colonies massives:

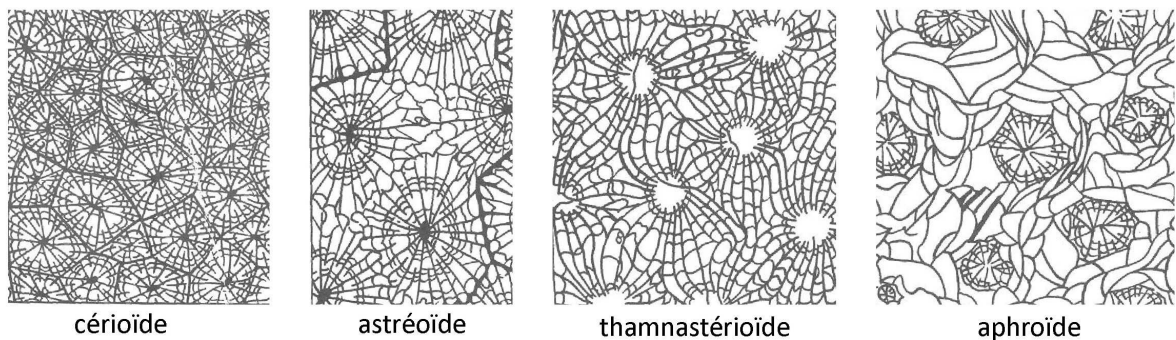


Figure 19: Morphologie des coraux rugueux solitaires et coloniaux [4, 13].

Ecologie des coraux rugueux

Les conditions écologiques influent fortement sur la morphologie des coraux. Dans les milieux agités, les individus d'une colonie peuvent renforcer la structure en établissant entre eux des "arches" nommées **processus de connexion**.

Durant la croissance d'un corail ou d'une colonie, des changements de direction peuvent survenir à cause d'un basculement (courant, tempête), d'un envasement ou simplement parce que l'organisme rampe sur le sédiment.

En conditions normales, les colonies poussent vers le haut et latéralement mais si l'organisme est soumis à une contrainte de direction constante (courant, flux de sédiment), les coraux peuvent avoir une croissance asymétrique, désaxée vers l'aval de la contrainte, ou à l'inverse s'incliner pour profiter de ce courant.

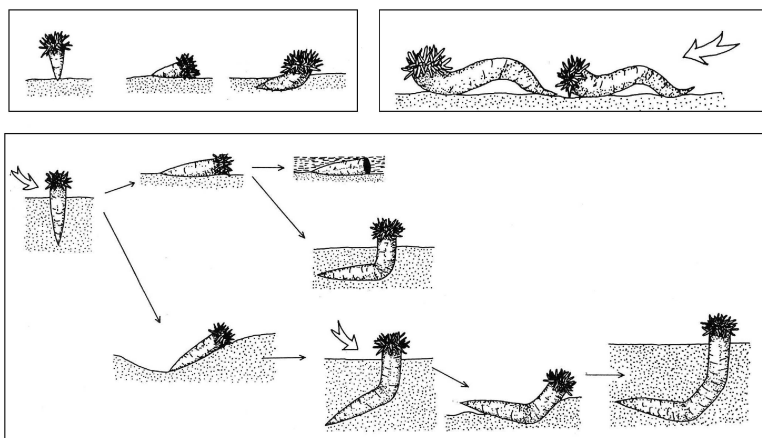


Figure 20: Basculement et changement de direction de croissance chez les coraux rugueux solitaires. Ce mode de croissance conduit à la formation de polypiers scolécoïdes [29].

Lorsque les conditions environnementales sont néfastes, les coraux peuvent se contracter, ce qui se marque par une brutale diminution du diamètre et la perte de septes. Lorsque les conditions redeviennent supportables, les corallites retrouvent un diamètre normal et reprennent leur croissance. Ce phénomène est appelé **réjuvénescence** et peut survenir plusieurs fois. Dans le cas d'un environnement où les conditions (température, disponibilité des nutriments, sédimentation) changent saisonnièrement, les coraux peuvent ralentir leur croissance, ce qui se marque par un alternance de stades contractés et dilatés du corail ou de la colonie, mais aussi par la présence d'épaississements dans le squelette: apparition de carènes sur les septes, dissépinements et planchers condensés. Ces phénomènes provoquent des bandes de croissance au sein des colonies et des bordures effilochées.

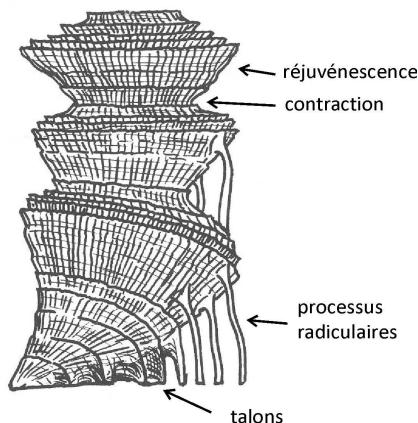


Figure 21: Réjuvénescence et processus radiculaires chez un corail rugueux solitaire [18].

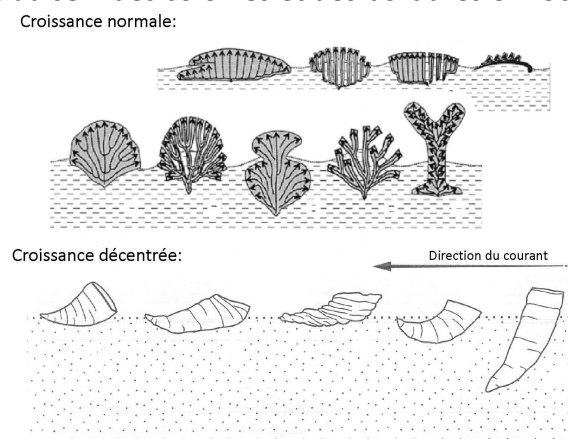


Figure 22: Croissance normale et décentrée chez les coraux rugueux [20].

La surface extérieure des polypiérites montre souvent des stries, des annulations ou des bourrelets transversaux qui illustrent la discontinuité de leur croissance. Croissance soumise à plusieurs cycles: journaliers (jour/nuit), mensuels (cycles lunaires) et saisonniers. Des paléontologues ont compté ces stries de croissances pour évaluer la durée des mois et des saisons au Paléozoïque et ces résultats concordent avec les données obtenues par calculs par les astrophysiciens, mettant ainsi en évidence la diminution de la vitesse de rotation de la terre au cours des temps géologiques.

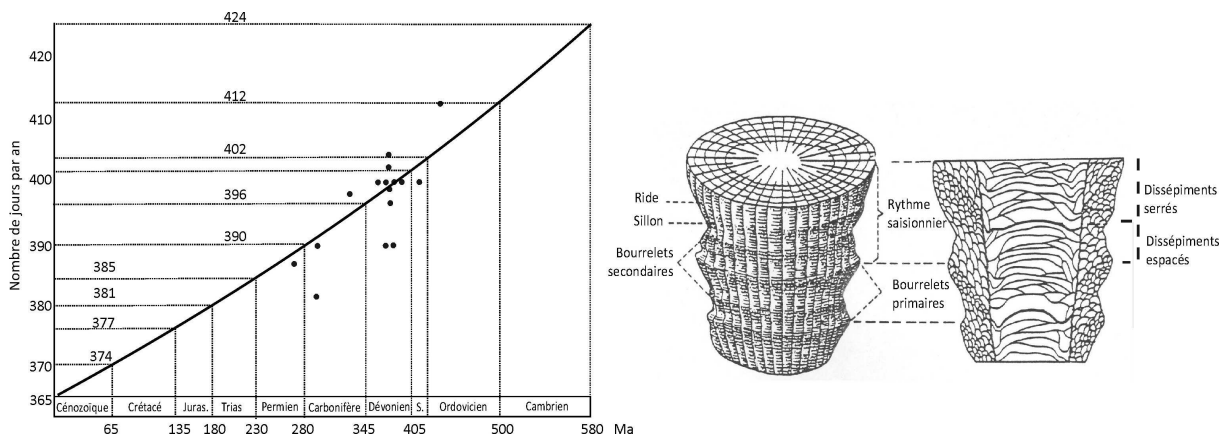


Figure 23: Courbe d'estimation du nombre de jours par an au Phanérozoïque, calculé par comptage des stries de croissances sur la muraille des coraux [21].

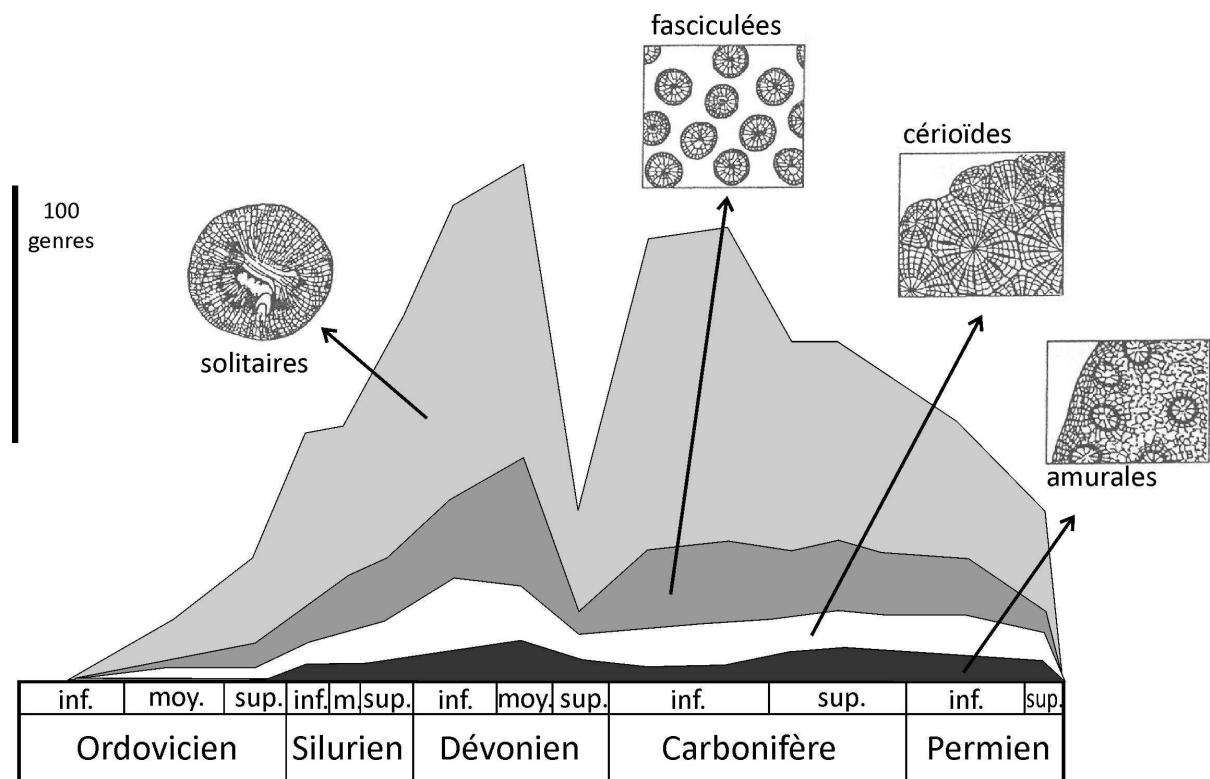


Figure 24: Distribution stratigraphique des habitus rencontrés chez les Rugueux [19].

ORDRE DES CYSTIPHYLLIDA

Famille des Palaeocyclusidae

- *Palaeocyclus*: Petit polypier solitaire, discoïde. Septes majeurs et mineurs à bords crénelés. Pas de planchers, de dissépiments ou de structure axiale. Silurien.

Famille des Cystiphyllidae

- *Cystiphyllum*: Polypier solitaire patellé à cylindrique. Dissépiments et planchers vésiculeux, non différenciés. Septes réduits à des épines à la surface de certains dissépiments, ou absents. Ordovicien supérieur à Dévonien moyen.

Famille des Goniophyllidae

- *Calceola*: Polypier solitaire ayant une forme de babouche très caractéristique, aplati du côté cardinal et possédant un opercule semi-circulaire. Septes courts et épaissis au point d'être contigus et de s'intégrer à la muraille. Seul le septe cardinal est saillant et forme une crête interne. L'opercule s'articule au moyen d'une charnière (ressemblant à la charnière taxodonte des Lamellibranches) formée de petites dents d'origine septale. Dévonien inférieur et moyen. L'espèce *Calceola sandalina* est commune dans l'Eifelien.

ORDRE DES STAUURIIDA

Famille des Cyathaxoniidae

- *Cyathaxonia*: Petit polypier cératoïde possédant une structure axiale de section ronde ou elliptique, à laquelle sont unis les septes majeurs et, souvent, les septes mineurs. Dissépiments absents. Planchers légèrement coniques. Dévonien supérieur à Permien inférieur.

Famille des Hapsiphyllidae

- *Zaphrentites*: Petit polypier solitaire, cornu, à fossule cardinale bien marquée située du côté convexe. Septes majeurs s'étendant à proximité de l'axe. Septes mineurs courts. Pas de dissépiments. Planchers coniques, déprimés à l'endroit de la fossule. Carbonifère inférieur.

Famille des Cyatopsidae

- *Siphonophyllia*: Gros polypier cylindroïde à septes majeurs courts, laissant une aire libre au centre du tabularium. Symétrie bilatérale bien marquée. Septes fortement épaissis dans les secteurs cardinaux du tabularium. Fossule cardinale bien marquée. Grands dissépiments transeptaux en périphérie, interseptaux dans la zone interne du dissépimentarium. Planchers complets ou faiblement divisés, plats ou en dôme aplati. Carbonifère inférieur.

Famille des Ptenophyllidae

- *Hankaxis*: Polypier solitaire patellé, montrant souvent des réjuvénescences "en pile d'assiettes". Septes de deux ordres, nombreux et longs. structure axiale inconstante. Nombreux larges dissépiments transeptaux. Bourgeonnement limité. Frasnien supérieur.
- *Acanthophyllum*: Gros polypier solitaire cylindroïde, souvent scolécoïde. Septes de deux ordres, très nombreux et longs, les majeurs se groupant par fuseaux au centre du polypierite et s'enroulant autour pour former une structure axiale en vortex, souvent épaissie. Dévonien moyen.

Famille des Phillipsastraecidae

- *Phillipsastrea*: Colonie massive, cérioïde à plocoïde. Septes fortement épaissis au niveau du bord interne du dissépimentarium, au point de former une « muraille interne » circulaire. Dissépiments petits, globuleux, en plusieurs rangées. Planchers complets ou divisés, axialement en dôme aplati. Frasnien.
- *Frechastrea*: semblable à *Phillipsastrea* mais polypierites de petite taille et muraille interne très marquée. Frasnien supérieur.

Famille des Disphyllidae

- *Disphyllum*: Colonie fasciculée. Septes plus ou moins longs, parfois épaissis. Dissépiments petits, globuleux, en plusieurs rangées. Planchers divisés, plats ou en dôme. Bourgeonnement latéral non parricidal. Pas de structure axiale. Dévonien moyen et Frasnien.
- *Hexagonaria*: Colonie massive, cérioïde. Septes fusiformes en coupe transversale, souvent carénés, pouvant atteindre l'axe. Plusieurs rangées de dissépiments petits et globuleux, habituellement peu inclinés en périphérie. Planchers divisés, horizontaux ou faiblement concaves. Dévonien moyen et Frasnien.

Famille des Aulophyllidae

- *Aulophyllum*: Polypie solitaire, cératoïde à cylindroïde, possédant une forte structure complexe, composé de nombreux planchers axiaux divisés et serrés et de lamelles septales irrégulières. Septes majeurs épaissis dans les secteurs cardinaux du tabularium. Fossule cardinale bien marquée. Dissépiments petits, interseptaux, en plusieurs rangées. Planchers périauxiaux divisés, plats à faiblement concaves. Viséen supérieur.
- *Dibunophyllum*: Polypier solitaire, cératoïde à cylindroïde, possédant une structure axiale composée de quelques lamelles septales rayonnant à partir d'une lame axiale et de planchers axiaux redressés (structure axiale en « toile d'araignée »). Septes majeurs atteignant la structure axiale. Septes mineurs courts, souvent absents. Fossule cardinale bien marquée. Quelques rangées de dissépiments petits et globuleux, obliques et entrecroisés lorsque les septes mineurs manquent. Planchers périauxiaux faiblement inclinés. Viséen supérieur.

Famille des Lithostrotionidae

- *Lithostrotion*: Colonie massive, cérioïde dont les polypiérites possèdent une columelle, plus ou moins épaissie. Septes majeurs longs atteignant ou non la columelle. Septe antipode connecté à la columelle. Quelques rangées de dissépiments petits et simples. Planchers coniques, complets ou faiblement divisés. Viséen.
- *Siphonodendron*: Colonie fasciculée dont les polypiérites présentent des caractères semblables à ceux de *Lithostrotion*. Bourgeonnement latéral non parricidal. Viséen moyen et supérieur.
 - *Siphonodendron martini*: Polypiérites possédant un diamètre de 6 à 10 mm et renfermant 24 à 28 septes de chaque ordre. 2 à 4 rangées de dissépiments simples. Présence d'une columelle plus ou moins épaisse, petite fossule cardinale. Viséen moyen et supérieur.
 - *Siphonodendron junceum*: Polypiérites possédant un diamètre de 2 à 3 mm et renfermant 14 à 18 septes de chaque ordre. Septes mineurs courts. Dissépiments absents. Viséen supérieur.
- *Diphyphyllum*: Semblable à *Siphonodendron* mais sans columelle et bourgeonnement de type parricidal. Viséen supérieur.

Famille des Axophyllidae

- *Lonsdaleia et Actinocyathus*: Colonie fasciculée ou cérioïde dont les polypiérites possèdent une structure axiale complexe composée de lamelles septales épaissies, rayonnant d'une forte lame axiale, et de quelques planchers axiaux (structure axiale en « toile d'araignée »). Dissépiments transeptaux et interseptaux. Planchers périauxiaux inclinés. Bourgeonnement latéral non parricidal. Viséen supérieur.

7.3. Les coraux Scléractiniaires ou Hexacoralliaires

Les Scléractiniaires sont des organismes marins solitaires ou coloniaux possédant des septes (de 2 ordres ou plus) qui se développent cycliquement dans les 6 cadrans délimités par les 6 protoseptes. Ces coraux présentent une **symétrie radiaire d'ordre 6**, souvent masquée par une symétrie bilatérale. Le squelette est formé de fibres d'aragonite qui, instable, se recristallise en calcite lors de la diagenèse. Les scléractiniaires fossiles ont donc généralement une conservation médiocre. La muraille est percée de nombreux pores, de même que les septes. Ceux-ci étant généralement pourvu d'une ornementation latérale (granule, stries, filets, etc.). On n'observe qu'un seul type d'élément sur lequel repose le polype (pas de différenciation entre les planchers et les dissépiments. Des éléments coniques verticaux (**palis**) sont fréquents dans la zone centrale du polypiérite. Les scléractiniaires ne montrent ni structure axiale ni fossule.

Les coraux scléractiniaires se présentent, comme les coraux rugueux sous forme solitaire ou coloniale. Ces dernières montrent habituellement un haut taux d'intégration des individus (colonies **aphroïdes**, **hydnothoroïdes**, **coenenchymeuses**, **méandroïdes**) mais les formes extérieures sont semblables à la morphologie des colonies de coraux tabulés et rugueux.

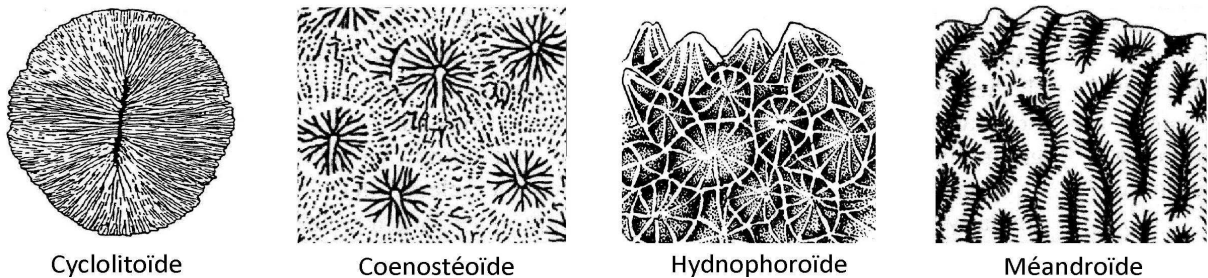


Figure 25: Morphologies propres aux coraux scléractiniaires solitaires (cyclolitoïde) et coloniaux [11].

A l'inverse des coraux paléozoïques, les polypes des scléractiniaires sont capables de précipiter de l'aragonite à l'extérieur du corallite et donc de se souder au substrat et former des récifs. On distingue deux groupes écologiques: les coraux hermatypiques et ahermatypiques. Les coraux **hermatypiques**, les plus classiques, abritent dans leurs tissus des endosymbiontes: les zooxanthelles (dinoflagellés) photosynthétiques. Ils vivent donc dans la zone photique des mers tropicales. Les coraux **ahermatypiques** ne possèdent pas d'endosymbiontes et ne sont donc pas limités à la zone photique. On les trouve généralement à plus grande profondeur et dans les environnements plus froids (Atlantique Nord). Ce sont généralement des coraux solitaires ou de petites colonies à faible taux d'intégration.

Les scléractiniaires apparaissent au Trias moyen, soit 10 Ma après l'extinction des coraux rugueux et se diversifient rapidement dès le sommet du Trias, devenant les plus importants organismes constructeurs de récifs (excepté durant le Crétacé supérieur) et le sont toujours dans les océans actuels.

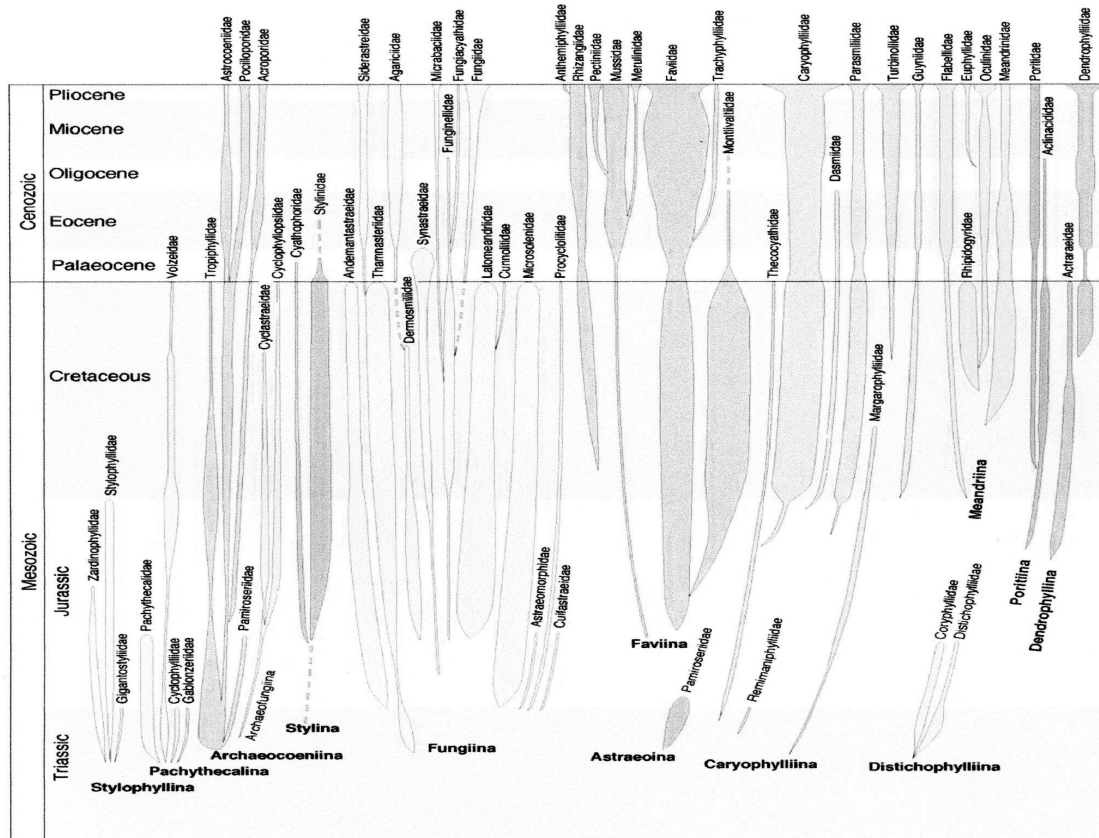


Figure 26: Distribution stratigraphique et relations phylétiques chez les coraux scléactiniaires [28].


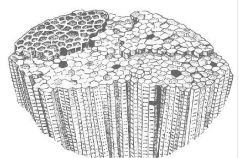
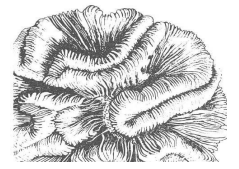
	Rugueux	Tabulés	Scléactiniaires
			
caractères			
Squelette	calcitique	calcitique	aragonitique
Croissance	solitaire ou colonial	toujours colonial	solitaire ou colonial
Capacité de fixation	presque pas	souvent	très souvent
Insertion des septes	continue	--	cyclique
Symétrie	bilatérale	bilatérale	hexagonale (pas toujours visible)
Septes	1-2 ordres (rare >2), non perforés, non ornementés	absents	≥ 2 ordres, toujours perforés et ornementés
Muraille	pleine	souvent perforée	toujours perforée
Epithèque	absente	absente	présente
Structure axiale	parfois	jamais	jamais
Fossule	souvent	jamais	jamais
Distribution stratigraphique	Ordovicien moyen à Permien terminal	Ordovicien inférieur à Permien terminal	Trias moyen à actuel

Figure 27: Tableau synthétique de comparaison des trois sous-ordres de coraux [4].

8. Les Rudistes

Les rudistes sont des lamellibranches pachydontes très spécialisés, dont une valve (généralement la droite) a la forme d'un vase et est fixe tandis que l'autre valve est plus petite et sert d'opercule. Trois mode de vie ont été identifiés:

- formes élevées, fixées dans le sédiment et montrant une croissance verticale, comme les coraux; ces formes ont bâtis des récifs durant le Crétacé supérieur;
- formes encroûtantes, peu élevées, parfois enroulées, fixées sur un substrat dur;
- formes gisantes, vivant posées à plat sur leur deux valves.

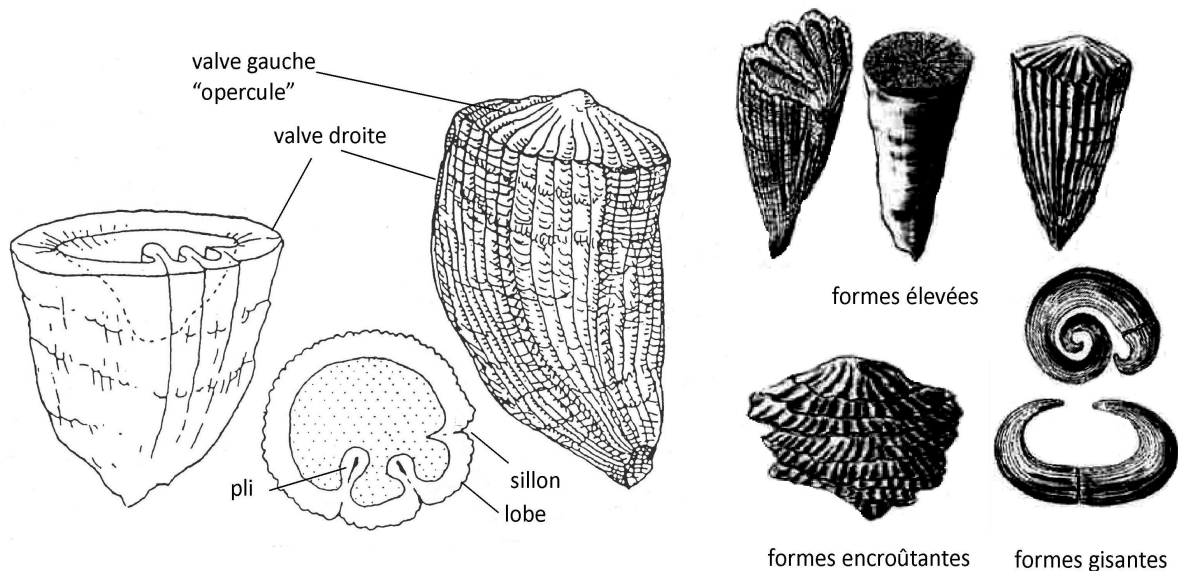


Figure 28: Morphologie et mode de vie des rudistes [10, 15].

- Diceras: Rudiste à coquille épaisse, fixée par le crochet de la plus grande des deux valves. Crochets grands, enroulés dirigés en avant. Ligament externe dans un sillon courbe au bord postérieur de la charnière. Charnière pachydonte. Valve droite avec deux grandes dents séparées par une fossette qui reçoit la grande dent de la valve gauche. Impressions musculaires distinctes. Ligne palléale simple. Jurassique supérieur.
- Hippurites: Rudiste à grande coquille massive, fixée par le sommet de la plus grande valve (droite). Celle-ci est conique à sub-cylindrique, striée avec des sillons parallèles dus à des plis des parois de la coquille qui donnent naissance, à l'intérieur à 3 rides correspondantes. Petite valve gauche aplatie, poreuse, formant un opercule. Les dents de la petite valve sont très proéminentes. Crétacé supérieur.
- Radiolites: Rudiste à grande coquille massive et très épaisse (encroûtante). La valve fixée montre typiquement une structure en mosaïque (réticulée). Crétacé.
- Requienia: Rudiste à valve gauche enroulée en spirale. Valve droite réduite à une spirale plate. Crétacé.

A la fin du Jurassique, un groupe de lamellibranches donne naissance au rudistes par un ensemble de modifications structurelles: fixation et épaissement de l'une des valves, l'autre se transformant progressivement en opercule. Cette évolution correspond à l'acquisition d'un habitus corallien. Certains rudistes atteignaient 1 m de haut pour plusieurs dizaines de centimètres de diamètre et formaient de véritables biostromes de plusieurs kilomètres d'extension. Ce sont, au Crétacé, les principaux constructeurs de récifs, au détriments des coraux scléactiniaires qui montrent à cette époque une régression en quantité et en diversité. C'est un exemple concret de convergence évolutive dictée par l'occupation d'une niche écologique particulière.

Distribution spatiale et temporelle des constructeurs de récifs durant le Phanérozoïque

