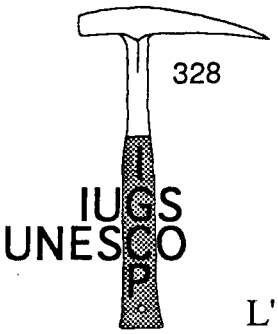
50376
1994
251.1

Lo 102 559



n° d'ordre : 1376

50376
1994
251.1

THÈSE

présentée à

L' UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES

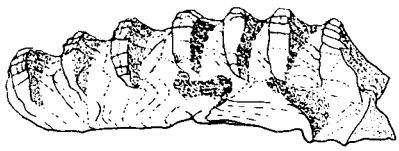
DE LILLE

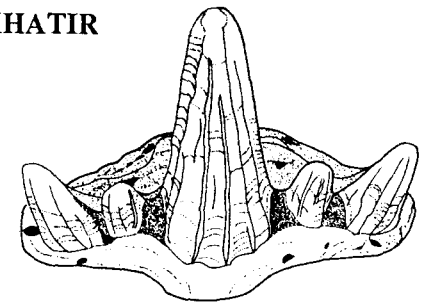
pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ EN PALÉONTOLOGIE

par

Claire DERYCKE - KHATIR





MICRORESTES DE VERTÉBRÉS DU PALÉOZOÏQUE SUPÉRIEUR DE LA MANCHE AU RHIN

Biodiversité - Biostratigraphie - Biogéographie

Texte

soutenue le 14 Octobre 1994 devant la commission d'examen

A. BLIECK	Directeur de thèse
D. GOUJET	Rapporteurs
J.-F. MEUNIER	
E. GROESSENS	Examinateurs
P. JANVIER	
J.-P. LAVEINE	
J.-L. MANSY	

030 054738 3

Préambule

Bien que la thèse soit un travail personnel voire solitaire, ce que j'ai été amenée à regretter, elle n'a pu aboutir qu'avec la convergence des volontés de mon entourage.

En premier lieu, je remercie le Professeur J.-P. Laveine de m'avoir accueillie au sein de son laboratoire et d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

M. le Professeur D. Goujet, du Muséum National d'Histoire Naturelle, instigateur du sujet de la thèse et M. le Professeur F. Meunier du Muséum National d'Histoire Naturelle, dont l'expérience en histologie m'a été profitable, m'ont fait l'honneur de participer au jury de thèse en tant que rapporteurs et je les en remercie vivement.

De même, M. le Professeur E. Groessens du Service Géologique de Belgique, M. le Professeur P. Janvier du Muséum National d'Histoire Naturelle, et M. le Professeur J.-L. Mansy de l'Université de Lille ont accepté de faire partie du jury, ce dont je les remercie grandement. M. le Dr A. Blieck est associé au jury en tant que Directeur de thèse et je lui sait gré d'avoir relu le manuscrit.

Je remercie tous les membres du Laboratoire de Paléontologie pour leur sollicitude. Un tout particulier et chaleureux merci à Mme Candilier qui a été un soutien permanent. Je ne saurais oublier la gentillesse des autres tels que : M. Ballenghien, M. Cloutier, M. Coquel, Mme Delcambre, M. Loboziak, Mme Netter qui aidée de Melle Kowalski et de Mme Lefevre a assuré une partie de la frappe du manuscrit, Mme Roze, mais aussi les résidants du troisième étage : M. Caridroit, Mme Florent et M. Vachard.

Je remercie également M. Miconnet, M. Ferrière et M. Dégardin pour leurs marques d'amitié. Je dois à M. Waterlot d'avoir suivi ce cursus, qu'il en soit remercié. Pour leurs conseils et leurs aides, je remercie également M. Théry et M. Ricourt.

Ce travail n'aurait pu aboutir sans le concours de M. Carpentier dont l'humeur et l'humour agrémentent le discours et de M. Dorn.

Enfin, je remercie tous les membres du bâtiment des Sciences de la Terre : M. et Mme Rouzé pour leur entrain et leur gentillesse, les membres du Laboratoire de Sédimentologie et de Géodynamique ainsi que ceux du Laboratoire d'Hydrogéologie.

J'ai eu la chance de fréquenter l'Université libre des Sciences de Lille dont j'ai apprécié l'ambiance courtoise et chaleureuse.

Je ne saurais oublier les membres de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle dont certains font partie du jury qui ont été remercié en tant que tels, mais aussi ceux qui ont participé à rendre mon séjour au cours du D.E.A. très convivial voire familial. Je remercierai d'abord Mme Weber-Chancogne sans laquelle ce travail n'aurait pu aboutir, Mme Barta-Calmus, M. Battail, Mme Debrenne, Mme De Broin, M. Heyler, M. Lelièvre, M. Lemoine, M. et Mme Molin, Mme Poncy , Mme Poplin, M. et Mme Secqueville, Pierre-Yves, Saloua, Daniel ainsi que les membres des divers ateliers et les enseignants de Paris VII.

Le soutien moral de tous mes amis fait que j'ai pu persévéré dans la voie que j'ai choisie et je remercie : Didier, Anne, Sandrine, François, Nathalie, Stéphane, Isabelle...

Je remercie aussi les membres de ma famille qui ont participé à l'élaboration de la thèse. Je dois la liberté de choix de mon cursus à ma mère qui m'a constamment soutenue et fait confiance. Ma soeur, par l'intérêt qu'elle porte à mon travail m'a motivé.

Enfin Amar, par son soutien, ses conseils et son aide a permis l'aboutissement de ce document.

Je dédie ce manuscrit à Benjamin auquel j'ai volé du temps pour achever ce travail.

MICRORESTES DE VERTÉBRÉS DU PALÉOZOÏQUE SUPÉRIEUR DE LA MANCHE AU RHIN : BIODIVERSITÉ, BIOSTRATIGRAPHIE ET BIOGÉOGRAPHIE

Mots-clés : Ichthyolithes, Gnathostomes, Dévonien, Carbonifère, Boulonnais, Ardenne, biodiversité et histologie.

Résumé : Les ichthyolithes constituant les plus anciens représentants de nombreux taxa de Vertébrés, donnent des indications quant à l'histoire de l'évolution des êtres organisés. Leur enregistrement dans les niveaux allant du Dévonien supérieur au Carbonifère supérieur de la Manche au Rhin, donne des informations de différents ordres. Les fossiles, considérés comme des entités biologiques, dans le cadre de la systématique, ont fourni des données morphologiques et histologiques. Parmi les Holocéphales, les plus anciens indices de Chimaeridae proviennent du Namurien inférieur de Belgique. Plusieurs familles d'Eusélaciens sont reconnues telles que les Ctenacanthidae, les Phoebodontidae, les Hybodontidae, les Polyacrodontidae dont les plus anciens représentants se trouvent dans le Famennien de Belgique, les Protacrodontidae avec les plus anciens indices trouvés dans le Frasnien du Boulonnais, les Orodontidae, les Stethacanthidae, les Symmoriidae ayant leur premier enregistrement dans le Frasnien du Boulonnais et dans le Tournaisien de Belgique, les Eugeneodontidae et les Petalodontidae. Parmi les spécimens de la classe des Acanthodiens, le tissu externe hyperminéralisé des écailles datant du Famennien de Belgique est identifié comme étant de la ganoïne avec la découverte de tubercules. La classe des Ostéichthyens compte des représentants parmi les Actinoptérygiens (Stegotrachelidae, Gonatodidae, Elonichthyidae et Canobiidae) et les Sarcoptérygiens. L'ensemble de l'inventaire systématique fait état de cent-quarante-six taxa rangés au sein des groupes de Gnathostomes (Chondrichthyens, Acanthodiens, Actinoptérygiens et Sarcoptérygiens). Les fossiles dont la porosité des tissus influence la coloration par perminéralisation, enregistrent des transformations dues aux phénomènes de transport et de diagenèse. La distribution paléobiogéographique des faunes se situe dans la zone intertropicale et les Chondrichthyens semblent corroborer l'existence de courants marins dans le sens Est-Ouest et Sud-Nord au cours du Famennien et du Dinantien.

VERTEBRATE MICROREMAINS FROM THE UPPER PALEOZOIC BETWEEN THE CHANNEL AND THE RHINE RIVER : BIODIVERSITY, BIOSTRATIGRAPHY AND BIOGEOGRAPHY

Key-words : Ichthyoliths, Gnathostomes, Devonian, Carboniferous, Boulonnais, Ardenne, biodiversity and histology.

Abstract : Ichthyoliths, the most ancient trace of numerous vertebrate taxa, are important for the history of evolution. Their record in the Upper Devonian to the Upper Carboniferous between the Channel and the Rhine river, gives informations on systematics, biostratigraphy and palaebiogeography. Their systematics is founded on morphological and histological data. Among holocephalian chondrichthyans, the oldest Chimaeridae come from the Lower Namurian of Belgium. Several families of euselachians are detailed as Ctenacanthidae, Phoebodontidae, Hybodontidae, Polyacrodontidae (the oldest of which are in the Famennian of Belgium), Protacrodontidae (with their oldest remains in the Frasnian of Boulonnais, France), Orodontidae, Stethacanthidae, Symmoriidae (with their first appearance in the Frasnian of Boulonnais, France and in the Tournaisian of Belgium), Eugeneodontidae and Petalodontidae. Among acanthodian specimens, the hypermineralized external tissue of scales from the Famennian of Belgium is considered as ganoin after the discovery of tubercles visible in SEM micrographs. The osteichthyans comprise representatives of actinopterygians (Stegotrachelidae, Gonatodidae, Elonichthyidae and Canobiidae) and of sarcopterygians. The whole data base involves hundred and fourty six species. Some of these fossils, the tissular porosity of which influences the colour by permineralisation, register transformations due to phenomena of transportation and diagenesis. The palaeobiogeographical distribution of the fauna concentrates in the intertropical zone, and the chondrichthyans seem to corroborate the occurence of marine currents in East-West and South-North directions during the Famennian and the Dinantian in Belgium.

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

I. INTRODUCTION

A. HISTORIQUE

Le besoin de cataloguer les êtres vivants date au moins d'Aristote (384-322 av. J-C) qui a établi des classifications préparant celles de Linné (1707-1778) et de Cuvier (1769-1832). C'est Avicenne (980-1037) qui fut le premier commentateur d'Aristote et son impact en Europe concerna la minéralogie et la paléontologie. Averroès (1126-1198) contribua lui aussi à la divulgation des idées d'Aristote. Les premières observations biogéographiques sont dues à Albert de Bollstadt ou Albert le Grand (1193-1280) qui commenta lui aussi les écrits d'Aristote. La Renaissance voit le regain d'intérêt pour l'observation de la nature avec Léonard de Vinci (1452-1519) qui récuse le Déluge évoqué dans la Bible et Bernard Palissy (1510-1590) qui réfute la génération spontanée. Carl von Linné est le premier à avoir hiérarchisé le système de classification. L'apport de Lamarck (1744-1829) est indéniable quant à la systématique. Il publia "La Flore française" (1778) et fut le fondateur du transformisme après avoir étudié les invertébrés actuels et fossiles. Mais déjà Maupertuis (1698-1759) avait une pensée évolutionniste qui influença Diderot et Buffon (1707-1788). Ce dernier réfuta l'idée du Déluge et proposa un âge de 75000 ans pour la Terre. Quant à Cuvier, opposé à Lamark et à Geoffroy Saint-Hilaire, il bénéficiait de tous les honneurs. Malgré sa disgrâce actuelle face au darwinisme, sa démonstration de la "loi de corrélation des caractères" sur la sarigue de Montmartre et son "Discours préliminaire" (1812) restent célèbres. Dans cet ouvrage, son passage sur l'importance des fossiles en géologie fait l'apologie de la paléontologie : "Comment ne voyait-on pas que c'est aux fossiles seuls qu'est due la naissance de la théorie de la terre ; que, sans eux, l'on n'aurait peut-être jamais songé qu'il y ait eu dans la formation du globe des époques successives, et une série d'opérations différentes?" Parallèlement, Alcide d'Orbigny (1802-1827) fondait la paléontologie stratigraphique. Par la suite, Darwin (1809-1882) inclut la notion d'évolution que doit refléter la classification et c'est Gaudry (1827-1908) qui l'a introduite en France. Aujourd'hui et ceci depuis Hennig (1913-1976), les relations de parenté sont inhérentes aux classifications.

Louis Alexandre Agassiz (1807-1873), qui approuvait le système de Cuvier des créations successives, est considéré comme le fondateur de la paléoichthyologie (Fig. 1). En effet, il a réalisé la première étude méthodique des poissons fossiles européens. De plus, il a développé les applications de la paléontologie en stratigraphie, en paléoclimatologie, en paléogéographie et en paléoécologie (Gaudant, 1980).

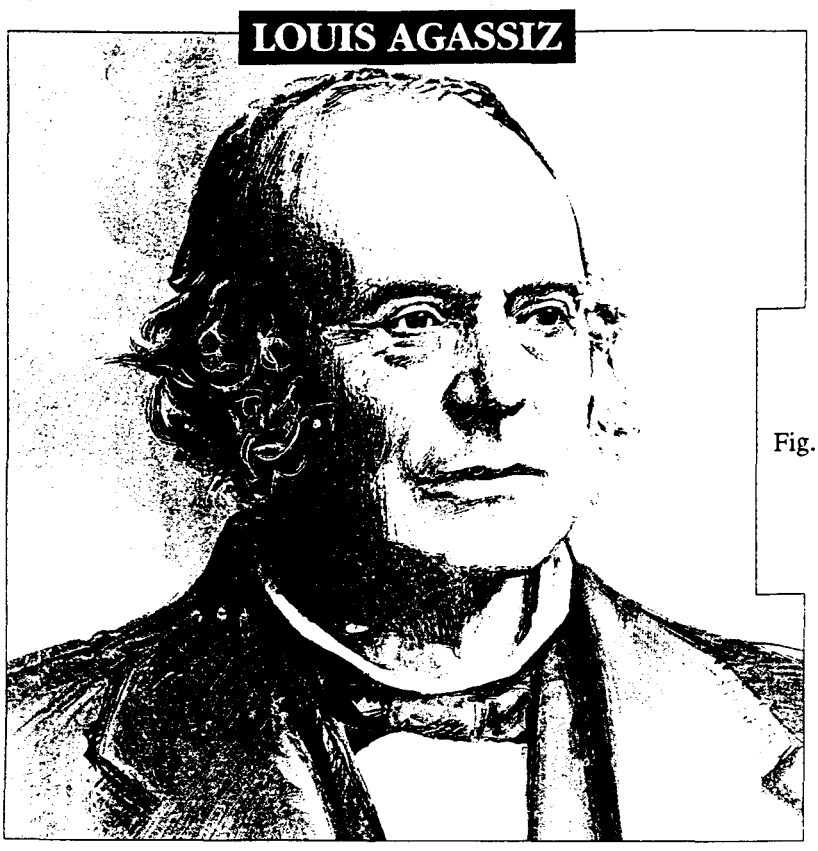


Fig. 1 - Portrait d'Agassiz (1807-1873).
Agassiz portrait (1807-1873).

Smith Woodward (1864-1944) contribua à l'étude des poissons fossiles en publiant son "Catalogue of the fossil fish in the British Museum (Natural History) London (1891). Avec minutie, Newberry (1873 et 1889), Newberry et Worthen (1866), St John et Worthen (1875 et 1883) ont répertorié les poissons fossiles, en particulier les microrestes d'Amérique du Nord. Leurs travaux, ainsi que ceux de Wells (1944) et de Gross (1973) auquel a été consacré un Symposium (Fig. 2), constituent autant de références dans l'étude des microrestes de Vertébrés inférieurs.

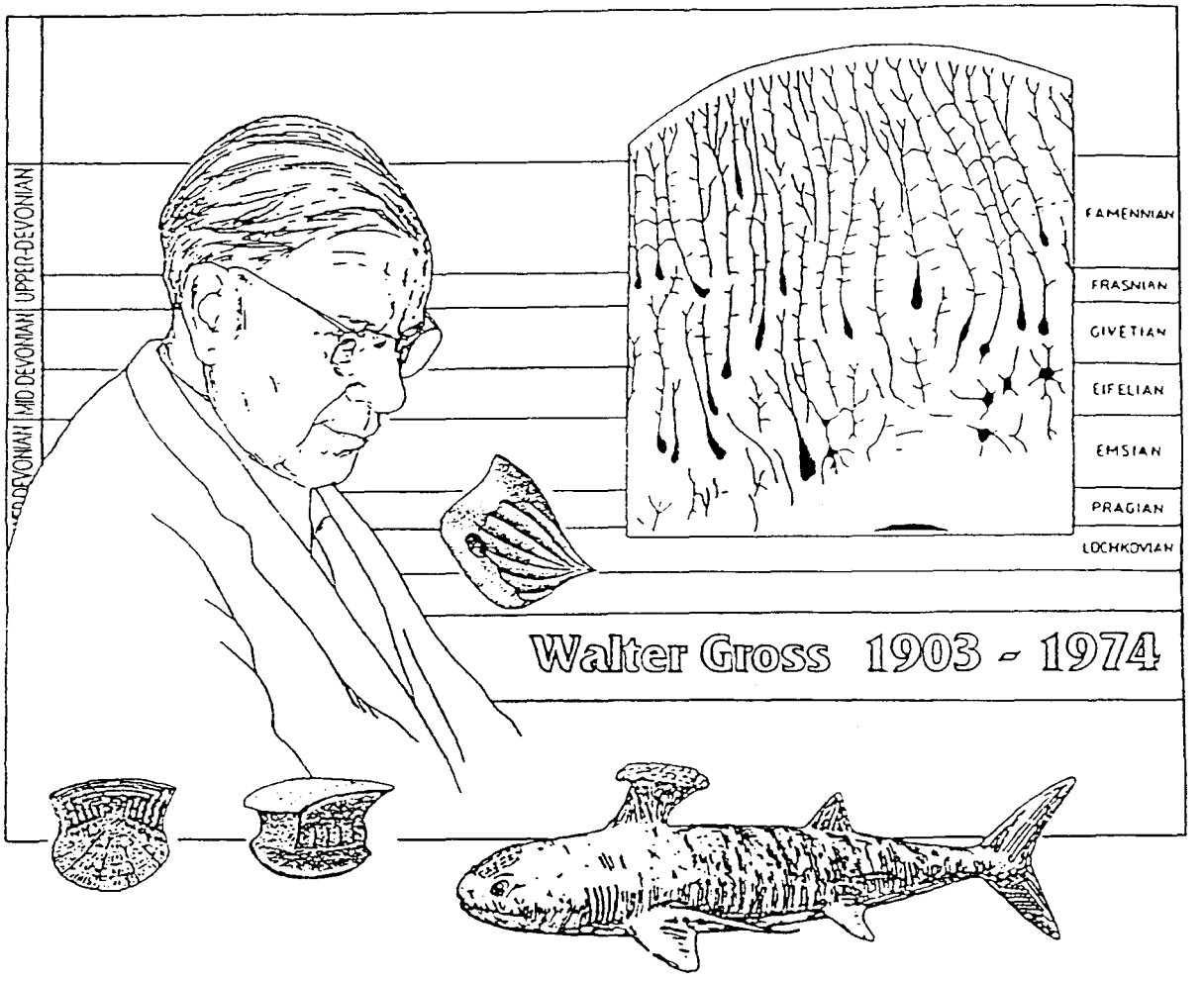
Dans les terrains sédimentaires du Dévonien et du Carbonifère, la présence de Vertébrés est décelée soit par des macrorestes soit par des microrestes tels que les écailles, les dents et les lépidotriches. Buckland et de la Bèche semblent avoir été les premiers à créer le terme "ichthyodorulites" pour décrire "tous les débris de poissons" (*in* De Koninck, 1878, p. 65). A l'instar d'Agassiz (1844), De Koninck (1878) et Demanet (1941) utilisaient ce terme pour décrire, en général, des aiguillons de Chondrichthyens. Dans l'étude présentée ici, je parlerai soit de microrestes de Vertébrés, permettant d'évoquer la taille des objets d'étude, soit "d'ichthyolites", ancien terme qui préjuge de la nature des restes.

THE GROSS SYMPOSIUM

SCIENTIFIC SESSIONS: ABSTRACTS

Institut und Museum für Geologie und Paläontologie.

Göttingen, Germany: August 4-6, 1993



328

IUGS UNESCO

PALAEOZOIC MICROVERTEBRATES

SUBCOMMISSION FOR

DEVONIAN STRATIGRAPHY JOINT MEETING

Edited by: Susan Turner

Fig. 2 - Affiche pour le "Gross Symposium", Göttingen, 1993.
Poster for " the Gross Symposium", Göttingen, 1993.

L'abondance des travaux géologiques et le cadre biostratigraphique dans le Paléozoïque du Nord de la France et de la Belgique m'ont incitée à prendre un sujet local. Une première prospection dans les collections a d'abord été effectuée puisque les chercheurs travaillant sur les Conodontes ont souvent signalé des microrestes de Vertébrés. L'existence de collections déjà dégagées justifiait une étude plus approfondie. C'est ainsi que j'empruntai celle qui a été déposée par E. Groessens au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), une autre qui a été prêtée par N. Mouravieff et enfin une partie de la collection Crochard initialement propriété du Service Géologique de Belgique puis achetée par l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

Un programme international de corrélation géologique (PICG) de l'UNESCO s'est mis en place sous l'égide de S. Turner, A. Blieck et G. C. Young pour l'étude des restes de Vertébrés paléozoïques. Son but est de créer une base de données des microrestes paléozoïques afin d'aboutir à des corrélations biostratigraphiques, paléoécologiques et paléobiogéographiques. La première réunion formelle du PICG 328 "Palaeozoic Microvertebrates" a eu lieu à Miguasha (Québec) le 11 juin 1991 au cours de laquelle Susan Turner du Queensland Museum de Brisbane (Australie) a été élue directrice du projet. A la suite de W. Gross, T. Ørvig, V. Karatajute-Talimaa, S. Turner, T. Märss, Y. Valiukevicius... l'inventaire des microrestes va pouvoir s'enrichir du fait d'un grand nombre de prospecteurs dans le monde et aboutir à un atlas des microrestes de Vertébrés. La thèse présentée ici s'intègre dans le cadre de ce programme.

B. MÉTHODES D'ÉTUDE

1. Origine des échantillons

Les récoltes sporadiques de microrestes de Vertébrés trouvés dans les résidus d'attaque acide des Conodontes nécessitaient une étude.

L'excursion organisée au cours du "Palaeontological Association Field meeting" en 1976 a permis à N. Mouravieff (Louvain-la-Neuve, Belgique) de récolter des échantillons dans le Boulonnais (France). La détection de restes de poissons après attaque acide l'a amené à me confier son matériel daté du Givétien supérieur au Frasnien. Les microrestes sont enregistrés dans les collections de l'Université des Sciences et Technologies de Lille à Villeneuve d'Ascq, sous le sigle C. V. U. L. (Collection de Vertébrés de l'Université de Lille).

E. Groessens a échantillonné dans la carrière de Rance (Belgique) alors que celle-ci était exceptionnellement exondée. La découverte d'un niveau noduleux riche en restes de Vertébrés à l'extrême base du Famennien l'a convaincu d'en remettre un échantillon au

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris qui me l'a prêté. D'autres échantillons ont été prélevés à Modave (Belgique) dans le Famennien, le Viséen et le Tournaisien.

Les restes datés du Namurien inférieur de Seilles (Belgique) ont été isolés à partir d'un sondage effectué dans la vallée de la Meuse par le Service Géologique de Belgique. Ils m'ont été remis par D. Nolf de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

Lors d'une sortie sur le terrain dans l'Avesnois (Ferrière-la-Petite), un échantillonnage a pu être réalisé dans diverses carrières. A l'instar de R. Conil, les échantillons ont été récoltés en repérant les séquences du Tournaisien et du Viséen.

2. Technique d'extraction des microrestes

Les échantillons concassés sont répartis dans des bocaux avec de l'acide formique à 10% additionné de phosphate tricalcique durant 6 à 8 heures. On prélève les parties grossières non dissoutes et on effectue un lavage à l'eau. La fraction argileuse surnageante est éliminée. Au fond du bocal restent les fractions les plus lourdes. Le résidu est tamisé à l'aide de trois tamis SAULAS en toile acier-inox de diamètres 800, 250 et 50 µm. Après séchage, ces trois fractions sont triées à l'aide d'une aiguille montée sous une loupe binoculaire.

3. Montage du matériel

Le prélèvement des microrestes se fait à l'aide d'un pinceau très fin, imbibé d'eau. Trois méthodes pour fixer le matériel sur un support ont été testées.

- L'utilisation de vernis à ongle incolore sur des rivets ou des plots est l'une des solutions. Un vernis à ongle rouge aurait été préférable car plus conducteur (Mme Weber-Chancogne, com. orale). Un peu d'acétone dans une boîte de pétri permet une dissolution du vernis dans lequel s'enfonce l'élément à monter. L'inconvénient du vernis réside dans l'empâtement des pièces basales des microrestes mais aussi dans son séchage trop rapide qui interdit toute retouche en cas d'absorption trop abondante par la pièce osseuse.

- Le scotch double-face assure le maintien correct des pièces, mais il est difficile de les en détacher.

- Enfin, j'ai préféré utiliser la gomme adragante. Elle se présente sous la forme d'une poudre soluble dans l'eau. Une goutte suffit à fixer l'écaille ou la dent. Son utilisation est aisée quand il s'agit de retourner les pièces. Donc, après avoir fixé les éléments sur une lame de verre, on colle cette dernière avec du scotch double-face sur un support (pièce de 20 centimes par exemple) que l'on peut facilement stocker dans de

petites boîtes. Les supports tels que les plots et rivets nécessitent, quant à eux, l'utilisation d'un montage particulier.

L'observation au microscope électronique à balayage exige une métallisation de la surface des échantillons soit à l'or soit à l'or-palladium.

4. Confection de lames minces

L'étude des microrestes serait incomplète si, outre leur aspect morphologique, n'était abordée leur histologie. Cependant, il existe des limites aux données histologiques puisque des structures similaires ayant même fonction peuvent se retrouver dans des groupes différents par évolution parallèle (Halstead, 1974). Le détail des tissus qui constituent les écailles, les dents et les lépidotriches n'est observable qu'en lame mince (réalisée dans le cas d'un matériel abondant). Pour cela, on inclut l'objet d'étude dans une résine polyester (Sody 33/3) qui se polymérise au contact d'un catalyseur (Sody 33c) et d'un accélérateur (Sody 33c). Une des faces est sciée et polie. Elle est ensuite fixée sur une lame de verre à l'aide d'une goutte de résine epoxy Araldite AY10310 avec un durcisseur HY9562. On polit l'autre face jusqu'à obtenir une épaisseur d'environ 30 µm.

L'observation au microscope photonique se fait dans des conditions diverses (lumière naturelle, lumière polarisée et analysée, utilisation de lames auxiliaires).

5. Particularité des microrestes

Outre les Conodontes, les résidus d'attaque acide fournissent des microrestes de Vertébrés. Des corrélations biostratigraphiques sont alors envisageables.

La difficulté majeure d'un tel matériel est de l'insérer dans une nomenclature binomiable traditionnelle. La description codée mise en place par Doyle *et al.* (1974), puis par Tway et Zidek (1982), a été écartée car elle n'intègre pas les relations phylogénétiques. La plupart du temps le choix d'une nomenclature ouverte a été adopté.

L'intérêt des microrestes est indéniable quant à la phylogénie des groupes considérés. En effet, les plus anciens représentants d'un grand nombre de taxa se présentent sous forme d'écailles et/ou de dents qu'il est parfois difficile de distinguer. De même, pour les os couvert d'odontodes (tubercules avec une cavité pulpaire) et/ou de dents, la limite entre les deux ne peut être résolue dans le cadre de la proposition d'Ørvig (1977, p. 68) qui stipule que l'on peut les séparer d'après leur position! C'est un argument peu fiable quand il s'agit de microrestes isolés.

L'autre critère énuméré -la présence de dentine- est un caractère commun aux dents et aux écailles pour certains groupes comme les Sélaciens et les Actinoptérygiens.

6. Présentation des résultats

Les coupes histologiques sont présentées avec la photographie et le dessin interprétatif correspondant à l'observation en lumière naturelle et en lumière polarisée-analysée. Un certain nombre de lames minces ont été photographiées en couleur car elles ont été observées avec une lame teinte sensible.

Les dessins ont été réalisés soit à la chambre claire soit par superposition de la photographie.

Dans la partie systématique, chaque microreste est présenté de la façon suivante :
Matériel de référence : nombre d'écailles ou de dents publiées, n° de catalogue (n° de photo), collection.
Localisation et formation : n° d'échantillon, carrière, localité, ville (pays). Formation, étage, zone de Conodontes.
Significations des différentes abréviations pour les collections :
- CVUL : collection de Vertébrés de l'Université des Sciences et Technologies de Lille.
- MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- IRSNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.

Les légendes des planches sont présentées comme suit :
N° de figures pour un même spécimen, nom de genre ou de famille ou autre, nature du spécimen, collection, n° de collection. Vue, n° de photo. N° d'échantillon, carrière, localité, ville (pays). Formation, étage, zone de Conodontes.

II. PRESENTATION DES GROUPES ZOOLOGIQUES

En systématique zoologique, les poissons n'ont constitué pendant longtemps qu'une seule classe. C'est Stensiö (1925) qui a distingué les Agnathes des Gnathostomes d'après l'observation de leurs arcs viscéraux. A la suite de nouvelles découvertes, l'opposition entre Agnathes et Gnathostomes, au sein des Vertébrés, ne semble plus justifiée puisque les Agnathes ne sont plus considérés comme un groupe monophylétique. Ainsi, les Lamproies seraient plus proches des Gnathostomes que des Myxines. Pour un certain nombre de caractères, l'aspect dérivé ou primitif est connu. Mais il reste des incertitudes quant au squelette dermique, entre autres. On ne connaît pas quel est, de l'os cellulaire ou acellulaire, l'état primitif. Pour Halstead (1974), l'os acellulaire des poissons téléostéens modernes aurait évolué à partir d'une variété d'os cellulaire. La même question se pose en ce qui concerne la micromérie et la macromérie (Forey et Janvier, 1993).

Au sein des Gnathostomes sont rencontrés les Chondrichthyens, les Acanthodiens, les Actinoptérygiens, et les Sarcoptérygiens.

Le groupe des Chondrichthyens compte des représentants actuels parmi lesquels on trouve les requins. Par contre, les Acanthodiens constituent un groupe uniquement fossile. Les Actinoptérygiens renferment l'un des groupes de poissons les plus représentés actuellement : les Téléostéens. Quant aux Sarcoptérygiens, ils ne comptent encore que quelques représentants. Un récent cladogramme illustre les relations phylogénétiques entre les différents groupes (Fig. 3).

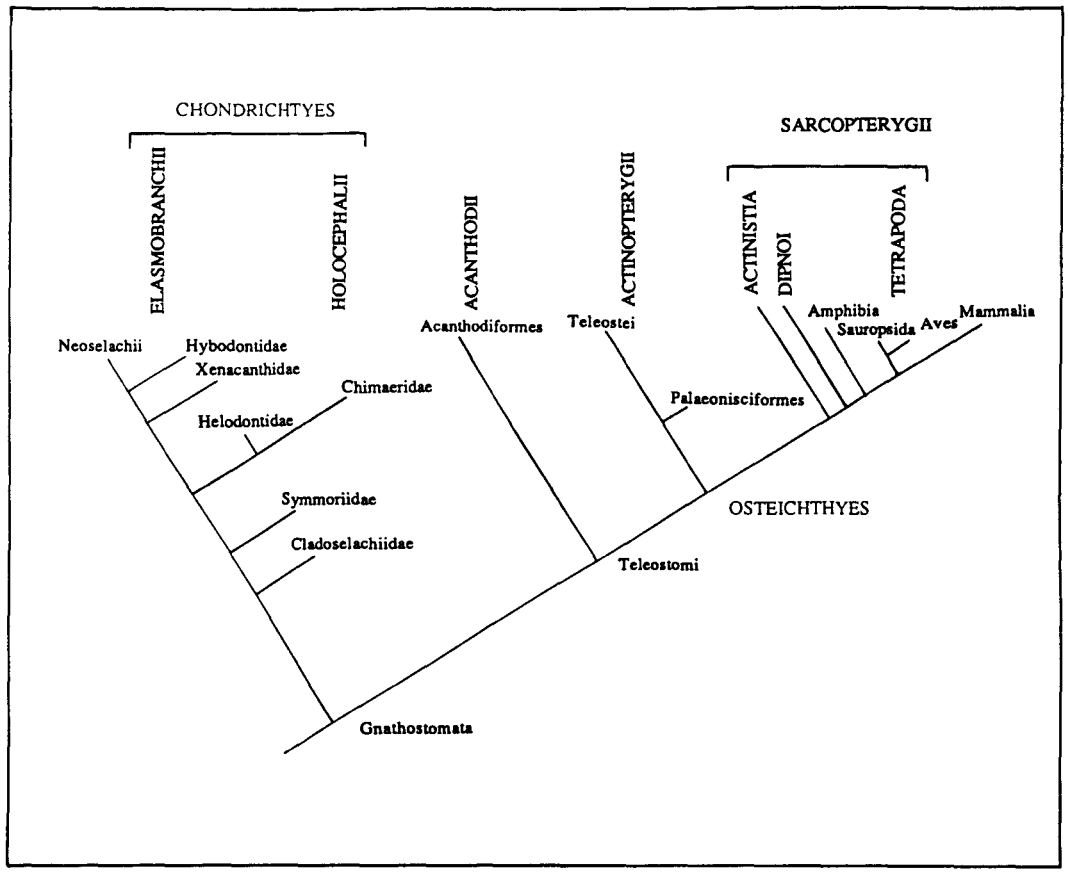


Fig. 3 - Cladogramme des Vertébrés Gnathostomes (d'après Schultze, 1990 modifié d'après Cloutier, comm. orale).
Gnathostome vertebrates cladogram (after Schultze, 1990 modified after Cloutier, oral comm.).

A. LES CHONDRICHTHYENS

1. Généralités

Le terme de Chondrichthyens vient des mots grecs khondros = cartilage et ikhthys = poisson. Longtemps considérés comme des poissons cartilagineux sans os, ils auraient plutôt perdu la capacité d'ossification puisque des traces d'os périchondral tapissant le cartilage calcifié chez la roussette ont été mis en évidence (Peignoux-Deville et Janvier, 1984). Il existe environ 850 espèces actuelles de Chondrichthyens, dont 370 requins, 450 raies et une trentaine de chimères. Les requins et les raies représentent les Sélaciens (Selachii s.l.) tandis que les chimères constituent le groupe des Holocéphales. La couche de cartilage calcifié prismatique tapissant le cartilage de l'endosquelette et la présence de claspers pelviens sont des apomorphies de Chondrichthyens.

Au sein des requins existe la famille des Chlamydoselachidae qui présente des caractères plésiomorphes et, en particulier, des dents de type cladodonte comparées à celles de *Cladoselache* (Dévonien supérieur). Outre une couche externe de tissu hypercalcifié, la dent de *Chlamydoselachus* est constituée d'une cavité pulpaire interne à partir de laquelle rayonnent des tubules de dentine, et d'une base osseuse ponctuée de petites cavités. Elle est reliée à la mâchoire par des fibres de Sharpey. Le composé minéral principal est l'apatite et la protéine contenue dans les tissus durs de la dent, du collagène (Goto & Hashimoto, 1976). L'étude de la formation des tissus a permis d'établir un ordre dans leur apparition. Ainsi se formerait, en premier lieu, la matrice de l'émail, puis la prédentine ; interviendrait ensuite la calcification de l'émail, et enfin de la dentine et de la couche basale (Goto & Hashimoto, 1977). *Chlamydoselachus anguineus* vit dans les zones abyssales des côtes japonaises et sur les côtes atlantiques d'Europe méridionale et d'Afrique.

Les autres Chondrichthyens occupent des niches écologiques diversifiées allant des eaux chaudes des tropiques aux eaux froides des pôles et des profondeurs abyssales jusqu'aux eaux douces (quelques espèces chez les Bathoïdes en Inde, en Chine et au Mexique).

Les requins par leur fonction de prédateurs se placent au sommet de la chaîne trophique en milieu aquatique. Il existe aussi des espèces planctivores. Ces animaux ont développé des stratégies de reproduction élaborées telles que l'ovoviviparité et la viviparité. Leur système sensoriel diversifié comprend un élément unique dans le règne animal : les ampoules de Lorenzini. L'ensemble des caractères plésiomorphes qu'ils présentent en fait des Gnathostomes "primitifs", mais un certain nombre d'acquis tels que la placentation, le développement du cervelet et la régulation osmotique les fait considérer comme des animaux bien adaptés (Séret, com. orale).

2. Les structures minéralisées des Chondrichthyens actuels

Les microrestes de Chondrichthyens ont un rôle important dans l'histoire du groupe car ce sont en général les seules parties conservées après leur mort.

Le revêtement dermique est constitué de denticules ou écailles dont l'origine et la structure sont identiques à celles des dents. Il s'agit d'un cône creux de dentine d'origine dermique entourant une cavité pulpaire ; à la surface, on trouve une couche de tissu émailloïde. La racine des odontodes est un type de dentine ressemblant à de l'os spongieux appelé dentine trabéculaire (*sensu* Röse, 1898) ou ostéodentine (*sensu* Ørvig, 1951)[*in* Zangerl, 1981]. Les chimères n'ont que quelques denticules essaimés sur la tête, le dos et les appendices des mâles (Blot, 1969).

Pendant longtemps l'origine et la nature de la superficie des écailles et des dents ont été controversées. Pour certains auteurs, elle était d'origine dermique : la couche superficielle aurait été une vitrodentine plus compacte que l'orthodentine et dépourvue de fibres de Tomes. Pour d'autres, ce serait un émail vrai d'origine épidermique (Sire, 1989 ; Lund, 1986). La dernière hypothèse semble être celle qui est retenue.

Les biologistes utilisent les dents pour déterminer les espèces. La morphologie des dents apparaît comme un bon critère de détermination. A la différence des poissons osseux, les dents ne sont pas implantées dans des alvéoles des mâchoires mais dans des gencives charnues. Leur particularité est leur mode de remplacement. La denture des Sélaciens est polyphyodonte. Plusieurs rangées de dents peuvent être fonctionnelles ; elles sont remplacées par les suivantes.

Alors que des déterminations d'âge individuel sont possibles sur les dents et les écailles d'Ostéichthyens (Ombredane & Baglinière, 1992), le mode de remplacement de la denture et du revêtement dermique des Sélaciens implique d'utiliser d'autres parties comme les vertèbres pour déterminer l'âge des individus (Meunier, 1991).

Quelques observations du rythme de remplacement chez le requin-citron ont été réalisées en aquarium. Ainsi un individu d'un mètre remplace sa première rangée de dents tous les huit jours environ. Sur des requins plus grands, les temps de remplacement sont de l'ordre de six à douze mois. La production peut donc atteindre plusieurs milliers de dents au cours de sa vie (Séret, comm. orale). Il est donc virtuellement plus facile de trouver des restes de Chondrichthyens par rapport aux autres poissons.

3. Chondrichthyens fossiles

Les Holocéphales peuvent avoir des dents séparées comme chez les Elasmobranches mais aussi des dents fusionnées à remplacement lent (Moy-Thomas & Miles, 1971). La surface des dents de type broyeur des Holocéphales est perforée. Les

trous constituent l'intersection des extrémités distales des tubes de la cavité pulpaire entre les "doigts" de dentine tubulaire, avec la surface coronale. Pour Patterson (1968 ; *in* Zangerl, 1981), le manteau externe de l'orthodentine et la couche superficielle de vitrodentine manquent toujours. L'abrasion mécanique ne serait pas la seule responsable de cette absence. En effet, les Chondrichthyens paléozoïques auraient eu des concentrations d'acide chlorhydrique plus importante que celles des actuels (Budker, 1971 *in* Zangerl, 1981). Le rejet des substances difficiles à digérer comme les dents, les écailles, les coquilles... de leurs proies sous forme de "pellet" aurait été accompagné d'acide corrosif pour le tissu superficiel des dents et l'aurait rendu vulnérable à l'usure mécanique (Zangerl, 1981, p. 9). Pour Bendix-Almgreen et Radinsky (*in* Moy-Thomas & Miles, 1971), la dentine tubulaire n'est pas un bon critère taxonomique. Chez les Holocéphales du Paléozoïque, la base de la dent est le plus souvent formée par des couches de tissu acellulaire épais appelé dentine trabéculaire (Moy-Thomas & Miles, 1971).

Bien que les cartilages se chargent en carbonate de calcium et en phosphate tricalcique, il n'existe pas de structure osseuse du squelette des Chondrichthyens. Aussi au cours de la fossilisation, les parties les plus aisément conservées sont les constituants hyperminéralisés tels que les dents et les écailles. Celles-ci ont ainsi un rôle privilégié dans la connaissance du groupe. Pour Herman (1977), il est possible de mettre en évidence des critères évolutifs à partir de la morphologie des dents de requins qui est un bon critère de détermination spécifique. En outre les taux élevés d'évolution et de renouvellement chez les requins justifient leur utilisation en stratigraphie. Les plus anciens restes connus sont représentés par les écailles de *Mongolepis rozmanae* Karatajute-Talimaa *et al.* (1990) constituées de plusieurs odontodes et récoltées dans le Silurien inférieur de Mongolie. L'écaille placoïde des Néosélaciens actuels (un seul odontode non croissant) pourrait illustrer l'état dérivé. Mais on trouve des écailles placoïdes dès le Silurien supérieur en Asie Centrale : *Elegestolepis grossi* Karatajute-Talimaa (1973). Dans l'état actuel des connaissances, les deux états sont donc apparus de manière pratiquement contemporaine. Chez les Chondrichthyens fossiles, Reif (1982) définit trois types d'écailles : placoïde, hybodontide et cténacanthide (rappelés *in* Derycke, 1992). Dans une publication récente, Karatajute-Talimaa (1992) affine ces différents types et propose neuf modèles d'écailles pour les Chondrichthyens siluriens et dévoniens (Fig. 4).

L'évolution du mode de vascularisation de la racine dentaire des Néosélaciens a fait l'objet de nombreux travaux (Casier, 1947, 1959, 1961) et l'utilisation de ce critère peut amener à une diagnose générique. Dans un travail précédent (Derycke, 1992), j'ai utilisé la terminologie de Casier pour décrire les bases des dents. Dans ce travail, je les décrirai sans préjuger de leur appartenance aux types de Casier si ce n'est pour le dispositif le plus ancien dit anaulacorhize au sens de Casier (1947) ; les termes descriptifs sont repris dans les figures 5, 6 et 7.

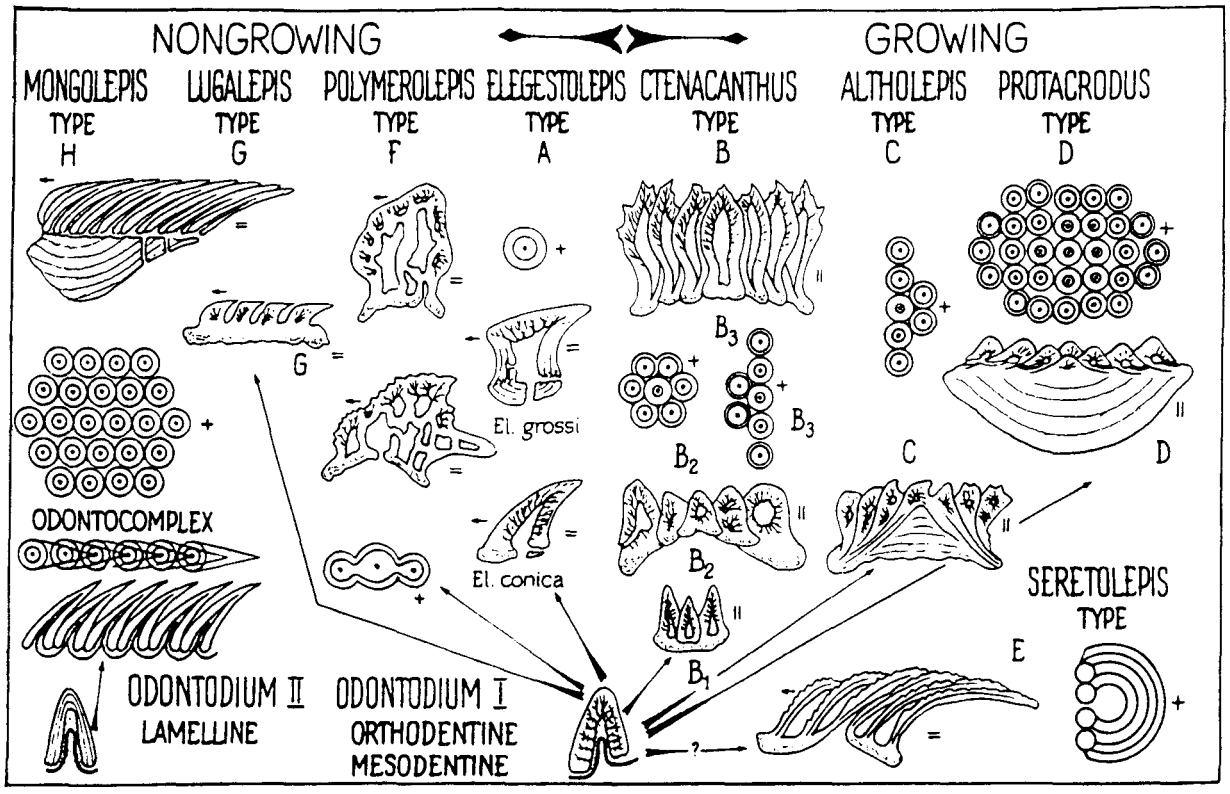


Fig. 4 - Modèles d'écailles pour les Chondrichthyens siluriens et dévoniens (Karatajute-Talimaa, 1992).
Scales models for Silurian and Devonian chondrichthyans (Karatajute-Talimaa, 1992).

Déjà en 1947, Casier considérait la base comme présentant des caractères spécifiques plus déterminants que ceux de la couronne. Les idées avancées par Ginter (1993) quant aux relations phylogénétiques entre les dents des différentes familles de Chondrichthyens ne peuvent être prises en compte. En effet, elles sont issues de remarques morphophénétiques plus que d'une analyse stricte des synapomorphies.

4. Historique

Des restes de Chondrichthyens dans le Marbre noir de Denée (Viséen, Belgique) ont été signalés par Pruvost (1922). Puis, une étude de la faune et en particulier de *Denea fournieri* a été publiée (Fournier et Pruvost, 1928). D'autre part, Demanet (1938, 1941) a signalé des aiguillons de *Listracanthus* et des dents de *Cladodus* au Dinantien/Namurien. De Koninck (1878) a décrit un grand nombre de restes de Sélaciens et a créé les familles des Orodontidae, des Psammodontidae et des Cochliodontidae dans le Dinantien. Lehman (1973) a publié, outre un Placoderme, quelques microrestes : une dent Cochliodonte (Tournaisien), une écaille Ostéolépiforme (Frasnien), une écaille Paléoniscide (Frasnien) et des écailles de Dipneustes (Givétien). La littérature "régionale" au sens large traite plus des Chondrichthyens méso- et cénozoïques (Leriche, 1931 ; Casier, 1947 ; Herman, 1977) que des formes du Paléozoïque.

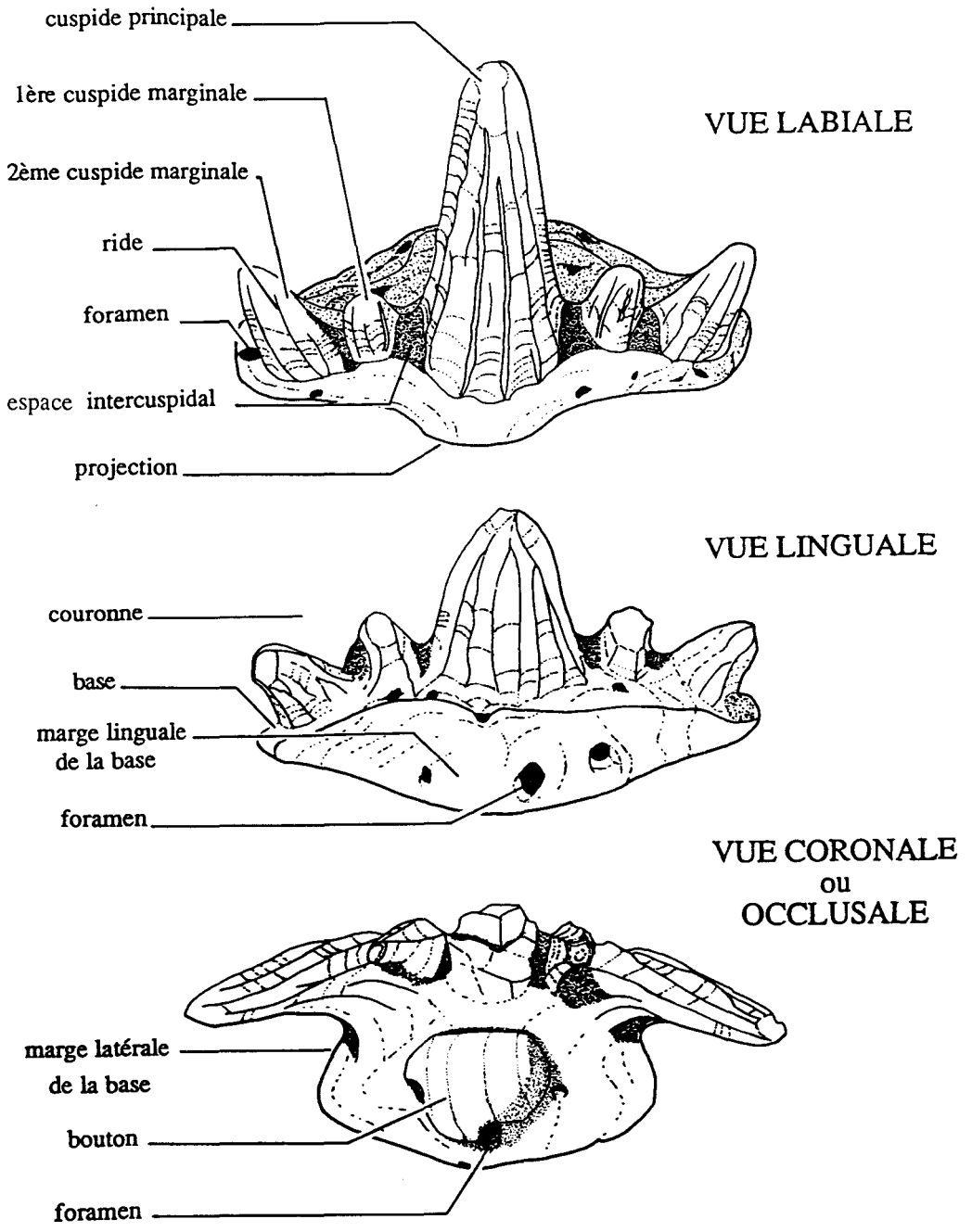


Fig. 5 - Termes descriptifs des dents "cladodontes" de Chondrichthyens sur des dessins sans échelle (vues labiale, linguale et coronale).
Drawings, without scale, showing descriptive terms of chondrichthyan "cladodont" teeth (labial, lingual and crownal views).

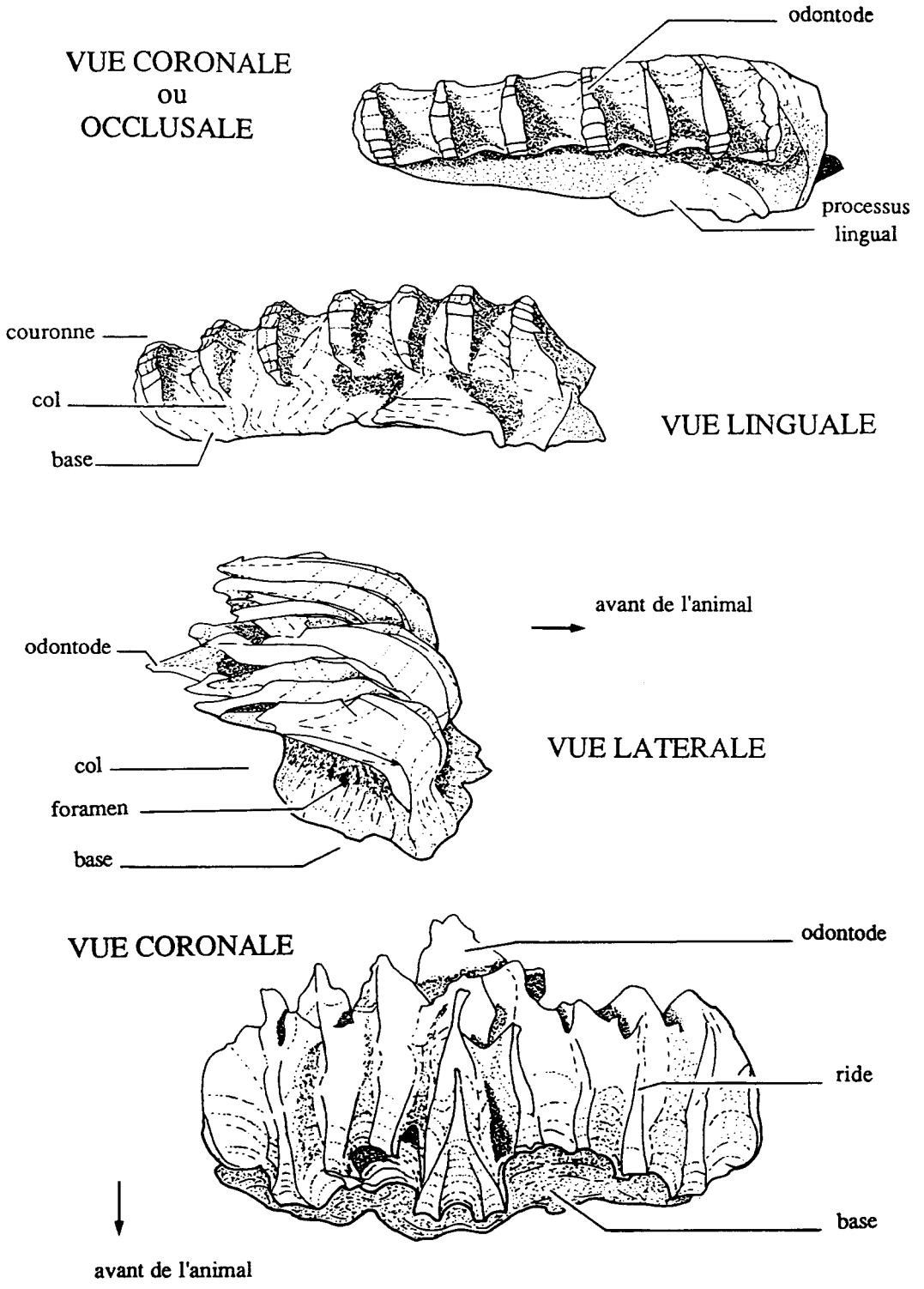


Fig. 6 - Termes descriptifs des dents de Caseodontoidea (vues coronale et linguale) et des écailles de *Ctenacanthus* (vues latérale et coronale) sur des dessins sans échelle.
Drawings, without scale, showing descriptive terms of Caseodontoidea teeth (crownal and lingual views) and of Ctenacanthus *scale (lateral and crownal views).*

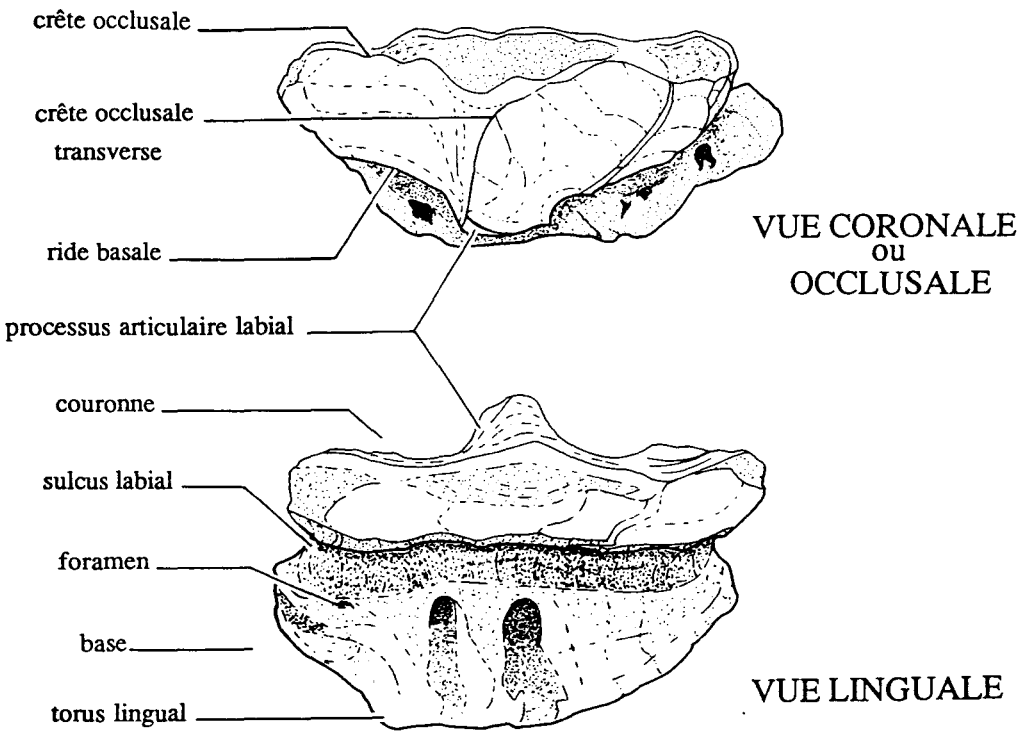


Fig. 7 - Termes descriptifs des dents de *Lissodus* (d'après Soler-Gijon, 1993) sur des dessins sans échelle (vues coronale et linguale).
Drawings, without scale, showing descriptive terms of Lissodus *(after Soler-Gijon, 1993) (crownal and lingual views).*

B. LES ACANTHODIENS

1. Généralités

Les Acanthodiens constituent l'un des plus anciens groupes de Gnathostomes. Ils sont exclusivement d'âge paléozoïque. Ils sont généralement de petite taille (10-30 cm) et ornés de longs aiguillons situés à l'avant des nageoires paires et impaires, mais quelques espèces peuvent avoisiner un mètre de long (*Acanthodes* du Permien). C'est de ce dernier caractère qu'ils détiennent leur nom qui vient des mots grecs akantha = épine et eidos = forme. Déjà, Miles (1973) rapprochait les Acanthodiens des Ostéichthyens ; on les considère maintenant comme des groupes-frères (Fig. 3).

Estimés comme des nageurs de moyennes eaux et de surface, ils sont supposés avoir eu une vessie natatoire fonctionnant comme un organe hydrostatique. Leur mode de vie pourrait expliquer leur rapide extension puisque leurs prédateurs potentiels considérés comme des animaux benthiques, étaient confinés sur les fonds. De plus, la présence d'aiguillons devait rendre difficile leur absorption par les requins et les poissons osseux.

Cependant, on a retrouvé un Palaeoniscoïde (Actinoptérygien) avec un *Acanthodes* complet dans la cavité de son corps (Traquair, 1879 *in* Moy-Thomas & Miles, 1971). La colonne vertébrale des Acanthodiens retient une notochorde non étranglée, condition primitive chez les Gnathostomes. Cela suggère une nage à la manière des anguilles. Les aiguillons jouaient un rôle hydrodynamique et stabilisateur en eaux agitées (Gregory et Raven, 1941 ; Westoll, 1945, 1958 *in* Moy-Thomas & Miles, 1971).

2. Morphologie des microrestes d'Acanthodiens

Les plus anciens restes d'Acanthodiens sont constitués par des écailles datant du Llandovery des Pays Baltes : *Gomphonchus* aff. *G. sandelensis* (Märss, 1986, p. 80).

Le corps de ces Gnathostomes est couvert d'un chagrin caractéristique dont les éléments sont étroitement ajustés mais jamais imbriqués (Moy-Thomas & Miles, 1971).

Les écailles du corps sont minuscules, tandis que celles de la tête sont soit plus grosses, soit représentées par de petites plaques (tesserae). Elles sont composées d'une couronne rhombique ornée ou non et d'un col plus ou moins étranglé la séparant de la base bombée (Fig. 8). Elles se développent par apposition de zones concentriques continues. En plus de leur disposition des écailles en rangée, leur croissance centrifuge constitue un des caractères que partagent les Acanthodiens avec les Ostéichthyens.

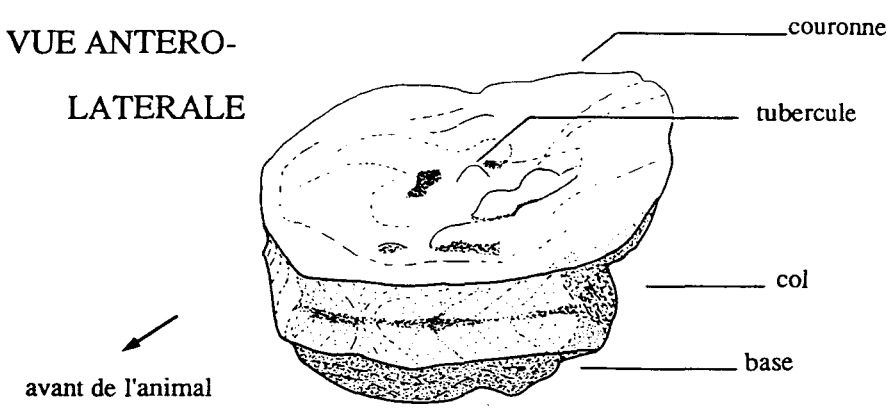


Fig. 8 - Termes descriptifs d'une écaille d'Acanthodien (vue antéro-latérale) sur un dessin sans échelle.
Drawing, without scale, showing descriptive terms of an acanthodian scale (antero-lateral view).

On ne trouve pas systématiquement de dents chez tous les groupes d'Acanthodiens. Mais quand elles existent, elles peuvent se présenter sous trois formes différentes : des dents simples, des spirales dentaires ou des dents fusionnées aux os dermiques de la joue (Denison, 1979).

3. Histologie des microrestes d'Acanthodiens

La partie externe des dents est le plus souvent composée d'orthodentine dont les tubules sont rayonnants vers la surface. Pendant la croissance, la cavité pulpaire interne se remplit de dentine trabéculaire contenant un plexus de canaux vasculaires ou pulpaires. Les écailles sont constituées de couches concentriques d'os et de dentine ; elles ne présentent pas de cavité pulpaire, ce qui les différencie des écailles de Thélodontes et de Sélaciens (Moy-Thomas & Miles, 1971). Pour Ørvig (1967), on trouve chez les Acanthodiens de l'émail et de la mésodentine. De plus les fibres du derme rentrent dans la base et passent dans l'émail, on parle alors de tissu périodontal.

Les écailles d'Acanthodiens croissent par apposition de couches concentriques englobant les précédentes et ceci à partir de l'écaille embryonnaire ou primordium (Moy-Thomas & Miles, 1971). Il s'agit d'un mode de croissance en pelure d'oignon comme chez les Actinoptérygiens (Gross, 1966, 1973), considéré comme un caractère plésiomorphe des Gnathostomes (Gardiner, 1984). Il semble que la croissance des écailles se réalisait tout au long de la vie du poisson, à l'inverse de ce qui se passe chez les Chondrichthyens. Pour certains auteurs, il existe un développement hétérogène du revêtement pour différentes parties du corps (Watson, 1937 *in* Moy-Thomas & Miles, 1971). Les écailles sont traversées par un système complexe de canaux vasculaires. On y distingue les canaux radiaires, concentriques, ascendants et en arcade (Denison, 1979). Des écailles dermiques sans canal basal et un canal radiaire pouvant émerger à la surface de l'écaille constituent des caractères propres aux Acanthodiens (Gagnier, 1989). La base, en forme de pyramide, montre sa partie inférieure convexe et le haut fiché dans la couronne. Les lamines concentriques de la base, continues avec celles de la couronne correspondent aux zones de croissance. La base est constituée d'os cellulaire ou acellulaire suivant les espèces (Denison, 1979). Il existe deux types de fibres dans la base : les fibres radiaires (Ørvig, 1967, p11) quelquefois appelées fibres de Sharpey (Gross, 1971) jouant un rôle d'attache, et les fibres circulaires (Gross, 1971). Selon Ørvig (1967, p 13), ces deux types de fibres ne coïncident pas avec les zones de croissance. La couronne est composée de couches de mésodentine comme chez certains Thélodontes ou de dentine. Sur le haut de la couronne, on distingue un type de tissu hyperminéralisé (émailloïde) différent de la dentine située à la hauteur du col (Denison, 1979).

Deux grands types d'écailles ont été distingués d'après leur histologie (Gross, 1947 ; Ørvig, 1951, 1967 a et b *in* Moy-Thomas & Miles, 1971). Le type *Nostolepis* est constitué d'une couronne de tissu dentaire (mésodentine ; Ørvig, 1967) pénétrée par des canaux vasculaires renfermant des espaces cellulaires, et d'une base d'os cellulaire . Par contre, le type *Acanthodes* comprend une couronne de vraie dentine (sans espace cellulaire ; Gardiner, 1984) et une base épaisse d'os acellulaire traversée par des canaux non vasculaires (Fig. 9).

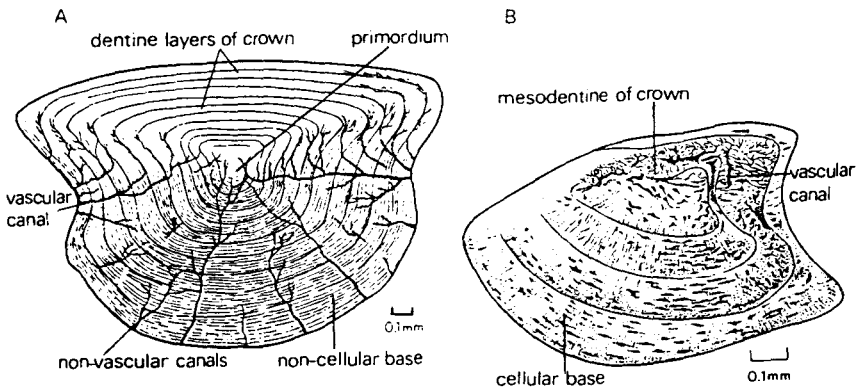


Fig. 9 - Histologie des deux types d'écailles trouvés chez les Acanthodiens (d'après Miles *in* Moy-Thomas & Miles, 1971). A. *Acanthodes* sp. B. *Nostolepis* cf. *striata.*
Two types of the scale histology found among acanthodians (after Miles in *Moy-Thomas & Miles, 1971). A.* Acanthodes *sp. B.* Nostolepis *cf.* striata.

4. Historique

Agassiz, en 1844, proposait une diagnose de la "famille" des Acanthodiens. Il y incluait *Cheirolepis* que l'on range maintenant au sein des Actinoptérygiens.

Tantôt rapprochés des Chondrichthyens (Roemer, 1857 ; Stensiö, 1936 ; Ørvig, 1957 ; Jarvik, 1961), les Acanthodiens ont aussi été rangés au sein des "Ganoïdes" (Jaekel, 1911). Tandis que Woodward (1935) et Watson (1937) les ont comparés étroitement aux Placodermes, Goodrich (1907), Lehman (1937, 1959) et Miles (1965) classaient les Acanthodiens à part [Heyler, 1969].

Depuis, Gross (1973) a largement contribué à l'étude du groupe. Miles (1973) a fourni des travaux sur leur morphologie externe et Denison (1979) en a réalisé une revue pour le *Handbook of Paleoichthology*.

Un très petit nombre de restes d'Acanthodiens ont été jusqu'ici retrouvés dans le Nord de la France et de la Belgique. Pruvost (1919, pl. XXVI : 22, p. 376) attribuait, avec incertitude, un fragment de tégument à *Acanthodes wardi* , trouvé dans le terrain houiller du Nord de la France. Puis une écaille de *Cheiracanthoïdes* ? sp. indet. a été publiée par Lelièvre *et al.* (1988, pl. 61 : K) en provenance du Givétien du Boulonnais.

En Belgique, *Acanthodes* a été signalé dans le terrain houiller par Stainier (1893). Demanet (1941, pl. VII : 9 à 13) attribue une portion de tégument, des aiguillons et un palatocarré à *Acanthodes wardi* .

Le présent travail décrit des écailles d'Acanthodiens du Givétien supérieur au Famennien du Nord de la France et de la Belgique.

C. LES ACTINOPTERYGIENS

1. Les Actinoptérygiens actuels

Les Actinoptérygiens sont des Ostéichthyens au même titre que les Sarcoptérygiens. Les représentants de ce groupe ont des nageoires paires avec un axe court et des rayons très développés. Le nom Actinoptérygiens vient du grec aktis, inos = rayon et pterygion = nageoire. Y sont inclus classiquement les Brachioptérygiens, les Chondrostéens, les "Holostéens" - correspondant à un regroupement paraphylétique (Lauder & Liem, 1983) - et les Téléostéens.

Les Cladistiens ou Brachioptérygiens sont considérés comme des Actinoptérygiens archaïques. Les deux genres actuels (*Polypterus* et *Calamoichthys*) vivent dans les cours d'eau d'Afrique tropicale et équatoriale. Ils sont couverts de plaques rhombiques avec, à la base des nageoires, des denticules cutanés. Les nageoires antérieures présentent un lobe basal articulé avec la ceinture scapulaire.

Les Chondrostéens, dont font partie les esturgeons, possèdent des écailles ganoïdes imbriquées ; elles sont transformées en fulcres à l'avant des nageoires. Les esturgeons n'ont pas de dent. Ces poissons vivent presque tous en mer et pondent dans les fleuves.

Les Ginglymodes (*Lepisosteus*) et les Halécomorphes (*Amia*), auparavant regroupés au sein des Holostéens, possèdent des écailles de type soit ganoïde, soit cycloïde. Les vertèbres peuvent être acentriques à arcocentriques. Ils habitent les eaux douces d'Amérique du Nord et Centrale.

Les Téléostéens, qui constituent plus de 96% de la faune ichthyologique actuelle, ont des écailles souples de type cycloïde et des vertèbres arcocentriques (Aron & Grassé, 1966).

2. Les Actinoptérygiens fossiles

Les Actinoptérygiens apparaissent au minimum au Silurien supérieur avec *Andreolepis*, forme du Ludlow de Gotland (Suède), exclusivement représentée par des écailles (Janvier, 1978). Dans le Dévonien inférieur, les écailles sont encore assez rares ; Schultze (1968, 1977) en a décrit dans l'hémisphère Nord et en Australie (*Dialipina, Orvikuina*). Par la suite, dans l'enregistrement stratigraphique (Givétien supérieur, Frasnien inférieur), les restes deviennent abondants et des spécimens complets ont été étudiés, tels que ceux de *Moythomasia* et de *Mimia* (Jessen, 1968 ; Gardiner, 1984 *in* Janvier et de Melo, 1987).

3. Les écailles d'Actinoptérygiens

a. Morphologie

Pour Patterson (1982), la présence d'un long axe diagonal et d'un processus antérodorsal constituerait une synapomorphie du groupe, les autres caractères n'étant pas partagés par l'ensemble du groupe. Ainsi le dispositif en tenon et mortaise caractéristique de la plupart des écailles d'Actinoptérygiens fossiles (Fig. 10), est cependant absent chez *Cheirolepis*, un des plus anciens représentants du groupe. De même, il semble que la présence de ganoïne ne soit pas reconnue chez *Andreolepis*. L'absence de ce tissu chez les Actinoptérygiens les plus anciens peut sembler étonnant excepté si l'on considère la perte de ce tissu hyperminéralisé comme un caractère dérivé. Les Actinoptérygiens ultérieurs présentent des écailles avec des rides de ganoïne larges et courbes, séparées par de la surface osseuse (Schultze, 1968, 1977). Les rides de ganoïne ont ensuite tendance à fusionner comme on l'observe sur certaines parties du corps de *Mimia* et *Moythomasia*, jusqu'à aboutir à une couche continue de ganoïne. Dans ce cas extrême, la distinction des rides se fait encore dans la partie antérieure de l'écaille (Janvier *et al.*, 1984). Une étude comparative des variations morphologiques de la couronne des écailles des Actinoptérygiens n'a pas encore été réalisée.

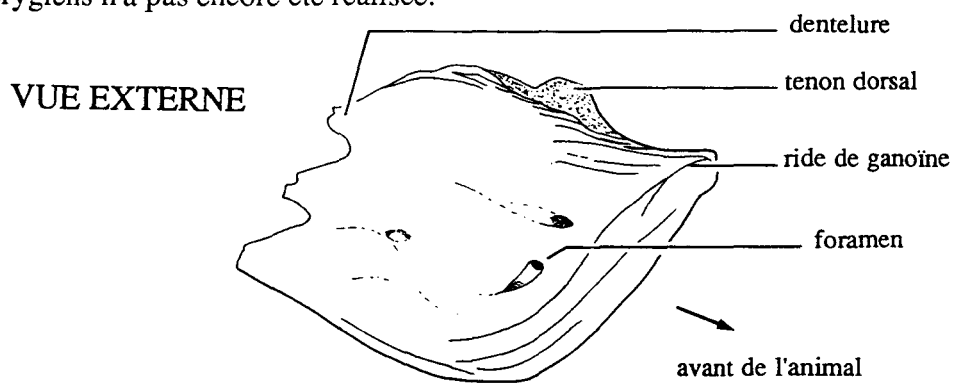


Fig. 10 - Termes descriptifs d'une écaille d'Actinoptérygien (vue externe) sur un dessin sans échelle.
Drawing, without scale, showing descriptive terms of an actinopterygian scale (external view).

b. Histologie

Le dispositif de base des écailles d'Actinoptérygiens consiste en trois tissus. La surface extérieure est formée de ganoïne. Il s'agit d'un tissu hyperminéralisé, caractéristique des Actinoptérygiens (Schultze, 1977), dont l'origine sera discutée ultérieurement. Ce tissu a été défini pour la première fois par Williamson (1849, *in* Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). La couche interne est constituée d'os cellulaire ou isopédine. Enfin, entre la ganoïne et l'os, on trouve, chez les Actinoptérygiens paléozoïques, de la dentine comme cela est visible chez *Cheirolepis* (Fig. 11).

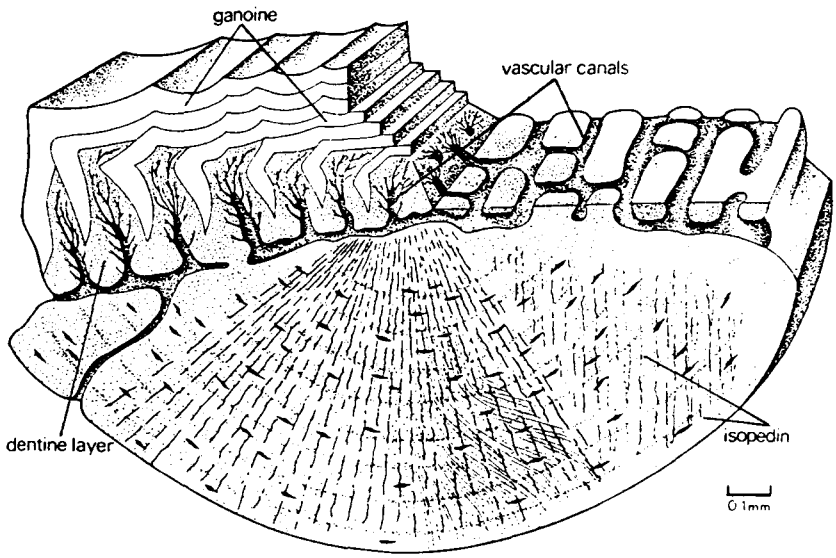


Fig. 11 - Histologie d'une écaille de *Cheirolepis* (d'après Ørvig *in* Moy-Thomas & Miles, 1971).
Scale histology of Cheirolepis *(after Ørvig* in *Moy-Thomas & Miles, 1971).*

La reconnaissance de la ganoïne en lame mince se fait dans un premier temps en lumière naturelle transmise. Elle apparaît comme un tissu très réfringent. Son apparence en lumière polarisée et analysée permet la mise en évidence des cristallites disposés en éventail (Ørvig, 1967 ; Smith, 1991).

La détermination de la ganoïne peut aussi se faire à la surface de l'écaille, au microscope électronique, avec un grossissement d'au moins 700 à 1500. Décrits pour la première fois par Schultze (1977), des tubercules disposés régulièrement sont parfois préservés quand l'écaille n'est pas usée. Meunier *et al.* (1988) en ont fait une étude systématique et ont décelé des critères spécifiques dans leur forme et leur disposition. En effet, ils différencient la ganoïne des Polypteridae de celle des Lepisosteidae (Gayet et Meunier, 1986) ; d'après ces mêmes auteurs, les protubérances pourraient avoir une fonction mécanique.

Le mode de croissance de l'écaille ganoïne a été baptisé en "pelure d'oignon" car il se réalise par un empilement centrifuge de couches successives, la dernière englobant les précédentes (Fig. 12). Ce dispositif est typique des Lépisostées pour Gardiner (1984) et on parle d'odontocomplexes *sensu* Ørvig (1977). Il semble que dans l'écaille primitive, cette croissance se réalise par addition de ganoïne à la circonférence. Ainsi, chez *Cheirolepis* (Gross, 1967), les couches de ganoïne s'ajoutent aux précédentes principalement sur la marge extérieure. *Polypterus* montre des générations superposées de ganoïne essentiellement à la circonférence (Meinke, 1932), de même que *Moythomasia* (Jessen, 1968 ; *fide* Gardiner, 1984).

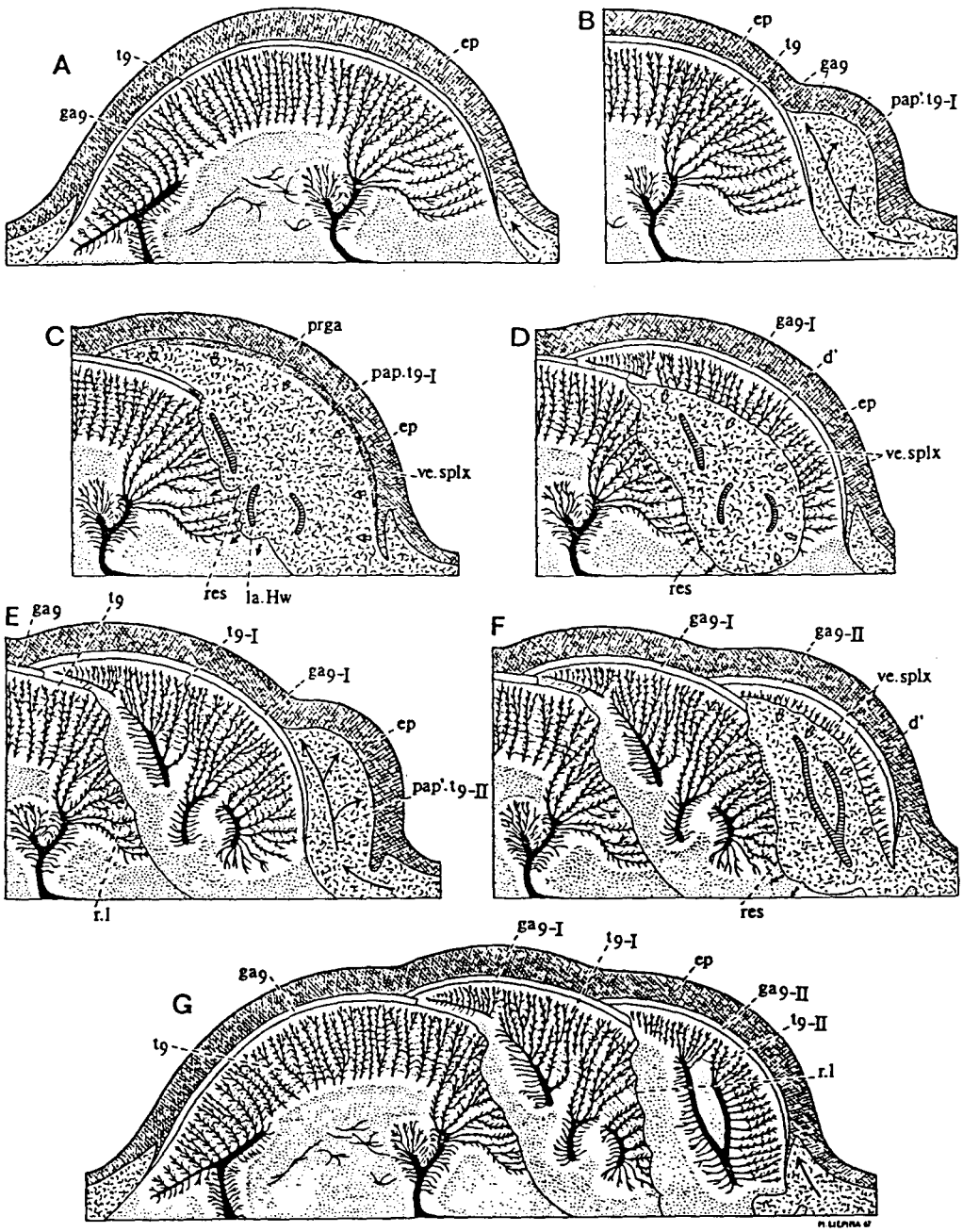


Fig. 12 - Modèle de croissance des écailles d'Actinoptérygiens en "pelure d'oignon" (Ørvig, 1977).
"Onion-skin" growth model of the actinopterygian scales (Ørvig, 1977).

Afin d'élucider les problèmes d'homologie de la ganoïne, il convient d'en discuter l'origine tissulaire. Plusieurs possibilités ont été envisagées, ayant des impacts en terme d'évolution, telles qu'une origine dermique, épidermique ou mixte. Sire *et al.* (1987) ont montré sur des écailles de Polyptérides actuels que la régénération de la ganoïne se faisait par l'intermédiaire de cellules de la couche épidermique interne (les améloblastes), après que la dentine s'est formée à la surface de l'écaille. Ce sont les mêmes cellules qui interviennent lors de la genèse de l'émail. Une homologie entre la ganoïne et l'émail est donc envisageable. Dans ce cas, la présence d'émail est une synapomorphie des Struniiformes, des "Crossoptérygiens" et des Actinoptérygiens comme cela a été suggéré par Sire *et al.* (1987) ou apparus plusieurs fois indépendamment (Blieck, comm. orale).

4. Les dents

Les dents, typiquement fusionnées aux os, ce qui est une caractéristique des Ostéichthyens (Moy-Thomas and Miles, 1971), sont constituées d'une cavité pulpaire conique d'où partent des tubules de dentine perpendiculaires (orthodentine). La partie sommitale de chaque dent est occupée par un capuchon d'acrodine, tissu hyperminéralisé qui apparaît opalescent (Fig. 13). La surface des dents est sous forme de ganoïne dans le bas et de ganoïne collariforme autour du col de la dent (Ørvig, 1978c, p. 307).

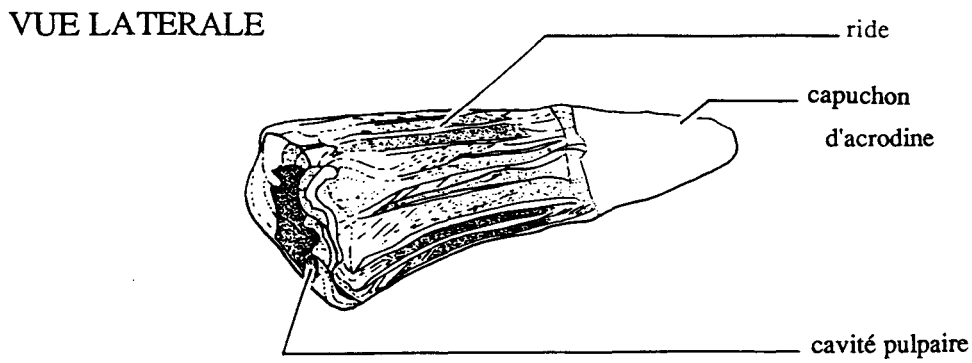


Fig. 13 - Termes descriptifs d'une dent d'Actinoptérygien (vue latérale) sur un dessin sans échelle.
Drawing, without scale, showing descriptive terms of an actinopterygian tooth (lateral view).

5. Les lépidotriches

La détermination systématique des lépidotriches n'est pas aisée mais leur abondance dans le Famennien de Rance justifie leur signalisation. Seule l'existence de la ganoïne constitue un indice quant à leur appartenance au groupe des Actinoptérygiens.

Le terme de lépidotriche a été proposé par Goodrich (1904 *in* Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) pour désigner les rayons osseux des nageoires des Actinoptérygiens. Un lépidotriche consiste en deux éléments opposés disposés comme des parenthèses (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Dans le matériel fossile dispersé, on retrouve en général des hémi-lépidotriches *sensu* Géraudie et Landis (1982) qui sont recouverts plus ou moins symétriquement de ganoïne.

D. LES SARCOPTERYGIENS

1. Généralités

Les Sarcoptérygiens actuels (sarx, sarkos : chair ; pterygion : nageoire, aile) comprennent trois groupes (les Actinistiens ou Coelacanthiformes, les Dipneustes et les Tétrapodes) (Fig. 3). Les Actinistiens ne sont représentés à l'heure actuelle que par le Coelacanthe (koilos : creux et acantha : épine) ou *Latimeria chalumnae*. Celui-ci vit en eaux profondes (150 à 800m) au large des îles Comores. Long de 1,20 m à 1,65 m, ce poisson, outre ses branchies, possède un poumon relique. Les Dipneustes ont une vessie natatoire qui joue le rôle de poumon quand ils sont hors de l'eau (Aron et Grassé, 1966). Les ichthyolithes de Sarcoptérygiens sont rares dans le matériel étudié.

2. Les Sarcoptérygiens fossiles

Les Coelacanthes, abondants dès le Dévonien, tendent à diminuer au Carbonifère. Il n'en reste qu'une seule famille au Mésozoïque. Les Dipneustes, par contre, voient leur apogée à la fin du Paléozoïque. A l'heure actuelle, il n'en reste que trois genres dispersés sur trois continents. Au sein des Sarcoptérygiens, je ne détaillerai pas tous les groupes fossiles qui comprennent : les Onychodontiformes, les Porolépiformes, les Sarcoptérygiens et les Dipneutes.

3. Les structures minéralisées

Les Onychodontiformes ont l'émail des dents finement ridulé. Les Porolépiformes (Lochkovien-Dévonien supérieur) montrent des dents à dentine plissée (type dendrodonte). Les dents de Sarcoptérygiens, quant à elles, sont recouvertes par un émail vrai. Les Dipneutes sont caractérisés par des plaques triturantes et des écailles cycloïdes (Aron et Grassé, 1966). Les os dermiques des différents groupes sont couverts de cosmine chez les formes du Dévonien inférieur, tandis que les Dipneustes ont de la cosmine jusqu'au Carbonifère.

Les écailles de Sarcoptérygiens ne croissent pas à la manière des Actinoptérygiens en pelure d'oignon. Elles sont de type cosmoïde avec une couche superficielle d'émail (Schultze, 1977). La cosmine constituée de dentine et d'émail - en ce qui concerne les tissus durs - est caractérisée par un système de pores et de canaux. La présence de ce type d'agencement des tissus est considérée comme une synapomorphie des "Crossoptérygiens" et des Dipneustes (Rosen *et al.*, 1981 *in* Gardiner, 1984).

DEUXIÈME PARTIE

SYSTÉMATIQUE

Classe CHONDRICHTHYES HUXLEY, 1880
Sous-classe SUBTERBRANCHIALIA ZANGERL, 1979
Super-ordre HOLOCEPHALI BONAPARTE, 1832
Ordre BRADYODONTIDA WOODWARD, 1921
Sous-ordre CHIMAERINA ZANGERL, 1981
Famille CHIMAERIDAE RAFINESQUE, 1815

Chimaeridae gen. et sp. indet.
(Fig. : 14 ; Pl. I : 1-4 ; Pl. XXXVI : 1, 2 et 9)

Matériel : quatre fragments de triturateurs, IRSNB (photos 2032, x20 et 2040, x30), IRSNB (photo 2042, x30) et IRSNB (photo 2001, x30) et deux lames CrO6a et CrO5d.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

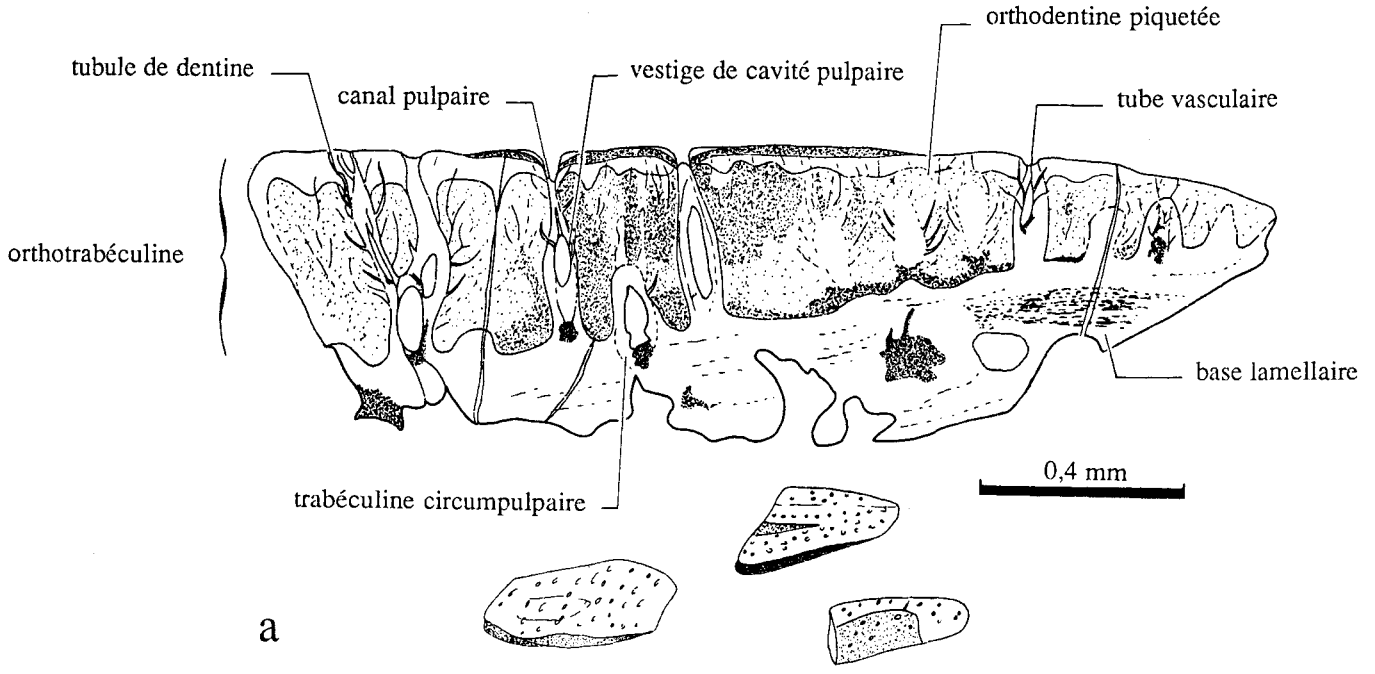
Description et discussion : La surface de ces triturateurs est ponctuée de pores. Chacun d'eux correspond à l'ouverture d'un canal pulpaire qui monte à la surface (Pl. I : 2). Les pores, de forme elliptique, sont régulièrement répartis en rangées (Pl. I : 4). Le spécimen (Pl. I : 3) montre une surface peu usée avec son revêtement de tissu émailloïde encore présent en beaucoup d'endroits. La partie centrale des triturateurs est occupée soit par une dépression longitudinale s'atténuant aux extrémités (Pl. I : 2 et 3) soit par une suture (Pl. I : 4).

Après avoir vu le matériel d'âge éocène d'*Edaphodon* (Leriche, 1926) et d'*Ischyodus* d'âge paléocène (Leriche, 1908c, pl. V : 7) en provenance de Belgique, j'ai rangé le matériel décrit ici au sein des Holocéphales. Puis après comparaison du matériel avec les spécimens en provenance de l'Eocène supérieur de l'Antarctique publiés par Ward et Grande (1991, fig. 6 b et d), j'ai pensé l'inclure au sein des Chimaeridae. C'est ainsi que j'ai estimé la position des triturateurs. La dentition des chimères est constituée de deux paires de plaques dentaires à la mâchoire supérieure et d'une paire à la mâchoire inférieure. Chaque plaque dentaire est elle-même composée d'un ensemble de triturateurs. Ils sont généralement émoussés et considérés comme étant de type broyeur (Ørvig, 1985, p. 56).

Les figures (Pl. I : 1 et 2) pourraient représenter le triturateur médian d'une plaque dentaire palatine droite, tandis que la figure (Pl. I : 3), le triturateur postéro-externe d'une plaque dentaire gauche (Ward & Grande, 1991, fig. 2). Je n'ai pas pu faire de comparaisons avec des Holocéphales d'âge comparable car peu de Chimaeridae ont été décrits dans le Paléozoïque. En effet, Zangerl (1981, p. 49) cite un seul Chimaeridae : *Similihariotta* Zangerl 1979, datant du Westphalien C supérieur ou D inférieur de l'Illinois (USA). Lund (1977) qui utilise une autre taxonomie que celle de Zangerl, a décrit des

Chimaeriformes du Mississipien supérieur du Montana mais sans les figurer. Dans une autre publication (Lund, 1988, fig. 8-11), ce même auteur compare des espèces d'*Echinochimaera* Lund 1977, uniquement représentées par des dessins, à *Callorhynchus* (en photo), qui constitue un des trois genres actuels de Chimères et qui ressemble à notre matériel. La taxonomie utilisée ici correspond à celle de Zangerl mais il faut savoir que les Chimaeriformes ont été groupés avec plusieurs ordres de Chondrichthyens du Paléozoïque dans le super-ordre des Holocephali, ordre des Bradyodontes (Arambourg & Bertin, 1958 ; Lund, 1977 a ; *in* Lund, 1977b). Les relations au sein des Holocéphales sont revues par Lund (1986) et l'évolution historique de la notion de Bradyodonte est exposée par Devillers (De Saint-Seine & Blot, 1969). En Belgique, d'autres représentants des Chimaeridae ont déjà été publiés tels qu'*Edaphodon bucklandi* Leriche (1906, pl. XII : 1, figs. 52 et 53) et *Ischyodus dolloi* (Leriche, 1902, pl. I : 49 et 50, fig. 3), en provenance de l'Eocène et du Paléocène. Datant du Namurien A, mon matériel pourrait constituer le plus ancien indice de Chimaeridae comme l'atteste la dernière répartition des Chondrichthyens qui les fait débuter au Moscovien (Cappetta *et al.*, 1993).

Histologie : De forme aplatie en coupe transversale verticale, la dent de chimère montre en surface un tissu hyperminéralisé (trouble en coupe) contenant des canaux pulpaires (lame CrO6a, Fig. 14a, Pl. XXXVI : 1, 2). Ces derniers affleurent à la surface coronale par usure de la couche superficielle. Ce tissu a été appelé sous divers noms rappelés par Zangerl *et al.* (1993, p. 7) : "émail" avec de la "dentine primaire" le long des canaux pulpaires (Nielsen, 1932) ; "dentine tubulaire" (Moy-Thomas, 1939) ; "pétrodentine" avec des canaux pulpaires (Lison, 1941) ; substance "proche de l'émail" (chez *Petalodus*) et "ostéodentine" (chez *Orodus*, *Sandalodus*, *Ptychodus*, *Asteracanthus*, *Myliobatis* et *Heterodontus*) (Radinsky, 1961) ; "tissu coronal dur pléromique" contenant des dentéones (Ørvig, 1967) ; "dentine tubulaire" chez les Bradyodontes (Patterson, 1968) ; "orthodentine tubulaire" (Zangerl, 1981) ; "émailloïde" chez *Polyrhizodus* (Lund, 1983) et chez d'autres pétalodontes (Lund, 1989) ; et "décoronoïne" (Bendix-Almgreen, 1983). Je reprendrai ici les termes utilisés par Zangerl *et al.* (1993, fig. 3e) pour décrire l'histologie d'une dent de Bradyodonte. Le tissu hyperminéralisé correspond à de l'orthodentine contenant des canaux pulpaires plus ou moins parallèles consistant en de la trabéculine péritubulaire. Ce dispositif est appelé orthotrabéculine sous laquelle la trabéculine rectitubulaire est ici réduite. Il reste des vestiges de cavités pulpaires autour desquelles se situe la trabéculine circumpulpaire. La partie inférieure est occupée par une base lamellaire acellulaire. La lame CrO5d (Fig. 14b, Pl. XXXVI : 9) montre le même dispositif. Les tubules de dentine y sont nettement visibles et la base y est plus épaisse.



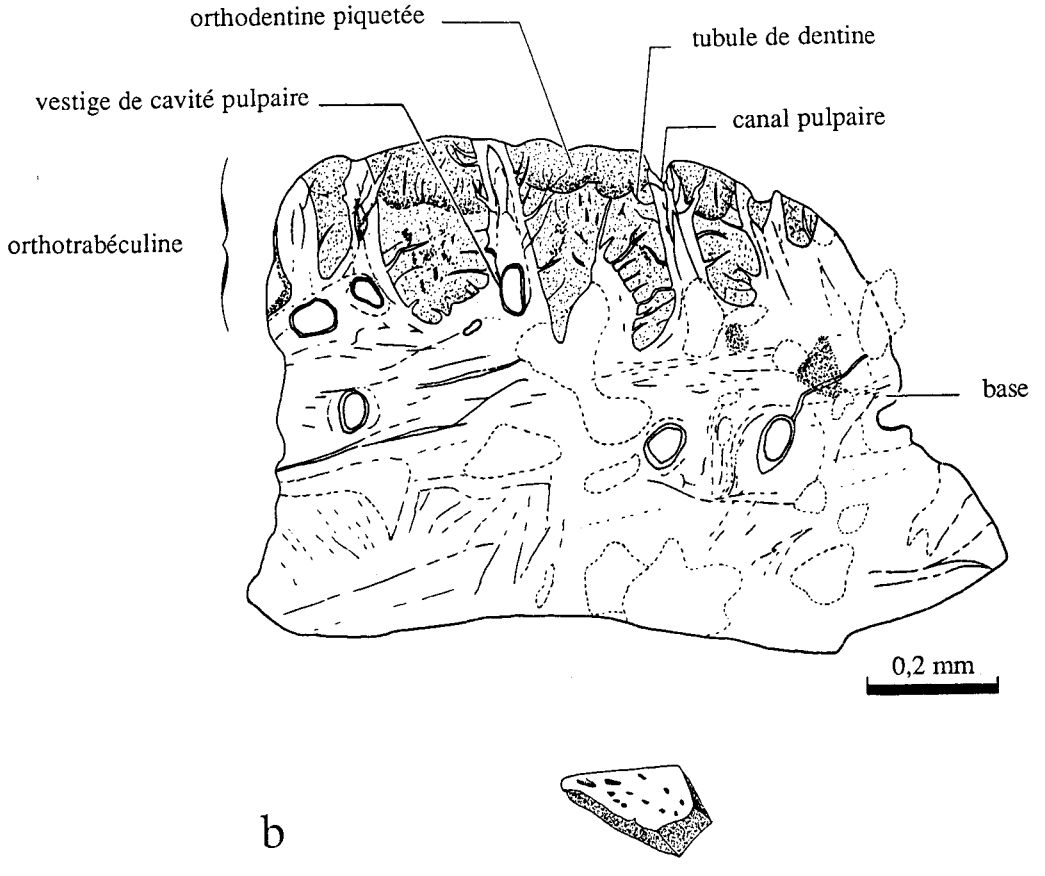


Fig. 14 - Histologie des dents de Chimaeridae gen. et sp. indet. Les croquis, sans échelle, donnent l'aspect du triturateur coupé. a : lame CrO6a et b : lame CrO5d.
Histology of teeth of Chimaeridae gen. and sp. indet. Sketches, without scale, show the appearance of the triturator before cutting. a : thin section CrO6a and b : thin section CrO5d.

Ordre non nommé
Famille HELODONTIDAE PATTERSON, 1965
Genre *Pleurodus* (Agassiz indet.) Hancock & Atthey, 1872 [sic]

Espèce-type : *P. woodi* Davis, 1883, Calcaire Carbonifère, Carbonifère inférieur, Richmond, Yorkshire, Angleterre.

Pleurodus sp. cf. *P. woodi* Davis, 1883
(Fig. 15 ; Pl. I : 5 et 6 ; Pl. XXXVI : 6)

Matériel : deux dents, IRSNB (photo 2008, x30) et IRSNB (photo 2029, x45) et deux lames CrO6e et CrO6d.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Ces dents sont constituées de plusieurs éléments accolés labio-lingualement. De forme triangulaire en vue linguale ou labiale (Pl. I : 5), chaque élément montre une protubérance occlusale plus ou moins centrale en forme d'œuf et une ride s'étendant latéralement de part et d'autre (plus marquée sur Pl. I : 5). Les marges latérales sont indentées en vue coronale (Pl. I : 6) ; elles montrent un creux au niveau de la dépression séparant chaque élément. L'élément le plus jeune, donc le plus petit, situé du côté lingual doit correspondre à l'éperon, tandis que le plus vieux, donc le plus grand, doit être la partie arrondie du côté labial (Pl. I : 5 et 6). La base relativement fine et concave, est commune aux trois éléments et ne dépasse pas de la couronne. A mon avis, les ichthyolithes de *Pleurodus* sp. cf. *P. woodi* (Pl. I : 5 et 6) sont des dents pavimenteuses par leur morphologie. Elles correspondent à celles qui ont été publiées par Davis (1883, p. 458, pl. LIX : 12-15). Par contre, Zangerl (1981, p. 103) évoque pour *Pleurodus*, une ressemblance avec un denticule dermique similaire à *Petrodus*. Mais, il se contredit en partie, puisqu'il signale aussi (Zangerl, 1981, p. 41) que *Pleurodus* pourrait être une dent de même forme qu'*Helodus* ce qui me semble plus correct.

Histologie : Le contour de la couronne, en coupe transversale (lame CrO6d ; Fig. 15b ; Pl. XXXVI : 6), montre trois protubérances séparées par deux dépressions. Elle est constituée par de l'orthodentine "piquetée" qui a un aspect trouble comme l'ont décrit Zangerl *et al.* (1993) pour un certain nombre de groupes de Chondrichthyens. On y décèle quelques tubules de dentine. Les constituants de la base, légèrement concave, sont indécelables ; il s'agirait d'une dentine trabéculaire. Sur la lame CrO6e (Fig. 15a) les canaux pulpaires et les vestiges de cavités pulpaires sont visibles. J'ai choisi de placer

Pleurodus au sein des Helodontidae pour des critères histologiques. En effet, dans le groupe qui contient *Helodus*, il existe un caractère de spécialisation unique qui est la tendance pour une famille de dents à fusionner basalement (Zangerl, 1981, p. 41), ce qui est le cas ici. Dans la famille des Helodontidae, la dentition est organisée comme chez les Elasmobranches et les dents se déplacent dans le sens linguo-labial.

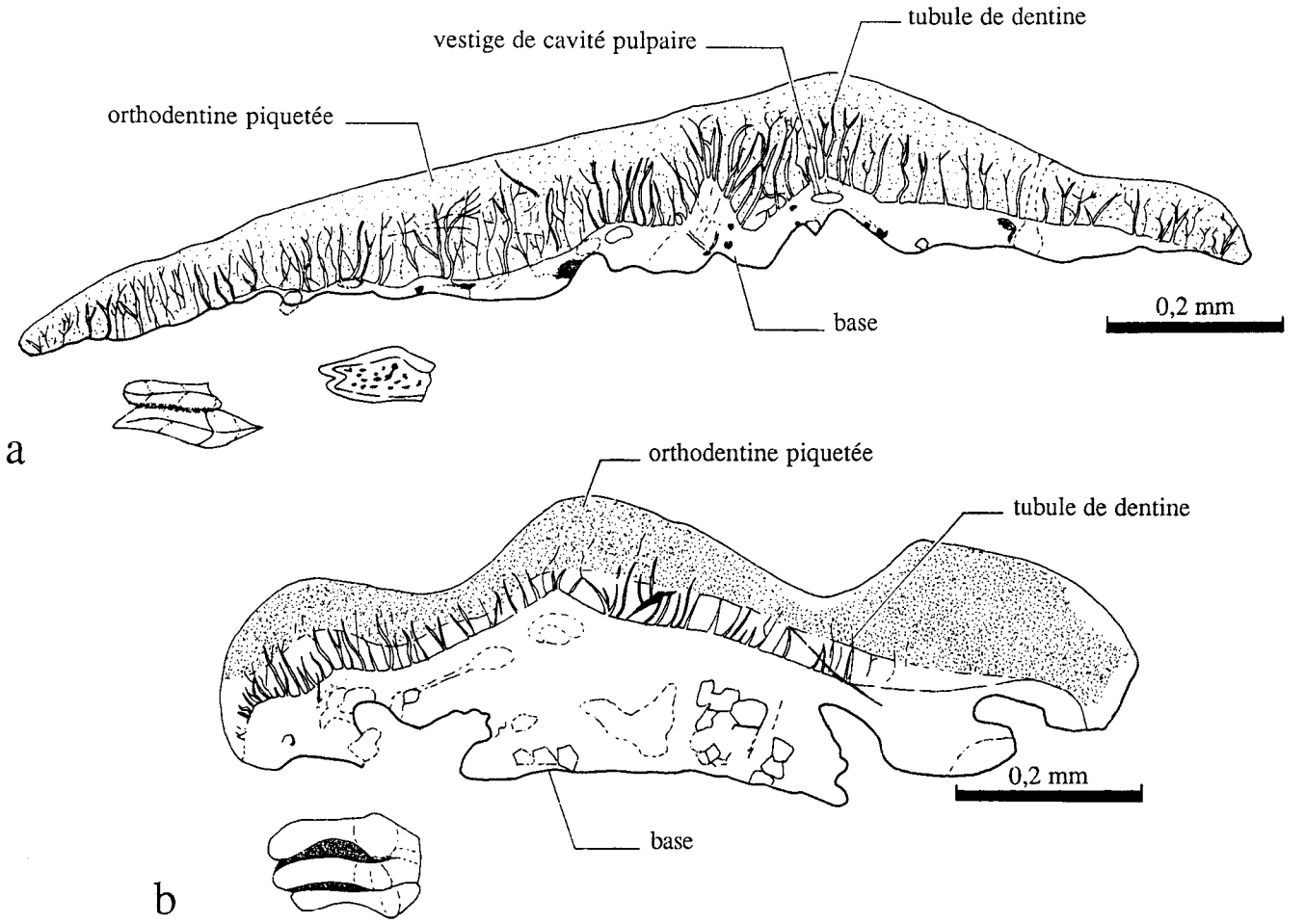


Fig. 15 - Histologie de deux dents de *Pleurodus* sp. cf. *P. woodi*. Les croquis, sans échelle, donnent l'aspect des dents coupées. Lames a : CrO6e et b : CrO6d.
Histology of two teeth of Pleurodus *sp. cf.* P. woodi. *Sketches, without scale, show the appearance of the teeth before cutting. Thin sections a : CrO6e and b : CrO6d.*

Sous-classe ELASMOBRANCHII BONAPARTE, 1838
Cohorte EUSELACHII HAY, 1902
Ordre CTENACANTHIFORMES NELSON, 1976
Super-famille CTENACANTHOIDEA DEAN, 1909
Famille CTENACANTHIDAE DEAN, 1909
Genre *Ctenacanthus* Agassiz, 1835

Espèce-type : *Ct. major* Agassiz, 1835, Calcaire Mountain, Carbonifère inférieur, Bristol, Angleterre.

Remarque : Le genre *Ctenacanthus* a d'abord été fondé sur des aiguillons isolés (Maisey, 1981). Ce genre a été longtemps utilisé comme un groupe fourre-tout que Maisey (1981, 1982 et 1984) a restructuré surtout en ce qui concerne les aiguillons. Pour les écailles, je me suis référée à la notion de morphotype d'après les définitions de Reif (1978) et de Karatajute-Talimaa (1992). Cette dernière a établi neuf types morphogénétiques chez les Chondrichthyens siluriens et dévoniens, parmi lesquels le type *Ctenacanthus*. En ce qui concerne les dents de *Ctenacanthus*, elles sont cladodontes mais ce n'est pas le seul genre à avoir ce type de dent. Pour Maisey (1981), *Ctenacanthus compressus* Newberry (1878, p. 191) est le seul requin paléozoïque articulé qui peut être attribué à *Ctenacanthus*. N'ayant pas vu le matériel correspondant, j'ai eu des difficultés à définir ce genre.

Ctenacanthus sp. cf. *C. costellatus* Traquair, 1884
(Fig. 16a ; Pl. I : 7-9)

Matériel : une dent, IRSNB (photos 2038, x30, 2036, x30 et 2037, x30).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

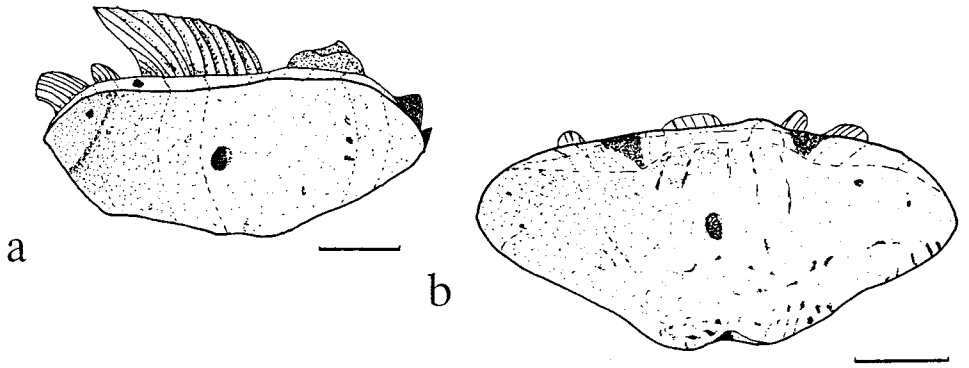


Fig. 16 - Morphologie de bases de dents de *Ctenacanthus*. a : *Ctenacanthus* sp. cf. *C. costellatus* (Pl. I : 7-9) ; b : *Ctenacanthus* sp. 1 (Pl. I : 10, 11). L'échelle représente 0,5 mm.
Morphology of the tooth bases of Ctenacanthus. *a :* Ctenacanthus *sp. cf.* C. costellatus *(Pl. I : 7-9) ; b :* Ctenacanthus *sp. 1 (Pl. I : 10, 11). The scale is 0.5 mm long.*

Description et discussion : Typiquement de type cladodonte avec une cuspide principale très haute (au moins trois fois plus grande que les cuspides latérales) et très large (au moins quatre fois plus large que les latérales), la dent est remarquable par son ornementation régulière et symétrique. La face labiale de la cuspide centrale (légèrement inclinée vers un des côtés, Pl. I : 8) montre une série de rides en forme de flammèches dont les plus externes englobent les précédentes (Pl. I : 7). Les cuspides sont détachées les unes des autres ce qui induit une échancrure maximale. La base relativement fine montre sur sa surface linguale de nombreux petits foramens tandis que sa surface basale exhibe en son centre un foramen plus gros (Fig. 16a).

Des problèmes d'identification ont été rencontrés avec cette espèce. En effet, peu de choses ont été publiées en ce qui la concerne. *Ctenacanthus costellatus* n'est connu que par deux spécimens complets (Moy-Thomas, 1936) en provenance du Carbonifère inférieur de Glencartholm, Eskdale (Grande-Bretagne). Le premier a été étudié par Traquair (1884) puis par Woodward (1931) et enfin par Moy-Thomas (1935) et Brough (1935) [*in* Moy-Thomas, 1936]. Le deuxième spécimen trouvé par Moy-Thomas en 1936 a fait l'objet d'une publication mais l'auteur ne donne qu'un dessin de la face labiale de la dent sans description (Moy-Thomas, 1936, fig. 1). De plus pour Maisey (1981), les aiguillons de *Ct. costellatus* ne sont pas comme ceux de *Ct. major* mais ressemblent à ceux de *Sphenacanthus*.

Ctenacanthus sp. 1
(Fig. 16b ; Pl. I : 10 et 11)

Matériel : une dent, IRSNB (photos 2034, x30 et 2035, x30).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Les sept cuspides de la couronne sont nettement séparées les unes des autres. La profondeur des stries génère l'aspect crénelé du contour de la cuspide (Pl. I : 10). Cette deuxième dent présente des similitudes avec le spécimen précédent (Pl. I : 7-9) par son ornementation mais leurs bases sont différentes. En effet, existe ici sous la cuspide principale une projection basale. De plus, la base est de forme triangulaire et sa partie corono-linguale est occupée par un bouton rectangulaire encoché par un foramen (Fig. 16b et Pl. I : 10). La disposition de ce dernier et celle du foramen basal central évoquent le type de base hémiaulacorhize *sensu* Casier (1947). D'autres foramens moins importants apparaissent sur les deux surfaces de la base ; ils sont essentiellement localisés sur la marge linguale.

Ctenacanthus sp. 2
(Fig. 17 ; Pl. II : 1 et 2 ; Pl. XXXVI : 5)

Matériel : une écaille, IRSNB (photos 1, x29 et 5, x34,2) et deux lames CRO3a et CRO3b.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Constituée d'environ six "odontodes" conique, cette écaille présente une couronne trois fois plus haute que la base. Quelques rides partant du bas convergent vers l'apex émoussé des différents éléments. Le col est peu développé et les foramens ne sont pas visibles du fait de l'empâtement de la base par le vernis. Avant le collage, la surface basale plate montrait des foramens disposés sporadiquement. Tous les caractères décrits correspondent au type hybodontide de Reif (1978) et l'écaille publiée ici (Pl. II : 1 et 2) ressemble à celles qui ont été publiées par Reif (1978, fig. 4 : B et C) comme étant des écailles d'hybodontides non identifiés du Rhétien. Karatajute-Talimaa (1992) a inclus le type "hybodontide" de Reif dans le type morphogénétique "*Ctenacanthus*" en tant qu'écaille croissante par addition de nouveaux odontodes et qui correspondrait à son subtype B2 dans lequel les odontodes s'ajoutent de manière aréolaire avec une croissance irrégulière (genre *Arauzia*). En vue coronale, l'écaille décrite ici (Pl. II : 1) montre de petits odontodes centraux coïncidant avec une croissance centrifuge mais irrégulière puisque les odontodes ne sont pas disposés de manière symétrique par rapport au centre. Ces observations concordent avec celles de Karatajute-Talimaa (1992).

Histologie : Deux lames minces effectuées dans des écailles ressemblant à celle décrite auparavant ne donnent pas des images aussi idylliques que celles de Reif (1978, fig. 5). En effet, les fibres de collagène sont chargées en oxydes métalliques masquant les structures. La première lame (CrO3a, Fig. 17a) est celle d'une écaille avec des odontodes pointus comme l'indique la forme des trois odontodes postérieurs. La limite entre la couronne et la base n'est pas évidente ; elle se situerait au-dessus du bourrelet antérieur de la base. On trouve des fibres de Sharpey dans l'os spongieux non typiquement acellulaire constituant la base plate. Les vides dans l'os correspondraient à des diverticules de la cavité pulpaire donnant un aspect proche de l'ostéodentine (Reif, 1978, p. 117). Les deux pointes postérieures basales ont chacune un canal pulpaire longitudinal. La pointe supérieure, dans et sous laquelle on repère des canalicules de dentine, est soulignée par une ligne de réversion de croissance. Une autre écaille ayant des pointes moins acérées a donné en lame mince (CrO3b, Fig. 17b) un contour très différent : la couronne est convexe vers le haut tandis que la base l'est vers le bas.

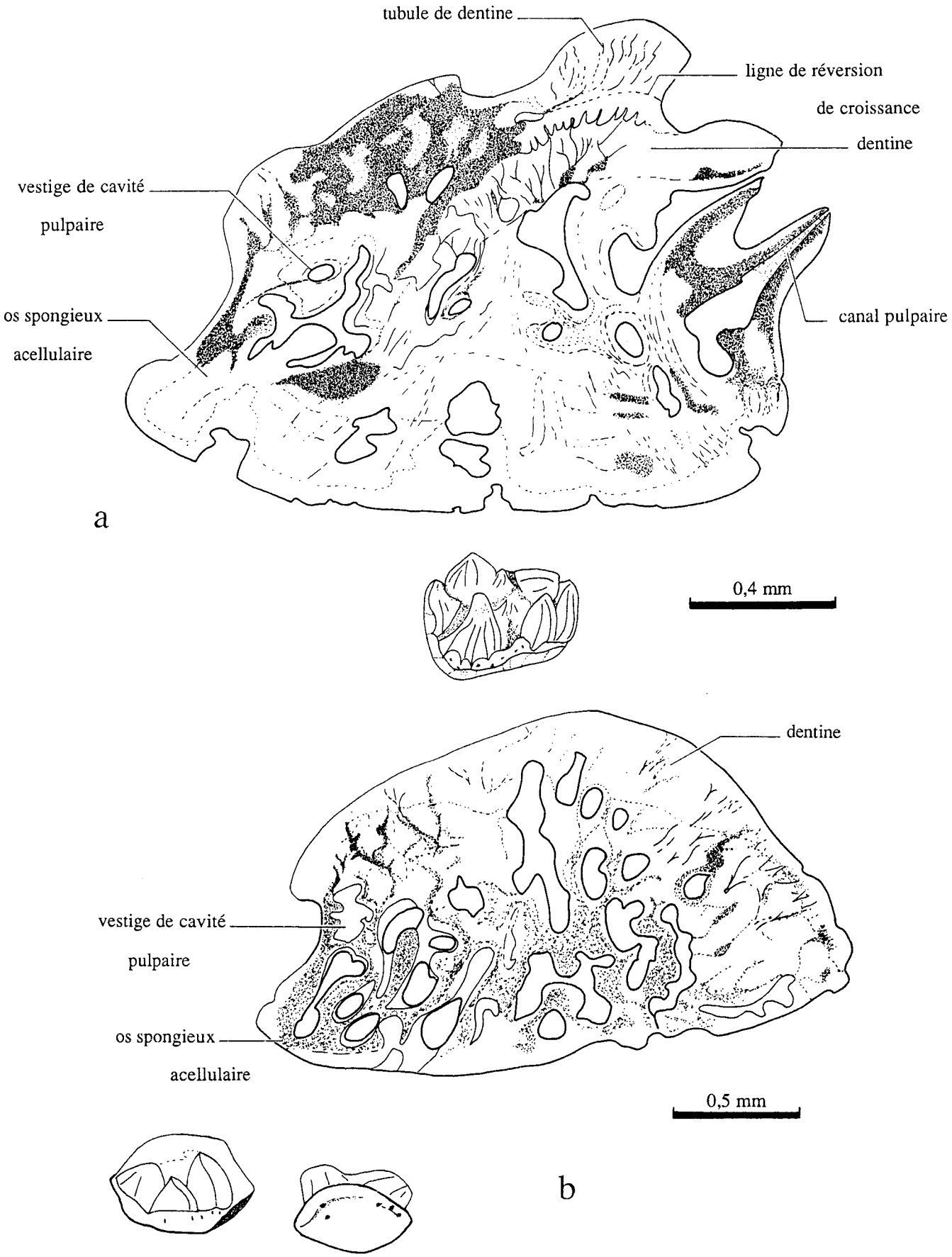


Fig. 17 - Histologie de deux écailles de *Ctenacanthus* sp. 2. Les croquis,sans échelle, donnent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO3a ; b : lame CrO3b.
Histology of the two scales of Ctenacanthus *sp. 2. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : thin section CrO3a ; b : thin section CrO3b.*

Ctenacanthus sp. 3
(Fig. 18 ; Pl. II : 3-13 ; Pl. IV : 4)

Matériel : sept écailles, IRSNB (photos 121, x100 et 120, x100), IRSNB (photos 11, x70,6), IRSNB (photos 147, x100 et 148, x100), IRSNB (photos 145, x100 et 146, x100), ARD 189-1 (photos 6, x71 et 14, x68,2), CVUL-50 (photos 177b, x100 et 177a, x100) et ARD 189-2 (photo 13, x70,8).

Provenance : Pl. II : 3 et 4, 21/4, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Viséen, V1-2, zone à *Mesognathus praebeckmanni-beckmanni* (partie inférieure). Pl. II : 5, sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure). Pl. II : 6-9, route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*. Pl. II : 10 et 11 et Pl.IV : 4, ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne). Pl. II : 12 et 13, Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, Formation d'Esneux, zone à *Palmatolepis marginifera*.

Description et discussion : Six odontodes constituent la couronne de l'écaille IRSNB (Pl. II : 3 et 4). Chacun d'eux dont l'extrémité est lancéolée comporte une ride proéminente encadrée par deux lamelles. Cette écaille semble comporter trois niveaux de croissance. En effet, un odontode situé à l'avant et au-dessus des autres disposés suivant deux plans, correspond à la procouronne (Pl. II : 4) qui est convexe vers l'avant. Le col est bien cintré et montre des foramens (Pl. II : 3). La base osseuse concave est relativement haute et étroite en regard de la couronne qui se projette très loin postérieurement, à l'horizontale.

L'écaille IRSNB (Pl. II : 5) comporte des odontodes peu distincts. Ils se répartissent à la fois antéro-postérieurement et latéralement. Constitués de rides plates et larges, ils génèrent un aspect crénelé aux bords de l'écaille en vue coronale.

L'écaille IRSNB (Pl. II : 6 et 7) présente quatre odontodes, chacun d'eux est orné d'une crête recourbée vers l'un des côtés et encadrée par deux profonds sillons. Trois gros pores sont localisés sur la partie postérieure concave, à la hauteur du col. La couronne est oblique par rapport à la base. En vue basale (Fig. 18a), on observe un foramen profond sous l'odontode latéral gauche. Le reste de la base ovale est strié concentriquement par trois canaux en forme d'arc dont la concavité est orientée du côté du foramen.

Le nombre d'odontodes de l'écaille IRSNB (Pl. II : 8 et 9) est supérieur ou égal à huit. La croissance de l'écaille s'est effectuée par juxtaposition d'éléments latéraux. Une

génération disposée antéro-postérieurement dans la partie médiane semble se surimposer. Les crêtes sont plus larges près de la base de l'écaille et peuvent se dédoubler. Les sillons sont profonds et l'apex des odontodes est plus aplati que sur l'écaille précédente. La base, triangulaire, aux pointes latérales effilées, est nettement concave avec des foramens disposés dans une dépression longitudinale médiane (Fig. 18b). La partie concave de l'écaille présente des foramens dans sa zone d'inflexion (Fig. 18c ; Pl. II : 7).

Il est possible de dénombrer cinq odontodes sur la couronne de l'écaille ARD 189-1 (Fig. 18d, e et f, Pl. II : 10 et 11). Les dépressions entre chaque ride sont peu profondes. La vue latérale (Pl. II : 11) permet de montrer l'étranglement entre la base et la couronne et également l'aspect coudé de cette dernière. De nombreux petits foramens s'alignent au niveau du col. La marge postérieure de la couronne, en vue coronale, présente quelques indentations. La base, de forme losangique montre des foramens plus gros localisés le long de sa marge postérieure.

Constituée de deux odontodes, la couronne de l'écaille CVUL 50 (Pl. II : 12 et 13) est courbée postérieurement sans atteindre l'horizontale et ne dépassant pratiquement pas la base. Cette dernière de forme losangique est concave. Les odontodes qui y sont implantés montrent chacun une ride très haute par rapport aux sillons qu'ils encadrent.
La différence principale de l'écaille ARD 189-2 (Pl. IV : 4) avec les autres est de présenter des odontodes (environ six) gros et cylindriques alors qu'en général, ils sont aplatis. L'ensemble des autres caractères est commun aux écailles de *Ctenacanthus*.

Toutes ces écailles ont une couronne étendue latéralement et infléchie vers l'arrière, une région du col bien développée où des foramens sont localisés. Leur côté convexe s'orne de rides courant de la base à l'apex tandis que le côté concave lisse est perforée par des pores. D'après Reif (1978), ce caractère ne se retrouve pas chez d'autres types d'écaille. Ce sont des écailles cténacanthides considérées comme des écailles croissantes. Ce type d'écaille a été établi à partir des restes de *Ctenacanthus costellatus* ; il correspond aussi au type *Ctenacanthus* de Karatajute-Talimaa (1992) dont les odontodes *sensu* Ørvig (1967) sont détachés.

Les écailles de type cténacanthide décrites dans le Frasnien du Boulonnais (France) (Derycke *et al.*, sous presse a) ont des odontodes moins individualisés et leurs apex ne sont pas aussi découpés. De plus, leur base osseuse est plate avec un collet peu marqué. Les niveaux de base du Carbonifère de Montagne Noire (France) (Derycke *et al.*, sous presse a) ont aussi livré des écailles cténacanthides ; celle figurée (pl. II : C) est proche de l'écaille figurée ici (Pl. II : 8 et 9). Dans le Famennien supérieur du Maroc, l'écaille décrite comme étant *Cladolepis* sp. (Derycke, 1992, pl. III : 1 et 2) serait en fait une écaille de type *Ctenacanthus*. D'autre part les écailles appelées *Ctenacanthus* ? sp. (Derycke, 1992, pl. III : 4, 6 et 9) ont des odontodes très coalescents et différents de ceux décrits ici et seraient donc à distinguer. Il faut ajouter à la liste des écailles

cténacanthides celles qui ont été publiées par Gross (1973, pl. 33 : 20 et 21) comme étant des "Cladodontier Schuppen".

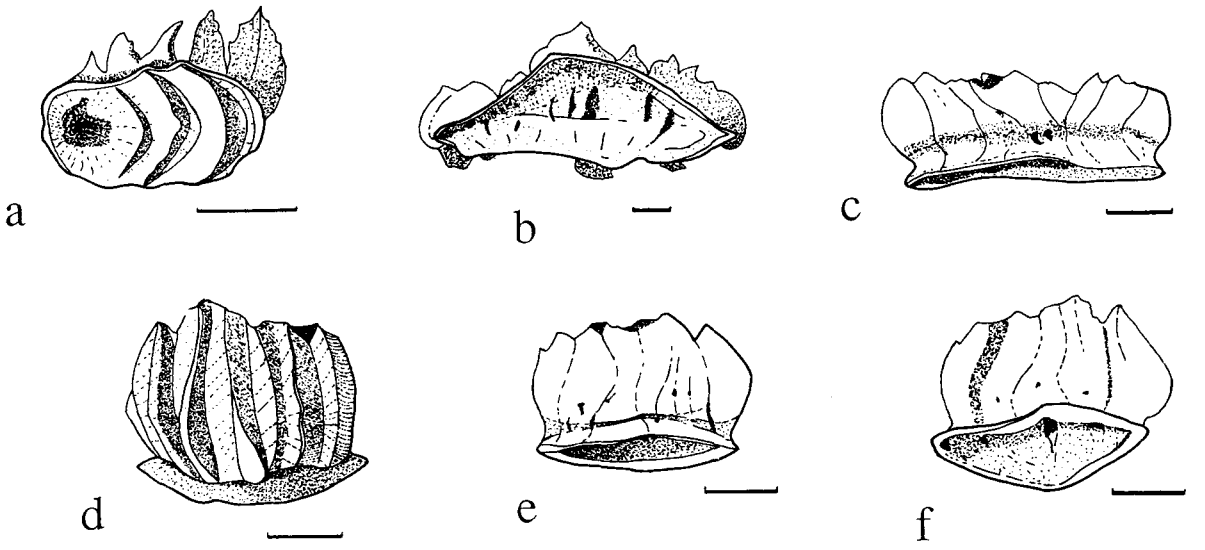


Fig. 18 - Morphologie de deux écailles de *Ctenacanthus* sp. 3. a : vue basale correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 6, 7, l'échelle représente 0,1 mm ; b : vue basale correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 8, 9, l'échelle représente 0,1 mm ; c : vue postérieure correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 8, 9, l'échelle représente 0,2 mm ; d, e et f correspondent à l'écaille figurée Pl. II : 10, 11, les échelles représentent 0,2 mm, d : vue frontale, e : vue postérieure et f : vue basale.
Morphology of the two scales of Ctenacanthus *sp. 3. a : basal view of the scale represented Pl. II : 6, 7, the scale is 0.1 mm long ; b : basal view of the scale represented Pl. II : 8, 9, the scale is 0.1 mm long ; c : posterior view of the scale represented Pl. II : 8, 9, the scale is 0.2 mm long ; d, e et f correspond to the scale represented Pl. II : 10, 11, scales are 0.2 mm long, d : frontal view, e : posterior view and f : basal view.*

Ctenacanthus sp. 4
(Pl. III : 1-7)

Matériel : trois dents, MNHN, ARD 180-1 (photo 2174, x70), ARD 180-2 (photos 2187, x150, 2185, x150 et 2186, x150) et ARD 183-1 (photos 2164a, x70, 2164b, x45 et 2165, x70)

Provenance : Pl. III : 1-4, ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. Pl. III : 5-7, ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne avec une cuspide principale plus haute que les quatre latérales, se trouve dans le même plan que la base (Pl. III : 1). Cette dernière forme un triangle et présente quatre foramens. La dent est compressée labio-lingualement,

comme si elle n'était pas encore fonctionnelle, aussi s'agit-il peut-être seulement d'un germe dentaire.

De type cladodonte, la dent ARD 180-2 (Pl. III : 2-4) montre trois cuspides fortement espacées et donc une hauteur intercuspidale nulle ; elles sont disposées sur la marge labiale de la base. La cuspide centrale, plus haute que les deux autres, est inclinée vers un des côtés. Outre une face labiale dont le sommet est finement ridé, sa face linguale présente une ride médiane et deux rides latérales qui semblent l'attacher à la base. Les cuspides latérales aux apex arrondis sont inclinées vers l'extérieur. La base de la dent est très fine et perforée d'un énorme foramen excentré à l'extrémité linguale de la face coronale ainsi que de trois petits foramens disposés entre les cuspides ou lingualement par rapport à la cuspide centrale.

La dissymétrie de la dent ARD 183-1 (Pl. III : 5-7) atteste de sa position latérale. La couronne constituée de cinq cuspides dont la deuxième paire latérale est plus haute que la première, est reléguée sur la marge labiale. La face linguale de chaque cuspide comporte de nombreuses rides longitudinales (au moins douze), tandis que sur la face labiale il y en a moins (environ six). La base, de forme subtriangulaire avec des sommets arrondis et dont la marge linguale montre trois foramens, est perpendiculaire à la couronne.

Ctenacanthus ? sp. 1
(Pl. III : 8-10)

Matériel : deux aiguillons, MNHN, ARD 180-3 (photos 2170, x45 et 2169, x45) et IRSNB (photo 2019, x45).

Provenance : ARD 180-3, ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. Pl. III : 10, sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; IRSNB, Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Trois crochets acérés et longs se placent les uns derrière les autres sur la marge postérieure de l'aiguillon 180-3 (Pl. III : 8-9). Ce dernier est lisse et présente des marges latérales non rectilignes (Pl. III : 9).

L'autre aiguillon (Pl. III : 10) montre lui aussi des pointes postérieures mais cette fois-ci disposées en quinconce. De plus, ces pointes sont moins hautes et leurs marges inférieures rectilignes. Une rangée de petits foramens délimite ces appendices. L'aiguillon ne présente pas d'ornementation mais de grandes craquelures longitudinales l'affectent.

Ctenacanthus ? sp. 2
(Pl. IV : 1-3)

Matériel : trois écailles, MNHN, ARD 181-1 (photo 2097, x70), ARD 180-4 (photo 2182, x45), CVUL-51 (photo 183, x45).

Provenance : ARD 181, F13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. CVUL-51, Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : La couronne trapue de l'écaille ARD 181-1 possède cinq odontodes bien distincts. Les deux odontodes externes en forme de croissants avec leurs concavités tournées vers le centre, englobent les trois autres. Ils sont ornés de fines rides séparées par de profonds sillons, ce qui donne un contour dentelé de la base de l'odontode. Une ride sommitale en dents de scie parcourt l'odontode situé à gauche sur la photo (Pl. IV : 1). Un troisième odontode orné de rides antérieures est décalé en position antérieure ; il est plus large que les deux odontodes en position interne et parallèles aux deux odontodes externes avec une partie centrale. La base fine et convexe en son centre est en forme de trèfle et dépasse légèrement de la couronne. La croissance de cette écaille est centrifuge par addition de nouveaux odontodes localisée sur les côtés. L'écaille pourrait correspondre au subtype B3 (genre *Ctenacanthus*) de Karatajute-Talimaa (1992). La croissance des deux autres écailles (Pl. IV : 2 et 3) est nettement centrifuge puisque les plus petits odontodes se situent toujours au centre. Alors que pour l'écaille ARD 180-4 (Pl. IV : 2), elle semble homogène dans toutes les directions (contour subsphérique, ici cassé), il existe des taux de croissance différentielle pour l'écaille CVUL-51 (Pl. IV : 3), de contour triangulaire. Les couronnes sont constituées d'odontodes mamelonnés qui portent des rides convergentes au sommet.

Genre *Goodrichthys* Moy-Thomas, 1951

Espèce-type : *Goodrichia* (preocc.) *eskdalensis* Moy-Thomas, 1936 ; Carbonifère inférieur, Glencartholm, Eskdale, Ecosse.

***Goodrichthys* sp. cf. *G. eskdalensis* Moy-Thomas, 1936**
(Fig. 19 ; Pl. IV : 5-7)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 189-3 (photos 16, x47,8, 8, x47 et 12, x48,4).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien ; zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Composée de cinq cuspides, la couronne de cette dent est étroitement soudée à la base qui constitue, du côté lingual, un plateau incliné vers le

haut. L'échancrure entre les cuspides est peu développée, ce qui donne une hauteur de couronne intercuspidale élevée. Quelques rides espacées constituent l'ornementation des deux faces de la couronne. Deux rangées de petits foramens soulignent les marges labiale et linguale de la base (Fig. 19a). La première est délicatement frangée. En vue coronale, la base est de forme quadrangulaire. Sa partie linguale présente un replat tandis que le centre est occupé par une dépression où se logent des foramens (Fig. 19b). Moy-Thomas (1936) décrit deux types de dents cladodontes sur *Goodrichthys* : de grandes dents lisses et de petites dents ornées de rides bien marquées et larges ; ce deuxième type correspondrait à notre matériel. La différence réside surtout dans la taille des éléments : alors que la dent publiée par Moy-Thomas (1936, pl. I, c) est de l'ordre du centimètre, celle qui est décrite ici est de l'ordre du millimètre (Pl. IV : 5-7). De plus, la hauteur labiale de la base de la dent figurée par Moy-Thomas est plus importante que celle qui est visible sur notre matériel. Pour Maisey (1981), *G. eskdalensis* est proche de *Ctenacanthus*.

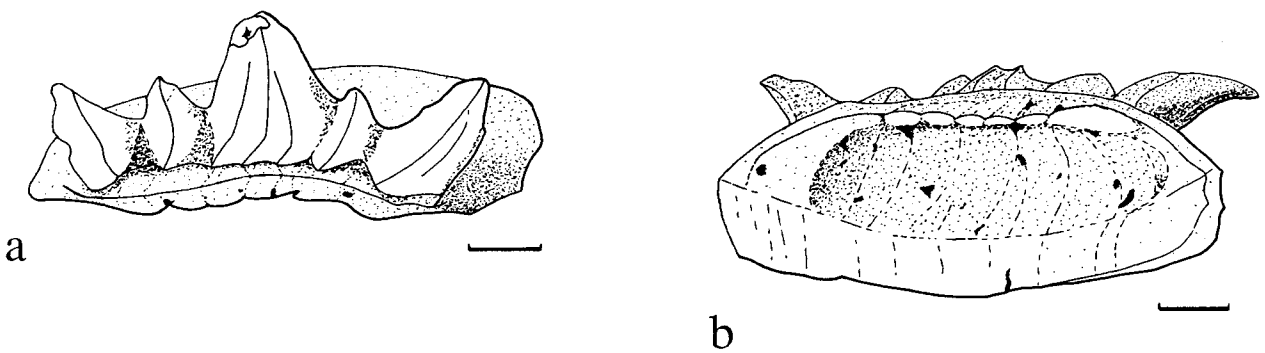


Fig. 19 - Morphologie d'une dent de *Goodrichthys* sp. cf. *G. eskdalensis* figurée Pl. IV : 5-7. a : vue labiale ; b : vue basale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Goodrichthys *sp. cf.* G. eskdalensis *(Pl. IV : 5-7). a : labial view. b : basal view. The scale is 0.2 mm long.*

Famille PHOEBODONTIDAE WILLIAMS *in* ZANGERL, 1981
Genre *Phoebodus* St John & Worthen, 1875

Espèce-type : *P. sophiae* St John & Worthen, 1875, couches Magnesium, Dévonien moyen, Vallée Cedar, Waterloo, Iowa.

Phoebodus australiensis Long, 1990
(Fig. 20 ; Pl. IV : 8-13)

Matériel : deux dents, IRSNB (photos 2059, x30, 2061, x30 et 2060, x30) et IRSNB (photos 2062, x45, 2063, x45 et 2064, x30).

Provenance : route d'Ocquier C, Modave (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : La couronne des deux dents est composée de trois cuspides (dont une est cassée sur la dent, Pl. IV : 12 et 13) sans cuspide intermédiaire. L'angle entre les cuspides principales et latérales est supérieur à 20° (Pl. IV : 9 et 13). Leur ornementation est constituée de trois ou quatre rides que ce soit du côté labial ou lingual. Les cuspides sont aplaties labio-lingualement et soulignées par des côtés coupants. La surface coronale de la base ronde est occupée par un bouton percé d'un énorme foramen en position linguale (Pl. IV : 11 et 12). Il est plus important que celui de la dent IRSNB (Pl. IV : 9) et que celui de la dent figurée par Long (1990, figs 2c et d). Du même côté, à la limite base/couronne, six foramens s'alignent suivant un arc (Pl. IV : 8, 11 et 12). La bosse ventro-labiale proéminente délimite un sillon transverse basal contenant des foramens tandis que la surface aborale de la base montre une concavité où se logent un (Fig. 20b ; Pl.IV : 11 et 12) ou trois (Fig. 20c ; Pl. IV : 8 et 10) foramens. La vascularisation de ces deux dents est élaborée et pourrait être du type hémiaulacorhize (Casier, 1947). Les caractères des deux dents correspondent à la diagnose de l'espèce décrite par Long (1990) dans le Famennien de Thaïlande. Long (1990) a aussi comparé ses spécimens de *Phoebodus australiensis* avec d'autres espèces de *Phoebodus* . Le *Phoebodus australiensis* figuré par Ginter (1990, pl. I, fig. 10b) en provenance de la partie terminale du Famennien ou du Tournaisien inférieur de Dalnia (Monts de Ste Croix, Pologne) ressemble à celui du Carbonifère basal de la Montagne Noire (France) (Derycke *et al.* , sous presse a, Pl. IV : G). Ce dernier est comme celui qui est figuré par Wang (1989, pl. 29 : 3) sous le nom de "*Cladodus*" en provenance de la partie inférieure du Membre Dapoushang, Formation de Daihua (Chine) à la limite dévono-carbonifère. *Phoebodus australiensis* est un bon marqueur stratigraphique de cette limite.

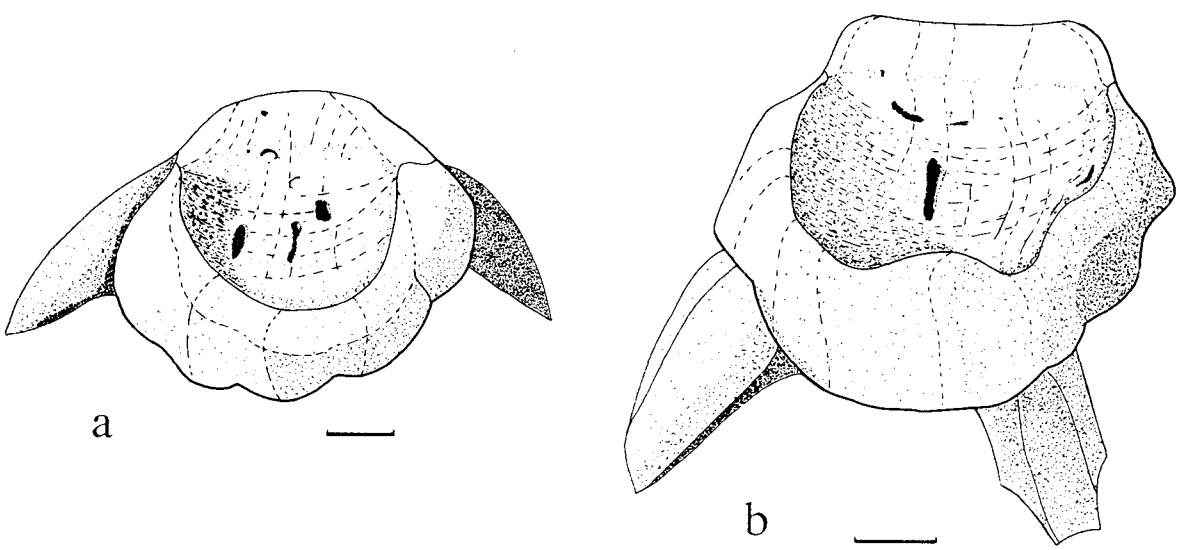


Fig. 20 - Morphologie de deux dents de *Phoebodus australiensis*. a : vue basale correspondant à la dent figurée Pl. IV : 8-10 ; b : vue basale correspondant à la dent figurée Pl. IV : 11-13. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of two teeth of Phoebodus australiensis. *a : basal view from the tooth figured Pl. IV : 8-10 ; b : basal view from the tooth figured Pl. IV : 11-13. The scale is 0.2 mm long.*

Phoebodus sp. 1
(Pl. V : 1 et 2)

Matériel : une dent, CVUL-52 (photos 186, x45 et 187, x45).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : La dent présente cinq cuspides recourbées lingualement dont les plus latérales forment un angle de 43° avec l'axe vertical central, supposé représenter celui de la cuspide centrale, ici cassée. Comme chez les autres Phoebodontidae, cette dernière devait être de taille égale ou légèrement inférieure (ceci est déduit de son diamètre) à celle des cuspides latérales. L'échancrure entre les cuspides est marquée mais leurs parties basales sont coalescentes. Les rides de la face labiale sont hautes et parallèles tandis que celles de la face linguale sont fines. Les cuspides latérales sont vrillées aux extrémités, dans le sens dextre pour la cuspide droite et senestre pour la cuspide gauche. Ce dispositif impose le même mouvement aux rides. D'autre part, les deux faces sont limitées par un côté coupant. Les trois cuspides centrales sont projetées labialement sur une portion de la base. Cette projection concave vers le bas est retroussée vers la couronne. A ce niveau, la limite couronne/base est visible. En vue coronale, la base, de contour pentagonal, présente un énorme bouton subsphérique étiré vers les côtés (Pl. V : 1). Trois gros foramens disposés en triangle sur les côtés et la face linguale du bouton ornent la base dont la surface basale présente un sillon transversal. Cette dent serait une nouvelle espèce récoltée aussi dans l'Arctique canadien (Ginter, comm. orale).

Phoebodus sp. 2
(Pl. V : 3 et 4)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 181-2 (photos 2101, x100 et 2099, x100).

Provenance : ARD 181, F13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Les cuspides, de section pentagonale (Pl. V : 4), sont pratiquement toutes de même hauteur. Peu de rides longitudinales les ornent (environ deux sur la face labiale, Pl. V : 3). Les échancrures n'atteignent pas la base mais s'arrêtent au tiers basal des cuspides générant un espace intercuspidal. La particularité de cette dent réside dans la position de sa base subtriangulaire qui forme un angle obtus avec la couronne. Son extrémité linguale arrondie montre un pore. Cette dent est déformée comme l'atteste le déplacement vertical de l'une des cuspides

Phoebodontidae gen. et sp. indet.
(Fig. 21 ; Pl. V : 5 et 6)

Matériel : une dent, IRSNB (photos 152, x45 et 151, x45).

Provenance : route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

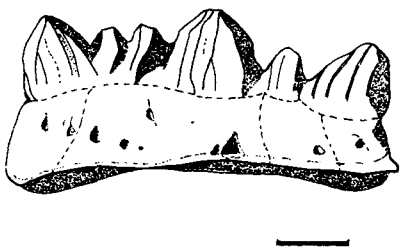


Fig. 21 - Morphologie d'une dent de Phoebodontidae gen. et sp. indet. correspondant à la dent figurée Pl. V : 5, 6 ; vue linguale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Phoebodontidae gen. and sp. indet. figured Pl. V : 5, 6 ; lingual view. The scale is 0.2 mm long.

Description et discussion : La paire de cuspides latérales externes est aussi haute que la cuspide centrale sur cette couronne de dent, constituée de six cuspides. Des rides fines bien marquées convergent vers le sommet de chacune d'elles. Sous la cuspide centrale existe un petit sulcus sous lequel se logent trois énormes foramens (Pl. V : 5 et 6). Les faces labiale et linguale de la base présentent chacune une rangée de gros foramens, tandis que la face aborale est ponctuée longitudinalement de foramens minuscules (Pl. V : 6 et Fig. 21). La base, séparée de la couronne par un étranglement, est aussi haute qu'elle.

CTENACANTHOIDEA *INCERTAE SEDIS*
Genre *Sphenacanthus* Agassiz, 1837

Espèce-type : *Sphenacanthus serrulatus* Agassiz, 1837, Calcaire Burdiehouse, Edinburgh, Ecosse.

Remarque : L'espèce *Sphenacanthus*, à l'instar de *Ctenacanthus*, a été reconnue par des aiguillons décrits originellement par Agassiz (1837, *in* Maisey, 1982). Les critères de reconnaissance des écailles et des dents ne sont pas bien établis.

Sphenacanthus ? sp.
(Pl. V : 7)

Matériel : une écaille, CVUL-53 (photo 10, x110).

Provenance : BLN 10, niveau supérieur de la carrière du Bois près de la carrière de la Briqueterie, Formation de Ferques, Membre de La Parisienne ou Membre Gris, Boulonnais (France) ; Frasnien, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis*.

Description et discussion : Deux odontodes inclinés vers l'arrière constituent la couronne de l'écaille. Ils sont lancéolés et disposés suivant l'une des diagonales de la base quadrangulaire qui est fortement convexe vers le bas. Les deux odontodes ne sont pas exactement placés sur une droite mais légèrement décalés l'un par rapport à l'autre. Les deux rides qui les ornent sont resserrées vers le centre de l'écaille. Elles sont plates, ondulantes et plus larges en bas qu'en haut.

La littérature n'est pas très prolixe en ce qui concerne les écailles de *Sphenacanthus*, aussi leur identification est quasi inaccessible si ce n'est par des données inédites. La détermination de l'écaille publiée ici (Pl. V : 7) m'a semblé justifiée après une remarque de Soler-Gijon (comm. pers.) sur d'autres écailles (Derycke, 1992, pl. III : 5, 7 et 10) qu'il proposait d'attribuer à *Sphenacanthus*, sa proposition s'accompagnant de photos de son matériel en provenance du bassin de Puertollano (Stéphanien B - Stéphanien C).

Du point de vue taxonomique, *Sphenacanthus* pose quelques problèmes. Ainsi, Ward (1890) plaçait ce genre au sein des Cestraciontidae, dont il a décrit une dent (pl. II : 16) et un aiguillon (pl. III : 2). Pour lui, les dents de *S. hybodoides* des North Staffordshire coal fields seraient proches du type hybodonte ; elles auraient été trouvées avec des denticules dermiques qu'il ne décrit pas. Ward trouve aussi des affinités avec quelques espèces de *Mesodmodus* décrites par St John & Worthen (1875). Pour Zangerl (1981), *Sphenacanthus* est placé dans les Ctenacanthoidea *incertae sedis* - proposition que j'ai conservée - avec des aiguillons ressemblant à ceux de *Ctenacanthus* alors que ses dents sont comme celles de *Tristychius arcuatus* et de *Protacrodus vetustus*. Il signale que les denticules dermiques vont d'un simple lepidomorium à des denticules composés. Le spécimen *Sphenacanthus delepinei* du Marbre Noir de Denée ("V1a", Belgique) décrit par Fournier et Pruvost (1928, pl. V, fig. 1 et 1a) montre deux palatocarrés, deux mandibules et des dents éparses. Aucune mention n'est faite à propos des écailles. L'espèce nécessite donc une révision afin d'en compléter l'étude. Fournier et Pruvost proposaient des affinités avec *Hybodus*, *Orodus* et *Sphenacanthus* et en particulier avec *Sphenacanthus hybodoides* Egerton (Ward, 1890).

Super-famille HYBODONTOIDEA OWEN, 1846
Famille HYBODONTIDAE OWEN, 1846
Genre *Mesodmodus* St John & Worthen, 1875

Espèce-type : *M. exsculptus* St John & Worthen, 1875, Formation Kinderhook, Carbonifère inférieur, Burlington, Iowa, USA.

Mesodmodus sp.

(Fig. 22 ; Pl. V : 8-12)

Matériel : deux dents, IRSNB (photos 158, x100, 157, x450 et 155, x100) et MNHN, ARD 191-1 (photos 37, x71 et 53, x71).

Provenance : route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*. Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

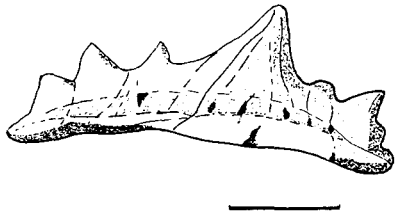


Fig. 22 - Morphologie d'une dent de *Mesodmodus* sp. figurée Pl. V : 8-10 ; vue linguale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Mesodmodus *sp. figured Pl. V : 8-10 ; lingual view. The scale is 0.2 mm long.*

Description et discussion : La couronne possède sept cuspides fortement ridées. Les stries sont larges tandis que les rides saillantes sont fines. Parmi ces dernières, les plus latérales convergent vers le haut. Le fait que la couronne soit continue entre les cuspides minimise l'échancrure. L'inclinaison de la troisième paire de cuspides par rapport à la cuspide principale est de l'ordre de 20°, tandis que la deuxième paire présente un angle plus faible (10° environ). La face aborale de la base est subrectangulaire et présente une projection du côté labial (Pl. V : 8). La dépression ainsi constituée montre au moins une dizaine de foramens. A l'inverse de la face labiale, la face linguale de la base est ponctuée d'une rangée de foramens (Fig. 22). A la surface de la couronne, on distingue nettement un réseau hexagonal (Pl. V : 9) qui correspond aux parois des cellules épithéliales qui ont engendré le tissu émailloïde (Schultze, 1977).

La deuxième dent (Pl. V : 11 et 12) qui provient d'une autre localité mais de au même âge stratigraphique, est très proche de la première par le fait qu'elle présente aussi une très grande cuspide centrale triangulaire et des cuspides latérales au nombre de six environ. L'ornementation de la couronne est comparable si ce n'est qu'ici les rides latérales ne convergent pas (Pl. V : 12). Les bases aussi se ressemblent avec un contour subrectangulaire et un aspect arqué vers le côté labial (Pl. V : 8 et 11). De plus, sur la dent ARD 191-1 (Pl. V : 11 et 12) existe une rangée de foramens située près du bord labial de la surface basale ; le sillon longitudinal y est moins marqué que sur la dent IRSNB (Pl. V : 8-10). Les bords linguaux des deux dents sont encochés par quatre ou cinq foramens (Pl. V : 8 et 11).

Bien que ces dents montrent des caractères de Protacrodontidae, c'est-à-dire un aplatissement labio-lingual, une crête occlusale et une cuspide principale triangulaire, elles ont été rapprochées du genre *Mesodmodus* décrit par St John & Worthen (1875, p. 290, pl. V : 12-22) par l'aspect de la couronne avec une grande cuspide principale sans échancrure très marquée avec les cuspides latérales. La place systématique de *Mesodmodus* est incertaine. En effet, St John & Worthen (1875) ne proposant aucun schéma taxonomique quelque soit le genre traité, *Mesodmodus* reste lui aussi à l'état descriptif. De nombreux auteurs ont placé le genre *Mesodmodus* au sein des Orodontidae comme le fait Zangerl (1981, p. 94) mais il le cite aussi dans les restes présumés d'Elasmobranches (p. 103). Il propose aussi de l'insérer dans les Hybodontes (Zangerl, 1981, p. 103), qui, bien que considérés comme d'âge mésozoïque, voient leur origine se situer dans le Dévonien moyen et pour le moment il est difficile de les grouper étant donné leur diversité dans le Paléozoïque (Zangerl, 1981, p. 56). J'ai donc choisi d'insérer *Mesodmodus* parmi les Hybodontidae d'après ces remarques mais aussi d'après la description des dents d'*Hybodus* que donne Cappetta (1987, p. 31).

Par l'allure de sa couronne, la dent en provenance du Tournaisien supérieur du Rocher Bayard publiée par Crasquin (1984, pl. 21 : 4) peut être incluse dans la famille des Hybodontidae. Elle est un peu différente de *Mesodmodus* ; il s'agit probablement d'un *Hybocladodus* comme celui qui a été publié par St John & Worthen (1875, pl. V : 10).

Famille POLYACRODONTIDAE GLIKMAN, 1964
Genre *Lissodus* Brough, 1935

Espèce-type : *Hybodus africanus* Broom, 1909, série de Beaufort, Trias inférieur, Bekker's Kraal, district de Rouxville, Afrique du Sud.

Lissodus sp. cf. *L. zideki* Johnson, 1981
(Fig. 23 ; Pl. VI : 1 et 2)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 182-1 (photos 2117, x70 et 2116, x70).

Provenance : ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne de cette dent est épaisse avec une cuspide principale peu élevée. Du côté labial s'individualise un bourrelet aussi large que la cuspide. La crête occlusale sépare un côté lingual plat d'un côté labial renflé. Les bords latéraux de la couronne sans crénulation s'aplatissent et rejoignent l'étranglement séparant la base de la couronne. Cette dernière est localisée sur la marge du côté labial. La base montre sur sa face occlusale une rangée de gros foramens elliptiques, les centraux

occupant toute la largeur. La face aborale, quant à elle, exhibe un sillon longitudinal sur sa marge labiale, dans lequel se logent trois petits foramens centraux (Fig. 23). Le reste de la base est plan à légèrement concave.

La dent figurée rappelle celles qui sont décrites par Hansen (1986, pl. III : 20-23) sous le nom *Lissodus zideki* surtout en ce qui concerne la face labiale. Par contre, la face opposée montre un processus lingual central alors que la dent figurée ici (Pl. VI : 2) n'en a pas. *Lissodus zideki* provient du Groupe de Conemaugh (Ohio), Pennsylvanien supérieur (Stéphanien).

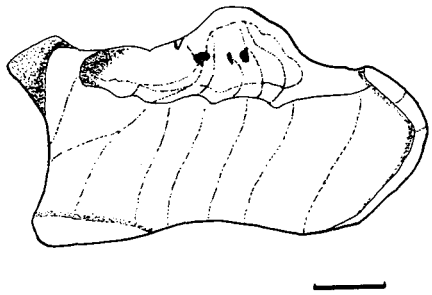


Fig. 23 - Morphologie d'une dent de *Lissodus* sp. cf. *L. zideki* figurée Pl. VI : 1, 2 ; vue basale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Lissodus *sp. cf.* L. zideki *figured Pl. VI : 1, 2 ; basal view. The scale is 0.2 mm long.*

Lissodus sp. 1
(Pl. VI : 3 et 4)

Matériel : deux dents, IRSNB (photo 2015, x45) et IRSNB (photo 2024, x70).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Ces deux dents sont de type broyeur avec une couronne relativement plate et moins haute que large. Leur surface occlusale, plissée avec des rides labio-linguales, est usée dans la partie centrale. La couronne est dissymétrique puisque plus large d'un côté que de l'autre (à droite, Pl. VI : 3 et à gauche Pl. VI : 4), de plus, du même côté, la base est prolongée latéralement. La face labiale montre une protubérance.excentrée (au second plan, Pl. VI : 3 et au premier plan, Pl. VI : 4) qui est soulignée par une crête transversale sur la dent (Pl. VI : 4). A cette dernière, qui sépare une partie haute, large et oblique d'une partie basse qui plonge vers le centre de la dent, s'ajoute une crête occlusale (Pl. VI : 4). Le fait que le col de ces deux dents soit très étranglé masque le sulcus. Sur la face linguale de la dent IRSNB (Pl. VI : 3), la base présente huit foramens de tailles diverses avec les plus grands concentrés dans la partie médiane. Sur la dent IRSNB (Pl. VI : 4), la face labiale de la base montre une rangée de foramens régulièrement disposés (environ huit).

Les dents de *Lissodus* du Namurien sont de type broyeur. Leur couronne est plus plissée que chez les *Lissodus* du Famennien et leurs bords latéraux sont verticaux avant de plonger vers le col alors qu'ils sont fortement obliques sur les formes du Famennien.

Lissodus sp. 2
(Fig. 24 ; Pl. VI : 5-8)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 180-5 (photos 2181, x100 et 2179, x100) et ARD 180-6 (photos 2176, x70 et 2177, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ces deux dents ont une couronne aussi large que haute avec une protubérance labiale centrale. La couronne est constituée d'une cuspide centrale basse, flanquée de deux cuspides latérales réduites (Pl. VI : 6 et 7). Une crête occlusale parcourt le haut de la couronne ; elle est atténuée sur l'une des dents (Pl. VI : 7 et 8) et paraît usée sur l'autre (Pl. VI : 5 et 6). Une deuxième crête suit le bord labial à mi-hauteur de la couronne et souligne la protubérance centrale (Pl. VI : 6). Enfin, il existe une crête sagittale, appelée crête occlusale transverse par Soler-Gijon (1993), perpendiculaire à la crête occlusale et orientée labio-lingualement (Pl. VI : 6). La dent ARD 180-6 (Pl. VI : 7 et 8) présente deux petites protubérances labiales supplémentaires devant les deux cuspides marginales qui correspondent à des retroussements latéraux vers le côté occlusal de la couronne. Des traces de cellules polygonales du tissu émailloïde apparaissent en relief sur la couronne de la dent du côté lingual. La couronne est séparée de la base par un fort étranglement vers lequel convergent de manière abrupte ses bords latéraux. La base plate est plus ou moins perpendiculaire à l'axe de la couronne qu'elle dépasse latéralement. Sa face linguale large et oblique montre de gros foramens elliptiques (Pl. VI : 5 et 7) qui occupent toute la largeur de la base pour l'une des dents (Pl. VI : 5) tandis que sa face labiale est plus réduite. La face aborale de la dent (Pl. VI : 5 et 6) montre une zone linguale plate et une zone labiale fortement concave au centre de laquelle se trouve un gros foramen (Fig. 24a). L'autre dent (Pl. VI : 7 et 8) a une base en deux parties moins distinctes. Elle est aussi perforée d'un gros foramen central (Fig. 24b). Ces deux bases ont une vascularisation qui rappelle le type hémiaulacorhize. Chez les *Lissodus* décrits par Hansen (1986), elle est de type anaulacorhize, alors que Gebhardt (1988) décrit des dents de *Lissodus* dans le Stéphanien, qui ont une vascularisation anaulacorhize en position latérale et hémiaulacorhize en position médiane. Le type de vascularisation n'est peut-être pas un bon critère spécifique, à l'inverse de ce que pensait Casier (1947), ou alors il est mal défini. Les critères morphologiques énumérés par Hansen (1986, p. 138, modifiés d'après Duffin, 1985) correspondent à ceux des dents retrouvées dans le Famennien de Belgique. Cappetta (1987, p. 36) décrit un caractère supplémentaire de la couronne qui est le rebroussement des extrémités latérales, en vue occlusale, lingualement, ce qui accentue la proéminence de la protubérance labiale (visible aussi ici, Pl. VI : 6).

Pour Cappetta (1987), ce genre présente une denture de type broyeur alors qu'une dent isolée présentant une crête occlusale acérée serait plutôt adaptée pour couper. A l'inverse de ce que dit Cappetta, en ce qui concerne l'ornementation des couronnes, le matériel de Belgique présente des espèces avec une crête étroite et une surface lisse tandis que les espèces où la dentition est de type broyeur ont une surface plissée.

En ce qui concerne le milieu de vie, il semble que le genre *Lissodus* se trouve essentiellement dans des dépôts d'eau douce, sauf en ce qui concerne quelques représentants du Campanien du New Jersey et du Cénomanien du Texas où ils sont marins (Capetta, 1987). A l'inverse Soler-Gijon (1993), qui cite ce genre pour la première fois dans le Carbonifère de la péninsule ibérique, affirme que *Lissodus* se trouve typiquement en faciès marins. Pour lui, la seule espèce de *Lissodus* paléozoïque considérée comme dulcicole est *L. lacustris* Gebhardt (1988), mais cette affirmation est fondée sur la présence de Vertébrés acceptant des variations de salinités importantes, aussi Soler-Gijon, réfute-t-il les arguments de Gebhardt. Après les travaux de Johnson (1981), Duffin (1985, *in* Hansen, 1986) et Hansen (1986), le genre *Lissodus* consistait en 21 espèces du Carbonifère inférieur au Crétacé supérieur. Depuis Gebhardt (1988) a décrit une nouvelle espèce et d'autres auteurs en ont signalée (Cappetta, 1987 ; Soler-Gijon, 1993). Pour Hansen (1986), *Lissodus* est probablement une entité taxonomique "fourre-tout". Les *Lissodus* du Famennien de Belgique seraient les plus anciens représentants puisque l'enregistrement le plus ancien semble être à l'heure actuelle daté du Viséen (Cappetta *et al.*, 1993).

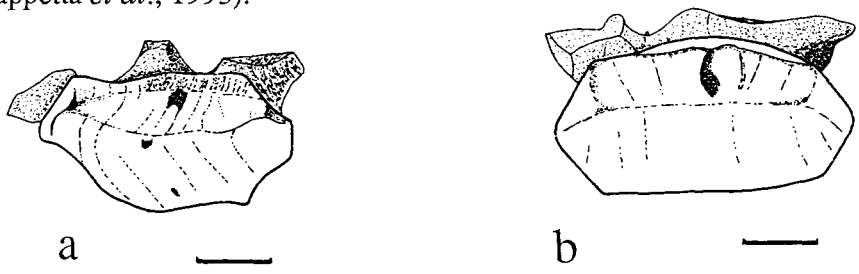


Fig. 24 - Morphologie de deux dents de *Lissodus* sp. 2. a : vue basale de la dent figurée Pl. VI : 5, 6 ; b : vue basale de la dent figurée Pl. VI : 7, 8. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of two teeth of Lissodus *sp. 2. a : basal view of a tooth figured Pl. VI : 5, 6 ; b : basal view of a tooth figured Pl. VI : 7, 8. The scale is 0.2 mm long.*

Lissodus sp. 3

(Fig. 25 ; Pl.VI : 9-10 ; Pl. XXXVI : 4)

Matériel : deux dents, IRSNB (photo 13, x71) et IRSNB (photo 12, x81) et une lame CrO4a.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : La couronne plus haute que large de cette espèce est différente de la précédente par son aplatissement labio-lingual. Une crête occlusale acérée parcourt le sommet de la couronne (Pl.VI : 9 et 10). De plus, une ride basale partage la couronne, du côté labial, en deux tiers supérieurs et un tiers inférieur. A ce niveau, se trouve une protubérance labiale de section carrée ou processus articulaire labial (Soler-Gijon, 1993).

Une seule cuspide principale arrondie constitue la couronne qui se relève légèrement aux extrémités latérales (Pl. VI : 10) ; sa surface est érodée ce qui n'est pas étonnant puiqu'elle constitue la zone la plus exposée à l'usure. La couronne, de forme trapézoïdale, de la dent IRSNB (Pl. VI : 9), quant à elle, ne présente pas de cuspide distincte. Les bords latéraux de la couronne convergent brutalement vers l'étranglement qui sépare la couronne de la base (Pl.VI : 9 et 10). Cette dernière, plus petite et plus étroite, est surplombée largement par la couronne, surtout latéralement. Elle est projetée lingualement (Pl. VI : 9) et labialement mais uniquement au niveau de la protubérance (Pl. VI : 10), ce qui lui donne un aspect pseudo-triangulaire. Juste sous la couronne, la partie verticale de la base est appelée sulcus (Johnson, 1981, fig. 1 ; Hansen, 1986, fig. 15), qui est ici nettement visible. Quelques foramens elliptiques se répartissent symétriquement sur les bords labial et lingual des bases qui sont obliques par rapport à la face aborale concave en son centre (Pl. VI : 10).

Les *Lissodus* du Namurien semblent avoir une vascularisation plus élaborée que ceux du Famennien puisque l'organisation des foramens de taille équivalente y est plus symétrique.

Histologie : La couronne, en forme d'éventail (en coupe transversale, Fig. 25), est moins haute que la base et montre des bords latéraux qui plongent vers la base. Ainsi, le contour de la dent montre nettement un étranglement au niveau de la limite couronne/base dont la partie verticale correspond au sulcus. Une limite s'esquisse entre les tissus à ce niveau. La base, de forme trapézoïdale, s'étend moins latéralement que la couronne. Son apparente dissymétrie résulte du fait de l'orientation de la coupe qui est subtransversale. Dans la partie basale de la dent, la cavité pulpaire suit les bords puis elle s'étend dans la couronne où elle est allongée longitudinalement. A cet endroit, des tubules de dentine ramifiés émergent perpendiculairement par rapport à elle, il s'agit donc d'orthodentine. La cuspide centrale est usée puisqu'il semble exister un plateau sommital. Le reste de la couronne est frangé par le tissu émailloïde peu visible. Le tissu qui constitue la base n'est pas parfaitement identifiable du fait d'intrusions qui pourraient être le fait de mycélium fongique. A cet endroit, on trouve généralement de l'ostéodentine (*sensu* Ørvig, 1951) repérable sur les marges latérales.

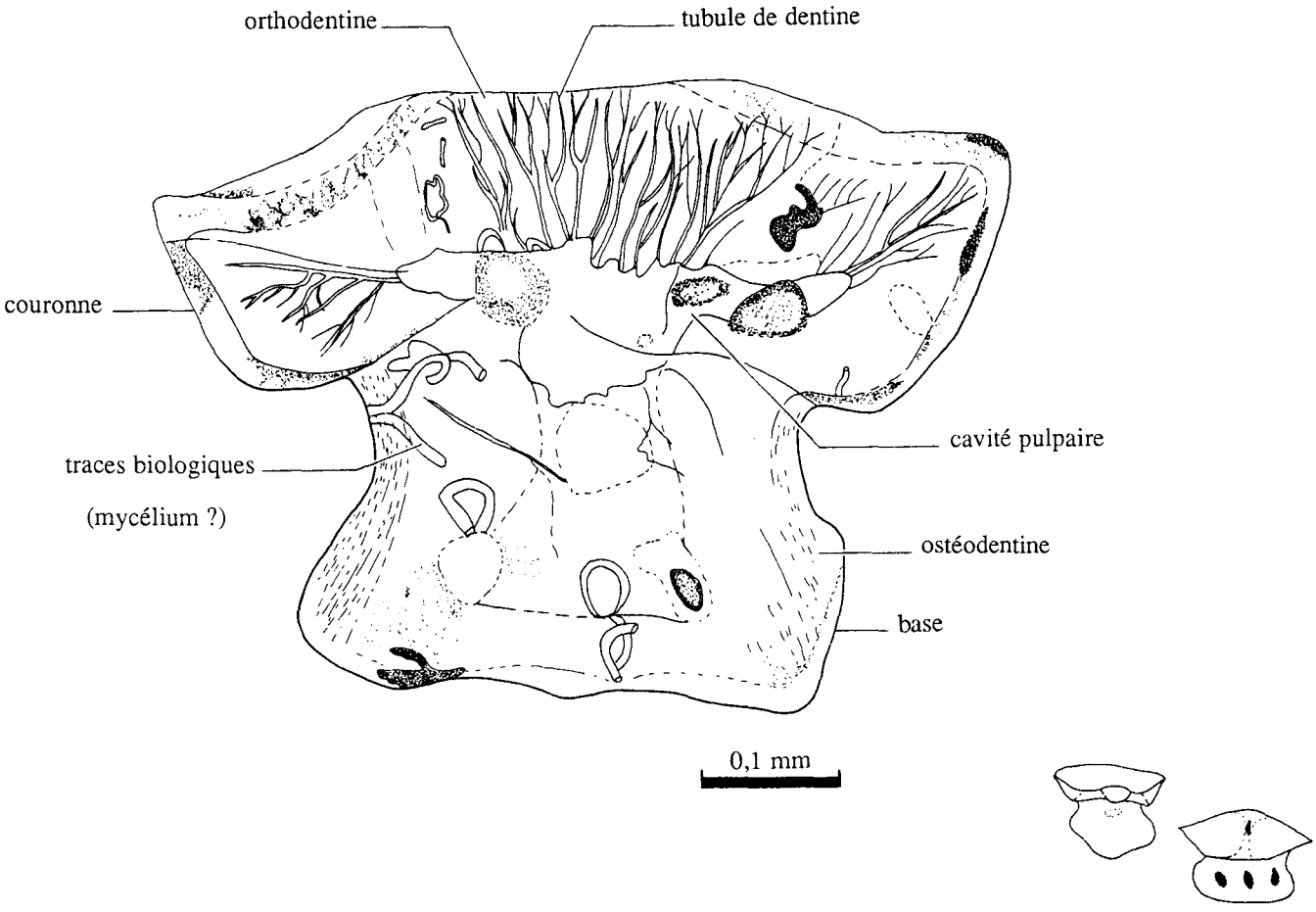


Fig. 25 - Histologie d'une dent de *Lissodus* sp. 3 figurée Pl. VI : 9, 10. Les croquis, sans échelle, donnent l'aspect de la dent coupée. Coupe transversale, lame CrO4a.
Histology of a tooth of Lissodus *sp. 3 figured Pl. VI : 9, 10. Sketches, without scale, show the appearance of the tooth before cutting. Transversal thin section, plate CrO4a.*

Lissodus sp. 4
(Pl. VII : 1-6)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 183-2 (photos 2160, x70, 2159, x70 et 2161, x70) et ARD 182-2 (photos 2126, x70, 2125, x70 et 2124, x70).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m et ARD 182, F14, 18 à 22 m ; Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ces deux dents ont une couronne aplatie labio-lingualement avec une protubérance centro-labiale ou processus articulaire peu développé par rapport à celle des dents précédentes (Pl. VI : 5-10). Une cuspide principale, qui s'individualise modérément de la masse de la couronne, est encadrée par deux cuspides latérales peu distinctes correspondant aux retroussements latéraux de la couronne. Une

crête occlusale limite les faces labiale et linguale résultant de l'aplatissement labio-lingual. Les bords latéraux de la couronne, qui dépasse latéralement de la base, convergent vers le milieu de la dent en engendrant un étranglement entre la couronne et la base qui est moins prononcé que chez *Lissodus* sp. 3 (Pl. VI : 9-10). Le sulcus montre une rangée de foramens qui frangent le bord labial de la base (Pl. VII : 2 et 6). De plus, un alignement de protubérances sépare sagittalement la couronne en deux parties (Pl. VII : 3 et 6). La partie supérieure de la couronne est distincte de sa partie inférieure plus réduite par l'existence d'un bourrelet continu sous lequel elle plonge vers le centre de la dent (Pl. VII : 1 et 2). La dent ARD 182-2 (Pl. VII : 4-6) montre deux bosses subsagittales à l'aplomb des esquisses de cuspides intermédiaires (Pl. VII : 6). La base est oblique par rapport à l'axe de la dent et comme sur les dents figurées par Johnson (1981, fig. 1), sa partie labiale est concave et constitue ainsi une dépression dans le sens transversal où se loge une rangée de foramens (Pl. VII : 3). Elle est projetée lingualement et constitue un torus tel que l'ont défini auparavant Hansen (1986) et Gebhardt (1988).

Une relation de parenté pourrait être évoquée entre *Lissodus* et *Vallisia*. En effet, leurs couronnes sont similaires si ce n'est que chez *Vallisia*, elle est plus haute et plus nettement tricuspide (Pl. XVIII : 5-7). Quant aux bases, elles sont équivalentes.

Polyacrodontidae *incertae sedis*
(Pl. VII : 7-10)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 181-3 (photos 2110 et 2111, x70) et ARD 182-3 (photos 2118, x70 et 2119, x70).

Provenance : ARD 181, F13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : Cinq cuspides coalescentes sur une grande hauteur, correspondant à la zone intercuspidale, constituent la couronne trapue. La dent ARD 182-3 (Pl. VII : 9-10) est légèrement dissymétrique du fait d'un léger renfoncement sous la première cuspide latérale (à droite sur la photo, Pl. VII : 9), ceci est accentué par l'inclinaison de la cuspide principale triangulaire. Une crête occlusale peu marquée relie la cuspide centrale large aux deux cuspides latérales internes et aux cuspides latérales externes plus larges et plus hautes que les précédentes. L'ensemble est légèrement arqué aux extrémités et les cuspides latérales divergent de l'axe central de la dent (Pl. VII : 7 et 9). Les deux faces labiale et linguale de la couronne (Pl. VII : 7 et 8) sont ornées de rides irrégulières assez prononcées du fait de la profondeur des stries intercalées. Sur la cuspide centrale de la dent ARD 182-3 (Pl. VII : 9 et 10), l'ornementation se réduit du côté labial à deux rides peu marquées sub-convergentes, par contre du côté lingual existent trois fortes protubérances. La base subrectangulaire est étendue lingualement avec de gros foramens

allongés sagittalement et disposés régulièrement. Il en existe au moins quatre sur unr dent (Pl. VII : 8) et deux sur l'autre (Pl. VII : 10). Les plus centraux sont localisés pratiquement au droit des cuspides latérales internes. Le côté labial montre une rangée de minuscules foramens. Comparée aux Polyacrodontidae qui sont essentiellement triasiques, ces dents présentent quelques caractères de *Lissodus* mais aussi de *Protacrodus* (voir ci-dessous). Les dents figurées (Pl. VI : 1-10 et Pl. VII : 1-10) constituent les plus anciens restes de Polyacrodontidae connus (Zidek, 1993).

Super-famille PROTACRODONTOIDEA ZANGERL, 1981
Famille PROTACRODONTIDAE ZANGERL, 1981

Remarque : Il a été difficile de cerner le genre *Protacrodus*. En effet, la dent de *Protacrodus vetustus* Jaekel, 1921 (*in* Zangerl, 1981) représentée classiquement diffère notablement des *Protacrodus* décrits par Gross (1937 *in* Zangerl, 1981). Pour Zangerl (1981, p. 61), les dents de Protacrodontoidea sont de forme orodontide avec un cône principal flanqué par un certain nombre de petits conules, tous fortement ridés. La distinction avec les Orodontoidea se fait par l'observation de l'histologie. En effet, la couronne des Protacrodontoidea consiste entièrement en orthodentine (Gross, 1973). Ce contrôle n'ayant pu être effectué du fait du nombre restreint de dents dans mon matériel, il semble qu'un certain nombre de critères morphologiques permettent de les distinguer malgré l'évidence de leurs similarités, comme la forme trapue des dents et l'existence d'une crête reliant les cuspides entre elles qui ne sont pas séparées par des échancrures. Ainsi, la couronne des Orodontoidea est aussi large que haute alors que la couronne des Protacrodontoidea est plus comprimée labio-lingualement. Chez ces derniers, la cuspide centrale est en général triangulaire. De plus, il semble y avoir une continuité des stries de la couronne au passage du côté labial au côté lingual chez les Orodontoidea. Zangerl (1981) signale la tentative de placer les Protacrodontoidea au sein des requins cténacanthides du fait de la morphologie des dents mais aucun aiguillon n'a été jusqu'alors décrit, qui aurait pu corroborer cette hypothèse. Par contre, le matériel étudié dans le Famennien et le Tournaisien de Belgique semble confirmer les affinités existant entre les Orodontoidea et les Protacrodontoidea.

Décrits dans le Dévonien moyen et supérieur d'Europe et d'Amérique du Nord et dans le Carbonifère supérieur d'Amérique du Nord (Zangerl, 1981), les Protacrodontoidea sont repérés pour la première fois dans le Carbonifère inférieur de Belgique. Une forme avec des côtés coupants plus acérés a été décrite dans le Famennien supérieur du Maroc (Derycke, 1992).

Genre *Protacrodus* Jaekel, 1921

Espèce-type : *P. vetustus* Jaekel, 1921, redécrit par Gross (1938), Dévonien supérieur, Wildungen, Allemagne.

Protacrodus sp. cf. *P. vetustus* Jaekel, 1921
(Pl. VIII : 1-2)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-2 (photos 54, x78,2 et 5, x78).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Bien que cette dent soit cassée, sa cuspide principale n'est pas centrale mais décalée latéralement (Pl. VIII : 1). Les deux cuspides qui la jouxtent sont plus petites que les suivantes. Les rides ornant les cuspides forment des parenthèses encadrant parfois une ride centrale supplémentaire (Pl. VIII : 1). En vue occlusale, les rides convergent vers le sommet des cuspides et dessinent une étoile avec la crête occlusale qui passe d'une cuspide à l'autre (Pl. VIII : 2). La base relativement fine montre une gouttière du côté lingual, juste à la base de la couronne, ce qui donne un profil du côté droit en forme de S. L'ensemble de la dent est légèrement arqué.

La couronne, par sa forme, sa taille relative et l'ornementation de ses cuspides, évoque celle de *Maiseyodus johnsoni* Hansen (1986) mais elle est plus large labio-lingualement que cette dernière. Par contre, elle est exactement similaire aux dents trouvées en Montagne Noire (Derycke *et al.* , sous presse a), qui sont elles aussi datées du Carbonifère inférieur et qui ont été rapprochées de *P. vetustus* (Gross, 1938 *in* Zangerl, 1981, fig. 65, p. 62).

Protacrodus sp. 1
(Pl. VIII : 3-6)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 191-3 (photos 39, x57 ; 51, x56 et 23, x58,4) et ARD 191-4 (photo 8, x47,2)

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Appartenant au genre *Protacrodus* par l'existence d'une crête reliant les cuspides entre elles et l'aplatissement labio-lingual de la couronne, la dent ARD 191-3 (Pl. VIII : 3-5) montre l'expression maximale d'un autre caractère des *Protacrodus* mis en évidence dans ce travail : la forme triangulaire des cuspides. La couronne, avec des cuspides latérales plus petites que la principale, est dans son ensemble arquée avec la concavité tournée vers le côté lingual (Pl. VIII : 5). Les deux côtés de la couronne sont ornés de rides qui convergent vers le sommet de chaque cuspide, ce qui la

distingue de celle qui a été publiée par Gross (1973, pl. 35 : 1). Par contre, elle montre plus d'affinités avec une autre dent figurée par Gross (1973, pl. 35 : 5) mais avec une échancrure plus développée. La face occlusale de la base rectangulaire et perpendiculaire à la couronne, montre un certain nombre de foramens. Deux d'entre eux sont situés à l'arrière de la cuspide principale tandis que deux autres foramens ponctuent latéralement la marge linguale de la base.

La dent fragmentaire ARD 191-4 (Pl. VIII : 6) a été rapprochée de la dent précédente par la similarité de l'ornementation des cuspides (Pl. VIII : 5 et 6) et par le fait qu'elles appartiennent au même niveau stratigraphique.

Protacrodus sp. 2
(Pl. VIII : 7)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-5 (photo 7, x77).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Constituée de quatre cuspides, la couronne ne présente pas de cuspide principale centrale, la cuspide la plus large étant reléguée latéralement (à gauche sur la photo, Pl. VIII : 7). La zone intercuspidale de la couronne est grande et les cuspides, ornées par une ou deux rides longitudinales et dont les apex sont arrondis, sont reliées entre elles par une crête occlusale. Le trajet d'un vaisseau nourricier est mis à jour par usure de la base et débouche sur un foramen aligné avec au moins trois autres le long de la marge labiale de la surface aborale. Cette rangée de foramens est protégée par un léger bourrelet labial.

Protacrodus sp. 3
(Pl. VIII : 8)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-6 (photo 21, x61,4).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Cette dent est particulière par l'aspect de ses cuspides dont les apex sont en lignes brisées ; elles sont ornées de quatre ou cinq stries disposées en parenthèses. La crête occlusale qui les relie forme des crénulations entre elles. La zone intercuspidale est grande, c'est-à-dire que les cuspides sont fusionnées à partir de leurs bases sur une grande hauteur. La surface occlusale de la base est ponctuée de nombreux foramens disposés régulièrement. Entre la couronne et la base existe un bourrelet qui

masque le col. Cette dent ressemble à la dent ARD 191-2 (Pl. VIII : 1 et 2) mis à part ce dernier caractère et la différence quant au trajet de la crête occlusale.

Protacrodus sp. 4
(Pl. VIII : 9-12)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 183-3 (photos 2155, x70, 2154, x100 et 2153, x100) et ARD 180-7 (photo 2198, x70).

Provenance : ARD 183, sondage, F 15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. ARD 180, F 12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne de la dent ARD 183-3 (Pl. VIII : 9-11), perpendiculaire à la base est disposée à la marge labiale de celle-ci (Pl. VIII : 10). Elle est constituée de cinq cuspides dont la centrale, bien qu'émoussée au sommet, est deux fois plus haute que les quatre latérales. Reliées entre elles par une crête occlusale, les cuspides sont inclinées du même côté (à gauche, Pl. VIII : 9) et sont soudées à la base. Les rides de la face labiale (Pl. VIII : 11) sont espacées et émoussées tandis que du côté lingual, elles sont plus nombreuses, fines, rapprochées et sinueuses (Pl. VIII : 9). La base étendue du côté lingual est relativement longue et peu épaisse (Pl. VIII : 10). Trois énormes foramens sont disposés au droit des deux premières cuspides marginales et de la cuspide principale sur la face linguale de la base (Pl. VIII : 9).
Un autre fragment de dent (Pl. VIII : 12) montre le même type d'ornementation sur la face labiale et une table d'usure sommitale sur la cuspide qui devait être la cuspide principale.

Protacrodus sp. 5
(Pl. IX : 3 et 7)

Matériel : deux dents, CVUL-54 (photo 189, x30) et MNHN, ARD 183-4 (photo 2146, x45).

Provenance : CVUL-54, Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera*. ARD 183-4, ARD 183, sondage, F 15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne de la dent CVUL-54 de forme trapue du fait de la petitesse des cuspides par rapport à la longueur de la dent, présente une cuspide principale centrale et deux cuspides marginales de taille légèrement inférieure. La zone

située entre elles est occupée par de la couronne non différenciée. Le mouvement arqué de la dent est accentué par la courbure des stries grossières sur les cuspides marginales. Une crête occlusale parcourt l'ensemble de la couronne. La base est endommagée mais on devine une rangée de foramens sur le bord labial et la cavité pulpaire en bas à droite de la dent. La dent ARD 183-4 (Pl. IX : 7), bien que fragmentaire, présente les même caractères mais avec des rides plus courbes.

***Protacrodus* sp. 6**
(Pl. IX : 4-6)

Matériel : deux écailles, CVUL 55 (photos 176b, x100 et 176a, x70) et CVUL 56 (173, x100).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : Comme chez les écailles d'Acanthodiens, le grand axe du losange dans lequel s'inscrivent ces écailles, est orienté antéro-postérieurement. La base est plus développée que la couronne sur les côtés et à l'avant. La couronne plate, relevée à l'arrière, est ornée de rides (environ six) relativement larges. Ces dernières prennent leur origine à l'avant, elles s'incurvent ensuite vers les côtés puis convergent vers l'arrière. La croissance de l'écaille se fait par addition latérale d'odontodes à la manière de pelures d'oignon mais dans un seul plan. Un odontode de forme triangulaire, en vue coronale, est situé à l'avant de la couronne ; il constitue la procouronne des écailles (Pl. IX : 4-6).

Karatajute-Talimaa (1992) a défini neuf morphotypes pour le squelette dermique des Chondrichthyens siluriens et dévoniens. Au sein des écailles croissantes, le type *Protacrodus* présente une base convexe. Il peut être rencontré chez plusieurs genres tels que *Ohiolepis*, *Pamyrolepis*, *Cladolepis*, *Maplemillia*, *Hercynolepis*, *Protacrodus* , ce qui ne facilite pas l'attribution systématique de notre matériel.

Les écailles décrites ici sont très proches de celles qui ont été représentées par Gross (1973, pl. 32 : 3-20 ; pl. 33 : 1-12). Le genre *Cladolepis* Wells (1944) correspond au morphotype *Protacrodus* bien que le nombre et la taille des odontodes y soient différents (Wells, 1944, pl. 3 : 2-7 ; Gross, 1973, pl. 31 : 9-17 et pl. 32 : 1-2).

***Protacrodus* sp. 7**
(Pl. IX : 8 et 9)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 191-7 (photo 6, x78) et ARD 180-8 (photo 2201, x45).

Provenance : ARD 191-7, ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgium) ; Tournaisien supérieur, "Tn3c", zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*. ARD 180-8, ARD 180, F 12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ces deux dents présentent des couronnes trapues. Composées de trois à quatre cuspides, leurs zones intercuspidales sont très hautes, c'est-à-dire que leurs cuspides sont fusionnées sur une grande hauteur. La présence d'une crête occlusale ajoutée à l'aplatissement labio-lingual, en font des *Protacrodus*. La cuspide principale excentrée de la dent ARD 191-7 (Pl. IX : 8) est de forme triangulaire et montre une ride médiane. Sa base est cassée ; il en reste un fragment vertical sur la gauche. L'autre dent (Pl. IX : 9) est composée de trois cuspides arrondies auxquelles correspondent trois foramens à la limite base/couronne du côté lingual. Deux foramens s'ajoutent à ce dispositif. La base cassée laisse entrevoir la cavité pulpaire. Une ride non centrale orne chaque cuspide.

Protacrodus sp. 8
(Pl. IX : 12)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 180-9 (photo 2171, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne de cette dent, constituée de quatre cuspides équivalentes, est trapue avec des échancrures faibles. Une crête occlusale parcourt le haut des cuspides aplaties labio-lingualement. Les rides de la face linguale semblent parallèles et sont encadrées par de profonds sillons. De forme subcarrée, la base forme lingualement un long plateau perpendiculaire à la couronne et sur lequel s'observent quelques foramens. Un fragment de la couronne a été arraché.

Protacrodus ? sp. 1
(Pl. IX : 1 et 2)

Matériel : deux dents, IRSNB (photos 139, x100 et 138, x150).

Provenance : Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : De nature fragmentaire, ces deux dents présentent des caractères de *Protacrodus* avec des cuspides de tailles équivalentes et reliées entre elles par une crête occlusale. La zone intercuspidale correspond à la fusion des cuspides à la base, elle est particulièrement nette pour la dent IRSNB (Pl. IX : 2). Les rides (deux ou trois)

qui parcourent les cuspides sont fines et bien marquées et se placent en formant des parenthèses. La base est très altérée sur la dent IRSNB (Pl. IX : 1) voire cassée sur l'autre dent (Pl. IX : 2), ce qui laisse entrevoir la cavité pulpaire dans le bas. Les deux dents montrent une multitude de recristallisations sur leur surface. Certaines sont concentrées sur la base, d'autres suivent la couronne dans le sens de la longueur soulignant les rides et les stries (Pl. IX : 2).

Protacrodus ? sp. 2
(Fig. 26, Pl. IX : 10 et 11)

Matériel : une dent, IRSNB (photos 2068, x45 et 2066, x45).

Provenance : route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

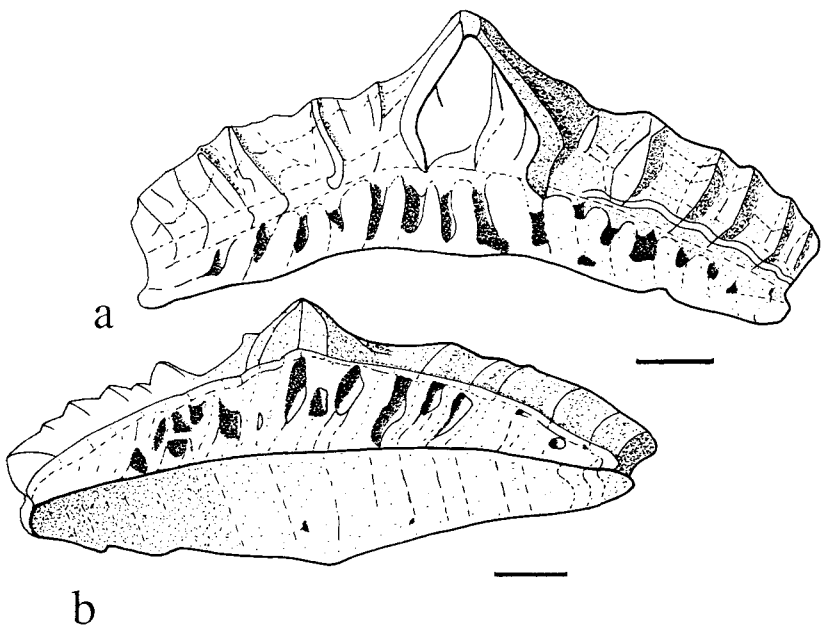


Fig. 26 - Morphologie d'une dent de *Protacrodus* ? sp. 2 figurée Pl. IX : 10, 11. a : vue linguale ; b : vue basale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Protacrodus *? sp. 2 figured Pl. IXI : 10, 11. a : lingual view ; b : basal view. The scale is 0.2 mm long.*

Description et discussion : Cette dent arquée présente une base osseuse extrêmement fine avec une hauteur inférieure au tiers de la hauteur de la cuspide principale. Cette dernière domine nettement l'ensemble de la couronne non différenciée si ce n'est au niveau des deux cuspides immédiatement latérales. Outre la crête occlusale qui va d'un bord à l'autre de la dent, sept rides convergent sur la cuspide centrale et forment une étoile en vue occlusale (Pl. IX : 11). Le reste de la couronne est fortement strié verticalement. La dent n'est pas tout à fait symétrique sagittalement puisqu'elle montre en

vue occlusale un contour légèrement sigmoïdal (Pl. IX : 11). Des vues basale et linguale (Fig. 26) montrent l'abondance de gros foramens étirés transversalement et disposés régulièrement. Dans un premier temps, cette dent a été rapprochée de *Sphenacanthus* mais il semble qu'il s'agirait plutôt d'un *Protacrodus* (Lebedev, comm. orale). Cependant le fait que les rides soient continues du côté labial au côté lingual pourrait aussi suggérer une appartenance aux Orodontoidea.

Protacrodus ? sp. 3
(Pl. X : 1)

Matériel : une dent, CVUL-57 (photo 3, x72,4).

Provenance : BLN 10, niveau supérieur de la carrière du Bois près de la carrière de la Briqueterie, Boulonnais (France). Frasnien, Formation de Ferques, zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis*.

Description et discussion : Composée de trois cuspides, placées perpendiculairement et sur la marge labiale de la base, cette dent est très émoussée. La couronne montre une cuspide principale triangulaire très haute, flanquée de deux cuspides latérales trois fois plus petites auxquelles sa base est fusionnée. Elles sont reliées par une crête occlusale usée. Des rides disposées en parenthèses ornent la cuspide centrale. De forme subtriangulaire, la base est projetée lingualement, elle présente sur sa marge de nombreux petits foramens essentiellement concentrés à son extrémité. Il s'agit peut-être d'une espèce nouvelle de *Protacrodus* (Turner, comm. orale). Mais je ne suis pas sûre que ce soit un vrai *Protacrodus* à cause de la différence de taille qui existe entre les cuspides.

Protacrodus ? sp. 4
(Pl. X : 2 et 3)

Matériel : une dent, CVUL-58 (photos 3, x59 et 2, x58).

Provenance : BLN 9, carrière La Parisienne, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Ferques, Membre de La Parisienne, partie haute du niveau à *Hexagonaria*, zone de Conodontes supérieure à *Polygnathus asymmetricus*.

Description et discussion : Cette dent très altérée montre une couronne trapue dont les cuspides sont reliées entre elles par une crête occlusale. Sur la cuspide la plus marginale deux rides convergent vers le sommet (Pl. X : 2). L'usure met en évidence le trajet d'un vaisseau qui aboutit lingualement à un foramen (Pl. X : 3). La base est

subquadrangulaire et disposée perpendiculairement par rapport à la couronne qui est reléguée sur la marge labiale.

Protacrodontidae gen. et sp. indet
(Pl. X : 4-8)

Matériel : deux spirales dentaires, MNHN, ARD 189-4 (photos 106, x70 ; 104, x70 et 105, x70) et MNHN, MCD (photos 182, x45 et 120, x45).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne). MCD 5, Tafilalet (Maroc) ; Famennien supérieur, zone de Conodontes à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera.*

Description et discussion : La spirale dentaire 189-4 (Pl. X : 4-6) est constituée d'une dizaine de dents. L'aplatissement labio-lingual des couronnes suggère une appartenance à la famille des Protacrodontidae. Les couronnes, parallèles entre elles et perpendiculaires à la base, sont ornées de rides verticales régulièrement espacées (Pl. X : 5, 6) en continuité de part et d'autre comme chez les Orodontoidea, mais on ne distingue pas de cône principal. La spirale est dissymétrique en vue coronale avec une base osseuse en demi-lune. La plus petite, donc la plus jeune des dents, est située dans la partie en crosse sans doute en position linguale. Ainsi, la concavité des couronnes indiquerait le côté lingual. La base osseuse est percée à l'arrière de deux ou trois foramens labialement. L'assemblage de dents (Pl. X : 7, 8) est légèrement concave et les cinq couronnes perpendiculaires à la base, présentant un angle aigu entre elles (Pl. X : 7), sont plus espacées que sur la spirale dentaire précédente. En vue coronale (Pl. X : 8), la spirale montre un bord dentelé, chaque protubérance correspondant à une couronne, et un bord convexe plus continu. L'espacement des rides est irrégulier et la crête occlusale montre un parcours en ligne brisée (Pl. X : 8). Généralement retrouvées en position symphysaire, les spirales dentaires sont susceptibles d'occuper d'autres places sur les mâchoires. Ainsi, Gagnier & Wilson (1993) ont présenté un acanthodien du Dévonien inférieur nord-canadien présentant des mâchoires entièrement recouvertes de spirales. Il en résulte que l'on ne peut plus attribuer une position symphysaire aux spirales dentaires de ce type.

Ordre XENACANTHIDA GLIKMAN, 1964

Xenacanthida gen. et sp. indet.
(Pl. X : 9)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-8 (photo 42, x79,2).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : La couronne de cette dent constituée de deux cuspides de longueur égale est inclinée vers le côté lingual. La base est rectangulaire et allongée lingualement. Elle présente une légère dissymétrie accentuée par la position d'un pore latéral.

C'est une dent xénacanthe puisqu'il ne reste que deux cuspides latérales, la centrale étant absente par comparaison avec une dent cladodonte. Les Xenacanthida sont considérés comme des requins d'eau douce au corps fusiforme possédant un aiguillon (Zangerl, 1981, p. 63). Or, le Tournaisien de Belgique est de nature marine. Il est donc possible d'envisager soit que ce Xénacanthe soit effectivement marin, soit que le matériel ait subi un transport ce qui ne serait pas étonnant au vu de son état corrodé. Il s'agirait donc d'une dent remaniée.

Ordre SYMMORIIDA ZANGERL, 1981
Famille STETHACANTHIDAE LUND,1974
Genre *Stethacanthus* Newberry, 1889

Espèce-type : *Physonemus altonensis* St John & Worthen, 1875, Pennsylvanien, USA.

Stethacanthus sp.
(Pl. XI : 1-4)

Matériel : deux dents, CVUL-59 (photos 185, x45 et 188, x45) et MNHN, ARD 191-9 (photos 33, x41 et 49, x42,8).

Provenance : CVUL-59, Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.* ARD 191-9, ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Ce sont des dents cladodontes à cinq cuspides nettement séparées. Les cuspides latérales externes n'atteignent pas la moitié de la cuspide centrale mais mesurent deux fois la hauteur des paires latérales internes. Les rides des cuspides sont saillantes et verticales (cinq sur la face labiale et six sur la face linguale), les plus externes convergeant, sur la face labiale, vers le haut de la cuspide principale (Pl. XI : 1 et 2). Il existe deux rides supplémentaires, l'une partant du bas, l'autre du haut. Un côté coupant sépare les deux faces et relie entre elles les cuspides. Sur la dent ARD 191-9 (Pl.

XI : 3 et 4), la surface est trop usée pour qu'on puisse voir l'ornementation. L'inflexion de la couronne de ces deux dents vers le côté lingual est légère (Pl. XI : 1 et 3).

En vue coronale, la base de forme triangulaire dépasse latéralement les cuspides les plus marginales. Les cuspides sont alignées et reléguées à l'aplomb de la bordure labiale. Sous la cuspide principale, la base produit une projection rectangulaire provoquant une protubérance ou bosse ventro-labiale sur la surface basale. C'est un caractère distinctif de *Stethacanthus* d'après Lund (1974). La surface coronale de la base montre un pore principal médian de part et d'autre duquel s'observent deux replats inclinés vers le centre. D'autres foramens ponctuent la base de l'une des deux dents (Pl. XI : 1). Sur l'autre dent, un gros foramen est relégué à l'extrémité linguale de la base (Pl. XI : 3).

La dent identifiée comme étant *Denea* sp. par Mader et Schultze (1987, fig. 6 : d et e) dans le Carbonifère inférieur du Massif Schisteux Rhénan, ressemble à la dent CVUL-59 figurée ici (Pl. XI : 1 et 2). Cependant sa base, plus arrondie que celle de la dent de Modave (Pl. XI : 1 et 2), ne correspond pas à la description donnée par Williams (1985, p. 94) pour *Denea*. De plus, la projection sous la cuspide principale est un caractère de Stethacanthidae. A la différence des Stethacanthidae décrits dans le Carbonifère inférieur (zone à *sulcata* et à *kockeli-dentilineatus*) de la Montagne Noire (Derycke *et al.*, sous presse a), la base des dents du Famennien (Pl. XI : 1 et 2) et du Tournaisien (Pl. XI : 3 et 4) de Belgique ne présente pas de bouton sur leur face occlusale.

En ce qui concerne sa répartition, le genre *Stethacanthus* est représenté à la limite dévono-carbonifère au Maroc (Derycke, 1992) et en Chine (Turner et Wang, sous presse) mais aussi jusqu'au Carbonifère supérieur en Amérique du Nord (St John & Worthen, 1875).

Famille SYMMORIIDAE DEAN, 1909
Genre *Symmorium* Cope, 1893

Espèce-type : *S. reniforme* Cope, 1893, Pennsylvanien, USA.

***Symmorium* sp. 1**
(Fig. 27 ; Pl. XI : 5-7)

Matériel : deux dents, IRSNB (photos 134, x100 et 132, x100) et IRSNB (photos 136, x100).

Provenance : 10/27, 1H, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien supérieur, Ivorien, "Tn3c", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* (β, γ, δ) et *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Ces deux dents très usées évoquent le genre *Symmorium* par l'aspect réniforme de leur base, convexe du côté lingual et concave du côté labial, et par l'existence de deux facettes articulaires sur la marge labiale des bases surtout marquées sur la dent IRSNB (Fig. 27 ; Pl. XI : 5 et 6). Sous la base de cette dernière existe une dépression en arc de cercle qui suit le bord lingual ; elle sépare les facettes articulaires d'un replat (Fig. 27a). La base de la dent IRSNB (Pl. XI : 7) est moins complexe : une dépression peu marquée aboutit aux deux facettes plus discrètes que sur la précédente (Fig. 27b). Ces deux dents de type cladodonte n'ont que trois cuspides chacune. La cuspide centrale est haute par rapport à la base qui est large. Les faces labiales et linguales des cuspides sont séparées par des côtés coupants. Des stries sont visibles sur la face linguale de la dent IRSNB (Pl. XI : 6) sans doute protégée de l'érosion. La surface coronale de la base sur cette même dent montre des foramens en rangées subparallèles aux faces. Tous ces caractères les rapprochent de *Symmorium* mais sur notre matériel la couronne n'est pas robuste et l'échancrure entre les cuspides est très large. De plus, les cuspides principales ont un côté labial relativement convexe alors que, chez *Symmorium reniforme*, il est aplati (Cope, 1894, *in* Williams, 1985).

Fig. 27 - Morphologie de deux dents de *Symmorium* sp. 1 figurées Pl. XI : 5-7. a : vue basale de la dent Pl. XI : 5, 6 ; b : vue basale de la dent Pl. XI : 7. Les échelles représentent 0,2 mm. Le haut des figures correspond au côté labial.
Morphology of two teeth of Symmorium *sp. 1 figured Pl. XI : 5-7. a : basal view of the tooth Pl. XI : 5, 6 ; b : basal view of the tooth Pl. XI : 7. Scales are 0.2 mm long. The upper part of the figures correspond to the labial edge.*

Symmorium sp. 2
(Fig. 28 ; Pl. XI : 8-9)

Matériel : une dent, IRSNB (photos 154, x70 et 153, x70).

Provenance : route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : La forme de la dent évoque celle des Protacrodontidae par la forme trapue de la couronne, la présence d'un cône principal flanqué de cinq conules, la deuxième paire étant plus haute que les autres, mais plus basse et moins large que la cuspide centrale. Cependant, en vue coronale, il n'y a pas de crête occlusale comme chez les Protacrodontidae. L'existence d'une concavité très prononcée devant la cuspide principale et de deux facettes articulaires proéminentes sur la marge labiale de la base rapprochent cette dent de *Symmorium*. Par contre, l'échancrure entre les cuspides est peu marquée. Toutes les cuspides, de section ronde, sont fortement et assez irrégulièrement striées. La limite entre la base et la couronne n'est pas aisée à déceler mais elle passe au-dessus des deux facettes, localisées labialement et sous les premières cuspides latérales. En vue basale, on distingue nettement une rangée de foramens (environ 14), proche du côté labial et légèrement arquée dans le même sens que la base, c'est-à-dire à convexité orientée vers le côté lingual (Pl. XI : 8). Une vue linguale montre quelques foramens et un bourrelet de la base (Fig. 28).

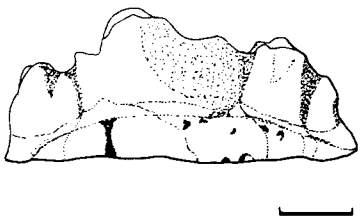


Fig. 28 - Morphologie de la dent de *Symmorium* sp. 2 figurée Pl. XI : 8, 9. Vue linguale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of the tooth of Symmorium *sp. 2 figured Pl. XI : 8, 9. Lingual view. The scale is 0.2 mm long.*

Symmoriidae gen. et sp. indet.
(Pl. XI : 10)

Matériel : un denticule muqueux de membrane, MNHN, ARD 191-10 (photo 11, x38,5).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Au sein des denticules muqueux de membrane de Symmoriidae, on trouve, outre des denticules isolés, des denticules agrégés sur une base bulbeuse ou aplatie. Une grande variété d'agencement des cuspides striées est possible (Hansen, 1986, p. 442). Le denticule ARD 191-10 (Pl. XI : 10), constitué d'une seule rangée de cuspides de tailles variées, ne peut être rangé au sein d'une espèce particulière de Symmoriidae (Hansen, 1986, p. 453). La hauteur de la plus grande des cuspides est égale à au moins trois fois celle de la plus petite. Elles sont coniques, finement striées et légèrement recourbées vers l'arrière. La limite base/couronne est soulignée par deux foramens. Il en existe un autre plus gros et elliptique à l'arrière du denticule. La base est légèrement plus large que la couronne. Ce denticule est à rapprocher de celui qui a été

publié par Hansen (1986, pl. XI : 16) qui a clarifié les problèmes de synonymie des denticules de Symmoriidae (*ibid.*, p. 441-442).

Genre *Denea* Pruvost, 1922

Espèce-type : *D. fournieri* Pruvost, 1922, Carbonifère inférieur, Belgique.

***Denea* ? sp.**
(Pl. XI : 11-13)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 191-11 (photos 35, x47 et 48, x48) et ARD 191-12 (photo 52, x70,4).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Bien qu'usées et cassées, ces dents montrent un certain nombre de caractères. La cuspide centrale principale est très grande par rapport aux deux cuspides marginales (Pl. XI : 12). Sa partie basale est perpendiculaire au plan de la base tandis que sa partie sommitale s'incurve nettement du côté lingual (Pl. XI : 11). Son ornementation, partiellement visible, est constituée de fines rides. La face linguale de la base est parsemée de foramens. La dent ARD 191-12 (Pl. XI : 13) présente une base subhexagonale dont l'extrémité linguale est percée d'un foramen : ce sont des caractères de *Denea* (Williams, 1985, p. 94). Cinq cuspides devaient en constituer la couronne. L'espèce-type décrite par Fournier et Pruvost (1928) nécessiterait une révision afin de déterminer les caractères de ses dents et de les comparer aux différentes dents qui ont été attribuées à *Denea* par divers auteurs.

Ordre EUGENEODONTIDA ZANGERL, 1981
Super-famille CASEODONTOIDEA ZANGERL, 1981
Famille EUGENEODONTIDAE ZANGERL, 1981
Genre *Bobbodus* Zangerl, 1981

Espèce-type : *B. schaefferi*, Zangerl, 1981, Carbonifère supérieur, USA.

***Bobbodus* sp.**
(Pl. XII : 1-2)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 182-4 (photos 2114, x100 et 2115, x100).

Provenance : ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne s'incline vers le côté labial et forme un angle obtus avec la base. Le profil de cette dent est complexe puisque la couronne montre un épaississement dans sa partie centrale. Une crête occlusale tranchante et acérée forme des crénulations au niveau des cuspides auxquelles correspondent lingualement des ondulations de la couronne (Pl. XII : 2). La dent cassée montre une cuspide principale située à gauche (Pl. XII : 1). La demi-couronne est constituée de deux autres cuspides, latérales, l'externe étant plus haute que l'interne. Quant au côté labial (Pl. XII : 1), il est caractérisé par de fortes protubérances (au moins trois). La base de la dent est étendue lingualement en biseau ; elle montre au moins cinq foramens (Pl. XII : 2).
La famille des Eugeneodontidae au sein des Caseodontoidea est caractérisée, en outre, par des dents qui, bien qu'elles forment des dentures pavimenteuses, sont spécialisées en lames coupantes (Zangerl, 1981, p. 82). La dent figurée ici diffère de *B. schaefferi* car sa couronne ne présente pas de côté concave.

CASEODONTOIDEA *incertae sedis*
Genre *Campodus* De Koninck, 1844

Espèce-type : *C. agassizianus* De Koninck 1844 , Carbonifère supérieur, Namurien, Belgique, redécrit par Lohest (1884) avec du matériel supplémentaire de la localité-type.

***Campodus* sp. 1**
(Pl. XII : 3 et 6)

Matériel : deux dents, IRSNB (photo 50, x70) et IRSNB (photo 49, x70).

Provenance : route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : La partie de dent conservée du spécimen IRSNB (Pl. XII : 3) est composée de six odontodes dont les plus petits sont les plus marginaux mis à part celui qui est juste à côté du cône principal. La couronne a un aspect trapu avec une hauteur égale à la largeur. Une crête relie les différentes cuspides d'où partent des rides transversales qui, à mi-couronne, se dédoublent sur les deux faces de la cuspide principale et sur une seule face des autres cuspides de la dent (Pl. XII : 3), alors que sur l'autre dent (Pl. XII : 6), les rides semblent continues d'une face à l'autre. En vue coronale, des protubérances s'individualisent, sur les deux dents, ce qui évoque la dent de *Campodus* qui a été figurée par Zangerl (1981, fig. 87, p. 78) et qui vient du calcaire

de Salem (Carbonifère inférieur du Missouri). *Campodus agassizianus* du Namurien de l'assise de Chokier (Demanet, 1941) présente des rides transversales à partir desquelles divergent des ridules ce qui le distingue du *Campodus* publié ici. Demanet inclut le genre *Campodus* dans les Edestidae alors qu'ici je suis la classification de Zangerl (1981).

Campodus sp. 2
(Pl. XII : 4, 5, 7 et 8)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 180-10 (photos 2196, x70 et 2197, x70) et ARD 183-5 (photos 2157, x100 et 2158, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : Les protubérances qui caractérisent les *Campodus* sont concentrées du côté labial en vue occlusale (vers le bas, Pl. XII : 5 et vers le haut, Pl. XII : 8). Le haut de la couronne est parcourue par une crête occlusale plus ou moins acérée vers laquelle convergent des rides transversales et obliques (Pl. XII : 5 et 8). La cuspide principale de forme triangulaire (Pl. XII : 4 et 7) est plus haute que les autres mais l'ensemble est assez trapu avec une zone intercuspidale haute. La base montre de gros foramens alignés (à gauche, Pl. XII : 4) et un dispositif plus anarchique de l'autre côté. Ce critère n'est pas visible sur l'autre dent (Pl. XII : 7 et 8), sa base étant cassée.

Caseodontoidea *incertae sedis*
(Pl. XII : 9-12 et Pl. XIII : 1-4)

Matériel : quatre dents, MNHN, ARD 191-13 (photos 60, x44,8 et 10, x38,5), ARD 191-14 (photos 28, x61,4 et 41, x90), ARD 191-15 (photos 40, x115 et 27, x115,5) et ARD 191-16 (photos 55, x79 et 31, x80).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien supérieur, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Ce sont des dents pavimenteuses de type broyeur, un peu comme chez les Ptychodontidae. Leur particularité, outre leur longueur, est de présenter des crêtes transversales crénelées, généralement obliques par rapport aux bords.

La dent ARD 191-13 (Pl. XII : 10) est dix fois plus longue que large, sa base est fine et montre une gouttière sur sa face aborale. Six crêtes continues du côté labial au côté lingual composent sa couronne (Pl. XII : 10) ; elles sont séparées par des dépressions et usées sur la surface coronale. En vue coronale (Pl. XII : 10), la dent est légèrement arquée et, du côté concave, la base forme un plateau.

Quatre fois plus longue que large, la dent ARD 191-14 (Pl. XII : 11 et 12) est dissymétrique avec une extrémité plus large que haute (à droite). De plus, elle est légèrement ployée avec la concavité vers le bas. Sept crêtes, parallèles entre elles et obliques par rapport aux bords, parcourent la couronne transversalement et sont fortement plissotées dans le sens longitudinal de la dent. La base fine constitue une lame sur l'une des faces (linguale ou labiale) et se loge sous la dent suivante avec un dispositif en rangées obliques tel que celui que l'on trouve chez *Caseodus* (Zangerl, 1981, p. 79).

La dent ARD 191-15 (Pl. XIII : 1 et 2) qui est sept fois plus longue que large, montre six crêtes qui sont usées. La couronne est plus large à gauche (Pl. XIII : 2).

Cinq crêtes constituent la couronne de la dent ARD 191-16 (Pl. XIII : 3 et 4) qui est moins longue que les autres. Elle est dissymétrique, arquée et présente une lame osseuse comme la dent ARD 191-14 (Pl. XII : 11 et 12).

Toutes ces dents correspondent sans doute à un nouveau genre qui nécessiterait une étude en lame mince qui n'a pas encore été menée.

La position de la dent dans la mâchoire doit correspondre à celle que l'on trouve chez *Bobbodus* (Zangerl, 1981, p. 82) ou *Agassizodus* (St John & Worthen, 1875, pl. 8 : 23), c'est-à-dire avec sa plus grande longueur parallèle au côté labial de la mâchoire de l'animal.

Genre *Periplectrodus* St John & Worthen, 1875

Espèce-type : L'espèce-type n'a pas encore été désignée ni par St John & Worthen (1875) ni par Zangerl (1981).

Periplectrodus sp.
(Pl. XV : 3)

Matériel : une spirale dentaire, MNHN, ARD 180-13 (photo 2194, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : Deux rangées de denticules se répartissent sur une base osseuse enroulée. Une cuspide trois ou quatre fois plus large et plus haute que les autres se situe au centre de la marge postérieure sur la photo (Pl. XV : 3). Les caractères que présente cet ichthyolithe rappelle les *Periplectrodus* publiés par St John & Worthen (1875, pl. 8 : 25-27, p. 324) qui ne désignent pas d'espèce type. Les différences résident dans la taille des éléments et la présence ici d'une seule grande cuspide. La place systématique des *Periplectrodus* est sujet à caution. St John & Worthen (1875) les placent à la suite de

Agassizodus, eux mêmes à la suite des Caseodontidae par Zangerl (1981). J'ai respecté cet ordre sans lui donner de signification systématique.

Ordre ORODONTIDA DE KONINCK, 1878
Famille ORODONTIDAE DE KONINCK, 1878

Remarque : La famille des Orodontidae créée par De Koninck en 1878 incluait les genres *Orodus* et *Campodus* que Zangerl (1981) place dans des familles différentes.

Le genre *Orodus* présente des dents allongées à structure poreuse avec une cuspide centrale plus élevée que les latérales. Elles montrent une crête saillante médiane d'où partent des rides transverses ou obliques et la base est forte (De Koninck, 1878).

Pour Zangerl (1981), *Orodus* est défini par une dent relativement épaisse, crêtée mais sans côté coupant, avec une cuspide centrale bulbeuse et les côtés labial et lingual ridés. Il existe des espèces ayant une couronne non ridée telle que *Orodus micropterygius*. La plupart des dents sont fortement asymétriques, avec une cuspide principale non centrale. D'autre part les cuspides sont bulbeuses surtout du côté labial et constituent des projections irrégulières (Zangerl, 1981).

Genre *Orodus* Agassiz, 1838

Espèce-type : *O. cinctus* Agassiz, 1838, Carbonifère, Bristol, Angleterre.

Orodus sp. cf. *O. decussatus* St John & Worthen, 1875
(Pl. XIII : 5-6)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 180-11 (photos 2173, x70 et 2172, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Une dent trapue et légèrement arquée vers le bas montre cinq cuspides de section ovale et aux sommets arrondis. La cuspide principale centrale, légèrement inclinée vers l'un des côtés et deux fois plus haute que les quatre cuspides latérales, est de forme trapézoïdale en vue labiale (Pl. XIII : 5). Les cuspides sont jointives et la couronne montre une zone intercuspidale relativement haute. Les deux cuspides latérales gauches (en vue labiale, Pl. XIII : 5) sont plus petites que les deux autres, ce qui engendre une légère dissymétrie de la dent. Quelques rides espacées ornent la couronne ; elles sont particulièrement abondantes sur la cuspide la plus marginale (à droite, Pl. XIII : 6). La couronne est subperpendiculaire à la base qui est relativement

fine et biseautée vers le côté lingual. La vascularisaion de la dent comprend au moins cinq gros foramens sur la face coronale de la base tandis que la face aborale est lisse et profondément rainurée labialement.

Cette dent rappelle celle qui a été publiée sous le nom d'*Orodus decussatus* par St John & Worthen (1875, pl. VI : 13) en provenance des niveaux Kinderhook (Carbonifère), Burlington, Iowa. Mais les dents d'*O. decussatus* ont des rides plus développées.

Orodus sp. cf. *O. gibbus* Agassiz (MSS) *in* Davis, 1883
(Pl. XIII : 8 et 9)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 191-17 (photo 19, x42) et ARD 191-18 (photo 56, x79,2).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : L'ensemble de la couronne est tumescent. Les cuspides soudées entre elles ont leur apex triangulaire et décroient en taille latéralement. Deux fois plus haute que la cuspide latérale immédiate, la cuspide principale flanquée de quatre cuspides, ici cassées, appartient à une couronne lisse (Pl. XIII : 8). L'aspect renflé de la couronne la rapproche de la dent ARD 191-18 (Pl. XIII : 9). La différence réside dans le contour supérieur de la couronne qui est plus ondulé et la base particulièrement spongieuse (Pl. XIII : 9).

La dent d'*Orodus gibbus* du Carbonifère de Grande-Bretagne, publiée par Davis (1883, pl. 51 : 6 et 7, p. 396) ressemble à celles qui sont figurées ici, mais la différence de taille entre les cuspides y est plus grande.

Orodus sp. 1
(Fig. 29, Pl. XIII : 7 et Pl. XXXVI : 3)

Matériel : une dent, MNHN, IRSNB(photos 2044, x30) et une lame CrO5e.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description : Constituée d'une seule cuspide excentrée, la couronne de cette dent est lisse. En vue linguale, sa hauteur est faible par rapport à celle de la base qui est au minimum trois fois plus haute. La limite entre la couronne et la base marquée par un léger

étranglement, n'est pas horizontale mais montre une concavité vers le bas à laquelle correspond celle de la base.

Latéralement, la couronne s'amincit surtout du côté gauche (sur la photo) à l'instar de la base. Cette dernière, verticale, montre une vascularisation très développée avec deux rangées de gros foramens subcarrés les uns au-dessus des autres et parfois coalescents. Le bord droit (sur la photo) de la base, est convexe vers l'extérieur, là où elle est la plus haute, alors qu'inversement le bord gauche est concave.

Histologie : Le contour de la dent en lame mince (Pl. XXXVI : 3) est un peu différent de celle qui est présentée ci-dessous. Ainsi, la couronne est plus haute et sa limite avec la base n'est visible qu'assez bas. De grandes cavités occupent la majeure partie de la couronne ; elles semblent se remplir de manière centripète, comme l'attestent les liserés tapissant leurs parois. Les grands foramens observés morphologiquement paraissent correspondre aux ouvertures de ces cavités sur l'extérieur (à gauche, Fig. 29). La couronne de contour triangulaire, est usée au sommet et semble constituée de dentine pléromique. Quant à la base, son constituant principal est de l'os acellulaire.

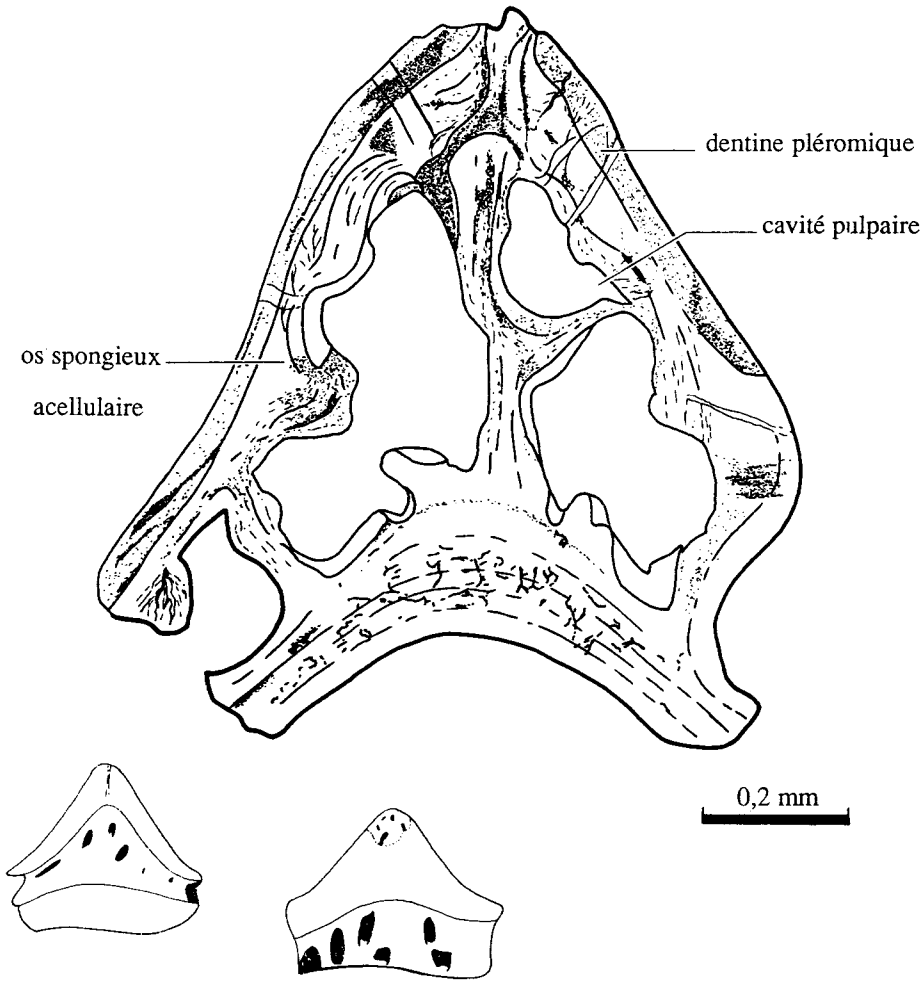


Fig. 29 - Histologie d'une dent d'*Orodus* sp. 1 proche de celle figurée Pl. XIII : 7. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect de la dent coupée. Coupe sagittale, lame CrO5e.
Histology of a tooth of Orodus *sp. 1 as those figured Pl. XIII : 7. Sketches, without scale, show the appearance of the tooth before cutting. Sagittal thin section, plate CrO5e.*

Orodus sp. 2
(Pl. XIII : 10 et 11)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 180-12 (photos 2207, x70 et 2208, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : De forme trapue, avec une hauteur équivalente à la largeur, la couronne de cette dent, reléguée sur la marge labiale, montre essentiellement deux protubérances, la troisième étant cassée. La crête occlusale qui la parcourt n'est pas tranchante comme chez les *Protacrodus*. La face linguale de chaque cuspide est renflée tandis qu'elle est plus plate entre les cuspides. Sous cette partie renflée, la couronne est verticale. La base projetée lingualement se caractérise par un grand nombre de foramens que ce soit du côté labial ou du côté lingual.

Orodus sp. 3
(Pl. XIII : 12 et 13)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 183-6 (photos 2163, x70 et 2162, x70).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : C'est une dent pavimenteuse avec une hauteur de couronne inférieure à sa largeur mais aussi de même hauteur que la base. Le haut de la couronne est pratiquement plat. On distingue la cuspide principale centrale en vue coronale où la couronne s'élargit (Pl. XIII : 12). Les deux faces linguale et labiale sont décalées l'une par rapport à l'autre. L'extrémité latérale de la couronne plonge abruptement vers la frontière couronne/base qui est étranglée. Trois foramens rectangulaires sont disposés avec leur longueur dans le sens transversal sur la face linguale de la base qui est biseautée. Un autre foramen beaucoup plus petit et rond se loge plus près de la couronne (Pl. XIII : 13).

Orodus sp. 4
(Pl. XIV : 1 et 2)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-19 (photos 24, x45 et 50, x55,2).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien,"Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : De faible largeur, la couronne présente peu de cuspides bien distinctes, elle est plutôt mamelonnée (Pl. XIV : 2). Son contour n'est pas

strictement parallèle à la marge labiale de la base puisqu'il s'infléchit (sur la gauche, Pl. XIV : 1) et son ornementation est limitée à quelques stries verticales. En forme de rectangle dans le sens transversal, la base est ponctuée de quatre foramens sur sa marge linguale.

Orodontidae gen. et sp. indet.
(Pl. XIV : 3 et 4)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 183-7 (photo 2143, x70) et ARD 181-4 (photo 2112, x70).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. ARD 181, F13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ces deux fragments de dents évoquent les Orodontidae par l'aspect trapu de leur couronne. L'un d'eux (Pl. XIV : 3) montre des cuspides bien individualisées, d'aspect ovoïde et dont l'une est plus grande (à gauche). Elles sont abondamment ornées de rides. Le deuxième fragment (Pl. XIV : 4) a une couronne non différenciée mis à part un léger étranglement qui limite deux cuspides (ici au centre). L'apex de la couronne est occupé par une crête festonnée.

Genre *Hercynolepis* Gross, 1973

Espèce-type : *H. meischneri* Gross 1973 ; Dévonien supérieur, Allemagne.

Hercynolepis sp.
(Pl. XIV : 5-8)

Matériel : quatre écailles, MNHN, ARD 182-5 (photo 2135, x100) ARD 182-6 (photo 2136, x100), ARD 182-7 (photo 2127, x70) et CVUL-60 (photo 8, x226).

Provenance : ARD 182, F 14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. CVUL-60, BLN 9, carrière de La Parisienne, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Ferques, Membre de la Parisienne, partie supérieure du niveau à *Hexagonaria*, zone à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure).

Description et discussion : Composée d'odontodes plus ou moins organisés en deux files, la couronne de ces écailles est infléchie postérieurement. La base est plate et fine. L'écaille ARD 182-5 (Pl. XIV : 5) montre au premier plan environ quatre

odontodes aux bords postérieurs pointus et coalescents sur toute leur longueur avec des parties centrales concaves. En arrière plan, deux odontodes plus longs apparaissent.

La procouronne de l'écaille ARD 182-6 (Pl. XIV : 6) est constituée d'un odontode antérieur triangulaire. Il présente, dans sa partie basse, une concavité qui est limitée par deux rides fines qui s'anastomosent au sommet. Les odontodes postérieurs, de forme ogivale assez trapue, sont de plus en plus grands et disposés en quinconce avec leurs parties centrales se chevauchant. La base est triangulaire du fait du mode de croissance.

Composée d'environ quatre odontodes organisés en deux lignes de deux, l'écaille ARD 182-7 (Pl. XIV : 7) présente une base dont l'avant est indenté au niveau des deux odontodes les plus petits. La couronne est massive avec des odontodes postérieurs plus grands et pointus.

L'écaille CVUL-60 (Pl. XIV : 8) montre nettement deux rangées d'odontodes qui se séparent postérieurement. La procouronne, à l'avant, est constituée d'un odontode orné de deux rides qui se soudent au sommet. Les odontodes postérieurs de forme lancéolée sont de plus en plus grands et inclinés vers l'arrière. La couronne repose sur une base relativement épaisse.

Hercynolepis a été défini à partir des denticules composés d'*Orodus greggi* (Zangerl, 1981, p. 94). Les écailles publiées par Gross (1973, pl. 33 : 13-15, p. 105) montrent plusieurs files d'odontodes orientées dans la diagonale de leur base carrée alors que la matériel présenté ici ne montre que deux files.

Ordre PETALODONTIDA NEWBERRY & WORTHEN, 1866
Famille PETALODONTIDAE NEWBERRY & WORTHEN, 1866
Genre *Kirkella* Gunnell, 1933

Espèce-type : *K. typicalis* Gunnell, 1933 ; Pennsylvanien, Kansas City, Missouri (USA).

Kirkella sp.
(Fig. 30 ; Pl. XIV : 9)

Matériel : un denticule dermique, IRSNB- (photo 10, x78) et deux lames CrO4b et CrO4c.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : La couronne, de contour quadrangulaire avec des indentations irrégulières, montre une surface plane à légèrement concave. Il existe une démarcation nette entre le tissu émailloïde et la base. Cette dernière, en forme de pédicelle, est évasée dans sa partie basse et resserrée au niveau du col. Elle est ornée de profonds sillons verticaux dans lesquels se logent des foramens elliptiques. Le denticule dermique (Pl. XIV : 9) ressemble à ceux de *Kirkella typicalis* du Permien inférieur du Kansas, USA (Hansen, 1986, p. 328). Mais alors que *Kirkella typicalis* ne possède qu'un seul foramen sur sa surface basale, celui qui est publié ici en a au minimum cinq. En vue basale, son contour est subtriangulaire et quelques foramens occupent la concavité de la base. Ce dernier caractère rapproche le denticule de *Janassa bituminosa* (Ørvig, 1966, Permien supérieur, Rhénanie, Allemagne), bien que chez ce dernier le contour de la base soit plus plissé et le pédicelle plus ridé. D'autre part, la coupe publiée par Ørvig (1966, p. 33) ne ressemble pas à celle qui a été effectuée dans notre matériel (Fig. 30a et b). On peut donc hésiter entre *Janassa* et *Kirkella*. De même, Hansen (1986, p. 335) parle de la tentation de mettre en synonymie *Kirkella*, *Hammondella* et *Janassa*. Pour lui, *Kirkella typicalis* est peut-être synonyme d'une autre espèce de Pétalodonte qui a été fondée sur les dents telles que celles que l'on trouve chez *Janassa* (Hansen, 1986, p. 336). Il se contredit partiellement puisqu'il semblait distinguer plus nettement les deux genres auparavant.

J'ai choisi d'insérer *Kirkella* dans les Petalodontidae comme le suggèrent Hansen et Ørvig. *Kirkella* semble avoir une répartition stratigraphique vaste puisque Gunnell (1933) en a décrit aussi en provenance du Pennsylvanien (Westphalien, Stéphanien) du Kansas et du Missouri (USA). Le denticule de *Kirkella* décrit ici (Pl. XIV : 9) serait le plus ancien représentant du genre.

Applegate (1967) et Reif & Goto (1979) ont décrit des formes de denticules de Chondrichthyens vivant dans le fond, en eau peu profonde, comparables à ceux décrits sous le nom de *Kirkella typicalis* (*in* Hansen 1986). Leurs couronnes larges et aplaties devaient assurer la protection de la peau contre l'abrasion par le fond. *Janassa* du Permien supérieur d'Allemagne a un mode de vie comparable et dans l'intestin de ces requins aplatis dorso-ventralement, ont été retrouvés des restes de Brachiopodes, de Foraminifères et de crabes (Malzahn, 1968, 1972, *in* Hansen, 1986). Pour Hansen (1986), *Kirkella typicalis* représente les denticules d'un Chondrichthyen durophage habitant le fond en eau marine peu profonde.

Histologie : La coupe, en forme de clepsydre (Fig. 30b) est difficilement orientable. Avant métallisation, la surface de la couronne paraissait brillante à l'œil nu ; il s'agit sans doute d'une couverture de tissu émailloïde (non visible sur cette coupe). Juste en dessous, on trouve de la dentine dont quelques tubules sont identifiables. Un étranglement placé juste sous la couronne qui est petite, marque la limite avec la base.

Cette dernière, fortement concave, est constituée d'os spongieux acellulaire. Sur le côté droit, une expansion de la base s'étend vers le bas et forme une pointe, cela suggère que la paroi à cette endroit est très fine. Du même côté mais plus près du centre, ce qui semble être un diverticule de la cavité pulpaire débouche sur la surface aborale et s'ouvre sur un foramen. La plus grande partie du denticule dermique est occupée par une cavité pulpaire multilobée et grossièrement triangulaire qui est large dans le haut. Une autre coupe, incomplète (Fig. 30a) montre des tubules de dentine plus nets, émanant de la cavité pulpaire et une couverture sommitale constituée de tissu émailloïde. Le col est cintré puis s'évase vers la base constituée d'ostéodentine. Comme chez *Janassa*, on peut considérer que le denticule est de type placoïde.

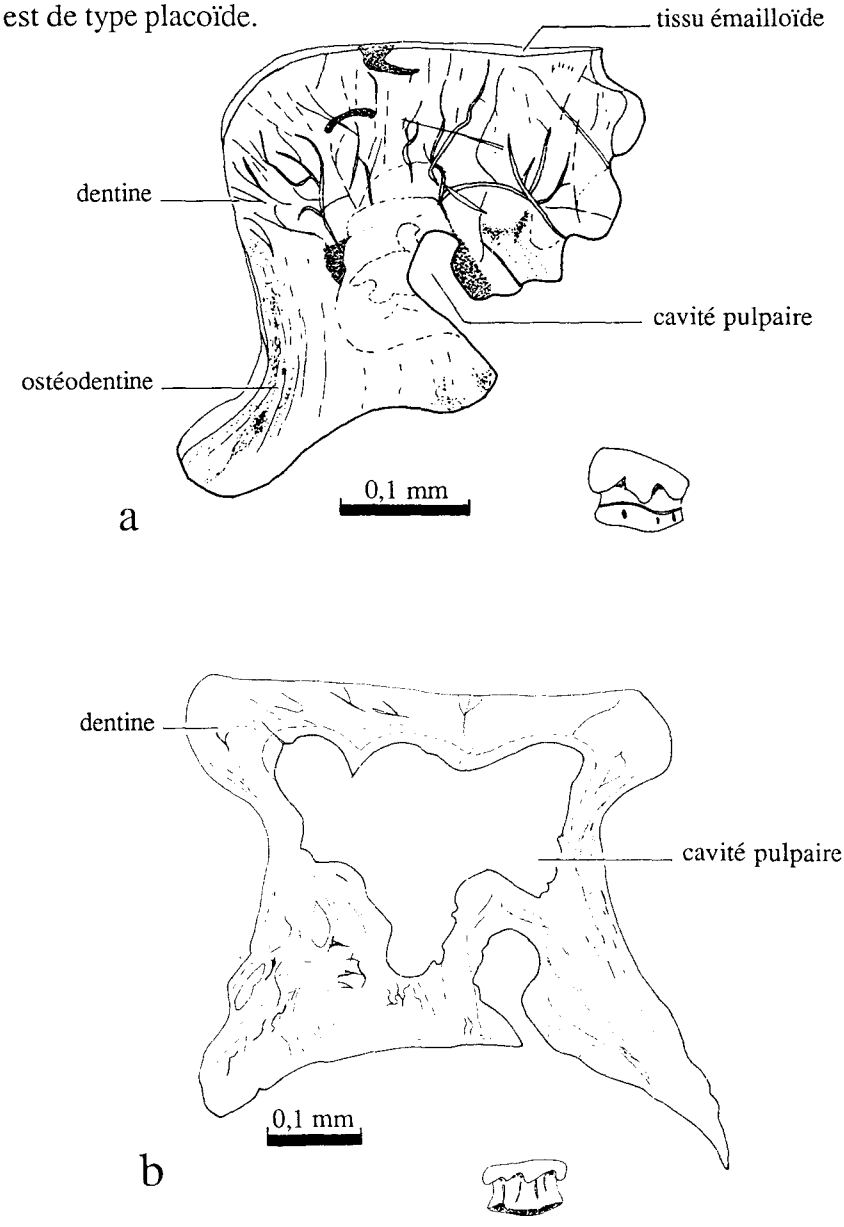


Fig. 30 - Histologie de deux écailles de *Kirkella* sp. correspondant à celle figurée Pl. XIV : 9. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO4b ; b : lame CrO4c.
Histology of two scales of Kirkella *sp. corresponding to the scale figured Pl. XIV : 9. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate CrO4b ; b : plate CrO4c.*

Genre *Chomatodus* Agassiz, 1838

Espèce-type : *C.* linearis Agassiz, 1838 ; Carbonifère inférieur, Angleterre.

Chomatodus ? sp.
(Fig. 31 ; Pl. XXXVI : 7 et 8)

Matériel : lame CrO6c.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Histologie : C'est une coupe transversale avec le côté convexe correspondant au côté labial (à gauche). Sur la figure 31, on voit que le côté labial est usé puisque la couche de vitrodentine est discontinue. Elle est beaucoup plus épaisse du côté lingual. Le tissu hyperminéralisé qui apparaît "nuageux", suivant l'adjectif de Zangerl, correspond à de l'orthodentine dont les tubules de dentine sont bien visibles et parallèles entre eux. Sa surface inférieure est ondulée et correspond au front de croissance de l'orthodentine dans le sens centripète. Les canaux vasculaires pulpaires issus des reliques de la cavité pulpaire, sont encadrés par de la trabéculine péritubulaire. La cavité pulpaire se remplit de dentine trabéculaire et les reliques sont ceinturées par de la trabéculine circumpulpaire (Zangerl, 1993).

Afin de décrire le type de tissu composé que l'on rencontre au sein de nombreux groupes d'Elasmobranches du Paléozoïque (Orodontida, Eugeneodontida et Petalodontida) et de quelques genres non attribués, comme parmi les Subterbranchialia, les Holocéphales Bradyodontes, et peut-être les Chimères, Zangerl (1993) propose la définition de l'orthotrabéculine. Il s'agit d'un tissu composé d'orthodentine hyperminéralisée entourant des canaux pulpaires irréguliers ou parallèles, qui montent de l'intérieur de la dent vers la surface coronale, où ils peuvent affleurer en cas d'usure, ce qui est le cas ici. De plus, les canaux pulpaires sont remplis par de la trabéculine péritubulaire entourant les tubes vasculaires (voir la fig. 9, p. 13 *in* Zangerl, 1993).

La base d'une dent pétalodonte est constituée de dentine trabéculaire qui remplit entièrement la cavité pulpaire sous l'orthodentine (*sensu* Peyer, 1968, p. 65, *in* Zangerl, 1981). La surface interne de l'orthodentine est ondulée en coupe (voir fig. 17D, schéma de Hansen *in* Zangerl, 1981). C'est un critère de reconnaissance considéré par Radinsky (1961, p. 77, *in* Zangerl *et al.*, 1993) comme unique aux Pétalodontes et c'est un des critères que j'ai utilisés.

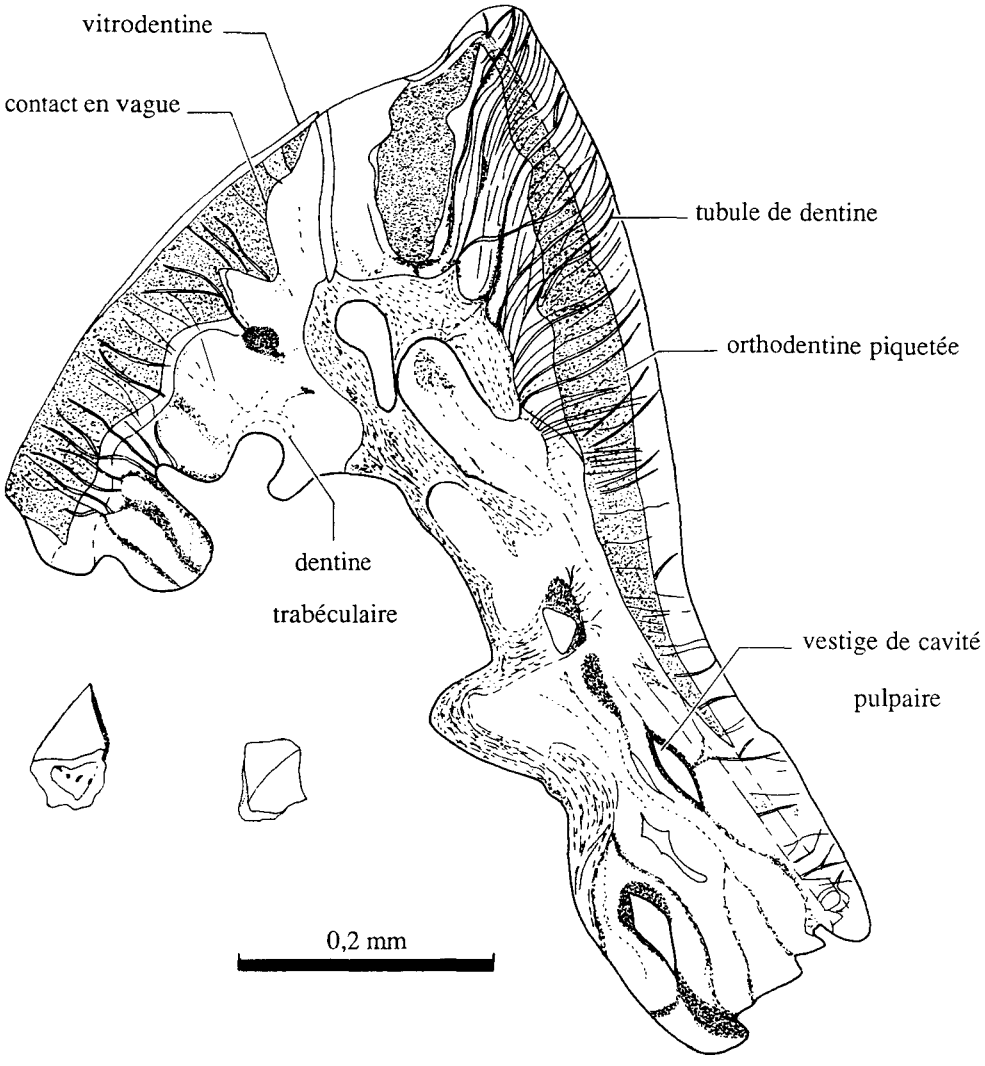


Fig. 31 - Histologie d'une dent de *Chomatodus* ? sp. rappelant celles figurées Pl. XIV : 10, 11. Les croquis, sans échelle, précisent la forme de la dent coupée. Lame CrO6c.
Histology of a tooth of Chomatodus *? sp. slightly like those igured Pl. XIV : 10, 11. Sketches, without scale, specify the appearance of the tooth before cutting. Thin section CrO6c.*

Petalodontidae ? gen. et sp. indet.
(Pl. XIV : 10 et 11)

Matériel : deux dents, IRSNB (photo 2033, x30) et IRSNB (photo 2020, x45).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : La dent IRSNB (Pl. XIV : 10) est dissymétrique, massive, sans cuspide distincte et de forme prismatique. Le côté labial de la couronne (au premier plan sur la photo), subperpendiculaire à la base, présente une partie supérieure renflée qui est recouverte de nombreuses petites rides. Ces dernières partent de la crête, qui limite les côtés labial et lingual, et s'arrêtent au tiers supérieur. La face linguale est oblique, légèrement concave et lisse. La base semble fine et ne dépasse que très légèrement de la couronne.

De forme subtétraèdrique, l'autre dent (Pl. XIV : 11) sans cuspide différenciée, montre une crête transversale qui s'étend du bord labial vertical au bord lingual en s'inclinant. En vue coronale, la couronne est lancéolée.

Décrits au siècle dernier (Newberry & Worthen, 1866 ; De Koninck, 1878), les Pétalodontes ont une taxonomie chaotique qui nécessiterait une révision (Hansen, 1986, p. 240). Les dents de Pétalodontes sont caractérisées par une couche de tissu externe dense qui a été identifié pour être soit de l'orthodentine (Zangerl, 1981 ; Hansen, 1985) soit du tissu émailloïde (Lund, 1993). Ce tissu, souvent blanchâtre, a une surface externe lisse et une surface interne pustuleuse. Sous cette couche dense, on trouve de la dentine trabéculaire poreuse [*in* Hansen, 1986]. Compressées labio-lingualement et allongées transversalement, les dents pétalodontes sont généralement tranchantes et souvent bordées basalement par une ride, ce qui ne semble pas être le cas pour la dent figurée ici. Chez certaines formes, la base est réduite. L'attribution aux Petalodontidae de ces deux dents est assez incertaine mais elle m'a semblé plus logique que l'attribution aux Orodontidae. En effet, une autre dent associée et sciée présente des affinités plus certaines avec les Petalodontidae et en particulier avec *Chomatodus* (Fig. 31, lame CrO6c).

Le type de dentition des Pétalodontes est dit cisaillant, pinçant et broyeur. Outre les restes retrouvés dans l'intestin de *Janassa*, Hansen & Mapes (1983) ont décrit un nautiloïde avalé par *Petalodus ohiensis*. Cela confirme la fonction de prédateurs du benthos et le type de dentition attribués aux Pétalodontes pendant le Carbonifère. Ils sont fréquents dans les carbonates marins de faible profondeur. Par contre, ils sont pratiquement absents des faunes des schistes noirs de la faune de Mecca [*in* Hansen, 1986].

Ordre *incertae sedis*
Genre *Petrodus* McCoy, 1848

Espèce-type : *P. patelliformis* McCoy, 1848.

***Petrodus* sp.**
(Pl. XIV : 13)

Matériel : un denticule dermique, MNHN, ARD 191-20 (photo 47x72).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien supérieur, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : En forme de tubercule aplati, ce denticule montre quelques rides fines et bien marquées qui sont convergentes vers le sommet mais ne l'atteignent pas. Outre ces longues rides principales existent des rides plus courtes qui s'anastomosent aux premières vers le haut.

Pour certains auteurs, *Listracanthus* et *Petrodus* correspondraient au même animal. Le type de denticule dermique *Petrodus* est retrouvé chez différents types de Chondrichthyens, il est donc considéré comme un *nomen dubium* (Chorn & Reavis, 1978 *in* Zangerl, 1981, p. 104).

Petrodus ? sp.
(Pl. XIV : 12)

Matériel : un denticule dermique, MNHN, ARD 182-8 (photo 2138, x150).

Provenance : ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ce denticule dermique se présente sous la forme d'un tubercule arrondi. Des rides larges, séparées par des sillons peu profonds, convergent vers le sommet qui semble usé et de nature différente puisqu'il est souligné par une ligne festonnée. Plus bas, ce qui pourrait être interprété comme des stries de croissance parcourent concentriquement le tubercule.

Sous-cohorte NEOSELACHII COMPAGNO, 1977
NEOSELACHII *Incertae ordinis*
Genre *Vallisia* Duffin, 1982

Espèce-type : *V. coppi* Duffin 1982, Rhétien, Trias supérieur, SO Angleterre.

Vallisia ? sp.
(Pl. XVIII : 5-8)

Matériel : deux dents, MNHN, ARD 182-11 (photos 2120, x70 ; 2121, x70 et 2122, x70) et ARD 181-9 (photo 2102, x70).

Provenance : ARD 182, sondage F14, 18 à 22m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur. ARD 181, F 13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Cette dent est placée au sein des Néosélaciens non pas sur la base de critères histologiques mais uniquement morphologiques après comparaison avec *Vallisia* (Cappetta, 1987, p. 132 et fig. 113). Elle est dissymétrique et aplatie labio-lingualement. Comme chez *Vallisia*, de part et d'autre d'une cuspide principale se greffent, à la moitié supérieure de la couronne, deux cuspides latérales moins hautes. Une minuscule cuspide supplémentaire s'intercale d'un côté uniquement. Le bas de la couronne, du côté labial, surplombe la base par l'intermédiaire de protubérances dont la plus développée est centrale. Chez *Vallisia*, il n'y a pas de protubérance latérale. La base est moins haute que la couronne dont elle est séparée par un étranglement. La partie labiale de la surface basale est fortement convexe. A l'inverse de *Vallisia* qui présente un sillon orienté labio-lingualement, la base de mon spécimen est parcourue par une dépression latéro-latérale. De nombreux foramens ponctuent la face labiale de la base (Pl. XVIII : 7). La vascularisation de la base de mon spécimen peut-être considérée comme moins élaborée que celle de *Vallisia*. Quant à sa couronne, un certain nombre de critères nous a permis de la comparer à celle de *Vallisia*. Il s'agit peut-être d'un problème de convergence, sinon mon spécimen pourrait constituer le plus ancien représentant de *Vallisia*.

Pour Duffin (1982 *in* Cappetta, 1987), la morphologie de *Vallisia*, rencontré dans le Trias supérieur d'Europe, serait unique au sein des Néosélaciens. Il souligne quelques ressemblances avec les Orectolobiformes et les Hétérodontiformes qui résulteraient de convergences. Duffin considère *Vallisia* comme d'affinité incertaine.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 1

(Pl. XV : 1 et 2)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 181-5 (photos 2107, x45 et 2108, x45).

Provenance : ARD 181, F 13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La cuspide principale de cette dent est inclinée d'un côté (à droite, Pl. XV : 1) et lingualement, tandis que l'autre cuspide, deux fois plus petite et moins large, reste verticale. La couronne est reléguée sur l'extrême bord labial de la base. Alors qu'elle est invisible labialement, la limite couronne/base se situe au niveau du cintrage de la cuspide principale lingualement. La base de la dent est épaisse et légèrement arquée avec la concavité tournée vers le bas. Cette dent semble très usée sauf dans la

partie linguale de la cuspide principale qui a été protégée et montre de fines rides. L'aspect de cette dent évoque celui des Hybodontidae.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 2
(Pl. XV : 4 et 5)

Matériel : une dent, CVUL 61 (photos 2, x73 et 1, x75).

Provenance : BLN 10, partie supérieure de la carrière du Bois près de la carrière de la Briqueterie, Formation de Ferques, Membre de La Parisienne ou Membre Gris, Boulonnais (France) ; Frasnien, zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis.*

Description et discussion : La couronne de trois cuspides disposées en éventail (angle en moyenne de 40°) est perpendiculaire à la surface de la base. Les cuspides, de forme pentagonale en vue labiale (Pl. XV : 4) sont trapues. Leur section, en vue coronale, apparaît hexagonale (Pl. XV : 5) ; cet aspect du contour est accentué par la présence de crêtes. La cuspide centrale est plus haute et plus large que les cuspides latérales. La couronne, détachée vers le côté labial, est localisée à l'aplomb d'une bosse ventro-labiale au-dessus de laquelle se trouvent trois protubérances en position labiale. L'échancrure entre chaque cuspide n'est pas développée, ce qui se traduit par une continuité dans le bas de la couronne. La base quadrangulaire présente du côté lingual un replat percé d'un foramen. Il semble que cette dent corresponde à un genre totalement nouveau (Turner, comm. orale).

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 3
(Pl. XV : 6 et 7)

Matériel : une spirale dentaire, MNHN, ARD 182-9 (photos 2132, x70 et 2131, x70).

Provenance : ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ce microreste est organisé comme une spirale dentaire. Il est allongé dans le sens labio-lingual avec des cuspides agencées en rangées parallèles, les plus petites étant labiales et les plus grandes linguales. Trois cuspides constituent une rangée centrale ; elles sont flanquées de deux cuspides latérales. De forme conique, elles sont inclinées vers le côté lingual (surtout la plus grande). Leur recouvrement de tissu émailloïde est très finement et abondamment ridulé surtout dans leur partie haute. La base présente des bords latéraux inclinés et de gros foramens qui soulignent la limite entre la couronne et la base concave.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 4
(Pl. XV : 8-9)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 183-8 (photos 2149, x100 et 2150, x100).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : La couronne, de type cladodonte, est constituée de trois grandes cuspides bien séparées dont l'une est cassée près de la base et devant lesquelles on trouve, en position labiale trois ou quatre petites cuspides. Cette disposition est inhabituelle chez les dents cladodontes où il n'existe habituellement qu'une rangée de cuspides. Le haut des cuspides est finement et abondamment ridulé (Pl. XV : 8). La couverture de tissu émailloïde est discontinue comme sur la spirale dentaire précédente (Pl. XV : 6 et 7). La face labiale de la base est fortement concave, elle montre deux foramens ronds sur la droite de la photo (Pl. XV : 8). La cuspide cassée permet de visualiser, du côté lingual, la section ovoïde de la cavité pulpaire. Deux foramens sont disposés aux extrémités latérales de la base. La dent est partiellement usée dans le bas des deux cuspides non cassées (Pl. XV : 9).

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 5
(Pl. XV : 10)

Matériel : un denticule branchial (?), MNHN, ARD 181-6 (photo 2103, x70).

Provenance : ARD 181, F13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : Une couronne de six cuspides surmonte une base évasée vers le bas et dont la largeur et la hauteur dépassent celles de la couronne. Les deux cuspides externes sont les plus larges ; elles s'incurvent vers le centre où sont localisées les autres cuspides plus petites. Deux foramens percent la base de deux d'entre elles. La base de ce denticule se présente sous la forme d'un cône évidé dont une partie est cassée ainsi que les parties sommitales des cuspides. Il pourrait s'agir d'un denticule branchial.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 6
(Pl. XVI : 1)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-21 (photo 32, x115,5).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien supérieur, "Tn3", zone de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description : Outre une cuspide principale centrale et pointue dont on aperçoit l'extrémité de la cavité pulpaire, la couronne est constituée d'expansions latérales. Du côté droit (sur la photo), semble s'amorcer l'ébauche d'une cuspide cassée qui serait oblique et de même largeur que la cuspide centrale. Sous cette dernière existe un léger renfoncement. La base est fine et ne dépasse pas de la couronne. Par la forme de la couronne, cette dent est à rapprocher d'*Hybocladodus* (St John & Worthen, 1875, pl. V, fig. 7-11) mais ce dernier genre présente une couronne ridée et une base différente de celle qui est publiée ici.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 7
(Pl. XVI : 2)

Matériel : une dent, MNHN, ARD 191-22 (photo 26, x83).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien supérieur, "Tn3", zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description : Au-dessus d'une base elliptique fine dont on voit l'agencement en lamelles osseuses parallèles, se trouve une couronne trapue présentant trois cuspides coniques et pointues. La dent est dissymétrique car la base montre un bord gauche (sur la photo) vertical sous la couronne et un bord droit arrondi dépassant de la couronne. Le bord labial de cette dernière est ondulé avec les convexités placées au droit des cuspides qui sont de taille décroissante vers la gauche. Leur côté labial est orné d'une forte crête médiane. De plus, les cuspides sont reliées entre elles par une crête occlusale à mi-hauteur ce qui donne une zone intercuspidale importante. La cuspide placée à droite (sur la photo) est plus pointue et plus effilée que les autres.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 8
(Pl. XVI : 3 et 4)

Matériel : une plaque denticulée, MNHN, ARD 183-9 (photos 2168, x45 et 2167, x45).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : Cette plaque de forme ogivale est composée d'au moins douze denticules aplatis dans le sens longitudinal. Certains d'entre eux sont plus pointus que les autres qui semblent usés et réduits à l'état de tubercule pour l'un d'entre eux. Les premiers montrent sur leur surface de fines et abondantes ridules. La base comporte quelques foramens visibles sur les côtés (Pl. XVI : 4).

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 9
(Pl. XVI : 5)

Matériel : une plaque tuberculée, MNHN, ARD 191-23 (photo 25, x63,2).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien supérieur, "Tn3", zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : De contour subhexagonal, cette plaque montre environ huit tubercules organisés en trois rangées, disposées les unes au-dessus des autres (sur la photo) et le long de la plus grande diagonale de la plaque. Le dispositif comprend une rangée centrale constituée de quatre tubercules et deux rangées latérales formées de deux tubercules. Ces derniers voient leurs apex émoussés et cet élément est parcouru de fractures. Cette petite plaque (d'une longueur d'environ 0,6-0,7 mm) a dans un premier temps, été rapprochée de *Ohiaspis* Wells (1944) ; cependant, cette solution a été écartée puisqu'il semble y avoir un recouvrement d'émail au niveau de la cassure apicale du tubercule médian situé à gauche sur la photo. Ce dernier et celui placé à côté semblent montrer de fines rides convergeant vers le sommet.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 10
(Pl. XVI : 6)

Matériel : un écusson, MNHN, ARD 189-5 (photo 27, x52,4).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Il s'agit d'un élément de forme ovoïde en vue coronale. Le bord supposé antérieur, arrondi (à gauche sur la photo), présente une bordure retroussée tandis que le bord supposé postérieur est pointu. Quelques foramens sont répartis de part et d'autre d'une crête médiane orientée antéro-postérieurement. Ce microreste a été inséré dans les Chondrichthyens par comparaison avec du matériel actuel. En effet, un élément particulier du revêtement dermique de fonction inconnue, mais de forme analogue à celle de cet écusson (Pl. XVI : 6) a été repéré par P. Charvet (Brésil) devant la seconde dorsale de 30 requins (sur 40 observés) d'âges différents de deux espèces : *Rhizoprionodon lalandii* et *R. porosus*. Il s'agirait d'un écusson ou d'une écaille transformée que l'on retrouve généralement devant les nageoires dorsales dans beaucoup de groupes (Cloutier, comm. orale).

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 11
(Pl. XVI : 7)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 181-7 (photo 2094, x100).

Provenance : ARD 181, F 13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique). Famennien supérieur.

Description et discussion : La couronne de cette écaille dont la croissance s'est faite latéralement, est composée de trois odontodes. En effet, le plus petit odontode se situe au centre, il est encadré par deux odontodes en forme de croissants. La base est projetée vers l'avant et décalée vers un des côtés.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 12
(Pl. XVI : 9)

Matériel : une plaque tuberculée, CVUL-62 (photo 160x100).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description : Le contour de cette plaque, en vue coronale, est subcarré. Sur une base convexe très épaisse, on trouve huit tubercules dissymétriques. La plupart montre un replat incliné suivi d'un surplomb. Le plus postérieur montre des rides convergentes vers l'apex. A l'œil nu avant métallisation, le microreste était brillant donc il doit exister un revêtement de tissu émailloïde sur les tubercules. Douze foramens, au moins, généralement localisés à la base des tubercules indiquent une irrigation importante de la plaque. Un des foramens se loge en haut de la base, dans une gouttière verticale (à gauche sur la photo). Des stries correspondant à des plans de fractures parcourent cet ichthyolithe indifféremment par rapport aux structures.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 13
(Pl. XVI : 11 et 12)

Matériel : un denticule composé, MNHN, ARD 182-10 (photos 2129, x100 et 2134, x150).

Provenance : ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description : Comparé dans un premier temps aux denticules composés des Symmoriidae (St John & Worthen, 1875, pl. VIII : 28-38), cet élément en diffère par son organisation moins régulière. Les denticules qui constituent la couronne sont fortement inclinés postérieurement, les petits étant disposés à l'avant et inversement. Des rides apparaissent à la base des premières cuspides, ailleurs la surface est usée et rayée

transversalement. La base dépasse légèrement de la couronne ; elle est bulbeuse dans sa partie antérieure où se trouve un foramen, et plane dans sa partie postérieure.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 14
(Pl. XVII : 1, 2 et 5)

Matériel : deux écailles, IRSNB (photos 4, x23,2 et 3, x23,5) et IRSNB (photo 2, x38,5).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Deux odontodes fortement émoussés constituent la couronne de l'écaille IRSNB (Pl. XVII : 1 et 2) dont la surface coronale est plane à légèrement convexe vers le haut. Chaque odontode montre un contour très dentelé et plissé. La couronne relativement haute est nettement séparée de la base par un bourrelet mince mais proéminent qui constitue un surplomb par rapport à la base qui est fine. Aucun critère ne permet d'orienter cette écaille. Cependant, elle n'est pas symétrique et les deux faces photographiées sont les plus longues. Des deux côtés, on retrouve une gouttière centrale entre les deux odontodes qui sont coalescents dans la partie centrale. Cette gouttière se prolonge d'un côté (Pl. XVII : 1) au niveau du bourrelet qui semble se confondre latéralement avec le repli d'un odontode (à droite sur la photo).

La base est abondamment vascularisée puisqu'on retrouve de petits foramens des deux côtés, que ce soit au niveau du bourrelet ou à celui de la base des replis des deux odontodes. Il existe deux foramens supplémentaires sur la base, sur les côtés gauches des deux photos (Pl. XVII : 1 et 2). De plus, la surface basale, de forme pseudo-losangique, est abondamment ponctuée de gros foramens. La croissance de cette écaille n'est conforme ni aux types de Reif (1978) ni aux types de Karatajute-Talimaa (1992) car on trouve ici (Pl. XVII : 1 et 2) un nombre pair d'odontodes : il n'y a donc pas de primordium.

L'écaille IRSNB (Pl. XVII : 5) est constituée d'un seul odontode aplani à l'apex et dont la base est fortement ridulée comme l'écaille précédente.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 15
(Pl. XVII : 3, 4, 7, 8 et Pl. XVIII : 1 et 2)

Matériel : six écailles, CVUL-64 (photo 21, x87), CVUL-65 (photo 14, x108,5), CVUL-67 (photo 22, x73), CVUL-68 (photo 26, x144,5), CVUL-69 (photo 7, x148) et CVUL-70 (photo 6, x147).

Provenance : CVUL-64, BLN 17, carrière de la Parisienne, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Ferques, Membre Le Bois, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure). CVUL-65, CVUL-67 à 70, BLN 10, niveau supérieur de la carrière du Bois, près de la carrière de la Briqueterie, Boulonnais (France) ; zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis.*

Description et discussion : Toutes ces écailles ont leur axe antéro-postérieur orienté parallèlement à la diagonale de la base qui est subcarrée et convexe vers le bas. Leur couronne est composée d'odontodes plus ou moins séparés et le col n'est pas developpé. L'écaille CVUL-64 (Pl. XVII : 3) montre une couronne au bord antérieur crénelé (au premier plan sur la photo) que la base dépasse largement. Des indentations lancéolées frangent le bord postérieur de la couronne qui est plate et lisse. Les odontodes de l'écaille CVUL-65 (Pl. XVII : 4) sont disjoints. La base dépasse la couronne antérieurement et postérieurement, la couronne est indentée par trois odontodes. Sur l'écaille CVUL-67 (Pl. XVII : 7), les odontodes sont dénombrables dans la partie antérieure ; ils sont concaves et ornés de rides qui s'anastomosent vers l'arrière. L'écaille est cassée et ne permet pas d'observation supplémentaire. L'écaille CVUL-68 (Pl. XVII : 8), cassée elle aussi, est constituée d'un grand nombre d'odontodes bien distincts. Enfin les écailles CVUL-69 et CVUL-70 (Pl. XVIII : 1 et 2) se ressemblent avec une couronne basse, des odontodes coalescents mais dont les rides ne sont pas nettement séparées, un col très court montrant des foramens postérieurement. Les odontodes semblent infléchis vers l'horizontale.

Certaines écailles (Pl. XVII : 7 et 8) font penser au genre *Ctenacanthus* mis à part le fait qu'ici l'axe antéro-postérieur se trouve dans la diagonale de la base convexe.

Elasmobranchii gen. et sp. indet. 16
(Pl. XVII : 6)

Matériel : une écaille, CVUL 66 (photo 9, x154).

Provenance : BLN 8, fond de la carrière de la Parisienne (non en place), Boulonnais (France) ; Frasnien, partie supérieure de la Formation de Ferques, Membre Gris ou Membre de la Parisiennne, zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis.*

Description et discussion : Allongée dans le sens antéro-postérieur, cette écaille montre une procouronne constituée d'un odontode triangulaire flanqué de deux odontodes latéraux en retrait. Ce dispositif donne un aspect en forme de trèfle à l'avant de la couronne dont la partie supérieure s'élargit. Le col cintré limite la couronne de la base fortement convexe.

Elasmobranchii ? gen. et sp. indet.
(Pl. XVIII : 3 et 4)

Matériel : deux écailles, CVUL 71 (photo 12, x191) et CVUL 72 (photo 17, x204).

Provenance : BLN 9, carrière de la Parisienne, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Ferques, Membre de la Parisiennne, partie supérieure du niveau à *Hexagonaria*, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure).

Description et discussion : La couronne du spécimen CVUL 72 est constituée de trois odontodes profondément rainurés (Pl. XVIII : 4). Ils sont allongés antéro-postérieurement dans la diagonale de l'écaille. La base déborde antérieurement et l'odontode le plus petit est central. Le bord latéral de l'autre écaille (Pl. XVIII : 3) est délicatement ourlé par un odontode. La couronne présente plusieurs odontodes en forme de croissant dont la concavité est tournée vers le centre où se loge le plus petit d'entre eux. La base est épaissie postérieurement ce qui donne l'impression que la couronne se surélève.

Classe ACANTHODII OWEN, 1846
Ordre ACANTHODIDA BERG, 1940
Famille ACANTHODIDAE HUXLEY, 1861
Genre *Acanthodes* Agassiz, 1833

Espèce-type : *A. bronni* Agassiz, 1833, Permien inférieur, Allemagne.

Acanthodes sp. cf. *A. guizhouensis* Wang & Turner, 1985
(Pl. XIX : 10 et 11)

Matériel : deux écailles, MNHN, MCD (photo 151, x70) et MCD (photo 147, x70).

Provenance : MCD 5, Hamar Laghdad, Tafilalet (Maroc) ; Famennien supérieur, zone de Conodontes à *Palmatolepis rhomboidea* ou *P. marginifera.*

Description et discussion : Deux écailles typiquement de forme rhombique montrent une couronne lisse et allongée postérieurement. Le prolongement de la couronne est en forme d'ogive pour l'une des écailles (Pl. XIX : 11) et plus effilé pour l'autre (Pl. XIX : 10). La surface est bombée antérieurement et s'aplatit vers l'arrière. La diagenèse subie par l'écaille MCD (Pl. XIX : 11) semble importante puisque sa base et le bord de sa couronne sont hérissés de cristaux de pyrite (?) tandis que la surface de la couronne est abondamment perforée.

Ces écailles par la finesse et le contour de leur couronne ressemblent à *Acanthodes guizhouensis* Wang & Turner (1985) dans le Tournaisien (zone à *Siphonodella sulcata*) de la Province de Guizhou (Chine). Par contre, celles qui ont été décrites dans le Boulonnais (Derycke *et al.*, sous presse b) n'appartiennent pas à cette espèce comme cela avait été suggéré mais plutôt à *Acanthodes* sp. 3 (voir plus loin p. 102).

Acanthodes sp. 1
(Pl. XIX : 2 et 3)

Matériel : deux écailles, CVUL-74 (photo 21, x230) et CVUL-75 (photo 32, x214).

Provenance : BLN 8, fond de la carrière de La Parisienne (non en place), Boulonnais (France) ; Frasnien, partie supérieure de la Formation de Ferques, Membre Gris ou Membre de La Parisienne, zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis*.

Description et discussion : La forme rhombique de ces écailles et la surface plane de leur couronne justifient l'attribution à *Acanthodes* bien que ce genre soit considéré comme un *nomen dubium* par Zidek (1976 *in* Denison, 1979). La base projetée vers l'avant (à gauche, Pl. XIX : 2) dépasse légèrement de la couronne latéralement dont elle est séparée par un col peu marqué. De contour carré (Pl. XIX : 3), la base présente deux bords antérieurs légèrement infléchis en leur milieu (en bas à gauche Pl. XIX : 2 et 3). La couronne se prolonge postérieurement (en haut à droite Pl. XIX : 3) en formant une ogive.

Les deux écailles montrent sur leurs surfaces des fibres blanches, qui peuvent même constituer une sorte de réseau à éléments sub-hexagonaux (Pl. XIX : 3) et correspondent peut-être à des recristallisations significatives d'un certain degré de diagenèse.

Acanthodes sp. 2
(Pl. XIX : 6 et 7)

Matériel : deux écailles, CVUL-78 (photo 6, x125) et CVUL-79 (photo 5, x112,5).

Provenance : BLN 19, tranchée Caffiers-Ferques, Boulonnais (France) ; Givétien supérieur, Formation de Blacourt, Membre de Couderousse, zone de Conodontes à *varcus* (partie moyenne à supérieure).

Description et discussion : La couronne plane est grossièrement rhombique avec des bords antérieurs formant un coin et des bords postérieurs en ogive (Pl. XIX : 6 et 7).

L'un d'eux est ondulé (à gauche, Pl. XIX : 7 ; à droite, Pl. XIX : 6) et aboutit à une pointe postérieure. Une ligne de démarcation en relief sépare la couronne du col (Pl. XIX : 6). La base est de taille équivalente à celle de la couronne, de laquelle elle est distinguée par un col cintré. Elle montre des stries de croissance (Pl. XIX : 7) et des bords latéraux en fuseau (Pl. XIX : 6).

L'écaille CVUL 79 (Pl. XIX : 7) a subi un choc provoquant l'arrachement d'une partie antérieure de la couronne et une fissure. Ces indices de choc sont masqués par des phénomènes de recristallisation. Les deux écailles montrent des baguettes correspondant à de la recristallisation. De plus, des zones de petits trous (Pl. XIX : 6) pourraient résulter d'une activité organique de type mycélien (Antia, 1979).

Acanthodes sp. 3

(Fig. 32-37 ; Pl. XIX : 8 et 9 ; Pl. XXXVII : 1-10 ; Pl. XXXVIII : 1-10 ; Pl. XXXIX : 5-6)

Matériel : deux écailles, CVUL-80 (photo 9, x178,5), CVUL-81 (photo 16, x125) et 19 lames BLN 19a-l et BLN 19 n-t.

Provenance : BLN 19, tranchée Caffiers-Ferques, Boulonnais (France) ; Givétien supérieur, Formation de Blacourt, Membre de Couderousse, zone de Conodontes à *varcus* (partie moyenne à supérieure).

Description et discussion : Ce sont des écailles de forme rhombique ayant une couronne plane et lisse. L'une d'elles CVUL-81 (Pl. XIX : 9) présente une couronne épaisse allongée postérieurement dont le coin antérieur est large et les coins latéraux arrondis. Le col est relativement court et sépare la couronne d'une base peu renflée, tandis que pour l'écaille CVUL-80 (Pl. XIX : 8), le dispositif est inverse.

Un choc important a ôté un coin du col et une esquille de la couronne qui laisse apparaître les couches internes (Pl. XIX : 8). A celà s'ajoutent de nombreuses fractures. Celles qui semblent être situées dans le sens des structures sont nombreuses et postérieures à une fracture plus large, elle-même postérieure au choc. Quatre trous circulaires laissent présager d'une activité biotique (Antia, 1979). L'écaille CVUL 81 (Pl. XIX : 9) montre, quant à elle, deux familles de stries obliques et des recristallisations à la surface de la couronne. Les écailles CVUL-32 et CVUL-35 publiées *in* Derycke *et al.* (sous presse b, pl. I : I et L) correspondraient à la même espèce que celle qui est décrite ici (Pl. XIX : 8, 9) et non pas à *Acanthodes* cf. *A. guizhouensis*.

Histologie : Toutes les lames qui sont figurées ici (Figs. 32 à 37) illustrent le phénomène de croissance par addition périodique de couches concentriques en relation avec la physiologie de l'animal. Chaque lamelle de la base est en continuité avec celle de la couronne (Figs. 32a, c, 33a, 35a, 36b, 37b). La base de l'écaille, de forme bi-pyramidale, est fichée dans la couronne ; la limite entre les deux est nettement visible en lumière polarisée-analysée avec ou sans lame teinte sensible (Pl. XXXVII : 1, 2, 4, 6, 7, 9, 10 ; Pl. XXXVIII : 6, 8, Pl. XXXIX : 6). Un grand nombre de canaux et de fibres parcourent la base d'os acellulaire. Ainsi, on trouve des canaux concentriques qui soulignent chaque zone de croissance et qui relient des canaux radiaires (Figs. 32a, b, c, 33b, c, 34b, 35a, c, 37a, b ; Pl. XXXVIII : 1, 3, 9, Pl. XXXIX : 5). Il existe aussi des canaux qui partent de la surface inférieure de la base, s'étendent vers le centre et souvent tournent vers la limite base/couronne (Figs. 32a, b, 33a, 37b ; Pl. XXXVIII : 5). Identifiés comme des tubules de dentine (Gross, 1947, p. 115) ou canaux non vasculaires de Williamson (Ørvig, 1951, p. 375) ou encore processus de cellule osseuse concentrés à la marge de l'écaille (Gross, 1973, p. 67), ils apparaissent plus développés chez les Acanthodiens à os acellulaire [*in* Denison, 1979], ce qui est le cas de mon matériel.

Deux types de fibres ont aussi été observées dans la base : des fibres radiaires ("*extraneous*", Ørvig, 1967, p. 11), quelquefois appelées fibres de Sharpey (Gross, 1971) qui servent à attacher l'écaille aux autres écailles et au substrat (j'ai choisi le terme de fibres radiaires de Sharpey sur les figures 32 à 37), et des fibres circulaires (Gross, 1971) ou intrinsèques (Ørvig, 1967).

Le dispositif, rencontré entre autres chez les Acanthodidae, des deux types de fibres en couches pyramidales ou coniques, sans rapport avec les zones de croissance (Ørvig, 1967, p. 13), est aisément visible en lumière polarisée-analysée (Pl. XXXVII : 1, 4, 6, Pl. XXXVIII : 2, 6, 8, Pl. XXXIX : 6).

La couronne constituée de dentine est souvent moins haute que la base. Les tubules de dentine sont soit enchevêtrés et constituant des plexus au centre de l'écaille (Fig. 32a, 33b, c, 35a, b, c, 36a, b, 37a, b), soit parallèles aux zones de croissance (Pl. XXXVII : 2, 3, 5, 7, 8, 10, Pl. XXXVIII : 1, 3-5, 7, 9, Pl. XXXIX : 5). Le haut de la couronne est un tissu émailloïde (Denison, 1979, p. 16), visible en lumière polarisée-analysée avec ou sans lame teinte sensible (Pl. XXXVII : 1, 2, 4, 6, 7, 9, 10, Pl. XXXVIII : 2, 3, 6, 8, Pl. XXXIX : 6).

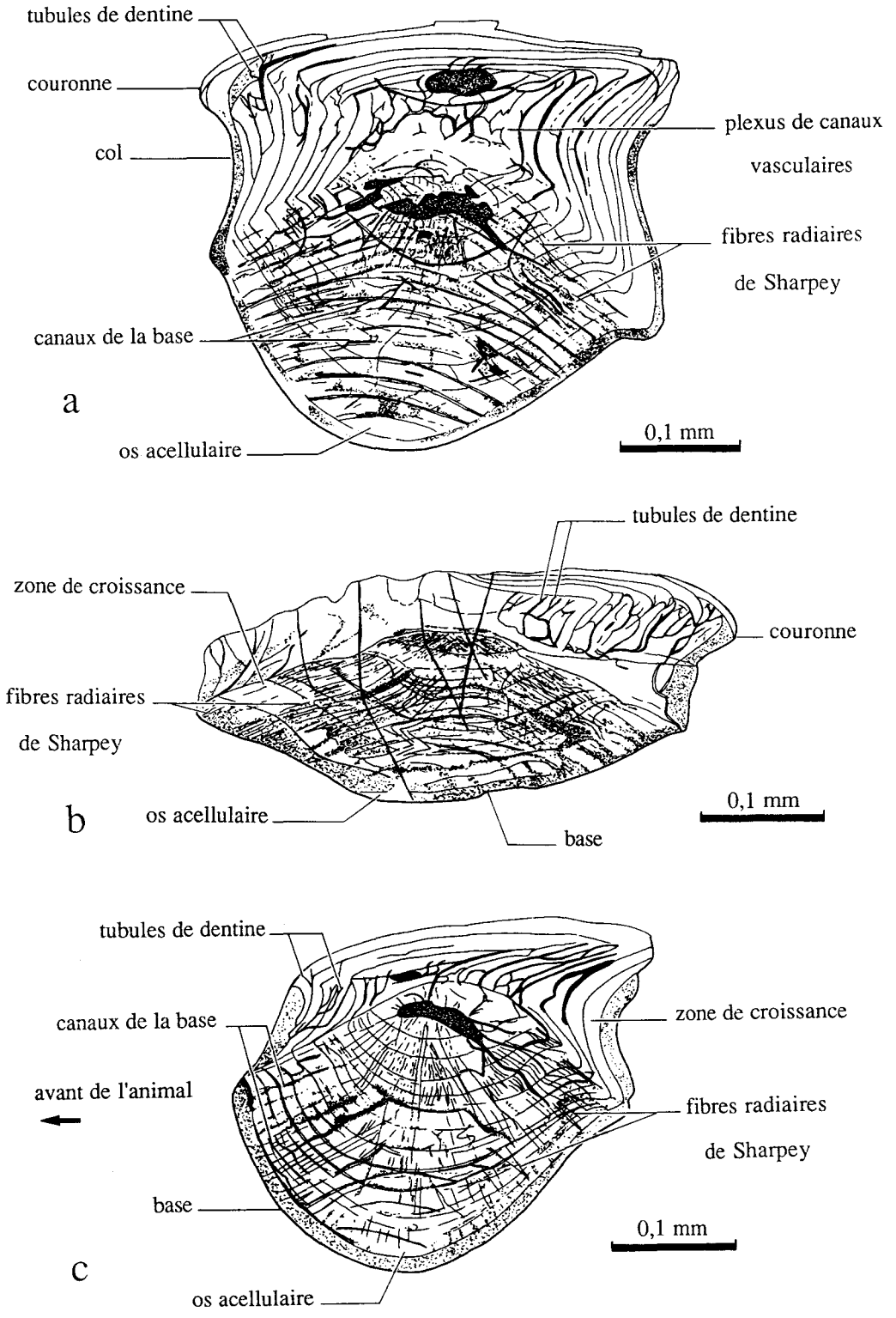


Fig. 32 - Histologie de trois écailles de *Acanthodes sp. 3.* rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19a ; b : BLN 19c ; c : BLN 19d.
Histology of three scales of Acanthodes *sp. 3. like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19a ; b : BLN 19c ; c : BLN 19d.*

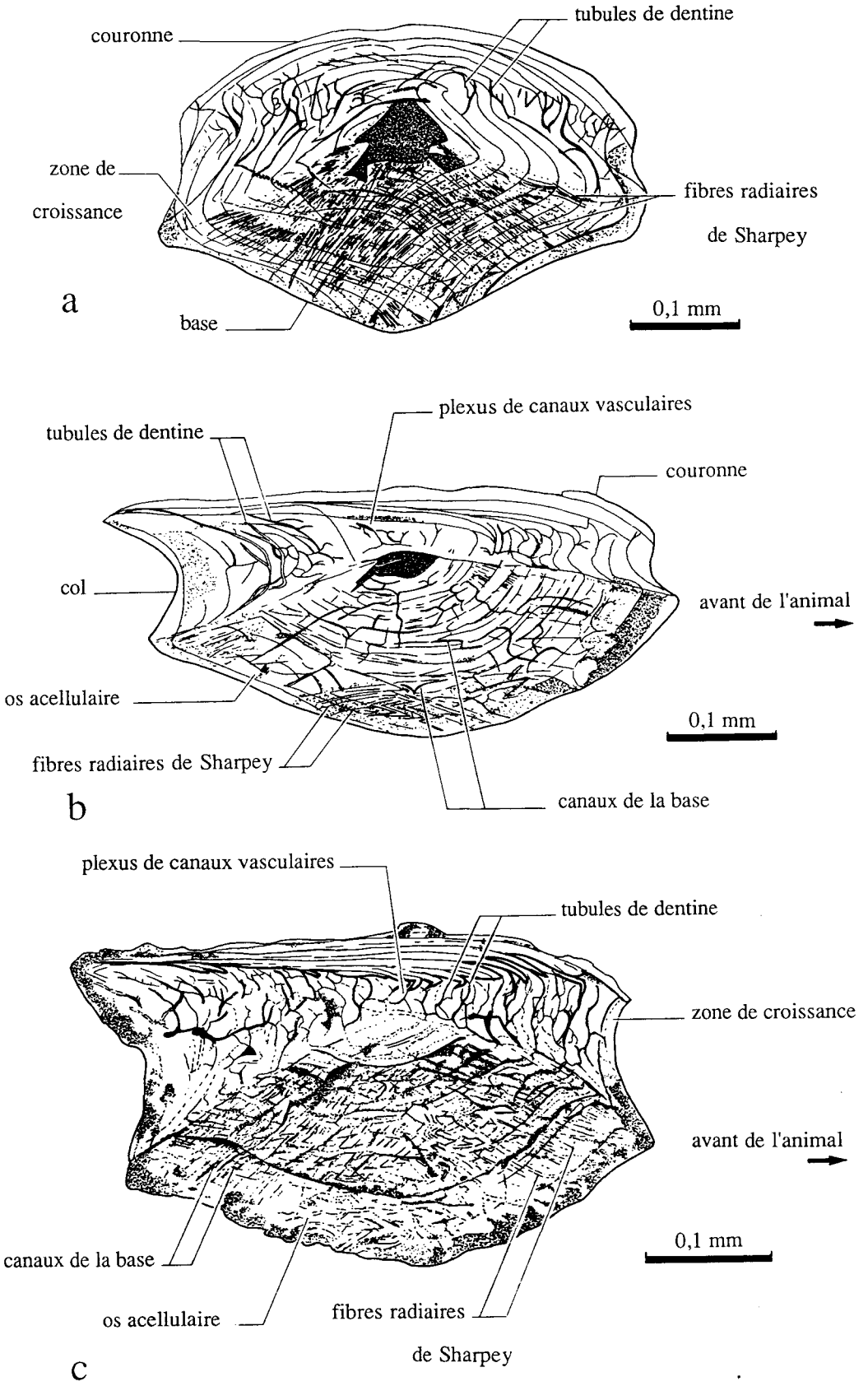


Fig. 33 - Histologie de trois écailles de *Acanthodes sp. 3.* rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19e ; b : BLN 19f ; c : BLN 19g.
Histology of three scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19e ; b : BLN 19f ; c : BLN 19g.*

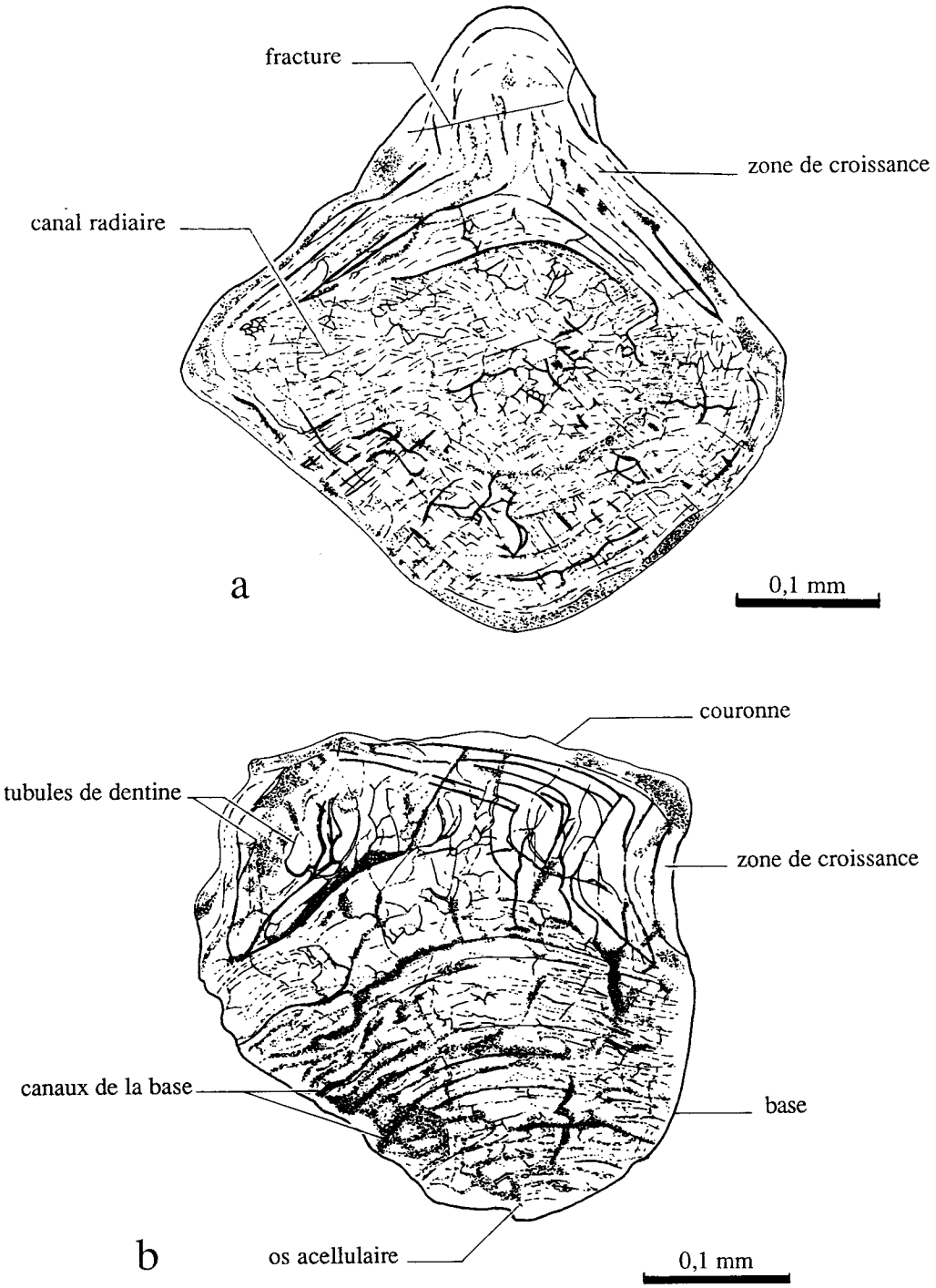


Fig. 34 - Histologie de deux écailles de *Acanthodes sp. 3* rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19h ; b : BLN 19i.
Histology of two scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19h ; b : BLN 19i.*

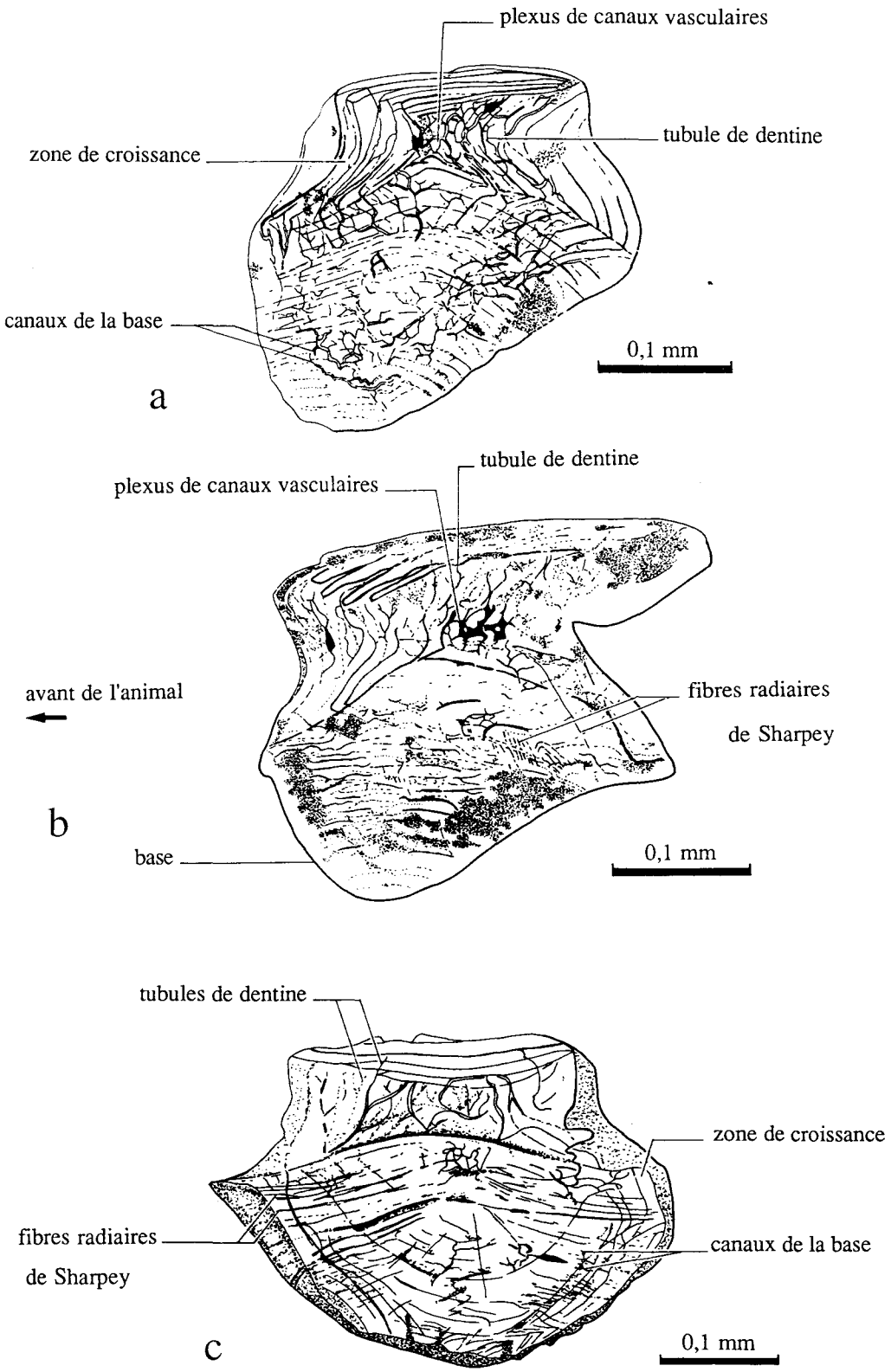
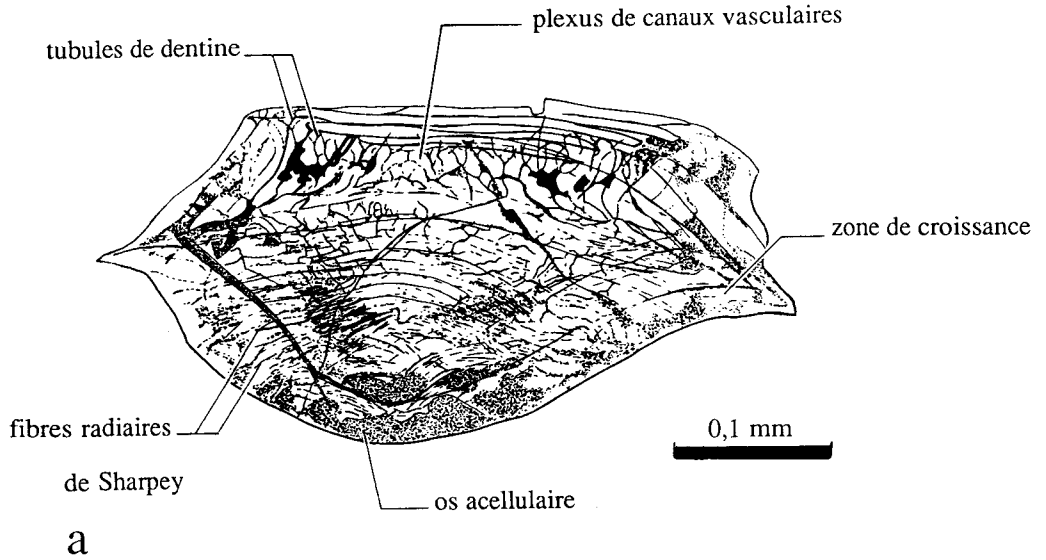


Fig. 35 - Histologie de trois écailles de *Acanthodes sp. 3* rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19j ; b : BLN 19l ; c : BLN 19o.
Histology of three scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19j ; b : BLN 19l ; c : BLN 19o.*



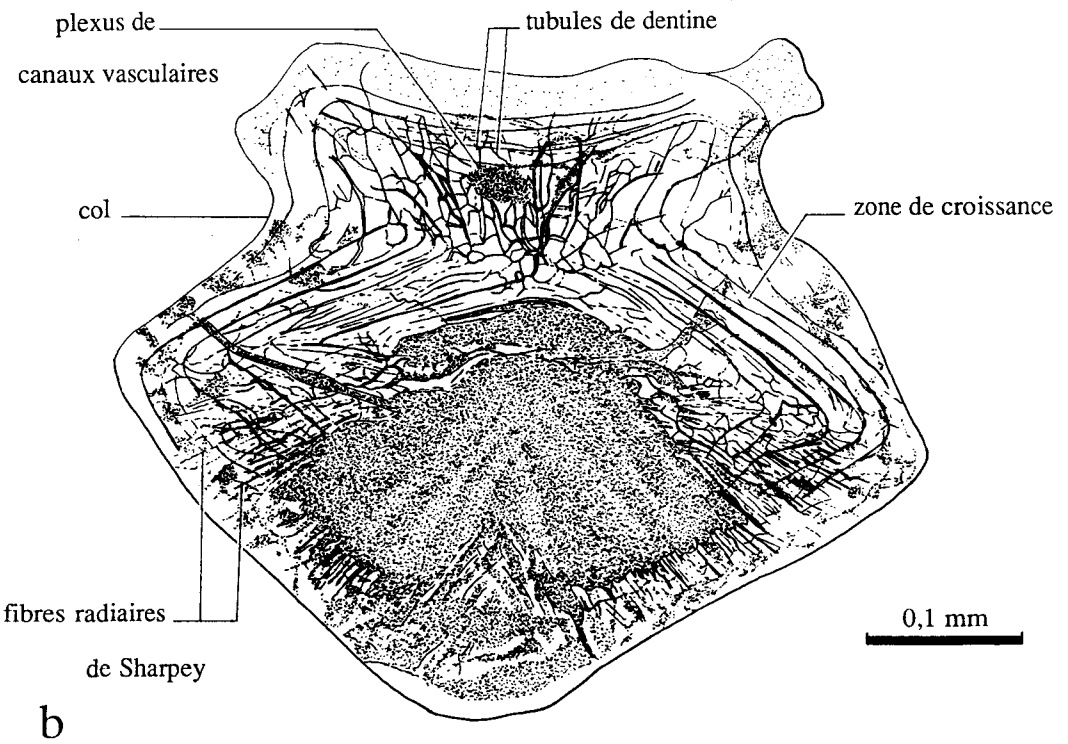
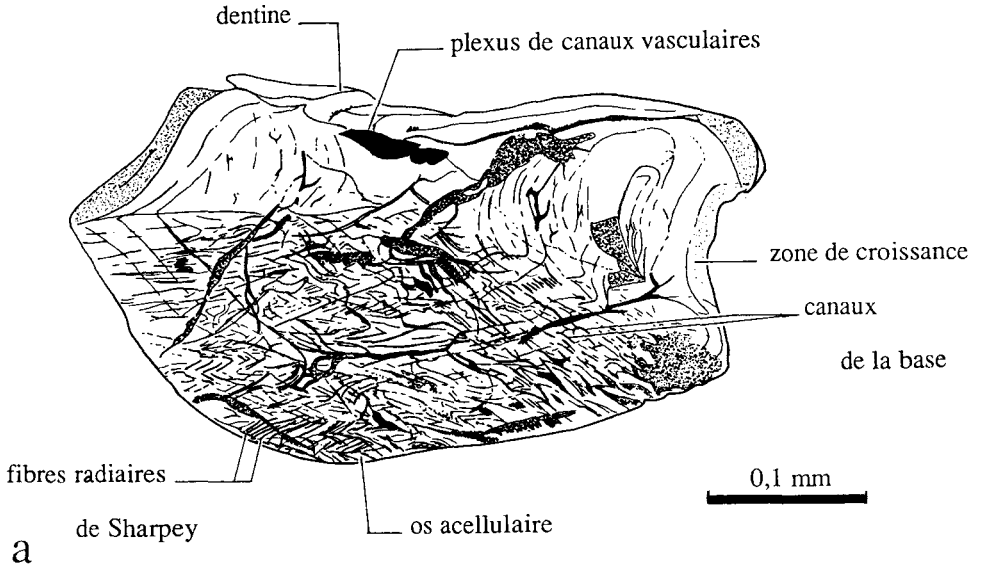


Fig. 36 - Histologie de deux écailles de *Acanthodes sp. 3* rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19q ; b : BLN 19r.
Histology of two scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19q ; b : BLN 19r.*



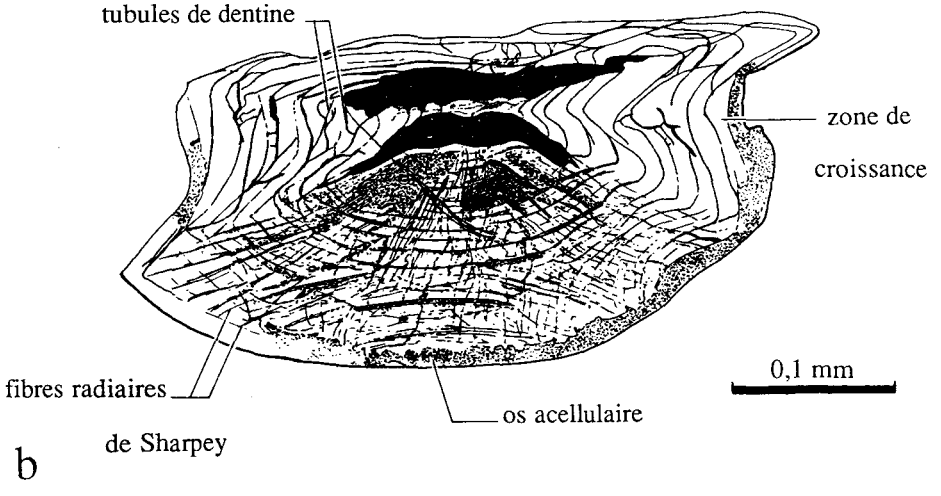


Fig. 37 - Histologie de deux écailles de *Acanthodes sp. 3* rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19s ; b : BLN 19t.
Histology of two scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19s ; b : BLN 19t.*

Acanthodes sp. 4
(Pl. XX : 1 et 6)

Matériel : deux écailles, CVUL-82 (photos C, x70) et CVUL-86 (photo 181, x100), lames Mo1-2-3-4.

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : Typiquement de forme rhombique, ces écailles ont leur grand axe parallèle à l'axe sagittal de l'animal. La couronne dont la surface est lisse ne surplombe pas la totalité de la base puisqu'elle est décalée vers l'arrière où elle se termine en ogive, essentiellement sur l'écaille CVUL-86 (Pl. XX : 6). Des zones de croissance apparaissent sur la base fortement bombée qui a une hauteur supérieure à celle de la couronne et du cou compris. Ce dernier, cintré, s'évase vers la base qui montre latéralement des expansions fuselées et une limite anguleuse (Pl. XX : 6), tandis que sur l'autre écaille (Pl. XX : 1) est plus arrondie.

ACANTHODIDA incertae sedis

Holmesella equilaterata Gunnell 1933 ?
(Fig. 38, Pl. XXI : 3-5, Pl. XXXIX : 7, 8 et Pl. XL : 1-3)

Matériel : trois écailles, IRSNB (photo 20, x105), IRSNB (photo 17, x76,2) et IRSNB (photo 18, x107,5) et deux lames CrO2a et CrO2b.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : De forme cuboïde, ces trois écailles sont caractérisées par l'ornementation de leur couronne qui consiste en rides concentriques subparallèles aux bords. Le col est très réduit voire inexistant. En vue basale (Pl. XXI : 3), l'écaille a une forme trapézoïdale dissymétrique avec un contour dont les angles postérieur et antérieur sont proches de 90° alors que les angles latéraux sont aigus. Des limites de zones de croissance sont visibles sur la base. Cette dernière est à l'aplomb de la couronne antérieurement (Pl. XXI : 3 vers le bas de la photo) alors qu'elle est en retrait postérieurement où il existe une légère concavité marquant le col. L'ornementation de la couronne concave au centre consiste en des rides attenantes qui représentent les zones de croissance de tissu dur (Pl. XXI : 4 et 5). Ces rides suivent les bords de la couronne de

l'écaille IRSNB (Pl. XXI : 4) alors que leur aspect anguleux s'atténue sur l'écaille IRSNB (Pl. XXI : 5) surtout dans sa partie postérieure où elles sont subparallèles à la diagonale de l'écaille. Le centre est occupé par des rides qui ont la forme d'un fuseau (Pl. XXI : 5).

Ces écailles sont comparées à celles qui ont été publiées par Gunnell (1933, pl. 31 : 57 et 58) sous le nom de *Holmesella equilaterata*, extrait des calcaires de Winterset, carrière de Leeds (Groupe de Kansas, Missouri) datés du Pennsylvanien. L'attribution des écailles publiées ici à l'espèce *Holmesella equilaterata*. est donc assez incertaine puisqu'elles sont d'âge plus ancien que celles publiées par Gunnell. De plus, bien que leurs taille et ornementation soient comparables, chez *Holmesella equilaterata* Gunnell (1933, pl. 31 : 57) les rides montrent une grande régularité et une grande symétrie, peut-être idéalisée sur le dessin. Chez *Holmesella* ? sp. du Pennsylvanien du Kansas décrit par Ørvig (1966), les écailles montrent un processus postérieur, ce qui n'est pas le cas des écailles publiées ici, de même qu'il n'existe pas ici d'écaille embryonnaire apparente (Pl. XXI : 3-5). Alors qu'Ørvig (1966) rapproche *Holmesella* ? sp. de *Protacrodus vetustus* du Dévonien supérieur et que Zangerl place le genre *Holmesella* dans la super-famille des Protacrodontoidea, je préfère suivre l'exemple de Gunnell (1933) qui les range au sein de l'ordre des Acanthodei et de la famille des Acanthoessidae, termes obsolètes mais qui signifient l'appartenance des écailles (Pl. XXI : 3-5) aux Acanthodiens et non aux Chondrichthyens au vu de leur histologie .

L'altération des écailles se marque par la présence de griffes à la surface de la couronne pour l'écaille IRSNB (Pl.XXI : 5) et sur la base pour l'autre écaille (Pl.XXI : 3). Il est étonnant que la réponse à l'usure soit la même alors que les tissus de la couronne et de la base sont différents.

Histologie : Les coupes sagittales de ces écailles sont de type acanthodien. En effet, la couronne à croissance centrifuge montre un empilement en "pelure d'oignon" de la dentine. Des canalicules de dentine soulignent les zones de croissance qui sont en continuité avec celles de la base (CrO2b, Fig.38b). Cette dernière, constituée d'os acellulaire, est de forme sub-pyramidale ; sa pointe est fichée dans la couronne et elle contient des canaux vasculaires (Figs. 38 a, b et Pl. XL : 1, 3), ce qui n'est pas le cas chez *Holmesella* ? sp. Ørvig (1966, p. 9). D'autre part, des fibres radiaires de Sharpey sont nettement visibles (Figs. 38a, b). Pour Ørvig (1966, p. 11), ce terme est à bannir puisqu'il l'estime réservé aux Mammifères. Mais d'après Francillon-Vieillot *et al.* (1990), les fibres de Sharpey ont une définition autre que systématique. Terme introduit par Kölliker (1889 *in* Francillon-Vieillot, 1990), il désigne les processus d'attaches fibrillaires des tissus mous avec les tissus minéralisés, qui sont disposés perpendiculairement aux zones de croissance de l'os acellulaire. Il existe aussi des fibres concentriques par rapport au primordium de l'écaille. Le dispositif des fibres en couches

pyramidales est mis en évidence en lumière polarisée-analysée (Pl. XXXIX : 7, Pl. : XL : 2). D'après Denison (1979), le haut de la couronne est hyperminéralisé comme cela apparaît sur certaines coupes histologiques (Pl. XXXIX : 7, 8, Pl. XL : 2, 3) en lumière polarisée-analysée avec ou sans lame teinte sensible.

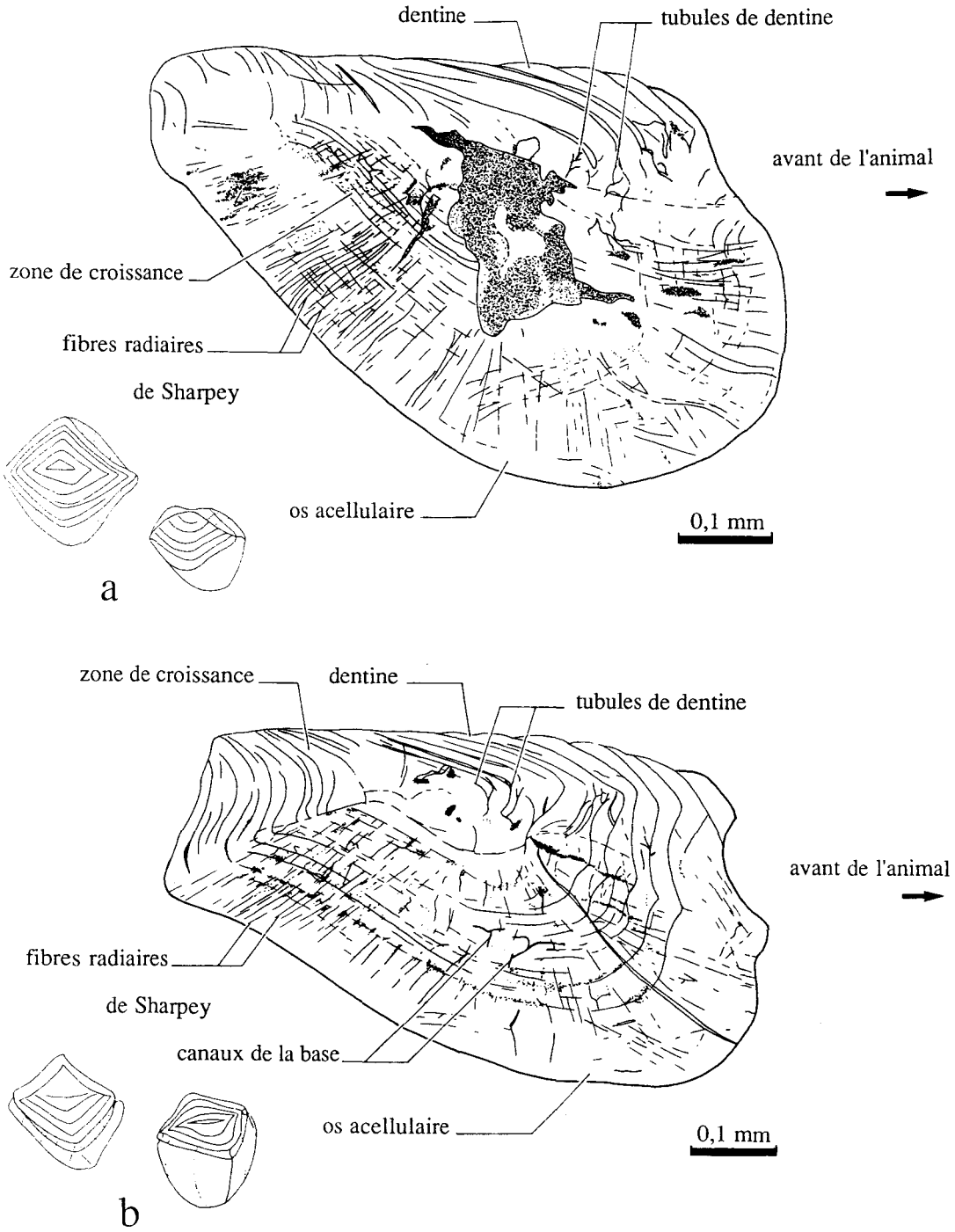


Fig. 38 - Histologie de deux écailles de *Holmesella equilaterata* ? correspondant à celles figurées Pl. XXI : 3-5, Pl. XXXIX : 7, 8 et Pl. XL : 1-3. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO2a ; b : lame CrO2b.
Histology of two scales of Holmesella equilaterata *? corresponding to scales figured Pl. XXI : 3-5, Pl. XXXIX : 7, 8 et Pl. XL : 1-3. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate CrO2a ; b : plate CrO2b.*

Acanthodii gen. et sp. indet. 1
(Pl. XIX : 1 et 4)

Matériel : deux écailles, CVUL-73 (photo 6, x186) et CVUL-76 (photo 9, x221).

Provenance : BLN 9, carrière de La Parisienne, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Ferques, Membre de La Parisienne, partie supérieure du niveau à *Hexagonaria*, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure).

Description et discussion : La couronne surplombant la base postérieurement (à droite sur les photos) est concave et inclinée avec un bord postérieur plus haut que le bord antérieur. La concavité est accentuée sur l'écaille CVUL-73 (Pl. XIX : 1) par le retroussement vers le haut des bords latéraux. Ces écailles n'ont pas une forme strictement rhombique puisque le bord antérieur est très arrondi, sauf au niveau de la base qui est projetée vers l'avant (Pl. XIX : 1). La limite entre la couronne et la base est cintrée. L'écaille CVUL-76 (Pl. XIX : 4) montre un écaillage de sa surface, ce qui pourrait correspondre à un certain stade d'usure (numéro 1, Antia, 1979).

Acanthodii gen. et sp. indet. 2
(Pl. XIX : 5)

Matériel : une écaille, CVUL 77 (photo 56, x100).

Provenance : BLN 3, entrée SW de la carrière du Griset, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : La diagonale qui rejoint les deux coins latéraux de la couronne semble plus longue que l'axe antéro-postérieur. La base et la couronne de forme rhombique sont de tailles équivalentes et séparées par un col cintré. Les bords antérieurs de la couronne sont rectilignes et forment un angle obtus. Cette écaille, outre des indices de chocs sur la couronne postérieurement et latéralement (respectivement à droite et en haut sur la photo), montre un important écaillage de sa surface et une multitude de petits trous. L'usure pourrait correspondre au stade 3 de Antia (1979) et les trous à une activité organique (?).

Acanthodii gen. et sp. indet. 3
(Fig. 39, Pl. XX : 2, 3, 9 et 10, Pl. XXXIX : 1-4)

Matériel : deux écailles, CVUL-83 (photos D, x200 et D', x700), CVUL-89 (photos A', x1000 et A, x150) et trois lames (MO1a, b et MO2).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : En vue coronale, la forme de la couronne de ces deux écailles s'intègre grossièrement dans une ellipse dont la longueur donne l'axe antéro-postérieur de l'animal. Elle est relativement courte chez la première (Pl. XX : 2) puisque la couronne s'arrête postérieurement à l'aplomb de la base en s'infléchissant vers le bas. Par contre, la couronne de l'écaille CVUL-89 (Pl. XX : 10) est plus longue et effilée avec des bords latéraux s'écartant alors que sur l'autre, ils sont parallèles. Entre la base très renflée et la couronne relativement mince, le col n'existe pas sauf au niveau d'une inflexion entre les deux parties de l'écaille (Pl. XX : 2). La couronne de ces écailles, outre un écaillage de sa surface (Pl. XX : 3, 9), a subi une usure puisqu'au centre de chacune d'elles une zone piquetée apparaît. D'autre part un liseré de cristallisations les traverse (Pl. XX : 2, 10). La base de l'une d'elles semble montrer les traces d'une activité fongique avec un trou allongé près du col (Pl. XX : 2).

La surface des deux couronnes est couverte de tubercules plus allongés sur la première que sur la deuxième (respectivement, 4,7 µm et 3 µm, Pl. XX : 3, 9). Les tubercules sont orientés suivant deux directions obliques par rapport aux côtés de la couronne. L'ornementation (aux grossissements 700 et 1000) de la surface a été vérifiée pour environ une dizaine d'écailles de la même localité, les deux tiers présentant une granulation régulière. La mise en évidence de granules sur des écailles d'Acanthodiens est assez surprenante. En effet, jusqu'à présent de tels tubercules étaient connus à la surface des écailles d'Actinoptérygiens et correspondaient à de la ganoïne.

Histologie : Des lames minces ont été effectuées au travers d'écailles du Famennien de Modave. L'une d'elle a été photographiée au M.E.B. avant usure (lame Mo2) afin de vérifier la présence de tubercules. Les écailles ne sont pas bien conservées mais la structure emboîtée de la couronne dont le haut est constitué de tissu hyperminéralisé est nettement visible ainsi que la base en os acellulaire présentant un arrangement conique (Ørvig, 1967) des fibres (Fig. 39, Pl. XXXIX : 2, 4) ; il s'agit donc d'Acanthodiens bien que l'existence à la surface de tubercules de ganoïne (Schultze, 1977 ; Meunier, 1990) rende douteuse leur appartenance systématique. Cette découverte remet en question les propositions des auteurs précédents mais ne les résoud pas : ou bien les tubercules ne sont pas caractéristiques de la ganoïne, ou bien il s'agit bien de ganoïne ou d'un tissu hyperminéralisé homologue de la ganoïne des Actinoptérygiens considérée elle même comme une variété d'émail (Meunier *et al.* , 1986). Cette dernière proposition aurait des incidences en termes de relations entre les groupes des Acanthodiens et des Actinoptérygiens. Alors que Gayet *et al.* (1986, 1988) font de la taille des tubercules un

critère spécifique, Esin (comm. orale) suggère que la taille et la forme des tubercules reflètent les stades de croissance de l'écaille. Les tubercules seraient allongés dans la partie jeune et plutôt ronds dans la partie ancienne.

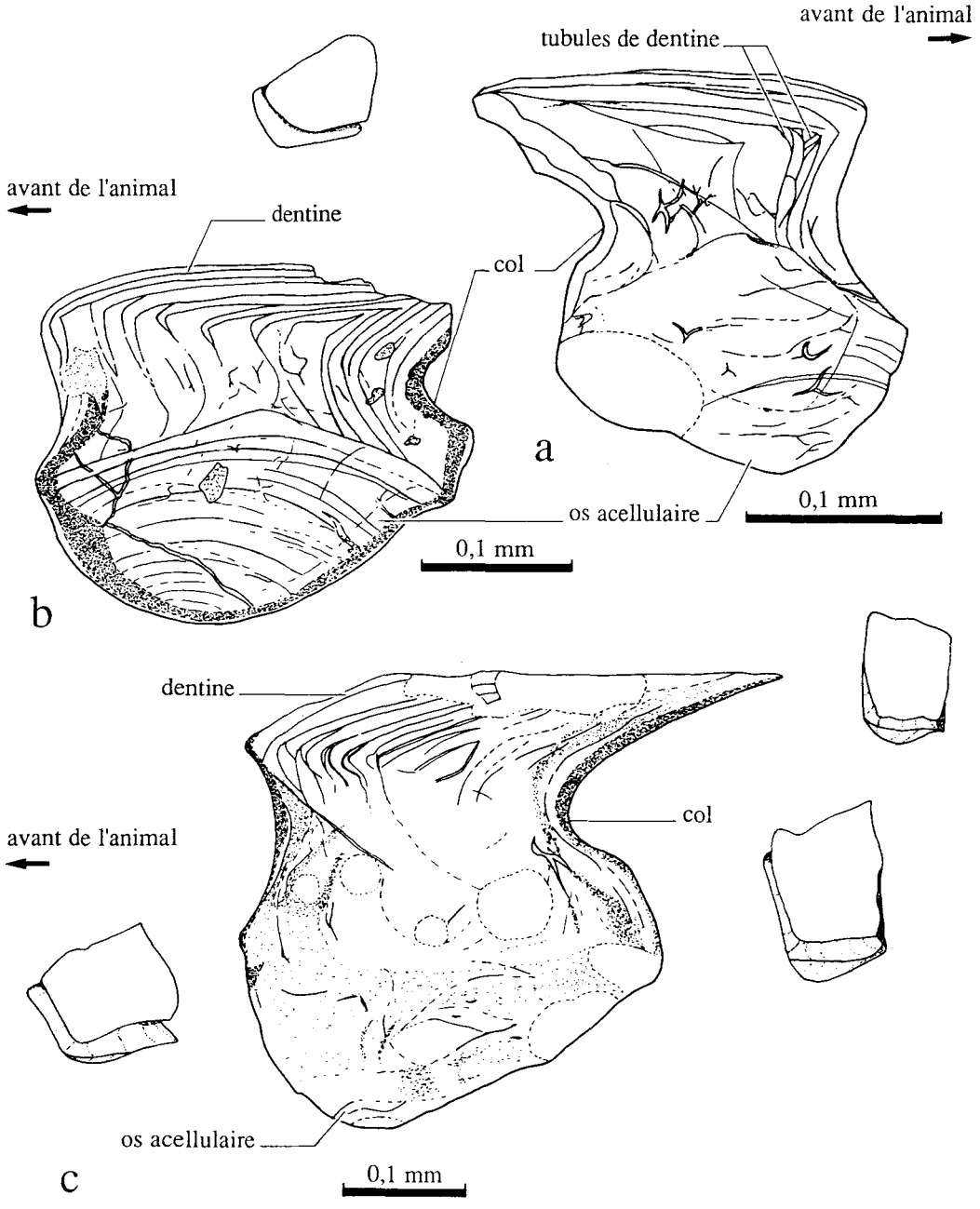


Fig. 39 - Histologie de trois écailles d'Acanthodii gen. et sp. indet. 3 correspondant à celles figurées Pl. XX : 2, 3, 9, 10 et Pl. XXXIX : 1-4. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame MO1a ; b : lame MO1b et c : MO2.
Histology of three scales of Acanthodii gen. et sp. indet. 3 corresponding to scales figured Pl. XXI : 2, 3, 9, 10 and Pl. XXXIX : 1-4. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate MO1a ; b : plate MO1b and c : MO2.

Acanthodii gen. et sp. indet. 4
(Pl. XX : 4, 5, 7 et 8)

Matériel : quatre écailles, CVUL-84 (photo 171, x100), CVUL-85 (photo B, x100), CVUL-87 (photo 175, x150) et CVUL-88 (photo E, x200).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, sommet de la Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : La couronne quadrangulaire et lisse de ces écailles est bombée à l'avant alors qu'elle est concave postérieurement (Pl. XX : 4, 8). De plus son bord antérieur, faisant un angle inférieur à 90°, est décalé vers l'arrière par rapport à la couronne, ce qui accentue la projection postérieure de la couronne. La marge postérieure n'est pas rectiligne et présente deux à quatre crénulations. La base, particulièrement haute et renflée, est séparée de la couronne par un col bien développé. Elle présente un bord vertical à l'avant et un bord incliné à l'arrière (Pl. XX : 4, 8). Les écailles CVUL-84 et 85 (Pl. XX : 4, 5) montrent une dissymétrie avec une couronne décalée sur le côté. L'écaille CVUL-84 (Pl. XX : 4) a la couronne la plus longue.

Acanthodii gen. et sp. indet. 5
(Pl. XXI : 1 et 2)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 189-6 (photos 2085, x100 et 2086, x700).

Provenance : ARD 189, Trou de Versaille ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Cette écaille de forme cubique est symétrique et la hauteur de la base équivaut à celle du col ajoutée à celle de la couronne. Une dépression affecte le centre de cette dernière (Pl. XXI : 1) dont le contour n'est pas anguleux et dont la surface est recouverte de granules d'une longueur de 3,8 µm en moyenne (Pl. XXI : 2). La base semble plus altérée que la couronne qui montre de grandes fractures dans le sens antéro-postérieur. Cette différence de réponse est due à la différence de résistance des tissus.

Acanthodii gen. et sp. indet. 6
(Pl. XXI : 6 et 7)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 189-7 (photos 2085, x150 et 2084, x700).

Provenance : ARD 189, Trou de Versaille ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien ; zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Cette écaille est environ trois fois plus large que haute, ce qui lui confère un aspect aplati. La couronne de contour quadrangulaire est longue (Pl. XXI : 6) et surplombe la base postérieurement. Sa surface est lisse et son extrémité postérieure semble rebroussée vers le haut ce qui provoque une légère concavité. Le coin antérieur de la couronne forme un angle proche de 90° et alors que les bords antérieurs sont rectilignes, les limites postérieures esquissent la forme d'une ogive. La constriction qui correspond au col est légère au vu de l'inclinaison des bords supérieurs de la couronne. La dépression sous-jacente visible est sans doute due à de l'usure. Des tubercules de taille 1,7 µm en moyenne dont la signification est incertaine, ponctuent la surface de la couronne (Pl. XXI : 7). La base n'est pas très renflée mais dépasse de la couronne antérieurement (Pl. XXI : 6). Une lame histologique a été réalisée mais l'importante épigenèse destructrice subie par le matériel du Famennien de Rance ne facilite pas les observations.

Acanthodii gen. et sp. indet. 7
(Pl. XXI : 8)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 189-8 (photo 2087, x100).

Provenance : ARD 189, Trou de Versaille ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien ; zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : De profil sigmoïde, la couronne montre une forte concavité centrale dans laquelle se logent trois ou quatre pustules longs de 40 µm en moyenne. Ces derniers ont valeur d'ornementation à la différence des tubercules décrits ci-dessus (Pl. XXI : 6), qui sont plus petits (quelques micromètres). Les bords antérieurs de la couronne forment un coin tandis que la partie postérieure est en forme d'ogive. La base est à l'aplomb de la couronne antérieurement alors que postérieurement la couronne la surplombe. La limite entre la base et la couronne est cintrée et le contour quadrangulaire de la base du col est plus étendu que la base osseuse sous-jacente.

Acanthodii gen. et sp. indet. 8
(Pl. XXI : 9 et 10)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 180-14 (photos 2189, x100 et 2191, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : De contour sub-quadrangulaire, la couronne montre une dissymétrie antéro-postérieure. En effet, les deux bords antérieurs forment un arrondi alors que les deux bords postérieurs constituent un angle aigu. La surface de la couronne est plane mise à part une légère concavité dans la diagonale. Le col correspond à un étranglement entre la couronne et la base renflée qui dépasse latéralement en s'effilant. Un écaillage de la surface altère la partie postérieure de l'écaille.

Acanthodii ? gen. et sp. indet.
(Pl. XXII : 1-3)

Matériel : un maxillaire, MNHN, ARD 189-9 (photo 9, x47,4) et deux os dentigères, MNHN, ARD 189-10 (photo 2, x80,6) et ARD 189-11 (photo 3, x121,5).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : L'os ARD 189-9 (Pl. XXII : 1) est relativement symétrique, il est constitué de deux bords inclinés fusionnés en leur sommet et qui forment une gouttière ogivale sous jacente. Deux rangées de dents tronquées sont soudées à la partie sommitale. Les deux autres os (Pl. XXII : 2 et 3) sont plus usés et présentent plusieurs rangées de dents plus effilées que sur le premier (Pl. XXII : 1). J'ai choisi d'inclure ces os préférentiellement au sein des Acanthodiens car il semble que les os des Actinoptérygiens soient dissymétriques et présentent de nombreux foramens (voir ci-dessous).

Classe OSTEICHTHYES HUXLEY, 1880
Sous-Classe ACTINOPTERYGII COPE, 1871
Ordre PALAEONISCIFORMES
Famille STEGOTRACHELIDAE GARDINER, 1963
Genre *Moythomasia* Gross, 1950

Espèce-type : *M. perforata* Gross 1950, Dévonien supérieur (Frasnien), Allemagne et Ouest de l'Australie.

Moythomasia sp. 1
(Fig. 40, Pl. XXIII : 1, 2 et 4, Pl. XLI : 9, 10 et Pl. XLII : 1-6)

Matériel : trois écailles, CVUL-90 (photo 5, x36,9), CVUL-91 (photo 9, x76,8), CVUL-93 (photo 1, x71,2) et trois lames, BLN 3e, CrO5c et CrO5b.

Provenance : CVUL-90 , BLN 5, CVUL-91 et 93 , BLN 4, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure). Lame BLN 3e, BLN 3, entrée de la carrière du Griset, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure). Lame CrO5 b-c, Sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : De contour losangique, ces trois écailles ont une couverture de ganoïne lisse. L'écaille CVUL-90 serait une écaille du côté droit du corps, située au-dessus des nageoires et sous la ligne latérale (Jessen, 1968, fig. 4, p. 99) bien qu'ici (Pl. XXIII : 1), elle soit plus longue. Elle ne présente que trois crénulations inclinées vers le bas sur sa marge postérieure tandis que sa marge antérieure montre une partie osseuse large concordant avec la zone recouverte par l'écaille qui lui est antérieure. Un tenon court et évasé à la base permet l'imbrication avec l'écaille supérieure. Trois alignements de foramens étirés, parallèles à l'axe diagonal de l'écaille, ornent la surface de la ganoïne. L'écaille est courbée avec la partie concave vers le haut. Deux écailles de la partie caudale de la queue (Pl. XXIII : 2 et 4) sont en forme de losanges symétriques (Jessen, 1968, fig. 4, p. 99) dont la diagonale antéro-postérieure est au moins trois fois plus longue que l'autre. La zone osseuse la plus large qui apparaît biseautée (en bas) correspond à la partie antéro-dorsale recouverte ; il s'agit donc d'écailles du côté droit. La zone antéro-ventrale est plus développée sur l'écaille CVUL-93 (Pl. XXIII : 4, en haut à gauche) que sur l'autre (Pl. XXIII : 2), de même pour la zone postéro-dorsale qui lui est opposée. La couverture de ganoïne montre dans sa partie antérieure des bords ridulés dans le sens de la diagonale sur laquelle se loge un foramen elliptique central. Ce dernier montre un bord antérieur haut et un bord postérieur "en pente douce". De plus, la ganoïne semble plus bombée à l'avant (à gauche) et plus concave à l'arrière (Pl. XXIII : 4). Ce dispositif est en concordance avec le sens du flux de l'eau sur l'écaille.

Les contours de ces écailles sont comparés à ceux des écailles dessinées par Jessen (1968, fig. 4, p. 99) afin de cerner leurs positions. Jessen décrit *Moythomasia nitida* et *M.* cf. *striata* du Dévonien du Oberen Plattenkalk du synclinal de Bergisch-Gladbach - Paffrath (Massif Schisteux Rhénan) sur une pléthore de caractères autres que ceux des écailles. C'est pour cela que je me suis limitée au genre quant à la détermination des écailles du Boulonnais. Je les ai comparées aussi à celles de *Moythomasia durgaringa*

de la Formation de Gogo correspondant à un milieu interrécifal, d'âge frasnien (Gardiner, 1984). Il est possible d'y voir une grande variabilité dans l'ornementation des écailles ; ainsi à côté des écailles à rides de ganoïne agencées de manière complexe, on trouve des écailles lisses (Gardiner, 1984, pl. 3 : e, p. 393) à la base de la nageoire anale. En étudiant le matériel du Museum of Natural History de Londres, j'ai trouvé une écaille ressemblant à celle qui est figurée ici (Pl. XXIII : 1) dans le bas du ventre près de la queue. A mon avis, les écailles lisses de certaines portions du corps ne sont pas très représentatives quant aux critères spécifiques.

Histologie : Les lames présentées montrent des écailles dont la surface est lisse et concave au centre. La base épaissie d'un côté (à gauche, Pl. XLI : 9 et 10 ; Pl. XLII : 1-3, Fig. 40) s'amincit très légèrement au centre (Pl. XLI : 9 et 10 ; Pl. XLII : 4-6) ou à droite (Pl. XLII : 1-3) avant de s'épaissir à nouveau. Elle est environ plus de deux fois plus épaisse que la couche de ganoïne. La croissance de cette dernière se réalise par apposition en "pelure d'oignon" de manière centrifuge surtout à la périphérie, comme chez *Moythomasia* (Jessen, 1968 *fide* Gardiner, 1984). Cette croissance est dissymétrique puisque le nombre d'odontodes diffère d'un côté à un autre (ou la coupe n'est pas perpendiculaire à l'écaille). En termes d'âge individuel, il serait intéressant de connaître la tranche de temps concernée par chaque croissance d'un odontode bien que le nombre de paramètres en jeu rende cela impossible. En effet, des études sur l'actuel ont montré que le climat, la position sur le corps ainsi que des modalités de croissance individuelle interviennent sur les taux de croissance des écailles (Ombredane & Baglinière, 1992). Les zones de croissance de la base continues avec celles de la couronne, sont parallèles aux bords (Fig. 40a). Des espaces cellulaires correspondant à l'emplacement des ostéocytes (formes étoilées) sont parsemés dans la base constituée d'os cellulaire. Aux extrémités, les fibres de Sharpey traversent obliquement et convergent vers le centre de l'écaille (Figs. 40a, b, Pl. XLII : 1, 4). La limite entre la base et la couronne est marquée par un étranglement. Les tubules de dentine, sous la ganoïne, apparaissent plus ramifiés sur la lame CrO5c (Fig. 40a). Les odontodes primaires, plus anciens puisque les autres les chevauchent, sont au centre. Il s'agit d'odontocomplexes (Ørvig, 1977) aréolaires (Ørvig, 1978a, p. 49). Des lignes de résorption indiquent qu'il y a eu remise en circulation de la dentine (à droite, Fig. 40b). La lumière polarisée-analysée avec ou non une lame teinte sensible, permet de voir la couverture de ganoïne ayant ses cristallites orientés obliquement par rapport à la surface en fonction de leur couleur (Pl. XLI : 10 ; Pl. XLII : 2, 3, 5, 6). Il est aussi possible de voir les fibres de Sharpey et la structure lamellaire ou en contre-plaqué de la base osseuse (Pl. XLII : 6) bien qu'ici cette écaille soit peu épaisse (Meunier, comm. orale). L'histologie de l'écaille de la lame BLN 3e (Pl. XLI : 9, 10) ressemble à celle de

Moythomasia durgaringa (Smith, comm. orale) mais il semble que ce type d'histologie soit banal chez les premiers Actinoptérygiens.

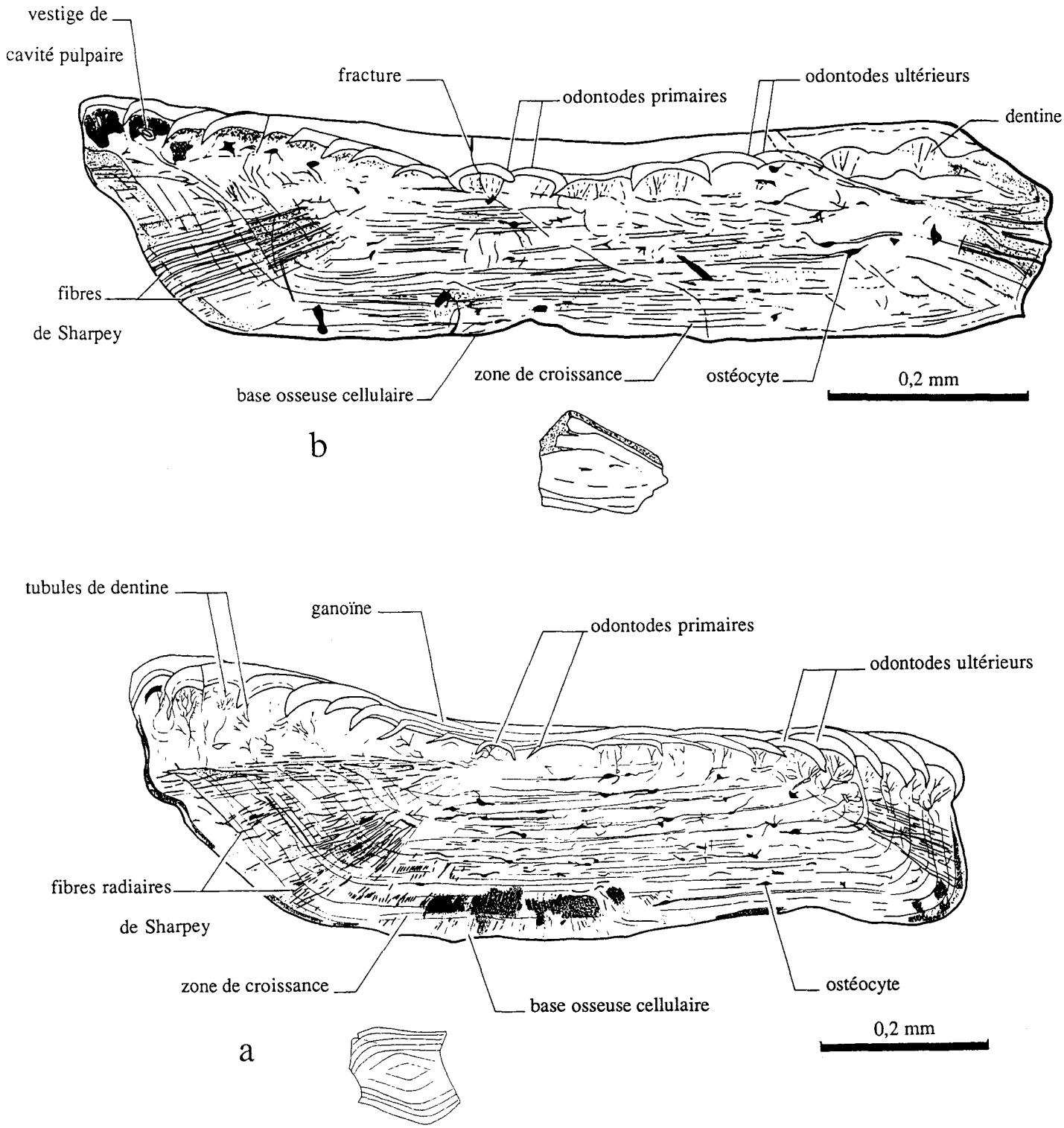


Fig. 40 - Histologie de deux écailles de *Moythomasia* sp. 1 rappelant celles figurées Pl. XXIII : 1, 2, 4. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO5c, Pl. XLII : 1-3 ; b : lame CrO5b, Pl. XLII : 4-6.
Histology of two scales of Moythomasia *sp. 1 corresponding to scales figured Pl. XXIII : 1, 2, 4. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate CrO5c, Pl. XLII : 1-3 ; b : plate CrO5b, Pl. XLII : 4-6.*

Moythomasia sp. 2
(Fig. 41, Pl. XLI : 1-6)

Matériel : lames BLN 3a et BLN3d.

Provenance : BLN 3, entrée SW de la carrière du Griset, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Histologie : Dissymétriques par la présence d'un côté biseauté et d'un bord vertical, ces deux écailles montrent un contour supérieur ondulé par les rides de ganoïne en relief. La partie osseuse (à gauche, Pl. XLI : 1-3 et à droite Pl. XLI : 4-6) représente la partie antérieure de l'écaille qui du vivant de l'animal est recouverte par l'écaille précédente. La couronne de l'écaille (Pl. XLI : 1-3) présente d'un côté (à droite sur la photo) au minimum trois générations d'odontodes esquissant des hexagones. Des lignes de résorption laissent envisager une remise en circulation du matériel, mais le dispositif n'est pas aussi spectaculaire que chez *Scanilepis dubia* ("columnar odontocomplexes", Ørvig, 1978a, fig. 23). La base, concave en son centre et renflée du côté droit, subit un étranglement au passage de la couronne. Des ostéocytes répartis sporadiquement indiquent que l'os est cellulaire (Fig. 41). Ce dernier, entre nicols croisés, a l'aspect d'un contre-plaqué, pratiquement orthogonal (Meunier, comm. orale). Dans l'état actuel des connaissances, l'isopédine des Actinoptérygiens est considérée comme un simple contre-plaqué orthogonal par opposition au double contre-plaqué torsadé des Sarcoptérygiens (Meunier et François, 1980). C'est une écaille relativement "primitive" par son mode de croissance et l'épaisseur de sa base. A la limite couronne-base de l'écaille (Pl. XLI : 4-6), des tubules de dentine émanent des canaux vasculaires, un peu à la manière de *Plegmolepis* sp. (Ørvig, 1978b, fig. 18). La dernière couche de ganoïne recouvre les précédentes qui sont atteintes par la résorption. L'os cellulaire de la base est très laminé et les fibres de Sharpey semblent concentrées dans la partie centrale tumescente.

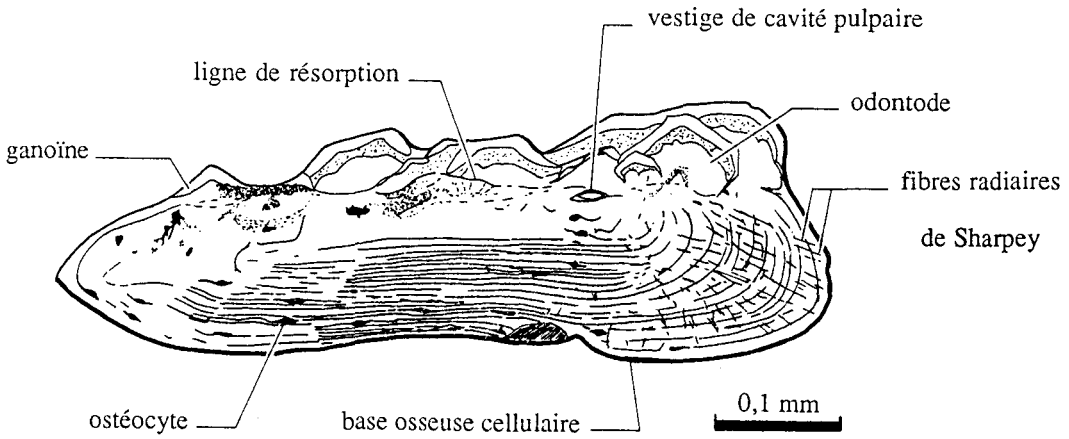


Fig. 41 - Histologie d'une écaille de *Moythomasia* sp. 2 correspondant à celle figurée Pl. XLI : 1-3. Lame BLN 3a.
Histology of a scale of Moythomasia *sp. 2 corresponding to the scale figured Pl. XLI : 1-3. Plate BLN 3a.*

Genre *Mimia* Gardiner & Bartram, 1977

Espèce-type : *M. toombsi* Gardiner & Bartram 1977, Dévonien supérieur (Frasnien), Formation de Gogo, Ouest de l'Australie.

Mimia ? sp.
(Pl. XXVIII : 1-10)

Matériel : six os, MNHN, ARD 189-17 (photo 3, x53,2), ARD 189-18 (photo 8, 54), ARD 189-19 (photos 109, x45 et 110, x45), ARD 189-20 (photos 101, x30 et 102, x30), ARD 189-21 (photos 107, x30 et 108, x30) et ARD 189-22 (photos 112, x30 et 111, x30).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Les os 189-17 et 19 peuvent être assimilés à des dentaires droit (Pl. XXVIII : 1) et gauche (Pl. XXVIII : 3 et 4). Environ quatre rangées de dents inclinées vers le côté lingual (vers le haut des photos) sont visibles (Pl. XXVIII : 1 et 3). Les dents, plus effilées sur l'un des os (Pl. XXVIII : 1), ne montrent pas nettement de capuchon d'acrodine ; elles sont organisées en rangées obliques (Pl. XXVIII : 3) par rapport au bord interne de l'os (en haut de la photo) et relativement espacées. Des rides de ganoïne rectilignes (Pl. XXVIII : 3) limitent l'extension vers le bas des dents qui sont deux fois plus petites que les plus linguales en haut. En face interne (Pl. XXVIII : 4), le dentaire a une forme subtriangulaire avec en son centre une saillie qui descend obliquement vers le bas à partir du bord postérieur, puis s'incurve vers le haut pour rejoindre le bord antérieur. Le dentaire 189-19 (Pl. XXVIII : 3 et 4) évoque celui de *Mimia toombsi* du Frasnien d'Australie, publié par Gardiner (1984, pl. 2 : a) mais ici les dents sont plus espacées et chez *Mimia toombsi* le passage aux rides de ganoïne est plus progressif.

Deux os (Pl. XXVIII : 2, 5 et 6) semblent être des maxillaires avec des cuspides linguales, dont certaines sont cassées, deux fois et demi plus hautes que les cuspides externes ; elles sont toutes concaves lingualement. Le passage d'une rangée à l'autre se fait sans transition, c'est-à-dire sans cuspide de taille intermédiaire. Ce sont des os ayant un bord externe rectiligne et un replat lingual plus ou moins développé. L'un d'eux (Pl. XXVIII : 2) a une forme subtriangulaire dissymétrique en vue occlusale. L'autre (Pl. XXVIII : 5) montre une gouttière linguale et évoque le maxillaire de *Mimia toombsi* (Gardiner, 1984, pl. 4 : c, p. 401). Cependant, il y a plus de rangées de cuspides sur *Mimia toombsi* que sur les maxillaires publiés ici (Pl. XXVIII : 2, 5 et 6) où il n'y en a que deux avec des cuspides espacées irrégulièrement.

Deux os dermiques pairs (Pl. XXVIII : 7-10) ont aussi été retrouvés. L'un deux (Pl. XXVIII : 7 et 8), fusiforme, expose sur sa face externe le passage d'un canal oblique par rapport aux bords et aux rides de ganoïne, et dont les pourtours ondulent dans des sens opposés, ce qui leur confère un aspect festonné. Dans la partie inférieure (sur la photo), les rides de ganoïne suivent les bords et sont interrompues au centre. La face interne de l'os montre une dépression de part et d'autre d'une crête médiane qui part des coins antérieur et postérieur, et s'incurve vers le bas, au centre. Il pourrait s'agir d'un os de la joue. Le deuxième os (Pl. XXVIII : 9 et 10) a une extrémité droite lancéolée (Pl. XXVIII : 9) et une autre en forme de queue de poisson hypocerque (à droite, Pl. XXVIII : 10). La face externe est ornée d'une rangée anarchique de tubercules sous laquelle on trouve deux ou trois énormes foramens appartenant à la ligne latérale. C'est une lame osseuse épaisse qui, en vue interne, montre un foramen à l'avant (à gauche, Pl. XXVIII : 10) et un autre à l'arrière dont les contours forment nettement une saillie sur le bord postérieur oblique (à droite, Pl. XXVIII : 10). Il pourrait s'agir d'un os nasal gauche comme celui qui est figuré par Janvier *et al.* (1984, fig. 8b, p. 161) en provenance de la Formation Köprülü datée du Tournaisien (Turquie Est). Le cintrage de l'os correspondrait aux encoches délimitant les narines antérieure (en haut, Pl. XXVIII : 9) et postérieure (en bas, Pl. XXVIII : 9), caractère qui les exclut du genre *Canobius* (Janvier *et al.* , 1984, p. 156). Mon matériel ne présente pas de canal sur la face interne comme celui qui est publié par Janvier *et al.* (1984). Par contre, ce dispositif semble exister chez *Mimia toombsi* (Gardiner, 1984, fig. 101, p. 342).

Famille GONATODIDAE GARDINER, 1967
Genre *Gonatodus* Traquair, 1907

Espèce-type : *Amblypterus punctatus* Agassiz, 1835, Carbonifère inférieur, Grande-Bretagne.

***Gonatodus macrolepis* Traquair, 1907**
(Pl. XXII : 4)

Matériel : os dentaire de la mandibule, MNHN, ARD 182-12 (photo 2139, x70).

Provenance : ARD 182, F14, 18 à 22 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ce morceau d'os montre deux dents, les autres étant cassées. La forme de ces dents est particulière avec un rétrécissement à mi-hauteur et une extrémité bulbeuse. Ce dispositif rappelle exactement celui qui est décrit par Traquair (1907, pl. XX : 12 et 13, p. 97-98) chez *Gonatodus macrolepis* en provenance de

Gilmerton Ironstone, Venturefair Pit, Gilmerton, près d'Edinburgh (Ecosse) et datant du Carbonifère inférieur. La partie osseuse convexe présente un grand nombre de foramens elliptiques.

Famille ELONICHTHYIDAE ALDINGER, 1937
Genre *Elonichthys* Giebel, 1848

Espèce-type : L'espèce-type n'est pas désignée.

***Elonichthys* sp. cf. *E. denticulatus* Traquair, 1906**
(Pl. XXV : 5-8)

Matériel : quatre écailles, MNHN, ARD 189-13 (photo 2082, x30), ARD 189-14 (photo 2079, x70), ARD 189-15 (photo 2080, x45) et ARD 189-16 (photo 2078, x45).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : L'écaille ARD 189-13 (Pl. XXV : 5) est typiquement une écaille médiane ventrale de la zone de passage vers la queue (Jessen, 1968, fig. 4 : G, p. 99) avec une forme triangulaire symétrique. La partie pointue (à gauche sur la photo) correspond à l'arrière de l'écaille. A l'opposé, la zone échancrée concorde avec la partie antérieure qui est recouverte par les écailles précédentes. Des extensions latérales près de cette zone constituent des différences avec l'écaille représentée par Jessen ; de même la pointe présente des replats latéraux. Il est possible de deviner quelques petits foramens mais l'ensemble de l'écaille est usé. La position de l'écaille est sujet à caution puisque Traquair (1877, p. 47) parle chez *Elonichthys* d'écailles en V de la marge supérieure de la queue mais ne les figure pas, j'ai donc conservé l'approche de Jessen (1968) même si cela concernait *Moythomasia nitida.*

Chez *Elonichthys*, les écailles du flanc sont plus hautes que longues (Pl. XXV : 6) ; elles deviennent plus petites et plus étroites vers le centre et la queue (Traquair, 1877, p. 47). Comme chez *Elonichthys denticulatus* (Traquair, 1907, p. 88 et pl. XX : 1), l'écaille ARD 189-14 (Pl. XXV : 6) est recouverte par de fines stries qui restent parallèles aux bords ventral et dorsal tandis que certaines d'entre elles (deux ou trois) tournent et suivent le bord antérieur. Six à sept denticulations très fines frangent le bord postérieur de manière assez irrégulière sans doute à cause d'une déformation subie par la partie dorsale de l'écaille (en haut). Les écailles d'*Elonichthys* ont une partie antérieure très étroite voire réduite à une marge (Traquair, 1877, p. 47) ce qui est aussi le cas des écailles publiées ici (Pl. XXV : 6-8). Quant à l'ornementationn, elle peut consister en stries et/ou grosses perforations et les écailles les plus postérieures deviennent lisses chez

Elonichthys (Traquair, 1877, p. 47). Ceci n'a pas l'air d'être le cas d'*E. denticulatus* puisque les écailles ventrales ou caudales perdent des crénulations postérieures mais conservent leur ornementation (Traquair, 1907, pl. XX : 2, p. 88). L'écaille ventrale ARD 189-16 (Pl. XXV : 8) montre des rides surtout marginales et des foramens centraux, mais moins de crénulations (trois) que celle qui a été figurée par Traquair (pl. XX : 2). Quant à l'écaille ARD 189-15 (Pl. XXV : 7) plus ventrale car avec encore moins de crénulations (deux) et plus proche de la queue, elle est essentiellement ornée de perforations accompagnées de ridules confinées sur les marges dorsale et antérieure. Il ne semble pas exister de tenon chez les spécimens publiés ici et Traquair n'en représente pas non plus chez les siens.

Elonichthys est le genre dominant d'Actinoptérygiens du Carbonifère ; il est bien représenté en Grande-Bretagne et dans d'autres pays (Traquair, 1877, p. 49). Traquair (1877-1914) a décrit l'espèce *Elonichthys denticulatus* dans le Carbonifère inférieur à la base des séries Pendleside, près de Holywell (Flintshire). Ce niveau correspond aux couches marines entre le Dinantien et le Westphalien. Dans le Nord de la France il trouve son équivalent dans l'Assise de Chokier (Pruvost, 1919, p. 407). Les écailles que publie Pruvost (1919, pl. XXVIII : 1-6) sous le nom de *Elonichthys denticulatus* s'écartent, à mon avis, du matériel d'origine de Traquair (1877-1914, p. 406). En effet, celles qu'il appelle "écailles du flanc de la région postérieure" (Traquair, 1877-1914, pl. XXVIII : 2) et "écailles de la région ventrale" (Traquair, 1877-1914, pl. XXVIII : 1) ont trop de crénulations par rapport à *Elonichthys denticulatus*. De plus, pour Traquair, le genre *Elonichthys* a des écailles du flanc légèrement plus hautes que longues, ce qui ne semble pas être le cas des écailles publiées par Pruvost (1919). Un autre caractère permet d'écarter ces dernières de *Elonichthys denticulatus* : il s'agit des rides qui remontent parallèlement au bord antérieur sur les figurations de Traquair (1877-1914, pl. XX : 1 et 2).

Pour ma part, je ne suis pas sûre de l'attribution de mon matériel qui provient de la base du Famennien, ce qui est très ancien par rapport aux *Elonichthys* publiés auparavant.

Famille CANOBIIDAE ALDINGER, 1937
Genre *Canobius* Traquair, 1911

Espèce-type : *C. ramsayi* Traquair 1911, Carbonifère inférieur, Grande-Bretagne.

Canobius ? sp.
(Pl. XXXI : 1-8)

Matériel : sept os tuberculés, MNHN, ARD 189-32 (photo 3, x39,4), ARD 189-33 (photo 6, x39,4), ARD 189-34 (photo 1, x39,4), ARD 189-35 (photo 34, x53,2), ARD

189-36 (photos 1, x43,2 et 28, x54,2), ARD 189-37 (photo 29, x53,4) et ARD 189-38 (photo 30, x53,2).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Ces os sont couverts de tubercules lisses qui sont des protubérances moins hautes que larges. Celles-ci sont disposées sur une base osseuse fine, leur surface externe est plane et leur contour elliptique ou contourné.

L'os ARD 189-32 (Pl. XXXI : 1) montre un contour hexagonal dont le bord situé à droite (sur la photo) est festonné par deux encoches. Les tubercules de sa surface s'échelonnent de 100 à 250 µm. Parfois abrasés, ils sont la plupart du temps jointifs et bien que certains s'organisent en rangées (de bas en haut de la photo) avec leur longueur dans l'allongement de l'os, il semble y avoir plusieurs générations de tubercules avec les plus petits au centre ; d'autres sont obliques (en bas). Il pourrait s'agir d'un os impair du toit crânien.

Les tubercules qui couvrent l'os ARD 189-33 (Pl. XXXI : 2) en forme de croissant, sont disposés avec leur allongement dans des orientations très diverses. Ils sont jointifs voire superposés et leur taille varie de 150 à 200 µm. Il pourrait s'agir d'un os pair tel qu'un jugal gauche dont on verrait l'articulation avec le dermosphénotique dans le haut (zone concave), comme chez *Moythomasia durgaringa* Gardiner (1984, fig. 103, p. 344).

Le fragment d'os ARD 189-34 (Pl. XXXI : 3) montre lui aussi des tubercules lisses elliptiques. Sa particularité réside dans une encoche rectangulaire qui est bordée par un tubercule plus long, de 400 µm alors que les autres vont de 150 à 250 µm. Ceci résulte peut-être de la coalescence de deux protubérances.

La forme allongée de l'os ARD 189-35 (Pl. XXXI : 4) présente des irrégularités avec une petite pointe (à gauche sur la photo) et des ondulations sur les bords (en haut). Les tubercules sont de taille équivalente à celle des tubercules des os précédents mais plus espacés.

Les deux os ARD 189-36 et 37(Pl. XXXI : 5-7) ne sont pas plats et montrent une importante concavité. Deux encoches affectent le pourtour du premier os (Pl. XXXI : 5 et 6) sur lequel les tubercules sont grands (150 à 400µm), jointifs, quelquefois contournés et parfois se chevauchent. Le deuxième os (Pl. XXXI : 7) a des tubercules longs de 145 à 235 µm. Une grande partie de sa surface est érodée et les tubercule allongés transversalement ont laissé place à des crêtes parallèles très fines. Ce sont des os impairs peut-être en provenance du museau tels que des rostraux (comme chez *Mimia toombsi* Gardiner, 1984, fig. 102, p. 343). Ils évoquent aussi le post-rostral de *Canobius* sp. comparé à celui de *C. ramsayi* Traquair (Moy-Thomas, 1938, fig. 2) où les deux

sillons à la partie antérieure du canal sensoriel infraorbitaire constituent un caractère dérivé et unique dans ce taxon (Janvier *et al.* , 1984, pl. 1 : 14 et fig. 8c, p. 157).

Une des parties de l'os ARD 189-38 (Pl. XXXI : 8) a un contour polygonal (en haut sur la photo) alors que l'autre est plus contournée (en bas). En effet, elle présente deux encoches à ouverture étroite, de part et d'autre d'une proéminence sur laquelle les tubercules sont alignés. Sur le reste de l'os, les tubercules (145 à 180 µm) semblent suivre les bords. Il pourrait s'agir d'un os médian.

Tous ces os plats ou non montrent de grandes fractures indépendantes des structures. L'os long ARD 189-12 (Pl. XXII : 11) a une ornementation comparable à celle des os figurés (Pl. XXXI : 1-8) mais ses tubercules sont plus longs.

Canobius est fréquent dans le Carbonifère inférieur de Glencartholm (Grande-Bretagne). Celui que publient Janvier *et al.* (1984) provient de la Formation Yiginli datée du Dévonien supérieur/Carbonifère inférieur (Turquie du Sud-Est). Les spécimens figurés ici seraient donc les plus anciens *Canobius* connus, s'il s'agit bien de ce genre.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 1
(Pl. XXII : 5)

Matériel : un os dentigère, MNHN, ARD 183-10 (photo 2152, x100).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Cet os présente quatre ou cinq rangées de dents disposées en quinconce et toutes inclinées dans le même sens, c'est-à-dire vers la partie supérieure (sur la photo). L'une des dents en bas à droite semble posséder un capuchon de tissu plus résistant (acrodine ?) et des rides sur sa surface. Les dents sont généralement trapues, relativement larges et souvent émoussées. Deux d'entre elles, les plus hautes, montrent des extrémités aplaties labio-lingualement. Une organisation spatiale quant aux tailles relatives des dents s'esquisse : ainsi les plus petites sont situées en bas au centre et les tailles croissent marginalement et en hauteur. De plus, elles sont disposées suivant des rangées obliques par rapport aux bords de la base osseuse légèrement concave.

Une grande fracture parcourt dans le sens de la longueur cet os incomplet comme l'atteste le bord irrégulier (en bas sur la photo) et l'os apparaît généralement piqueté.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 2
(Pl. XXII : 7)

Matériel : maxillaire ?, IRSNB (photo 140, x150).

Provenance : Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien supérieur, Ivorien, "Tn3c", base Dolomie, zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Environ trois rangées de cuspides coniques s'organisent dans le sens de la longueur de cet os. Leur apex est constitué d'un capuchon d'acrodine plus lisse et plus résistant car hyperminéralisé par rapport à la base altérée des cuspides. Ces dernières dont l'une est nettement plus grande que les autres (à droite sur la photo) ont des tailles diverses et sont disposées sans organisation apparente. La marge (au premier plan sur la photo) montre deux ou trois tubercules très larges au dessus desquels semblent disposés quelques foramens.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 3
(Pl. XXII : 8)

Matériel : un dentaire, IRSNB (photo 142, x100).

Provenance : Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien supérieur, Ivorien, "Tn3c", base Dolomie, zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* (partie supérieure) à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Cet os, en vue externe, porte à l'une de ses extrémités (à gauche sur la photo) des dents qui paraissent s'organiser en rangées obliques par rapport à l'allongement de l'os. Les dents les plus internes, bien qu'émoussées, ont encore leur capuchon d'acrodine correspondant à la partie lisse, à l'apex. La face externe de l'os, outre des alvéoles de dents cassées, exhibe des rides ondulées et contournées entre lesquelles des foramens s'alignent. Deux fractures obliques affectent une partie de l'os.

Cet ichthyolithe évoque le dentaire de *Mimia toombsi* du Dévonien supérieur de l'Ouest de l'Australie publié par Gardiner (1984, pl. 5 : a, p. 405). Les différences résident dans l'aspect plus cylindrique des dents et l'absence d'odontodes courts du dentaire présenté ici (Pl. XXII : 8).

Actinopterygii gen. et sp. indet.4
(Pl. XXII : 11)

Matériel : un os, MNHN, ARD 189-12 (photo 13, x37,3).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Ce fragment d'os est constitué d'une lamelle inférieure sub-verticale, convexe vers l'avant (sur la photo) et d'une partie horizontale tuberculée et

ponctuée de foramens ovoïdes. Ces derniers sont contournés par des tubercules étirés sigmoïdaux disposés en travers de la rangée. D'autres tubercules plus courts frangent les bords dans le sens de la longueur. Cet os a été comparé à Canobius ? sp. (p. 121, Pl. XXXI).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 5
(Pl. XXIII : 3, 5, 6 et 8)

Matériel : quatre écailles, CVUL-92 (photo 1, x76,6), CVUL-94 (photo 6, x59,2), CVUL-95 (photo 47, x70,4) et CVUL-44 (photo 3, x59,2).

Provenance : CVUL-92 et 94, BLN 4, CVUL-95, BLN 3 et CVUL-44, BLN 5. BLN 4 et BLN 5, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure). BLN 3, entrée SW de la carrière du Griset, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : Ces quatre écailles rhombiques dissymétriques ont approximativement le même rapport longueur sur largeur (environ 1,5). Il s'agit peut-être d'écailles situées au-dessus de la ligne latérale. Deux d'entre elles proviennent du côté droit et les deux autres du côté gauche de l'animal avec la partie osseuse large située à l'avant. Gardiner (1984) fait remarquer que le nombre de crans à l'arrière des écailles de *Moythomasia durgaringa* varie, suivant leur position, de 14 antérieurement à moins de 4 à l'opposé. Les écailles présentées ici ne possèdant que deux (Pl. XXIII : 3, 5 et 6) ou trois (Pl. XXIII : 8) crans devaient avoir une position très postérieure. L'ornementation de la ganoïne étant tout à fait particulière, je pense qu'il s'agit au moins d'un genre nouveau. En effet, il semble y avoir deux centres de croissance disposés l'un au-dessus de l'autre. L'écaille CVUL 92 (Pl. XXIII : 3) montre dans sa partie antérieure (à droite sur la photo) des rides concentriques de ganoïne disposées en ogive dorsalement et en forme d'arc rampant ventralement, au centre desquelless se logent de petits foramens. Les rides s'étirent dans le sens de la longueur et s'arrêtent à la moitié de l'écaille ; elles sont relayées par deux foramens étirés antéro-postérieurement et placés au centre des deux zones, dans le prolongement des deux crans.

L'écaille CVUL 94 (Pl. XXIII : 5) est caractérisée par le même type de dispositif. De plus, entre les rides ayant trois orientations différentes c'est-à-dire parallèles aux côtés dorsal, antérieur et ventral, il existe des rides parallèles à l'allongement de l'écaille concordant sans doute avec le sens de croissance principal. Des foramens se disposent le long des rides ventrales des deux zones ; on en trouve aussi contre les rides parallèles au

bord antérieur de l'écaille. La division en deux zones ne se fait qu'au centre pour l'écaille CVUL 44 (Pl. XXIII : 8). Parallèlement au côté dorsal, une ride principale parcourt l'écaille. On compte quatre rides parallèles au bord antérieur entre lesquelles il existe, comme sur CVUL 94, des rides dans le sens d'allongement de l'écaille. Ces quatre rides subissent une virgation à l'approche du bord ventral au niveau duquel elles s'atténuent. Dans le coin antéroventral se surajoutent deux ébauches de rides, indiquant que la croissance de l'écaille se fait aussi dans la diagonale postérodorsale-antéroventrale. Enfin deux, voire trois triangles très allongés dont les sommets sont dirigés postérieurement en direction des trois crans, occupent la partie centrale de l'écaille. Les rides sont souvent soulignées par une multitude de petits foramens qui affleurent au niveau de l'os.

L'écaille CVUL 95 (Pl. XXIII : 6) de forme losangique plus symétrique que les précédentes, montre aussi deux zones différentes correspondant aux deux crans postérieurs dont le plus ventral est le plus long. La plus dorsale ne semble constituée que d'une ride de ganoïne qui débouche sur un énorme pore sur le bord antérieur. La disposition des rides de ganoïne de la partie ventrale est tout à fait analogue à celle des écailles précédentes (Pl. XXIII : 3, 5 et 8). Par contre, les stries dans lesquelles on trouve des foramens, montrent des parties osseuses plus larges et de fines ridules frangent les bords antérieur et dorsal.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 6
(Pl. XXIII : 7, 9 et 10)

Matériel : trois écailles, CVUL-96 (photo 6, x51,4), CVUL-98 (photo 4, x76,4) et CVUL-99 (photo 38, x101).

Provenance : CVUL-96, BLN 5 ; CVUL-98 et 99,BLN 4 ; chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : Deux des trois écailles sont cassées ce qui réduit leur description (Pl. XXIII : 9, 10). L'écaille CVUL 96 (Pl. XXIII : 7) montre un contour losangique et l'ébauche en position dorsale d'un tenon qui a été cassé. Elle provient du côté droit tandis que les deux autres proviennent du côté gauche de l'animal. L'abondance des rides de ganoïne séparées par de l'os et auxquelles correspondent des crénulations du bord postérieur (Pl. XXIII : 7), exclut ces écailles de la région caudale. A l'approche du bord antérieur, les rides de ganoïne entre lesquelles viennent s'intercaler des ridules surtout à l'avant (Pl. XXIII : 7), sont rebroussées vers la partie dorsale. Les foramens logés dans les stries osseuses et sur le bord ventral des rides, semblent régulièrement espacés. La marge dorsale des rides est généralement lisse alors qu'inversement des

barbules s'anastomosent sur la marge ventrale (Pl. XXIII : 9, 10). Il ne semble s'esquisser que trois crénulations sur le bord postérieur de l'écaille CVUL 99 (Pl. XXIII : 10).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 7
(Pl. XXIV : 1-4, 7 et Pl. XXV : 2)

Matériel : cinq écailles, IRSNB (photo 125, x70), IRSNB (photos 123, x700 ; 122, x70), IRSNB (photo 128, x45), IRSNB (photo 126, x70) et IRSNB (photo 127, x70).

Provenance : 21/4, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Viséen, V1-2, zone de Conodontes à *Mesognathus praebeckmanni-beckmanni* (partie inférieure).

Description et discussion : Les quatre écailles de la planche XXIV (1, 3, 4 et 7) présentent une couverture de ganoïne pas ou peu ornée mais dont les marges dorsales et antérieures sont finement ridulées, ce qui leur donne un aspect crénelé. L'écaille losangique IRSNB (Pl. XXIV : 1) provient du côté droit d'un Actinoptérygien. Son bord postérieur montre deux crénulations dont la plus ventrale est la plus longue. La ganoïne est usée vers la moitié postérieure de l'écaille, laissant apparaître des zones de croissance.

La position de l'écaille IRSNB (Pl. XXIV : 2, 3) semble être sur l'axe sagittal de l'animal. Il s'agirait d'une écaille fulcrale pratiquement symétrique, sans doute dorsale. Les coins dans la diagonale postéro-dorsale - antéro-ventrale ont une forme arrondie alors que l'extrémité postérieure de l'écaille se prolonge en une pointe (à gauche sur la photo, Pl. XXIV : 3). La portion osseuse antérieure (en bas à droite sur la photo) correspondant à la zone recouverte du vivant de l'animal, induit une légère dissymétrie. Un agrandissement de la surface (Pl. XXIV : 2) met en évidence les granules de ganoïne d'environ 130 µm de longueur, mais aussi l'extrémité d'un cristal de quartz (en haut à gauche Pl. XXIV : 2). Des traces d'altération peut-être d'origine algaire sont déterminées par comparaison avec le matériel d'Antia (pl. 15 : k, p. 172), se présentant sous forme de petits trous irréguliers desquels semblent émerger des structures (en bas, Pl. XXIV : 2). A plus faible grossissement (Pl. XXIV : 3), on retrouve le cristal de quartz logé dans une extrémité de l'impact en forme de croissant auquel fait face un autre impact allongé. L'écaille a subi beaucoup d'altération puisqu'il existe aussi deux familles de rayures dont certaines sont plus profondes.

L'écaille IRSNB (Pl. XXIV : 4) montre un bord postérieur indenté par trois crénulations. L'axe diagonal du rhomboèdre que constitue l'écaille, est souligné par des ébauches de rides de ganoïne prolongées vers l'avant par des foramens étirés. Une autre écaille (Pl. XXIV : 7), bien que cassée, montre le même dispositif sur lequel se surimposent des fractures. Quant au contour symétrique de l'écaille IRSNB (Pl. XXV : 2), il évoque celui de l'ichthyolithe IRSNB (Pl. XXIV : 1) exceptée la présence de

crénulations chez ce dernier. L'usure complète de la ganoïne ne permet pas une description plus précise mais elle met en évidence les zones de croissance de l'écaille qui sont au nombre de neuf environ ; ce caractère indiquerait l'âge individuel du poisson correspondant.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 8
(Pl. XXIV : 5)

Matériel : une écaille, IRSNB (photo 2058, x45).

Provenance : Route d'Ocquier C, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis.*

Description et discussion : Placée sur le côté droit de l'animal, cette écaille losangique montre des rides de ganoïne séparées par de l'os et une fine striation le long de la marge dorsale légèrement concave vers le haut. Deux rides antérieures surplombent le reste de l'écaille et forment des 3 en longeant le bord antérieur, en s'incurvant au centre et en suivant la courbure du coin antéro-ventral. Les autres rides s'organisent en triangles dont la pointe se prolonge dans les crénulations du bord postérieur. Le triangle central voit sa base indentée par des stries osseuses parallèles aux bords dorsal et ventral de l'écaille. Les foramens se logent dans les stries osseuses verticales et horizontales, ces dernières tendant à s'élargir postérieurement.

A la différence des écailles publiées Pl. XXIII : 3, 5, 6 et 8, l'ichthyolithe IRSNB (Pl. XXIV : 5) ne montre pas deux zones distinctes mais trois et présente en plus des rides de ganoïne parallèles au bord antérieur.

La surface est usée en haut à gauche et laisse apparaître l'os. D'autre part, il existe des fractures longitudinales et la trace d'un impact masqué par un grain (?) (en haut de la photo). Le tenon dorsal semble avoir été cassé.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 9
(Pl. XXIV : 6)

Matériel : une écaille, CVUL-100 (photo 163, x30).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description et discussion : Cette écaille épaisse, comme l'atteste la cassure (à gauche sur la photo), exhibe un tenon triangulaire bien conservé et légèrement incliné vers l'avant. La marge dorsale de l'écaille qui surplombe cet appendice est fortement ployée

avec sa concavité dirigée vers le haut. D'après ces critères il semble que ce soit une écaille du côté droit.

La surface de la ganoïne est lisse et perforée de rangées convergentes de foramens régulièrement espacés et de plus en plus étirés vers l'avant. L'usure de cette surface a atteint l'os dans la partie antérieure et provoqué des rayures. De plus, cette écaille est très incomplète car cassée ventralement et postérieurement. L'apparence avant métallisation de ce microreste était particulièrement remarquable puisqu'il était rouge. Dans le même échantillon, les microrestes étaient soit rouges, soit blanc opaque ou encore jaunes.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 10
(Pl. XXIV : 8 et 10)

Matériel : deux écailles, MNHN, ARD 191-24 (photo 17, x47,2) et ARD 191-26 (photo 16, x30,6).
Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis* .

Description et discussion : Ces écailles très usées exposent une couverture de ganoïne dont les rides sont étroites. L'une d'elles, dont la longueur représente au moins deux fois la hauteur (Pl. XXIV : 8), voit son ornementation réduite, il s'agit donc d'une écaille en position postérieure sur le corps. Cette écaille rhombique dont le coin antéro-dorsal fait un angle d'environ 40° montre un bord dorsal concave vers le haut tandis que le bord ventral est convexe vers le bas : c'est une écaille du côté droit avec sa marge antérieure osseuse à droite (sur la photo) et sa marge postérieure présentant deux crénulations peu marquées. L'autre écaille (Pl. XXIV : 10) de forme ovoïde, est flanquée d'un énorme tenon dorsal dont l'extrémité est arrondie et inclinée vers l'avant. D'après ce que figure Jessen (1968, fig. 4 : D, p. 99), il s'agit d'une écaille ventrale. Les rides de ganoïne étroites convergent en forme d'ogive parallèlement aux marges dorsale et antérieure de l'écaille. La partie osseuse normalement recouverte en position antérieure, est visible dans le bas de la photo, alors que la partie postérieure recouvrante semble cassée.

La ganoïne montre des zones très altérées qui mettent à nu l'os et l'écaille est parcourue de fractures qui sont déviées au passage des rides de ganoïne (Pl. XXIV : 10).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 11
(Pl. XXIV : 9)

Matériel : une écaille, ARD 191-25 (photo 15 x47,2).

Provenance : ARD 191, Pont-à-Lesse, Dinant (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3", zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis* .

Description et discussion : Le bord postérieur de cette écaille est très régulièrement indenté par trois crénulations triangulaires inclinées vers le bas et séparées par des échancrures. La marge dorsale montre un tenon relativement symétrique et large, dont l'extrémité est tronquée et surplombé par des ridules de ganoïne limitées à cet endroit. Deux rides longent le bord antérieur en s'incurvant à l'approche du bord ventral. S'ajoutent à cette ornementation réduite deux ridules, une interne et une externe, dans le coin antéro-ventral, mais aussi une ridule qui s'anastomose à l'une des longues rides dans le coin antéro-dorsal. Le reste de la surface n'est pas parfaitement lisse mais présente un aspect granuleux. Deux foramens ovoïdes sont situés en face des échancrures postérieures, le plus dorsal étant décalé vers l'avant. Deux foramens supplémentaires se logent au creux de la ridule la plus interne parallèle au bord antérieur. Ce dernier ne présente pas de frange osseuse normalement recouverte par l'écaille précédente. Les zones osseuses sont piquetées et attestent d'un certain taux d'usure.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 12
(Pl. XXV : 1)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 180-15 (photo 2209, x70).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La forme sigmoïdale de l'écaille, au moins deux fois plus longue que haute atteste de sa position très postérieure, c'est-à-dire dans la partie dorsale de la queue. De plus, son bord dorsal en continuité avec le bord postérieur, est concave vers le haut et son bord antérieur situé à droite (sur la photo) indique que c'est une écaille du côté droit. La marge antérieure montre une petite zone osseuse sur laquelle une suite de trois ou quatre foramens se poursuit sur la marge ventrale. L'écaille est épaisse avec une couverture de ganoïne interrompue par des stries osseuses qui semblent étranglées par endroit : la plus centrale débouche sur un foramen situé sur la marge postérieure. L'angle antéro-dorsal est de l'ordre de 40° environ.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 13
(Pl. XXV : 3)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 181-10 (photo 2093, x45).

Provenance : ARD 181, F13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Cette écaille, de forme rhombique, montre des coins postéro-dorsal et antéro-ventral très arrondis, alors que les coins de l'autre diagonale sont effilés. La surface de ganoïne est altérée et laisse découvrir des zones concentriques de croissance.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 14
(Pl. XXV : 4)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 180-16 (photo 2192, x45).

Provenance : ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : La couverture de ganoïne de l'écaille est altérée dans sa partie postéro-ventrale où des rides de croissance apparaissent. Le reste de la surface présente des rides de ganoïne parallèles au bord antérieur et entre lesquelles on trouve des ridules perpendiculaires. Un décalage dans le tiers supérieur affecte les structures, il est visible au niveau du bord antérieur qui n'est pas rectiligne, mais aussi par l'apparence sigmoïdale d'un foramen. Il s'agit peut-être d'une déformation plastique post-mortem. Le bord dorsal est concave vers le haut alors que le bord ventral est convexe vers le bas, il s'agit donc d'une écaille du côté droit. Les rides de ganoïne sont soulignées par des foramens en face desquels on trouve des rangées d'ouvertures sur l'os étirés dans le sens de la longueur. Le bord postérieur montre deux crénulations principales ogivales qui sont légèrement indentées par les alignements de stries osseuses.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 15
(Pl. XXV : 10 et 11)

Matériel : une écaille, IRSNB (photos 2002, x30 et 2012, x700).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Il manque des morceaux à cette écaille mais l'originalité de son ornementation mérite d'être signalée. Deux zones sont distinguables sur la couverture de ganoïne. La partie supérieure montre des foramens non disposés au hasard : ils se logent à deux ou trois dans des ouvertures ovoïdes sur l'os ; ces dernières semblent aussi s'organiser suivant des lignes obliques. La partie inférieure, limitée par une bande osseuse sigmoïdale ponctuée de foramens, montre quatre rides larges et plates. Elles sont bien délimitées par des zones osseuses perforées qui se terminent en biseaux

légèrement recourbés vers le bas (de la photo). Un agrandissement de la surface montre, outre de longues fractures, des tubercules de ganoïne étirés d'environ 10 µm de long.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 16
(Pl. XXV : 9 et Pl. XXVI : 1-5)

Matériel : quatre écailles, IRSNB (photo 2026, x30), IRSNB (photo 2047, x45), IRSNB (photo 2043, x30) et IRSNB (photos 2018, x45 et 2022, x300).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Ces écailles plus ou moins cassées, ont une base osseuse épaisse, ce qui n'est pas courant pour des écailles d'âge namurien, et une concavité au centre de la surface. De forme rhombique, aucune ne présente de tenon. Sur celle qui est figurée Pl. XXV : 9, une marge antérieure (?) osseuse s'esquisse (à droite sur la photo). La ganoïne est uniforme et ponctuée de foramens sporadiques.

L'écaille IRSNB (Pl. XXVI : 1) a des bords arrondis voire émoussés. A sa surface, des foramens sont visibles. La forme fuselée de l'écaille IRSNB (Pl. XXVI : 2) suggère qu'il s'agirait d'un élément de recouvrement de la partie dorsale de la queue. La zone osseuse (à droite sur la photo) pourrait représenter la portion antéro-dorsale normalement recouverte et donc appartenant à une écaille du côté gauche.

L'écaille IRSNB (Pl. XXVI : 3) montre un processus d'engrenage particulier constitué d'encoches aux deux sommets opposés du losange dans le sens de la longueur ; ces systèmes sont symétriques et inverses par rapport au centre de l'écaille. Les bords sont plus ou moins arrondis (en haut et en bas de la photo respectivement) et des foramens apparaissent à la surface des différentes couches de ganoïne. Des agrandissements de la surface de l'écaille (Pl. XXVI : 4, 5) permettent de visualiser des tubercules arrondis (3 à 6 µm) existant sur plusieurs couches de ganoïne mêmes sous-jacentes.

L'altération semble avoir été importante car outre des cassures perpendiculaires à l'allongement (Pl. XXVI : 3) ou autres (Pl. XXV : 9), on note un important écaillage concentrique des couches externes supérieures (Pl. XXVI : 1 et 2) ou plus profondes (Pl. XXVI : 3). Ce degré d'altération pourrait correspondre au stade numéro 2 (d'après Berensmeyer *in* Antia, 1979, pl. 17 : f). Sur la surface de l'écaille IRSNB (Pl. XXVI : 3-5), une fracture affectant les couches de ganoïne inférieures semble diffractée sur la couche supérieure (en haut à droite Pl. XXVI : 4, 5) ; ceci est peut-être dû à l'indépendance des différentes couches.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 17
(Pl. XXVI : 6)

Matériel : une écaille, IRSNB (photo 2046, x45).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Cette écaille rhombique a une symétrie quasi bilatérale par rapport à un plan passant par la diagonale. Les zones osseuses antérieures sont biseautées ; elles pourraient constituer les zones antéro-dorsale et ventrale (respectivement à gauche et en bas sur la photo). Le reste de l'écaille montre des rides de ganoïne peu larges, plus ou moins anastomosées et orientées dans l'ensemble parallèlement à l'axe diagonal. Séparées par de fines bandes osseuses ponctuées de petits foramens, elles ne sont pas strictement rectilignes mais ondulantes. De plus, les plus ventrales montrent des inflexions à l'approche du bord ventral (en bas sur la photo).

L'ornementation rappelle celle d'*Elonichthys pectinatus* Traquair (1901, pl. XIII : 11), mais ici la zone osseuse est trop large pour être celle d'un *Elonichthys* ; de même les rides de ganoïne d'*Elonichthys* montrent toujours une virgation vers le côté dorsal à l'approche du bord antérieur alors que ce n'est pas le cas ici (Pl. XXVI : 6).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 18
(Pl. XXVI : 7 et 8)

Matériel : une écaille, IRSNB (photo 2027, x30 et 2030, x45).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Par son aspect, c'est-à-dire plus longue que haute, c'est une écaille postérieure dont la ganoïne est irrégulièrement organisée suivant la diagonale. La ganoïne constitue des bandes larges laissant apparaître de l'os finement ponctué. Des stries osseuses courtes débutent soit du côté postérieur, soit du côté antérieur. Le bord dorsal de la couverture de ganoïne est concave vers le haut et finement ridulé ; il surplombe un petit replat osseux. Les quatre crénulations ne débordent pas de la marge postérieure (Pl. XXVI : 7), ce dispositif particulier résulte peut-être d'une cassure. Sur la photo (Pl. XXVI : 8), un grand nombre de foramens sont visibles dans l'épaisseur de l'os antérieurement et surtout ventralement où ils sont régulièrement espacés.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 19
(Fig. 42, Pl. XXVII : 1 et Pl. XL : 5-7)

Matériel : une dent, IRSNB (photo 2013, x45) et une lame CrO6b.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : De forme conique, cette dent est légèrement courbée (vers le bas sur la photo Pl. XXVII : 1, donc vers le côté lingual). Elle montre à l'apex (à droite sur la photo), un net capuchon d'acrodine lisse qui était opalescent avant métallisation. Les rapports longueur de la dent/longueur du capuchon et longueur de la dent/diamètre de la base donnent respectivement 2,85 et 2,4. La limite entre le capuchon et les deux tiers inférieurs, est visible au niveau d'une zone de rupture soulignée par une encoche et sous laquelle le profil de la dent est légèrement cintré. La majeure partie de la dent, grossièrement plissée, montre de longues rides continues. L'entrée de la cavité pulpaire est visible à la base (à gauche sur la photo) qui est évasée.

La dent ne semble pas usée car elle a conservé intacte son ornementation.

Histologie : L'appartenance à la sous-classe des Actinoptérygiens a été conclue par l'observation, entre autre, à l'apex de la dent, d'un capuchon d'acrodine, terme introduit par Ørvig (1973b *in* 1978a) pour désigner le tissu hyperminéralisé dur qui apparaît blanc et bleu en lumière polarisée-analysée, respectivement sans et avec une lame teinte sensible (Pl. XL : 6, 7). La cavité pulpaire centrale est ici non strictement conique puisque ressérée à mi-hauteur. Autour d'elle, se développe un cône d'orthodentine dont les fibres sont perpendiculaires aux surfaces externe et interne ainsi qu'aux zones de croissance. Dans la partie basale, apparaît peut-être l'emplacement des fibres de collagène. Les deux tiers de la base sont recouverts par un fin liseré biréfringent de ganoïne qui est jaune en lumière polarisée-analysée avec une lame teinte sensible (Pl. XL : 7) et qui passe à ce qu'Ørvig (1977 *in* 1978a) appelle de la "collariform ganoin" au niveau du col, entre la ganoïne et l'acrodine. Quelques tubules dentineux pénètrent l'acrodine mais d'après Ørvig (1978a, fig. 14, p. 40) il n'y a pas de vraies corrélations entre les deux types de tissus (Ørvig, 1978a, p. 42). Pourtant, alors que leur limite est nette en lumière polarisée où ils se présentent sous la forme de cônes emboîtés (Pl. XL : 5), elle apparaît plus progressive en lumière polarisée-analysée avec une lame teinte sensible (Pl. XL : 6, 7) puisqu'il existe une zone centrale où les teintes sont progressives. Des fractures subperpendiculaires affectent la dent. L'une d'elles semble s'atténuer et ne pas traverser la cavité pulpaire. Quant à l'autre, elle ne semble pas atteindre la surface.

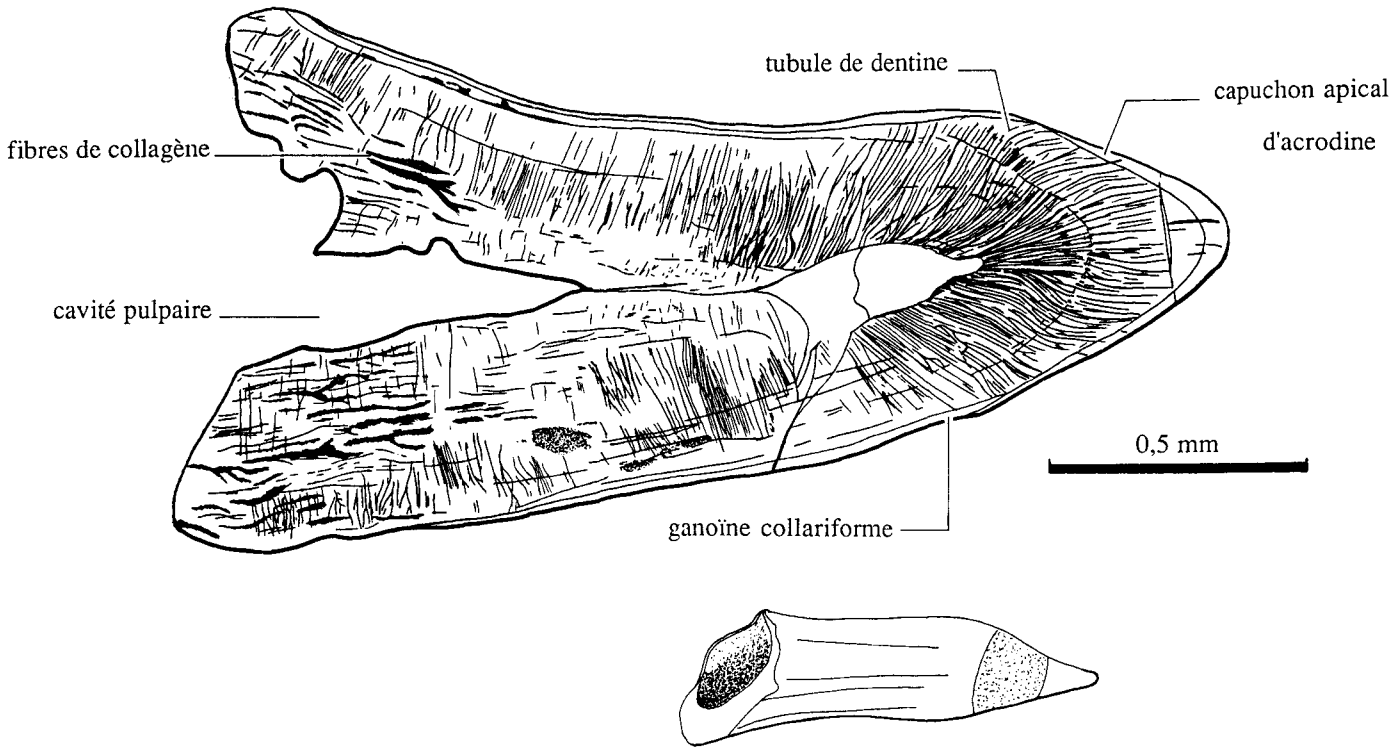


Fig. 42 - Histologie d'une dent de Actinopterygii gen. et sp. indet. 19 correspondant à celle figurée Pl. XXVII : 1 et Pl. XL : 5-7. Le croquis, sans échelle, illustre l'aspect de la dent coupée. Lame CrO6b.
Histology of a tooth of Actinopterygii gen. et sp. indet. 19 corresponding to the tooth figured Pl. XXVIII : 1 and Pl. XL : 5-7. The sketch, without scale, shows the appearance of the tooth before cutting. Plate CrO6b.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 20
(Pl. XXVII : 2 et 9)

Matériel : deux dents, IRSNB (photo 117, x100) et IRSNB (photo 2065, x30).

Provenance : IRSNB, 21/4, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Viséen, V1-2, zone de Conodontes à *Mesognathus praebeckmanni-beckmanni* (partie inférieure). IRSNB, Route d'Ocquier C, Modave (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Ces dents sont strictement coniques. La distinction entre le capuchon d'acrodine et la base est aisée puisque leur limite est indiquée aussi bien par un étranglement que par une différence d'aspect. De plus, l'apex semble facile à détacher. Avant métallisation, l'acrodine est opalescente puis après, elle apparaît lisse au microscope électronique. Sous le capuchon, la dent présente des tubercules allongés de 25 µm de long environ (Pl. XXVII : 2), ils sont disposés en pointillés de bas en haut et

en quinconce latéralement. L'autre dent (Pl. XXVII : 9) est trop usée pour montrer ces structures. Les rapports longueur de la dent/longueur du capuchon et longueur de la dent/diamètre de la base sont respectivement pour la dent IRSNB (Pl. XXVII : 2) de 4,60 et 1,95 et pour la dent IRSNB (Pl. XXVII : 9) de 4,5 et 2,1 ; l'acrodine ne correspond donc qu'au quart de la dent environ.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 21
(Pl. XXVII : 3-8)

Matériel : quatre dents, IRSNB (photo 2056, x300 et 2052, x70), IRSNB (photo 118, x100), IRSNB (photo 113, x100) et IRSNB (photo 2057, x300 et 2051, x70).

Provenance : 21/4, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Viséen, V1-2, zone de Conodontes à *Mesognathus praebeckmanni-beckmanni* (partie inférieure).

Description et discussion : Le contour de la dent IRSNB (Pl. XXVII : 4) montre des ondulations. Près de l'apex, un renflement fait suite au capuchon plus lisse, puis la dent semble cintrée (à droite sur la photo) avant de s'évaser et de déboucher sur la cavité pulpaire. La longueur de la dent a été estimée et le rapport de cette dernière avec la longueur du capuchon est de 4,3, tandis que celui de la longueur de la dent/diamètre de la base donne 2,3. Une cassure en escalier fendille la dent et une activité fongique (?) se décèle par des perforations contournées à sa surface (Pl. XXVII : 3).

La dent IRSNB (Pl. XXVII : 5) conique et légèrement infléchie au centre, subit un renflement au niveau de ce qui pourrait constituer la limite entre le capuchon d'acrodine, non orné, et le reste de la dent. Les rapports longueur de la dent/longueur de l'acrodine et longueur de la dent/diamètre de la base sont respectivement de 5 et de 2,4. L'épaisseur de la dent est grande par rapport au diamètre de la cavité pulpaire qui se trouve ainsi réduite. Des fractures longitudinales qui s'arrêtent avant l'acrodine, affectent la dent.

La forme de la dent IRSNB (Pl. XXVII : 6) montre un cintrage important dans le bas, ce qui accentue l'aspect évasé de la base qui s'ouvre sur une large cavité pulpaire.

Enfin, la dent IRSNB (Pl. XXVII : 7 et 8) a un profil très élancé avec un rapport longueur de la dent/diamètre de la base estimé à au moins 5. Elle présente une légère courbure (concavité vers le haut de la photo ou côté lingual) et l'orifice de la cavité pulpaire délicatement ourlé forme un huit résultant d'une compression latérale.

La surface de toutes ces dents exhibe un réseau de tubercules longitudinaux, disposés en pointillés et en quinconce. Leur organisation semble dépendante de la forme de la dent : ils sont disposés régulièrement (Pl. XXVII : 5) pour une dent conique, plus ressérés au niveau du cintrage des dents (Pl. XXVII : 4 et 6) et ils sont plus longs (à partir de 20 µm) voire en continuité sur une dent effilée (Pl. XXVII : 7). Sur la dent

IRSNB(Pl. XXVII : 3) leur longueur varie de 14 à 31 µm. Leur signification n'est pas connue mais ils rappellent les tubercules de ganoïne. Cette ornementation a été repérée chez des dents d'Actinoptérygiens de divers niveaux et localités (Zajic, comm. orale).

En conclusion, ces dents peuvent avoir appartenu à un même animal car elles sont retrouvées dans un même échantillon mais il existe tout de même une grande diversité de formes.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 22
(Pl. XXVII : 10)

Matériel : une dent, CVUL-101 (photo 5, x68).

Provenance : BLN 10, niveau supérieur de la carrière du Bois près de la carrière de la Briqueterie, Boulonnais (France). Frasnien, Formation de Ferques, Membre Gris ou Membre de la Parisienne, zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis*.

Description et discussion : Cette dent est concave vers le haut (sur la photo) qui pourrait correspondre au côté lingual. Elle est très effilée vers son apex (à droite sur la photo) où elle présente du côté convexe une nette encoche. Cette dernière limite l'extrémité lisse d'un petit capuchon d'acrodine du reste de la dent à l'aspect plus granuleux. Le rapport longueur de la dent/longueur de l'acrodine est de 5,3, alors que le rapport longueur de la dent/diamètre de la base est de 3. La cavité pulpaire dont l'ouverture est visible à gauche (sur la photo) montre des parois peu épaisses et un remplissage qui est une des modalités de la perminéralisation.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 23
(Pl. XXVII : 11)

Matériel : une dent, CVUL-102 (photo 7, x93,5).
Provenance : BLN 4, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : Le côté convexe de la dent (en haut sur la photo) indique le bord labial. Sur cette dent, dont le rapport longueur de la dent/diamètre de la base est de 2,3, deux parties sont distinctes. L'une des extrémités (à gauche sur la photo) est parfaitement conique ; la présence d'un capuchon d'acrodine n'est pas décelable mais on voit nettement des tubercules allongés voire en continuité les uns avec les autres. Ils s'infléchissent à l'approche de la partie basale qui s'élargit fortement surtout du côté lingual puis disparaissent. Les parois de la cavité pulpaire sont fines et se retroussent vers

l'extérieur (en haut sur la photo). Une partie de la dent, en bas à droite, est cassée et se fendille.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 24
(Pl. XXVII : 12)

Matériel : une dent, CVUL-103 (photo 12, x149).

Provenance : BLN 10 niveau supérieur de la carrière du Bois près de la carrière de la Briqueterie, Boulonnais (France). Frasnien, Formation de Ferques, Membre Gris ou Membre de la Parisienne, zones de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure) à *Ancyrognathus triangularis*.

Description et discussion : De forme trapue, avec un rapport longueur de la dent/diamètre de la base de 1,9, cette dent montre une limite nette du capuchon d'acrodine (à droite sur la photo). La partie centrale exhibe des tubercules relativement courts (13 µm), très régulièrement disposés les uns derrière les autres dans le sens longitudinal et en quinconce. La régularité de leur arrangement dessine des diagonales. La base présente des parois épaisses où la couverture de ganoïne a disparu par usure (à gauche sur la photo).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 25
(Pl. XXIX : 1-6 et Pl. XXX : 4-9)

Matériel : sept plaques denticulées, MNHN, ARD 189-23 (photo 40, x50,4), ARD 189-24 (photos 33, x395 et 32, x54,2), ARD 189-25 (photo 45, x29), ARD 189-26 (photos 48, x37,2 et 47, x296) ; ARD 189-29 (photos 39, x51 et 38, x744), ARD 189-30 (photos 44, x400 et 43, x32,7) et ARD 189-31 (photos 41, x50,8 et 42, x1080).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Ces plaques osseuses sont couvertes de denticules que je définirai par opposition aux tubercules comme étant des protubérances plus hautes que larges bien que leur différence ne soit pas toujours franche. L'os ARD 189-23 (Pl. XXIX : 1) est un polygône dont les rebords forment des méplats. Les denticules ont une forte densité et sont organisés en cercles autour d'un centre où ils sont plus petits, ce qui atteste d'une croissance centrifuge.

Un autre os (Pl. XXIX : 2 et 3) de forme pentagonale montre des denticules plus espacés. Un agrandissement (Pl. XXIX : 2) d'une de ces protubérances permet de visualiser l'abondance des tubercules longitudinaux (de 15 µm de long environ), rappelant ceux de la ganoïne et disposés en quinconce et de manière centripète par rapport

au sommet émoussé. Ce denticule rappelle les dents palatines figurées par Gardiner et appartenant à *Mimia toombsi* (1984, pl. 4 : e et f, p. 401). Ici (Pl. XXIX : 2 et 3), les denticules sont plus espacés et plus grands, avec un paramètre supplémentaire qui est leur longueur non négligeable, ce qui confère un contour ovoïde à leur base. De plus, les protubérances publiées par Gardiner sont plus mamelonnées et ressemblent plus à des tubercules.

Les os suivants (Pl. XXIX : 4-6 et Pl. XXX : 4-9) ont des denticules coniques et plus pointus que les précédents, avec un contour à la base plus circulaire. L'os ARD 189-25 (Pl. XXIX : 4) est subtriangulaire avec une forte densité de denticules alors que la plaque denticulée ARD 189-26 (Pl. XXIX : 5) a une forme complexe avec un bord rectiligne (en bas de la photo) et un bord fortement indenté et échancré. Les denticules émoussés qu'il porte sont légèrement inclinés (Pl. XXIX : 6) et évoquent les dents coronoïdes figurées par Gardiner (1984, pl. 4 : b, p. 401), mais ici elles sont moins compressées antéropostérieurement, moins pointues et plus espacées. De contour elliptique, l'os ARD 189-29 (Pl. XXX : 4) montre des denticules plus petits au centre, sa croissance est donc centrifuge. L'agrandissement (Pl. XXX : 5) expose l'apex usé d'un denticule avec les différentes couches de tissus tels que la ganoïne en surface avec ses tubercules allongés et la dentine sous-jacente. Deux grandes plaques denticulées (Pl. XXX : 6-9) pourraient constituer des os impairs. La partie la plus longue est séparée d'une languette latérale, moins large (en bas Pl. XXX : 7 et 8), par une commissure. L'ensemble est recouvert de denticules dont les agrandissements (Pl. XXX : 6 et 9) donnent l'allure conique et recourbée de chacun d'eux. Leur surface porte des tubercules allongés qui ont peut-être une signification texturale. Ils sont plus usés (Pl. XXX : 6) à l'apex et montrent des recristallisations (Pl. XXX : 9). Il pourrait s'agir d'entoptérygoïdes comme ceux de *Mimia toombsi* figurés par Gardiner (1984, fig. 53, p. 281).

L'ensemble de ces plaques denticulées (Pl. XXIX : 1-6 et Pl. XXX : 4-9) semble appartenir à la cavité buccale d'un Actinoptérygien. La mauvaise conservation des structures histologiques dans ce niveau ne permet pas de compléter l'étude mais les indices d'ornementation fournis pourront constituer des éléments de détermination.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 26
(Pl. XXIX : 7 et 8)

Matériel : deux plaques osseuses, MNHN, ARD 189-27 (photo 4, x59,2) et ARD 189-28 (photo 2, x55).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien supérieur, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Ce sont des plaques osseuses constituées d'éléments distincts reliés entre eux. La première (Pl. XXIX : 7), en forme de trèfle est constituée de quatre plaquettes surélevées sur une base osseuse commune, mais non contigües. La plaquette en premier plan (sur la photo) a une forme lancéolée dont le contour est renforcé par un bourrelet osseux. Ce dernier délimite une petite dépression centrale dans laquelle se logent trois rangées de denticules.

La deuxième (Pl. XXIX : 8), de contour subrectangulaire, est composée de deux plaquettes. Le bord postérieur (? en haut sur la photo) est rectiligne alors qu'en bas (sur la photo), la marge présente une inflexion au niveau de la limite des plaquettes. Une "paroi" osseuse se dresse à l'avant (en bas sur la photo) et semble protéger les denticules. Ces derniers sont disposés en amas puis en une rangée continue d'une plaquette à l'autre (en haut sur la photo).

Ces deux éléments pourraient constituer des plaquettes branchiales. Ils sont affectés de fractures transversales, parfois diffractées (Pl. XXIX : 7).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 27
(Pl. XXX : 1 et 2)

Matériel : une plaque osseuse, IRSNB (photos 2071, x30 et 2072, x45).

Provenance : Route d'Ocquier C, Modave (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Des denticules recouvrent complètement deux plaquettes osseuses plus ou moins pentagonales et coalescentes, et surplombent la suture. Ils sont organisés en rangées obliques et parallèles, dont les plus hauts sont situés en second plan (Pl. XXX : 2) et les plus petits vers l'avant et au centre. Leur forme n'est pas strictement conique mais évasée à la base puis cintrée avant un renflement à la limite avec le capuchon d'acrodine nettement visible sur au moins trois denticules. La base osseuse est relativement épaisse (Pl. XXX : 1). Les cavités buccales et pharyngiennes des Actinoptérygiens sont tapissées de plaques denticulées comme celles-ci dont un grand nombre de denticules ont été cassés.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 28
(Pl. XXX : 3)

Matériel : un os, IRSNB (photos 2070, x30).

Provenance : Route d'Ocquier C, Modave (Belgique) ; Tournaisien, "Tn3c" supérieur, zone de Conodontes à *Scaliognathus anchoralis*.

Description et discussion : Ce fragment d'os, relativement fin, montre trois rangées curvilignes de denticules très pointus qui peuvent devenir coalescents et donner des crêtes. De plus, il existe des bandes de ganoïne larges, soit horizontales, soit obliques vers le bas (sur la photo), et séparées par de l'os. Il s'agit sans doute d'un os dermique pair dont l'ornementation peut-être si variable comme elle varie chez *Colobodus* cf. *basani* (Ørvig, 1978a, fig. 7, p. 39) où elle passe par exemple de rides de ganoïne à des denticules en se rapprochant de la cavité buccale.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 29
(Fig. 43, Pl. XXXII : 1-6, 8-12 et Pl. XL : 4)

Matériel : onze hémilépidotriches, CVUL-104 (photos 165, x100), CVUL-105 (photos 162, x70), CVUL-106 (photos 161, x70) ; MNHN, ARD 189-39 (photo 26, x77), ARD 189-40 (photo 22, x46,4), ARD 189-41 (photo 25, x49,8), ARD 189-43 (photo 23, x43,2), ARD 189-44 (photo 2075, x45), ARD 189-45 (photo 2074, x45), ARD 189-46 (photo 2073, x45) ; IRSNB (photo 2016, x45) et une lame CrO9a.

Provenance : CVUL-104 à 106, Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera*. ARD 189-39 à 41, ARD 189-43 à 46, lame CrO9a , ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne). IRSNB, sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Les rayons osseux des Actinoptérygiens sont composés de deux hémilépidotriches qui se font face et sont disposés comme des parenthèses (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). La partie inférieure des hémilépidotriches montrée sur deux photos (Pl. XXXII : 1, 12), est fortement concave et présente une gouttière. Un hémilépidotriche (Pl. XXXII : 2) est dissymétrique avec sa couverture de ganoïne décalée sur un bord et finement striée. La ganoïne de l'un des hémilépidotriches (Pl. XXXII : 3) est interrompue par un sillon dans sa partie postérieure ; il s'agit d'un rayon intermédiaire avant une dichotomie (Cloutier, comm. orale). Une pointe effilée et infléchie vers un côté occupe l'apex du rayon (Pl. XXXII : 4) de contour subcarré. D'autres rayons sont plus allongés avec une couverture de ganoïne pratiquement symétrique et presque aussi large que la base (Pl. XXXII : 5, 6, 8). Les couches de ganoïne, par usure, laissent entrevoir l'os sous-jacent d'un rayon (Pl. XXXII : 11) qui montre sur sa gauche l'aspect pyramidal de la base. Sur d'autres hémilépidotriches, la ganoïne constitue un fin liseré central (Pl. XXXII : 9) ou excentré (Pl. XXXII : 10). Sur ce dernier, une

des extrémités (à gauche sur la photo) se termine en pointe comme la couverture de ganoïne.

Il est difficile de connaître l'appartenance systématique des rayons car peu de critères ont été mis en évidence dans la littérature. Mais la présence d'une couverture de tissu hyperminéralisé sur leur sommet suggère une appartenance aux Actinoptérygiens.

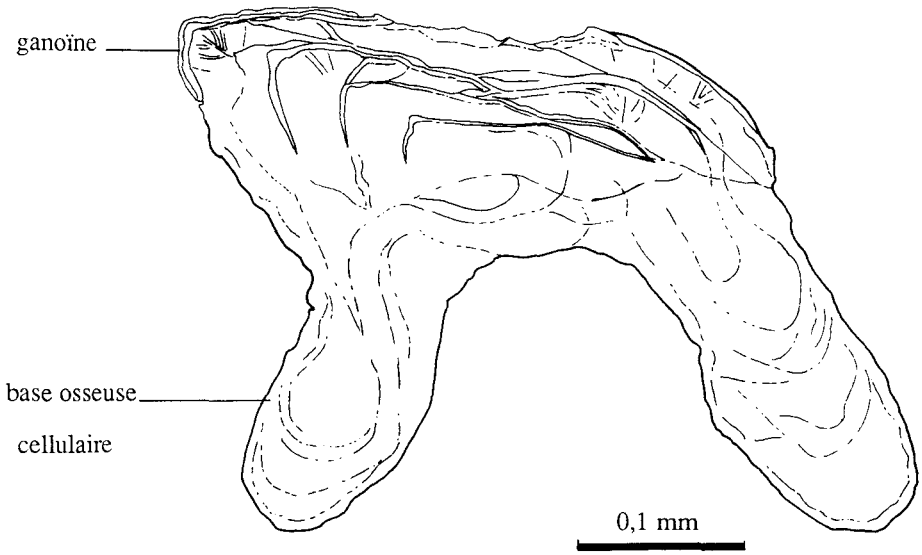


Fig. 43 - Histologie d'un hémilépidotriche de Actinopterygii gen. et sp. indet. 29 correspondant à ceux figurés Pl. XXXII : 5, 6, 8-11 et Pl. XL : 4. Lame CrO9a.
Histology of an hemilepidotrich of Actinopterygii gen. et sp. indet. 29 corresponding to those figured Pl. XXXII : 5, 6, 8-11 and Pl. XL : 4. Plate CrO9a.

Histologie : Le contour d'un hémilépidotriche coupé transversalement (Fig. 43 et Pl. XL : 4), est trapézoïdal avec un côté antérieur incliné et un côté postérieur concave. Il révèle une dissymétrie plus ou moins marquée. La partie basale est extrêmement concave en forme de U renversé. Malgré la diagenèse subie par le matériel, on peut distinguer des zones de croissance dans la base qui devait être de nature osseuse (non visible) et un emboîtement de type "pelure d'oignon" dans la couronne comprenant de la dentine (non identifiée avec certitude). La présence de ganoïne est mise en évidence par l'existence de plusieurs minces liserés préservés sur et dans la couronne, plus réfringents en lumière polarisée (Pl. XL : 4) et présentant des extinctions en cônes, en lumière polarisée-analysée.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 30

(Pl. XXXII : 7)

Matériel : un arc hémal, MNHN, ARD 189-42 (photo 24, x38).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Un os composé de deux branches divergentes, dont l'une est cassée forme une ogive. Il pourrait s'agir d'un arc hémal qui constitue l'élément ventral des vertèbres dans la région anale et renfermant le canal aortique. L'élément publié ici est beaucoup plus effilé que ceux de *Mimia toombsi* (Gardiner, 1984, fig. 122, p. 365).

Actinopterygii gen. et sp. indet. 31
(Fig. 44, Pl. XLI : 7 et 8)

Matériel : lame CRO5a.

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Histologie : Au dessus de la base se disposent des odontodes, la dentine y est arborescente. A gauche, quatre odontodes empilés se disposent avec les plus récents étant les plus externes, ce qui indique une croissance centrifuge. Des lignes de résorption constituent des indices de remaniement du matériel (à droite). La base épaisse et la dentine bien développée font que cette écaille est relativement "primitive".

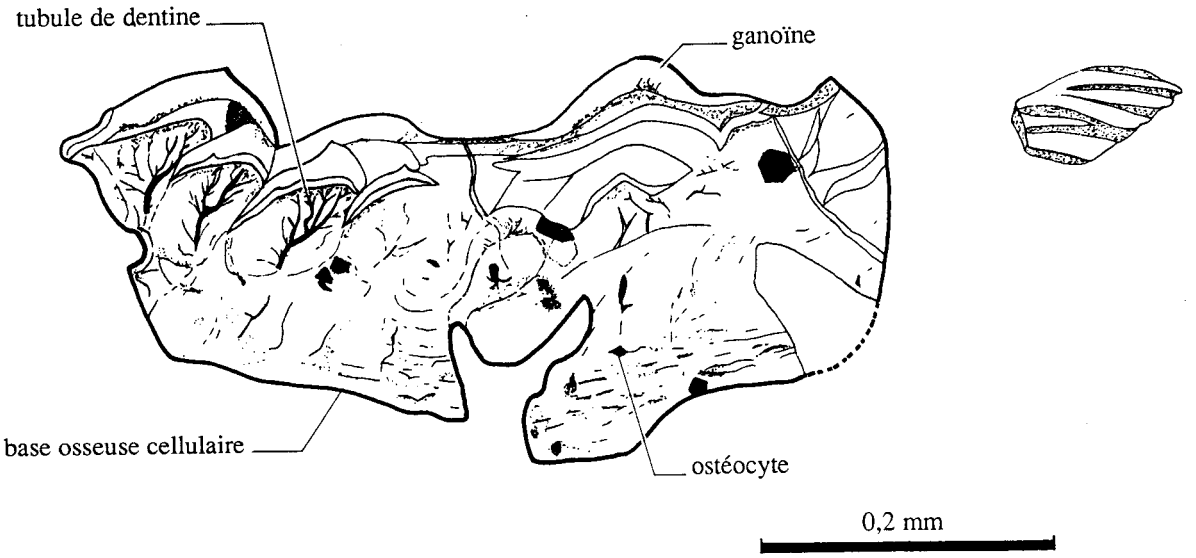


Fig. 44 - Histologie d'une écaille d'Actinopterygii gen. et sp. indet. 31 correspondant à celle figurée Pl. XLI : 7,8. Lame CrO5a.
Histology of a scale of Actinopterygii gen. et *sp. indet. 31 corresponding to the scale figured Pl. XLI :* 7,8. *Plate* CrO5a.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 32
(Figs. 45 et 46)

Matériel : quatre lames BLN 3b, g, h et i.

Provenance : BLN 3, entrée SW de la carrière du Griset, Formation de Beaulieu, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymetricus* (partie inférieure).

Histologie : Ces écailles montrent une couverture de ganoïne discontinue et une base osseuse épaisse. Les coupes BLN 3b et 3g (Fig. 45) exhibent plusieurs générations d'odontodes dont les plus anciens ont été remaniés comme l'attestent les lignes de résorption. Les fibres de dentine émanent des cavités pulpaires. La dissymétrie des écailles concorde avec l'axe antéro-postérieur puisqu'à l'avant la partie osseuse est recouverte par l'écaille précédente. Les coupes BLN 3h et 3i (Fig. 46) montrent des écailles dont la base, plus épaisse, a gardé ses structures. Ainsi, les zones de croissance y sont évidentes, les ostéocytes abondants et les fibres de Sharpey développées. L'écaille BLN 3h (Fig 46a) présente une quille (comme Pl. XLI : 4-6). La coupe BLN 3i (Fig. 46b) est antéro-postérieure avec la partie osseuse à l'avant (à gauche). La dentine, développée sur plusieurs niveaux sort des canaux vasculaires (?).

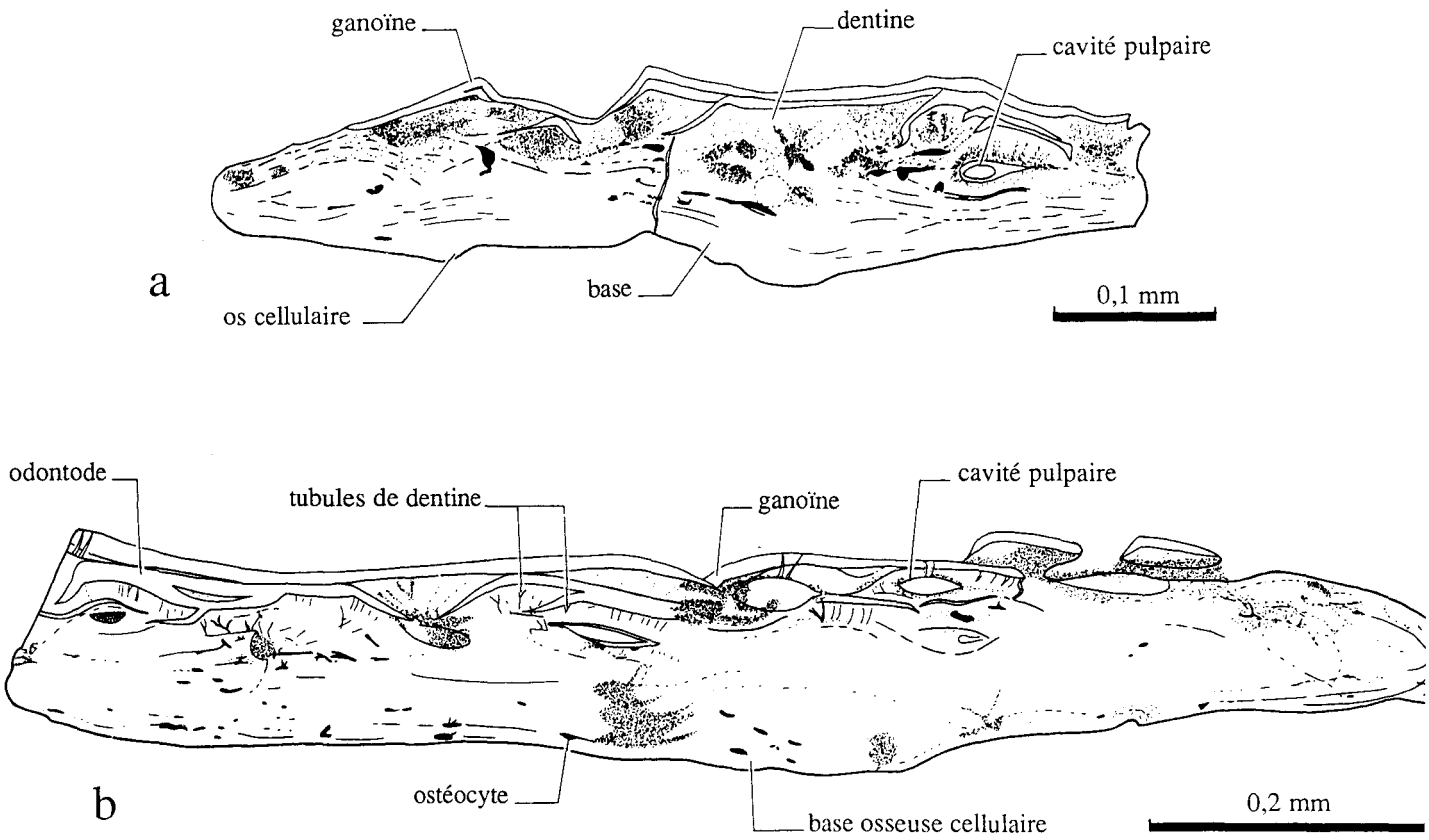


Fig. 45 - Histologie de deux écailles de Actinopterygii gen. et sp. indet. 32. Lames BLN 3b et BLN 3g.
Histology of two scales of Actinopterygii gen. et sp. indet. 32. Plates BLN 3b and BLN 3g.

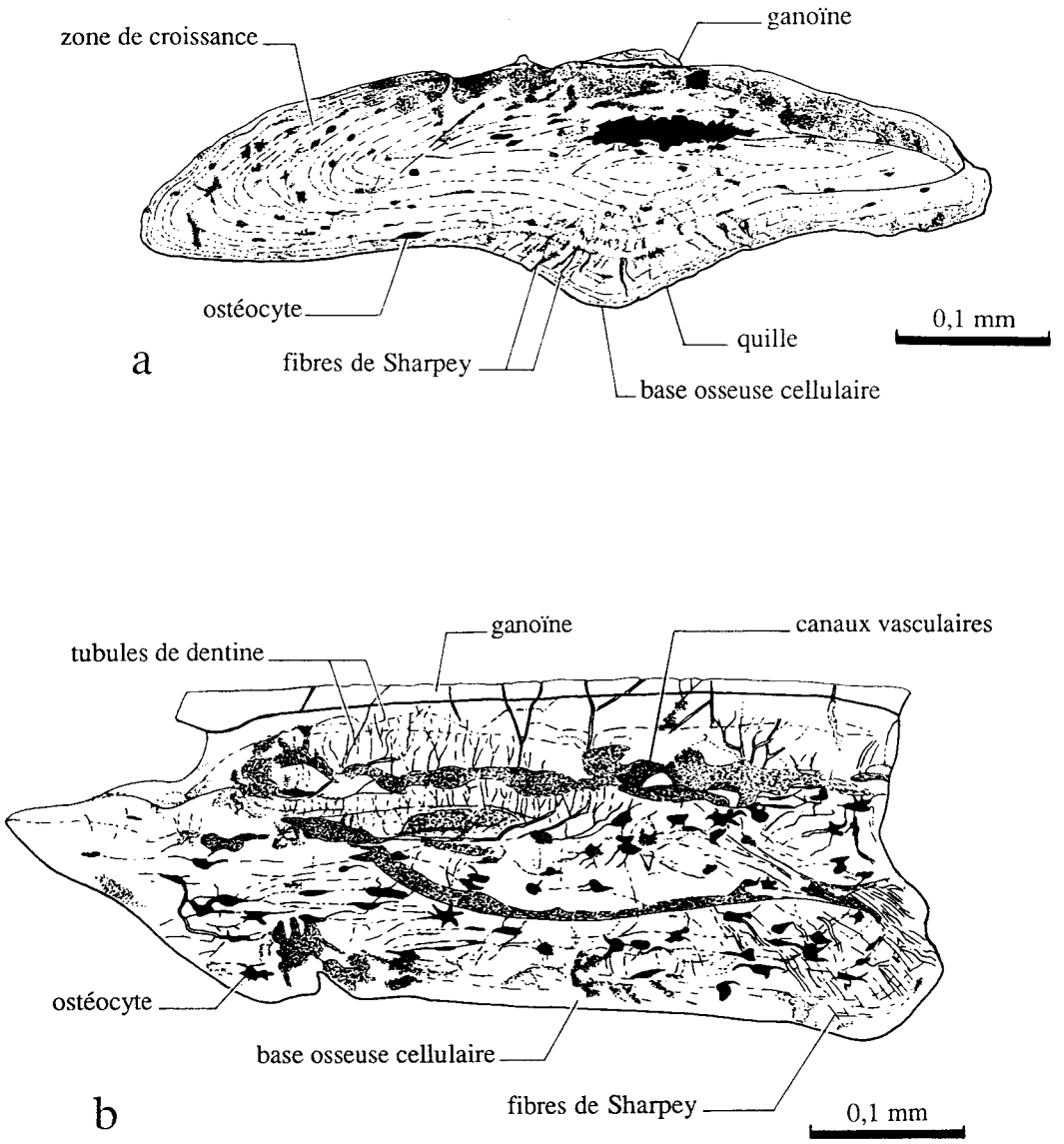


Fig. 46 - Histologie de deux écailles de Actinopterygii gen. et sp. indet. 32. Lames BLN 3h et BLN 3i.
Histology of two scales of Actinopterygii gen. et sp. indet. 32. Plates BLN 3h and BLN 3i.

Actinopterygii gen. et sp. indet. 33
(Fig. 47)

Matériel : deux lames BLN 4a et 4c.

Provenance : BLN 4, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymetricus* (partie inférieure).

Histologie : Des écailles à rides de ganoïne séparées par des stries osseuses ont donné en coupe un contour supérieur ondulé voire festonné. Des tubules de dentine sortent

perpendiculairement aux cavité pulpaires. La base montre des ostéocytes au sein de l'os lamellaire. La coupe BLN 4a (Fig. 47a) dont la zone osseuse sans couverture de ganoïne (à droite) correspond à l'avant de l'écaille, possède plusieurs générations d'odontodes et des zones de croissance dans la dentine.

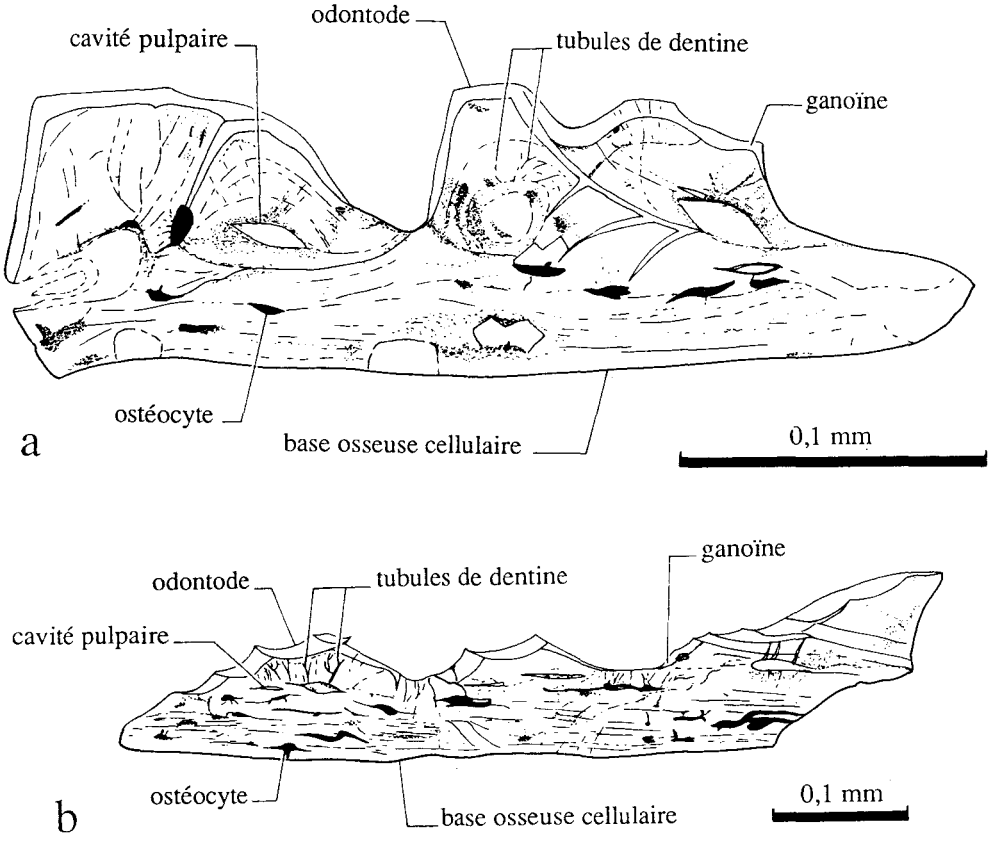


Fig. 47 - Histologie de deux écailles de Actinopterygii gen. et sp. indet. 33. Lames BLN 4a et BLN 4c.
Histology of two scales of Actinopterygii gen. et sp. indet. 33. Plates BLN 4a and BLN 4c.

Actinopterygii ? gen. et sp. indet.
(Pl. XXII : 6)

Matériel : denticule, MNHN, ARD 183-11 (photo 2147, x70).

Provenance : ARD 183, F15, 20 à 28 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Ce denticule est dissymétrique avec une lame osseuse qui s'infléchit vers le bas (en second plan sur la photo). Les cuspides coniques soudées à l'os sont infléchies vers la droite. La plus postérieure, outre une très fine striation, montre une démarcation entre la base de la cuspide et ce qui pourrait s'avérer être un capuchon d'acrodine, moins usé car plus résistant. Des foramens sont répartis à la base des cuspides.

Sous-classe SARCOPTERYGII
Ordre DIPNOI MULLER, 1844

Dipnoi gen. et sp. indet. 1
(Pl. XVI : 8)

Matériel : plaque denticulée, MNHN, ARD 181-8 (photo 2109, x70).

Provenance : ARD 181, F 13, 29 m, Viaduc, Dinant (Belgique) ; Famennien supérieur.

Description et discussion : Cet ichthyolithe pourrait être une dent immature de Dipneuste (Cloutier, comm. orale), constituée de trois rangées de deux ou trois denticules. Ces derniers sont de taille croissante vers les côtés lingual et latéral externe de la dent (respectivement à droite et vers le fond de la photo). Ils sont concaves lingualement et leurs pointes sont émoussées. Sur le denticule le plus lingual, il est possible de voir un tissu superficiel qui pourrait être de l'émail ; il serait plissé avec de nombreuses ridules, visibles sur la base du denticule central. La base de la dent recourbée en spirale avec une surface aborale concave est constituée d'os alvéolé comme l'attestent les grandes cavités visibles sur les côtés. Les dents de Dipneustes décrites auparavant dans le Paléozoïque du Nord de la France et de la Belgique (Van Beneden, 1869 ; White, 1962) sont de tailles centimétriques alors que celle qui est décrite ici est de taille millimétrique.

Dipnoi gen. et sp. indet. 2
(Pl. XXII : 9 et 10)

Matériel : un centre vertébral, IRSNB (photos 2089, x30 ; 2088, x30).

Provenance : sondage n° 51, S145 W276, barrage-écluse à Andenne-Seilles (Belgique) ; Namurien inférieur, E2, Formation de l'Encrinite de Tramaka, zone de Conodontes à *Gnathodus bilineatus* (partie supérieure).

Description et discussion : Un centre de vertèbre amphicœle ou biconvexe, montre un canal cordal large et des parois épaisses (Pl. XXII : 10). Son allure évoque celle d'une bobine cintrée au milieu et évasée aux extrémités (Pl. XXII : 9). Ce caractère m'a incité à ranger cet ichthyolithe au sein des Dipneustes puisque cette forme est rencontrée chez les Dipneustes dévoniens tels que *Griphognathus*, *Rhynchodipterus*, *Sœderberghia* et *Chirodipterus* (Gardiner, 1984, p. 366). Le pourtour du corps vertébral est ourlé vers l'extérieur de manière dissymétrique, c'est-à-dire plus évasé vers le bas de la photo (Pl. XXII : 10). Des indices de la présence d'arcs se traduisent par deux petites

protubérances (en haut à gauche et en bas à droite, Pl. XXII : 10). Un foramen est logé sur la partie centrale externe (Pl. XXII : 9).

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 1
(Pl. XVI : 10)

Matériel : plaque tuberculée, CVUL 63 (photo 164, x70).

Provenance : Pont-de-Bonne, Modave, vallée du Hoyoux (Belgique) ; Famennien supérieur, Formation d'Esneux, zone de Conodontes à *Palmatolepis marginifera.*

Description : Cet os de contour rectangulaire évoque ceux des Sarcoptérygiens par son ornementation constituée de tubercules en fer à cheval, moins évidents que sur les écailles et qui seraient ici usés (Cloutier, comm. orale). Une disposition en diagonale des tubercules est légèrement masquée par la présence de petits tubercules supplémentaires. Deux tubercules montrent leur cavité pulpaire et les autres, brillants à l'œil nu, sont sans doute recouverts d'émail. L'os est particulièrement vascularisé puisqu'apparaît à la base des tubercules très ressérés un grand nombre de foramens.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 2
(Pl. XXXIII : 1-3)

Matériel : trois écailles, MNHN, ARD 189-47 (photo 3, x70,2), ARD 189-49 (photo 2, x70,2) et ARD 189-48 (photo 1, x70,2).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Le type d'ornementation avec des tubercules en forme de fer-à-cheval est commune à plusieurs groupes de Sarcopterygii (Cloutier, comm. orale), aussi n'est-il pas possible de déterminer avec précision l'attribution systématique de ces pièces.

De faible épaisseur, le fragment ARD 189-47 (Pl. XXXIII : 1) constituerait la face externe de la partie antérieure recouverte d'une écaille. La pointe des tubercules indique l'arrière de l'animal (vers la droite sur la photo). Les tubercules inclinés dont les fortes concavités sont recouvertes d'émail, sont pointus et montrent des flancs verticaux qui convergent. Les rides parcourant le reste de l'os sont parrallèles entre elles et légèrement obliques par rapport à la longueur des tubercules ; elles sont ressérées au niveau du tubercule au premier plan (sur la photo). La forme pointue évoque le genre *Glyptolepis* (Ørvig, 1957).

Les fragments d'os ARD 189-48 et 49 (Pl. XXXIII : 2, 3) se ressemblent par l'allure des rides ondulées. Sur l'un d'eux (Pl. XXXIII : 3), elles sont perturbées par trois rangées de tubercules mal alignés pointus à gauche (sur la photo) et inversement. Les rides parcourant les parties entre les tubercules sont parallèles entre elles et obliques par rapport à la longueur des tubercules.Une fracture divise la plaque en deux.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 3
(Pl. XXXIII : 4)

Matériel : une écaille, CVUL 107 (photo 1, x92,5).

Provenance : BLN 20, tranchée de chemin de fer Caffiers-Ferques, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Beaulieu, Membres des noces (partie supérieure), unité "p", zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie moyenne).

Description et discussion : Ce fragment illustre la diversité des formes de tubercules en fer-à-cheval sur une même écaille. Le tubercule de gauche (sur la photo) est effilé avec une pointe infléchie, celui du milieu est droit, long avec une concavité centrale importante et des bords verticaux. Enfin, celui de droite est large avec une base ressérée et sa surface est plane. De nombreux foramens attestent de la grande vascularisation de l'os.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 4
(Pl. XXXIII : 5)

Matériel : une écaille, CVUL 108 (photo 4, x80).

Provenance : BLN 4, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France). Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : Des rides ondulées, peu marquées, parcourent ce fragment d'écaille. Elles s'écartent au niveau des tubercules ovoïdes, symétriques, dont le sommet est concave. Cinq à six foramens entourent les tubercules de droite.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 5
(Pl. XXXIII : 6 et 7)

Matériel : une écaille, CVUL 109 (photos 3, x75,2 et 4, x282).

Provenance : BLN 4, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France). Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : Ce fragment d'écaille d'apparence lisse, semble couvert d'émail avec sa surface ponctuée de gros foramens (Pl. XXXIII : 6). Sur la tranche, on voit deux odontodes constitués de dentine qui a un aspect fibreux. A plus fort grandissement (Pl. XXXIII : 7), la couverture d'émail descend et couvre la partie supérieur du foramen. Ce dispositif était considéré comme un critère de distinction entre les Porolépiformes et les Ostéolépiformes.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 6
(Pl. XXXIII : 8)

Matériel : une écaille, CVUL 110 (photos 6, x46 et zoom, x368).

Provenance : BLN 4, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir, Boulonnais (France). Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure).

Description et discussion : Ce fragment d'écaille est couvert de tubercules presque jointifs. Un grandissement montre l'allure en fer-à-cheval de l'un d'eux. De forme ogivale, la partie centrale est légèrement concave et encadrée par des bords inclinés.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 7
(Pl. XXXIV : 1 et 2)

Matériel : un os dentigère, MNHN, MCD 188 (photos 125, x45 et 124, x45).

Provenance : MCD 5, Tafilalet (Maroc) ; Famennien supérieur, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera.*

Description et discussion : Auparavant indéterminé (Derycke, 1992, pl. III : 12), cet ichthyolithe pourrait constituer un denticule branchial de Sarcoptérygien. Constitué de deux rangées de denticules (une de cinq et une de six), tous concaves du même côté, il montre une base épaisse dont la limite est soulignée par de petits foramens.

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 8
(Pl. XXXIV : 3-7)

Matériel : deux os, MNHN, ARD 189-50 (photos 15, x1175 et 14, x488) et ARD 189-51 (photos 16, x35 et 17, x1175).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Le fragment d'os pair ARD 189-50 est concave et montre une série de rides parallèles et des denticules très acérés. Les rides sont parcourues de ridules (Pl. XXXIV : 3) assez longues et en quinconce.

L'os ARD 189-51 (Pl. XXXIV : 6, 7) est plus complet. Il est constitué d'une partie interne sous la forme d'une lame (arrière plan en haut) puis de deux zones : une plane en éventail et une concave avec des rides curvilignes dont l'ornementation montre des ridules moins longues (Pl. XXXIV : 7).

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 9
(Pl. XXXV : 1)

Matériel : une écaille, MNHN, ARD 189-52 (photo 9, x31,7).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : C'est une écaille présentant des rides concentriques espacées. Des rides courtes les relient entre elles. Les espaces intermédiaires sont occupés par de l'os. Il semble que ce soit un fragment d'écaille de Rhizodonte (Turner, comm. orale).

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 10
(Pl. XXXV : 2-4)

Matériel : une dent, CVUL-111 (photo 12, x128) et CVUL-112 (photos 14, x91 et 15, x436).

Provenance : CVUL-111, BLN 3, entrée SW de la carrière du Griset, Boulonnais (France) ; Frasnien inférieur, Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie inférieure). CVUL-112, BLN 9, carrière de La Parisienne, Boulonnais (France) ; Frasnien, Formation de Ferques, Membre de La Parisienne, partie supérieure du niveau à *Hexagonaria*, zone de Conodontes à *Polygnathus asymmetricus* (partie supérieure).

Description et discussion : Ce fragment de dent CVUL-111 présente des rides ornées de ridules disposées en chevrons un peu comme chez *Onychodus* sp. (Smith, 1989, fig. 4c, p. 103), avec ici un grandissement moindre. La cavité pulpaire est réduite car les parois sont épaisses. La dent CVUL-112 (Pl. XXXV : 3) est ployée avec sa concavité tournée vers le haut ; l'ornementation est la même que sur le spécimen précédent, bien que plus ressérée (Pl. XXXV : 4).

Sarcopterygii gen. et sp. indet. 11
(Pl. XXXV : 5-7)

Matériel : trois plaquettes, MNHN, ARD 189-53 (photo 5, x106), ARD 189-54 (photo 1, x80,8) et ARD 189-55 (photo 6, x102).

Provenance : ARD 189, Trou de Versailles ou carrière à Roc, Rance (Belgique) ; base du Famennien, zone de Conodontes à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne).

Description et discussion : Trois plaques triangulaires portent de nombreux denticules sur leur pourtour et au centre. Ils sont effilés sur l'os ARD 189-53 (Pl. XXXV : 5) et plus trapus sur les deux autres os (Pl. XXXV : 6, 7). Après comparaison avec du matériel inédit, il pourrait s'agir de vomers de Sarcopterygii.

TROISIÈME PARTIE

CONTEXTE GÉOLOGIQUE

I. CADRE GEOLOGIQUE

A. DISPOSITIF STRUCTURAL

Les affleurements paléozoïques compris entre la Manche et le Rhin, qui constituent la zone d'investigation, sont structurés suivant une succession d'antiformes et de synformes de direction Est-Ouest correspondant aux directions hercyniennes (Matte, 1986). On distingue du Sud vers le Nord : l'Allochtone Ardennais (incluant la Synforme de Dinant) qui chevauche vers le Nord, le Parautochtone Brabançon (dont l'avant-fosse molassique correspond à la Synforme de Namur) (Mansy & Meilliez, 1990) et ceci à la faveur d'un accident majeur appelé la Faille du Midi (Gosselet, 1888, Fig. 48). La Synforme de Dinant comprend l'Auge Dinantaise, le Condroz et son prolongement en Avesnois. La Synforme de Namur coincée entre le Massif du Brabant et la Synforme de Dinant s'étend du SW de Liège au Boulonnais, elle est constituée de trois parties (Fig. 49) : l'Auge Hennuyère ou partie occidentale du Bord Nord, la partie orientale du Bord Nord et le Bord Sud (Paproth *et al.*, 1983a).

La disposition dissymétrique des affleurements par rapport à la Faille du Midi reflète la complexité de leur mise en place. Ainsi, le Dévonien inférieur n'est présent que dans l'Allochtone. Le Paléozoïque inférieur affleure au niveau des Massifs du Brabant, de Stavelot et de Rocroi. Les affleurements de calcaires carbonifères, du Dévonien moyen et supérieur et les niveaux houillers suivent les directions hercyniennes (Khatir, 1990).

Les localités étudiées se répartissent de part et d'autre de la Faille du Midi. Ainsi Rance (Famennien basal), Dinant (Famennien et Tournaisien) et Modave (Famennien, Tournaisien, Viséen) appartiennent à l'Allochtone Ardennais alors que les affleurements du Boulonnais (Givétien supérieur, Frasnien) et Seilles (Namurien) font partie du Parautochtone Brabançon.

B. CONTEXTE GEODYNAMIQUE

Le dispositif structural constitue l'héritage d'une structuration calédonienne, suivie d'une extension varisque à laquelle fait suite une compression varisque (Meilliez *et al.*, 1991).

Jusqu'alors considéré comme transporté passivement (Bless *et al.*, 1982 ; Raoult, 1986 ; Raoult & Meilliez, 1987 ; Paproth *et al.*, 1983a), l'Allochtone Ardennais est maintenant représenté avec un écaillage intense se mettant en place de manière concomitante avec son transport (Khatir *et al.*, 1992).

A la suite d'études conduites en Avesnois (Khatir, 1990) et en vallée de la Meuse (Meilliez, 1989), de nouvelles coupes synthétiques de l'Ardenne ont été proposées (Khatir *et al.*, 1991). L'Allochtone se déplace sur un substratum en blocs basculés qui constituent les terrains d'une distension varisque précédant la compression. C'est un modèle de raccourcissement d'un avant-pays accompagné d'une déformation qui s'amortit vers le Nord (Khatir *et al.*, 1992).

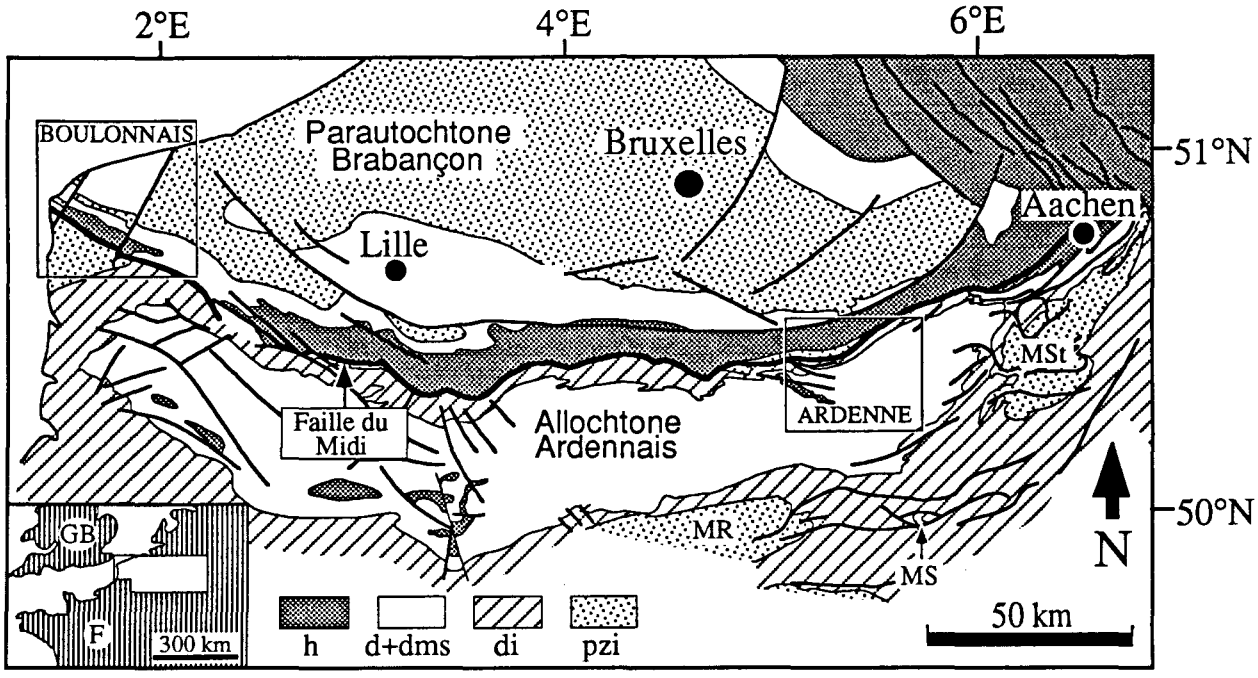


Fig. 48 - Carte géologique du Nord de la France et du Sud de la Belgique (Khatir *et al.*, 1992). h : Houiller, d+dms : Dinantien, Dévonien moyen et supérieur, di : Dévonien inférieur, pzi : Paléozoïque inférieur. MSt : Massif de Stavelot, MS : Massif de Serpont, MR : Massif de Rocroi. L'encadré de gauche localise la région étudiée.
Geological map of northern France and southern Belgium (Khatir et al., *1992). h : Coal-Measures, d+dms : Dinantian, Middle and Upper Devonian, di : Lower Devonian, pzi : Lower Palaezoic. MSt : Stavelot Massif, MS : Serpont Massif, MR : Rocroi Massif. The left frame locates the studied region.*

C. LE DEVONIEN SUPERIEUR

1. Chrono- et Biostratigrahie

Le Dévonien franco-belge a longtemps été utilisé comme référence mondiale chronostratigraphique. Quelques-uns des anciens noms définis localement ont été conservés tels que : le Givétien, le Frasnien et le Famennien (Blieck *et al.*, 1988). Une

biozonation des séries allant de l'Emsien au Viséen a été proposée : elle inclue les Conodontes, les Spores, les Foraminifères et les Ostracodes (Bouckaert & Streel *eds*, 1974). En ce qui concerne la limite Givétien/Frasnien, elle est placée depuis 1982 à la première apparition du Conodonte *Ancyrodella rotundiloba rotundiloba* (Sartenaer *ed.*, 1982 ; Bultynck *et al.*, 1983 ; Dusar & Loy, 1986 ; *in* Blieck *et al.*, 1988). La limite inférieure du Frasnien est située au-dessus de la première apparition de *Mesotaxis falsiovalis* (Sandberg, Ziegler & Bultynck, 1989) ; elle commence en même temps que la base inférieure de la zone à *asymmetricus* de l'ancienne zonation (Ziegler, 1971). La base du Famennien est située à l'apparition de *Palmatolepis triangularis* (Sanneman, 1955) [in Ziegler & Sandberg, 1990] dans la coupe de Steinbruch Schmidt, Braunau (Allemagne). Les microfossiles ont abondamment contribué à fixer les limites Frasnien/Famennien et Dévonien/Carbonifère et des essais de corrélation entre les différentes biozonations ont été réalisés (Blieck *et al.*, 1988 ; Dreesen *et al.*, 1986, p. 32).

Les nouvelles zonations de Conodontes (Ziegler & Sandberg, 1984) n'ont pas été appliquées aux répartitions stratigraphiques.

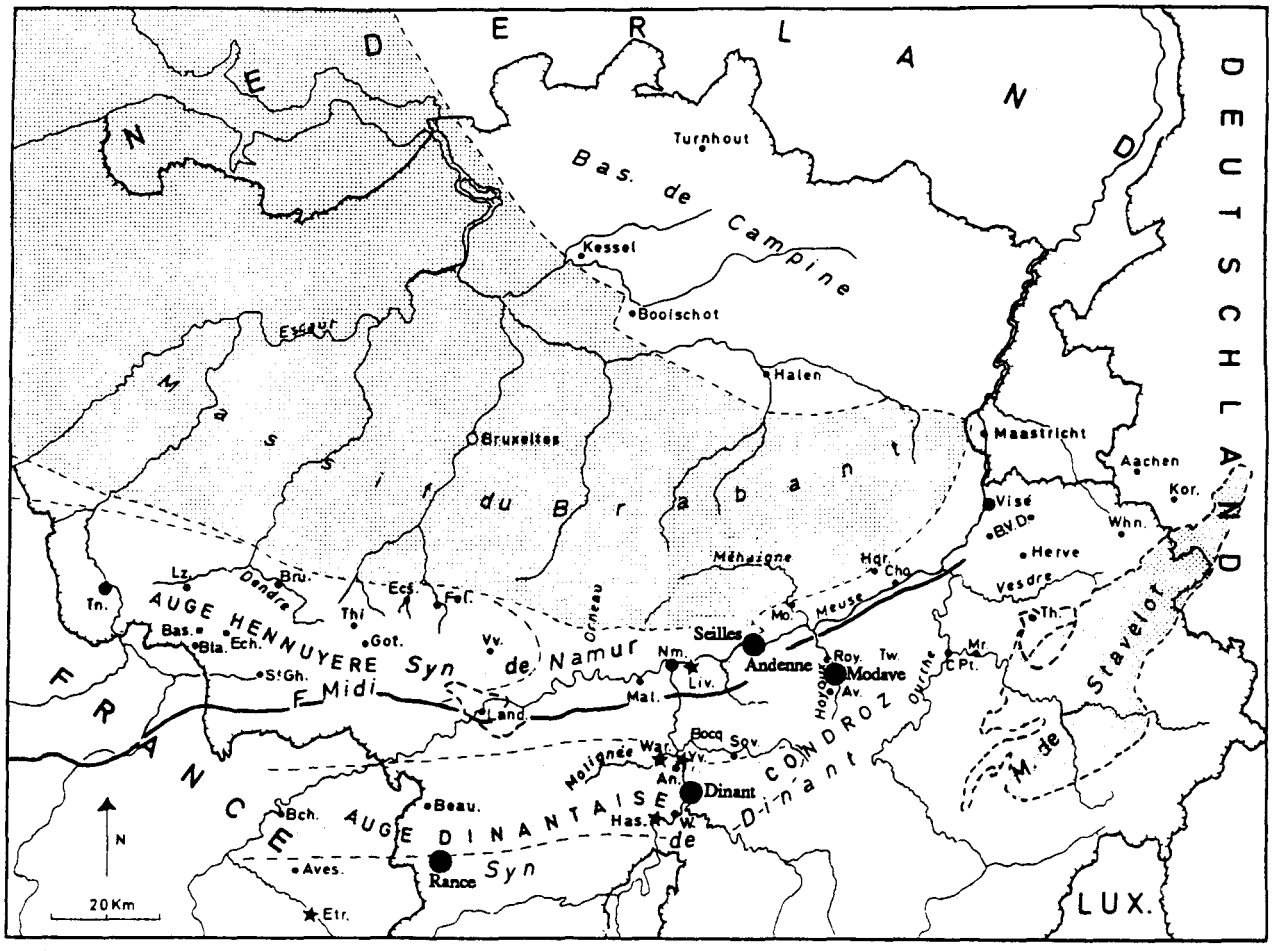


Fig. 49 - Localisation des différents sites étudiés en Belgique sur une carte de Paproth *et al.* (1983a) : Rance, Dinant, Seilles et Modave.
Location of different studied sites in Belgium on a map from Paproth et al. *(1983a) : Rance, Dinant, Seilles et Modave.*

2. Lithostratigraphie

Les faciès dévoniens du Boulonnais sont interprétés comme appartenant à un cycle sédimentaire classique sur une plate-forme (Lethiers, 1982 *in* Brice, 1988a).

Le Dévonien supérieur en Ardenne-Brabant correspond à une période au cours de laquelle les faciès sont latéralement très différenciés, passant de domaines carbonatés (récifs et lagunes) à des dépôts argileux plus ou moins confinés.

Durant le Famennien, la plate-forme est de profondeur variable et une barre sableuse (Psammites du Condroz) occupe sa frange littorale. Le Famennien de Belgique représente une mégaséquence régressive entre deux séquences carbonatées transgressives que sont le Frasnien et le Dinantien (Thorez & Dreesen, 1986).

3. Paléoenvironnement

Dans le Boulonnais (France), les milieux sont détaillés par formation. Ainsi, le haut de la Formation du Blacourt montre une tendance au maintien en zone infratidale par suite d'une ouverture progressive du bassin (Pelhâte et Poncet, 1988). Cette formation s'est mise en place sous un climat continental chaud et humide (Chamley, 1988). Un milieu marin franc plus ouvert que celui de la Formation de Blacourt caractérise la Formation de Beaulieu surtout dans sa partie moyenne. Sa partie inférieure concorde avec un environnement littoral peu profond (Jacobson, 1979 *in* Brice, 1988a) et la partie supérieure du Membre des Noces montre un niveau récifal. L'environnement sédimentaire de la Formation de Ferques ressemble à celui de la Formation de Blacourt ; ses caractères lithologiques et taphonomiques suggérent un milieu marin peu profond à énergie variable, parfois assez forte. En conclusion, il s'agit d'un cycle sédimentaire mis en place sur une plate-forme en milieu très ouvert. Plus particulièrement, la Formation de Beaulieu correspond à un milieu marin franc à salinité normale et à un maximum de la transgression (Lethiers, 1982, *in* Brice, 1988).

En Belgique, les biofaciès à Conodontes reflètent les différentes conditions écologiques du Dévonien supérieur. Leur distribution est une réponse aux fluctuations environnementales causées par un rivage progradant (Dreesen *et al.*, 1986).

Par rapport au modèle de biofaciès à Conodontes développé dans l'ouest des Etats-Unis, interviennent en Belgique différents facteurs tels que l'érosion des lithofaciès plus anciens au cours de la régression, le plissement régional et le charriage. Les biofaciès mélangés à Conodontes résultent de processus sédimentologiques variés comme des vagues de tempête, des courants tidaux, des flux turbiditiques et des phases transgressives de courte durée (en relation avec la tectonique synsédimentaire) (Dreesen *et al.*, 1986).

La présence de niveaux oolithiques ferrugineux constitue un caractère sédimentologique et biostratigraphique particulier du Famennien de l'Ardenne. Ces couches, reportées sur un tableau (Dreesen, 1982), marquent des événements stratigraphiques correspondant à des dépôts condensés qui se retrouvent sur plusieurs dizaines de kilomètres entre les Synformes de Dinant et de la Vesdre (Dreesen *et al.*, 1986). La formation des couches ferrugineuses oolithiques en Ardenne pendant le Famennien inférieur précoce et tardif, est accompagnée ou précédée par un hiatus ou une lacune de dépôt qui correspond, d'après les zones de Conodontes, à une tranche de temps d'au maximum 0,5 à 1 Ma (Dreesen, 1982, 1984 *in* Dreesen *et al.*, 1986). D'autre part, l'interprétation environnementale des niveaux à oolithes ferrugineuses est discutée. La plus grande concentration de roches ferrugineuses oolithiques de la moitié inférieure du Famennien peut indiquer le début de la régression mondiale d'origine glacio-eustatique possible (Caputo, 1985 ; Streel, 1986 *in* Dreesen, 1989). Chaque niveau représente une palette d'événements érosionnels, de condensation, de non-dépôt et de transport (Dreesen, 1989). De plus, une activité volcanique est présente pendant cette période.

Dreesen (1989) insiste sur le synchronisme des roches ferrugineuses avec une activité tectonique synsédimentaire. Par contre, il exclut une origine latéritique du fer puisque les conditions climatiques étaient semi-arides (Paproth *et al.*, 1986).

D. LE DINANTIEN

1. Chrono- et Biostratigraphie

Le Dinantien du Boulonnais n'ayant pas été abordé, je n'en détaillerai pas les caractéristiques.

La limite inférieure du Carbonifère ou du Mississippien concorde avec l'apparition de *Siphonodella sulcata.*

Le Mississippien inférieur inclut le Kinderhookien et l'Osagéen. Le sommet du Kinderhookien en Amérique du Nord est défini par l'extinction du genre *Siphonodella* et représente une importante rupture biostratigraphique mondiale. Puis le début de l'Osagéen coïncide avec l'apparition de *Gnathodus typicus*. Comme pour la zonation standard du Dévonien supérieur fondée sur *Palmatolepis*, celle du Carbonifère inférieur fondée sur *Siphonodella* ne s'applique qu'en milieu de mer ouverte, loin des côtes, c'est-à-dire en milieu pélagique à hémipélagique. Pour les roches du Dinantien de la Belgique, les conodontes tournaisiens sont sur le plateau continental *Clydagnathus* et *Patrognathus*, et dans le bassin *Siphonodella* et *Protognathodus* (Dreesen *et al.*, 1986). Donc, en ce qui concerne les assemblages de Conodontes en Belgique, plus que des chronozones, il faut considérer des biofaciès, voire des multibiofaciès (Groessens, 1974).

A la suite de la période régressive du Famennien, le Dinantien se caractérise par des transgressions progressant autour du Massif du Brabant septentrional. Ces transgressions sont accompagnées d'importants changements de mégafaciès et de modifications notables du provincialisme des faunes (Paproth *et al.*, 1983a).

En Belgique, où il est bien exposé, le Dinantien, terme désignant l'ensemble Tournaisien et Viséen, est étudié depuis de nombreuses années. Une synthèse abondamment documentée à laquelle je me réfère constamment, a été publiée par Paproth *et al.* (1983a). Les corrélations sont fondées sur les Foraminifères et les Conodontes auxquels il faut ajouter des fossiles guides tels que les Spores, les Acritarches, les Algues, les Coraux, les Céphalopodes, les Trilobites et les Brachiopodes.

La série du Tournaisien est subdivisée en deux étages belges : l'Hastarien et l'Ivorien. L'Hastarien est caractérisé par la zone de Conodontes à *Siphonodella* (Cc1), tandis que l'Ivorien comprend les zones de Conodontes à *Polygnathus communis carina* (Cc2) et à *Scaliognathus anchoralis* (Cc3).

Le Moliniacien, le Livien et le Warnantien constituent la série du Viséen. La première zone de Conodontes viséens à *Mestognathus* (M) et *Gnathodus homopunctatus* (Cc4) et une faune de Foraminifères viséenne primitive *Eoparastafella* (Cf4) sont symptomatiques du Moliniacien. Le Livien, quant à lui, est caractérisé par la zone à *Koskinotextularia* et *Pojarkovella nibelis* (Cf5) et le Warnantien se caractérise par la zone à *Neoarchaediscus* (Cf6) et correspond à l'apogée des faunes viséennes de Foraminifères, Coraux, Brachiopodes et Mollusques.

2. Lithostratigraphie

Au cours des différentes étapes de la transgression dinantienne, les carbonates vont dominer aux dépens des sédiments détritiques terrigènes qui vont diminuer.

La nomenclature des formations est celle qui a été développée par Groessens (1973, 1975) et complétée par Paproth *et al.* (1983a).

Les symboles tels que Tnxa et Vxa indiquent soit des formations soit des biozones. Ils ont été conservés car ils constituaient parfois la seule information disponible sur les échantillons mais la biostratigraphie utilise des symboles différents (Loboziak, comm. orale).

Les bases des séquences transgressives du Tournaisien et du Viséen correspondent à d'importants changements paléobiologiques et ont été choisies comme bases d'étage. Trois séquences principales constituent la transgression tournaisienne et produisent des faciès crinoïdiques ou waulsortiens.

La première séquence ("uppermost" Fa2c-Tn1b) se caractérise par des faunes eurasiatiques abondantes dans la partie inférieure (Strunien qui appartient au Dévonien

supérieur), rare et endémique dans la partie supérieure (Formations d'Avesnelles et d'Hastière). La deuxième séquence (Tn2a-Tn2b) est caractérisée par des faunes eurasiatiques endémiques. Enfin, lors de la troisième séquence (Tn2c-Tn3) interviennent des changements dans les populations de Foraminifères indiquant la fin des affinités clairement eurasiatiques et un endémisme évident alors que ce n'est pas le cas pour les autres groupes d'invertébrés (Paproth *et al.*, 1983a).

Le Tournaisien supérieur (Tn3c supérieur, zone à *Scaliognathus anchoralis*) voit le développement des récifs waulsortiens (Conil, 1973).

La transgression viséenne a développé au cours de ses quatre étapes majeures essentiellement des faciès oolithique, algaire, rythmique (avec des Stromatolites) et évaporitique.

La première séquence (V1-V2a) a donné une très grande diversité de biofaciès et correspond au retour des faunes eurasiatiques. La deuxième séquence (V2b-V3a) voit des incursions répétitives de faunes marines dans un environnement peu profond qui périodiquement a été défavorable à la vie animale ; elle correspond aux premières faunes viséennes de distribution géographique très large (surtout eurasiatique). Au cours de la troisième séquence (V3b), l'environnement a aussi été peu favorable à la vie animale, de manière périodique, avec des faciès rythmiques et la présence répétée de faunes de dépôts marins peu profonds. La quatrième séquence (V3c) marque un changement total de faciès et d'évolution et une épaisseur réduite des sédiments due à la condensation des faciès. C'est un niveau très fossilifère avec une faune benthique endémique dans la partie inférieure et des faunes pélagiques dans la partie supérieure (Paproth *et al.*, 1983a).

Les mouvements tectoniques de grande ampleur accompagnant la transgression viséenne marquent le rétablissement des échanges fauniques entre la Belgique et la Russie, interrompus durant le Tournaisien supérieur (Conil, 1973).

Le faciès carbonaté du Dinantien a une grande étendue puisqu'outre sa présence dans le bassin franco-belge, il est retrouvé en Grande-Bretagne dans les régions de Mendips, de Bristol et le Sud du Pays-de-Galles, jusqu'en Allemagne dans l'Anticlinal de Velbert et en France sous la partie nord du Bassin de Paris (Paproth *et al.*, 1983a).

E. LE NAMURIEN

1. Chrono- et Biostratigraphie

En Belgique, une révision du Silésien -qui regroupe le Namurien et le Westphalien- a été publiée par Paproth *et al.* (1983b). Je me focaliserai sur le Namurien dans lequel ont été retrouvés d'abondants microrestes.

Pour Conil (1973), dans l'établissement de la biozonation intercontinentale, les meilleurs guides du Namurien sont les petits Foraminifères bien que les corrélations avec les stratotypes britanniques du Namurien aient été établies avec les Goniatites. Ces dernières sont de bons marqueurs dans le Namurien inférieur où plusieurs lignées phylogénétiques sont distinguées. Dans l'ensemble, la microfaune marine (Conodontes et Foraminifères) est moins bien développée dans les dépôts belges du Silésien.

La lacune stratigraphique en Belgique entre les séquences du Viséen et du Namurien inclut l'ensemble d'âge Pendleien (premier étage du Namurien, E1) dans la Synforme de Dinant et augmente graduellement dans la Synforme de Namur où elle comprend le E2. La base de l'Arnsbergien, qui constitue le deuxième étage du Namurien, est définie par la première apparition de *Eumorphoceras bisulcatum.*

Dans le Namurien de l'Ouest de l'Europe, trois zones de Foraminifères ont été reconnues. En Belgique, les Foraminifères du calcaire de Tramaka situé entre V3 et E2 (Austin *et al.*, 1974 *in* Paproth *et al.*, 1983b), appartiennent à la zone Cf7. Groessens (1983) a attribué cette formation à E2a.

L'association des Goniatites et des Conodontes -ceux-ci ayant été mentionnés pour la première fois dans le Carbonifère par Demanet (1938 *in* Paproth *et al.*, 1983b)- conduit à une corrélation exacte de la succession des Conodontes avec la zonation standard du Namurien, même si la succession est incomplète (Higgins, 1975 *in* Paproth *et al.*, 1983b).

2. Lithostratigraphie

La limite Viséen-Namurien en Belgique, est lithologiquement bien marquée puisque le Viséen est carbonaté et le Namurien siliciclastique. Ce changement lithologique correspond au hiatus stratigraphique du Pendleien.

Les subdivisions lithostratigraphiques du Silésien sont fondées sur des changements sédimentaires majeurs correspondant à des événements bien décrits.

Deux assises, pouvant être considérées comme des formations, sont distinguées sur des critères lithologiques. Elles constituent les strates du Namurien de Belgique ; il s'agit de "l'Assise de Chokier" sans charbon et de "l'Assise d'Andenne" avec charbon.

La Formation de Chokier est composée de schistes argileux calcaires, de schistes argileux alunifères (ampélites) et de roches siliceuses, contenant une riche faune marine mais sans aucune veine de charbon. Le nom original "d'Ampélite de Chokier" (d'Omalius, 1853) concordait avec "Houiller sans houille" de Dumont (1832) et avec "shales à *Posidoniellas* et Goniatites" de Purves (1881) [*in* Paproth *et al.*, 1983b]. La base de la Formation de Chokier est placée en haut des carbonates dinantiens et correspond à la limite de la lacune stratigraphique d'importance variable.

Il existe un horizon marqueur radioactif découvert dans la séquence siliceuse et retrouvé dans de nombreuses localités dans les Synformes de Dinant et de Namur à quelques mètres sous le sommet des calcaires viséens. Il pourrait constituer un indicateur de terrain pratique dans le repérage de la limite Viséen-Namurien (Ndziba, 1982, inédit).

II. HISTORIQUE DES DÉCOUVERTES DE VERTÉBRÉS

La faune ichthyologique du Dévonien inférieur de l'Artois à l'Ardenne et plus particulièrement la faune d'Hétérostracés, a été revue par Blieck (1982).

Gosselet (1903) signale la découverte de Ptéraspidés dans le terrain "dévonique" du Pas-de-Calais. Dans son mémoire de 1906, Leriche décrit entre autres, les poissons des terrains siluriens et dévoniens du Nord de la France.

Les restes ichthyologiques dans le Dévonien supérieur, le Carbonifère inférieur et le Namurien du Nord de la France au Sud de la Belgique sont nombreux mais souvent sporadiques.

Le plus ancien texte signalant la présence de restes de Poissons dans le Dévonien du Boulonnais, a été publié par Murchison en 1840. Ce cocréateur avec Lonsdale du mot "Dévonien" y signale la découverte par M. Bouchard à Ferques d'une écaille de poisson et d'un "ichthyodorulite". Ces restes ont contribué à l'attribution des niveaux de Ferques au Dévonien jusqu'alors considérés comme étant du Silurien. Ces fossiles n'ont pas été retrouvés comme le signale Dutertre (1929b).

Holonema, trouvé dans le Poudingue de Caffiers, a été présenté à la Société Géologique du Nord par Gosselet en 1888. D'autres restes de Placodermes ont été signalés par Legay (1911) tels que *Ptyctodus* dans les schistes de Beaulieu, zone à *Streptorhynchus elegans*, et *Aspidichthys* dans le calcaire de Ferques (Frasnien).

Les Dipneustes sont aussi représentés puisque d'une part Dutertre (1929a) a décrit *Ganorhynchus rigauxi* découvert dans le calcaire de Ferques (Frasnien moyen) à Beaulieu en 1911, et d'autre part Laverdière (1929) a présenté *Palaedaphus ferquensis* (Frasnien peu précis).

Des écailles de poisson indéterminé ont été mentionnées dans les Psammites de Ste-Godeleine (Famennien) par Pruvost et Delépine (1921).

Plus récemment, Magne (1964) mentionne dans sa thèse des restes phosphatés de poisson dans le Calcaire de la Cédule et dans le Calcaire de Ferques à Caffiers. Sur les planches, il a été possible de reconnaître une écaille d'Actinoptérygien et des écailles d'Acanthodiens. Belles-Isles *et al.* (1987) ont décrit un élément de mâchoire de *Rhynchodus*. Une campagne de prospection a abouti à une synthèse des données ichthyologiques, essentiellement d'âge givétien dans le Boulonnais (Lelièvre *et al.*, 1988).

Palaedaphus devoniensis a été représenté par Van Beneden (1869) en provenance d'Hingeon (Frasnien). En 1874, Barrois signale *Byssacanthus gosseleti* à la base du calcaire de Frasnes. Puis Laverdière (1930) effectue une description d'un autre arthrodire dans le Frasnien de Trélon. Quant à White (1962), il publie un Dipneuste de l'assise d'Hingeon (Frasnien) à Mazy.

Le Famennien constitue aussi un étage riche en ichthyofaune. Ainsi, Leriche (1931) décrit à Modave des restes de Placodermes, de Cochliodontes, de Dipneustes et de Crossoptérygiens. Un Paléoniscoïde nouveau du Famennien inférieur de Fagne a été publié sous le nom de *Stereolepis marginis* Casier (1952) révisé en *Osorioichthys marginis* (Casier, 1954). Des restes de "Poissons" parmi lesquels des écailles d'*Holoptychius* ont été repérés par Schmidt (1976) dans du Famennien. Enfin, Lelièvre (1982) a publié des restes de Placodermes dans le Famennien d'Esneux (Belgique).

Il semble que les terrains carbonifères aient été plus abondamment prospectés et donc apparamment plus prolifiques. Le Carbonifère du Nord de la France a fourni des restes de "poissons" (Leriche, 1908a). Des écailles ont aussi été signalées dans les terrains houillers (Barrois, 1909, 1910 ; Pruvost, 1918, 1919). Au cours d'une étude sur les Ostracodes dinantiens, Crasquin (1984) figure quelques dents de Chondrichthyens.

De Koninck (1878) est un des premiers à avoir décrit une faune ichthyologique dans le Carbonifère de Belgique. Stainier (1893) cite une faune dans le houiller. Le début du siècle dernier voit la publication de quelques restes. Leriche (1908b) décrit des Cochliodontes. La faune du Marbre Noir de Denée a été signalée par Pruvost (1922) puis décrite par Fournier et Pruvost (1928). Par la suite, Demanet (1938, 1941) publie des restes dans le Viséen (V3 supérieur) du Synclinorium de Dinant et dans le Namurien à Bioul (Acanthodiens, Chondrichthyens, Sarcoptérygiens). Ronchesne (1955) mentionne des restes dans le Viséen et le Namurien de la tranchée d'Ocquier.

III. DISPOSITIFS GEOLOGIQUES DES LOCALITES

A. BOULONNAIS

Les niveaux paléozoïques dans le Boulonnais sont étudiés à la faveur de la boutonnière du Massif de Ferques qui constitue le prolongement Ouest du Massif du Brabant et du Synclinorium de Namur appartenant à l'unité Parautochtone. Le Jurassique et le Crétacé reposent en discordance sur le Paléozoïque. Le matériel provient des excavations entre Ferques et Caffiers (Derycke *et al.*, sous presse b), il a été collecté au cours du Palaeontological Association Field meeting en Novembre 1976 par N. Mouravieff.

L'origine des différents échantillons est la suivante :

BLN19 : Formation de Blacourt, Membre de Couderousse, nodules dans une marne grise, tranchée de chemin de fer Caffiers-Ferques (Givétien supérieur, zone à *varcus* , parties moyenne et supérieure).

BLN1, 1II, 1B : Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque,"Calcaire de la Cédule", partie supérieure du chemin SW de la carrière du Banc Noir (Givétien terminal, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie inférieure basale).

BLN3 : Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, entrée SW de la carrière du Griset (Frasnien, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie inférieure).

BLN4 and **5** : Formation de Beaulieu, Membre de Cambresèque, chemin SW à l'entrée de la carrière du Banc Noir (Frasnien, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie inférieure).

BLN20 : Formation de Beaulieu, Membre des Noces supérieur, unité "p", tranchée de chemin de fer Caffiers-Ferques (Frasnien, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie moyenne).

BLN16 : Formation de Ferques, Membre du Bois, carrière du Bois, gros banc à Brachiopodes (Frasnien, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie supérieure).

BLN7-17 : Formation de Ferques, Membre du Bois, carrière de La Parisienne (Frasnien, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie supérieure).

BLN9 : Formation de Ferques, Membre de La Parisienne, niveau supérieur à *Hexagonaria* , carrière de La Parisienne (Frasnien, zone à *Polygnathus asymmetricus*, partie supérieure).

BLN8 : Formation de Ferques, partie supérieure du "Calcaire de Ferques" , Membre de La Parisienne ou Membre Gris, au sommet de la carrière de La Parisienne (non en place) (Frasnien, zones à *Polygnathus asymmetricus* à *Ancyrognathus triangularis*).

BLN10 : Formation de Ferques, couche supérieure terminale de la carrière du Bois près de la carrière de la Briqueterie (Frasnien, zones à *Polygnathus asymmetricus* à *Ancyrognathus triangularis*).

BLN15 : Formation d'Hydrequent, gros banc dolomitique, carrière de la Briqueterie (Frasnien, zone à *Ancyrognathus triangularis*).

H214 : Formation d'Hydrequent, niveau oolithique ferrugineux sous la formation de Ste Godeleine (A. Lefrançois, comm. orale).

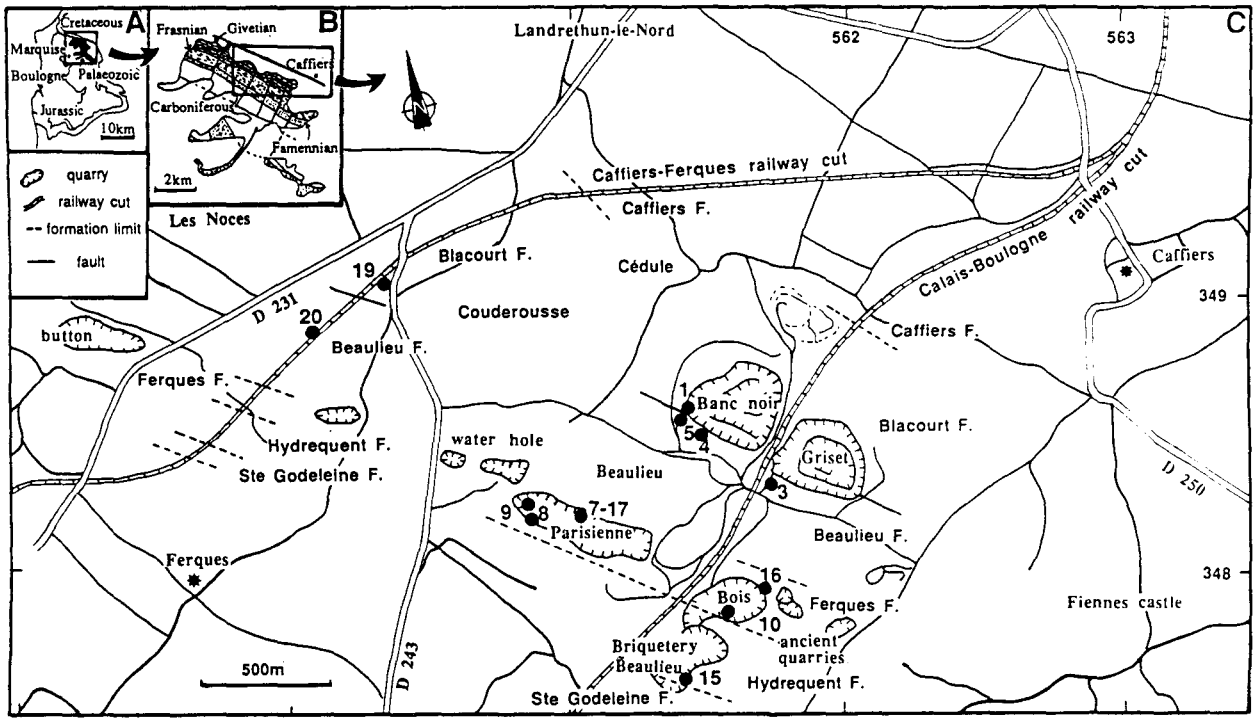
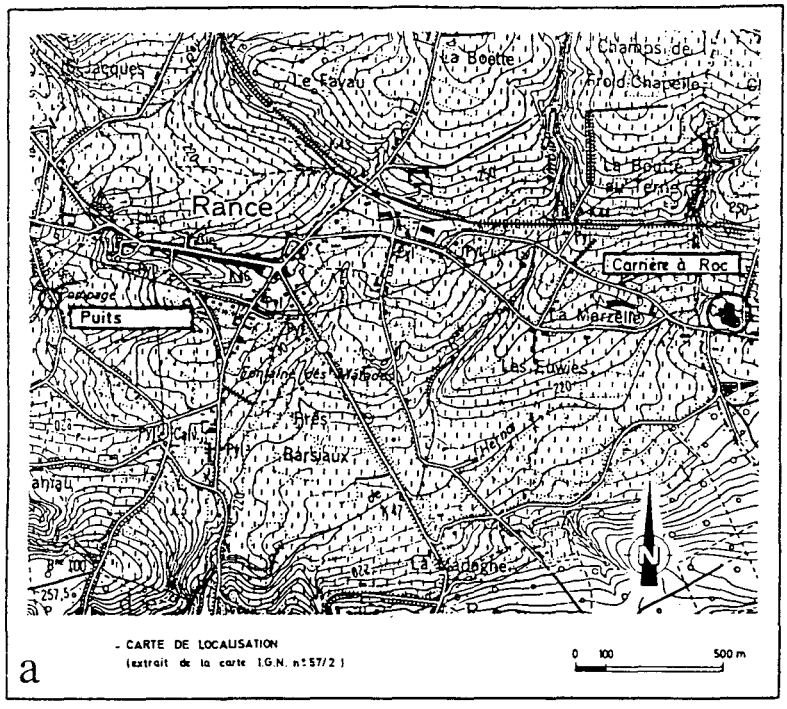


Fig. 50 - Localisation des échantillons des carrières du Boulonnais sur une figure modifiée d'après Brice (1988). A : Boulonnais ; B : Massif paléozoïque de Ferques ; C : échantillons de BLN1 à 20.
Location of samples on a figure modified from Brice (1988). A : Boulonnais ; B : Palaeozoic inlier of Ferques ; C : samples from BLN1 to 20.

B. RANCE

Une étude détaillée de la diffusion du marbre de Rance (Belgique) a été publiée par Groessens (1992). L'exploitation de la carrière à Roc a débuté dans les années 1670 alors que les architectes de Louis XIV avaient choisi ce marbre rouge foncé pour la décoration du château de Versailles. Abandonnée vers 1952, la carrière a été exondée en 1982 pour étude (Biron *et al.*, 1983). C'est à cette occasion qu'un échantillon a été récolté par F. Tourneur et E. Groessens dans le trou de Versailles ou carrière à Roc à Rance dans le Famennien basal. Il a fourni, après attaque acide, outre une faune de Conodontes, de nombreux microrestes de Vertébrés. Ces restes ont été confiés à D. Goujet, du Museum d'Histoire Naturelle de Paris, qui m'a permis de les intégrer dans les travaux de thèse. Il semble qu'aucun Vertébré n'ait été signalé à Rance auparavant.



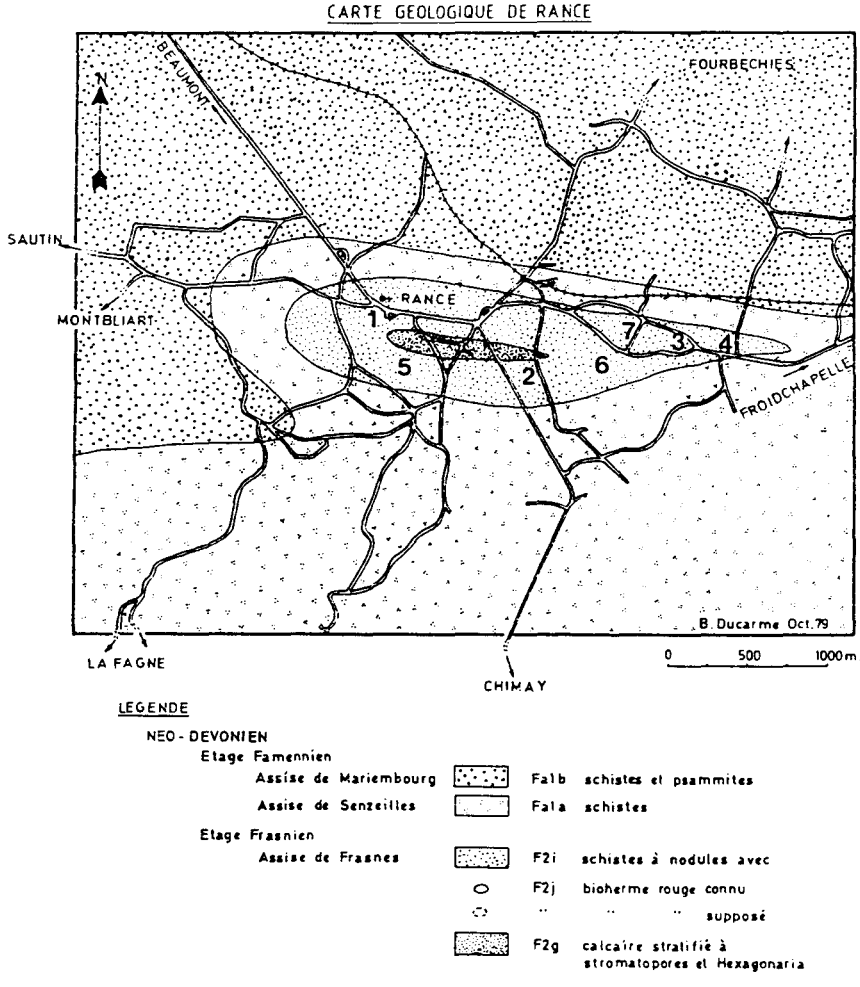


Fig. 51 - a. Localisation de la carrière à Roc de Rance (Belgique) sur une carte IGN (Biron *et al.*, 1983).
b. Carte géologique de Rance (Ducarme, 1980).
a. Location of the Roc quarry in Rance (Belgium) on an IGN map (Biron et al., *1983).*
b. Geological map of Rance (Ducarme, 1980).

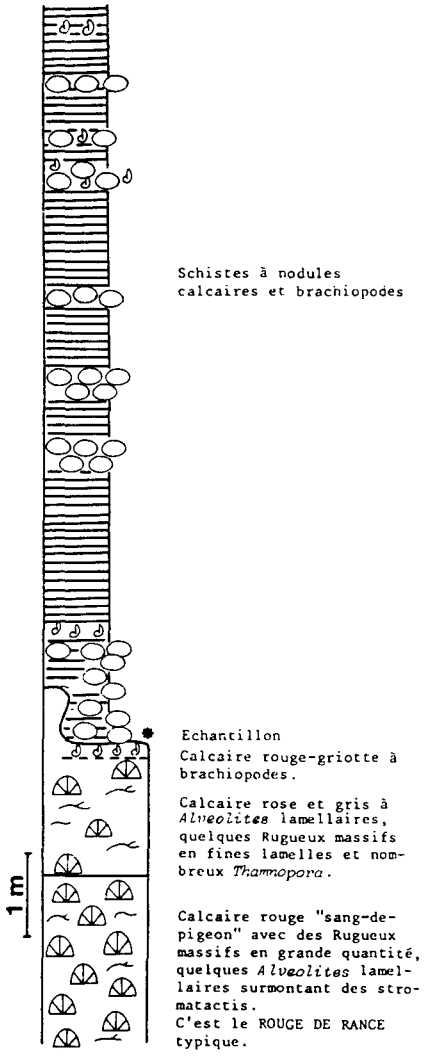


Fig. 52 - Colonne lithologique de la carrière à Roc localisée à Rance (Belgique), 181 Est n°204. L'échantillon, représenté par une étoile, a été prélevé dans un alignement de nodules recouvrant le dernier banc de calcaire rouge récifal riche en Brachiopodes (d'après Biron *et al.*, 1983).
Lithological column of the Roc quarry in Rance (Belgium), 181 Est n°204. The sample, pointed by a star, was taken in a nodules line recovering the last bank of recifal red chalk rich in Brachiopods (after Biron et al., *1983).*

La localité de Rance, appartenant au bord Sud de la Synforme de Dinant, correspond à une voûte anticlinale d'axe E-W. On y trouve des schistes frasniens renfermant des récifs rouges, recouverts par les schistes famenniens. L'absence de F3 de l'assise de Matagne y est notable. Le bioherme de la Carrière à Roc ou Trou de Versailles est situé au n° 4 sur la carte (Fig. 51b) ; il est excentré par rapport à la voûte (Biron *et al.*, 1983). Le prélèvement (ARD 189), repéré par une étoile, a été réalisé dans un alignement de nodules au-dessus du dernier banc de calcaire rouge récifal (Fig. 52). Ce dernier est riche en Brachiopodes.

La faune de Conodontes correspond à la zone à *Palmatolepis triangularis* (partie moyenne) dans le Famennien basal. La partie inférieure de cette zone est donc absente, ce

qui amène Groessens à envisager une lacune stratigraphique juste au-dessus du récif rouge.

Les biofaciès de Conodontes sont à Palmatolépidés (formes pélagiques) et à Icriodidés (formes euphotiques), association caractérisant la base des Schistes de la Famenne en Belgique (Dusar, 1976 ; Dreesen & Houllebergs, 1980 ; Sandberg & Dreesen, 1983 *in* Biron *et al.*, 1983).

L'abondance des *Icriodus* indiquerait une sédimentation condensée non loin de la limite Frasnien-Famennien. Ce dispositif rappelant les niveaux du Kellwasserkalk, pourrait correspondre à l'événement stratigraphique d'ampleur mondiale concomitant avec l'extinction massive de la fin du Frasnien (Biron *et al.*, 1983).

C. DINANT

Le Dinantien de la région de Dinant (Belgique) est l'un des plus complets au monde (Conil, 1973).

Pont-à-Lesse et Viaduc, à Dinant, constituent deux localités inédites (Groessens, comm. orale, Figs. 53, 54).

La localité du Viaduc de Dinant, est située dans la zone faillée de Moniat près du complexe sportif de Dinant (Dreesen *et al.*, 1977). Des sondages ont été effectués avant la construction du viaduc. Sur la rive droite, les piles P1 et P2 correspondent respectivement aux sondages F12-13 et F14-15 (Fig. 54).

Les Conodontes des échantillons prélevés, ARD 180, F12, 2,5 à 5 m, pile 1 ; ARD 181, F13, 29m , pile 1 ; ARD 182, F14, 18 à 22 m, pile 2 et ARD 183, F15, 20 à 28 m, pile 2, donnent un âge Famennien supérieur (Groessens, comm. orale).

Les prélévements ARD 180, ARD 181, ARD 182 et ARD 183 ont été effectués dans des schistes micacés verts à barres de grès et organoclastiques. Les huit mètres correspondant à l'échantillon ARD 183 du sondage 15 montrent en plus des intercalations calcaires. Toutes les couches sont inclinées de 10° (ARD 180, ARD 181), de 15° (ARD 182) et de 37° (ARD 183).

Les échantillons de Pont-à-Lesse (ARD 191) sont datés par Conodontes des zones à *Polygnathus communis carina* à *Scaliognathus anchoralis* correspondant au Tn3 (Tournaisien supérieur, Ivorien).

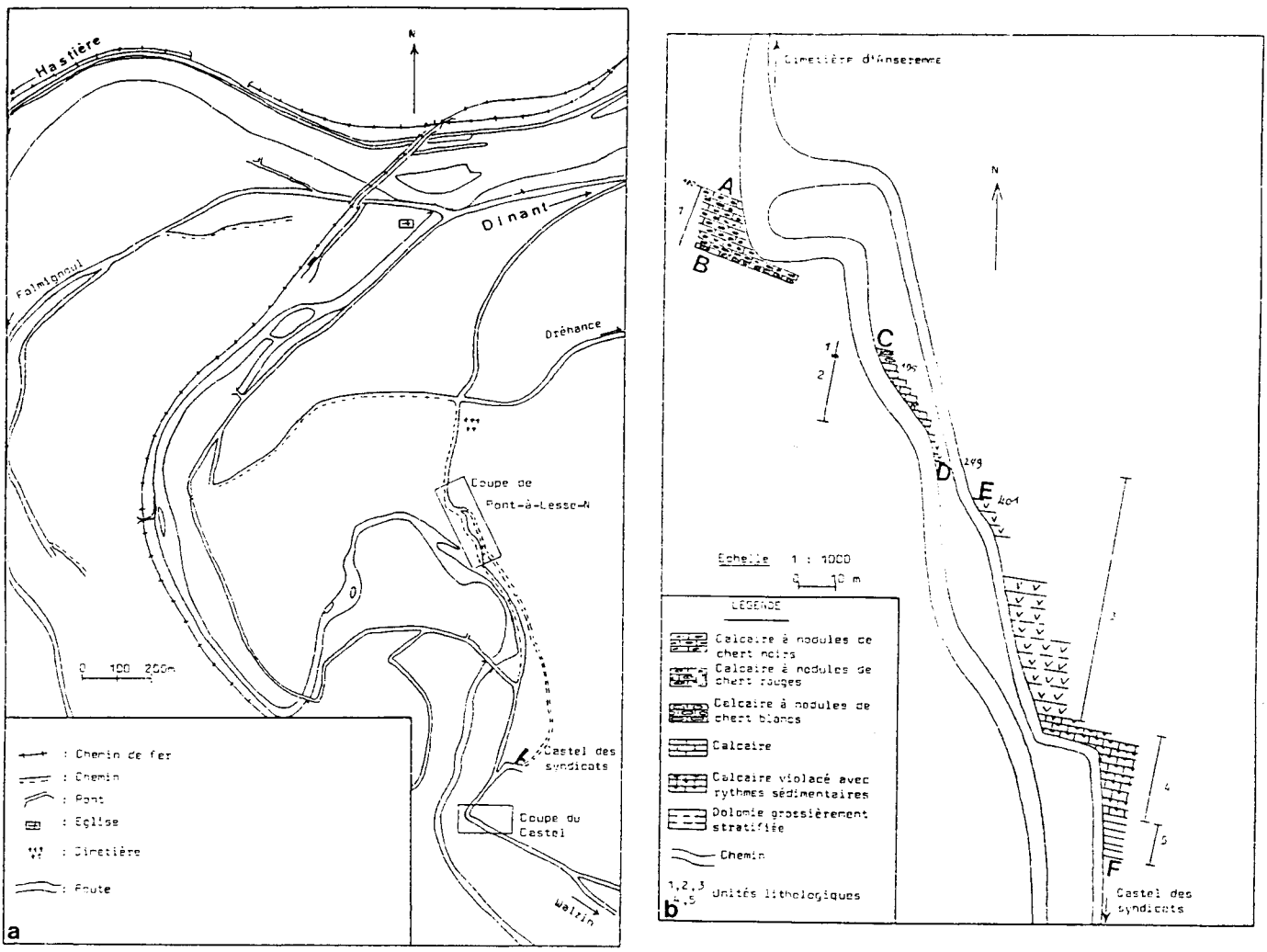


Fig. 53 - a. Localisation de la coupe de Pont-à-Lesse à Dinant (Leclère, 1982, inédit).
b. Coupe de Pont-à-Lesse (Leclère, 1982, inédit).
a. Location of the Pont-à-Lesse cut in Dinant (Leclère, 1982, unpublished).
b. Pont-à-Lesse cut (Leclère, 1982, unpublished).

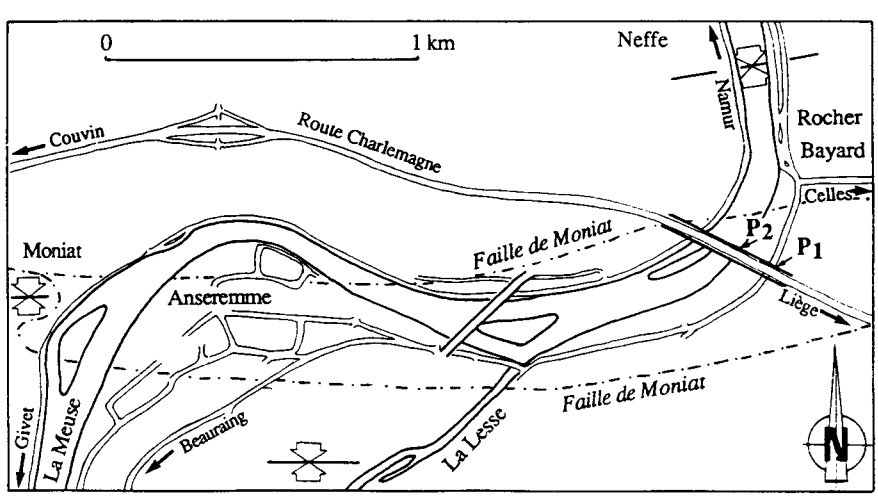


Fig. 54 - Localisation des sondages en rive droite correspondant aux piles P1 (F12-13) et P2 (F14-15) du Viaduc à Dinant (d'après Groessens *in* Dreesen *et al.*, 1977).
Location of boreholes in right river side corresponding to piles P1 (F12-13) and P2 (F14-15) of Viaduc in Dinant (after Groessens in *Dreesen* et al., *1977).*

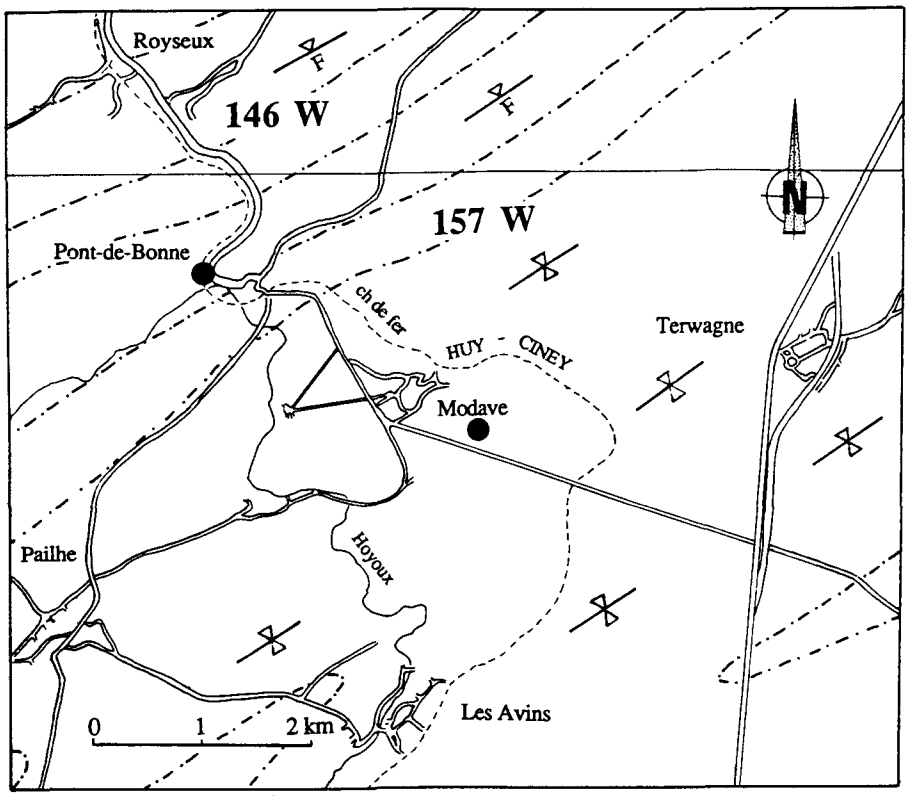


Fig. 55 - Localisations de Pont-de-Bonne et de Modave (d'après Hance, 1985).
Locations of Pont-de-Bonne and Modave (after Hance, 1985).

D. MODAVE

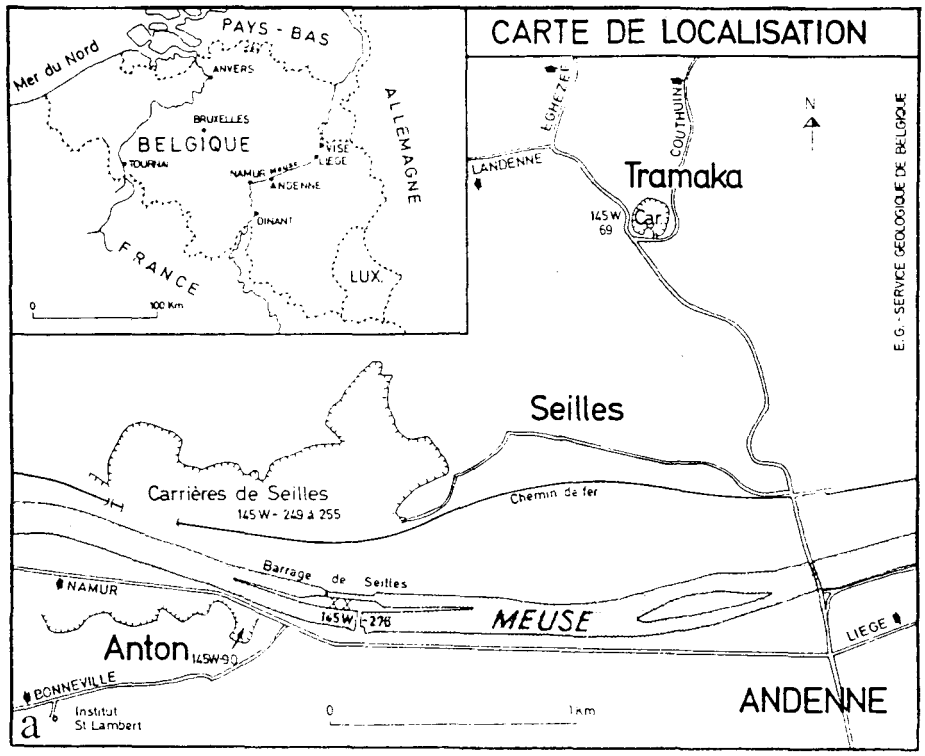
Cette localité correspond à une coupe typique de la marge NE de l'Auge Dinantaise dans la vallée du Hoyoux (Belgique) qui recoupe, du Nord au Sud, les bandes synclinales de Royseux, de Pont-de-Bonne, de Modave, de Terwagne et des Avins (Hance, 1985).

Au cours d'une excursion en 1986, B. Mistiaen a échantillonné aux environs de Modave. Le niveau récolté au sommet de la Formation d'Esneux à Pont-de-Bonne (Fig. 55) datant du Famennien supérieur (Fa2aα, zones à *Palmatolepis rhomboidea* à *P. marginifera*, Bouckaert *et al.*, 1969) est représenté par un calcaire sableux riche en Brachiopodes (subtidal). Il est recouvert par un calcaire noduleux (Formation de Souverain-Pré) comprenant l'horizon oolithique ferrugineux dont la signification dans Fa1b-Fa2b et les implications paléogéographiques sont discutées par Dreesen (1982).

D'autres échantillons ont été prélevés dans le Tournaisien et le Viséen (V1-2, zone à *Mesognathus praebeckmanni-beckmanni*) de Modave. Les prélévements dans le Tournaisien proviennent de la Route d'Ocquier C où la limite entre les deux zones (Tn3c, Tn3c supérieur, zones à *Polygnathus communis carina* et *Scaliognathus anchoralis*) a été repérée dans la Formation de Martinrive (Groessens, 1974, p. 84).

E. SEILLES

La région de Seilles appartient à la partie orientale du Bord Nord de la Synforme de Namur.



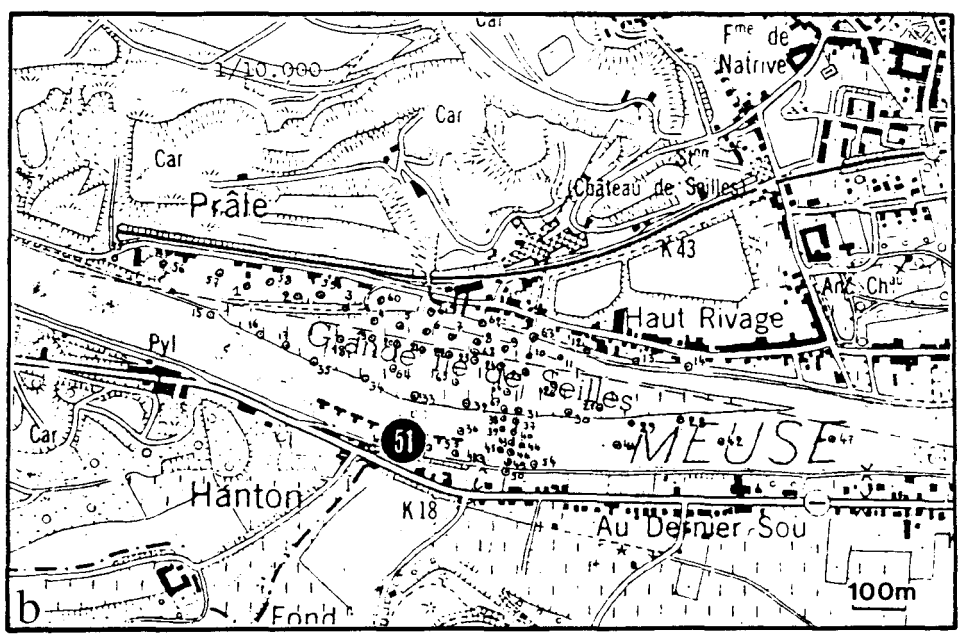
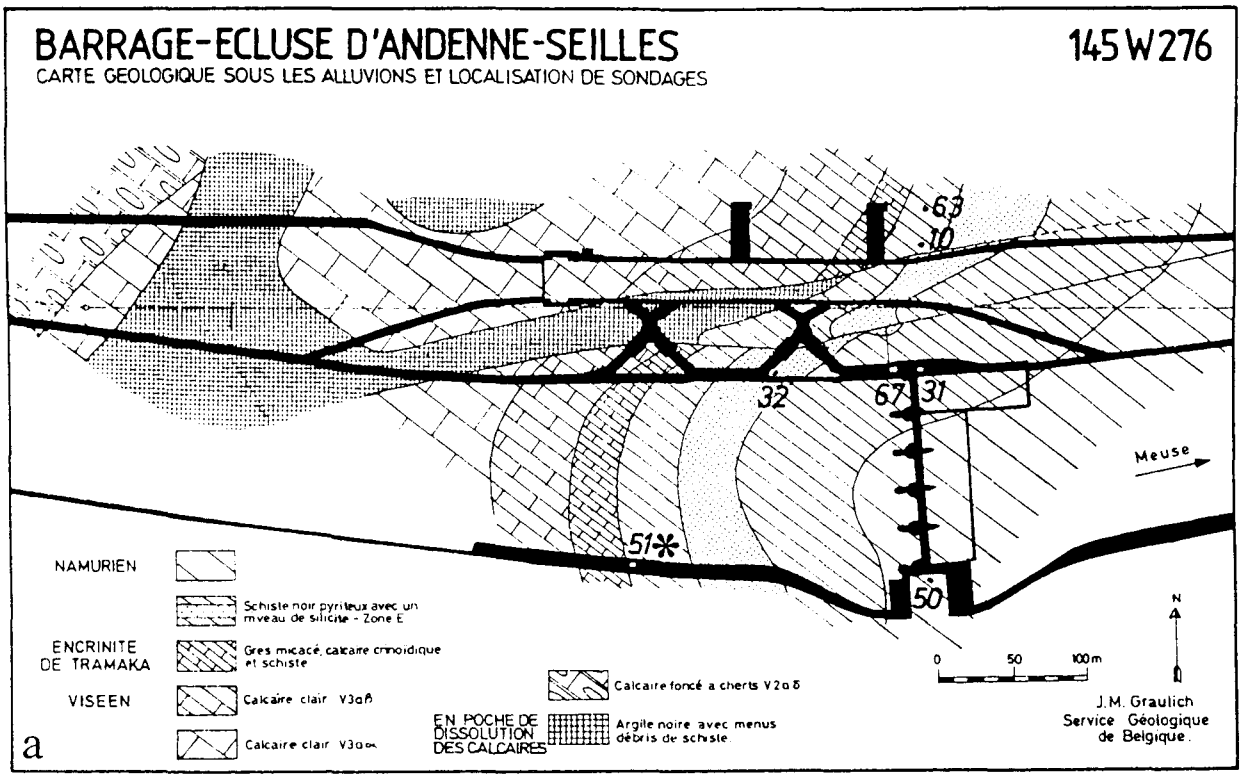


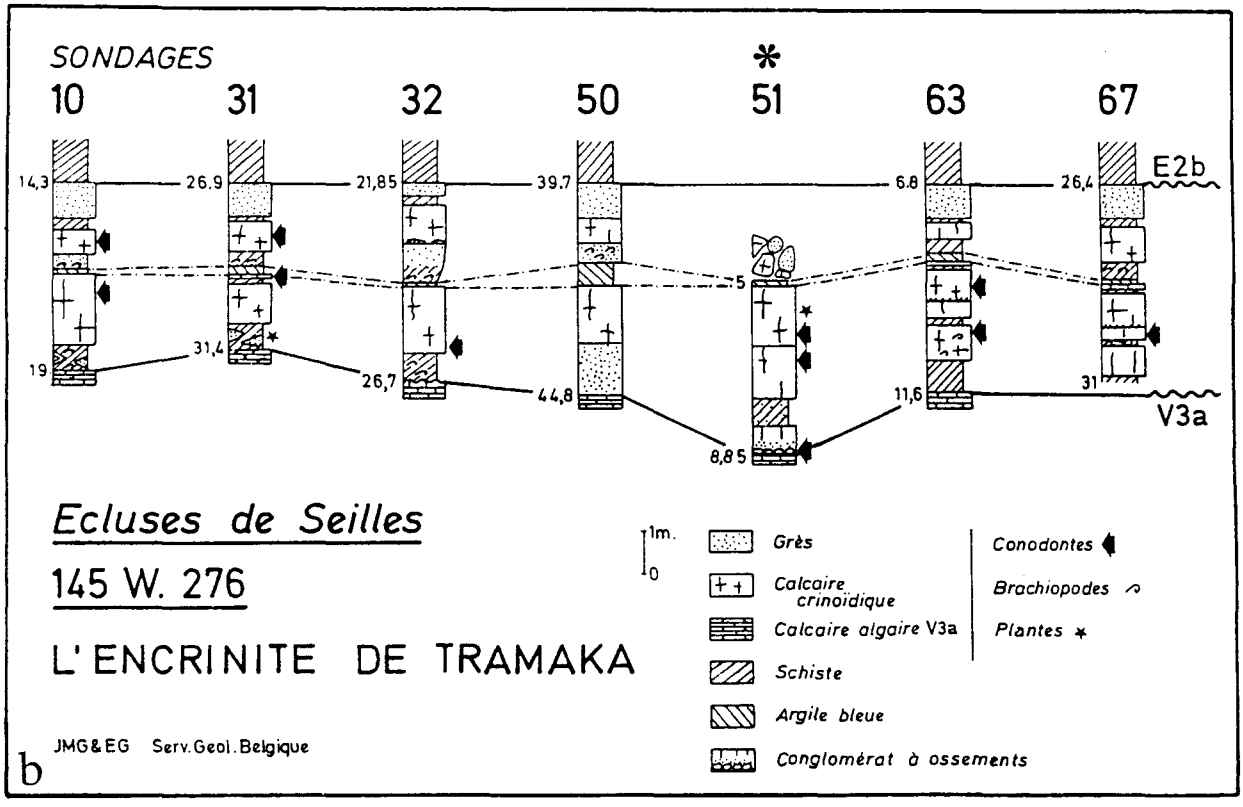
Fig. 56 - a. Carte de localisation de Andenne-Seilles (Groessens, 1983, planche 1, p. 226).
b. Localisation du sondage n° 51 à Andenne-Seilles (Graulich, 1970).
a. Location of Andenne-Seilles (Groessens, 1983, plate 1, p. 226).
b. Location of the borehole n° 51 in Andenne-Seilles (Graulich, 1970).

L'échantillon "S 145 W 276, n°51" a été prélevé au cours d'une campagne de sondages (1970, 1971) réalisés par le Service Géologique de Belgique dans le lit de la Meuse à l'occasion de la construction d'un barrage-écluse à Andenne-Seilles (Fig. 56). Le sondage n° 51 est repéré (Fig. 57a) et la colonne lithologique correspondante est donnée (Fig. 57b) à la base de laquelle se trouve le niveau contenant les ichthyolithes. Ces derniers ont été trouvés dans un conglomérat constitué de cailloux roulés de calcaire et de schiste, à la base de l'Encrinite de Tramaka elle-même formée d'une alternance de calcaire crinoïdique et de grès. L' Encrinite de Tramaka repose en discordance ravinante sur le Calcaire de Seilles-Grands Malades et se trouve surmontée par les schistes namuriens E2b en contact ravinant. L'échantillon ne contenait que des représentants du genre*Cavusgnathus*, considérés comme d'eau peu profonde (Groessens, 1983).

Estimée auparavant comme étant d'âge viséen ("V3 c supérieur"), cette formation a fait l'objet d'une révision. Ainsi, les Foraminifères et les Conodontes ont permis d'établir un âge namurien inférieur (E2a). Cette considération a amené des modifications en terme d'interprétation paléogéographique. D'autre part, la Formation de Tramaka contient de rares Conodontes remaniés d'âge frasnien à tournaisien (Groessens, 1983).

Fig. 57 - a. Carte géologique sous les alluvions et localisation du sondage n° 51 à Andenne-Seilles (Graulich *in* Groessens, 1983, planche 2, p. 231).
b. Colonne lithologique des sondages effectués à Andenne-Seilles. Le sondage n° 51 est repéré par une étoile (Graulich & Groessens *in* Groessens, 1983, planche 3, p. 229).
a. Geological map under alluvions and location of the borehole n° 51 in Andenne-Seilles (Graulich in *Groessens, 1983, plate 2, p. 231).*
b. Lithological column of boreholes made in Andenne-Seilles. The borehole n° 51 is pointed by a star (Graulich & Groessens in *Groessens, 1983, plate 3, p. 229).*





- Figure 57-
voir légende page 179

QUATRIÈME PARTIE

RÉSULTATS

I. BIOSTRATIGRAPHIE

A. RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUES

1. Ichthyolithes du Paléozoïque supérieur du Boulonnais

Tous les groupes de Gnathostomes sont représentés dans le Paléozoïque supérieur du Boulonnais. La partie inférieure de la Formation de Beaulieu et la Formation de Ferques comprennent les niveaux les plus riches en ichthyolithes.

Les Placodermes ont été plus particulièrement étudiés dans le Givétien mais le Frasnien en comporte aussi des représentants (Lelièvre *et al.*,1988).

Les Chondrichthyens, pour la première fois décrits dans le Paléozoïque du Boulonnais, sont plus diversifiés dans la Formation de Ferques. Les Ctenacanthoidea sont représenter par les genres *Ctenacanthus* et *Sphenacanthus*. L'absence des Phoebodontidae au sein de cette super-famille est surprenante car leurs premiers représentants datent au moins de l'Eifélien (Cappetta *et al.*, 1993). Deux représentants des Protacrodontidae ont été identifiés. Les affinités de certains taxa sont à rechercher avec des genres normalement trouvés dans les terrains plus jeunes tels que *Symmorium*, *Sphenacanthus* et *Protacrodus*. Les autres Chondrichthyens, pour la plupart élasmobranche ont été décrits et il semble qu'il y ait des genres nouveaux.

Le groupe des Acanthodiens est peu représenté et peu diversifié. L'abondance des écailles dans un échantillon (BLN 19, Fig. 58) du Givétien supérieur a sans doute une signification paléoenvironnementale : elles pourraient avoir été transporté par un courant et déposées au même endroit par gravité.

Les Actinoptérygiens sont bien représentés en nombre de spécimens surtout dans la Formation de Beaulieu essentiellement sous forme d'écailles. Le genre *Moythomasia* semble avoir été présent du Givétien au Frasnien.

Quelques fragments sporadiques constituent des indices de la présence des Sarcoptérygiens que ce soit dans le Givétien et le Frasnien.

La colonne lithologique du Boulonnais est normalement discontinue comme l'atteste la présence de failles qui limitent les formations définies (Lefrançois *et al.*, 1993).

La liste des échantillons est donnée p. 171 avec l'ancienne zonation de Conodontes non replacée par rapport à la nouvelle zonation (Ziegler & Sandberg, 1990).

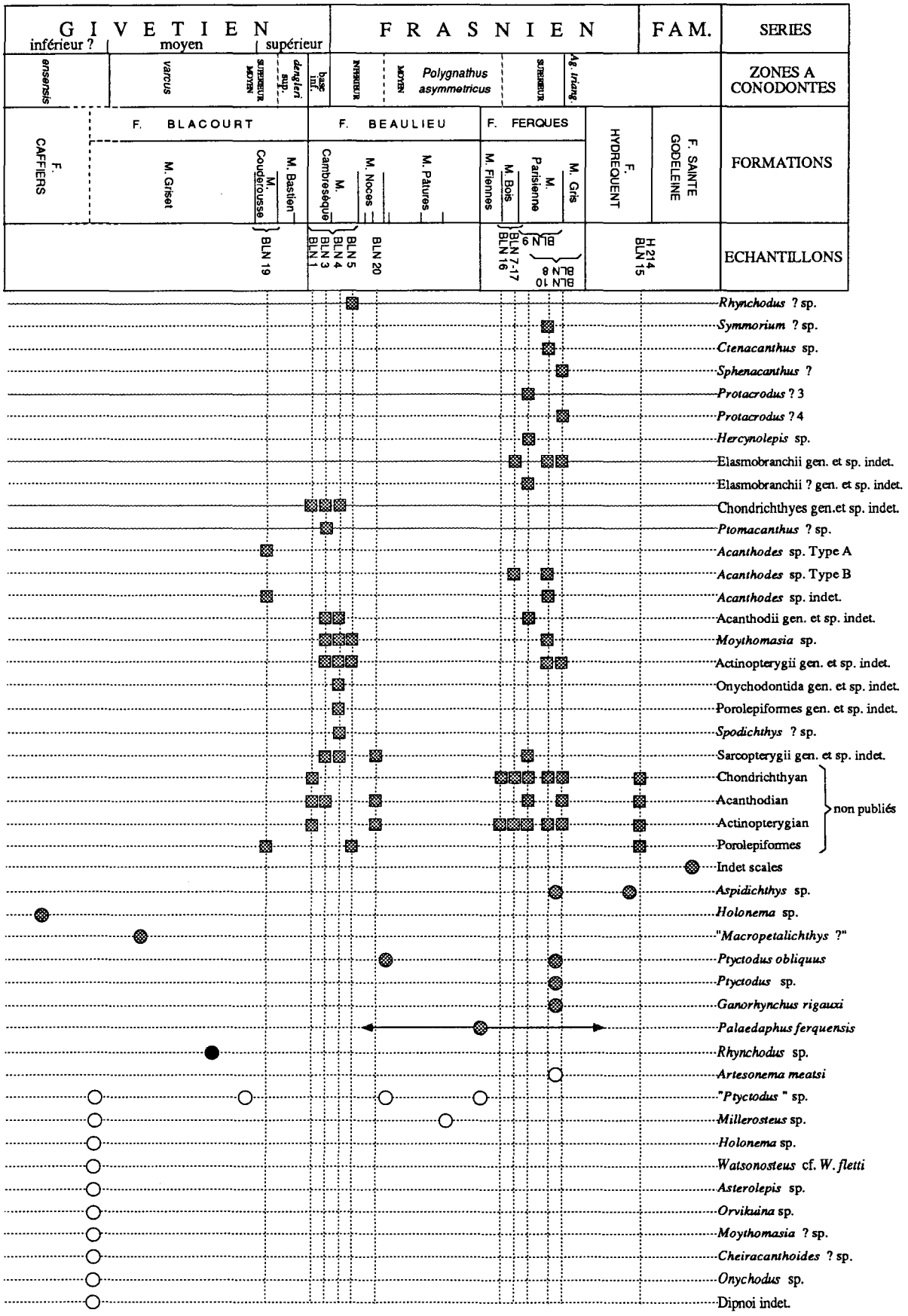


Fig. 58 -Répartition stratigraphique de l'ichthyofaune du Dévonien supérieur du Boulonnais (France) modifiée d'après Derycke *et al.* (sous presse b). Les différents points indiquent la localisation des spécimens cités ou décrits par Dutertre (1930 : cercles gris), Belles-Iles *et al.* (1987 : cercle noir) et Lelièvre *et al.* (1988 : cercles blancs). Mes spécimens sont représentés par des carrés gris.
Stratigraphical range of the Devonian ichthyofauna in the Boulonnais (France) modified after Derycke et al. *(in press b). The different points indicate the location of material considered by Dutertre (1930 : grey circles), Belles-Iles* et al. *(1987 : black circle) and Lelièvre* et al. *(1988 : white circles). My specimens are reported by grey squares.*

2. Ichthyolithes du Paléozoïque supérieur de Belgique (Rance, Modave, Dinant et Seilles)

La biostratigraphie a essentiellement été développée à partir des microrestes de Chondrichthyens pour la première fois décrits dans le Famennien de Belgique. Ce groupe est particulièrement diversifié, en nombre de genres, au Famennien supérieur et au Tournaisien supérieur.

Les Chimaeridae représentés dans mon matériel constitueraient les plus anciens indices de cette famille. Celle des Ctenacanthidae montre de nombreux représentants dans le Namurien. La répartition des Polyacrodontidae est très large puisque des genres ont été trouvés dans le Famennien supérieur et dans le Namurien. Les étages intermédiaires n'en ont pas dévoilés. Habituellement trouvés dans des niveaux plus jeunes, les *Lissodus* du Famennien pourraient constituer les plus anciens représentants du genre. Les Protacrodontidae constituent la famille la plus représentée au sein des Chondrichthyens. Ils sont essentiellement répartis de part et d'autre de la limite Famennien-Tournaisien. Par contre, il ne semble plus y en avoir dans le Namurien. Les Protacrodontoidea sont repérés pour la première fois dans le Carbonifère inférieur de Belgique. L'ordre des Symmoriida compte quelques représentants presque uniquement dans le Tournaisien supérieur. Les Orodontidae sont mieux représentés dans le Famennien supérieur mais on en trouve aussi dans le Tournaisien supérieur. Ce groupe montre de grandes affinités avec les Protacrodontidae dont il n'est pas toujours facile de les distinguer. Les Petalodontidae n'ont de représentants que dans le Namurien. Un certain nombre de Chondrichthyens nouveaux se répartissent du Famennien au Namurien.

De plus en plus de formes "modernes" se rencontrent dans le Paléozoïque. La limite dévono-carbonifère n'a pas engendré d'extinctions au niveau des familles et super-famille de Chondrichthyens. Ainsi, les Ctenacanthidae, les Phoebodontidae, les Polyacrodontidae, les Protacrodontidae, les Stethacanthidae, les Caseodontoidea et les Orodontidae ont des représentants de part et d'autre de cette limite.

Mis à part *Holmesella equilaterata* ?, les Acanthodiens n'ont été retrouvés que dans le Famennien, la plupart du temps sous forme d'écailles sans ornementation particulière.

Les Actinopterygii sont surtout d'âge famennien. Certains taxa tels que *Elonichthys* sp. cf. *E. denticulatus*, *Gonatodus macrolepis* et *Canobius* ? verraient donc leurs plus anciens représentants dans le matériel de Belgique car ils ont été le plus souvent décrits dans le Carbonifère. Par contre, *Moythomasia* et *Mimia* ont été auparavant enregistrés plus bas stratigraphiquement (Frasnien) que certains de leurs représentants publiés ici. Des indices de présence de Sarcopterygii ont été décelés dans le Famennien et un dans le Namurien.

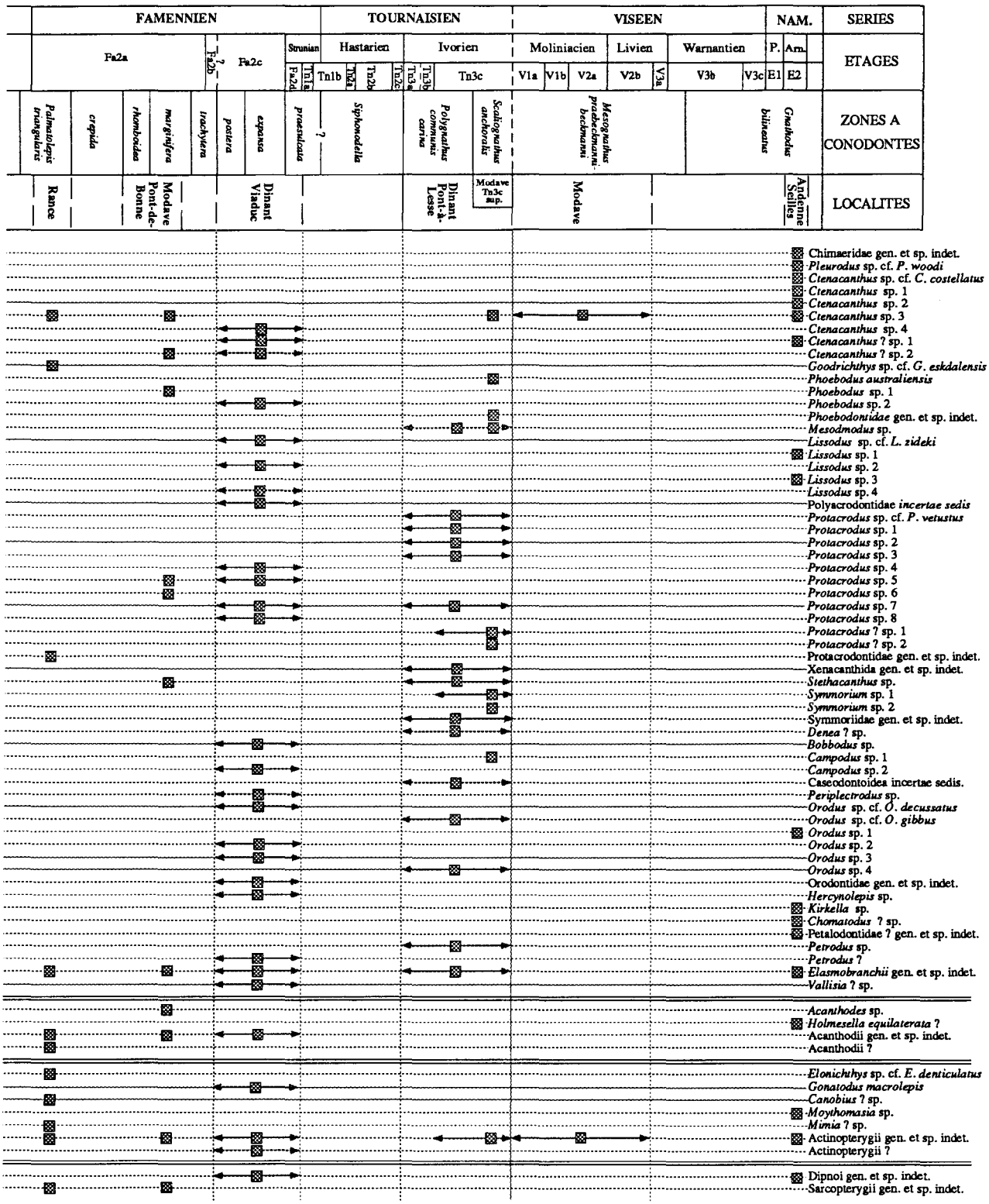


Fig. 59 - Répartition stratigraphique des ichthyolithes du Dévonien supérieur et du Carbonifère inférieur de Belgique.
Stratigraphical range of Upper Devonian and Lower Carboniferous ichthyofauna in Belgium.

B. DATATION D'UN NIVEAU OOLITHIQUE DU DEVONIEN DU BOULONNAIS

La partie supérieure de la Formation d'Hydrequent, un niveau oolithique ferrugineux et lenticulaire a été découvert par A. Lefrançois (Villeneuve d'Ascq). Ce niveau contient des fragments de dents, peut-être de Chondrichthyens. De couleur grise ces fragments très usés, opaques, présentent parfois des rides sur leur surface et en leur centre une petite cavité pulpaire.

Le problème qui m'était posé consistait en la datation de ce niveau à l'aide de la faune, ce qui, étant donné la mauvaise conservation du matériel et son peu de signification car correspondant sans doute à du matériel remanié, était impossible.

Cependant, un échantillon du niveau oolithique ayant été récolté dans les 10 cm sous les premiers bancs de la Formation de Ste Godeleine, replacé sur une colonne lithologique (Loboziak *et al.*, 1983, fig. 2), se situerait dans la zone V à Spores donc d'âge famennien sûr.

La limite du Famennien est située à la base de la zone à *Palmatolepis triangularis* (Clausen *et al.*, 1993). Dans le Boulonnais, elle se retrouverait donc dans la zone Vg des Acritarches ou IVe des Spores, aux environs des bancs 211-213, soit à environ 2,08 m du bas de la Formation de Ste Godeleine (Loboziak *et al.*, 1983, fig. 2).

De nombreux niveaux oolithiques ont été repérés, voire exploités, dans le Famennien de la Synforme de Namur en Belgique (Delmer, 1913 ; Ancion & Van Leckwijck, 1947) mais aussi dans le Famennien de la Synforme de Dinant (Fourmarier, 1906 ; Lohest & Forin, 1897) [*in* Dreesen, 1982]. Des corrélations sur plus de quelques dizaines de kilomètres ont pu être établies et, outre une datation précise de chaque niveau les Conodontes ont prouvé le caractère allochtone des composants. En effet, les biofaciès à Conodontes sont mixtes à Icriodidés, Polygnathidés et Palmatolepidés (Sandberg & Dreesen, 1984 *in* Dreesen, 1989 ; Dreesen *et al.*, 1986). Dreesen (1982) définit un niveau oolithique ferrugineux numéro I, à la limite des zones de Conodontes Middle/Upper *Palmatolepis triangularis*. Il coïncide avec une condensation recouvrant au moins la zone terminal à *Palmatolepis triangularis* et la zone inférieur à *P. crepida*. Sous le niveau oolithique, Dreesen (1982) place un hardground.

Vanguestaine *et al.* (1983), par l'étude de la zonation par Acritarches, proposent des corrélations dans les bassins de Dinant, Namur, Herve et de Campine, à la limite Frasnien supérieur - Famennien inférieur. Ils démontrent que le premier niveau oolithique reconnu par Dreesen dans le "Bassin" de Herve se continue dans le "Bassin" de Namur ; il est daté par les zones à Acritarches Bm et Pw.

Dans le Boulonnais, une sédimentation condensée a déjà été évoquée dans la partie supérieure de la Formation d'Hydrequent (Brice, 1986, 1988). L'absence de Conodontes rend les corrélations difficiles. Replacé dans la colonne lithologique (Loboziak *et al.*, 1983) à 10 cm sous les premiers niveaux de la Formation de Ste Godeleine, le niveau

oolithique est plus haut que celui de Dreesen (1982). Cela pourrait s'expliquer par l'existence de failles au contact des Formations d'Hydrequent et de Ste Godeleine (Lefrançois *et al.*, 1993).

Il s'agirait du premier niveau oolithique signalé dans le Boulonnais et du premier qui ait fourni des éléments de Vertébrés. Un âge correspondant à la zone moyenne à supérieure à *P. triangularis* ne serait pas contradictoire avec les données connues.

C. "BIOEVENTS"

1. Généralités

La limite Frasnien/Famennien définie en Août 1987 à Calgary comme étant la base de la zone inférieure à *Palmatolepis triangularis*, est souvent citée comme synonyme d'extinctions majeures pour les invertébrés (McLaren, 1970, 1982 ; McGhee, 1982, 1989 *in* Long, 1993). Les Vertébrés vont eux aussi subir des extinctions. Ainsi, la fin du Frasnien marque l'extinction de plusieurs familles d'Agnathes dont les seuls représentants actuels sont les Pétromyzontides et les Myxinoïdes. Au cours et à la fin du Frasnien, la plupart des familles de Placodermes s'éteignent ; les quelques survivants disparaîtront à la fin du Dévonien. Les formes marines de Placodermes ont été les plus touchées par l'extinction à la fin du Frasnien et un tiers des survivants ont quitté les environnements marins pour les habitats d'eau douce ou saumâtres. Aucune extinction majeure n'est relevée chez les Ostéichthyens à la fin du Dévonien si ce n'est au niveau de quelques rares groupes et les familles de Chondrichthyens traversent la limite Frasnien/Famennien. A la fin du Dévonien un ordre au sein des Acanthodiens disparaît mais à la fin du Frasnien, aucun taxon au-dessus de la famille n'est affecté [*in* Long, 1993].

2. Facteurs.

Les extinctions massives de la limite Frasnien/Famennien ont été causées pour certains par des changements globaux des niveaux marins, un refroidissement global (Copper, 1987 ; Johnston *et al.*, 1985) et pour d'autres par un impact catastrophique (Playford *et al.* , 1984) [*in* Long, 1993].

3. Exemples.

La limite Frasnien/Famennien est marquée par les niveaux du Kellwasserkalk qui ont été repérés en Allemagne, en Montagne Noire et en République tchèque.

Dans le Boulonnais, la limite Frasnien/Famennien est soulignée par une surface de glissement sous laquelle un niveau phosphaté à oolithes ferrugineuses et à dents de poissons fragmentés a été décrit (voir ci-dessus). Auparavant la partie supérieure du Frasnien était considéré comme présentant une sédimentation condensée (Brice, 1986, 1988). Tous ces indices évoquent l'intervention d'un phénomène peut-être tectonique à la limite Frasnien/Famennien.

Le niveau récolté à Rance est noduleux et surmonte une lacune stratigraphique à la base du Famennien. La sédimentation condensée concorderait avec un événement stratigraphique d'ampleur mondiale.

A Seilles, les ichthyolithes ont été retrouvés dans un conglomérat constitué de cailloux roulés déposés après une lacune de la base du Namurien (E1). La colonne stratigraphique contient des Conodontes remaniés (Groessens, 1983), ce qui semble être le cas aussi pour les ichthyolithes comme l'attestent la présence de Ctenacanthidae, alors que leur répartition s'arrête au Viséen (Cappetta *et al.*, 1993), mais aussi l'aspect très émoussé des grains de quartz agglomérés sur les dents.

4. Conclusion.

La présence d'événements stratigraphiques et tectoniques en Ardenne a certainement influencé l'enregistrement biostratigraphique. Cependant, la limite Dévono-Carbonifère ne semble pas être une période de crise pour les Chondrichthyens tout au moins au rang générique. Cette constatation est en conformité avec ce qui a été observé à plus grande échelle puisqu'il est généralement admis que l'extinction des Placodermes à la fin du Dévonien a facilité l'expansion des Chondrichthyens qui se diversifient au Carbonifère (Long, 1993).

II. TAPHONOMIE

A. BIOCŒNOSES

L'association des groupements de poissons fossiles est relativement constante et il n'est pas rare de trouver des représentants de chaque groupe de Gnathostomes dans les niveaux rencontrés. Ces biocœnoses doivent donc correspondre à des biotopes particuliers même si elles sont fragmentaires. Dans ce contexte, il est tout à fait concevable d'imaginer des relations proies/prédateurs entre les différents groupes.

Alors que dans le Dévonien inférieur des Old Red Sandstones, les assemblages sont caractérisés par la présence concommitante fréquente de Thélodontes, Hétérostracés, Ostéostracés, Acanthodiens et Placodermes, les niveaux du Dévonien supérieur et du

Carbonifère inférieur contiennent généralement des Chondrichthyens, des Acanthodiens, des Actinoptérygiens et des Sarcoptérygiens comme c'est le cas par exemple de la faune d'Iran (Janvier *et al.*, 1977).

Dans le Dévonien du Boulonnais (France), les Placodermes, les Chondrichthyens, les Acanthodiens, les Actinoptérygiens et les Sarcoptérygiens ont laissé des microrestes ; ainsi, tous les groupes de Gnathostomes sont présents.

C'est la première fois que des Chondrichthyens famenniens sont décrits en Belgique. Outre ce groupe, les assemblages de Rance, Modave et Dinant (Viaduc) sont composés d'Acanthodiens, d'Actinoptérygiens et de Sarcoptérygiens.

Le Tournaisien supérieur de Dinant (Pont-à-Lesse) et de Modave contient essentiellement des Chondrichthyens et des Actinoptérygiens. Les niveaux viséens sont très pauvres par opposition au Namurien où la diversité en groupe se rétablit.

B. PALEOENVIRONNEMENTS

1. Boulonnais

Les formations du Boulonnais sont célèbres pour leur abondante faune marine d'invertébrés (Brice, 1988b). Quatre unités lithologiques parmi les six définies dans le Dévonien de Ferques ont donné des faunes de Vertébrés.

La Formation de Blacourt est interprétée comme un dépôt de plate-forme. L'échantillon qui a été prélevé dans la partie haute, sous forme de nodule dans une marne grise, montre une accumulation d'écailles d'Acanthodiens. Cette concentration peut résulter d'un tri au cours du transport. La faune de la Formation de Beaulieu est indicatrice de mer ouverte, d'un littoral peu profond et d'un environnement périrécifal dans sa partie moyenne (Membre des Noces). La Formation de Ferques correspond à un environnement marin peu profond et à des dépôts dans des conditions d'énergie variables allant jusqu'aux tempestites surtout dans un niveau riche en Brachiopodes du Membre du Bois (Brice, 1986, 1988 a-b).

En ce qui concerne la partie haute de la Formation d'Hydrequent, et d''après Borchet (1960, *in* Dreesen, 1982), les niveaux oolithiques ferrugineux se forment préférentiellement au cours de mouvements mineurs post-orogéniques entraînant des mouvements eustatiques et des vagues de tempête.

2. Ardenne

Les Schistes de la Famenne sont considérés comme des sédiments subtidaux.

L'association des Conodontes de biofaciès mixte à Palmatolépidés (formes pélagiques) et à Icriodidés (formes euphotiques) est caractéristique de la partie basale des Schistes de la Famenne en Belgique (Dusar, 1976 ; Dreesen & Houlleberghs, 1980 ; Sandberg & Dreesen, 1983 ; *in* Biron *et al.*, 1983).

A Modave, la Formation d'Esneux (Fig. 60) correspond à un milieu proche du rivage et le faciès illustre un niveau marin peu profond à modéremment profond sur le plateau continental (Palmatolépidés-Polygnathidés) (Dreesen *et al.*, 1986, p. 378)

En ce qui concerne le Namurien de Seilles, Groessens (1983) met l'accent sur le fait que l'échantillon considéré "ne contenait que des *Cavusgnathus* " considérés par certains comme des Conodontes indicateurs d'eau peu profonde.

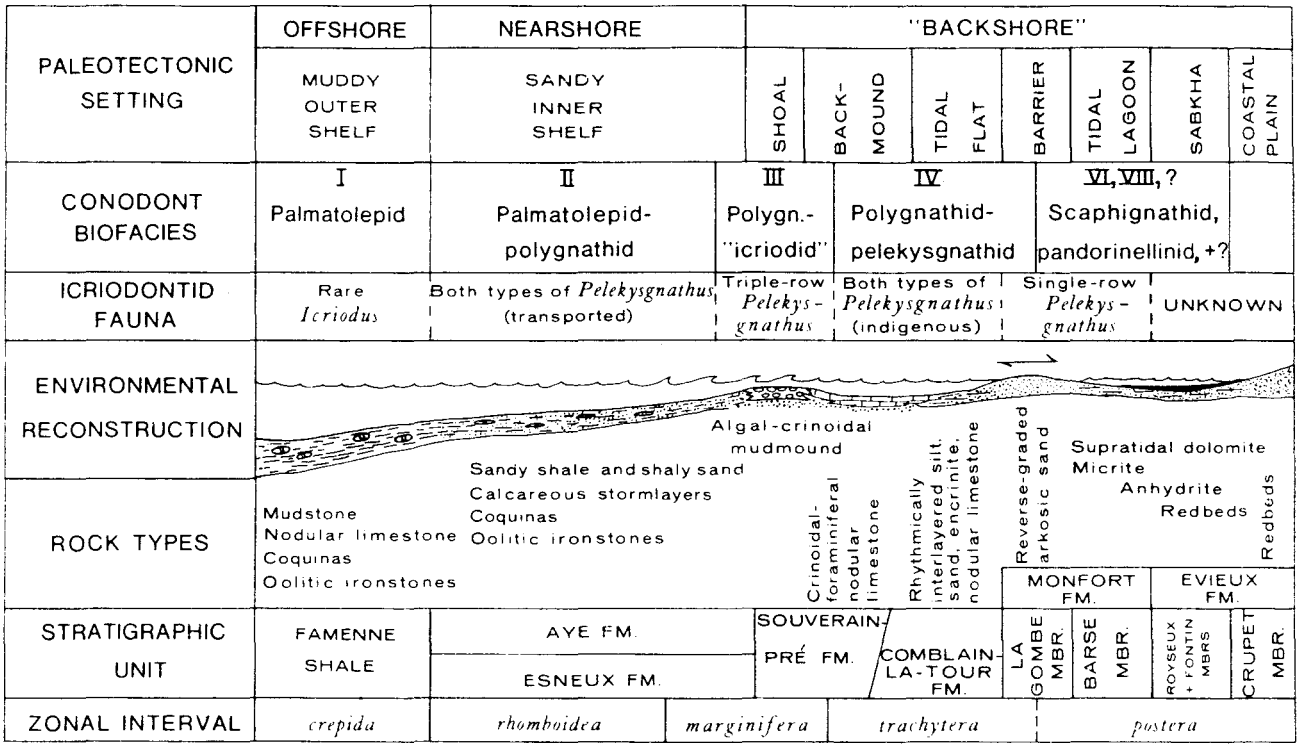


Fig. 60 - Biofaciès à Conodontes du Dévonien supérieur de Belgique (Dreesen *et al.*, 1986, fig. 6, p. 36).
Conodont biofacies of Upper Devonian in Belgium (Dreesen et al., *1986, fig. 6, p. 36).*

3. Conclusions

D'une façon générale, les restes d'Actinoptérygiens du Givétien supérieur et du Frasnien inférieur ont été retrouvés dans des sédiments marins (*Moythomasia*, Jessen, 1968 ; *Mimia*, Gardiner, 1984). Les vrais Actinoptérygiens d'eau douce sont inconnus avant le Carbonifère (Janvier et De Melo, 1987). Ici aucune faune d'eau douce n'est observée (sauf le spécimen de Xenacanthida) et tous les niveaux répertoriés sont marins du Frasnien au Namurien, même si certains se situent en période régressive.

C. DIAGENÈSE

1. Introduction

Les groupes de fossiles qui, outre leur utilisation biostratigraphique, sont utilisés comme indicateurs de maturité thermique, sont des microfossiles tels que les spores (organiques) ou les conodontes (avec un composant organique dans leur paroi minéralisée). Leurs propriétés physiques telles que la couleur, la réflectivité et la fluorescence, changent au cours de l'enfouissement par augmentation de la température (Marshall, 1990). Un indice d'altération des conodontes (CAI) compris entre des températures inférieures à 50°C et supérieures à 700°C a été déterminé par Epstein *et al.* (1977). Pour les valeurs de CAI de 1 à 5, les changements de couleur correspondent à la maturation de la matière organique alors qu'à partir de CAI égal à 6, le minéral lui-même recristallise avec une oxydation de la matière et devient clair. L'existence de valeurs anormales de CAI supérieures à 6 a amené certains auteurs à nuancer leur incidence sur les paléotempératures. Ainsi a été évoqué un autre facteur du CAI tel que la remobilisation d'apatite pendant la dolomitisation des carbonates contenant des Conodontes. Dans ce cas, le CAI pourrait indiquer le degré d'altération diagénétique (March Benlloch & De Santisteban, 1993).

CAI	Gamme de T°C	Couleur Conodontes	AAI	Couleur Acritarches	Production d'hydrocarbone
1	< 50-80	jaune pâle	1	translucide-jaune clair	immature
1 1/2	50-90	marron très pâle	2	jaune clair-jaune pâle	
			3	jaune pâle-orange	gaz mouillé et huile
2	60-140	marron-marron foncé	4	orange-marron foncé	
3	110-200	marron grisâtre très foncé-marron rougeâtre foncé	5	noir	gaz sec
4	190-300	translucide noir			
5	300-480	opaque noir			
6	360-550	gris foncé moyen-gris moyen			
6 1/2	440-610	gris clair moyen-gris clair			
7	490-720	gris très clair-blanc			
8	> 600	sans couleur ou cristallin			

Fig. 61 - Corrélation des couleurs de Conodontes et d'Acritarches avec description de couleur verbale, gammes de température et principales zones de production d'hydrocarbure (Legall *et al.*, 1981 ; Rejebian *et al.*,1987 ; par permission de la Société géologique d'Amérique *in* Marshall, 1990). Correlation of conodont colour and acritarch colour with verbal colour descriptions, temperature ranges, and the main zones of hydrocarbon generation (from Legall et al., 1981 ; Rejebian et al., 1987 by permission of the Geological Society of America *in* Marshall, 1990)

Néanmoins, je me suis intéressée aux valeurs de CAI données pour les terrains entre la Manche et le Rhin (Helsen, 1992) et j'ai comparé les couleurs correspondantes à celles des microrestes de Vertébrés qui sont aussi phosphatés. En effet, l'intérêt de ces fossiles réside dans leur large répartition géographique et stratigraphique : les ichthyolithes sont trouvés aussi bien en milieu marin que non marin et dans des dépôts qui vont de l'Ordovicien à l'Actuel, alors que les Conodontes sont restreints au milieu marin et du Cambrien au Trias (Tway *et al.* , 1986).

Des observations sur le terrain près du Sill Palisades (USA) communiqués par Schaeffer et Olsen à Tway, montrent que les restes de poissons dans les roches approchant le Sill sont de plus en plus sombres, puis opaques et blancs très près du Sill. Dans les roches contiguës à l'intrusion, les restes sont clairs et très cassants. Ces données sont comparables à celles d'Epstein *et al.* (1977). Donc potentiellement, les ichthyolithes peuvent donner des informations sur l'histoire des températures subies par une séquence stratigraphique où il n'y a ni Conodonte ni vitrinite. Jusqu'à présent, il manquait un standard de référence et l'établissement de ce dernier a été tenté mais des difficultés, dont il faudra tenir compte, sont apparues. Des expériences préliminaires ont été menées sur des microrestes de poissons par Tway (1982 *in* Turner, 1994) afin d'établir une corrélation entre les changements de couleurs obtenus avec ceux d'autres standards tels que l'indice d'altération de la couleur des Conodontes et les valeurs de réflectance de la vitrinite. La variabilité des résultats obtenus exclut une simple corrélation entre la couleur et le degré d'altération thermique. Ces résultats sont exposés dans une note de Tway *et al.* (1986). En chauffant les Conodontes et les ichthyolithes d'un même échantillon, la variabilité du CAI des Conodontes n'apparaît pas alors que c'est le cas avec les ichthyolithes. Malgré la similarité de leur composition minéralogique, ces deux types de matériel diffèrent par leur densité. En effet, il faut tenir compte de la porosité des ichthyolithes . Cette dernière les rend sensibles à d'autres facteurs que l'augmentation de température comme la perminéralisation. Il s'agit de la migration de minéraux dans les tubules de dentine par exemple, sans oublier l'ouverture béante que constitue la cavité pulpaire. Ce remplissage peut affecter la couleur globale de l'élément. Ainsi, l'abondance de limonite dans la matrice induira une couleur jaune-orange de l'ichthyolithe. La coloration par perminéralisation a déjà été observée par d'autres auteurs (Brotzen, 1934 ; Wells, 1944 *in* Tway *et al.* ,1986). D'autres explications sont bien sûr envisageables quant aux différences de couleur observées dans un même échantillon, elles peuvent résulter d'un remaniement du matériel, mais aussi de son altération biochimique par une activité fongique et bactérienne.

En conclusion, l'établissement d'un standard nécessitera l'utilisation du matériel le plus dense possible tel que le capuchon d'acrodine des dents d'Actinoptérygiens. Il semble aussi que les expériences de chauffe à l'air libre, réalisées pour les Conodontes soient peu appropriées pour les ichthyolithes (Tway *et al.* ,1986).

La différence de comportement entre les Conodontes et les microrestes de Vertébrés constitue un argument supplémentaire pour exclure les Conodontes de l'embranchement des Vertébrés.

Turner (1994) propose l'établissement d'un MAI ou indice d'altération thermique des microrestes de Vertébrés qui reste à étalonner. Dans le but de contribuer à un inventaire des observations, je restitue ci-dessous les miennes sans présumer de leur signification.

2. Boulonnais

En ce qui concerne la préservation des fossiles dans le Boulonnais, et d'après Chamley (1988), l'influence de la diagenèse est modérée et donc la préservation au moins partielle du reflet des environnements contemporains des dépôts est effective.

Une analyse de la nature des minéraux argileux a conduit à quelques conclusions intéressantes. Des teneurs en illite de l'ordre de 60 % et en chlorite de l'ordre de 20-25 % dans le Membre de Cambresèque de la Formation de Beaulieu et dans la Formation d'Hydrequent permettent d'envisager une influence non négligeable de la diagenèse d'enfouissement. D'autre part, l'analyse par pyrolyse Rock-Eval de deux échantillons au sommet de la Formation de Blacourt et à la base de la Formation de Beaulieu indique une forte évolution du sédiment. L'enfouissement minimum proposé est de 2000 m (Lefrançois *et al.* , 1993). Cette valeur était auparavant proposée comme un maximum d'enfouissement des couches du Givétien et du Frasnien dans le Boulonnais (Bonte, 1936 ; Bonte & de Heinzelin, 1966 ; Bonte *et al.* , 1974 ; Bouroz, 1962 ; Brice *et al.* , 1976). La couverture post-dévonienne étant relativement fine, il a été aussi proposé un enfouissement moindre (Chamley, 1988).

La couleur et la préservation des microrestes de Vertébrés ont été étudiées afin d'apporter des éléments d'information à ce sujet.

En matière d'indice de couleur d'altération (CAI), les Conodontes dans le Givétien et le Frasnien du Boulonnais ont donné des valeurs de l'ordre de 1,5 à 2 ; ce qui correspondrait à une température d'environ 55°C (Helsen, 1992). Pour un gradient géothermique normal près de la surface de l'ordre de 0,03°C/m, on atteint cet ordre de température à une profondeur de 1833 m. Ce qui ne paraît pas contredire les conclusions précédentes.

Les coupes histologiques effectuées dans des ichthyolithes du Givétien supérieur et du Frasnien du Boulonnais montrent de nombreux détails et la conservation des structures cellulaires. En particulier, les ostéocytes de la base osseuse des écailles d'Actinoptérygiens (certains mesurant $1{,}6.10^{-2}$ mm) sont conservés ainsi que les différents types de fibres existant dans la base des écailles d'Acanthodiens. Les parties

hyperminéralisées telles que la ganoïne et la dentine le sont aussi ce qui n'est pas étonnant puisqu'elles sont plus résistantes.

L'échantillon du Givétien supérieur (BLN 19) contient des centaines d'écailles d'Acanthodiens de couleur grise, recouvertes partiellement d'une fine couche blanche qui pourrait résulter d'une réaction entre l'acide et l'écaille. La surface coronale, quant à elle, montre parfois des irisations évoquant celles de la chalcopyrite. Les lames minces montrent l'importance du phénomène de perminéralisation.

Les Conodontes sont noirs et blancs et les invertébrés tels que les Ostracodes et les Spongiaires sont totalement pyritisés.

Les autres échantillons du Frasnien contiennent à la fois des microrestes jaunes et noirs. La couleur jaune correspond à la présence de limonite qui a pu être obtenue par oxydation et/ou hydratation (transformation du fer ferrique en fer ferreux). Mais l'échantillon BLN 16 retient l'attention car les microrestes sont blanc opaque avec des paillettes d'hématite rouge qui correspond à un degré d'oxydation maximale (Théry, comm. orale).

3. Rance

Le CAI serait de l'ordre de 3-4 et correspondrait à une température de 120° à 190° (Helsen, 1992). La profondeur d'enfouissement s'échelonnerait de 4000 à 6300 m.

La présence de fibres vertes visibles en coupe dans les ichthyolithes masquant la structure, inciterait à envisager une recristallisation du matériel ou une épigénisation non conservatrice. La nature du minéral est délicate à définir. La première réaction est de songer à de la chlorite mais il faudrait alors envisager le remplacement d'un phosphate par un silicate ce qui est plus rare. Les phosphates du type apatite ont un allongement négatif alors qu'ici les fibres ont un allongement positif (Théry, comm. orale). Il ne reste que très localement quelques couches de ganoïne qui polarisent en lumière polarisée-analysée. L'ensemble du matériel est gris macroscopiquement.

4. Dinant et Modave

La carte publiée par Helsen (1992) donne un indice colorimétrique d'altération de 4^+ que ce soit pour le Famennien ou pour le Tournaisien de Dinant. Cette valeur correspond à une température de 190° (et plus) et à un enfouissement d'au moins 6300 m.

Il est donné pour le Famennien de Modave un CAI d'environ 4^+ avec donc des conclusions similaires à celles de Dinant. Cependant les données histologiques des

ichthyolithes sont particulières, en effet la structure de la base des Acanthodiens est masquée. Le Tournaisien a un CAI d'environ 4.

5. Seilles

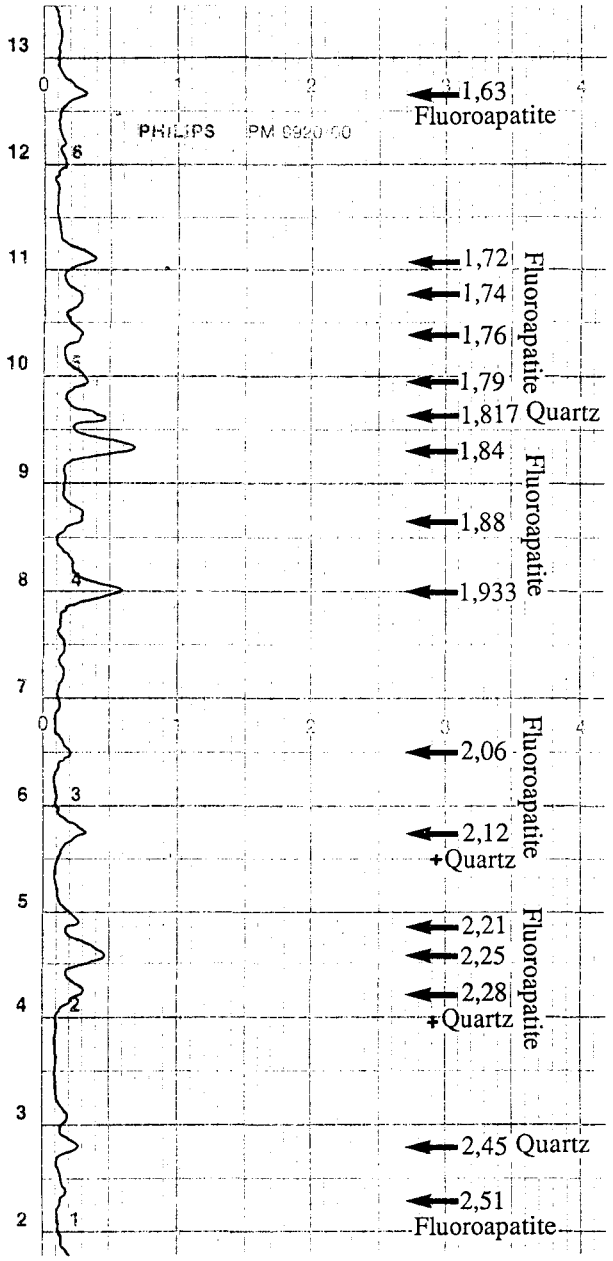
Le CAI pour le Carbonifère inférieur est de 3-4 soit quelque 190°. On constate souvent que la base des écailles de Chondrichthyens est chargée en oxydes mais pas la base des Actinoptérygiens.

Les microrestes de Vertébrés rencontrés sont particulièrement indurés et brillants dans leur aspect externe. De plus, la quasihomogénéité de leur couleur est spectaculaire. La plupart des écailles et des dents sont bleues (avec parfois quelques taches noires). J. Théry (comm. orale) évoque la présence de vivianite (phosphate de fer). La lame CrO6 (Chimaeridae, Pl. XXXVI : 1) montre des granules de sulfures (chalcopyrite ou pyrite) indiquant un milieu réducteur (Théry, comm. orale)

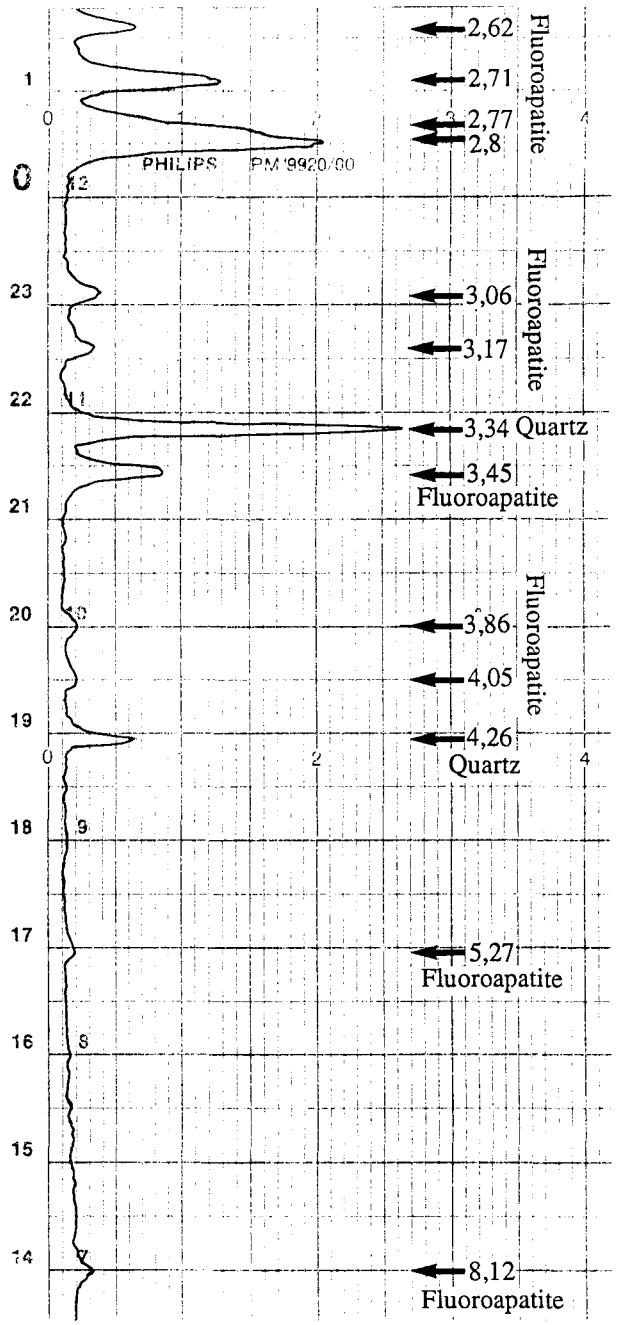
La nature du phosphate est déterminé à l'aide d'un diffractogramme aux rayons X qui donne de nombreuses (plus de quinze) raies de la fluoroapatite (phosphate de calcium) et les raies du quartz correspondent à la gangue. En effet, souvent des grains de quartz restent solidement accrochés aux ichthyolithes (Pl. I : 7-9). Ce résultat n'est pas étonnant dans l'évolution des composants des microrestes déjà observée. En effet, les os et les dents actuels sont constitués d'un arrangement microcristallin d'hydroxyapatite dans du collagène (Glimcher and Krane, 1968 *in* Antia, 1979, p. 100). La phosphatisation intervenant lors de la préfossilisation (Reif, 1976 ; Baturin, 1970 *in* Antia, 1979) implique le remplacement du collagène et des apatites (hydroxyapatite dans les os et carbonate ou hydroxyapatite dans les dents) par de la fluoroapatite qui augmente la densité sans altérer la structure interne (Paine, 1937 *in* Antia, 1979, p. 103). La phosphatisation des Vertébrés se produit dans les eaux intersticielles alcalines anoxiques de certains sédiments.

Fig. 62. Diffractogramme aux rayons X effectué à partir d'une dent de Chondrichthyen en provenance de Seilles.
X-Ray diffractogram of a chondrichthyan tooth from Seilles.

→


PHILIPS PM 9920/60
1,63
Fluoroapatite
1,72
1,74
1,76
1,79
1,817 Quartz
1,84
1,88
1,933
Fluoroapatite
2,06
2,12
+Quartz
2,21
2,25
2,28
+Quartz
Fluoroapatite
2,45 Quartz
2,51
Fluoroapatite

1


PHILIPS PM 9920/60
2,62
2,71
2,77
2,8
Fluoroapatite
3,06
3,17
Fluoroapatite
3,34 Quartz
3,45
Fluoroapatite
3,86
4,05
4,26
Quartz
Fluoroapatite
5,27
Fluoroapatite
8,12
Fluoroapatite

2

III. PALEOGEOGRAPHIE

A. RELATIONS DE LA FAUNE DU BOULONNAIS

Bien que les faunes d'invertébrés du Givétien du Boulonnais présentent essentiellement des relations avec le Vieux-Monde, il existe 5% des taxa qui montre des affinités avec les Etats-Unis. Le diachronisme enregistré entre les Etats-unis et l'Europe est expliqué par l'existence d'un courant marin d'Ouest en Est (Brice *et al.*, 1994). La faune de Vertébrés, quant à elle, a plutôt des relations avec la faune des Pays Baltes et d'Ecosse. Un seul taxon est proche d'un représentant des Etats-Unis (Lelièvre *et al.*, 1988) ; c'est le cas aussi dans la faune présentée ici.

B. RELATIONS DE LA FAUNE DE BELGIQUE

1. Avec les Etats-Unis

La faune de Belgique montre un certain nombre de points communs avec celle des Etats-Unis.

Ainsi *Mesodmodus* sp. indet. du Tournaisien supérieur de Dinant et de Modave est un genre décrit par St John & Worthen (1875) dans le Carbonifère inférieur de l'Iowa. *Lissodus* sp. cf. *L. zideki* trouvé dans le Famennien supérieur de Dinant (Viaduc) ressemble à l'espèce définie dans le Stéphanien de l'Ohio (Hansen, 1986). Le genre *Stethacanthus* a une large distribution puisqu'il a été retrouvé du Dévonien supérieur au Pennsylvanien moyen sur le continent nord-américain (Oklahoma, Kansas, Iowa, Montana, Illinois, Indiana, Ohio et Kentucky) (Williams, 1985, p. 116), mais aussi dans le Namurien d'Ecosse (Hansen, 1986, p. 227). Les spécimens repérés en Belgique dans le Famennien supérieur de Modave et le Tournaisien supérieur de Pont-à-Lesse, sont proches de celui qui a été décrit dans le Carbonifère inférieur du Massif Schisteux Rhénan (Mader & Schultze, 1987). *Stethacanthus* a aussi été décrit à la limite dévono-carbonifère du Maroc (Derycke, 1992) et de Chine (Turner & Wang, sous presse). Les Symmoriidae sont présents dans le Tournaisien supérieur de Modave et de Dinant (Pont-à-Lesse). Le denticule publié est comme celui de Hansen (1986, pl. XI : 16) du Pennsylvanien de l'Ohio. Les Caseodontoidea sont rencontrés dans le Famennien supérieur de Dinant (Viaduc), le Tournaisien supérieur de Modave et de Dinant (Pont-à-Lesse). Au sein de cette super-famille, on trouve le genre *Campodus* défini par De Koninck (1844) dans le Namurien de Belgique. Zangerl (1981) en signale dans le Carbonifère inférieur du Missouri et Demanet (1941) en a trouvé dans le Namurien de Belgique. Le genre *Bobbodus* trouvé ici dans le Famennien supérieur de Dinant (Viaduc) est reconnu aussi dans le Carbonifère supérieur du Nebraska, Etats-Unis (Zangerl, 1981). Au sein de la

famille des Orodontidae, *Orodus* sp. cf. *O. decussatus* se retrouve dans le Famennien supérieur de Dinant (Viaduc), il rappelle celui décrit par St John & Worthen (1875) du Carbonifère de l'Iowa. Et enfin, le genre *Kirkella* et l'espèce *Holmesella equilaterata* (Acanthodii) que Gunnell (1933) a définis dans le Pennsylvanien du Missouri se retrouvent dans le Namurien de Seilles.

En résumé, des affinités sont décelées entre les faunes du Famennien supérieur et du Tournaisien de deux localités de Belgique, Modave et Dinant et du Namurien de Seilles avec les faunes des Etats-Unis dont quelques représentants sont plus jeunes.

2. Relations avec la Grande-Bretagne

Les localités de Belgique étudiées ont des espèces communes avec la Grande-Bretagne. Le Namurien de Seilles contient *Pleurodus* sp. cf. *P. woodi* et *Ctenacanthus* sp. cf. *C. costellatus* connus aussi dans le Carbonifère inférieur, respectivement, de Richmond, Yorkshire (Davis, 1883, p. 458, pl. LIX : 12-15) et de Glencartholm, Eskdale (Moy-Thomas, 1936, pl. I : c). Cette dernière localité a en commun avec la base du Famennien de Rance le genre *Goodrichthys*. Le Carbonifère de Grande-Bretagne contient *Orodus gibbus* et *Chomatodus* qui existeraient aussi respectivement dans le Tournaisien supérieur de Dinant et dans le Namurien de Seilles. Les Actinopterygii reconnus en Belgique ont été essentiellement comparés à ceux de Grande-Bretagne. Ainsi *Elonichthys denticulatus* du Carbonifère inférieur du Flintshire se rencontre peut-être dans le Famennien basal de Rance ; *Gonatodus macrolepis* du Carbonifère inférieur d'Ecosse est présent dans le Famennien supérieur du Viaduc de Dinant et enfin, le genre *Canobius* très commun en Grande-Bretagne en particulier dans le Carbonifère inférieur de Glencartholm (Traquair, 1877-1914), est retrouvé dans le Famennien basal de Rance mais aussi à la limite Dévonien/Carbonifère de Turquie du Sud-Est (Janvier *et al.*, 1984).

A la suite d'Agassiz, Duffin étudie les restes de Vertébrés du Carbonifère inférieur dans des karsts triasiques de la région de Bristol (Grande-Bretagne). Tous les groupes de Chondrichthyens retrouvés (Duffin, 1993) sont communs à ceux de Belgique (*Thrinacodus ferox*, *Phoebodus* aff. *gothicus*, dents stéthacanthides, symmoriides, *Protacrodus* sp., *Orodus ramosus*, *Helodus* sp.).

3. Autres relations

Le Tournaisien supérieur de Belgique présente des éléments communs avec le Carbonifère inférieur de Montagne Noire (France) tels que *Protacrodus* sp. cf. *P. vetustus* (Tn3 de Dinant, Pont-à-Lesse), *Ctenacanthus* sp. 3 et *Phoebodus australiensis* (Tn3c

BU LILLE

supérieur de Modave). Cette dernière espèce semble cosmopolite puisqu'on la retrouve dans le Famennien de Thaïlande (Long, 1986), à la limite Famennien/Tournaisien en Pologne (Ginter, 1990) et le spécimen de Montagne Noire ressemble exactement à celui de Chine à la limite Dévonien/Carbonifère (Wang Shitao, 1989, pl. 29 : 3a, b).

Les écailles de *Protacrodus* sp. 6 du Famennien supérieur de Modave sont comme celles que Gross (1973, pl. 32 : 9-20, pl. 33 : 1-12) publie en provenance du Dévonien supérieur du Maroc et d'Allemagne . Dans le Famennien inférieur de Rance, une spirale dentaire de Protacrodontidae est comparée à celle du Famennien supérieur du Maroc. De nombreux genres semblent communs à la Belgique et à l'ex-URSS en particulier pour la famille des Protacrodontidae (Lebedev, comm. orale).

Acanthodes sp. cf. *A. guizhouensis* du Famennien supérieur de Modave rappelle les spécimens publiés par Wang & Turner (1985) dans le Tournaisien de Chine.

L'espèce *Thrinacodus ferox* est cosmopolite puisqu'elle est retrouvée dans le Tournaisien supérieur du Rocher Bayard à Dinant (Crasquin, 1984) ; elle a aussi été repérée à la limite Dévonien/Carbonifère de Chine (Wang & Turner, 1985), de Pologne (Ginter, 1990), de Thaïlande (Long, 1990), du Maroc (Derycke, 1992) et de Grande-Bretagne (Duffin, 1993).

Il semble qu'environ un tiers des genres relevés par Bernardez (1993) dans le Carbonifère des Montagnes Cantabriques (Nord de l'Espagne) soit commun à la faune trouvée en Belgique.

D. CONCLUSION

Le Givétien et le Frasnien du Boulonnais montrent des affinités nord américaines et la répartition stratigraphique des invertébrés montre un diachronisme qui s'expliquerait par l'existence d'un courant marin de sens ouest-est. Il existe aussi des relations avec l'Afrique du Nord et l'Espagne (Brice et al., 1994).

Les affinités évoquées de la faune de Vertébrés du Givétien et du Frasnien du Boulonnais avec l'Ecosse, les Pays-Baltes et l'Amérique du Nord sont très minimes (Lelièvre *et al.*, 1988). La faune décrite dans ce travail est dans l'ensemble nouvelle. L'endémisme qui d'une façon générale caractérise les ichthyofaunes du Dévonien inférieur semble encore prévaloir dans le Frasnien du Boulonnais.

Alors que les populations de Foraminifères montrent un endémisme au Tournaisien supérieur (Tn2c-Tn3) (Paproth *et al.* ,1983), les Chondrichthyens ne semblent pas inféodés à la zone géographique considérée et sembleraient plutôt cosmopolites que ce soit au Famennien supérieur ou au Tournaisien supérieur.

Depuis le Dévonien, la marge sud de la Baltica est constituée par le Boulonnais, l'Artois et l'Ardenne (Blieck *et al.* , 1988). Le rôle paléogéographique de la Faille du Midi

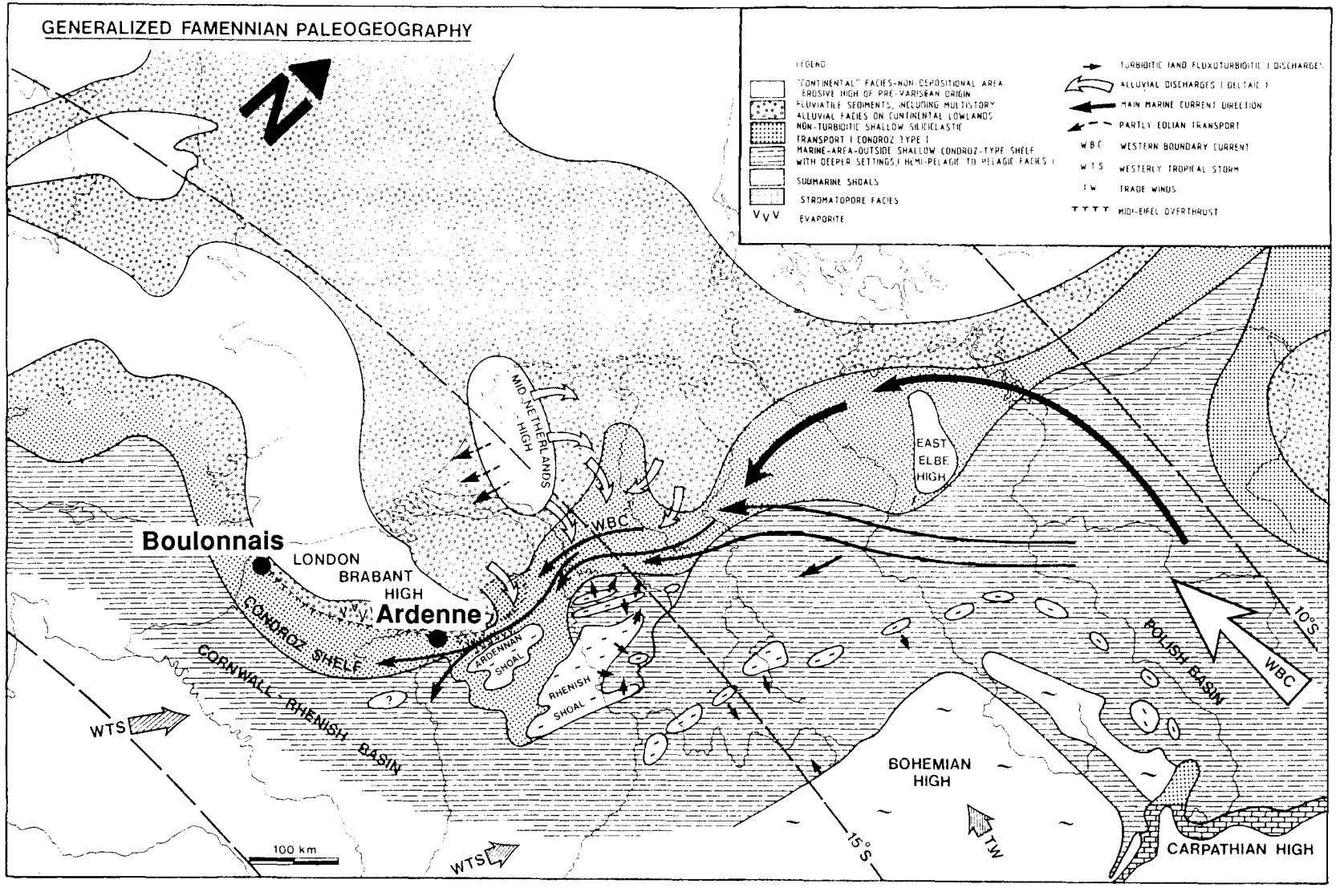
n'est pas primordial et d'autres failles ont joué un rôle équivalent (Mansy & Meilliez, 1993). Les termes de bassins de Namur et de Dinant sont à bannir car les terrains dévono-carbonifères de l'Allochtone et du Parautochtone appartiennent à une même entité paléogéographique (Mansy & Meilliez, 1993). Des entités structurales différentes dites Allochtone ardennais (avec les localités de Rance, Modave et Dinant) et Parautochthone brabançon (localités Boulonnais et Seilles) constituent l'entité paléogéographique (paléomarge ardennaise dévonienne). Le dispositif en arc insulaire (Fig. 63) avant la fermeture complète d'âge hercynien a généré des couloirs marins étroits (Crasquin & Lethiers, 1993).

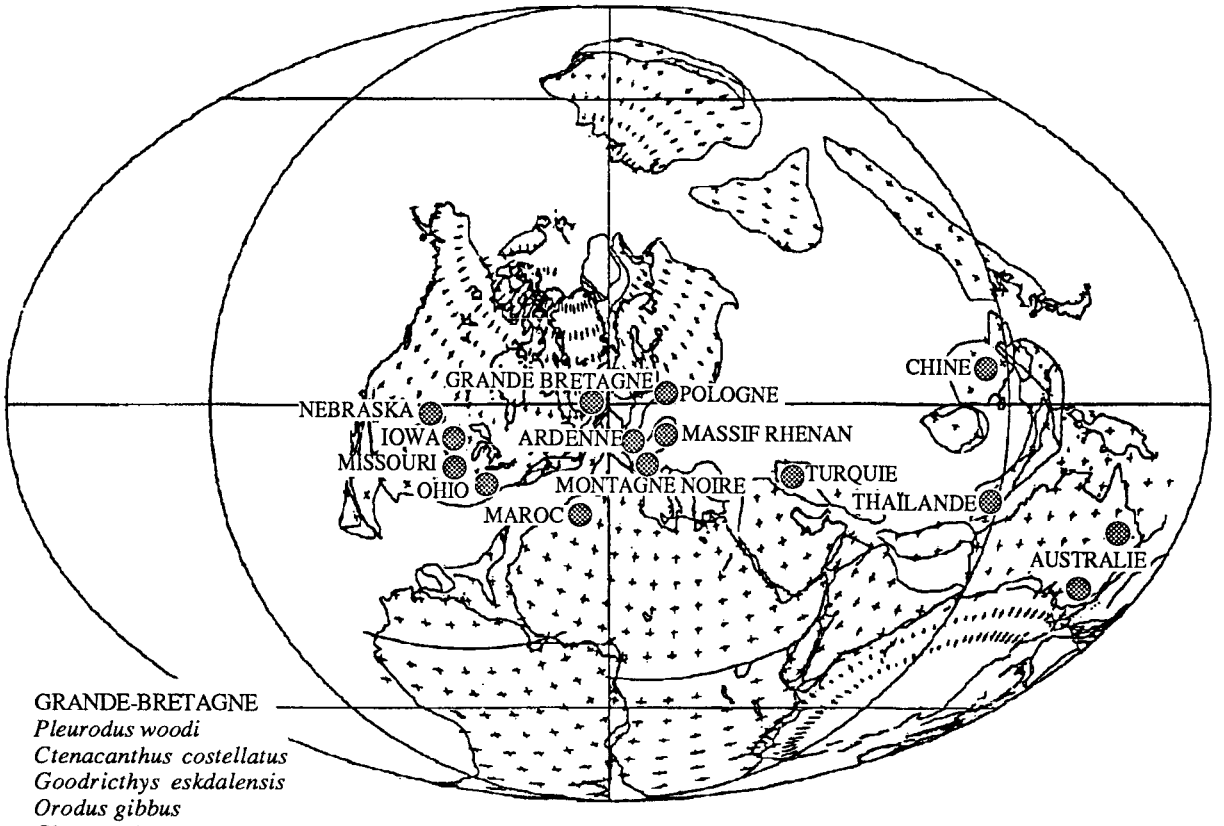
Paproth et *al.* (1986) ont proposé une carte paléogéographique (Fig. 63) montrant un courant marin principal de l'Est vers l'Ouest au Famennien. Quelques éléments semblent corroborer ce modèle puisqu'un certain nombre de taxons retrouvés dans le Famennien inférieur de Rance et supérieur de Dinant voient leurs représentants dans le Carbonifère inférieur de Grande-Bretagne. A plus petite échelle et dans le même sens, le genre *Stethacanthus* se trouverait d'abord dans le Famennien supérieur de Modave puis dans le Tournaisien supérieur de Dinant (Pont-à-Lesse). Le diachronisme observé serait à mettre en relation avec l'hypothèse de courants marins dans le sens Est Ouest. Ce dispositif existait encore au Dinantien où des circulation dans le sens Est-Ouest ont été mises en évidence sur de grandes distances pour les Ostracodes (Crasquin-Soleau & Lethiers, 1993). Cela se vérifie au niveau des Vertébrés pour lesquels les espèces *Phoebodus australiensis* et *Thrinacodus ferox* sont datées de la limite dévono-carbonifère en Pologne et du Tournaisien supérieur en Belgique. Des relations du Sud vers le Nord sont aussi évoquées puisque le genre *Protacrodus* est d'âge famennien supérieur au Maroc, carbonifère inférieur en Montagne Noire et tournaisien supérieur en Belgique.

L'ensemble de la faune est replacée sur une carte paléogéographique en figure 64 tirée de Scotese et McKerrow (1990). Les localités présentées sont celles qui ont des points communs avec la faune présentée. Cela permet de visualiser les relations entre les différentes masses continentales. De plus les localités sont essentiellement concentrées dans la zone intertropicale.

Fig. 63 - Carte paléogéographique (Paproth *et al.*, 1986, fig. 1, p. 176).
Paleogeographical map (Paproth et al., *1986, fig. 1, p. 176).*

→


GENERALIZED FAMENNIAN PALEOGEOGRAPHY
LEGEND
"CONTINENTAL" FACIES-NON-DEPOSITIONAL AREA EROSIVE HIGH OF PRE-VARISCAN ORIGIN
FLUVIATILE SEDIMENTS, INCLUDING MULTISTORY ALLUVIAL FACIES ON CONTINENTAL LOWLANDS
NON-TURBIDITIC SHALLOW SILICIELASTIC TRANSPORT (CONDROZ TYPE)
MARINE-AREA-OUTSIDE SHALLOW CONDROZ-TYPE SHELF WITH DEEPER SETTINGS (HEMI-PELAGIC TO PELAGIC FACIES)
SUBMARINE SHOALS
STROMATOPORE FACIES
EVAPORITE
TURBIDITIC (AND FLUXOTURBIDITIC) DISCHARGES
ALLUVIAL DISCHARGES (DELTAIC)
MAIN MARINE CURRENT DIRECTION
PARTLY EOLIAN TRANSPORT
WBC WESTERN BOUNDARY CURRENT
WTS WESTERLY TROPICAL STORM
TW TRADE WINDS
MIDI-EIFEL OVERTHRUST
N
MID NETHERLANDS HIGH
EAST ELBE HIGH
WBC
Boulonnais
LONDON BRABANT HIGH
Ardenne
CONDROZ SHELF
ARDENNAN SHOAL
RHENISH SHOAL
CORNWALL-RHENISH BASIN
WTS
100 km
WTS
BOHEMIAN HIGH
15°S
TW
POLISH BASIN
10°S
WBC
CARPATHIAN HIGH



Carbonifère inférieur (Viséen)

GRANDE-BRETAGNE
Pleurodus woodi
Ctenacanthus costellatus
Goodricthys eskdalensis
Orodus gibbus
Chomatodus
Elonicthys denticulatus
Gonatodus macrolepis
Canobius
Thrinacodus ferox

BELGIQUE
Mesodmodus
Lissodus sp. cf. *L. zideki*
Stethacanthus
Symmoriidae
Campodus
Bobbodus
Orodus sp. cf. *O. decussatus*
Kirkella
Holmesella equilaterata ?
Pleurodus sp. cf. *P. woodi*
Ctenacanthus sp. cf. *C. costellatus*
Goodricthys sp. cf. *G. eskdalensis*
Orodus sp. cf. *O. gibbus*
Chomatodus
Elonicthys sp. cf.*E. denticulatus*
Gonatodus sp. cf.*G. macrolepis*
Canobius
Protacrodus sp. cf. *P. vetustus*
Ctenacanthus sp. 3
Phoebodus australiensis
Protacrodus sp. 6
Acanthodes sp. cf. *A. guizhouensis*
Thrinacodus ferox

MASSIF RHÉNAN
Stethacanthus
Protacrodus sp. 6

IOWA
Mesodmodus
Stethacanthus
Orodus decussatus

OHIO
Lissodus zideki
Stethacanthus
Symmoriidae

MISSOURI
Campodus
Kirkella
Holmesella equilaterata

NEBRASKA
Bobbodus

MAROC
Stethacanthus
Protacrodus sp. 6
Thrinacodus ferox

TURQUIE
Canobius

MONTAGNE NOIRE
Protacrodus sp. cf. *P. vetustus*
Ctenacanthus sp. 3
Phoebodus australiensis

THAÏLANDE
Phoebodus australiensis
Thrinacodus ferox

POLOGNE
Phoebodus australiensis
Thrinacodus ferox

Fig. 64 - Carte paléogéographique (Scotese et Mc Kerrow, 1990) avec indication des localités.
Paleogeographical map (Scotese et Mc Kerrow, 1990) with indication of localities.

CINQUIÈME PARTIE

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONCLUSION GÉNÉRALE

Plusieurs niveaux d'information ont été envisagés quant à l'enregistrement des ichthyolithes dans les niveaux allant du Dévonien supérieur au Carbonifère inférieur de la Manche au Rhin.

I. RÉSULTATS EN SYSTÉMATIQUE

Les fossiles ont été considérés comme des entités biologiques dans le cadre de la systématique à partir des données morphologiques et histologiques.

Les Chondricthyens sont bien diversifiés dès le Famennien. Parmi les Holocéphales, les plus anciens indices de Chimaeridae proviendraient du Namurien inférieur (Arnsbergien) de Belgique puisque Cappetta *et al.* (1993) les font débuter au Moscovien. L'histologie de leurs dents ou triturateurs, est développée. En effet, des lames minces réalisées au travers du matériel mettent en évidence un dispositif particulier des tissus qui est celui de l'orthotrabéculine (Zangerl, 1993). Le genre *Pleurodus* est placé au sein des Helodontidae puisqu'il est observé, en lame mince, un caractère de spécialisation unique à ce groupe qui est la fusion des dents à la base (Zangerl, 1981).

Au sein des Elasmobranches, des familles d'Eusélaciens sont détaillées. Ainsi parmi les Ctenacanthoidea, au sein des Ctenacanthiformes, la famille des Ctenacanthidae comporte huit représentants dont deux sont identifiés au niveau spécifique. L'histologie de certaines écailles est explicitée et l'observation d'une ligne de réversion semble assez nouvelle chez les Chondrichthyens. La famille des Phoebodontidae compte un représentant qui est cosmopolite et qui pourrait représenter un bon marqueur stratigraphique autour de la limite Dévonien/Carbonifère : *Phoebodus australiensis.*

Les Hybodontoidea sont représentés par les Hybodontidae dont *Mesodmodus* constituerait le plus ancien représentant, et les Polyacrodontidae. Parmi ces derniers, on trouve le genre *Lissodus* qui est abondant et son histologie est étudiée. Les spécimens de *Lissodus* du Famennien sont les plus anciens Polyacrodontidae d'après la répartition que donnent Cappetta *et al.* (1993).

Les Protacrodontoidea sont décrits pour la première fois dans le Carbonifère inférieur de Belgique. Des critères morphologiques sont mis en évidence pour les distinguer des Orodontoidea avec lesquels ils ont des similarités. La couronne des dents de Protacrodontoidea est comprimée labio-lingualement et leur cuspide centrale est triangulaire. Onze taxa inclus dans les Protacrodontidae sont décrits dans le Famennien et le Tournaisien de Belgique. Deux autres représentants sont les plus anciens et proviennent du Frasnien du Boulonnais (France) et enfin une spirale dentaire dans le Famennien supérieur du Maroc est décrite.

Les Xenacanthida ne sont représenté que par un seul indice.

L'ordre des Symmoriida compte des taxa dans les Stethacanthidae et les Symmoriidae. *Stethacanthus* est un genre présent à la limite dévono-carbonifère au Maroc (Derycke, 1992) et en Chine (Turner & Wang, sous presse) et jusqu'au Carbonifère supérieur en Amérique du Nord (St John & Worthen, 1875 ; Williams, 1985 ; Hansen, 1986). Les Symmoriidae verraient leurs plus anciens représentants dans le Tournaisien de Belgique et le Frasnien du Boulonnais (France).

Dans l'ordre des Eugeneodontida, les Eugeneodontidae sont enregistrés dans la littérature à partir du Moscovien (Cappetta *et al.*, 1993), le genre *Bobbodus* décrit dans le Famennien de Belgique serait donc le plus ancien du groupe. Deux *Campodus* sont aussi décrits. Des dents d'un genre nouveau sont incluses dans les Caseodontoidea *incertae sedis*.

Les Orodontidae au sein des Orodontida sont enregistrés dès le Famennien (Cappetta *et al.*, 1993) et donc un de ces représentants (*Hercynolepis*) dans le Boulonnais (France) en constituerait un des premiers éléments du Frasnien.

L'histologie des Petalodontidae (ordre des Petalodontida) est étudiée, surtout en ce qui concerne *Chomatodus* ? sp. Sur ce dernier est mis en évidence un caractère unique aux Petalodontidae (Radinsky, 1961 *in* Zangerl, 1993) qui est l'aspect ondulé de la surface interne de l'orthodentine. Le dispositif de l'orthotrabéculine qui existe chez les Holocéphales, est explicitée chez les Petalodontidae. Le genre *Kirkella* représente les restes d'un Chondrichthyen benthique vivant en eau marine peu profonde.

Vallisia ? sp. constitue l'un des représentants les plus anciens du genre.

Un grand nombre d'Elasmobranches indéterminés sont décrits parmi lesquels il y a sans doute des genres nouveaux et ceci du Frasnien du Boulonnais (France) au Namurien de Belgique.

Au total, soixante-dix-huit taxa sont détaillés au sein des Chondrichthyens.

Des spécimens de la classe des Acanthodiens sont identifiés comme étant *Acanthodes* sp. cf. *A. guizhouensis* dans le Famennien supérieur du Maroc alors que *A. guizhouensis* est décrit dans le Tournaisien de Chine (Wang & Turner, 1985).

Le Frasnien montre quelques représentants de ce groupe mais l'échantillon le plus prolifique en nombre de spécimens provient du Givétien supérieur ce qui a permis la réalisation d'un grand nombre de coupes histologiques. Ces dernières observées en lumière polarisée-analysée avec ou non une lame teinte sensible donnent un grand nombre d'informations restituées sous la forme de dessins.

Le Famennien a fourni les Acanthodiens les plus intéressants. En effet, les écailles d'Acanthodiens présentent un tissu externe hyperminéralisé au sommet de leur couronne. La découverte de tubercules sur celui-ci permet de l'identifier comme étant de la ganoïne.

La présence de cette dernière constitue un caractère commun aux Acanthodiens et aux Actinoptérygiens.

Le Namurien compte des représentants d'*Holmesella equilaterata* ? dont l'histologie confirme l'appartenance aux Acanthodiens.

Quinze taxa sont répertoriés chez les Acanthodiens du Givétien supérieur au Namurien avec une absence d'enregistrement au Dinantien.

Dans la classe des Ostéichthyens sont identifiés des restes d'Actinoptérygiens et de Sarcoptérygiens.

Les premiers sont représentés entre autres par les Stegotrachelidae (*Moythomasia* et *Mimia*), les Gonatidae (*Gonatodus macrolepis*), les Elonichthyidae (*Elonichthys* sp. cf. *E. denticulatus*) et les Canobiidae (*Canobius*). *Moythomasia* identifié sous forme d'écailles est étudié entre autre au travers de son histologie qui met en évidence des structures de contre-plaqué en lumière polarisée-analysée. Le genre *Mimia* se présente sous la forme de petits os tels que dentaire, maxillaire et nasal. Une mandibule de *Gonatodus macrolepis* est reconnue par l'aspect bulbeux de l'extrémité des dents. Les écailles d'*Elonichthys* seraient les plus anciens repésentants du genre plus fréquemment décrit dans le Carbonifère. Des petits os tuberculés de *Canobius* sont répertoriés. De nombreuses écailles et dents sont retrouvées du Frasnien au Namurien. Quarante taxa sont inventoriés au sein des Actinoptérygiens dont l'histologie est étudiée.

Enfin, les Sarcoptérygiens sont représentés sous la forme de fragments du Frasnien du Boulonnais (France) au Namurien de Belgique, rangés dans treize taxa parmi lesquels deux Dipnoi.

L'ensemble de l'inventaire systématique de l'ichthyofaune fait état de cent-quarante-six taxa rangés au sein des grands groupes de Gnathostomes (Chondricthyens, Acanthodiens, Actinoptérygiens et Sarcoptérygiens).

II. INTÉRÊT DANS L'ÉVOLUTION ET LA VIE

La présence d'indices dispersés, d'une vie passée donne des indications quant à l'histoire de l'évolution des êtres organisés. En effet, les plus anciens représentants d'un grand nombre de taxa se présentent sous la forme d'écailles et de dents. Ainsi les ichthyolithes permettront de répondre à certaines questions comme "l'os cellulaire est-il apparu avant ou après l'os acellulaire ?" (Halstead, 1974), "l'écaille placoïde est plus récente ou plus ancienne que l'écaille à odontodes fusionnés ?" (Karatajute-Talimaa, 1990), ou encore "la micromérie est antérieure ou postérieure à la macromérie" (Forey & Janvier, 1993).

D'autres aspects quant à la physiologie des poissons pourraient être abordés puisque des déterminations d'âge individuel sont possibles sur des Ostéicthyens actuels par squelettochronologie. L'étude des pics de calcium à la microsonde sur des écailles mettraient en évidence les stries de croissance.

III. RÉSULTATS STRATIGRAPHIQUES

L'établissement d'une échelle biostratigraphique fondée sur les microrestes du Frasnien au Namurien montre la répartition des faunes.

La partie inférieure de la Formation de Beaulieu et la Formation de Ferques (Boulonnais, France) constituent des niveaux riches en ichthyolithes.

Le Frasnien voit tous les groupes de Gnathostomes représentés. L'un d'eux, celui des Chondrichthyens, est répertorié pour la première fois dans le Paléozoïque du Boulonnais. Le Famennien, que ce soit au Maroc ou en Belgique, semble être une période de diversification pour les Chondrichthyens repérés pour la première fois dans le Famennien de Belgique. Ce groupe est bien représenté en-dessous et au-dessus de la limite dévono-carbonifère qui n'a pas constitué une période d'extinction pour les familles de cette classe.

Les Acanthodiens décrits du Givétien supérieur au Namurien sont totalement absents du Dinantien comme les Sarcoptérygiens dans mon matériel. Dans la littérature Demanet (1938) cite seulement un Coelacanthe du Viséen supérieur.

Les Actinoptérygiens sont présents à toute les époques.

La présence de fragments de dents dans un niveau oolithique du Dévonien supérieur du Boulonnais est signalée car c'est le premier niveau de ce type répertorié dans cette région et c'est le premier à avoir fourni des restes de Vertébrés. Une tentative de datation est exposée car sa position à la limite Frasnien/Famennien et sous une surface de glissement constitue autant d'intérêt pour les stratigraphes que pour les tectoniciens.

De même, l'aspect noduleux et conglomératique des niveaux à la base du Famennien et à la base du Namurien, qui sont accompagnés de lacunes de sédimentation, serait une réponse à un événement tectonique.

IV. RÉSULTATS TAPHONOMIQUES

Les fossiles ont aussi été traités comme des particules sédimentaires soumises aux phénomènes de transport et de diagenèse.

Ainsi, les écailles d'Acanthodiens semblent avoir enregistré des impacts sur leur surface ainsi qu'une activité biologique d'origine fongique (?) qui est aussi décelée en coupe sur les dents de Chondrichthyens. L'usure de la surface de ganoïne des écailles d'Actinoptérygiens est un indice supplémentaire quant au transport.

La phosphatisation des dents et des os intervient lors de la préfossilisation ; elle se produit dans les eaux intersticielles alcalines anoxiques de certains sédiments. Un diffractogramme a confirmé la transformation de l'apatite d'une dent de Chondricthyen du Namurien en fluoroapatite.

D'autre part, l'établissement d'une échelle des MAI (indice d'altération thermique) des microrestes de Vertébrés se heurte à des difficultés telle que la perminéralisation du fait de leur porosité. Ce caractère par rapport à ce qui se passe chez les Conodontes exclut ces derniers des Vertébrés (Tway *et al.*, 1986)

V. RÉSULTATS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Enfin, les microrestes permettent de restituer les liaisons entre les différentes masses continentales. La faune de Vertébrés du Boulonnais montre des liaisons avec celles des Pays Baltes, l'Ecosse et l'Amérique du Nord (Lelièvre *et al.*, 1988). Brice *et al.* (1988) évoquent au Givétien en ce qui concerne les invertébrés des relations avec le Vieux Monde mais aussi avec l'Amérique du Nord. Pour expliquer les diachronismes existant, ils font intervenir un courant marin dans le sens Ouest-Est, des Etats-Unis vers l'Europe. La tendance s'inverserait au Famennien et au Dinantien où des circulations Est-Ouest sont envisagées pour les Ostracodes (Crasquin & Lethiers, 1993), ce que semblent corroborer les Chondrichthyens. En effet, un diachronisme existe dans leur enregistrement entre l'Europe et les Etats-Unis. C'est le cas pour *Lissodus* sp. cf. *L. zideki*, *Stethacanthus*, *Bobbodus*, *Orodus* sp. cf. *O. decussatus*, *Kirkella* qui sont plus anciens en Europe. De même, les espèces *Phoebodus australiensis* et *Thrinacodus ferox* datant de la limite Famennien/Tournaisien en Pologne, sont dans les niveaux du Tournaisien supérieur en Belgique. Le décalage existe, dans le même sens, pour d'autres groupes dont les représentants sont *Holmesella equilaterata* ? et entre la France et la Grande-Bretagne pour *Canobius* et *Gonatodus macrolepis*. Il existe aussi des relations du Sud vers le Nord comme l'attestent *Protacrodus* dans le Famennien supérieur du Maroc, *Protacrodus* sp. cf. *P. vetustus* à la limite Dévonien/Carbonifère en Montagne Noire (France) que l'on retrouve dans le Tournaisien supérieur de Belgique. C'est le cas aussi de *Ctenacanthus* sp. 3 et *Phoebodus australiensis* décrits à la limite D/C en Montagne Noire (France) et datés du Tn3 en Belgique. Bien que les modèles courantologiques soient séduisants, peuvent-ils s'appliquer à l'ichthyofaune dont les constituants pratiquent une nage active ? A moins que l'on envisage le déplacement des pontes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGASSIZ L. (1833-1844). – Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel : 5 vols.

ANTIA D.D.J. (1979). – Bone-beds : a review of their clasification, occurrence, genesis, diagenesis, geochemistry, palaeoecology, weathering and microbiotas. *Mercian Geol.*, 7 (2) : 93-174 ; 614-619.

ARON M. & GRASSE P. (1966). – Précis de Biologie animale. *Masson ed.*, Paris 1421 p.

BARROIS C. (1874). - *Byssacanthus Gosseleti*, poisson du dévonien supérieur. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. II, 1874, p. 200-201.

BARROIS C. (1909). - Note sur la présence d'un lit de schiste bitumineux à écailles de poissons dans le terrain houiller de Flines. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 38, p. 492-494.

BARROIS C. (1910). - Note sur la Veine Poissonnière du terrain houiller d'Aniche. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 39, p. 49-64.

BELLES-ISLES M., VEZINA D. & VADET A. (1987). - Nouveau matériel de Placodermes Ptyctodontidae du Dévonien du Boulonnais (France). *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 106, p. 275-278.

BIRON J. P., COEN-AUBERT M., DREESEN R., DUCARME B., GROESSENS E. & TOURNEUR F. (1983). - Le trou de Versailles ou carrière à Roc de Rance. *Bull. Soc. belg. Géol.*, Bruxelles, 92, 4, p. 317-336.

BLIECK A. (1982). - Les Hétérostracés (vertébrés, agnathes) du Dévonien inférieur du nord de la France et du sud de la Belgique (Artois-Ardenne). *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, t. 105, p. 9-23.

BLIECK A. (1988). - Problèmes actuels en Paléontologie des Vertébrés paléozoïques. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 106, 343 p.

BLIECK A., BRICE D., FEIST R., GUILLOT F., MAJESTE MENJOULAS C. & MEILLIEZ F. (1988). - The Devonian of France and Belgium. *In* Devonian of the world, Vol. I, *Can. Soc. Petrol. Geol. publ.*, Calgary, p. 359-400.

BLOT J. (1969). – Holocéphales. Systématique. Elasmobranches. Systématique. *In* : Traité de Paléontologie. Piveteau, t. 4, vol. 2, *Masson ed.*, Paris, p. 702-776.

BONTE A. (1936). - Sur quelques sondages anciens du Pas-de-Calais. *Ann. Soc. géol. Nord* , Lille, t. 61, p. 102-119.

BONTE A.& DE HEINZELIN J. (1966). - Compte rendu de la session extraordinnaire Boulonnais. *Soc. Belge Géol. Pal. Hydr.*, et *Soc. géol. Belg.*, p. 245-305

BONTE A., COLBEAUX J.P., HOYEZ B. & LETHIERS F. (1974). - Les "schistes d'Hydrequent" (Dévonien supérieur du Bas-Boulonnais). *Ann. Soc. géol. Nord* , Lille, p. 117-121.

BOUCKAERT J., STREEL M., THOREZ J. & MOUND (1969). - Biostratigraphic chart of the Famennian stage (Upper Devonian) in the type localities of Belgium : a preliminary report. *J. Paleontol.*, vol. 43, N°3, p. 727-734.

BOUCKAERT J. & STREEL M. eds (1974). - Guidebook International Symposium on Belgian Micropaleontological limits from Emsian to Visean (Namur, 1974). *Serv.* géol. Belgique, Bruxelles, Publ.

BOUCKAERT J., STREEL M., THOREZ J. & MOUND (1969). - Biostratigraphic chart of the Famennian stage (Upper Devonian) in the type localities of Belgium : a preliminary report. *J. Paleontol.*, vol. 43, n° 3, p. 727-734.

BOUROZ A. (1962). - Contribution à l'étude de la structure du bassin houiller du Boulonnais. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 82, p. 27-37.

BRICE D. (1986). - Place et morphologie des Brachiopodes dans des assemblages beuthiques du Givétien et du Frasnien de Ferques (Boulonnais, Nord de la France) : essai d'interprétation paléoécologique. Les Brachiopodes fossiles et actuels. P.R. Racheboeuf & C.C. Enig (Ed.). Biostratigraphie du Paléozoïque 4, 500 p.

BRICE D. (1988a). - Le Dévonien de Ferques (Boulonnais-France) Historique. Synthèse des données nouvelles en stratigraphie, sédimentologie, paléontologie et tectonique. Conclusions - *In*. Le Dévonien de Ferques-Bas Boulonnais (N-France). D. Brice (Ed.), Biostratigraphie du Paléozoïque, 7, p. 1-520.

BRICE D. (1988b). - Brachiopodes du Dévonien de Ferques (Boulonnais-France). *In* Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N.France). D.Brice (Ed.) Biostratigraphie du Paléozoïque, 7, p. 1-520.

BRICE D., BULT YNCK P., COLBEAUX J.P., LETHIERS F., MISTIAEN B., ROHART J.C. & BIGEY F. (1976). - Une nouvelle coupe dans le Dévonien de Ferques (Boulonnais, France). *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, 96, p. 135-155.

BRICE D., MILHAU B. & MISTIAEN B. (1994). - Affinités nord-américaines de taxons dévoniens (Givétien-Frasnien) du Boulonnais, Nord de la France. Migrations et diachronismes. *Bull. Soc. géol. France*, t. 165, n°4, p. 291-306.

CAPPETTA H. (1987). – Chondrichthyes. II. Mesozoïc and Cenozoïc Elasmobranchii. *In* : Handbook of Paleoichthyology. vol. 3B.

CAPPETTA H., DUFFIN C. & ZIDEK J. (1993). - Chondrichthyes. In The Fossil Record 2. M.J.Benton (Ed.), p. 593-609.

CASIER E. (1947a). – Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. I. Note préliminaire. *Bull. Mus. Royal. Hist. nat. Belgique*, 23(13), p. 1-15.

CASIER E. (1947b). – Constitution et évolution de la racine dentaire des.Euselachii. II. Etude comparative des types. *Bull. Mus. Royal Hist. nat. Belgique*, 23(14), p. 1-32.

CASIER E. (1947c). – Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. III. Evolution des principaux caractères morphologiques et conditionnels. *Bull. Mus. Royal Hist. nat. Belgique*, 23(15), p. 1-45.

CASIER E. (1952). - Un paléoniscoide du Famennien inférieur de la Fagne : *Stereolepis marginis* n. gen., n. sp. *Bull. Inst. r. Sci-Nat. Belgique*, Bruxelles, t. 28, n°47, p. 1-17.

CASIER E. (1954). - Note additionnelle relative à "*Stereolepis*" (*Osorioichthys* nov. nom.) et à l'origine de l'interoperculaire. *Bull. Inst. r. Sci-Nat. Belgique*, Bruxelles, t. 30, p. 1-12.

CASIER E. (1959). – Sélaciens et Holocéphales sinémuriens de la province du Luxembourg. *Bull. Inst. Royal Sci. nat. Belgique*, Bruxelles, t.35, 8, 24 p.

CASIER E. (1961). – Transformations des systèmes de fixation et de vascularisation dentaires dans l'évolution des Sélaciens du sous-ordre des Squaliformes. *Mém. Inst. Royal Sci. nat. Belgique*, Bruxelles, p. 10-65.

CHAMLEY H. (1988). - Minéralogie des argiles dans le Givétien de Ferques (Boulonnais-France). Nature et signification. *In*. Le Dévonien de Ferques-Bas Boulonnais (N-France). D. Brice (Ed.), Biostratigraphie du Paléozoïque, 7, p. 37-42.

CONIL R. (1973). - Les Foraminifères du Tournaisien Supérieur. Professional Paper N°5, *Serv. Géol. Belgique*, p. 12-17.

CRASQUIN S. (1984). - Ostracodes du Dinantien Systématique - Biostratigraphie - Paléoécologie (France, Belgique, Canada). Thèse 3ème cycle, Univ., Lille, p. 238.

CRASQUIN-SOLEAU S. & LETHIERS F. (1993). - Distribution provinciale des ostracodes dinantiens : implications paléocourantologiques en Europe. *Bull. Soc. géol. France*, t. 164, n°2 p. 155-163.

DAVIS J. W. (1883 a). - On the fossil fishes of the Carboniferous Limestone Series of Great Britain. *Trans. Roy. Dublin Soc. Ser.*, Dublin, *2*, 1, p. 327-548.

CUVIER G. (1812). – Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes. Discours préliminaire. *Flammarion ed.* (1992), Paris, 189 p.

DE KONINCK L.G. (1878). – Faune du Calcaire Carbonifère de la Belgique - 1ère partie. *Ann. Mus. Royal Hist. nat. Belgique*, Bruxelles, t. 2, 76 p.

DEMANET F. (1938). – La faune des couches de passage du Dinantien au Namurien dans le synclinorium de Dinant. *Mém. Mus. Royal Hist. nat. Belgique*, Bruxelles, t. 84, 201 p.

DEMANET F. (1941). – Faune et Stratigraphie de l'étage Namurien de la Belgique. *Mém. Mus. Royal Hist. nat. Belgique*, Bruxelles, t. 97, p. 327.

DENISON R.H. (1979). – Acanthodii. *In :* Handbook of Paleoichthyology. *H.P. Schultze ed.*, New-York : Gustav Fischer Verlag, vol. 5, 62 p.

DERYCKE C. (1992). – Microrestes de Sélaciens et autres Vertébrés du Dévonien supérieur du Maroc. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e série, 14, section C, n° 1, p. 15-61.

DERYCKE C., BLIECK A. & TURNER S. (sous presse, a). – Vertebrate microfauna from the Devonian/Carboniferous boundary stratotype at La Serre, Montagne Noire (Hérault, France). *In* : VIIth Intern. Symp. of Early Vertebrates, Miguasha, Québec, 1991. *M. Arsenault et P. Janvier, eds.*

DERYCKE C., BRICE D., BLIECK A. & MOURAVIEFF N. (sous presse, b). – Upper Givetian and Frasnian ichthyoliths from Bas-Boulonnais (Pas-de-Calais, France) : preliminary record. *In* : VIIth Intern. Symp. of Early Vertebrates, Miguasha, Québec, 1991. *M. Arsenault et P. Janvier, eds.*

DE SAINT-SEINE P. & BLOT J. (1969). – Holocéphales et Elasmobranches. *In* : Traité de Paléontologie. Piveteau, t. IV, vol. 2, p. 693-781.*Masson ed.*, Paris.

DOYLE P. S., KENNEDY G.G. & RIEDEL W.R. (1974). – Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. 35. *Stratigraphy*, Washington : U.S. Govt. Printing Office, Vol. 26.

DREESEN R. (1982). – Storm-generated oolitic ironstones of the Famennian (Fa1b-Fa2a) in the Vesdre and Dinant synclinoria (Upper Devonian, Belgium). *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, t.105, p. 105-129.

DREESEN R. (1984). – Stratigraphic correlation of Famennian oolitic ironstones in the Havelange (Dinant Basin) and Verviers boreholes (Vesdre Massif) (Upper Devonian, Belgium). *Bull. Soc. belge de Géologie*, Bruxelles, t. 93(1-2), p. 197-211.

DREESEN R. (1989). – Oolitic ironstones as event-stratigraphical markerbeds within the Upper Devonian of the Ardenno-Rhenish Massif. *In* : Phanerozoic Ironstones. T.P. Young et W.E.G. Taylor, eds. *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 46, p. 65-78.

DREESEN R., DUSAR M. & GROESSENS E. (1977). - Le complexe sportif de Dinant. Contribution à la Biostratigraphie du Site (Famennien). *Bull. Soc. belge Géol.*, Bruxelles, t. 86, p. 129-134.

DREESEN R., SANDBERG C.A. & ZIEGLER W. (1986). – Review of Late Devonian and Early Carboniferous conodont biostratigraphy and biofacies models as applied to the Ardenne shelf. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, t. 109, sp. vol. "Aachen 1986", p. 27-42.

DUCARME B. (1980). – Géologie de la voûte anticlinale de Rance. *Bull. Soc. belge de Géologie*, Bruxelles, t. 89(2), p. 114-119.

DUFFIN C. J. (1993). - Reworked Courceyan (Early Carboniferous) chondrichthyan remains from British Triassic cave deposits. IGCP 328 Palaeozoic Microvertebrates-SDS : Gross Symposium (Göttingen, 31 July-6 August 1993) : Abstract.

DUTERTRE A.P. (1929a). - Découverte d'ossements de Poissons dans le Dévonien du Boulonnais. C.R.Acad. Sc. Paris, t. 188, p. 1116.

DUTERTRE A.P. (1929b). – Ossements de Poissons découverts dans le Dévonien du Boulonnais. *Ann. Soc. géol. Nord*, t. 54, p. 80.

EPSTEIN A.G., EPSTEIN J.B. & HARRIS C.D. (1977). – Conodont color alteration – an index of organic metamorphism, *United Stated Geological Survey*, Prof. Paper 995.

FOREY P. & JANVIER P. (1993). – Agnathans and the origin of jawed vertebrates. *Nature*, 361, 6408, p. 129-134.

FOURNIER D.G. et PRUVOST P. (1928). – Descriptions des poissons elasmobranches du Marbre Noir de Denée. *Mém. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 9, 2, 23 p.

FRANCILLON-VIEILLOT H., DE BUFFRENIL V., CASTENET J., GERAUDIE J., MEUNIER F.J., SIRE J.Y., ZYLBERBERG L., & DE RICQLES A. (1990). – Microstructure and Mineralization of Vertebrate skeletal Tissues. *In* : Skeletal Biominera-lization : Patterns, Processes and Evolutionary Trends. *J. G. Carter ed.*, p. 471-548.

GAGNIER P. Y. (1989). – Analyses anatomique et phylogénétique de quelques Vertébrés paléozoïques américains. Vol. 1 : Les Vertébrés ordoviciens de Bolivie. Vol. 2 : Les Poissons Acanthodiens de la Formation d'Escuminac, Province du Québec, Canada. Thèse Doct. Sci. Nat. Univ. de Paris 7, 28 Nov. 1989, 4 volumes, inédit.

GAGNIER P.Y. & WILSON V. H. (1993). – An unusual acanthodian from the Devonian of Northern Canada. IGCP 328 Palaeozoic Microvertebrates-SDS : Gross Symposium (Göttingen, 31 July-6 August 1993) : Abstract.

GARDINER B.G. (1984). – The relationship of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bull. Brit. Mus. natl. Hist.* (Geol.), 37(4), p. 173-428.

GAUDANT J. (1980). – Louis Agassiz (1807-1873), fondateur de la paléoichthyologie. *Rev. Hist. Sci.*, 33 / 2, p. 151-162.

GAYET M. & MEUNIER. F.-J. (1986). – Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 303, Série II, 13, p. 1259-1262.

GEBHARDT U. (1988). – Taxonomie und Palökologie von *Lissodus lacustris* n.sp. (Hybodontoidea) aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke. *Freib. Forsch.-H.*, Leipzig, C419, p. 38-44.

GINTER M. (1990). – Late Fammennian shark teeth from the Holy Cross Mts, Central Poland. *Acta Geologica Polonica*,Warszawa, 40, 1-2, p. 69-81.

GINTER M. (1993). - Relationships of *Phoebodus*. IGCP 328 Palaeozoic Microvertebrates-SDS : Gross Symposium (Göttingen, 31 July-6 August 1993) : Abstract.

GOSSELET J. (1888).- L'Ardenne. *Mém. Carte géol. Fr., Baudry éd.*, Paris, 881p.

GOSSELET J. (1903). - Découverte de Poissons dans le terrain dévonique du Pas-de-Calais. *C. R. Acad. Sc.* , Paris, t. 136, p. 540.

GOTO M. & HASHIMOTO I. (1976). – Studies on the teeth of *Chlamydoselachus anguineus*, a living archaic fish. I. On the morphology, Structure and composition of the teeth. *Japan. J. Oral Biology,* 18, 3, p. 362-377.

GOTO M. & HASHIMOTO I. (1977). – Studies on the teeth of *Chlamydoselachus anguineus*, a living archaic fish. II. On the development of the teeth and dermal teeth. *Japan. J. Oral Biology*, 19, 1, p. 159-175.

GRAULICH J. M. (1970). - Meuse namuroise. Complexe Barrage - Ecluses de Seilles. Etudes géologiques. Descripton des sondages. *Serv. géol. Belgique*, doc. n° 2, 3p.

GROESSENS E. (1973). - La formation du Bocq à Yvoir. Professional Paper, N°5, *Serv. Géol. Belgique*, p. 1-11.

GROESSENS E. (1974). - Distribution de Conodontes dans le Dinantien de la Belgique. Publication n°17, International Symposium on Belgian Micropaleontological Limits from Emsian to Visean, September 1st to 10th, Namur 1974, p. 1-193.

GROESSENS E. (1983). - Considérations sur l'âge de l'Encrinite de Tramaka. *Bull. Soc.belge de Géologie*, Bruxelles, t. 92, 3, p. 225-235.

GROESSENS E. (1992). – La diffusion du marbre de Rance en France. *117e Congr. Nat. Soc. Sav.*, Clermont-Ferrand, 2e coll. Carrières et constructions, p. 193-211.

GROSS W. (1937). – Das Kopfskelett von *Cladodus wildungensis* Jaekel. 2 parts. Der Kieferbogen. Anhang : *Protacrodus vetustus* Jaekel. *Senckenbergiana*, 20, p. 123-145.

GROSS W. (1966). – Kleine Schuppenkunde. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, 125, p. 29-48.

GROSS W. (1967). – Uber Thelodontier-Schuppen. *Palaeontographica* , Stuttgart, A, 127, p. 1-67.

GROSS W. (1971b). – Unterdevonische Thelodontier und Acanthodier-Schuppen aus Westautralien. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 45, 314, p. 97-106.

GROSS W. (1973). – Kleinschuppen, Flössentacheln und Zähne von Fischen aus europaïschen und nord amerikanischen Bonebeds des Devons. *Palaeontographica,* Stuttgart, A, 142, Lfg. 4-6, p. 51-155.

GUNNELL F.H. (1933).– Conodonts and fish remains from the Cherokee, Kansas City, and Waubaunsee Groups of Missouri and Kansas. *J. Paleont.*, 7(3), p. 261-297.

HALSTEAD L.B. (1974). – Vertebrate hard tissues. In Wykeham publications (London) LTD (A member of the Taylor et Francis Group) London et Winchester. General Editors Pr Sir Nevill Mott, F. R. S., G. R. Noakes. Biological Editor. : W. B. Y. app., 179 p.

HANCE L. (1985). - Le Moliniacien (Viséen inférieur) du synclinorium de Dinantaise jusqu'à la Vallée de l'Ourthe (Belgique). Thèse doctorat U.C.Liège., 205 p.

HANSEN M. C. (1986). – Microscopic Chondrichthyan remains from Pennsylvanian marine rocks of Ohio and adjacent areas, Vol. 1. Dissertation.

HARLAND W.B., ARMSTRONG R.L., COX A.V., CRAIG L.E., SMITH A.G. & SMITH D.G. (1990). - A geologic time scale 1989; Cambridge University press, 263 p.

HELSEN S. (1992). – Conodont colour alteration maps for Paleozoic strata in Belgium, northern France and westernmost Germany - preliminary results. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 115(1), p. 135-143.

HERMAN J. (1977). – Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. *Mém. Expl. Cartes Géol. Min. Belgique*, 15, 450 p.

HEYLER D (1969). - Acanthodii. *In* Traité de Paléontologie, Piveteau J. (Ed), p. 21-70.

JANVIER P. (1978). – On the oldest known teleostome fish *Andreolepis hedei* Gross (Ludlow of Gotland), and the systematic position of the Lophosteids. *Eesti NSV Tead. Akad. Toim :* 27, Koïde Geologia,. NR. 3.

JANVIER P., LETHIERS F., MONOD O. & BALKAS O. (1984). – Discovery of a vertebrate fauna at the Devonian-Carboniferous boundary in Turkey S.E. (Hakkari province). *J. Petrol. Geol.*, 7, 2, p. 147-168.

JANVIER P. & MELO J.H.G. (1987). – Late Devonian Actinopterygian scales from the Upper Amazon Basin, Northwestern Brazil. *An. Acad. Bras. Ci.*, 59(3), p. 213-218.

JESSEN H.L. (1968). – *Moythomasia nitida* Gross und *M.* cf. *striata* Gross, devonische Palaeonisciden aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 128, Lfg. 4-6, p. 87-114.

JOHNSON G.D. (1981). – Hybodontoidei (Chondrichthyes) from the Wichita-Albany group (Early Permian) of Texas. *J. Vert. Paleont.*, 1(1), p. 1-41, 3 fig., fig. 4-195.

KARATAJUTE-TALIMAA V. (1973). – *Elegestolepis gossi* gen. et sp. nov., ein neuer Typ der Placoidschuppe aus dem oberen Silur der Tuwa. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 143, Lfg. 1-6, p. 35-50.

KARATAJUTE-TALIMAA V. (1992). – The early stages of the dermal skeleton formation. *In* : Chondrichtyans-Academia N° 1. Tallin 1992, "Fossil fishes as living animals", p. 223-231.

KARATAJUTE-TALIMAA V. , NOVITSKAYA L.T., ROZMAN C.S. & SODOV J. (1990). – *Mongolepis* - novyj nod elasmobranchij iz nijnego silura Mongdii (*Mongolepis* - un nouveau genre d'Elasmobranche du Silurien inférieur de Mongolie). *Paleont.* 5, 1990 (1), p. 76-86. (En Russe).

KHATIR A. (1990). - Structuration et déformation progressive au front de l'allochtone ardennais (Nord de la France).*Mém. Soc. géol. Nord,* Lille, publ. n° 18, 293p.

KHATIR A., MANSY J. L. & MEILLIEZ F. (1989). - Structures et déformation dans l'Allochtone Ardennais en Avesnois (Nord). *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 108, p. 73-83.

KHATIR A., MANSY J. L. & MEILLIEZ F. (1992). - Structuration varisque en Ardenne occidentale : une hiérarchie des niveaux de décollement. *C. R. Acad. Sci.* , Paris, t. 314, Série II, p. 365-371.

KHATIR A., MANSY J. L., MEILLIEZ F. & GOFFFETTE O. (1991). - Two deep structural cross-sections through the western Ardenne Massif (Northern variscqn foreland) : a non-cylindrical shortening model. The J. Ramsay meeting : The geometry of naturally deformed rocks. *Mitt. aus dem Geol. Inst. ETH Zürich, Neue Folge,* 239 b, p. 173-174.

LAUDER G.V. & LIEM K.F. (1983). – The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150 (3), p. 95-197.

LECLÈRE V. (1982).- Microfaciès dans des calcaires péri-waulsortiens aux environs de Pont-à-Lesse, à Dinant. Mémoire inédit, Université Catholique de Louvain, Faculté des Sciences.

LAVERDIERE J.W. (1929). – Description d'une plaque dentaire de Dipneuste *Palaedaphus ferquensis* nov.sp. du Dévonien supérieur du Boulonnais. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 54, p. 94.

LAVERDIERE J. W. (1930). - Description d'une plaque osseuse d'*Heterosteus* (groupe des Arthrodira) du Frasnien de Trélon (Nord de la France). *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 55, p. 61-69.

LEFRANCOIS A., DECONINCK J.-F., MANSY J.-L. & PROUST J.-N (1993). - Structure, sédimentologie et minéralogie des argiles des formations de Beaulieu et d'Hydrequent (Dévonien supérieur du Bas-Boulonnais). *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 2 (2ème série), p. 123-134.

LEHMAN J.P. (1973). – Un nouveau Coccostémorphe, *Belgiosteus mortelmansi*. *Ann. Paléont., Vertébrés*, 59(1), 14 p.

LELIEVRE H. (1982). – *Ardennosteus ubaghsi* n.g., n.sp. Brachythoraci primitif (vertébré, placoderme) du Famennien d'Esneux (Belgique). *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 105, p. 1-7.

LELIEVRE H., GOUJET D. , BLIECK A. & JANVIER P. (1988). – Poissons du Dévonien du Boulonnais (France). *In* : Le Dévonien de Ferques, Bas-Boulonnais (Nord, France). Paléontologie - Sédimentologie - Stratigraphie - Tectonique. D. Brice, ed., *Biostratigraphie du Paléozoïque,* Brest, 7, p. 503-522.

LELIEVRE H. & GOUJET D. (1986). – Biostratigraphic significance of some Uppermost Devonian Placoderms. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 109, sp. vol. "Aachen 1986", p. 55-59.

LERICHE M. (1902). – Révision de la faune ichthyologique des terrains crétacés du Nord de la France. *Ann. Soc. géol. Nord* , Lille, p. 87-154.

LERICHE M. (1906). – Contribution à l'étude des poissons du Nord de la France et des régions voisines. *Mém. Soc. géol. Nord,* Lille, t. 5, 430 p.

LERICHE M. (1908 a.b.). - a). Première note sur les Poissons carbonifères du Nord de la France. b). Sur quelques plaques dentaires des Cochliodontidés des Terrains carbonifères de la Belgique. *Ann. Soc. géol. Nord* , Lille, p. 266-286.

LERICHE M. (1908 c). – Note sur des Poissons paléocènes et éocènes des environs de Reims (Marne). *Ann. Soc. géol. Nord,* Lille, t. 37, p. 229-265.

LERICHE M. (1926). - Deuxième note complémentaire sur le *Pteraspis* de Wihéries (*P. dunensis* F. Roemer). *Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydrol.*, 35, p. 19-29, Bruxelles.

LERICHE M. (1931). – Les poissons famenniens de la Belgique. Ext. des *Mém. Classe des Sciences Acad. Royale Belgique*, collection in 4°, 2ème série, 10, 72 p.

LISZKOWSKI J. & RACKI G. (1992). – Ichthyoliths and deepening events in the Devonian carbonate platform of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 37, n° 2-4, p. 407-426.

LOBOZIAK S., STREEL M. & VANGUESTAINE M. (1983) – Miospores et acritarches de la Formation d'Hydrequent (Frasnien supérieur à Famennien inférieur, Boulonnais, France). *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 106, p. 173-183.

LONG J. (1986). - New ischnacanthid acanthodians from the Early Devonian of Australia, with a discussion of acanthodian interrelationships, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 87, p. 321-339.

LONG J.A. (1990). – Late Devonian Chondrichthyans and other microvertebrate remains from northern Thailand. *J. Vert. Paleont.*, 10 (1), p. 59-71.

LONG J. (1993). - Early-Middle Palaeozoic vertebrate extinction events. *In* Palaeozoic Vertebrate, Biostratigraphy and Biogeography. Long J. A. (Ed), p. 54-63.

LUND R. (1974). - *Stethacanthus altonensis* (Elasmobranchii) from the Bear Gulch Limestone of Montana. *Ann. Carnegie Mus.*, 45, p. 161-178.

LUND R. (1977). – *Echinochimaera meltoni*, new genus and species (Chimaeriformes), from the Mississippian of Montana *Ann. Carnegie Museum,* Pittsburg, Pennsylvania, 46, art. 13, p. 195-221.

LUND R. (1986). – The diversity and relationships of the Holocephali. *In :* Proc. of the IInd Intern. Conf. on Indo-Pacific Fishes : Indo-Pacific Fish Biology. T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi et K. Matsuura, eds, *Ichthyol. Soc. Japan*, Tokyo, p. 97-106.

LUND R. (1988). – New Mississipian Holocephali (Chondrichthyes) and the evolution of the Holocephali. *In* : Proc. of the VIIth Intern. Symp. on Dental Morphology : Teeth Revisited. D.E. Russel, J. P. Santoro et D. Sigogneau, eds, *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, Série C, 53, p. 195-205.

MADER H. & SCHULTZE H.P. (1987). – Elasmobranchier-Reste aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges und des Harzes (W. Deutschland). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, 175(3), p. 317-346.

MAGNE F. (1964). – Données micropaléontologiques et stratigraphiques dans le Dévonien du Boulonnais (France) et du Bassin de Namur (Belgique). Thèse 3e cycle, 2 vol. ronéo, I : texte, Paris, 172 p.

MAISEY J. G. (1981). - Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. N°1. Historical review and revised diagnosis of *Ctenacanthus*, with a list of referred taxa : *Amer. Mus. Novit.*, n° 2718, p. 122.

MAISEY J. G. (1982a). - Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. N°2. *Bythiacanthus* St John and Worthen, *Amelacanthus*, New Genus, *Eunemacanthus* St John and Worthen, *Sphenacanthus* Agassiz, and *Wodnika* Münster. *Amer. Mus. Novit.* n° 2722, 24 p.

MAISEY J. G. (1984). - Studies on the Paleozoic Selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. N°3. Nominal Species referred to *Ctenacanthus*. *Amer. Mus. Nov.*, n° 2774, p. 1-20.

MARCH BENLLOCH M. & DE SANTISTEBAN C. (1993). – Dolomitization as an eventual determining factor in the colour alteration index (CAI). *Geobios*, Lyon, 26(6), p. 745-750.

MÄRSS T. (1986). - Silurian Vertebrates of Estonia and West Latvia. Valgus, Tallinn, (*in* Russian, with English summary), p. 1-104.

MATTE PH.(1986). - La chaîne varisque parmi les chaînes paléozoïques périatlantiques, modèle d'évolution et position des grands blocs continentaux au Permo - Carbonifère. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), t. 2, n° 1, p. 9-24.

MEILLIEZ F. (1989). - Importance de l'événement calédonien dans l'Allochtone Ardennais ; Essai sur une cinématique paléozoïque de l'Ardenne dans la chaîne varisque. *Thèse d'Etat Es Sciences, Univ. du Maine*, 518 p.

MEILLIEZ F., ANDRÉ L., BLIECK A., FIELITZ W., GOFFETTE O., HANCE L., KHATIR A., MANSY J.L., OVERLAU P. & VERNIERS J. (1991). - Ardenne-Brabant. *Sci. Géol., Bull.*, 44, Strasbourg, p. 3-29.

MEINKE D.K. (1982). - A light and scanning electron microscop study of microstructure, growth and development of the dermal skeleton of *Polypterus* (Pisces : Actinopterygii). *J. Zool., Lond.*, 197, p. 355-382.

MEUNIER F.-J.(1980). - Recherches histologiques sur le squelette dermique des Polypteridae. Arch. Zool. exp. gén., (4), t. 122, p. 279-295.

MEUNIER F.-J. (1991). - L'estimation de l'âge individuel chez les Chondrichthyens : revue bibliographique des problèmes méthodologiques. *In* Tissus durs et âge individuel des Vertébrés, Baglinière J.-L., Castanet J., Conand F., Meunier F. (Eds), Colloque national Bondy, 4-6 mars 1991, p. 281-297.

MEUNIER F.-J. & FRANCOIS Y. (1980). - L'organisation spatiale des fibres collagènes et la minéralisation des écailles des Dipneustes actuels. *Bull. Soc. Zool. France.* t. 105, n°1, p. 215-226.

MEUNIER F. J., GAYET M., GERAUDIE J., SIRE J. Y. & ZYLBERBERG L. (1986). - Données ultrastructurales sur la ganoïne du Dermosquelette des Actinoptérygiens primitifs. *In* : Teeth Revisited : Proceeding of the VIIth. International Symposium on Dental Morphology; Paris, Russell D. E., Santoro J. P. & Sigogneau-Russell D., Eds., *Mém. Mus. Hist. nat.*, Paris, (Série C) 53, 77-83.

MEUNIER F.-J., GAYET M., GERAUDIE J., SIRE J.Y. & ZYLBERBERG L. (1988). – Données ultrastructurales sur la ganoïne du dermosquelette des actinoptérygiens primitifs. *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, Série C, 53, p. 77-83.

MILES R.S. (1973). – Relationships of acanthodians. *In* : Interrelationships of Fishes. P.H. Greenwood, R.S. Miles et C. Patterson, eds, *Zool. J. Linn. Soc. London,* 53, Suppl. 1, p. 63-103.

MILHAU B. (1983). – Valeur biostratigraphique et paléoécologique des Ostracodes du Givétien supérieur de la région-type (Ardenne). *Géobios*, Lyon, 16(3), p. 347--359.

MILHAU B. (1983).– Ostracodes du Givétien supérieur du Boulonnais. Corrélations avec l'Ardenne. *Ann. Soc. géol. Nord*, Lille, t. 102, p. 217-236.

MOY-THOMAS J. A. (1936). – The structure and affinities of the fossil elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous rocks of Glencartholm, Eskdale. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 761-788.

MOY-THOMAS J. A. (1938 a). - A revision of the fishes referred to the genus *Canobius* from Lower Carboniferous localities other than Glencartholm. *Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 11, vol. 2, p. 291-299.

MOY-THOMAS J. A. (1938 b). - Carboniferous Palaeoniscids from Northumberland and Berwickshire. *Geological Magazine*, London, vol. 75, n° 7, p. 308-318.

MOY-THOMAS J.A. & MILES R.S. (1971). – Paleozoic fishes. *Chapman et Hall Ltd*, London, 259 p.

MURCHISON R. I. (1840). - Sur les roches dévoniennes, type particulier de l'Old Red Sandstone des géologues anglais, qui se trouvent dans le Boulonnais et les pays limitrophes. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 1ère série, 11 (1839-1840), p. 229-256.

NDZIBA M. (1982). – Anomalies radiométriques des couches de passage du Viséen-Namurien dans le Bassin de Dinant (Ardennes, Belgique). Etude géologique et géochimique. *Thèse Univ. Lille*, 153 p.

NEWBERRY J.S. (1873). – Descriptions of fossil fishes. *Geol. Surv. Ohio*, vol. I, part II, *Palaeont.*, p. 247-355.

NEWBERRY J.S. (1889). – The Paleozoic fishes of North America. *Monogr. U.S. Geol. Surv.*, Washington, XVI, 228 p.

NEWBERRY J.S. & WORTHEN A.H. (1866). – Descriptions of Vertebrates. *Geol. Surv. Illinois*, II, *Palaeontology*, p. 9-134.

OMBREDANE D. & BAGLINIERE J.L. (1992). – Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. *In* : Tissus durs et âge individuel des Vertébrés. Colloque National 1991, Bondy. J.L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand, F.J. Meunier, eds, p. 151-192.

ØRVIG T. (1951). – Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs 1. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Ark. Zool., Kungl. Sv. Vet. Akad.,* Stockholm, Ser. 2, p. 321-454.

ØRVIG T. (1957a). - Notes on some paleozoic, Lower vertebrates from Spitsbergen and North America. Saertrykk av. *Norsk geologisk tidsskrift*, bd. 37, h. 3-4, p. 285-353.

ØRVIG T. (1957b). - Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P. Q. , Canada, with special reference to the Porolepiform crossopterygians. *Ark. Zool.*, Ser. 2, 10(6), p. 367-426.

ØRVIG T. (1966). – Histologic studies of Ostracoderms, placoderms and fossil Elasmobranchs. 2 : On the dermal skeleton of two late Paleozoic elasmobranchs. *Ark. Zool., Kungl. Sv. Vet. Akad.,* Stockholm, Bd. 19, n° 1, p. 1-39

ØRVIG T. (1967). – Phylogeny of tooth tissues : Evolution of some calcified and Chemical Organisation of Teeth. *In :* E.A.W. Miles et R.C. Grenlich ed., New York et London : Academic Press, vol. 1, p. 45-110.

ØRVIG. T (1977). – A survey of odontodes ("dermal teeth") from developmental, structural, functional, and phyletic points of view. *In* : Problems in Vertebrate Evolution. S.M. Andrews, R.S. Miles, A.D. Walker, ed., *Linnean Soc. London,* 411 p.

ØRVIG T. (1978a). - Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes : *Birgeria* and *Scanilepis* , *Zool. Scr.*, Vol. 7, p. 33-56.

ØRVIG T. (1978b). - Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes : *Boreosomus*, *Plegnolepis* and *Gyrolepis*., *Zool. Scr.*, Vol. 7, p. 125-144.

ØRVIG T. (1978c). - Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes : *Nephrotus* and *Colobodus*, with remarks on the dentition in other forms. Zool. Scr. Vol. 7, p. 297-326.

ØRVIG T. (1985). – Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 5. Ptyctodont's tooth plats and their bearing on holocephalan ancestry : the condition of chimaerids. *Zool. Scr.*, 14, p. 55-79.

PAPROTH E., CONIL R., BLESS M.J.M., BOONEN P., BOUCKAERT J., CARPENTIER N., COEN M., DELCAMBRE B., DEPRIJCK C., DEUZON S., DREESEN R., GROESSENS E., HANCE L., HENNEBERT M., HIBO D., HAHN G. et R., HISLAIRE O., KASIG W., LALOUX M., LAUWERS A., LEES A., LYS M., OP DE BEEK K., OVERLAU P., PIRLET H., POTY E., RAMSBOTTOM W., STREEL M., SWENNEN R., THOREZ J., VANGUESTAINE M., VAN STEENWINKEL M. & VIESLET J.L. (1983a). - Bio- and lithostratigraphic subdivisions of the Dinantian in Belgium, a review. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 106, p. 185-239.

PAPROTH E., DREESEN R. & THOREZ J. (1986). - Famennian paleogeography and event stratigraphy of Northwestern Europe. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 109, p. 175-186.

PAPROTH E., DUSAR M., BLESS M.J.M., BOUCKAERT J., DELMER A., FAIRON-DEMARET M., HOULLEBERGHS E., LALOUX M., PIERART P., SOMERS Y., STREEL M., THOREZ J. & TRICOT J. (1983b). - Bio- and lithostratigraphic subdivisions of the Silesian in Belgium, a review. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 106, p. 241-283.

PATTERSON C. (1982). – Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. *Amer. Zoll.*, Utica, 22, p. 241-259.

PEIGNOUX-DEVILLE J. & JANVIER P. (1984). – L'os du requin ou la biologie au rendez-vous de la Paléontologie. *La Recherche*, 158, septembre, p. 1140-1142.

PELHATE A. & PONCET J. (1988). - Evolution sédimentaire de la Formation de Blacourt (Givétien de Ferques-Boulonnais). *In*. Le Dévonien de Ferques-Bas Boulonnais (N-France). D. Brice (Ed.), Biostratigraphie du Paléozoïque, 7, p. 25-36.

PRUVOST P. (1918). - Les Poissons fossiles du Terrain houiller du Nord de la France. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 167, P. 1041.

PRUVOST P. (1919). – Introduction à l'étude du terrain houiller du Nord et du Pas-de-Calais : la faune continentale du terrain houiller du Nord de la France. *Thèse Univ. Lille*, 584 p..

PRUVOST P. (1922). – Sélacien nouveau du Marbre noir de Denée. *Bull. Acad. Royale Belgique*, Classe des Sciences, p. 213.

PRUVOST P. & DELEPINE G. (1921). - Observations sur la faille d'Hydrequent et sur les couches de base du Carbonifère dans le Bas-Boulonnais. *Bull. Soc. géol. France*, 4ème série, t. 21, p. 189-206.

RAOULT J. F. (1986). - Le front varisque du Nord de la France d'après les profils sismiques, la géologie de surface et les sondages. *Géol. dyn. Géogr. ph.*, Paris, vol. 27, fasc. 3-4, p. 247-268.

RAOULT J. F. & MEILLIEZ F. (1987). - The Variscan Front and the Midi Fault between the Channel and the Meuse River. *J. Struct. Géol.*, Great Britain, vol. 9, n°4, p. 473-479.

REED J.W. (1992). – The actinopterygian *Cheirolepis* from the Devonian of Red Hill, Nevada, and its implications for acanthodian-actinopterygian relationships. *In* : Fossil Fishes as Living Animals. E. Mark-Kurik, ed., p. 243-249.

REIF W.E. (1978). Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Palaeont. Z.*, 52(12), p. 110-128.

REIF W. E. (1982). – Morphogenesis and function of the squamation in sharks. *N. Jb. Geol. Paläont.*, Stuttgart, 164, p. 172-183.

RONCHESNE P. (1955). - La jonction du Viséen au Namurien dans une tranchée à Ocquier. *Publ. Ass. Etud. Paléont.* , Bruxelles, n° 21, Hors série, p. 327-343.

SANDBERG C.A., ZIEGLER W. & BULTYNCK P. (1989). - New standard conodont zones and early *Ancyrodella* phylogeny across Middle-Upper Devonian boundary. - *Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg*, 110, Frankfurt, p. 195-230.

SCHMIDT W. (1976). - Der rest eines actinolepididen placodermen (pisces) aus der bohrung bolland (emsium, belgien). *Mém. Expl. Cartes Géol. et Minières Belg.*, N°14, p. 23.

SCHULTZE H. P. (1968). – Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.),* London, 16(7), p. 343-368.

SCHULTZE H.P. (1977). – Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläontol. Z.* , Stuttgart, 51(3), p. 152-168.

SCHULTZE, H. P. (1990). - A new Acanthodian from the Pennsylvanian of Utah, U.S.A., and the distribution of otoliths in Gnathostomes. *J. Vertebr. Paleont.* 10(1), p. 49-58.

SCHULTZE H.P. (1992).– Early Devonian actinopterygians (Osteichthyes, Pisces) from Siberia. *In* : Fossil Fishes as Living Animals. E. Mark-Kurik, ed., *Academia*, 1, Tallin, p. 233-242.

SCOTESE C. R. & Mc KERROW W. S. (1990). - Revised World maps and introduction. *In* Palaeozoic Palaeogeography and Biogéography, from Mc Kerrow W. S. & Scotese C. R. (eds), *London Géol. Soc.*, Mem. 12, p. 1-21.

SIRE J.-Y (1989). – Scales in young *Polypterus senegalus* are elasmoid : new phylogenetic implications. *Amer. J. Anatomy,* p. 186-323.

SIRE J.-Y., GÉRAUDIE J., MEUNIER F.J. & ZYLBERBERG L. (1987). – On the origin of ganoine : histological and ultrastructural data on the experimental regeneration of the scales of *Calamoichthys calabaricus* (Osteichthyes : Brachyopterygii, Polypteridae). Am. J. Anat. 180 (4), p. 391-402.

SMITH M. M. (1989). - Distribution and variation in enamel structure in the oral teeth of Sarcopterygians : its significance for the evolution of a protoprismatic enamel. *Historical Biology,* Vol. 3, p. 97-126.

SMITH M.M. (1991). – Microstructure of enamel in the tusk teeth of *Youngolepis* compared with enamel in crossopterygian teeth and with a youngolepid-like tooth from the Lower Devonian of Vietnam. *In* Chang M.M., Liu Y.L. & Zhang G. (Eds), Early vertebrates and related problems in evolutionary biology (Proc. Intern. Symp., Beijing, 1987), p. 341-353.

SOLER-GIJON R. (1993). – Presencia del género *Lissodus* (Chondrichthyes, Selachii) en el Carbonífero superior de Puertollano (Ciudad Real, España) : consideraciones paleoecológicas. *Rev. Esp. Paleont.*, n° extra., p. 118-129.

ST JOHN. O. & WORTHEN A.H. (1875). – Descriptions of fossil fishes. *Geol. Surv. Illinois, Paleontology,* 6, p. 245-488.

ST JOHN O. & WORTHEN A.H. (1883). – Descriptions of fossil fishes. A partial revision of the Cochliodonts and Psammodonts. *Geol. Surv. Ohio*, vol. VII, *Geol. Paleont.*, p. 57-264.

STAINIER X. (1893). – Matériel pour la faune du houiller de Belgique, 3e Note. *Bull. Soc. belge Géol.*, Bruxelles, VII, p. 135.

STREEL M., HIGGS K., LOBOZIAK S., RIEGEL W. & STEEMANS PH. (1987) Spore stratigraphy and correlation with faunas and floras in the type marine Devonian of the Ardenne. Rhenish regions. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, Amsterdam, 500, p. 211-229.

THOREZ M. J. M. & DREESEN R. (1986). - A model of a regressive depositional system around the Old Red Continent as exemplified by a field trp in the Upper Famennian "Psammites du Condroz" in Belgium. *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 109, p. 285-323.

TRAQUAIR R.H. (1877-1914). - The ganoid fishes of the british Carboniferous formations. Part. I - Palaeoniscidae. Palaeontographical Society, London, p. 1-186

TURNER S. (1994). -Thermal alteration of microscopic fish remains. *Ichthyolith Issues* n°13, p. 25-26.

TURNER S. (1993). – Early Carboniferous microvertebrates from the Narrien Range, central Queensland. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols*, Sydney, 15, p. 289-304.

TURNER S. & LONG J.A. (1987). – Lower Carboniferous palaeoniscoids (Pisas : *Actinopterygii*) from Queensland. *Mem. Queensland Museum*, 25(1), p. 193-200.

TURNER S. & WANG S. (sous presse). - A reappraisal of Upper Devonian-Lower Carboniferous Vertebrate microfossils of southern Guizhou and elsewhere in China. IGCP 328, Palaeozoic Microvertebrates, Supplement to Ichthyolith Issues 10, 1992.

TWAY L., HARRISON W.E. & ZIDEK J. (1986). – Thermal alterations of microscopic fish remains - an initial study. *Palaios*, 1, p. 75-79.

TWAY L.E. & ZIDEK J. (1982). – Catalog of Late Pennsylvanian ichthyoliths, Part II. *J. Vert. Paleont.*, 2(4), p.414-438.

VAN BENEDEN P. J. (1869). - Un *Palaedaphus* nouveau du terrain dévonien. *Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique*, 2ème série, T. 27, p. 378-385.

VANGUESTAINE M., DECLAIRFAYT T., ROUHART A. & SMEESTERS A. (1983). – Zonation par Acritarches du Frasnien supérieur-Famennien inférieur dans les Bassins de Dinant, Namur, Herve et Campine (Dévonien supérieur de Belgique). *Ann. Soc. géol. Belgique*, Liège, 106, p. 121-171.

WANG S. (1989). - Biostratigraphy of Vertebrate microfossils. *In* The Dapoushang Section-an excellent section for the Devonian-Carboniferous boundary stratotype in China, (Eds Ji Qiang *et al.*), Beijing, p. 37-108.

WANG S. & TURNER S. (1985). - Vertebrate microfossils of the Devonian-Carboniferous boundary, Muhua section, Guizhou province *Vertebrata Palasiatica,* vol. 23, n° 3, p. 223-234.

WARD J. (1890). – The Geological features of the North Staffordshire Coal-Fields their organic remains their range and distribution : with a Catalogue of the fossils of the Carboniferous System of north Staffordshire. *Trans. North Staffordshire Inst. Mining and Mechanical Engineers,* X, p. 1-189.

WARD D. & GRANDE L. (1991). - Chimaeroid fish remains from Seymour Island, Antarctic Peninsula. Antarctic Science 3(3), p. 323-330.

WELLS J.W. (1944b). – Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch region. *Palaeontographica Amer.,* 3, p. 99-160.

WHITE E. I. (1962). - A Dipnoan from the Assise de Mazy of Hingeon. *Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin*, Bruxelles, t. 38, n° 50, 8 p.

WILLIAMS M.E. (1985). – The "Cladodont level" sharks of the Pennsylvanian Black Shales of Central North America. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 190, 31 text-fig.

WOODWARD A.S. (1891). - Catalogue of fossil fishes in the British Museum, *Natural History*, Part. II. Taylor and Francis, London, 11, p. 8.

ZANGERL R. (1981). – Paleozoic Elasmobranchii Chondrichthyes I. *In* : Handbook of Paleoichthyology, *H.P. Schultze ed.* Lawrence, Vol. 3A.

ZANGERL R., WINTER H. F. & HANSEN M. C. (1993). – Comparative microscopic dental anatomy in the Petalodontida (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Fieldiana : Geology*, N.S., n°26, p. 1-43.

ZIEGLER W. & SANDBERG C. (1990). - The Late Devonian Standard Conodont Zonation. *Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg*, 1221, Frankfurt, p. 1-115.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE
INTRODUCTION

I. INTRODUCTION 9

A. HISTORIQUE 9

B. MÉTHODES D'ÉTUDE 12
1. Origine des échantillons 12
2. Technique d'extraction des microrestes 13
3. Montage du matériel 13
4. Confection de lames minces 14
5. Particularité des microrestes 14
6. Présentation des résultats 15

II. PRESENTATION DES GROUPES ZOOLOGIQUES 15

A. LES CHONDRICHTHYENS 17
1. Généralités 17
2. Les structures minéralisées des Chondrichthyens actuels 18
3. Chondrichthyens fossiles 18
4. Historique 20

B. LES ACANTHODIENS 23
1. Généralités 23
2. Morphologie des microrestes d'Acanthodiens 24
3. Histologie des microrestes d'Acanthodiens 25
4. Historique 26

C. LES ACTINOPTERYGIENS 27
1. Les Actinoptérygiens actuels 27
2. Les Actinoptérygiens fossiles 27
3. Les écailles d'Actinoptérygiens 28
a. Morphologie 28
b. Histologie 28
5. Les dents 31
6. Les lépidotriches 31

D. LES SARCOPTERYGIENS 32
1. Généralités 32
2. Les Sarcoptérygiens fossiles 32
3. Les structures minéralisées 32

DEUXIÈME PARTIE
SYSTÉMATIQUE

Classe CHONDRICHTHYES HUXLEY, 1880
Sous-classe SUBTERBRANCHIALIA ZANGERL, 1979
Super-ordre HOLOCEPHALI BONAPARTE, 1832
Ordre BRADYODONTIDA WOODWARD, 1921
Sous-ordre CHIMAERINA ZANGERL, 1981
Famille CHIMAERIDAE RAFINESQUE, 1815 35

Chimaeridae gen. et sp. indet. 35

Ordre non nommé
Famille HELODONTIDAE PATTERSON, 1965
Genre *Pleurodus* (Agassiz indet.) Hancock & Atthey, 1872 [sic] 38
***Pleurodus* sp. cf. *P. woodi* Davis, 1883** 38

Sous-classe ELASMOBRANCHII BONAPARTE, 1838
Cohorte EUSELACHII HAY, 1902
Ordre CTENACANTHIFORMES NELSON, 1976
Super-famille CTENACANTHOIDEA DEAN, 1909
Famille CTENACANTHIDAE DEAN, 1909
Genre *Ctenacanthus* Agassiz, 1835 40
***Ctenacanthus* sp. cf. *C. costellatus* Traquair, 1884** 40
***Ctenacanthus* sp. 1** 41
***Ctenacanthus* sp. 2** 42
***Ctenacanthus* sp. 3** 44
***Ctenacanthus* sp. 4** 46
***Ctenacanthus* ? sp.1** 47
***Ctenacanthus* ? sp. 2** 48

Genre *Goodrichthys* Moy-Thomas, 1951 48
***Goodrichthys* sp. cf. *G. eskdalensis* Moy-Thomas, 1936** 48

Famille PHOEBODONTIDAE WILLIAMS *in* ZANGERL, 1981
Genre *Phoebodus* St John & Worthen, 1875 49
***Phoebodus australiensis* Long, 1990** 49
***Phoebodus* sp. 1** 51
***Phoebodus* sp. 2** 51
Phoebodontidae gen. et sp. indet. 52

Famille CTENACANTHOIDEA *INCERTAE SEDIS*
Genre *Sphenacanthus* Agassiz, 1837 52
***Sphenacanthus* ?** 52

Super-famille HYBODONTOIDEA OWEN, 1846
Famille HYBODONTIDAE OWEN, 1846
Genre *Mesodmodus* St John & Worthen, 1875 53
***Mesodmodus* sp.** 54

Famille POLYACRODONTIDAE GLIKMAN, 1964
Genre *Lissodus* Brough, 1935 55
***Lissodus* sp. cf. *L. zideki* Johnson, 1981** 55
***Lissodus* sp. 1** 56
***Lissodus* sp. 2** 57
***Lissodus* sp. 3** 58
***Lissodus* sp. 4** 60
Polyacrodontidae *incertae sedis* 61

Super-famille PROTACRODONTOIDEA ZANGERL, 1981
Famille PROTACRODONTOIDAE ZANGERL, 1981
Genre *Protacrodus* Jaekel, 1921 62
***Protacrodus* sp. cf. *P. vetustus* Jaekel, 1921** 63
***Protacrodus* sp. 1** 63
***Protacrodus* sp. 2** 64
***Protacrodus* sp. 3** 64
***Protacrodus* sp. 4** 65
***Protacrodus* sp. 5** 65
***Protacrodus* sp. 6** 66
***Protacrodus* sp. 7** 66
***Protacrodus* sp. 8** 67
***Protacrodus* ? 1** 67
***Protacrodus* ? 2** 68

***Protacrodus* ? 3** 69
***Protacrodus* ? 4** 69
Protacrodontidae gen. et sp. indet 70

Ordre XENACANTHIDA GLIKMAN, 1964 70
***Xenacanthida* gen. et sp.** 70

Ordre SYMMORIIDA ZANGERL, 1981
Famille STETHACANTHIDAE LUND,1974
Genre *Stethacanthus* Newberry, 1889 71
***Stethacanthus* sp.** 71

Famille SYMMORIIDAE DEAN, 1909
Genre *Symmorium* Cope, 1893 72
***Symmorium* sp. 1** 72
***Symmorium* sp. 2** 73
Symmoriidae gen. et sp. indet 74

Genre *Denea* Pruvost, 1922 75
***Denea* ? sp.** 75

Ordre EUGENEODONTIDA ZANGERL, 1981
Super-famille CASEODONTIDEA ZANGERL, 1981
Famille EUGENEODONTIDAE ZANGERL, 1981
Genre *Bobbodus* Zangerl,1981 75
***Bobbodus* sp.** 75

CASEODONTOIDEA *incertae sedis*
Genre *Campodus* De Koninck, 1844 76
***Campodus* sp. 1** 76
***Campodus* sp. 2** 77
Caseodontidea incertae sedis 77

Genre *Periplectrodus* St John & Worthen, 1875 78
***Periplectrodus* sp.** 78

Ordre ORODONTIDA DE KONINCK, 1878
Famille ORODONTIDAE DE KONINCK, 1878
Genre *Orodus* Agassiz, 1838 79
***Orodus* sp. cf. *O. decussatus* St John & Worthen, 1875** 79
***Orodus* sp. cf. *O. gibbus* Agassiz (MSS) *in* Davis 1883** 80
***Orodus* sp. 1** 80
***Orodus* sp. 2** 82
***Orodus* sp. 3** 82
***Orodus* sp. 4** 82
Orodontidae gen. et sp. indet 83
***Hercynolepis* sp.** 83

Ordre PETALODONTIDA NEWBERRY & WORTHEN, 1866
Famille PETALODONTIDAE NEWBERRY & WORTHEN, 1866
Genre *Kirkella* Gunnell, 1933 84
***Kirkella* sp.** 84

Genre *Chomatodus* Agassiz, 1838 87
***Chomatodus* ?** 87
Petalodontidae ? gen. et sp. indet 88

Ordre *incertae sedis*
Genre *Petrodus* MC COY, 1848 89
***Petrodus* sp.** 89
***Petrodus* ? sp.** 90

Sous-cohorte NEOSELACHII COMPAGNO, 1977

NEOSELACHII Incertae ordinis
Genre *Vallisia* Duffin, 1982 90
***Vallisia* ? sp.** 90
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 1 91
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 2 92
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 3 92
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 4 93
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 5 93
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 6 93
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 7 94
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 8 94
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 9 95
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 10 95
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 11 95
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 12 96
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 13 96
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 14 97
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 15 97
Elasmobranchii gen. et sp. indet. 16 98
Elasmobranchii ? gen. et sp. indet. 99

Classe ACANTHODII OWEN, 1846
Ordre ACANTHODIDA BERG, 1940
Famille ACANTHODIDAE HUXLEY, 1861
Genre *Acanthodes* Agassiz, 1833 99
***Acanthodes* cf. *A. guizhouensis* Wang & Turner, 1985** 99
***Acanthodes* sp. 1** 100
***Acanthodes* sp. 2** 100
***Acanthodes* sp. 3** 101
***Acanthodes* sp. 4** 109

ACANTHODIDA incertae sedis 109
***Holmesella equilaterata* Gunnell 1933 ?** 109
Acanthodii gen. et sp. indet. 1 112
Acanthodii gen. et sp. indet. 2 112
Acanthodii gen. et sp. indet. 3 112
Acanthodii gen. et sp. indet. 4 115
Acanthodii gen. et sp. indet. 5 115
Acanthodii gen. et sp. indet. 6 115
Acanthodii gen. et sp. indet. 7 116
Acanthodii gen. et sp. indet. 8 116
Acanthodii ? gen. et sp. indet. 117

Classe OSTEICHTHYES HUXLEY, 1880
Sous-Classe ACTINOPTERYGII COPE, 1871
Ordre PALAEONISCIFORMES
Famille STEGOTRACHELIDAE GARDINER, 1963
Genre *Moythomasia* Gross, 1950 117
***Moythomasia* sp. 1** 118
***Moythomasia* sp. 2** 121

Genre *Mimia* Gardiner & Bartram, 1977 122
***Mimia* ? sp.** 122

Famille GONATODIDAE GARDINER, 1967
Genre *Gonatodus* Traquair, 1907 123
***Gonatodus macrolepis* Traquair, 1907** 123

Famille ELONICHTHYIDAE ALDINGER, 1937
Genre *Elonichthys* Giebel, 1848 124
***Elonichthys* cf. *E. denticulatus* Traquair, 1906** 124

Famille CANOBIIDAE ALDINGER, 1937

Genre *Canobius* Traquair, 1911 125
Canobius ? sp. 126
Actinopterygii gen. et sp. indet. 1 127
Actinopterygii gen. et sp. indet. 2 127
Actinopterygii gen. et sp. indet. 3 128
Actinopterygii gen. et sp. indet. 4 128
Actinopterygii gen. et sp. indet. 5 129
Actinopterygii gen. et sp. indet. 6 130
Actinopterygii gen. et sp. indet. 7 131
Actinopterygii gen. et sp. indet. 8 132
Actinopterygii gen. et sp. indet. 9 132
Actinopterygii gen. et sp. indet. 10 133
Actinopterygii gen. et sp. indet. 11 133
Actinopterygii gen. et sp. indet. 12 134
Actinopterygii gen. et sp. indet. 13 134
Actinopterygii gen. et sp. indet. 14 135
Actinopterygii gen. et sp. indet. 15 135
Actinopterygii gen. et sp. indet. 16 136
Actinopterygii gen. et sp. indet. 17 137
Actinopterygii gen. et sp. indet. 18 137
Actinopterygii gen. et sp. indet. 19 138
Actinopterygii gen. et sp. indet. 20 139
Actinopterygii gen. et sp. indet. 21 140
Actinopterygii gen. et sp. indet. 22 141
Actinopterygii gen. et sp. indet. 23 141
Actinopterygii gen. et sp. indet. 24 142
Actinopterygii gen. et sp. indet. 25 142
Actinopterygii gen. et sp. indet. 26 143
Actinopterygii gen. et sp. indet. 27 144
Actinopterygii gen. et sp. indet. 28 144
Actinopterygii gen. et sp. indet. 29 145
Actinopterygii gen. et sp. indet. 30 146
Actinopterygii gen. et sp. indet. 31 147
Actinopterygii gen. et sp. indet. 32 147
Actinopterygii gen. et sp. indet. 33 149
Actinopterygii ? gen. et sp. indet. 150

Sous-classe SAROPTERYGII
Ordre DIPNOI MULLER, 1844 151
Dipnoi gen. et sp. indet. 1 151
Dipnoi gen. et sp. indet. 2 151
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 1 152
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 2 152
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 3 153
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 4 153
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 5 153
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 6 154
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 7 154
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 8 154
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 9 155
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 10 155
Sarcopterygii gen. et sp. indet. 11 156

TROISIÈME PARTIE
CONTEXTE GÉOLOGIQUE

I.- CADRE GEOLOGIQUE 161

A. DISPOSITIF STRUCTURAL 161

B. CONTEXTE GEODYNAMIQUE 161

C. LE DEVONIEN SUPERIEUR 162
1. Chrono- et Biostratigrahie 162
2. Lithostratigraphie 164
3. Paléoenvironnement 164

D. LE DINANTIEN 165
1. Chrono- et Biostratigraphie 165
2. Lithostratigraphie 166

E. LE NAMURIEN 167
1. Chrono- et Biostratigraphie 167
2. Lithostratigraphie 168

II.- HISTORIQUE DES DÉCOUVERTES DE VERÉBRÉS 169

III.- DISPOSITIFS GEOLOGIQUES DES LOCALITES 170

A. BOULONNAIS 170

B. RANCE 172

C.- DINANT 175

D.- MODAVE 177

E.- SEILLES 178

QUATRIÈME PARTIE
RÉSULTATS

I. BIOSTRATIGRAPHIE 183

A. RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUES 183
1. Ichthyolithes du Paléozoïque supérieur du Boulonnais 183
2. Ichthyolithes du Paléozoïque supérieur de Belgique (Rance, Modave, Dinant et Seilles) 185

B. DATATION D'UN NIVEAU OOLITHIQUE 187

C. "BIOEVENTS" 188
1. Généralités 188
2. Facteurs 188
3. Exemples 188
4. Conclusion 189

II.- TAPHONOMIE 189

A. BIOCŒNOSE 189

B. PALEOENVIRONNEMENTS 190
1. Boulonnais 190
2. Ardenne 190
3. Conclusions 191

C. DIAGENÈSE 192
1. Introduction 192

2. Boulonnais 194
3. Rance 195
4. Dinant et Modave 195
5. Seilles 196

III. PALEOGEOGRAPHIE 198
A. RELATIONS DE LA FAUNE DU BOULONNAIS 198

B. RELATIONS DE LA FAUNE DE BELGIQUE 198
1. Avec les Etats-Unis 198
2. Relations avec la Grande-Bretagne 199
3. Autres relations 199

D. CONCLUSION 200

CINQUIÈME PARTIE
CONCLUSION GÉNÉRALE

I. RÉSULTATS EN SYSTÉMATIQUE 207

II. INTÉRÊT DANS L'ÉVOLUTUION ET LA VIE 209

III. RÉSULTATS STRATIGRAPHIQUES 210

IV. RÉSULTATS TAPHONOMIQUES 210

V. RÉSULTATS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES 211

RÉFERÉNCES BIBLIOGRAPHIQUES

..... 215

TABLE DES MATIÈRES

..... 233

LISTE DES FIGURES

..... 243

LISTE DES FIGURES

PREMIÈRE PARTIE
INTRODUCTION

Fig. 1 - Portrait d'Agassiz (1807-1873).
Agassiz portrait (1807-1873)..... 10

Fig. 2 - Affiche pour le "Gross Symposium", Göttingen, 1993.
Poster for " the Gross Symposium", Göttingen, 1993..... 11

Fig. 3 - Cladogramme des Vertébrés gnathostomes (d'après Schultze, 1990b modifié d'après Cloutier, com. orale).
Gnathostom vertebrates cladogram (after Schultze, 1990b modified after Cloutier, oral com.)..... 16

Fig. 4 - Modèles d'écailles pour les Chondrichthyens siluriens et dévoniens (Karatajute-Talimaa, 1992).
Scales models for silurian and devonian Chondrichthyans (Karatajute-Talimaa, 1992)..... 20

Fig. 5 - Termes descriptifs des dents "cladodontes" de Chondrichthyens sur des dessins sans échelle (vues labiale, linguale et coronale).
Drawings, without scale, showing descriptive terms of chondrichthyan "cladodont" teeth (labial, lingual and crownal views)..... 21

Fig. 6 - Termes descriptifs des dents de Caseodontidea (vues coronale et linguale) et des écailles de *Ctenacanthus* (vues latérale et coronale) sur des dessins sans échelle.
Drawings, without scale, showing descriptive terms of Caseodontidea teeth (crownal and lingual views) and of Ctenacanthus *scale (lateral and crownal views)*..... 23

Fig. 7 - Termes descriptifs des dents de *Lissodus* (d'après Soler-Gijon, 1993) sur des dessins sans échelle (vues coronale et linguale).
Drawings, without scale, showing descriptive terms of Lissodus *(after Soler-Gijon, 1993) (crownal and lingual views)*..... 22

Fig. 8 - Termes descriptifs d'une écaille d'Acanthodien (vue antéro-latérale) sur un dessin sans échelle.
Drawing, without scale, showing descriptive terms of an acanthodian scale (antero-lateral view).
..... 24

Fig. 9 - Histologie des deux types d'écailles trouvés chez les Acanthodiens (d'après Miles *in* Moy-Thomas and Miles, 1971). A. *Acanthodes* sp. B. *Nostolepis* cf. *striata.*
Two types of the scale histology found among Acanthodians (after Miles in *Moy-Thomas and Miles, 1971). A.* Acanthodes *sp. B.* Nostolepis *cf.* striata..... 26

Fig. 10 - Termes descriptifs d'une écaille d'Actinoptérygien (vue externe) sur un dessin sans échelle.
Drawing, without scale, showing descriptive terms of an actinopterygian scale (external view).
..... 28

Fig. 11 - Histologie d'une écaille de *Cheirolepis* (d'après Ørvig *in* Moy-Thomas and Miles, 1971).
Scale histology of Cheirolepis *(after Ørvig in Moy-Thomas and Miles, 1971)*..... 29

Fig. 12 - Modèle de croissance des écailles d'Actinoptérygiens en "pelure d'oignon" (Ørvig, 1977).
"Onion-skin" growth model of the actinopterygian scales (Ørvig, 1977)..... 30

Fig. 13 - Termes descriptifs d'une dent d'Actinoptérygien (vue latérale) sur un dessin sans échelle.
Drawing, without scale, showing descriptive terms of an actinopterygian tooth (lateral view).
..... 31

DEUXIÈME PARTIE
SYSTÉMATIQUE

Fig. 14 - Histologie des dents de Chimaeridae gen. et sp. indet. Les croquis, sans échelle, donnent l'aspect du triturateur coupé. a : lame CrO6a et b : lame CrO5d.

Histology of teeth of Chimaeridae gen. and sp. indet. Sketches, without scale, show the appearance of the triturator before cutting. a : thin section CrO6a and b : thin section CrO5d..... 37

Fig. 15 - Histologie de deux dents de *Pleurodus* sp. cf. *P. woodi*. Les croquis, sans échelle, donnent l'aspect des dents coupées. Lames a : CrO6e et b : CrO6d.
Histology of two teeth of Pleurodus *sp. cf.* P. woodi. *Sketches, without scale, show the appearance of the teeth before cutting. Thin sections a : CrO6e and b : CrO6d*..... 39

Fig. 16 - Morphologie de bases de dents de *Ctenacanthus*. a : *Ctenacanthus* sp. cf. *C. costellatus* (Pl. I : 7-9) ; b : *Ctenacanthus* sp. 1 (Pl. I : 10, 11). L'échelle représente 0,5 mm.
Morphology of the tooth bases of Ctenacanthus. *a :* Ctenacanthus *sp. cf.* C. costellatus *(Pl. I : 7-9) ; b :* Ctenacanthus *sp. 1 (Pl. I : 10, 11). The scale is 0.5 mm long*..... 40

Fig. 17 - Histologie de deux écailles de *Ctenacanthus* sp. 2. Les croquis,sans échelle, donnent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO3a ; b : lame CrO3b.
Histology of the two scales of Ctenacanthus *sp. 2. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : thin section CrO3a ; b : thin section CrO3b*..... 43

Fig. 18 - Morphologie de deux écailles de *Ctenacanthus* sp. 3. a : vue basale correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 6, 7, l'échelle représente 0,1 mm ; b : vue basale correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 8, 9, l'échelle représente 0,1 mm ; c : vue postérieure correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 8, 9, l'échelle représente 0,2 mm ; d, e et f correspondent à l'écaille figurée Pl. II : 10, 11, l'échelle représente 0,2 mm ; correspondant à l'écaille figurée Pl. II : 10, 11, les échelles représentent 0,2 mm, d : vue frontale, e : vue postérieure et f : vue basale.
Morphology of the two scales of Ctenacanthus *sp. 3. a : basal view of the scale represented Pl. II : 6, 7, the scale is 0.1 mm long ; b : basal view of the scale represented Pl. II : 8, 9, the scale is 0.1 mm long ; c : posterior view of the scale represented Pl. II : 8, 9, the scale is 0.2 mm long ; d, e et f correspond to the scale represented Pl. II : 10, 11, scales are 0.2 mm long, d : frontal view, e : posterior view and f : basal view*..... 46

Fig. 19 - Morphologie d'une dent de *Goodrichthys* sp. cf. *G. eskdalensis* figurée Pl. IV : 5-7. a : vue labiale ; b : vue basale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Goodrichthys *sp. cf.* G. eskdalensis *(Pl. IV : 5-7). a : labial view. b : basal view. The scale is 0.2 mm long*..... 49

Fig. 20 - Morphologie de deux dents de *Phoebodus australiensis*. a : vue basale correspondant à la dent figurée Pl. IV : 8-10 ; b : vue basale correspondant à la dent figurée Pl. IV : 11-13. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of two teeth of Phoebodus australiensis. *a : basal view from the tooth figured Pl. IV : 8-10 ; b : basal view from the tooth figured Pl. IV : 11-13. The scale is 0.2 mm long.*
..... 50

Fig. 21 - Morphologie d'une dent de Phoebodontidae gen. et sp. indet. correspondant à la dent figurée Pl. V : 5, 6 ; vue linguale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Phoebodontidae gen. and sp. indet. figured Pl. V : 5, 6 ; lingual view. The scale is 0.2 mm long..... 52

Fig. 22 - Morphologie d'une dent de *Mesodmodus* sp. figurée Pl. V : 8-10 ; vue linguale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Mesodmodus *sp. figured Pl. V : 8-10 ; lingual view. The scale is 0.2 mm long*..... 54

Fig. 23 - Morphologie d'une dent de *Lissodus* sp. cf. *L. zideki* figurée Pl. VI : 1, 2 ; vue basale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Lissodus *sp. cf.* L. zideki *figured Pl. VI : 1, 2 ; basal view. The scale is 0.2 mm long*..... 56

Fig. 24 - Morphologie de deux dents de *Lissodus* sp. 2. a : vue basale de la dent figurée Pl. VI : 5, 6 ; b : vue basale de la dent figurée Pl. VI : 7, 8. L'échelle représente 0,2 mm.

Morphology of two teeth of Lissodus *sp. 2. a : basal view of a tooth figured Pl. VI : 5, 6 ; b : basal view of a tooth figured Pl. VI : 7, 8. The scale is 0.2 mm long*..... **58**

Fig. 25 - Histologie d'une dent de *Lissodus* sp. 3 figurée Pl. VI : 9, 10. Les croquis, sans échelle, donnent l'aspect de la dent coupée. Coupe transversale, lame CrO4a.
Histology of a tooth of Lissodus *sp. 3 figured Pl. VI : 9, 10. Sketches, without scale, show the appearance of the tooth before cutting. Transversal thin section, plate CrO4a*..... **60**

Fig. 26 - Morphologie d'une dent de *Protacrodus* ? 2 figurée Pl. IX : 10, 11. a : vue linguale ; b : vue basale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of a tooth of Protacrodus *? 2 figured Pl. IXI : 10, 11. a : lingual view ; b : basal view. The scale is 0.2 mm long*..... **68**

Fig. 27 - Morphologie de deux dents de Symmorium sp. 1 figurées Pl. XI : 5-7. a : vue basale de la dent Pl. XI : 5, 6 ; b : vue basale de la dent Pl. XI : 7. Les échelles représentent 0,2 mm. Le haut des figures correspond au côté labial.
Morphology of two teeth of Symmorium sp. 1 figured Pl. XI : 5-7. a : basal view of the tooth Pl. XI : 5, 6 ; b : basal view of the tooth Pl. XI : 7. Scales are 0.2 mm long. The upper part of the figures correspond to the labial edge..... **73**

Fig. 28 - Morphologie de la dent de Symmorium sp. 2 figurée Pl. XI : 8, 9. Vue linguale. L'échelle représente 0,2 mm.
Morphology of the tooth of Symmorium sp. 2 figured Pl. XI : 8, 9. Lingual view. The scale is 0.2 mm long..... **74**

Fig. 29 - Histologie d'une dent d'*Orodus* sp. 1 figurée Pl. XIII : 7. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect de la dent coupée. Coupe sagittale, lame CrO5e.
Histology of a tooth of Orodus *sp. 1 figured Pl. XIII : 7. Sketches, without scale, show the appearance of the tooth before cutting. Sagittal thin section, plate CrO5e.* **81**

Fig. 30 - Histologie de deux écailles de *Kirkella* sp. correspondant à celle figurée Pl. XIV : 9. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO4b ; b : lame CrO4c.
Histology of two scales of Kirkella *sp. corresponding to the scale figured Pl. XIV : 9. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate CrO4b ; b : plate CrO4c*..... **86**

Fig. 31 - Histologie d'une dent de *Chomatodus* ? sp. rappelant celles figurées Pl. XIV : 10, 11. Les croquis, sans échelle, précisent la forme de la dent coupée. Lame CrO6c.
Histology of a tooth of Chomatodus *? sp. slightly like these one figured Pl. XIV : 10, 11. Sketches, without scale, specify the appearance of the tooth before cutting. Thin section CrO6c*..... **88**

Fig. 32 - Histologie de trois écailles de *Acanthodes* sp. 3 rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19a ; b : BLN 19c ; c : BLN 19d..
Histology of three scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19a ; b : BLN 19c ; c : BLN 19d*..... **103**

Fig. 33 - Histologie de trois écailles de *Acanthodes* sp. 3 rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19e ; b : BLN 19f ; c : BLN 19g.
Histology of three scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19e ; b : BLN 19f ; c : BLN 19g*..... **104**

Fig. 34 - Histologie de deux écailles de *Acanthodes* sp. 3 rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19h ; b : BLN 19i.
Histology of two scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19h ; b : BLN 19i*..... **105**

Fig. 35 - Histologie de trois écailles de *Acanthodes* sp. 3 rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19j ; b : BLN 19l ; c : BLN 190.
Histology of three scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19j ; b : BLN 19l ; c : BLN 190*..... **106**

Fig. 36 - Histologie de deux écailles de *Acanthodes* sp. 3 rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19q ; b : BLN 19r.
Histology of two scales of Acanthodes *sp. indet. like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19q ; b : BLN 19r* 107

Fig. 37 - Histologie de deux écailles de *Acanthodes* sp. 3 rappelant celles figurées Pl. XIX : 8, 9. a : lame BLN 19s ; b : BLN 19t.
Histology of two scales of Acanthodes *sp. 3 like scales figured Pl. XIX : 8, 9. a : plate BLN 19s ; b : BLN 19t* 108

Fig. 38 - Histologie de deux écailles de *Holmesella equilaterata* ? correspondant à celles figurées Pl. XXI : 3-5, Pl. XXXIX : 7, 8 et Pl. XL : 1-3. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO2a ; b : lame CrO2b.
Histology of twoo scales of Holmesella equilaterata *? corresponding to scales figured Pl. XXI : 3-5, Pl. XXXIX : 7, 8 et Pl. XL : 1-3. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate CrO2a ; b : plate CrO2b* 111

Fig. 39 - Histologie de trois écailles de Acanthodii gen. et sp. indet. 3 correspondant à celles figurées Pl. XX : 2, 3, 9, 10 et Pl. XXXIX : 1-4. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame MO1a ; b : lame MO1b et c : MO2.
Histology of three scales of Acanthodii gen. et sp. indet. corresponding to scales figured Pl. XXI : 2, 3, 9, 10 and Pl. XXXIX : 1-4. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate MO1a ; b : plate MO1b and c : MO2 114

Fig. 40 - Histologie de deux écailles de *Moythomasia* sp. 1 rappelant celles figurées Pl. XXIII : 1, 2, 4. Les croquis, sans échelle, illustrent l'aspect des écailles coupées. a : lame CrO5c, Pl. XLII : 1-3 ; b : lame CrO5b, Pl. XLII : 4-6.
Histology of three scales of Moythomasia *sp. 1 corresponding to scales figured Pl. XXIII : 1, 2, 4. Sketches, without scale, show the appearance of the scales before cutting. a : plate CrO5c, Pl. XLII : 1-3 ; b : plate CrO5b, Pl. XLII : 4-6* 120

Fig. 41 - Histologie d'une écaille de *Moythomasia* sp. 2 correspondant à celle figurée Pl. XLI : 1-3. Lame BLN 3a.
Histology of a scale of Moythomasia *sp. 2 corresponding to the scale figured Pl. XLI : 1-3. Plate BLN 3a* 121

Fig. 42 - Histologie d'une dent de Actinopterygii gen. et sp. indet. correspondant à celle figurée Pl. XXVII : 1 et Pl. XL : 5-7. Le croquis, sans échelle, illustre l'aspect de la dent coupée. Lame CrO6b. L'échelle correspond à 0,5 mm.
Histology of a tooth of Actinopterygii gen. et sp. indet. corresponding to the tooth figured Pl. XXVIII : 1 and Pl. XL : 5-7. The sketch, without scale, shows the appearance of the tooth before cutting. Plate CrO6b. The scale is 0.5 mm long 139

Fig. 43 - Histologie d'un hémilépidotriche de Actinopterygii gen. et sp. indet. 29 correspondant à ceux figurés Pl. XXXII : 5, 6, 8-11 et Pl. XL : 4. Lame CrO9a.
Histology of a hemilepidotrich of Actinopterygii gen. et sp. indet. 29 corresponding to thoose figured Pl. XXXII : 5, 6, 8-11 and Pl. XL : 4. Plate CrO9a 146

Fig. 44 - Histologie d'une écaille de Actinopterygii gen. et sp. indet. 31 correspondant à celle figurée Pl. XLI : 7,8. Lame CrO5a.
Histology of a scale of Actinopterygii gen. et *sp. indet. 31 corresponding to the scale figured Pl. XLI :* 7,8. *Plate* CrO5a 147

Fig. 45 - Histologie de deux écailles de Actinopterygii gen. et sp. indet. 32. Lames BLN 3b et BLN 3g.
Histology of two scales of Actinopterygii gen. et *sp. indet. 32. Plates BLN 3b and BLN 3g.* 148

Fig. 46 - Histologie de deux écailles de Actinopterygii gen. et sp. indet. 32. Lames BLN 3h et BLN 3i.
Histology of two scales of Actinopterygii gen. et *sp. indet. 32. Plates BLN 3h and BLN 3i.* 149

Fig. 47 - Histologie de deux écailles de Actinopterygii gen. et sp. indet. 33. Lames BLN 4a et BLN 4c.

Histology of two scales of Actinopterygii gen. et *sp. indet. 33. Plates BLN 4a and BLN 4c.* 150

TROISIÈME PARTIE
CONTEXTE GÉOLOGIQUE

Fig. 48 - Carte géologique du Nord de la France et du Sud de la Belgique (Khatir *et al.*, 1991). h : houiller, d+dms : , di : dévonien inférieur, pzi : paléozoïque inférieur. MSt : Massif de Stavelot, MS : Massif de Serpont, MR : Massif de Rocroi. L'encadré de gauche localise la région investiguée.
Geological map of northern France and southern Belgium (Khatir et al., *1991). h : Coal-Measures, d+dms : Dinantian, Middle and Upper Devonian, di : Lower Devonian, pzi : Lower Palaezoic. MSt : Stavelot Massif, MS : Serpont Massif, MR : Rocroi Massif. The left frame locates the studied region*..... 162

Fig. 49 - Localisation des différents sites étudiés en Belgique sur une carte de Paproth *et al.* (1983a) : Rance, Dinant, Seilles et Modave
Location of different studied sites in Belgium on a map from Paproth et al. *(1983a) : Rance, Dinant, Seilles et Modave*..... 163

Fig. 50 - Localisation des échantillons des carrières du Boulonnais sur une figure modifiée de Brice (1988). A : Boulonnais ; B : Massif paléozoïque de Ferques ; C : échantillons de BLN1 à 20.
Location of samples on a figure modified from Brice (1988). A : Boulonnais ; B : Palaeozoic inlier of Ferques ; C : samples from BLN1 to 20..... 172

Fig. 51 - a. Localisation de la carrière à Roc de Rance sur une carte IGN (Biron *et al.* , 1983).
b. Carte géologique de Rance (Ducarme, 1980)
a. Location of the Roc quarry in Rance on an IGN map (Biron et al. , 1983).
b. Geological map of Rance (Ducarme, 1980)..... 173

Fig. 52 - Colonne lithologique de la carrière à Roc localisée à Rance (Belgique), 181 Est n°204. L'échelle verticale représente 1 m. L'échantillon, représenté par une étoile, a été prélevé dans un alignement de nodules recouvrant le dernier banc de calcaire rouge récifal riche en Brachiopodes (d'après Biron *et al.*, 1983)
Lithological column of the Roc quarry in Rance (Belgium), 181 Est n°204. The vertical scale is 1 m long. The sample, pointed by a star, was taken in a nodules line recovering the last bank of recifal red chalk rich in Brachiopods (after Biron et al., 1983)..... 174

Fig. 53 - a. Localisation de la coupe de Pont-à-Lesse à Dinant (Leclère, 1982, inédit).
b. Coupe de Pont-à-Lesse (Leclère, 1982, inédit)
a. Location of the Pont-à-Lesse cut in Dinant (Leclère, 1982, unpublished).
b. Pont-à-Lesse cut (Leclère, 1982, unpublished)..... 176

Fig. 54 - Localisation des sondages en rive droite correspondant aux piles P1 (F12-13) et P2 (F14-15) du Viaduc à Dinant (d'après Groessens *in* Dreesen *et al.*, 1977)
Location of boreholes in right river side corresponding to piles P1 (F12-13) et P2 (F14-15) of Viaduc in Dinant (after Groessens in Dreesen et al., *1977)*..... 176

Fig. 55 - Localisation de Pont-de-Bonne et de Modave (d'après Hance, 1985)..... 177
Locations of Pont-de-Bonne and Modave (after Hance, 1985).

Fig. 56 - a. Carte de localisation de Andenne-Seilles (Groessens, 1983, planche 1, p. 226).
b. Localisation du sondage n° 51 à Andenne-Seilles (Graulich, 1970)
a. Location of Andenne-Seilles (Groessens, 1983, plate 1, p. 226).
b. Location of the borehole n° 51 in Andenne-Seilles (Graulich, 1970)..... 178

Fig. 57 - a. Carte géologique sous les alluvions et localisation du sondage n° 51 à Andenne-Seilles (Graulich *in* Groessens, 1983, planche 2, p. 231).
b. Colonne lithologique des sondages effectués à Andenne-Seilles. Le sondage n° 51 est repéré par une étoile (Graulich et Groessens *in* Groessens, 1983, planche 3, p. 229)
a. Geological map under alluvions and location of the borehole n° 51 in Andenne-Seilles (Graulich in Groessens, 1983, plate 2, p. 231).

b. Lithological column of boreholes made in Andenne-Seilles. The borehole n° 51 is pointed by a star (Graulich & Groessens in Groessens, 1983, plate 3, p. 229)..... 180

QUATRIÈME PARTIE
RÉSULTATS

Fig. 58 - Répartition stratigraphique de l'ichthyofaune du Dévonien supérieur du Boulonnais (France) modifiée d'après Derycke *et al.* (sous presse b). Les différents points indiquent la localisation des spécimens cités ou décrits par Dutertre (1930 : cercles gris), Belles-Iles *et al.* (1987 : cercle noir) et Lelièvre *et al.* (1988 : cercles blancs). Mes spécimens sont représentés par des carrés gris.
Stratigraphical range of the Devonian ichthyofauna in the Boulonnais (France) modified after Derycke et al. *(in press b). The different points indicate the location of material considered by Dutertre (1930 : grey circles), Belles-Iles* et al. *(1987 : black circle) and Lelièvre* et al. *(1988 : white circles). My specimens are reported by grey squares*..... 184

Fig. 59 - Répartition stratigraphique des ichthyolithes du Dévonien supérieur et du Carbonifère inférieur de Belgique
Stratic range of upper devonian and lower carboniferous ichthyofauna in Belgium..... 186

Fig. 60 - Biofaciès à Conodontes du Dévonien supérieur de Belgique (Dreesen *et al.*, 1986, fig. 6, p. 36).
Conodont biofacies of Upper Devonian in Belgium (Dreesen et al., *1986, fig. 6, p. 36).*
..... 191

Fig. 61 - Corrélation des couleurs de Conodontes et d'Acritarches avec description de couleur verbale, gammes de température et principales zones de production d'hydrocarbone (Legall *et al.*, 1981 ; Rejebian *et al.*,1987 ; par permission de la Société géologique d'Amérique *in* Marshall, 1990).
Correlation of conodont colour and acritarch colour with verbal colour descriptions, temperature ranges, and the main zones of hydrocarbon generation (from Legall et al., 1981 ; Rejebian et al., 1987 by permission of the Geological Society of America in Marshall, 1990)
..... 192

Fig. 62. Diffractogramme aux rayons X effectué à partir d'une dent de Chondrichthyens en provenance de Seilles.
Diffractogram X-Ray of a chondrichthyan tooth from Seilles..... 197

Fig. 63 - Carte paléogéographique (Paproth *et al.*, 1986, fig. 1, p. 176)
Paleogeographical map (Paproth et al., 1986, fig. 1, p. 176)..... 202

Fig. 64 - Carte paléogéographique (Scotese et Mc Kerrow, 1990) avec indication des localitée
Paleogeographical map (Scotese et Mc Kerrow, 1990) with indication of localities..... 203