

ISSN 0251 - 2424

MINISTÈRE DE LA CULTURE

TRAVAUX SCIENTIFIQUES
DU MUSÉE NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
DE LUXEMBOURG



32

**Les collections paléontologiques du Musée
national d'histoire naturelle de Luxembourg.
Fossiles du Trias et du Jurassique**

par

Dominique DELSATE, Chris DUFFIN & Robi WEIS

Luxembourg, 1999

Date de publication: 31 décembre 1999

Prix du volume 32:	LUF (=BEF)	550,00
		13,63

Les commandes sont à adresser à:

Musée national d'histoire naturelle, Bibliothèque/Echange
25, rue Münster, L-2160 Luxembourg

Page de couverture:

"*Pholidophorus*" *friedeni* sp. nov., Toarcien de Schouweiler

MINISTÈRE DE LA CULTURE
TRAVAUX SCIENTIFIQUES
DU MUSÉE NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
DE LUXEMBOURG

32

**Les collections paléontologiques du Musée
national d'histoire naturelle de
Luxembourg.
Fossiles du Trias et du Jurassique**

par

Dominique DELSATE, Chris DUFFIN & Robi WEIS

Luxembourg, 1999

Contenu:

Delsate D. & C. J. Duffin: A new fish fauna from the Middle Triassic (Upper Muschelkalk) of Moersdorf (Grand Duchy of Luxembourg) **p. 5**

Delsate D.: Reptiles terrestres (Lepidosauromorpha et Traversodontidae) du Trias supérieur de Medernach (G.-D. de Luxembourg)..... **p. 55**

Delsate D.: *Haasichthys michelsi*, nov. gen., nov. sp., un nouveau Pachycormiforme (Osteichthyes, Actinopterygii) du Toarcien inférieur (Jurassique) luxembourgeois **p. 87**

Delsate D.: Un Pholidophoridae nouveau (Osteichthyes, Actinopterygii) du Toarcien (Jurassique inférieur) luxembourgeois..... **p. 141**

Weis R.: Die Belemniten der Minette-Formation (ob. Toarcium-ob. Aalenium) Luxemburgs **p. 207**

A new fish fauna from the Middle Triassic (Upper Muschelkalk) of Moersdorf (Grand Duchy of Luxembourg)

by

Dominique Delsate¹ & Christopher J. Duffin²

¹ Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, Département Paléontologie, 25, Rue Münster L-2160 Luxembourg

² 146, Church Hill Road, Sutton, Surrey SM3 8NF, England

Abstract:

A new fish fauna is described from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic) of Moersdorf in the eastern part of the Grand Duchy of Luxembourg. It contains the chondrichthyans *Hybodus plicatilis* Agassiz 1843, the morphotypes of *Acrodus gaillardoti* Agassiz 1837 and *Acrodus lateralis* Agassiz 1839, *Acrodus* cfr *substriatus* (Schmid), *Acrodus mutteri* sp. nov., *Palaeobates angustissimus* (Agassiz, 1838), *Polyacrodus* spp., *Lissodus cristatus* sp. nov. and *Lissodus* sp.; a preliminary list of actinopterygians in terms of tooth morphotypes is introduced, mostly indicating the Perleidiformes.

Résumé:

On décrit ici la faune de poissons du Trias moyen, Muschelkalk supérieur, de Moersdorf à l'Est du Grand Duché de Luxembourg. Les chondrichthyens sont représentés par *Hybodus plicatilis* Agassiz, 1843, les morphotypes de *Acrodus gaillardoti* Agassiz 1837 et *Acrodus lateralis* Agassiz 1839, *Acrodus* cfr *substriatus* (Schmid), *Acrodus mutteri* sp. nov., *Palaeobates angustissimus* (Agassiz, 1838), *Polyacrodus* spp., *Lissodus cristatus* sp. nov. et *Lissodus* sp. Les morphotypes dentaires des Actinoptérygiens sont présentés; ils évoquent principalement les Perléidiformes.

1 Introduction

1.1 Geographical and Geological background

1.1.1 Situation

Heselberg Quarry is located on the Luxemburg side of the River Moselle, close to the village of Moersdorf, on road N19. The quarry is exploited by the Intermoselle society, for road aggregate. Waterlot *et al.* (1973 p.170-1, figs.84/4, 85) have given a plan and a stratigraphic log of the Quarry.

1.1.2 General geological background of the Luxembourg Triassic

Following Bintz, Hary & Muller (1973) and Courel *et al.* (1984), the Upper Muschelkalk stratigraphy of Luxemburg can be summarised as follows: the (mo) is 60 m thick in the Moselle and Basse-Sure districts, 50 m around Reisdorf and 20 m near Ettelbrück. The Upper Muschelkalk in Luxemburg consists of a series of platform deposits which are divided into four megasequences.(mo1 to mo4). The lower part is characterized by *Encrinus liliiformis* dolomites (mo1), formerly known as the “Couches à entroques” forming the three lower sequences (negative sequences grading from argillaceous mudstones into bioclastic and oolitic grainstones). The platform environment is characterised by widespread bioclastic calcarenites, containing terebratuloids and crinoids. Reactivation of the Devonian basement formed a structural high in the Sierck area, and appears to have been the major factor determining the high energy deposition of oolitic sediments there.

The upper part of the Upper Muschelkalk is characterised by marls and dolomites beds with rare *Ceratites* (mo2). In the Sierck anticline, marly beds grade into dolomites.

In the last megasequence, the Couches à *Ceratites*, the influence of Triassic structural highs increases still further: the Sierck area remains the only site of oolitic deposition. This high energy shoal limits a northern mud-carbonate basin with terrigenous influx.(Courel *et al.* 1984).

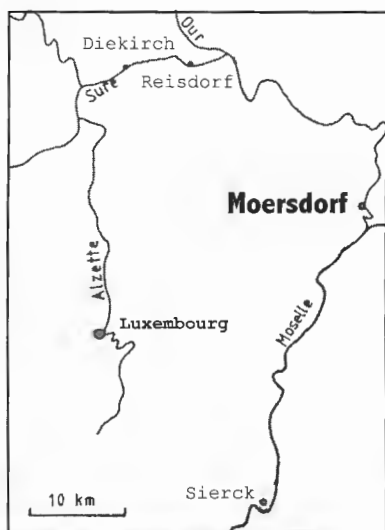


Fig. 1: Situation map of Moersdorf Quarry.

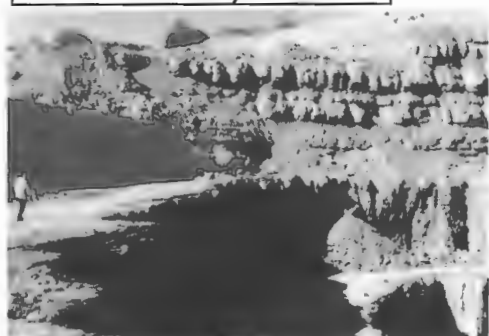


Fig. 2: A view of the upper part of the quarry.



Fig. 3: *Hybodus plicatilis*, Moersdorf.

1.1.3 Local geology

The fauna described below was collected from the base of the top bench of the quarry, as it was being worked economically during the 1980's. The unit which was sampled belongs to the 12 m thick Couches à Ceratites, identified as Upper Muschelkalk mo2 on the Luxembourg Geological Survey map. Underlying units consist of the Couches à Entroques layers (mo1), some 28 m.thick, which are rich in *Encrinus liliiformis* columnals, brachiopods, bivalves, and gastropods, with occasional fish and reptile remains (Hary 1965).

The base of the quarry exposes 4 m of the Middle Muschelkalk *Lingula tenuissima* Dolomites (mm2). The whole section consists of a series of alternating Dolomites and Marls. The marls range from a few mm to several metres in thickness. The thick marl beds divide the section into 4 dolomite packs.

The conodont fauna has been described by Demonfaucon (1982) and includes the genera *Neogondolella* and *Hindeodella*. *Ceratites* cf *subnodosus*, and *Myophoria* sp. have been found by Mr Germain Delsate in the dolomite banks.

Lithology: Dolomites with interbedded blue shaly marls.

1.2 Method

Some 50 kg of sediment were collected by knife peeling of the laminated dolomites at the interface between the marl and dolomitic beds, from 3 successive cycles. The sediments were disaggregated in 10% H₂O₂ at 60°C, left for 24 hours, and then sieved using 0,3 mm and 3 mm meshes. The residue was then sorted under the stereomicroscope.

1.3 Previously described or cited vertebrates from the Heselbiere Quarry

The vertebrate fauna as cited in earlier publications is briefly summarised below:

Hary 1989: *Hybodus* sp, *Acrodus*, *Saurichthys* sp, *Tholodus* sp, *Gyrolepis* sp, "dents de Chondrichthyens" (these specimens actually dermal denticles). The figures also show Perleidiformes cfr *Colobodus*.

Delsate 1992: *Hybodus plicatilis*, *Acrodus gaillardoti*, *Acrodus lateralis*, *Acrodus substriatus*, *Lissodus* sp.

Delsate 1995, 1997: *Hybodus plicatilis*, *Acrodus* cf *gaillardoti*, *Acrodus* cf *lateralis*, *Palaeobates angustissimus*, *Lissodus* cf. *minimus*.

2 Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes Huxley 1880
Subclass Elasmobranchii Bonaparte 1838
Cohort Euselachii Hay 1902
Superfamily Hybodontoidae Zangerl 1981
Family Hybodontidae Owen 1846
Genus *Hybodus* Agassiz 1837

Type species: *H. reticulatus* Agassiz 1837; Hettangian to Sinemurian, Early Jurassic, Lyme Regis, Dorset, England.

2.1 *Hybodus plicatilis* Agassiz 1843

- 1837 *Hybodus plicatilis* Geinitz (ex Agassiz MS), 22, plate 3 fig. 8.
1837 *Hybodus plicatilis* Hohard, plate 2 figs. 8-10.
1843 *Hybodus plicatilis* Agassiz Agassiz, 3, 189, plate 22a figure 1, plate 24 figs. 10, 13.
(?) 1843 *Hybodus longiconus* Agassiz, 3, 191, plate 24 figs. 19-21, 23.
1844 *Hybodus plicatilis* Meyer & Plieninger, 111, plate 12 figs. 51, 70, 71.
1844 *Hybodus longiconus* Meyer & Plieninger, 56, plate 12 figs. 54, 56.
1849 *Hybodus plicatilis* Meyer, 224, plate 28 figs. 35, 36, 40.
1849 *Hybodus mougeoti* Meyer, 225, plate 28 fig. 37.
1849 *Hybodus obliquus* Meyer, 227, plate 28 fig. 41.
(?) 1849 *Hybodus longiconus* Meyer, 227, plate 28 fig. 39.
1850 *Hybodus plicatilis* Naumann, plate 24 fig. 11.
1851 *Hybodus plicatilis* Bronn, plate 11 fig. 18.
1851 *Hybodus plicatilis* Meyer, 224, plate 28 fig. 35.
1852 *Hybodus plicatilis* Gervais, 12, plate 77 fig. 3.
1855 *Hybodus plicatilis* Giebel, 114, plate 47 figs. 15a, 15c, 20.
1856 *Hybodus plicatilis* Giebel, 426, plate 1 fig. 6.
1857 *Hybodus plicatilis* Chop, 128.
1857 *Hybodus plicatilis* Geinitz, 22, plate 3 fig. 8.
1861 *Hybodus plicatilis* Schmid, 18, plate 3 fig. 9.
1861 *Hybodus obliquus* Schmid, 19, plate 3 figs. 1-3.
1861 *Hybodus angustus* Schmid, 19, plate 3 figs. 10-12.
1861 *Hybodus mougeoti* Schmid, 19, plate 3 figs. 7-8.

- 1861 *Hybodus longiconus* Schmid, 19, plate 3 figs. 4-6.
 1865 *Hybodus plicatilis* Eck, 65.
 1865 *Hybodus longiconus* Eck, 119 (pars).
 1870 *Hybodus plicatilis* Roemer, plate 12 figs. 13, 14.
 1883 *Hybodus plicatilis* Sauvage, 495, plate 12 figs. 6-11.
 1885 *Hybodus plicatilis* Quenstedt, 276 plate 21 figs. 26, 27.
 1887 *Hybodus plicatilis* Zittel, 67, fig. 62a.
 1889 *Hybodus plicatilis* Woodward, 250.
 1889 *Hybodus plicatilis* Jaekel, 305, plate 7 figs. 1-3.
 1903 *Hybodus plicatilis* Frech, 11 plate 1 fig. 2.
 1906 *Hybodus plicatilis* Walther, plate 11 fig. 65.
 1910 *Hybodus plicatilis* Fraas, 189, plate 57 fig. 15.
 1912 *Hybodus plicatilis* Credner, 526, fig. 321a
 1928 *Hybodus plicatilis* Oertle, 328.
 1928 *Hybodus plicatilis* Schmid, 330, fig. 906a-e.
 1966 *Hybodus plicatilis* Stefanov, 125, plate 1 fig. 8.
 1974 *Hybodus plicatilis* Thomas, 30, pl. 1 figs. 4a-b.
 1974 *Hybodus multiconus* Thomas, 30, pl. 1 figs. 8, 9 (not 10).
 1981 *Hybodus* cf. *plicatilis* Rieppel, 326, figs. 1a-b, 11a-b.
 1984 *Hybodus plicatilis* Scheinpflug, 26, fig. 2.
 1993 *Hybodus plicatilis* Duffin, text-fig. 13 a-c.

Remarks: Woodward (1889:251) makes the comment that “*H. longiconus* Agassiz, may almost certainly be referred to the symphyseal portion of the jaw” and notes that Sauvage (1883) believes that teeth of *H. angustus* are posterolaterals of *H. plicatilis*. Schmid (1861) figures a range of teeth as *H. plicatilis*, identifying subtypes which he believes correspond to *H. mougeoti*, *H. angustus*, *H. longiconus* and *H. obliquus* in his sample. He further suggests that *H. polycyphus*, *H. cuspidatus*, *H. laevis* and *H. apicalis* should also be considered as junior synonyms of *H. plicatilis*. Woodward (1889:251) was reticent to accomplish these suggestions formally since “without a larger number of specimens... it does not appear justifiable to extend the synonymy”.

Short description, from Jaekel, (1889: VII: 1-3): the height of the basal plate is 23-30% of the total height. The accessory cusps are relatively high and regularly reduce their ratio{height /height of the main cusp} from proximal (60%) to distal (40%) of the main cusp. Jaekel largest specimen has a mesiodistal length and a total tooth height of 8 mm.

Material: 8 complete and fragmentary teeth.

2.2 *Hybodus multiplicatus/multiconus* Jaekel, 1889

It is not clear if these two morphotypes really represent different species.
Material: 3 tooth fragments (MO121).

Short description from Jaekel (1889, tab.VII: 8-10): The ratio {height of the accessory cusps/ height of the main cusp} is lower than the one of *H. plicatilis* (estimated about 20-30%) and the cusplets show a more similar height, without important reduction proximally to distally from the main cusp. Jaekel 1889, tab.VII: 8-10: indicates the following average measures:

Hybodus multiconus: mesiodistal length of the basal plate: 16,5 mm, of the crown: 15 mm, and a total tooth height: 7,5 mm

Hybodus multiplicatus: mesiodistal length of crown and basal plate: 5 mm, total tooth height: 4 mm.

Family Acrodontidae Casier 1959

Genus *Acrodus* Agassiz 1837

Type species: *A. gaillardoti* Agassiz in Geinitz 1837.

2.3 *Acrodus gaillardoti* Agassiz 1837

1837 *Acrodus gaillardoti* ex Agassiz; Geinitz, plate 3 fig. 5.

1839 *Acrodus gaillardoti* Agassiz, 3, 146, pl. 22 figs. 16-20.

1839 *Acrodus lateralis* Agassiz, 3, 147, plate 22 figs. 21-22.

1839 *Acrodus braunii* Agassiz, 3, 147, pl. 22 fig. 26.

1843 *Hybodus obliquus* Agassiz, 3, plate 24 figs. 1, 2.

1849 *Acrodus braunii* Meyer, 231, pl. 28 figs. 1, 2.

1849 *Acrodus gaillardoti* Meyer, 229, pl. 28 figs. 3-8, 12, 13.

(?) 1849 *Acrodus acutus* Meyer, 231, plate 28 fig. 9.

1852 *Acrodus* Gervais, 13, plate lxxvii figs. 9, 10.

1852 *Acrodus gaillardoti* Gervais, 13, pl. lxxvii fig. 14.

1856 *Hybodus obliquus* Giebel, 427, plate 1 fig. 8.

1856 *Hybodus thuringiae* Giebel, 427, plate 1 fig. 9.

1856 *Acrodus gaillardoti* Giebel, 428.

1857 *Hybodus thuringiae* Chop, 129, plate 4 fig. 3.

1857 *Acrodus brauni* Chop, 130, plate 4 fig. 4.

1857 *Acrodus gaillardoti* Chop, 130.

1859 *Acrodus gaillardoti* Schaueroth, 350, pl. 3 fig. 21.

1861 *Strophodus acrodiformis* Schmid, 13, pl. 2 fig. 1.

- 1861 *Strophodus pulvinatus* Schmid, 13, pl. 2 figs. 2, 3.
 1861 *Strophodus rugosus* Schmid, 14, pl. 2 fig. 4.
 1861 *Strophodus virgatus* Schmid, 14, pl. 2 fig. 5.
 1861 *Acrodus lateralis* Schmid, 15, plate 2 figs. 8-28.
 1861 *Acrodus gaillardoti* Schmid, 16, pl. 2 figs. 29-32.
 1865 *Acrodus lateralis* Eck, 60.
 1865 *Acrodus gaillardoti* Eck, 116.
 1870 *Acrodus gaillardoti* Roemer, pl. 12 fig. 10.
 1880 *Acrodus gaillardoti* Winkler, 109, pl. 5 figs. 1-3.
 1883 *Acrodus lateralis* Sauvage, 493.
 1883 *Acrodus gaillardoti* Sauvage, 494, pl. 12 fig. 4.
 1889 *Acrodus gaillardoti* Woodward, 279.
 1889 *Acrodus lateralis* Woodward, 280.
 1889 *Acrodus lateralis* Jaekel, 312, plate 8 figs. 1-10.
 1928 *Acrodus lateralis* Oertle, 342, plate 31 fig. 4.
 1928 *Acrodus lateralis* Schmidt, 335, figs. 927, 928a-d, 929a-b.
 1928 *Acrodus gaillardoti* Schmidt, 336, fig. 930.
 1928 *Acrodus gaillardoti* Corroy, 13.
 1974 *Acrodus gaillardoti* Thomas, 31, figs. 27a-c, pl. 2 figs. 2-11
 1981 *Acrodus lateralis* Rieppel, 327, figs. 2, 4, 5.
 1984 *Acrodus lateralis* Scheinpflug, 29, fig. 5.
 1984 *Acrodus gaillardoti* Scheinpflug, 29.
 1984 *Acrodus minimus* Scheinpflug, 29, fig. 6.
 1987 *Acrodus gaillardoti* Cappetta, figs. 39D-E.

Material: 67 isolated crowns of *Acrodus lateralis* type and *A. gaillardoti* type.

Comment

The last 2 major works to critically examine Muschelkalk teeth belonging to *Acrodus* are Jaekel (1889) and Corroy (1928). Jaekel (1889) expressed the opinion that a range of nominal species placed into several genera actually were morphotypes within the dentition of *Acrodus lateralis*. He suggested that *Hybodus thuringiae* Giebel teeth were parasymphyseals, grading through *Acrodus acutus* Meyer, *Acrodus imarginatus* Meyer, *Strophodus pulvinatus* Schmid and *Acrodus lateralis* Agassiz anterolaterals to the elongate teeth of *Acrodus gaillardoti* Agassiz in a lateral position. Then followed teeth of *Strophodus virgatus* Schmid and *Strophodus rugosus* Schmid with teeth of *Acrodus brauni* Meyer deriving from an extreme posterolateral position (Jaekel 1889: 114). This synonymy was accepted by Corroy (1928:13), who noted that of the two earliest names (*Acrodus gaillardoti* and *Acrodus lateralis*), *A. gaillardoti* has priority.

Both *A. gaillardoti* and *A. lateralis* were published in a section of Text volume 3 of Agassiz' monumental *Recherches sur les Poissons Fossiles* which was published in 1837 (Woodward & Sherborn, 1890: xxvii). *A. gaillardoti* is described on page 146 and *A. lateralis* on page 147. This gives the former name page priority. Furthermore, both species are figured on plate 3 with *A. gaillardoti* illustrated in figures 16-20, and *A. lateralis* in figures 21-22.

A. gaillardoti was first published in extraction from Agassiz' work by Geinitz (1837), and the name attributed to Agassiz. Thus, if the two species are synonymous, then *A. gaillardoti* has priority.

Woodward (1889) maintained their distinction in his *Catalogue of Fossil Fishes*, commenting upon their similarity, but referring to the comment of Schmid (1860) that the teeth of *A. lateralis* are "often more elevated and keeled" (Woodward 1889: 281).

Mutter (1998) describes a new species, *Acrodus georgii*, based upon articulated material from the Anisian of Monte San Giorgio, and compared to the two morphospecies, distinguishing them as follows:

Acrodus gaillardoti

Teeth described in the literature as *Acrodus gaillardoti* Agassiz are relatively bigger than *Acrodus lateralis* (for example, the lateral tooth of *A. gaillardoti* figured by Mutter 1998: 518, 3A is 23,3 mm long), their coronal profile is rounded ovale, they have a rather strong ornamentation (ridges, reticulation) and a poorly defined longitudinal crest.

Lateral teeth of *A. gaillardoti* have an elongated-oval coronal profile, which is usually divided by one or more slight bilateral constrictions, from the crown centre to the extremities. The central swelling of the crown over the basal plate is very prominent.

Mesial teeth of *A. gaillardoti* are bigger, knob - like, with a well ornamented crown.

Acrodus lateralis

The length (mesiodistal) of lateral teeth rarely exceeds 10 mm. The coronal profile is not so rounded oval or bilaterally symmetrical, but tends to be rather angular and edged. The occlusal crest is usually well defined

The mesial teeth are smaller (Schmidt 1928) than those of *A. gaillardoti*, and are not ornamented (Seilacher 1943); the occlusal crest is stronger, and the anterior teeth possess a higher central cusp. From a coronal view the crown reduces strongly from the apex to the extremities.

We shall use these characteristics to distinguish the 2 morphotypes, even if no articulated material is available to confirm the separation of 2 species.

Acrodus gaillardoti morphotype

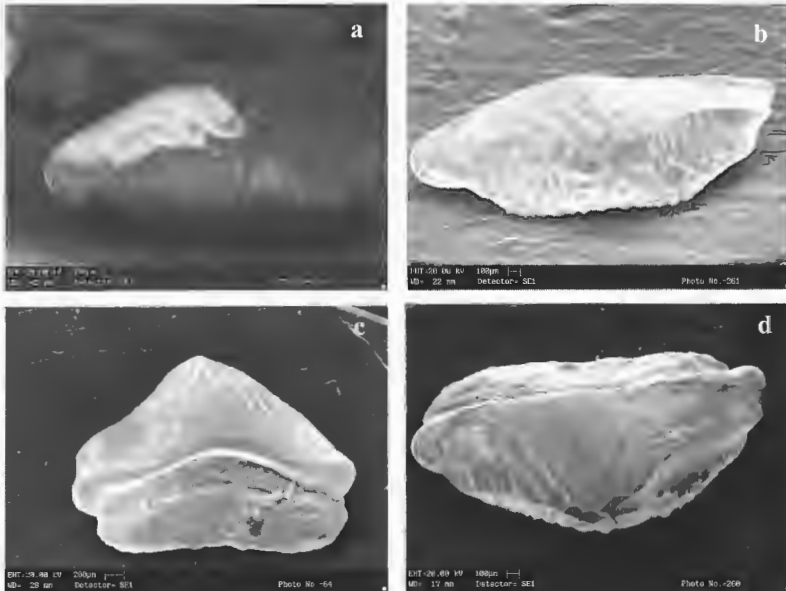


Fig 4: MO15C*, *Acrodus gaillardoti* morphotype; a: oblique "occlusal" view (photo n° 63), b: "occlusal" view (photo n° 261), c: lateral view, d: oblique view (photo n° 64). Lmd (mesiodistal length): 2.9 mm.

* All specimens are stored in collection site MO162 at MNHNL

MO15C and MO15E are parasymphyseal teeth, with prominent ornamentation (ridges, reticulation), and a poorly defined occlusal crest. Long (more than 15 mm) lateral teeth similar to *A. gaillardoti* in Mutter 1998: 3A were also sorted from Moersdorf sediments.

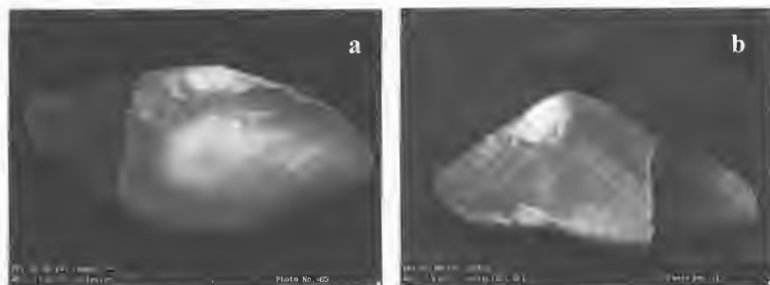


Fig 5: MO15E *Acrodus gaillardoti* morphotype. a: occlusal view (photo n° 65), b: oblique view (photo n° 71). Lmd: 3.2 mm.

2.4 *Acrodus cf substriatus* (Schmid, 1861)

MO109 is a flat specimen with numerous and sinuous ridges: It evokes *Acrodus substriatus* figure of Jaekel 1889.

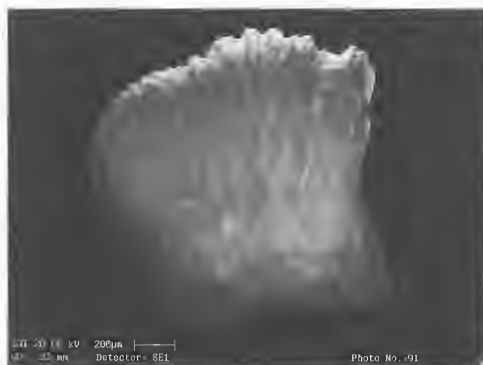


Fig. 6: *Acrodus cfr substriatus* MO109, n° 91. Preserved Lmd 1.5 mm.

The pattern of ornamentation also resembles that of the holotype of *Acrodus georgii* Mutter 1998 (Mutter 1997 fig. 13, Mutter 1998 plate I,

fig. 9 & 11, plate II fig. 1c), but MO109 is much smaller than the teeth of *A. georgii*.

2.5 *Acrodus mutteri* sp. nov.

Figs. 7, 8, 9.

Derivatio nominis: the species is dedicated to Mr Raoul J. Mutter (Zürich), in recognition of his work about the Upper Triassic fishes.

Holotype: MO124A (Mnhn Luxembourg).

Other material: MO15A (fig. 7), MO15B (fig. 8c), MO124B (fig. 8d), MO124C (fig. 8e), MO124E (fig. 9).

Stratum typicum: *Ceratites* layers, Muschelkalk mo2 (Anisian, possibly very close the Anisian-Ladinian junction).

Locus typicus: Moersdorf Quarry, Grand Duchy of Luxembourg

Diagnosis

Small *Acrodus* based upon isolated anterior and symphyseal teeth measuring up to 18 mm long (mesiodistally). A single, very low cusp is present centrally in symmetrical teeth (presumed symphyseals) and displaced laterally in asymmetrical teeth (presumed anteriors). The occlusal crest is prominent. Crown ornamentation consists of a strong, straight vertical ridge which descends from the central cusp both labially and lingually, and a series of short vertical ridges which descend the labial face of the crown from the occlusal crest. These labial vertical ridges are quite faint and form a radiating pattern, but with basal sections which may be strongly deflected mesially and distally. The crown surface may be quite strongly scalloped, giving the appearance of a series of oval basins. A rectangular labial border may be present in occlusal view.

Description of the holotype: MO124A measures 1.55 mm long (mesiodistally) and 0.75 mm labiolingually.

The crown is an elongate oval in occlusal view and somewhat flattened in cross section. A single off-centre, very low cusp is present, making

the crown asymmetrical in labial and lingual views. There are no lateral cusplets or accessory cusplets. The lateral displacement of the cusp is presumed to be distal by comparison with *Acrodus* sp. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland; Mutter 1998, fig. 10).

A prominent longitudinal occlusal crest runs the full length of the tooth, bisecting the crown and passing through the cusp. The occlusal crest is sinuous. A second, not so strongly developed longitudinal crest runs parallel and lingual to the first. This second crest passes through the central cusp and is restricted to the presumed mesial half of the crown. A shallow, elongate basin is formed between these two longitudinal ridges.

A prominent vertical ridge descends the crown both labially and lingually from the the cusp, running perrpendicular to the occlusal crest, and terminating at the crown shoulder.

The remainder of the ornamentation of the crown consists of a series of oblique and faint branching ridges descending the labial face of the crown, originating from the cusp, from the vertical ridge or from the occlusal crest. The most mesial ridge defines and encloses an elongate, shallow longitudinal supplementary basin with the occlusal crest. A short longitudinal ridge occurs at the level of the crown shoulder.

Variation

The size of the teeth of *A. mutteri* varies from 0.9 mm mesiodistally in MO124E to 1.8 mm in MO15B.

The crown may be more or less symmetrical (MO15A, fig. 7), or asymmetrical (MO124B, fig. 8d; MO124C, fig. 8e). Symmetrical teeth are probably symphyseals, and asymmetrical teeth are probably anteriors. In occlusal view the crown outline is subcircular (MO15A), through oval to elongate oval. In three specimens (MO124B, MO124C and MO15B), the labial border is somewhat swollen with a rectangular projection which extends for around half the total length of the crown.

The occlusal crest may be single (MO15B, fig. 8c; MO124E, fig. 9) or double, as in the holotype (MO124A, fig. 8a; MO124B, fig. 8d; MO124C, fig. 8e).

The cusp is never flanked by lateral cusplets, and may be located centrally (MO15A, MO124E) or be displaced distally (MO15B, MO124A, MO124B, MO124C). Prominent vertical ridges descending the crown labially and lingually from the cusp perpendicular to the long axis of the occlusal crest are a consistent feature in all teeth. Other vertical ridges descending the crown are best developed labially, and may arise from the occlusal crest, or have their origins part way down the crown. They typically show a pattern roughly radiating from the cusp, although their basal portions are often strongly deflected mesially or distally (MO124B, MO15B). In occlusal view, the four main quadrants of the tooth as defined by the occlusal crest and ridges descending from the cusp, show considerable scalloping. In the presumed postero-lateral position (MO124E), the ornamentation is restricted to the occlusal crest and the perpendicular ridges.

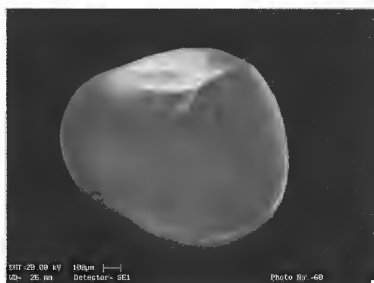


Fig 7: MO15A, n° 60: symphyseal tooth of *Acrodus mutteri* (1.2 x 1 mm)

Discussion

Acrodus mutteri is distinguished from all other *Acrodus* species by its small size, relatively faint ornamentation, occasional double occlusal crest, and scalloping of the four quadrants of the crown.

The vertical ridges in teeth of *Acrodus gaillardoti* descend from the occlusal crest, and commonly branch basally, giving way to anastomosis near the crown shoulder. The prominent occlusal crest is always single, and the four quadrants of the crown are convex, rather than scalloped.

Teeth of *A. lateralis* are weakly ornamented, but are strongly convex, and show a relatively high cusp in symphyseal and anterior teeth. The occlusal crest is always single.

The anterior and symphyseal teeth of *A. georgii* Mutter, 1998 from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland, are larger than those of *A. mutteri* (a maximum of 30 mm compared to 1.8 mm). Lateral cusplets flank the central cusp in symphyseal and mesial teeth. Numerous vertical ridges ornament the crown, radiating from the cusps and arising from the single occlusal crest. The ridges commonly show branching basally. The four quadrants of the crown are convex.

Acrodus spitzbergensis Hulke 1873 (Lower and Middle Triassic of Spitzbergen, Middle Triassic of Nevada) has a double longitudinal crest developed separated by a longitudinal groove as in *A. mutteri*, in lateral teeth.

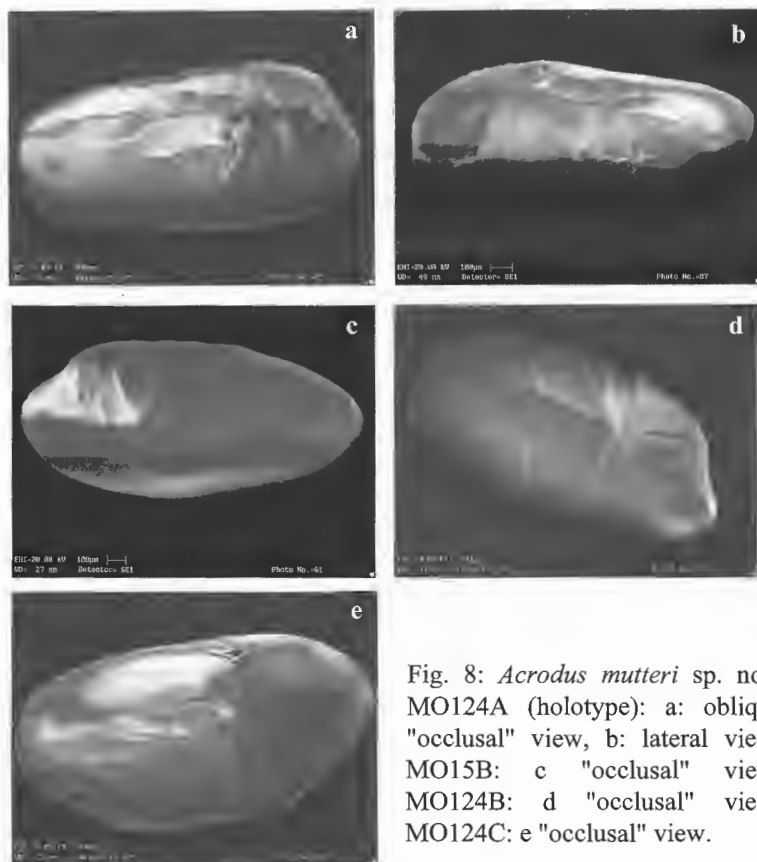


Fig. 8: *Acrodus mutteri* sp. nov. MO124A (holotype): a: oblique "occlusal" view, b: lateral view; MO15B: c "occlusal" view; MO124B: d "occlusal" view; MO124C: e "occlusal" view.

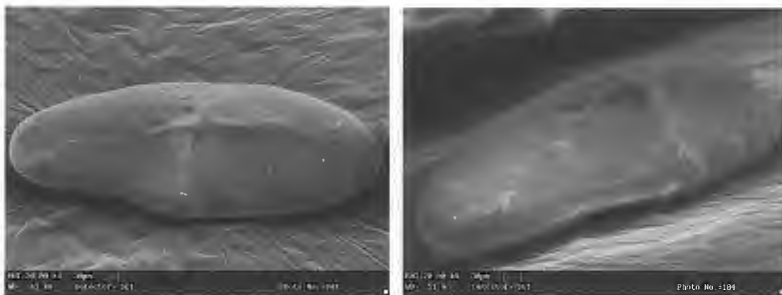


Fig. 9: MO124E, postero-lateral tooth of *Acrodus mutteri*.
(Lmd: 0.9 mm)

However, the lateral teeth are centimetric and more elongated mesiodistally in *A. spitsbergensis*, and possess stronger and more abundant vertical (transversal) ridges (Rieppel *et al.* 1996). The anterior teeth of *A. spitzbergensis* bear a single occlusal crest (Stensiö 1921).

A. vermiformis Stensiö 1921 (Middle Triassic of Spitzbergen and referred form from Nevada) is pluricentimetric and has a weakly developed central elevation from which coarse crenulations radiate in all directions towards the base of the crown, then subdividing and reaching the crown-root contact (see Rieppel *et al.* 1996) creating serrations of the lower labial and lingual faces of the crown, like *A. alexandrae* Wemple 1906 (Middle Triassic of Nevada). The surface of the crown shows no scalloping.

A. cfr oreodontus Wemple 1906 (Middle Triassic of Nevada) has elongated teeth bearing a distinct median prominence. The ornamentation consists of a longitudinal occlusal crest, and coarse lateral crenulations. The crown surface is convex, rather than scalloped.

A. scaber Stensiö 1921 (Lower Triassic of Spitzbergen) is plurimillimetric and possesses very strong and sparse oblique ridges.

A. oppenheimeri Stensiö 1921 (Middle Triassic of Spitzbergen) is centimetric and possesses a marked longitudinal occlusal crest, and short fine vertical transversal ridges.

A. dunkeri Auerbakh 1871 (Lower Triassic of Cis-Caspian: Minikh M.G. & A.V. Minikh, 1997) possesses a centimetric bulky crown with

coarse ridges, radiating from the crown center, or transversal from the occlusal crest.

Previously attributed to *Acrodus*, the teeth of *Palaeobates keuperinus* (Murchison & Strickland 1840) from the Late Triassic of Britain and Germany, were revised by Seilacher 1943, with *P. nodosus* and *P. spinosus* (see the comments of Rieppel 1981).

A. nobilis Agassiz 1837 (Lower Liassic of England, Germany, France, Belgium) and *A. anningiae* Agassiz 1839 (Lower Liassic of England and Belgium) are larger species, with vertically or obliquely radiating, commonly bifurcating ridges, without oval pit formation.

Family Polyacrodontidae Gluckman 1964

Genus *Lissodus* Brough 1935

Type species: *Hybodus africanus* Broom 1909; Beaufort Series, Early Triassic, Becker's Kraal, Rouxville District, South Africa.

2.6 *Lissodus cristatus* sp. nov.

Figs. 10 to 21.

1995 *Lissodus* cfr. *minimus*; Delsate 1995: 15 (citation only)

1997 *Lissodus* cfr. *minimus*; Delsate 1997: 54 (citation only)

Diagnosis: small teeth of *Lissodus* (up to 1.8 mm mesiodistally) known only from isolated crowns. The labial peg is strong and surmounted by a vertical ridge. A horizontal ridge surrounds the crown at the shoulder. The central cusp is very low. Accessory cusplets may be present adjacent to the labial peg.

Holotype: MO04 (MMHN Luxembourg),

Other material: MO01, MO02, MO03, MO05, MO06, MO07, MO08, MO09, MO10, MO11, MO124d,f,g, (MMHN Luxembourg).

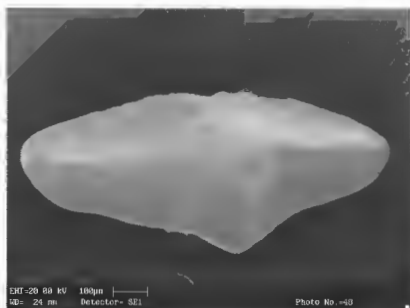


Fig. 10: MO04 (photo n° 48), holotype of *Lissodus cristatus*, lateral tooth.

Stratum typicum: *Ceratites* layers, Muschelkalk mo2 (Anisian, possibly very close the Anisian-Ladinian junction)

Locus typicus: Moersdorf Quarry, Grand Duchy of Luxembourg

Description.

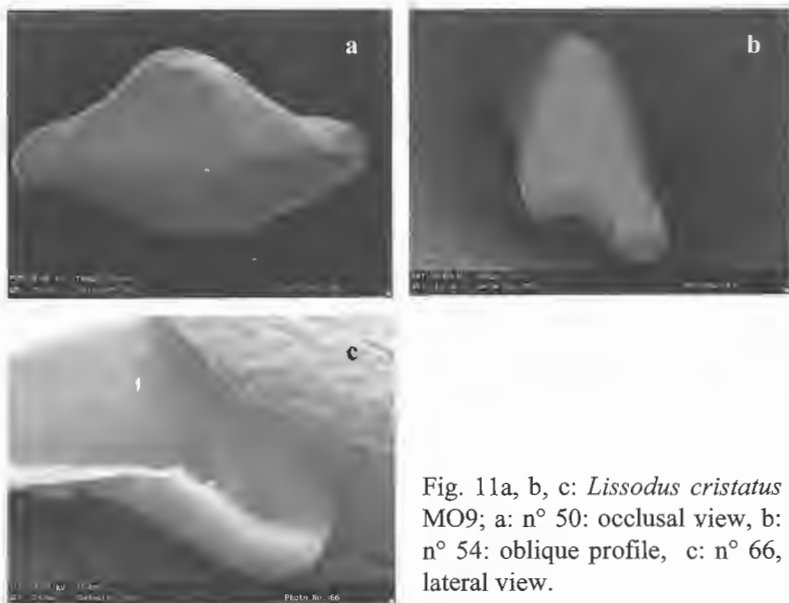


Fig. 11a, b, c: *Lissodus cristatus* MO9; a: n° 50: occlusal view, b: n° 54: oblique profile, c: n° 66, lateral view.

Teeth of *Lissodus* measuring between 0.8mm and 1.8 mm long (mesiodistally) and up to 0.5 mm high centrally. The root is rarely preserved. The coronal profile is low. There is a very low central cusp and no lateral cusplets, although one specimen has a slightly crenulated occlusal crest mesially and distally (MO9: photo MO0901, n° 50: occlusal view of lateral tooth; photo MO0902, n° 54, lateral view).

Accessory cusplets (cusps developed at any site on the crown other than the occlusal crest; they can also be interpreted as longitudinal small ridges) are developed in two specimens only (MO9: fig. 11, MO10: fig. 12), on the lateral margins of the labial peg.



Fig. 12: accessory cusplets on *Lissodus cristatus* MO10

The labial peg itself is strongly developed, especially in anterolateral teeth; it may project at right angles to the long axis of the crown (MO3) or be slightly angled (MO4: fig. 10 & 13; MO7: fig. 13).

Some teeth (presumed laterals) have a slender, elongate shape (MO4, MO2) while presumed anteriors are shorter with a more robust labial peg (MO3: fig. 13a). Presumed posterolateral teeth are more tumid with an elongate oval in shape (see Duffin 1985), with an expanded central region. (MO06: mesiodistal length 1.25 mm)

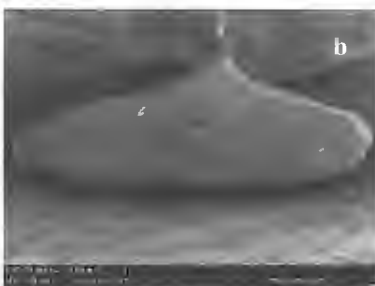


Fig. 13 a,b,c: a: *Lissodus cristatus* MO03, photo n° 45, oblique labial view; b: MO04, photo n° 53; c: MO07, photo n° 44

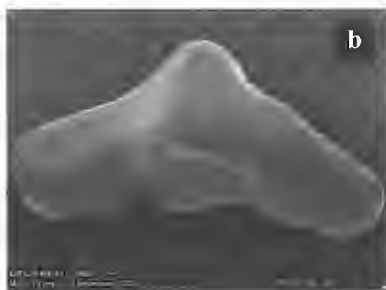
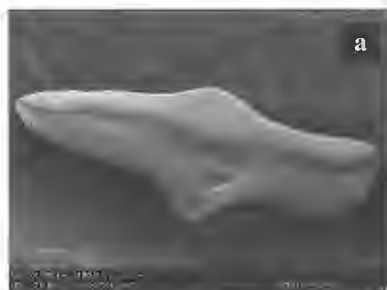


Fig. 14: lateral position of *Lissodus cristatus*: MO02, a: photo n° 43, "occlusal" view, Lmd: 1 mm; b: photo n° 52, lingual view.



Fig 15: MO06: postero-lateral of *Lissodus cristatus*

A longitudinal ridge surrounds the tooth labially and lingually at the crown shoulder. Some teeth show clear short vertical striations or reticulation of the labial part of the longitudinal ridge: fig. 16 and 20.

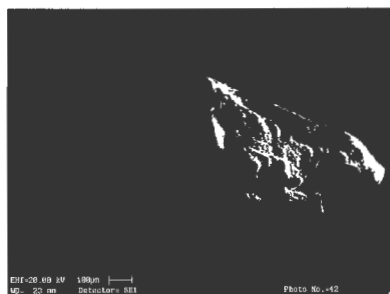


Fig. 16: *Lissodus cristatus* MO01, n° 42: labial crown shoulder ridge with vertical ridges. Lmd: 1.6 mm.

A coarse vertical ridge ascends the crown on the crest of the labial peg without bifurcation or anastomosis. It attains the occlusal crest at the apex of the central cusp and is the only vertical ridge developed on the crown.

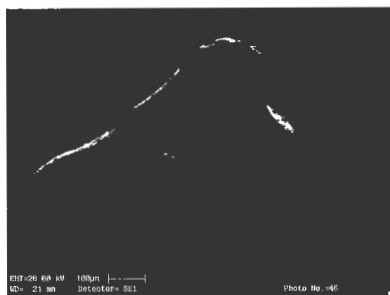


Fig.17: *Lissodus cristatus* MO05 (photo n° 46)

Oval tumid teeth, somewhat approaching the *Acrodus* morphology, like MO06, MO124d, MO124f, and MO124g, are also attributed to posterior or lateral teeth of *Lissodus cristatus*. They are easily distinguished from *Acrodus* by their vertical labial ridge and the absence of ornamentation except the longitudinal ridge; moreover, the longitudinal occlusal crest of *Lissodus cristatus* is not a simple longitudinal occlusal ridge like in *Acrodus* but a true crest clearly separating the labial side from the lingual side of the crown, and the small to medium sized central cusp developed on the longitudinal crest of *Lissodus cristatus* is different from the bulky central part of the crown of *Acrodus*.

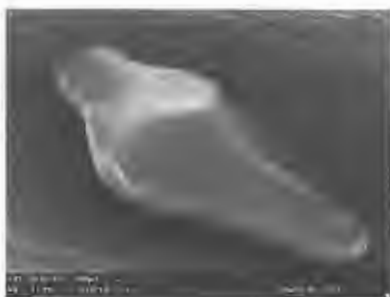


Fig. 18: MO124d: *Lissodus cristatus*

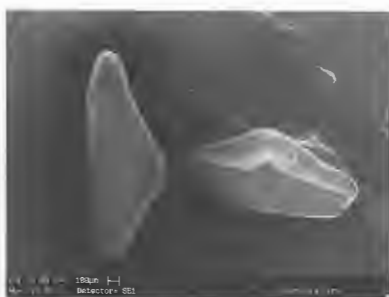


Fig.19: *Lissodus cristatus* MO124f-g posterior teeth (Lmd 1.8 and 1.6 mm)



Fig. 20: MO124g: *Lissodus cristatus*, labial crown shoulder Lmd: 1.6 mm.

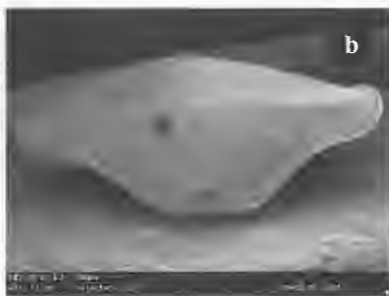


Fig. 21: *Lissodus cristatus* MO11: a: longitudinal lingual cingulum and root nicely preserved., b: twisted extremity. Lmd: 1.85 mm.

Comparisons.

The possession of a longitudinal ridge around the crown shoulder distinguishes the teeth of *L. cristatus* from all other species of *Lissodus* except the following:

L. wirksworthensis Duffin 1985 - early Carboniferous of Britain.
L. laustris Gebhardt 1988 - Late Carboniferous of Germany.
L. angulatus Stensiö 1921 - Early Triassic of Spitsbergen.
L. lepagei Duffin 1993 - Late Triassic of Luxembourg.
L. minimus (Agassiz 1834) - Late Triassic of north west Europe.
L. curvidens Duffin & Thies 1997 - Late Jurassic of Germany.

Unlike *L. wirksworthensis*, teeth of *L. cristatus* do not have a buttress beneath the labial peg, anchoring it to the root tissue. It differs from *L. lacustris* in lacking lingual node development on the horizontal ridge. The occlusal crest is not crenulate along its length as in *L. lepagei*, and the coronal ornament is much reduced compared to that in *L. angulatus* and *L. minimus*. Unlike the teeth of *L. curvidens*, the long axis of the crown is straight in the Muschelkalk species, whereas, as the name suggests, it is strongly arched in the Kimmeridgian teeth. The teeth of *L. cristatus* therefore present a unique suite of characters according to its taxonomic distinction at the species level.

Geographical extension: *Lissodus cristatus* is also present in the Upper Muschelkalk of Dalhenheim (Bas-Rhin, France).

2.7 *Lissodus* sp.

One specimen is attributable to another species of *Lissodus*, that shall not be discussed further, without complementary material

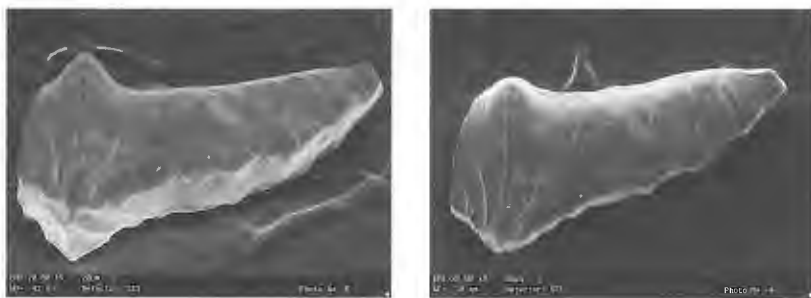


Fig 22: MO12, *Lissodus* sp. Preserved Lmd: 1.6 mm.

This specimen has a typical labial peg, the crown is ornamented by evident ridges. The longitudinal crest is crenulated. No longitudinal ridge around the crown. It is larger than *Lissodus cristatus*.

Genus *Palaeobates* Meyer 1849

Type species: *Strophodus angustissimus* Agassiz, 1837, Triassic, locality unspecified.

2.8 *Palaeobates angustissimus* (Agassiz 1838)

- 1837 *Psammodus angustissimus* Geinitz (ex Agassiz, MS), 22, plate 3 figs. 6-7.
1838 *Strophodus angustissimus* Agassiz; Agassiz, 3, 128, Plate 18 figs. 28-30.
(?) 1838 *Strophodus elytra* Agassiz; Agassiz, 3, 128b, plate 18 fig. 31.
1846 *Psammodus angustissimus* Geinitz, 166, plate 7 fig. 4.
1849 *Palaeobates angustissimus* Meyer, 233, plate 28 figs. 14, 15.
1851 *Palaeobates angustissimus* Bronn, 95, plate 12 figs. 18a-d.
1861 *Palaeobates angustissimus* Schmid, 8, plate 1 figs. 4-15.
1861 *Palaeobates ovalis* Schmid, 9, plate 1 figs. 16-24.
1861 *Palaeobates acrodiformis* Schmid, 9, plate 1 figs. 25-27.
1861 *Palaeobates angustus* Schmid, 7, plate 1 figs. 1-3.
1864 *Strophodus agassizi* Alberti, 201, plate 7 fig. 8.
1865 *Strophodus angustissimus* Eck, 62.
1885 *Strophodus angustissimus* Quenstedt, 280, plate 21 fig. 59.
1889 *Palaeobates angustissimus* Woodward, 249.
1889 *Palaeobates angustissimus* Jaekel, 329, plate 10 figs. 1-7.
1903 *Paleobates angustissimus* Frech, 11, text-plate 1 fig. 8.
1906 *Palaeobates angustissimus* Walther, 44, plate 11 fig. 67.
1928 *Palaeobates angustissimus* Oertle, 346.
1928 *Palaeobates angustissimus* Schmidt, 344, figs. 962a-c.
1974 *Palaeobates angustissimus* Thomas, 32, pl. 2 figs. 13-15.
1981 *Palaeobates angustissimus* Rieppel, 339, figs. 8-10, 12C, 14A-C.
1984 *Palaeobates angustissimus* Scheinpflug, 31, fig. 8.
1987 *Palaeobates angustus* Cappetta, figs. 40J-K.
1987 *Palaeobates angustissimus* Cappetta, figs. 40L-N.

Material: 9 isolated, fragmentary crowns; 1 complete tooth.

Short description: occlusal surface very flat (except the anterior teeth with a rounded convex crown), ornamented by punctuations (no important ridge), no crest on the lateral teeth, low crest on the anterior teeth, crown section subtrapezoidal: one shoulder is rounded, the other shoulder is flat and longer).

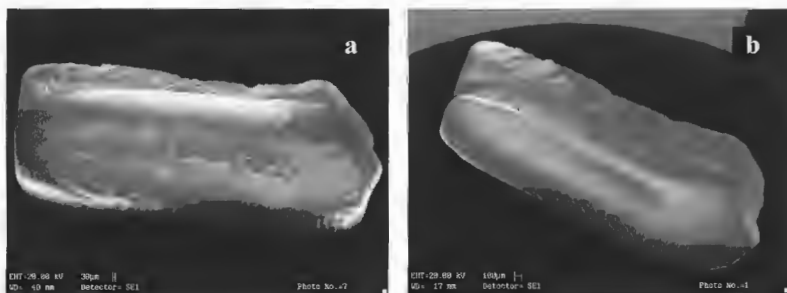


Fig. 23: MO14: a: "occlusal" view, b: lateral oblique: *Palaeobates angustissimus*. Lmd: 4.8 mm.

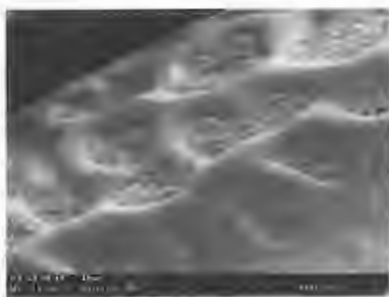


Fig. 24: *Palaeobates angustissimus*: detail of the ornamentation

Genus *Polyacrodus* Jaeckel 1889

2.9 *Polyacrodus* sp.

The material is only fragmentary. Compared to *Hybodus*, the accessory cusplets are less deeply separated and the basal plate vascular canals are less numerous. Comparable material is reported by Rieppel *et al.* 1996:

Polyacrodus sp A (Rieppel *et al.* 1996: 504, p. 505, fig. 3b,c) has a labial node at the base of the main cusp, 3-4 accessory cusps on each side

Polyacrodus sp B: bears very weakly separated cusplets (Rieppel *et al.* 1996: 505, fig. 3 d,e) and possesses a labial peg

Polyacrodus tregoi (Rieppel *et al.* 1996, p. 505 fig 3h, p. 506, p. 507 fig. 4a,f) has a moderately elevated main cusp deflected in lingual direction, poorly differentiated lateral cusplets, a labial peg poorly developed or

absent; the basal plate is very high, deep and labio-lingually swollen under the crown surface. Lateral teeth approach the *Acrodus* morphology.

Material: 4 isolated, fragmentary teeth.

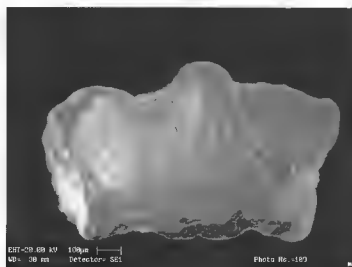


Fig 25: MO102a: *Polyacrodus* sp.

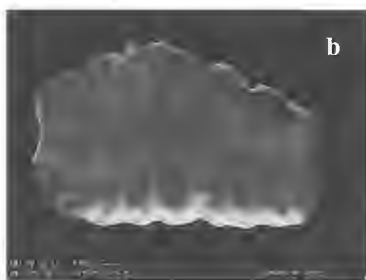


Fig. 26: MO102b: *Polyacrodus* sp., a: "occlusal", b: lingual view.
Lmd: 1.56 mm.

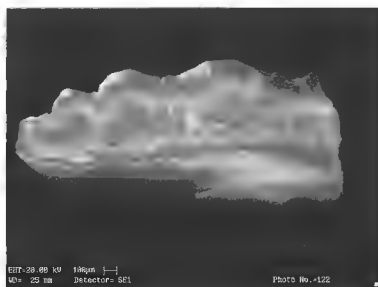


Fig 27: MO108: *Polyacrodus* sp.

2.10 Undetermined elasmobranch

Material: 4 isolated scales.

1: Type 1 dermal denticle of Duffin & Gazdzicki 1977: Gazdzicki 1974: simple non growing type, with a thin basal plate, a well developed pedicel, a flat crown pointed backwards and ornamented by well spaced longitudinal keels. As other pre-Rhaetic hybodontoid dermal denticles, these cannot be distinguished from the genuine placoid scales of Euselachians (Reif 1978, Cappetta 1987). The variation of their shape in different regions of the body remains poorly known, and they remain hard to associate to any hybodontoid taxon.

Comparable material is figured by Rieppel *et al.* 1996. as placoid scales of Hybodontoida

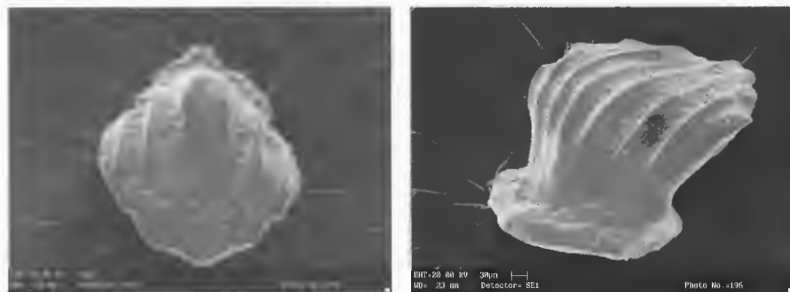


Fig 28: MO101a, MO101b: undetermined elasmobranch.

2: Tabular dermal denticle: the robust pedicel is indistinguishable from the basal plate, and two time higher than the crown. It looks like the denticle Type 2 of Duffin & Gazdzicki 1977: 337, fig. 4, or like Hybodont denticle (Group B) of Sykes 1974, fig.3.2. They are very similar to fig. 35-36 Subgroup 4a in Group A (pedicle simple or expanded tetrahedroid) in Supergroup II (pedicle tetrahedroid) of Johns 1996. This type of denticle is reported from the Ladinian Carnian and Norian by Johns 1996.

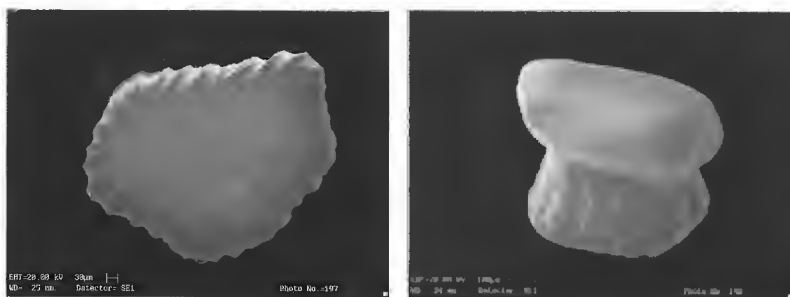


Fig. 29: MO101c, MO101d: undetermined elasmobranch.

Osteichthyes

Actinopterygii

2.11 Chondrostei and Neopterygii

This study is still in progress, and we shall only introduce a preliminary morphotypic classification of isolated teeth, based on the descriptions and figures from Bürgin 1992, Brough 1939, Dames 1888, Guttormsen 1937, Schmidt 1928 & 1938, and place some Moersdorf specimens in these categories. Such a classification will allow easier discussion when the actinopterygians isolated teeth knowledge is further advanced. Moreover, the identification at the familial or generic level seems a sufficient precision to compare faunas from different regions. Except when diagnostic features are present, it did not seem prudent for the moment to identify isolated durophagous or crushing teeth otherwise than “Perleidiformes indet.”: there is a strong morphological convergence between the teeth of unrelated taxa (Perleidiformes-Semionotiformes) and a durophagous adaptation in mouth cavity dentitions is very common in Perleidids. Young fishes may prey on other animals than adults, thus with different tooth morphology; but tooth replacement in Perleidids is insufficiently known. Small “*Colobodus*”- teeth may possibly not be distinguishable from normal size “*Perleidus*” teeth. *Colobodus* type teeth still need a review (Mutter, in progress). The same prudence must be applied to high marginal teeth, of very plesiomorphic morphology.

MT1: high and slender teeth

MT1a: Fang like (inclined)

Dentary, Coronoid and Maxillary teeth of the Perleididae *Ctenognathichthys* (Bürgin 1992, p. 80: fig. 85, p. 81: fig. 86, p. 82: fig. 87)

Anterior teeth of *Perleidus* cfr *stoschiensis* (see Stensiö 1932) are slender with a small conical apex

Maxillary teeth of Perleidiform Perleididae *Meridensia* (Bürgin p. 67 fig 67 C) can be inclined also.

Inclined teeth of Palaeoniscidae *Gyrolepis* also fit with this morphology.

Maxillary teeth of Perleidiform Perleididae *Peltoperleidus macrodontus* (Bürgin p. 95 fig. 109).

Maxillary and premaxillary teeth of Perleidiform Luganoiidae *Luganoia* (Bürgin p. 110, fig. 129).

MT1b: Sharply pointed erect conical teeth

1b1: < < 1 mm

Pholidopleuriformes *Pholidopleurus*: 45: 38c: Maxillary, 45: 38 e: mandibular teeth,

Gracilignathichthys, Perleididae *Meridensia* maxillary teeth (Bürgin 1992: 67, fig. 67c), and dentary teeth (68d)

Perleididae *Peltoperleidus* maxillary, dentary and coronoid teeth (Bürgin 1992: 87, fig 97; p. 91, fig. 103; p. 94, fig. 108).

1b2: millimetric

Perleidus or *Colobodus* Maxillary or Dentary.

Palaeoniscoidea: Palaeoniscidae: dentary teeth of Palaeoniscidae *Gyrolepis* (Bürgin 1992: 14, fig. 3c) about 1 mm.

The smooth apex is relatively short compared to the base.

Lower jaw teeth of Luganoidae are sharp pointed and peg like (Bürgin, 1992: 110, fig. 129d).

Teeth referred to “*Birgeria acuminata*” in Corroy 1928: III 22-23

1b3: sigmoid

Teeth of *Gyrolepis*.

Teeth referred to “*Birgeria acuminata*” in Corroy 1928, III: 20-21.

A fusiform (10 μ long) ornamentation on the ganoin (fig. 30) is found in advanced Neopterygii, like the Halecomorphi (possible Triassic genera include *Heterolepidotus*, *Eoeugnathus*, cfr Parasemionotidae and Caturidae) and observed for example in carnivorous teeth from the Lorraine Hettangian, Sinemurian and Toarcian; it has been figured by Thies & Mudroch 1996 and Mudroch & Thies 1996, on the Halecomorphi *Ionoscopus* (Ionoscopidae) and *Caturus* (Amiiformes), and in the Teleostei Aspidorhynchiforms *Belonostomus*. It does not seem present in the Halecostomi Semionotiformes, Pycnodontiformes (Lorraine Jurassic material and A. Mudroch communication), Macrosemiiformes, neither in Pachycormiformes nor Teleostei else than Aspidorhynchids (A. Mudroch communication). This pattern is shared by the Palaeoniscidae *Gyrolepis* (also shown on isolated tooth of Duffin 1999: pl. 27:8), but this needs to be strictly confirmed on *in situ* teeth from complete specimens. This pattern can be a plesiomorphic state.

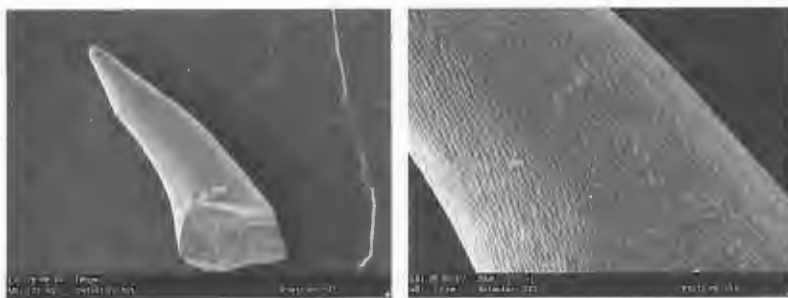


Fig. 30: MO106: MT1b3: cfr *Gyrolepis*, and detail of the 10 μ ganoin ornamentation pattern.

MT1d: Shaft or neck with a constriction

The middle portion of the shaft under the cap of anterior teeth of *Perleidus woodwardi* (see Stensiö 1921, Cuny et al. 1995, fig. 4k, 4n) is constricted.

MT1k: Keeled cap, cfr “*Birgeria*” morphotype

Carnivorous Palaeonisciforms *Birgeria* morphotype. The tooth shaft is striated by fine ridges; the apex (cap) is also striated but with coarser ridges, of which two form lateral edges. A swelling is present at the cap base. See Corroy 1928, III: 18-19, Schwarz 1970.



Fig. 31: MO107 *Birgeria*
morphotype MT1k.

MT1p: Strongly plicated: cfr “*Saurichthys*” morphotype

Saurichthyiformes ? *Saurichthys* morphotype (see Rieppel 1985, 1992). The shaft is ornamented by coarse ridges, it can be compressed, more basally widened, with finer and more anastomotic ridges; the apex is smooth or ornamented by very low ridges without keel formation, and more or less high compared to the "shaft".

The *Saurichthys* and *Birgeria* morphotypes coexist in the Norian-Rhaetian genus *Severnichthys* Storrs 1994.

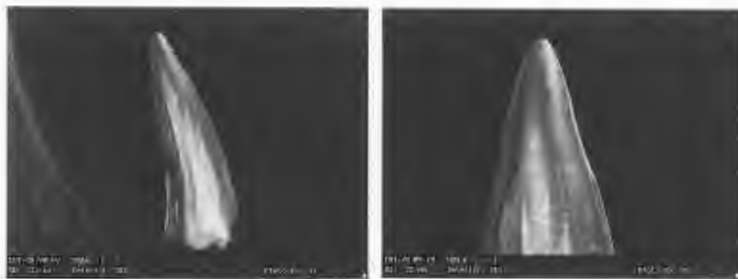


Fig. 32: MO105: “*Saurichthys*” morphotype, and detail.

MT2: Stout and peg like teeth

MT2a: inframillimetric

Intermediate teeth of *Perleidus* cfr *stoschiensis* are peg like and asymmetrical (angulation between the shaft and the apex axis)

Perleidiform Perleididae *Meridensia* lateral Coronoid (Bürgin fig.68B, 69).

Perleidiform Peltopleuridae dentary teeth; Peltopleuridae *Cephaloxenus* anterior mandible dentition (Bürgin, p. 141, fig. 170).

Perleidiform Perleididae *Peltoerleius* dentary and maxillary teeth, (Bürgin 1992: 99, fig 116 E,F); the coronoid teeth (Bürgin 1992: 95, fig. 109b) are somewhat lower and could also be attributed to MT3a.

Peltopleuridae *Peripeltopleurus* lower jaw teeth are peg like and pointed, medial teeth are molarized with blunted tip (Bürgin 1992: 130, fig. 155d, p. 135, fig. 162a, b).

MT2b: perimillimetric and plurimillimetric

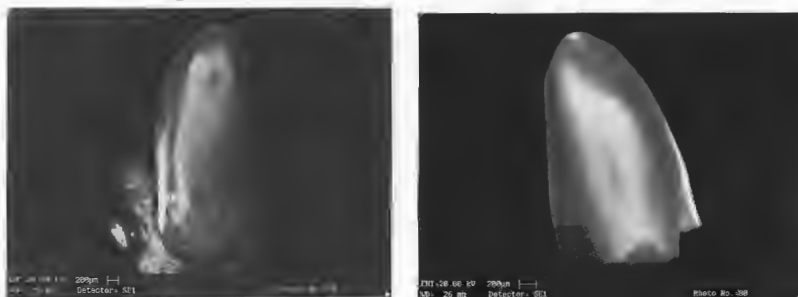


Fig. 33: MO125: Marginal tooth of ? *Colobodus*

Premaxillary, maxillary and dentary teeth of *Colobodus* (Guttormsen 1937 fig. 10 & 11)

Maxillary teeth of Perleididae *Aetheodontus* (Bürgin p. 74, fig. 76c).

Perleidiform Cleithrolepididae *Dipteronotus* premaxillary, maxillary, palatine, dentary: Bürgin 104: fig 121

MT2c: stout inclined asymmetrical

Cuny *et al.* 1995 identified the Perleidiforms Cleithrolepidae *Dipteronotus* teeth from the Norian of Medernach, characterised by a slim shaft with an angulated apex-crown junction (asymmetrical acrodine apex). Some teeth from Moersdorf fit to this identification, although the shaft is much stouter and the apex flattened, and then also evocate Perleididae or Colobodontidae (Palatines or jaws ?)

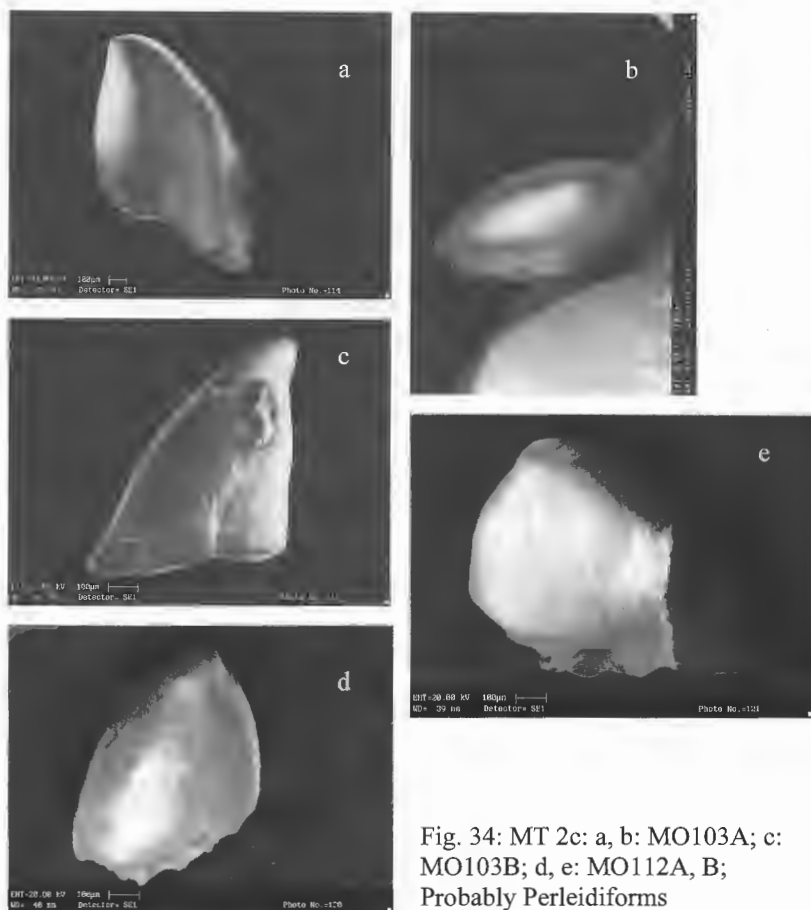


Fig. 34: MT 2c: a, b: MO103A; c: MO103B; d, e: MO112A, B; Probably Perleidiforms

MT3: molarized conical, rather high, not flattened

MT3a: rounded apex, s: smooth shaft, p: plicated shaft

Palatal teeth (Bürgin, p. 99, fig.116D) of Perleidiform Perleididae *Peltoperleidus*; the coronoid teeth are also molarized with a large rounded apex (Bürgin, p. 95, fig. 109 B) and could be attributed as well to this morphotype than to the morphotype MT2a.



Fig. 35: MT3as: MO114a&b: Semionotiform or palatine or coronoid teeth of Perleidiform

Perleidiform Peltopleuridae *Cephaloxenus* coronoid dentition (Bürgin, p. 140, fig. 169, p. 141, fig. 170D), median ones are flatter, anterior ones are higher. Upper dentition teeth are larger conical. Perleidiform Peltopleuridae *Peripeltopleurus* coronoid and palatal teeth (Bürgin 1992: fig. 139a,b; p. 135, fig. 162)

Dentary teeth of Perleididae *Aetheodontus*, (Bürgin 1992, 75 fig. 78b).

Semionotiforms are also a possible identification: cfr Duffin 1999: pl. 29, 4.

MT3b: pointed tip, s: smooth shaft, p: plicated shaft

Bobasatraniiformes *Bobasatrana* Bürgin p. 40: fig. 32b

Median coronoid of Perleididae *Meridensia* (68: 69b)

Median coronoid (Guttormsen 1937, fig. 13b) and Palatine teeth of Perleidiform *Colobodus* (Guttormsen 1937, fig. 12), (see also Dames 1888, pl. II, 4c-e)

High teeth of this morphotype MT3bp are attributable to the Semionotiform (Neopterygii) *Serrolepis* (Dames, 1888, pl. III, 8; Schmidt 1928). Rieppel *et al.* (1996: 509, fig. 5 E) attribute striated conical tooth of this type to lateral teeth of *Colobodus*.



Fig. 36: MT3bp: MO129:
conical with ridges:
?Colobodus

MT4: flattened molarized

MT4a: rounded flat with central wart, and continuous radiating ridges on the flanks

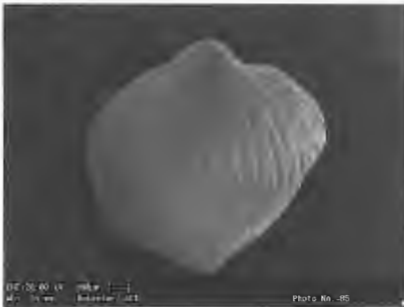


Fig. 37: MT4: MO110A:
Perleidiform cfr *Colobodus*.

Colobodus lateral Coronoid or Pterygo-Palatine, mammiforme (Dames 1888, pl. I, Guttormsen 1937, fig. 9,12 and 13). These teeth wear an evident apical “wart” or central tubercle of verruciform acrodin (Guttormsen 1937, Örvig 1978a,b), surrounded by a vertically striated crown. Larger median coronoid and lateral palatine teeth are more conical and elevated (MT3b). The acrodin tip may be eroded away.

Meridensia (Bürgin 1992, p. 68 fig. 69b) most median coronoid teeth

MT4b: radiating ridges on flat “occlusal” surface centered by apex, then angulation of the ridges down the shaft

Coronoid and palate teeth of Perleididae *Aetheodontus* (Bürgin, 1992, p. 75 fig. 78c)

MT4c: Flat rounded or dome-shaped shaft, but smooth, with conical apex.

This type of breast-like tooth with homogeneous acrodin tip can be attributed to Semionotiforms (Neopterygii).

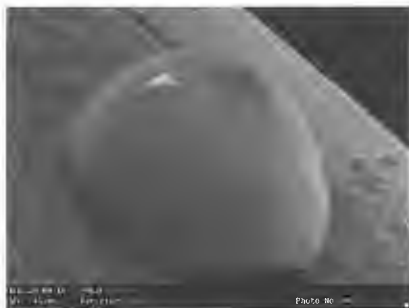


Fig. 38: MT4c: MO110B: Semionotiform indet..

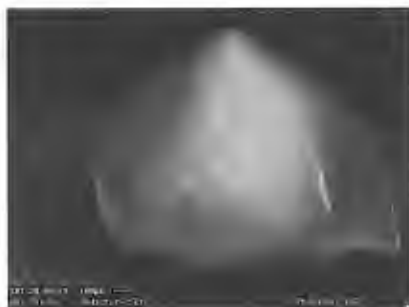


Fig. 39: MT4c: MO115: Semionotiform indet.

MT4d: small teeth with flat rounded smooth shaft, with rounded apex

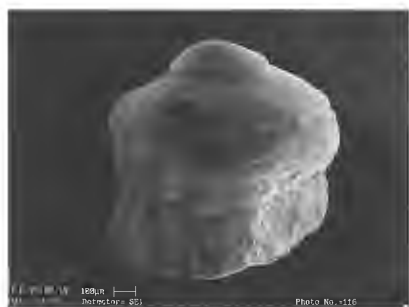


Fig. 40 MT4d: MO114: Perleidiformes ? cfr *Colobodus*

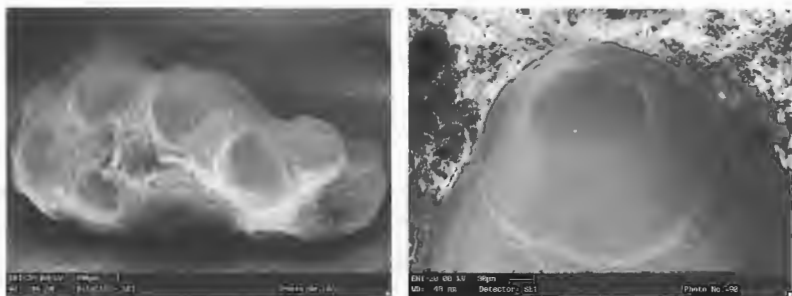


Fig. 41: MT3as or MT4d: MO126A; MO126B (detail): coronoid or palatine teeth of Semionotiform ?

Perleidiform Peltopleuridae *Cephaloxenus* coronoid dentition (Bürgin 1992, p. 140, fig. 169).

Palatine teeth of "*Colobodus*" *chorzowensis* (Dames 1888, fig. 1,2), the "occlusal" profile can be oval.

Palatine teeth of Luganoidae (Bürgin 1992: fig. 130b)

Palatal teeth of Peltopleuridae *Peripeltopleurus* (Bürgin 1992: 135, fig. 162d).

A semionotiform attribution is also possible, mostly for higher teeth.

MT5: very flat conical inframillimetric

Parasphenoid teeth of Palaeonisciform Acrolepidae *Ptycholepis* (Bürgin 1992, p. 19, fig. 7).

Parasphenoid of Perleidiform Perleididae *Peltoperleidus* (Bürgin 1992: 95, fig. 109b)

Palatine teeth of Perleidiform Peltopleuridae *Cephaloxenus* (Bürgin 1992: 169, fig. 171b).

MT6: Very flat with a small knob like apex

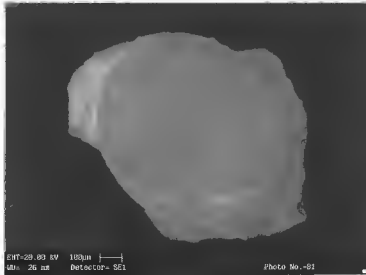


Fig. 42: MT6: inner mouth denticle of perleidid (or colobodontid) gen. et sp. indet.

This tooth type is very flat and not ornamented, with a verruciform apex of different nature than the “crown”, plaiding against the Upper Triassic *Paralepidodus* tooth type (Tintori 1996) also flat but with a homogeneous structure, and a more ovale shape (see Godefroit *et al.* 1999, Delsate 1999).

MT7: rounded spherical tip

Posterior of *Perleidus* cfr *stoschiensis* and *Perleidus* sp (Cuny *et al.*, 1995: fig. 4 - j, 4 - O) have a globulous crown without a pointed apex, on a constricted shaft. A semionotiform identification is also possible.



Fig. 43: MT7: cfr *Perleidus* ? or Semionotiform ?

Scales:

Perleidids cfr *Colobodus* ?, Palaeonisciforms cfr *Gyrolepis* ?

Scales from the posterior flank and caudal peduncle squamation, with more or less rhomboid outline and lacking the peg and socket articula-

tion, are difficult to assign, because several genera show a very similar scale morphology.

Gyrolepis scales possess an external surface ganoin bearing branching series of ridges crossing from anterodorsal to posteroventral corner. *Colobodus* scales measure up to 10 mm, their external face is ornamented by series of coarse and well separated sinusoidal occasionally branching discontinuous ganoin ridges which cross external surface diagonally. Areas between ridges lack ganoin (Duffin & Gazdzicki 1977, Duffin 1999, Richter and Smith 1995).

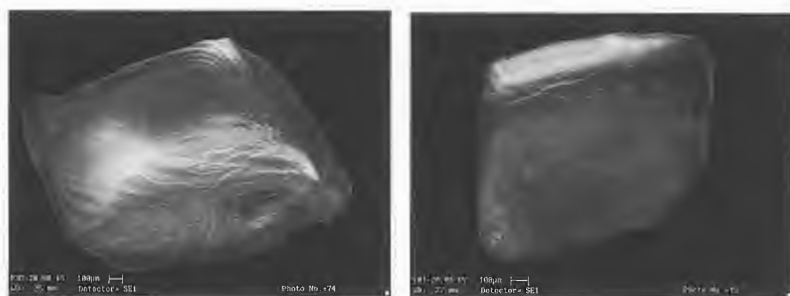


Fig.44: MO123 a & 123b: scales of *Gyrolepis* ?

3 Conclusions

Sharks: the morphologies and the differentiations criteria are rather clear, even if the individualisation of *Acroodus gaillardoti* and *A. lateralis* remains doubtful. *Hybodus plicatilis* and *Palaeobates angustissimus* are well characterised, *Polyacrodus* is only fragmentary (and the genus needs a better definition). Two new species are created: *Acroodus mutteri* and *Lissodus cristatus*; both are based on several positions and show a well defined occlusal crest with a perpendicular ridge, evocating common feeding habits.

Actinopterygians: Perleidiformes Colobodontidae and Perleididae are certain. The Saurichthyiiforms *Saurichthys*, the Palaeonisciforms *Gyrolepis* and *Birgeria* are evocated through their morphotypes, but not proved on the base of simple isolated teeth. The ganoin 10 μ fusiform ornamentation pattern is observed on some carnivorous type teeth

attributable to the Palaeoniscidae *Gyrolepis*. Semionotiform teeth are also present. It seems sufficient for the moment to study the morphotypes, which allow to appreciate the complexity of the faunal relations and exchanges between the Germanic and Alpine Triassic (see Jaekel, Schmidt, Brough, and the recent works of Dorka (Berlin), Mutter (Zürich), Bürgin (St Gallen)), or the northern american faunas (Rieppel *et al.* 1996).

The material is housed in the Luxembourg Natural History Museum.

4 Acknowledgements:

Mr TERENCE Delsate (Battincourt, B) and Dr Marc Meyer (MNHN Luxembourg) brought a precious and patient help in the informatic processing of the manuscript and figures. Mr Germain Delsate (Halanz, B), Mr Kazim Akman (Izmir, TR), Mr. Jean-François Liégeois (Musson, B) and Mr Hubert Huygens (Olm, L) were very helpful in the sediments collecting and the physico-chemical process. Miss E. Krings, Pr Dr Wagner and Brückner kindly provided access to the SEM in their care in the Trier University. Mr Fabrice Moreau (Etrechy, F) and Laurent Zimmer (Honskirch, F) provided material from the Heming and Strassbourg areas. We had very interesting discussions about *Acrodus*, *Lissodus* and the Actinopterygian material with Dr. Toni Bürgin (St-Gallen, CH), Mr Alexander Müdroch (Hannover, G), Mr Raoul Mutter (Zürich, CH) and Mr Markus Dorka (Berlin, G).

5 Literature

Agassiz, L., 1833-1843: *Recherches sur les Poissons Fossiles*. - 5 vols, 1420 pp and suppl.; Neuchatel.

Auerbakh, I.B., 1871: Bogdo Mountain - Transactions of Imperial Russian Geographic Society on basic geography. Vol. 4. P. 1-81 + 4 pl.

Bintz, J., Hary, A. & A. Muller, 1973: Luxembourg, in: Waterlot, G., Beugnies, A. & J. Bintz, 1973: Ardenne Luxembourg. Guides géologiques régionaux. Masson & Cie. 206 p.

- Brough, J., 1939: The Triassic fishes of Besano, Lombardy. Brit. Museum Nat. Hist., London. 117 p. + 7 Plates.
- Brough, J., 1935: On the Structure and Relationships of the Hybodont Sharks. *Memoirs of the Manchester literary and philosophical Society*, 79: 35-49, pls. 1-3. Manchester.
- Bürgin, T., 1992: Basal Ray-finned Fishes (Osteichthyes; Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giogio (Canton Tessin, Switzerland). Systematic Palaeontology with Notes on functional Morphology and Palaeoecology. *Mémoires suisses de Paléontologie*, Vol. 114. Birkhäuser Verlag Basel.
- Bürgin, T., 1998: Pesci fossili del Triassico medio del Monte San Giogio (Svizzera meridionale) e della zona di Besano (Italia settentrionale). *Geol. Insubr.* 3/1 (1998): 1-9.
- Cappetta, H., 1987: Handbook of Paleoichthyology, 3B, Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. 193 pp., 148 figs.; Stuttgart (G. Fischer).
- Corroy, G., 1928: Les vertébrés du Trias de Lorraine. *Ann. Paleont.*, 17, 3: 81-136, figs. 16-19, pls. 10-14. Paris.
- Courel, L., Demonfaucon, A. & A. Muller, 1984: Organisation des dépôts carbonatés de plate-forme du Muschelkalk supérieur luxembourgeois; influence du Haut-fond de Sierck-les-Bains. *Publ. Serv. Géol. Luxembourg, Bull.* 12: 3-24, 8 figs.
- Cuny, G., Godefroit, P. & M. Martin, 1995: Microrestes de vertébrés dans le Trias supérieur du Rinckebierg (Medernach, G.-D. Luxembourg). – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 196: 5-67; Stuttgart.: Medernach
- Delsate, D., 1992. - Chondrichthyens Mésozoïques du Luxembourg. Note préliminaire. *Bull. Soc. Nat. Lux.*, 93: 181-193.
- Delsate, D., 1995. - Chondrichthyens Mésozoïques du Luxembourg. Professional Paper 278: Elasmobranches et Stratigraphie (1994): 11-21. Belgian Geological Survey.

- Delsate, D., 1998: Mammifères, thérapside, Archosaures et Poissons du Rhétien de Syren. *Lithorama* 25 (7): 18-40, Bruxelles.
- Delsate, D., 1997. - Chondrichthyens Mésozoïques du Luxembourg. Compléments. *Trav. Sci. Mus. Nat. Hist. Nat. Lux.* 27:53-79.
- Demonfaucon, A., 1982.- Le Muschelkalk supérieur de la vallée de la Moselle (Grand-Duché de Luxembourg), stratigraphie et organisation sédimentaire. Thèse de doctorat de 3^{ème} cycle de Géologie, Université de Dijon.
- Dittrich, D., 1989: Beckenanalyse der oberen Trias der Trier-Luxemburger Bucht. *Serv. Geol. Lux.* 26, 223 pp.
- Dreyer, D., 1962: Zur Entstehung und Palaontologie der Bonebedlagen im Unteren Rät Thüringens. - *Freib. Forsch.*, 125: 129-143, 10 figs., 6 pls. Berlin.
- Duffin, C.J., 1985: Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1935). *Palaontographica Abteilung A*, 188, 105-152, 27 figs., 7 pls., 1 table. Stuttgart.
- Duffin, C.J., 1993: Mesozoic Chondrichthyan faunas. 1. Middle Norian (Upper Triassic) of Luxembourg. *Palaontographica A*, 229 (1-3), 15-36, 15 figs. Stuttgart.
- Duffin, C. J., 1999: Chapter 14, Fish: 191-222 in *Fossils of the Rhaetian Penarth group*. Edited by A. Swift & D. M. Martill. The Palaeontological Association, Field guide to fossils 9: 312 p.
- Duffin, C. J. & A. Gazdzicki, 1977: Rhaetian fish remains from the Tatra Mountains. *Acta geologica polonica*, 27 (3): 333-348. Warszawa.
- Duffin, C.J. & D. Delsate, 1993: The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium). In: Herman, J & Van Waes, H. (Eds.): *Elasmobranches et Stratigraphie. – Professional Paper*, 264: 33-44, Bruxelles (Belgian Geological Survey)
- Duffin, C.J. & Thies, D., 1997: Hybodont shark teeth from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of northwest Germany. *Geologica et Palaontologica*, 31, 235 - 256. Marburg.

- Eck, H., 1865: Über die Formationen des bunten Sandsteins und des Muschelkalks in Oberschlesien und ihre Versteinerungen. - Diss. Berlin.
- Engel, T., 1908: Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. - 3 Aufl. Schweizerbart, Stuttgart.
- Fech, F., 1903: Lethaea geognostica. Handbuch der Erdgeschichte. II Teil. Das Mesozoicum, volume 1. Trias. 623pp., 72 pls., 27 text-figs., 1 map, 11 tables, 198 figs.
- Fraas, E., 1910: *Der Petrefaktensammler. Ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands.* iv + 276pp., 139 figs., 72 pls. Stuttgart.
- Gehardt, U., 1988 - Taxonomie und Palökologie von *Lissodus lacustris* n. sp. (Hybodontoida) aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke. *Freiberger Forschungshefte*, C419, 38-41, 2 pls. Freiberg.
- Geinitz, H.B., 1837: Beitrag zur Kenntniss des thüringischen Muschelkalkgebirges. 32pp, 2 pls. Dissertation, Jena.
- Geinitz, H.B., 1846: Grundriss der Versteinerungskunde. 813pp., 29 plates. Leipzig and Dresden.
- Gervais, C.G., 1859: Zoologie et Paléontologie Francaises. viii + 544 pp. Atlas; 84 pls. Paris.
- Godefroit, P., Cuny, G., Delsate, D. & M. Roche, 1998: Late Triassic Vertebrates from Syren (Luxembourg). *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.*, 210 (3), 305-343, Stuttgart.
- Guttormsen, S.E., 1937: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XII. Beiträge zur Kenntnis des Ganoidengebisses, insbesondere des Gebisses von *Colobodius*, Schweizer. Paläontol. Abh.: 60; 1-41, Basle.
- Hary, A., 1966: Recherches paléobiologiques dans le Calcaire Coquillier principal aux environs de Grevenmacher, Moersdorf, Betzdorf. Histoire naturelle du Pays de Luxembourg. Géologie-

Paléontologie. Musée d'Histoire naturelle de Luxembourg. Bull
1964 (69) SNL. 18-33.

Hary, A., 1989. - Compte-rendu de l'Excursion des A.G.L. Moersdorf

Hay, O. P., 1902: Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of
North America. Bulletin of the United States Geological Survey.
1902. 179: 1-868. Washington.

Jaekel, O., 1889: Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk
Lothringens. Abh. Geol. Spezialkarte Elsass-Lothringens. 3, 4.
275-332, Strasbourg.

Johns, M. J., 1996: Diagnostic pedicle features of Middle and Late
Triassic elasmobranch scales from northeastern British
Columbia, Canada. Micropaleontology 42 (4): 335-350.

Liszkowski, J., 1993: Die Selachierfauna des Muschelkalks in Polen:
Zusammensetzung, Stratigraphie und Paläoökologie. In: H.
Hagdorn & A. Seilacher (Hrsg): Muschelkalk. Schöntaler
Symposium 1991. (Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde
in Württemberg 2). Stuttgart, Korb (Goldschnecke)

Meyer, H. von & T. Plieninger, 1844: Beiträge zur Paläontologie
Württembergs, enthaltend die fossile Wirbelthierreste aus dem
Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die
Labyrinthodonten des Keupers. - Fol. 1-132. Stuttgart.

Minikh, M. G. & A. V. Minikh, 1997: Triassic Ichthyofauna of southern
Urals. Geodiversitas 19 (2): 279-292.

Müdroch, A. & D. Thies, 1996: Knochenfischzähne (Osteichthyes,
Actinopterygii) aus dem Oberjura (Kimmeridgium) des
Langenbergs bei Oker (Norddeutschland). Geologica et
Palaeontologica, 30: 239-265, Marburg.

Murchison, R.I. & H.E Strickland, 1840: On the upper formations of the
New Red Sandstone system in Gloucestershire, Worcestershire,
and Warwickshire; showing that the red or saliferous marls,
including a peculiar zone of sandstone, represent the "Keuper" or
"Marnes Irisées"; with some account of the underlying sandstone
of Ombersley, Bromsgrove, and Warwick, proving that it is the

- “Bunter Sandstein” or “Gres Bigarre” of foreign geologists. Transactions of the Geological Society of London, (2) 5 (2), 331-348.
- Mutter, R. J., 1997: Kieferbezeichnung und systematische Stellung eines Selachier-restes (*Acrodus*) aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). Diplomarbeit am Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich. 102 pp.
- Mutter, R. J., 1998a: Tooth variability and reconstruction of dentition in *Acrodus* sp. (Chondrichthyes, Selachii, Hybodontidae) from the Grenzbitumenzone (Middle Triassic) of Monte San Giorgio (Ticino, Switzerland). Geol. Insbr. 3: 1: 25-31.
- Mutter, R.J., 1998b: Zur systematischen Stellung einiger Bezeichnungsreste von *Acrodus georgii* sp. nov. (Selachii, Hybodontidae) aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). Eclogae geol. Helv. 91 (1998): 513-519.
- Orvig, T., 1978b: Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes: *Birgeria* and *Scanilepis*. Zool. scripta 7: 33-56, Stockholm.
- Orvig, T., 1978a: Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes: *Neprotus* and *Colobodius*, with remarks on the dentition in other forms. Zool. scripta, 7: 297-326, Stockholm
- Pomerol, C., 1975. Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Mésozoïque. Doin, 383 p.
- Quenstedt, F.A., 1882-1885: Handbuch der Petrefaktenkunde. 1239 pp., 443 figs., 100 pls.; Tübingen (Laupp). (3. Auflage).
- Richter, M. & M. Smith, 1995: A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates. Zool. Jnl of the Linnean Society, 114: 173-212
- Rieppel, O., Kindlimann, R. & H. Bucher, 1996: A new fossil fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. In:

- Mesozoic fishes – Systematics and palaeontology, G. Arratia & G. Viohl, eds, pp 501-512, 5 figs, Verlag Dr Friedrich Pfeil, München.
- Rieppel, O., 1981: The Hybodontiform sharks from the Middle Triassic of Mte. San Giorgio, Switzerland. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 161 (3), 324-353, Stuttgart.
- Rieppel, O., 1985: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXV. Die Gattung *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio, Kanton Tessin. - Schweizer. Paläont. Abh., 108: 1-86; Basle.
- Rieppel, O., 1992: A new species of the genus *Saurichthys* (Pisces Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with comments on the phylogenetic interrelationships of the genus. Palaeontographica A, 221: 63-94, Stuttgart.
- Scheinflug, R., 1984: Wirbeltierfunde im mainfränkischen Hauptmuschelkalk. *Aufschluss*, 35, 21-36, 18figs. Heidelberg.
- Schmidt, M., 1928: Die Lebewelt unserer Trias. Ohringen (Rau).
- Schmidt, M., 1938: Die Lebewelt unserer Trias. (Complement). Ohringen (Rau).
- Schultze, H.P. & H. Möller, 1986: Wirbeltierreste aus dem Mittleren Muschelkalk (Trias) von Göttingen (West-Deutschland). Paläont. Z., 60 (1/2):109-129, Stuttgart.
- Schwarz, W., 1970: XX. *Birgeria stensiöi* Aldinger. In E. Kuhn-Schwyder und B. Peyer: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. Schweizerische Paläontologische Abh. 89: 1-93.
- Seilacher, A., 1943: Elasmobranchier-reste aus dem oberen Muschelkalk und dem Keuper Württembergs. N. Jahrbuch f. Mineralogie etc. Monatshefte Abt. B, 256-292
- Stensiö, E.A., 1921: *Triassic fishes from Spitzbergen*. Part 1. 307pp. Adolf Holzhausen. Vienna.

- Storrs, G.W., 1994: Fossil vertebrate faunas of the British Rhaetian (latest Triassic). Zool. Jnl. of the Linnean Soc., 112: 217-259.
- Sykes, J. H., 1974: On elasmobranch dermal denticles from the Rhaetic Bone Bed at Barnstone, Nottinghamshire. Mercian Geologist 5 (1): 49-64.
- Thies, D. & A. Mudroch, 1996: Actinopterygian teeth from the Late Jurassic of N Germany. in Mesozoic fishes. Systematics and Palaeoecology. G. Arratia & G. Viohl (eds), pp.105-114. Dr Friedrich Pfeil, München.
- Thomas, J.F., 1974: Description des restes de vertébrés découverts dans la Lettenkohle des environs de Dompierre (Vosges). Association Lorraine des Amis des Sciences de la Terre, No. 10, 7-49, 2pls.
- Tintori, A. (1996): *Paralepidotus ornatus* (Agassiz 1833-43): a semionotid from the Norian (Late Triassic) of Europe. - In: G. Arratia & G. Viohl. (Eds.), Mesozoic Fishes - Systematics and paleoecology: 67-179; München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil).
- Waterlot, G., Beugnies, A. & J. Bintz, 1973: Ardenne Luxembourg. Guides géologiques Masson. Masson & Cie. 206 p.
- Wemple, E. M., 1906: New cestraciont teeth from the West-American Triassic. Univ. California Publ., Bull. Geol. Dept, 5: 71-73, Berkeley, California.

1	Introduction	6
1.1	Geographical and Geological background	6
1.1.1	Situation.....	6
1.1.2	General geological background of the Luxembourg Triassic.....	6
1.1.3	Local geology.....	8
1.2	Method.....	8
1.3	Previously described or cited vertebrates from the Heselbiert Quarry	8
2	Systematic Palaeontology.....	9
2.1	<i>Hybodus plicatilis</i> Agassiz 1843.....	9
2.2	<i>Hybodus multiplicatus/multiconus</i> Jaekel, 1889.....	11
2.3	<i>Acrodus gaillardoti</i> Agassiz 1837.....	11
2.4	<i>Acrodus cf substriatus</i> (Schmid, 1861).....	15
2.5	<i>Acrodus mutteri</i> sp. nov.....	16
2.6	<i>Lissodus cristatus</i> sp. nov.....	21
2.7	<i>Lissodus</i> sp.	27
2.8	<i>Palaeobates</i> Meyer 1849	28
2.9	<i>Polyacrodus</i> sp.	29
2.10	Undetermined elasmobranch.....	31
2.11	<i>Chondrostei</i>	32
3	Conclusions	44
4	Aknowledgements:	45
5	Literature	45

Reptiles terrestres (Lepidosauromorpha et Traversodontidae) du Trias supérieur de Medernach (G.-D. de Luxembourg)

par

Dominique Delsate

Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg: Section Paléontologie
25 Rue Münster L-2160 Luxembourg

Abstract

Further sediments sortings from the Medernach (Larochette) bone-bed provided new continental vertebrates remains. The spheodontid *Clevosaurus* is represented by a dentary with 2 preserved typical teeth, several teeth are tentatively attributed to non spheodontid Lepidosauromorpha. Traversodontids mammals are represented by 2 different morphotypes, a very eroded upper postcanine and a lower postcanine.

Ce travail est dédié au Professeur Docteur Gerhard Hahn (Marburg), en reconnaissance de son amitié longue et fidèle au Centre de Recherches Lorraines (Ethe-Habay) et à la Section Paléontologie du Musée d'Histoire naturelle de Luxembourg.

1 Introduction

Le niveau à ossements de Medernach a été signalé pour la première fois par Hary et Müller 1967. Guidés sur le terrain par Paul Antun, Wouters, Lepage & Coupatez 1983 donnèrent une description préliminaire de dents d'affinité synapside isolées du bone-bed. Hahn *et al.* 1984 (*Pseudotricodon*, *Eudimorphodon*), Duffin 1993 (*Hybodus minor*, *Lissodus lepagei*), puis Cuny, Godefroit & Martin 1995 décrivent les microvertébrés; Milner, Duffin & Delsate 1995 donnent une note préliminaire sur les Amphibiens du gisement. Une étude plus détaillée des Amphibiens est en cours (Mémoire KUL). La poursuite des tris des

sédiments fournit quelques nouveaux spécimens permettant d'étendre la liste faunique, et d'insister sur l'importance de la composante continentale dans la faune.

1.1 Localisation: Talus de la Nationale 14 entre Larochette et Diekirch, au Rinkeberg, à Medernach. Carte de situation: voir Cuny *et al.* 1995, fig. 1.

1.2 Stratigraphie: Steinmergelgruppe (Trias supérieur): Norien moyen ou Rhétien inférieur ? (voir Dittrich 1984 et 1989, Cuny *et al.* 1995, fig. 2).

Des analyses palynologiques n'ont pas daté directement le niveau fossilifère, mais bien le sommet (âge rhétien: Cuny *et al.* 1995) des marnes feuilletées recouvrant par l'intermédiaire d'un cailloutis les bancs dolomitiques et marneux contenant le bone-bed. Une campagne de mesures paléomagnétiques est envisagée, au vu des résultats obtenus dans la coupe de Lons-le-Saunier (Cuny & Mazin 1993, Cuny 1995), datée à la fois par les spores et le log paléomagnétique qui met en évidence une inversion éventuellement repérable à Medernach. Des auteurs attribuent le bone-bed des marnes à Marnolites compactes de Medernach, comme celui de Schankweiler (Dittrich *et al.* 1999), au km3St3 soit déjà le Rhétien inférieur, sur base d'Ostracodes, mais ces résultats ne sont pas encore confirmés par d'autres méthodes.

2 Description du Nouveau matériel:

2.1 Un Lepidosauromorphe Sphenodontidae: *Clevosaurus*.

Classe Reptilia Laurenti 1768

Sous-Classe Neodiapsida

Infraclasse Lepidosauromorpha Benton 1983

Rhynchocephalia

Ordre Sphenodontidea Lydekker 1888

Famille Sphenodontidae Cope 1869

Genre *Clevosaurus* Swinton 1939

Clevosaurus sp.

Spécimen MED-DD-101: KO201



Fig. 1: KO201, *Clevosaurus*. a: Vue occlusale, b: vue linguale oblique

2.1.1 Description de KO201

Fragment de dentaire d'aspect robuste, dont la base n'est pas conservée; entier, le dentaire devait être élevé. Le *sulcus meckeli* parcourt la face vestibulaire ou linguale. La portion d'os située ventralement sous le *sulcus* présente quelques plis longitudinaux; la face labiale du dentaire présente également des plis longitudinaux ondulants. Le fragment porte deux dents jointives, comprimées vestibulo-lingualement, plus convexes lingualement, plus planes labialement, avec arêtes antérieure et postérieure; les dents sont coiffées d'un capuchon d'émail, orné de fins plis. Une des dents est environ deux fois plus large et haute que la seconde; elle a conservé son apex intact, et présente 5 à 6 plis de l'émail, de l'apex au collet, surtout visibles en face linguale; cette dent porte aussi une quasi cuspside latérale (aillette) accolée à son bord et y reliée par l'émail; l'apex de la seconde dent est cassé. Les dents sont d'implantation acrodonte (dent ankylosée sur le bord du dentaire). En vue latérale, la jonction os-dent est une courbe concave vers l'apex. En vue occlusale, les dents sont implantées plus près du bord vestibulaire (labial) que du bord lingual. Les apex ne sont pas parfaitement alignés, la plus petite des dents est plus inclinée du côté lingual; la portion de couronne sous le capuchon d'émail s'étend plus largement en direction linguale qu'en direction labiale.

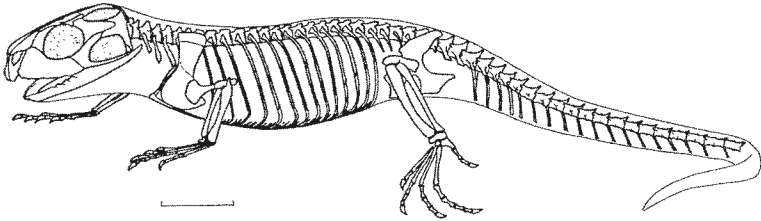


Fig.2: reconstitution de *Clevosaurus hudsoni*. Barre d'échelle = 20 mm, schéma de Fraser 1988: 156, Fig. 36.

2.1.2 Dimensions

Hauteur: de la base conservée du dentaire à l'apex le plus élevé des deux dents: 1,5 mm. Longueur conservée: 3 mm. Largeur du dentaire en vue occlusale: 1 mm.

2.1.3 Discussion

Ces dents comprimées vestibulo-lingualement, d'implantation acrodonte évoquent les Sphénodontides.

Les Lepidosauromorphes non sphénodontes portent des dents cylindriques.

Les Kuehneosauridae du Trias supérieur portent des dents coniques plus hautes (voir Murry 1986).

Parmi les Sphénodontides, l'implantation dentaire de *Gephyrosaurus* est totalement pleurodonte.

Diphydontosaurus possède des dents avec également une arête antérieure et une postérieure, ainsi que des facettes d'usure, un dentaire plus étroit que celui conservé chez KO201, une implantation acrodonte sur le dentaire postérieur et le maxillaire postérieur, mais une implantation pleurodonte sur le prémaxillaire, le maxillaire antérieur et le dentaire antérieur et médian (Whiteside 1986: 386). Il y a également de dents palatines sur le vomer et le ptérygoïde.

La présence d'un léger bourrelet à la base des dents, et un dentaire probablement élevé, orientent vers *Clevosaurus* plutôt que *Diphydontosaurus*.

Chez *Planocephalosaurus*, les dents sont moins allongées mésiodistalement et plus espacées, et les plis sont nettement développés sur toutes les dents (Fraser 1982: 711, fig. 69, 2 & 4).

Pelycimala robustus possède des dents incurvées à bases labiale et linguale très étendues (Fraser 1986).

Les dents de *Pelycimala* et *Sigmala* sont moins comprimées latéralement que celles de KO201.

Robinson 1973, Murry 1987 et Fraser 1988 notent que les hauteurs des dents antérieures de *Clevosaurus* alternent (voir aussi Kaye & Padian 1994: 180-181, fig. 9.56 et 9.57), ce qui est bien évoqué par les deux dents de tailles nettement différentes chez KO201.

La différenciation entre *Clevosaurus hudsoni* et *Clevosaurus minor* repose principalement sur les critères de taille (Fraser 1988: 161), mais ces tailles sont intriquées et il ne nous semble pas possible de trancher ici. Pour information, (Robinson, 1973, Fraser 1988, Murry 1987, Duffin 1995) le maxillaire de *Clevosaurus hudsoni* compte jusqu'à 10 dents coniques légèrement obtuses, puis 4 dents coniques obtuses plus grandes, avec une arête ou ailette postérieure plus proéminente. Le dentaire compte jusqu'à 11 petites dents antérieures de dimensions alternantes (sauf les 4 antérieures), suivies de 4 grandes dents coniques obtuses, dont les 3 premières avec une ailette antérieure large et une ailette postérieure réduite, la quatrième avec une seule ailette, antérieure. *Clevosaurus* présente également des petites dents vomériennes et ptérygoïdes, et une rangée palatine de 4 à 6 grosses dents parallèles aux dents maxillaires, flanquée d'une dent mésiale à la plus antérieure de la rangée. Les variations ontogénétiques sont présentées par Fraser 1988: 142-145, et Murry 1987: 778: chez les juvéniles, 2-3 dents acrodontes prémaxillaires incisiformes, suivies de dents comprimées acrodontes, de hauteur alternante; chez les adultes: derrière le bec (fusion des incisiformes prémaxillaires), après un diastème résiduel d'usure, 4 dents maxillaires coniques acrodontes à large base avec ailette postérieure.

2.1.4 KO206

Il s'agit d'une dent isolée conique basse et large, sans surface d'usure, avec apex émailé conservé: cette dent évoque fort une dent palatine de Sphenodontidae cfr *Clevosaurus* ou cfr *Planocephalosaurus* (Murry 1987: 776-778). Fraser 1988: 137 fig. 14 figure la dentition palatine de *Clevosaurus hudsoni*. La dentition palatine des différents sphenodontia est représentée par Wu 1994: 59: fig. 3.19, avec les vues ventrales des crânes. Un exemple de dents palatines sphénodontides est figuré par Murry 1987: 777: fig. 6, semblable à KO206.

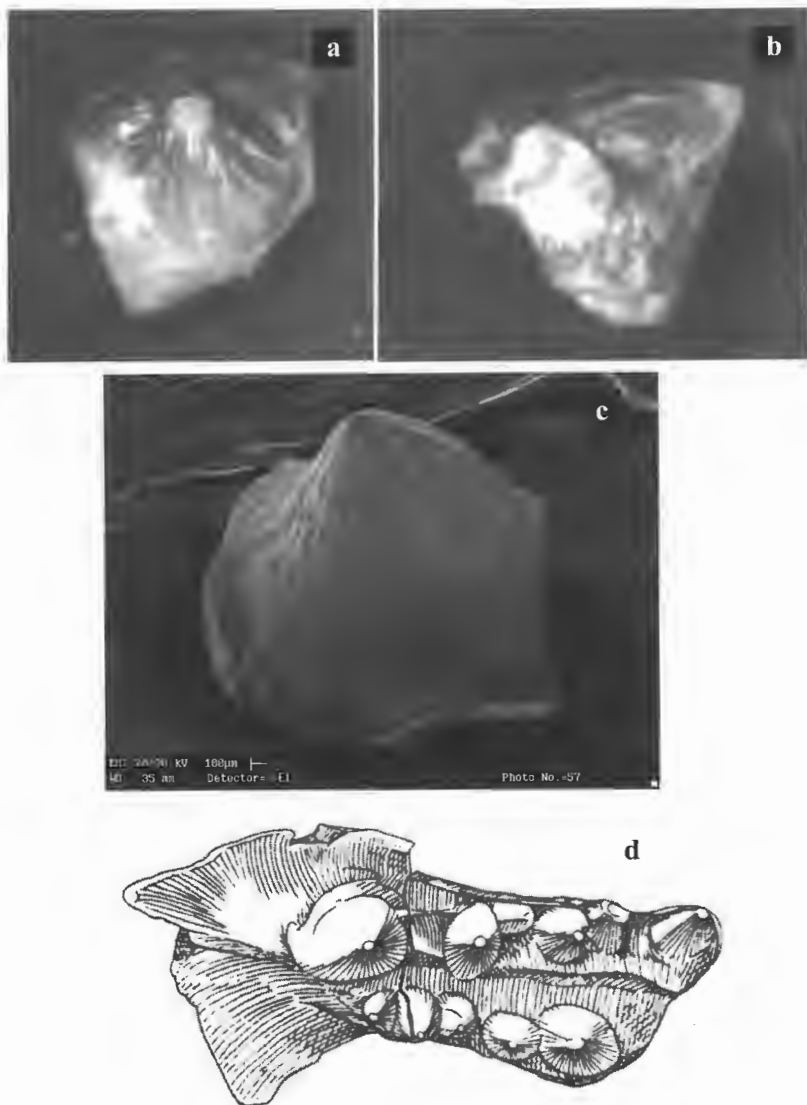


Fig.3: a, b, c: KO206, dent palatine de ? *Clevosaurus* sp.; d: palatin sphénodontide MNAV3190, schéma fig 6 p 777 de Murry 1987.

2.2 Lepidosauromorpha non sphénodontides

Classe Reptilia Laurenti 1768

Sous-Classe Neodiapsida

Infraclasse Lepidosauromorpha Benton 1983

non Sphenodontidae, indet.

KO203: dents au sommet amputé, cylindriques, sur dentaire, d'implantation pleurodonte.

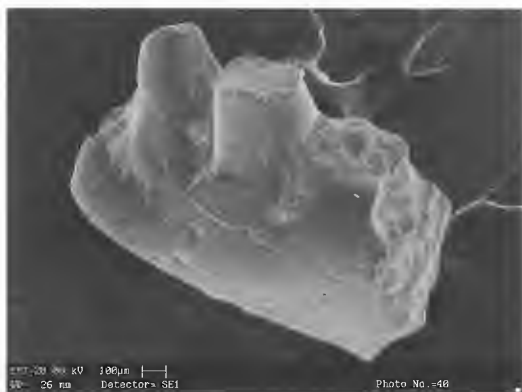


Fig.4: Lepidosauromorphe non sphénodontide, vue oblique ?labiale. KO203.

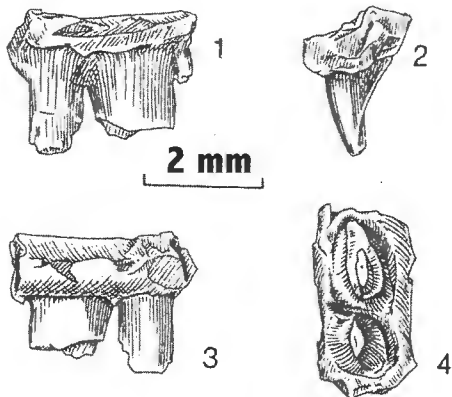


Fig.5: Eolacertilia MNAV3196, schéma de Murry, 1987: 782, fig. 9 KO204: dents sur fragment de ? dentaire, d'apex amputé, cylindriques, implantation pleurodonte.

Des dents hautes cylindriques, en forme de colonne, mais dont le sommet est brisé, sur fragments de mâchoires, présentent une insertion de type pleurodonte, ils évoquent des Lepidosauromorphes non sphénodontes, ainsi que le type dentaire des lézards. De telles dents sont figurées par exemple par Sues *et al.*, 1994, p. 168, fig. 8-7c, du Trias supérieur, probablement Carnien, de Tomahawk (Bassin de Richmond, Virginie, USA) comme Lépidosaure indéterminé, ainsi que par Murry 1987: 782, fig. 9, (mais ces dernières de profil plus comprimé que KO203 et KO204) du Trias supérieur de Placerias (Arizona) comme Eolacertilia. Elles pourraient représenter une occurrence très ancienne des Squamata.

2.3 ? Kuehneosauridae

Classe Reptilia Laurenti 1768

Sous-Classe Neodiapsida

Infraclasse Lepidosauromorpha Benton 1983

? Kuehneosauridae Benton

KO208: dent conique haute et large

Des dents, hautes et coniques évoquent les Kuehneosauridae (Carroll 1988: 230, fig 11-24b). Murry 1986: 116 fig. 9.5.F figure *Kuehneosaurus* du Trias supérieur du Dockum, ou de Chinle (Murry 1987: 781, fig. 7-8) avec des dents coniques proches de KO208. Les Kuehneosauridae sont de petits reptiles volants, aux côtes hypertrophiées soutiens de membranes alaires (comme le Squamata Agamidae actuel *Draco*).

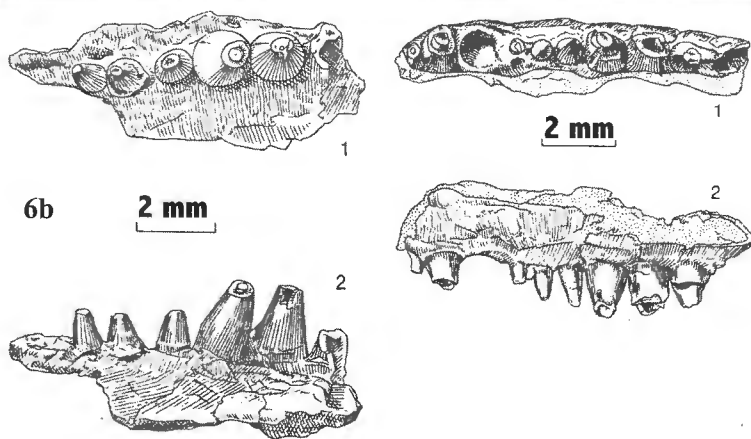


Fig.6: a: KO208, ? dent de Kuehneosauridae de Medernach.
b: schémas de Murry 1987: 781, figs. 7 et 8 , maxillaires de
?Kuehneosauridae YPM-PU17173

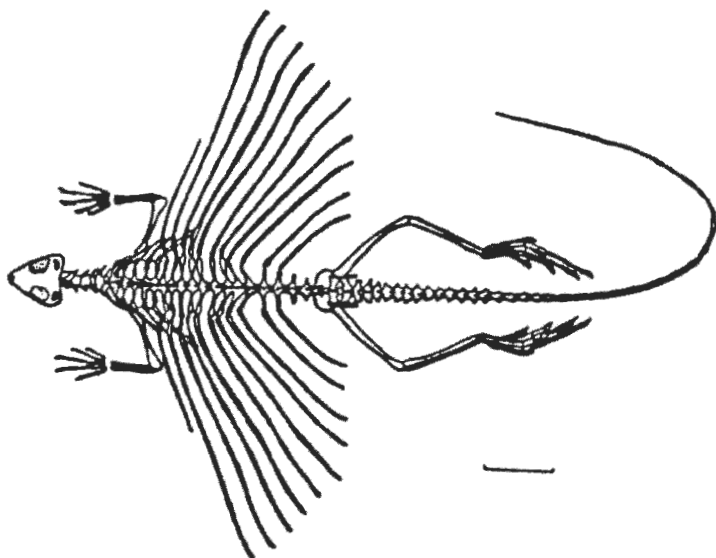


Fig 7: représentation de *Kuehneosaurus*, par P.L. Robinson 1962

L'insertion dentaire de ces Kuehneosauridae, probables insectivores (Robinson 1962: 145), est de type "acrodonte" (les dents sont attachées à un sillon peu profond sur le bord de la mâchoire, comme chez la plupart des tétrapodes primitifs (Carroll 1988: 229), et comme les Sphénodontes (voir Carroll 1988: 226)) ou "subpleurodonte" (Murry 1987: 782, Robinson 1962: 145). Mis à part les Agamidae, les Chamaeleontidae (acrodontes comme chez les Sphénodontides) et les Mosasaures (dents insérées dans des alvéoles profonds) (Carroll 1988: 230), chez les lézards évolués, le bord de la mâchoire s'est étendu pour recouvrir une large part de la base de la dent: les dents sont intimement fixées par leur surface latérale, définissant une insertion de type pleurodonte.

Benton 1993 et Rieppel 1994 placent les Kuehneosauridae au sein des Lepidosauromorpha, mais en dehors du groupe des Lepidosauria (Lepidosauria = *Gephyrosaurus*, Sphenodontida, Squamata).

Conclusion sur 2.2 et 2.3

Si on se base uniquement sur le type d'insertion, ces fragments demeurent d'affinité incertaine: *Planocephalosaurus*, un Sphénodonte,

possède les deux types d'insertion, acrodonte et subpleurodonte (Fraser & Benton, 1989, in Cuny 1993), néanmoins une comparaison morphologique plus globale permet de proposer les hypothèses d'attribution ci-dessus.

Quelques autres Lepidosauromorpha européens

Le détail des répartitions paléogéographiques des Sphenodontidae est fourni par Fraser 1988: 127, Murry 1986 et 1987.

- Royaume-Uni: des restes de Sphénodontides sont connus des remplissages triasiques supérieures des fissures karstiques de l'Ouest de l'Angleterre et du Sud du Pays de Galles. Leur habitat devait correspondre à des archipels et petites îles sur les rochers paléozoïques. Ils sont datés du Norien au Rhétien (Fraser et Walkden, 1983,1984; Whiteside 1986)

- Gaume (Lorraine belge): Habay-la-Vieille: Duffin 1995-6 décrit des Sphénodontides (*Diphydontosaurus* et *Clevosaurus*) en provenance du Rhétien d'Habay-la-Vieille.

- Saint-Nicolas de Port (Nancy, Lorraine française): Norien supérieur ? (Cuny 1993):

- * Lepidosauromorpha: 3 fragments d'aspect grêle, avec dents très rapprochées, (ce qui écarte l'attribution aux Sphénodontes):

RAS014G: fragment de mâchoire de 2 mm de long avec 3 dents cylindriques lisses de 0,3 mm de longueur antéropostérieure pour 0,7 mm de hauteur, d'insertion subpleurodonte, et une zone d'insertion dentaire vide. un sillon très net est présent sur le tiers inférieur de la face labiale de l'os. La présence d'un fragment d'une aile osseuse dorsale permet de l'identifier comme partie médiane d'un maxillaire.

RAS091G : fragment de 3,2 mm, avec 3 bases de dents à insertion subpleurodonte.

IRSNB sans numéro : fragment de mâchoire de 1,7 mm de longueur, avec 3 dents cylindriques d'insertion acrodonte. Hauteur totale de 1,6 mm.

* Sphenodontida:

RAS1004 IRSNB: fragment de mâchoire de 4,8 mm, avec 3 dents coniques obtuses d'insertion acrodonte, relativement espacées, évoquant donc le spécimen MED-DD-101 - KO201.

- Lons-le-Saunier (Rhétien)(Cuny 1993): Sphenodontida LS.R11.3: fragment de ? dentaire de 3 mm de long avec deux dents obtuses espacées largement, et d'insertion acrodonte. La face ? linguale présente un léger sillon situé ventralement par rapport à la rangée de dentaire, avec un foramen, à l'aplomb de l'espace entre les deux dents. Ce fragment évoque également le matériel MED-DD-101 KO201.

- Jurassique supérieur (voir par exemple Cocude-Michel 1963): Solnhofen, Canjuers, Cerin.

2.4 Therapsida Broom 1905

Cynodontia Owen 1861

Cynodontes Gomphodontes

Traversodontidae von Huene 1936

Les Traversodontidae sont très rares dans le gisement de Medernach, et tout spécimen mérite donc d'être signalé et décrit.

2.4.1 Notes préliminaires

2.4.1.1 Description d'une dent du Rhétien de Habay-la-Vieille, Lorraine belge:

Traversodontidae indet.

Cette dent "HLV-3" est étudiée actuellement par P. Godefroit (IRSNB), qui crée pour elle un nouveau genre.

La dent HLV3 est de forme subtriangulaire arrondie, la racine n'est pas conservée. Le profil latéral de la couronne est bulbeux-globuleux, se rétrécissant fort vers la jonction avec la racine. Trois cuspides principales sont développées sur un bourrelet cingulaire cerclant tout le pourtour de la couronne. Deux des cuspides sont plus rapprochées l'une

de l'autre, sur la base du triangle et sont de dimensions voisines, l'une étant cependant plus développée; la troisième cuspide, placée sur la pointe du triangle, sur son bord plus convexe et plus étroit, est nettement plus développée, elle est inclinée distalement et porte une petite cuspide supplémentaire sur un de ses flancs, dans son prolongement vers le cingulum. L'aire comprise entre ces 3 cuspides et le bourrelet cingulaire qui les unit forme un bassin. Le flanc médian (dirigé vers le centre du bassin) de la cuspide principale montre une légère crête.

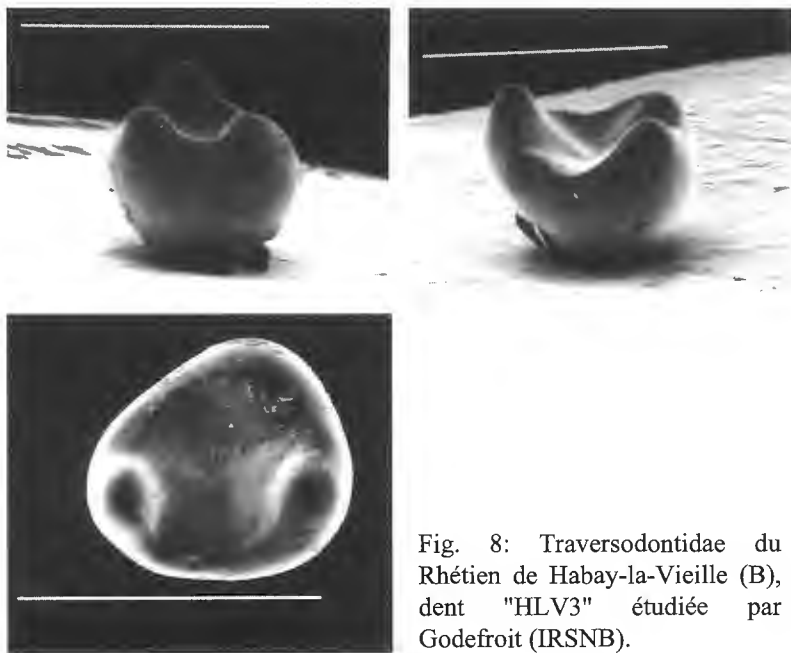


Fig. 8: Traversodontidae du Rhétien de Habay-la-Vieille (B), dent "HLV3" étudiée par Godefroit (IRSNB).

2.4.1.2 Données des dentitions de spécimens articulés permettant d'interpréter l'orientation de la dent de HLV et des autres dents de micro-Traversodontes (voir Godefroit & Battail 1997, Lucas *et al.* 1999):

- *Massetognathus*: Postcanines supérieures: La crête transversale est très postérieure, elle se fond au cingulum postérieur, donc avec disparition du bassin postérieur; la crête ou cingulum postérieur porte une cuspide centrale proche de la cuspide linguale. Il existe une grosse cuspide

principale accessoire antérieure à la cuspide principale labiale. Le côté labial de la couronne est convexe antéro-postérieurement.

- *Gomphodontosuchus*: Postcanine supérieure: la crête transversale entre la cuspide principale labiale et la cuspide linguale forme le mur postérieur de la couronne, sans cuspide centrale.

Une cuspide accessoire labiale et linguale sur le bord antérieur de la couronne: donc un seul bassin "antérieur" défini par 4 cuspides.

- *Traversodon*: postcanine supérieure: la crête transversale entre la cuspide labiale et la cuspide linguale est placée derrière le centre de la couronne, de sorte que le bassin antérieur est plus étendu que le bassin postérieur. La cuspide linguale est plus grande que la cuspide labiale. Absence de cuspide centrale sur la crête transversale, et de cuspide accessoire. (*Traversodon* ressemble à aff. *Rosieria*.)

- *Exaeretodon*: 2 cuspides principales liées par une crête transversale postérieure basse. La cuspide principale labiale est plus antérieure que la cuspide principale linguale. Une cuspide accessoire linguale antérieure à la principale linguale. Une cuspide accessoire labiale forme un lobe antérieur. Pas de cuspide centrale sur la crête transversale.

- *Arctotraversodon*: La crête transversale entre les cuspides Labiale et Linguale, forme le bord postérieur de la couronne, et porte une cuspide centrale proéminente, proche de la cuspide linguale.

- *Boreogomphodon*: Le côté labial est plus long mais moins convexe que le côté lingual. Crête transversale située derrière le milieu de la couronne, de sorte que le bassin postérieur est très réduit. La crête transversale porte une cuspide centrale bien développée.

➤ orientation proposée pour la dent HLV3 du Rhétien belge.

Il s'agirait d'une dent supérieure vu l'absence de crête transversale entre les cuspides principales, apparemment toujours conservée chez les postcanines inférieures des Traversodontidae (peu variables, contrairement aux supérieures) et non confondue au cingulum; de plus la morphologie des postcanines inférieures des Traversodontidae est généralement quadratique, au moins aussi étendue antéro-postérieurement que labio-lingualement.

La cuspide dominante est linguale, placée sur le bord le plus étroit et le plus convexe, donc classiquement lingual chez les Traversodontidae. Elle est fort inclinée distalement > cette inclinaison confirme bien que la cuspide linguale et la cuspide labiale interprétée comme principale sont bien postérieures, et que la troisième cuspide (la seconde labiale, «labiale additionnelle») est bien antérieure. Le bord le plus long porte les 2 plus petites cuspides, ceci définissant le cote labial habituel des postcanines supérieures de Traversodontidae. La crête transversale est confondue au cingulum postérieur (caractère évolué ? voir le schéma proposé par Godefroit & Battail), de sorte que le bassin postérieur est perdu, et il n'existe donc qu'un seul bassin, "antérieur", comme chez *Scalenodon*. Cette crête ou muraille cingulaire postérieure relie la cuspide linguale dominante à la cuspide labiale principale, elle aussi inclinée distalement (postérieurement). La présence d'une quasi cuspide très proche de la cuspide linguale, en fait sur son flanc-même (flanc correspondant à la crête cingulaire postérieure), séparée par une vallée profonde de la cuspide labiale principale, existe aussi chez des espèces de *Scalenodon*. Cette quasicuspide peut alors être considérée comme une mini cuspide centrale. Présence d'une assez grosse cuspide accessoire labiale antérieure, comme chez certaines espèces de *Scalenodon*, elle aussi inclinée légèrement distalement (postérieurement). Absence de cuspide centrale sur la crête transversale, comme chez *Scalenodon charigi*. La dent "HLV-3" sera donc interprétée ici comme une postcanine supérieure, d'affinité *Scalenodon* (le bassin central large, alors talonide "postérieur", pourrait néanmoins mener à la proposition de postcanine inférieure, à bassin antérieur absent, mais il est difficile d'imaginer qu'un des bords cingulaires représente la crête transversale).

2.4.1.3 Hypothèse de classification des Traversodontidae de Lorraine.

2.4.1.3.1 Post canines supérieures

Un classement morphologique simple permet de différencier 2 groupes de postcanines supérieures, au sein desquels on peut poser l'hypothèse d'une tendance «primitive» et d'une tendance «dérivée»:

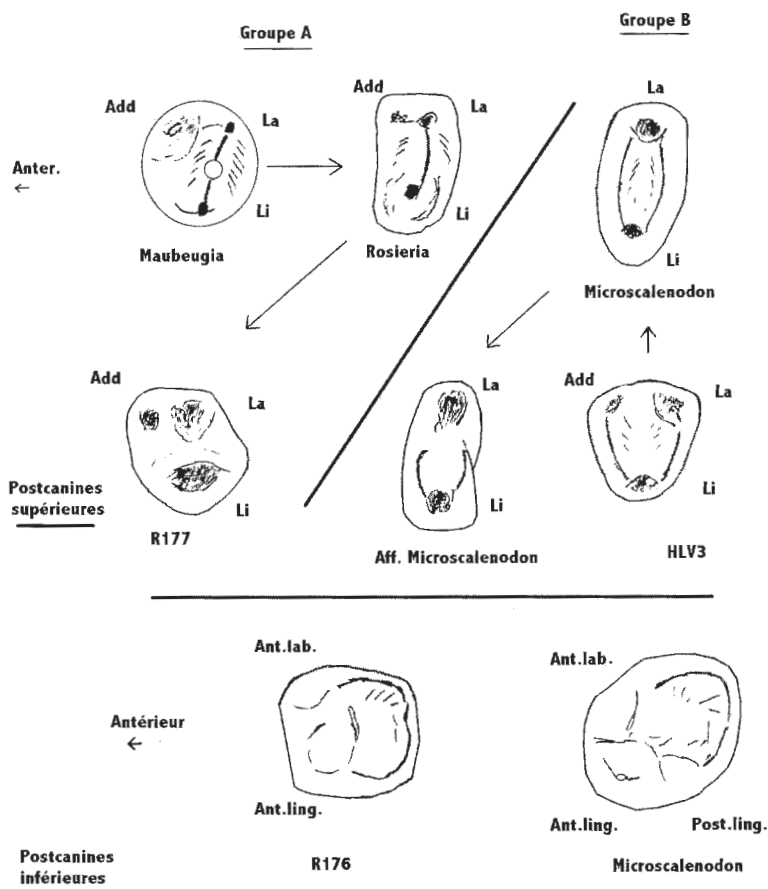


Fig. 9: Hypothèse de classification des Traversodontidae de Lorraine

- le premier groupe possède **une** crête transversale isolant deux bassins, un antérieur et un postérieur, et une cuspidé antéro-labiale additionnelle. La forme «primitive» serait *Maubeugia*. Les formes «dérivées» (*Rosieria*, puis R177 à 2 cuspidés robustes à diète supposée plus

«dure»), conformément à Godefroit & Battail 1997, voient le recul et la réduction de la crête centrale.

- le second groupe possède **deux** crêtes transversales isolant un bassin central. La forme primitive est représentée par la dent de HLV, avec une cuspidé antéro-labiale additionnelle, la forme «évoluée» est représentée par *Microscalenodon*, avec disparition de la cuspidé antéro-labiale accessoire, l'unique cuspidé labiale focalisant les deux crêtes issues de la cuspidé linguale.

A: **PREMIER GROUPE**: lignée «HLV3:*Habayia-Maubeugia-Rosieria*»

- *Maubeugia* Godefroit & Battail 1997: cette postcanine supérieure d'axe 0.8 x 0.65 mm est subtriangulaire, elle porte 3 cuspidés principales réparties en une cuspidé linguale dominante et 2 plus petites, l'une labiale principale, l'autre antéro-labiale, avec de plus une petite cuspidé centrale développée sur la crête transversale joignant la cuspidé linguale à la cuspidé labiale principale. Cette crête divise la dent en un large bassin antérieur et un bassin postérieur plus petit, délimités en périphérie par un cingulum antérieur et un cingulum postérieur.

- *Rosieria* Godefroit & Battail 1997: est connue par une postcanine supérieure. Elle présente un profil occlusal rectangulaire, de dimensions 1.22 mm de largeur labio-linguale pour 0.55 mm de longueur antéro-postérieure. Trois cuspidés occupent la face occlusale: une cuspidé linguale fort dominante, une cuspidé labiale, toutes deux reliées par une crête transversale déplacée postérieurement au centre de la couronne, définissant un large bassin antérieur et un bassin postérieur réduit, non délimités par un cingulum. La crête transversale ne porte pas de cuspidé centrale comme chez *Maubeugia*, mais une petite cuspidé accessoire antéro-labiale est reliée par une crête proéminente à la cuspidé labiale. Cette structure diffère nettement de celle de MED.

- Godefroit & Battail décrivent une dent aff. *Rosieria*, qui ressemble à *Rosieria* mais en diffère par l'absence de la petite cuspidé accessoire antéro-labiale.

- Godefroit & Battail 1997 décrivent une autre postcanine supérieure de dimensions 1.39 x 1.50 mm, aff. *Traversodontidae*, R177: la couronne est subtrapézoïdale, marquée par 2 cuspidés principales reliées par une

crête définissant un bassin antérieur et un bassin postérieur. Une cuspid est jumelée à une plus petite cuspid accessoire, interprétée comme antéro-labiale. Le bord lingual est long et concave, la cuspid linguale est très dominante. Le bord labial est plus bref et droit, légèrement concave. La cuspid accessoire antéro-labiale est reliée à la cuspid labiale principale par un cingulum antérieur bas. Le bassin (ou vallée postérieure) est plus petit que la vallée antérieure. Il n'y a pas de cingulum postérieur. La cuspid principale est aussi inclinée distalement.

Cette dent ressemble bien aux postcanine supérieures: par la cuspid Linguale beaucoup plus développée que la Labiale et la crête transversale située derrière le centre de la couronne, de sorte que la vallée antérieure est plus étendue que la vallée postérieure

Mais elle diffère des postcanines des Traversodontidae "classiques" car elle est plus longue mésio-distalement que large labio-lingualement. Par sa morphologie de type «supérieure» et ses proportions de type «inférieure», cette dent est déterminée comme aff. Traversodontidae.

Elle évoque par ses 2 cuspides robustes une diète plus dure.

B: DEUXIEME GROUPE: lignée «Microscalenodon»

- HLV3, décrite plus haut (et voir Godefroit, sous presse), est supposée représenter la structure primitive au sein de ce groupe, les deux crêtes nées de la cuspid linguale se dirigeant l'antérieure vers une cuspid antérieure labiale, la postérieure vers la cuspid labiale «principale», délimitant un bassin central étendu.

- *Microscalenodon nanus* Hahn et al. (Provenance: HLV2):

Une postcanine supérieure très petite, 2x plus large que longue (longueur 0,4mm., largeur labio-linguale 0,9mm.) caractérisée par:

- une seule cuspid labiale (comme chez *Scalenodon*), conique, sans cuspid accessoire à sa base externe (contrairement à *Scalenodon*); une cuspid linguale arrondie, plus étroite mais plus grande que la cuspid labiale et sans cuspid centrale devant elle (contrairement à *Scalenodon*). Le centre de la couronne montre une surface d'usure, inclinée d'arrière vers l'avant, formée d'une facette linguale étendue et

d'une petite facette labiale, réunies à angle obtus: la surface d'usure se développe à partir du sommet de la cuspide linguale, atteint sa largeur maximale au centre de la dent, et son point le plus profond à la base de la cuspide labiale, puis remonte un peu sur le flanc interne de cette cuspide. La couronne et la racine ne sont pas nettement séparées, la racine de cette dent est fort endommagée. La face antérieure de la dent est rectiligne, la face postérieure est inclinée.

- Godefroit & Battail décrivent une aff. *Microscalenodon*, postcanine supérieure de 0.58 x 1.15 mm, dont le bord labial est plus court et plus convexe que le bord lingual, contrairement à la situation habituelle chez les Traversodontidae. Sa couronne est constituée de 2 cuspides reliées par deux crêtes cingulaires, peu élevées, une antérieure et une postérieure, délimitant un bassin central. Aucune cuspide accessoire n'est développée sur les murailles cingulaires. La cuspide dominante est la cuspide linguale, arrondie. La cuspide labiale est petite.

En conclusion, chez *Microscalenodon* par rapport à "HLV3", la cuspide labiale additionnelle est réduite, et la couronne est très étroite, ce qui semble représenter des caractères plus «dérivés» que ceux de "HLV3", qui représente donc bien un genre nouveau (description par P. Godefroit)..

Comme expliqué plus haut (v. 2.4.2), KO202 pourrait être proche de *Rosieria* si la cuspide conservée est labiale avec, avant érosion, une cuspide supplémentaire possible. Mais si avant érosion elle possédait un bassin avec des bords élevés, elle serait alors proche de *Microscalenodon*.

2.4.1.3.2 Postcanines inférieures

- Godefroit & Battail 1997 décrivent une postcanine de Traversodontidae indéterminée, R176, de dimensions 1.32 x 1.13 mm, considérée comme inférieure par la présence de 2 cuspides principales antérieures, une labiale dominante et une linguale, reliées par une crête transversale, délimitant un bassin antérieur très réduit (dépression), et un talonide postérieur large. La cuspide linguale est jumelée à une cuspide accessoire linguale. Les 3 cuspides forment un triangle dont la base est constituée par les 2 cuspides linguales, et le sommet par la cuspide labiale dominante. La zone du trapèze occlusal amputé du triangle défini ci-dessus représente la dépression antérieure, limitée labialement par la crête antérieure de la cuspide labiale.

Cette structure ressemble également à celle de la couronne de la post canine supérieure de *Maubeugia*, avec sa crête transversale reliant 2 cuspides principales, mais ici sans cuspide centrale développée sur cette crête. Mais sur les postcanines supérieures, la cuspide la plus large est développée sur le bord le plus bref.

- Hahn *et al.* attribuent une postcanine inférieure à *Microscalenodon nanus*: d'1,2 mm. de long et 1,1 mm. de large, dont la couronne est subquadratique, avec 2 gros tubercules antérieurs et un talonide (cuvette) bien développé et totalement fermé, occupant principalement la zone linguale. Le talonide est creusé de surfaces d'usure larges et mal délimitées entre elles. Les faces antéro-interne et postéro-interne des 2 tubercules sont également fortement abrasées, il n'en persiste que des surfaces planes. Le bord labial est composé du gros tubercule antéro-labial (plus long que large) et d'un petit tubercule postéro-labial. Le bord lingual est formé par le tubercule antéro-lingual (plus large que long), deux fois plus petit que le tubercule antéro-labial, et par le bord du talonide, qui laisse deviner 2 petits tubercules marginaux linguaux, dont les faces internes et externes sont abrasées. Il y a une surface d'usure nette sur le mur antérieur de la dent, provoquée par la dent précédente, ce qui confirme d'ailleurs l'orientation de la dent. La jonction couronne/racine est nettement marquée sur chaque face. La racine quadratique et massive, deux fois plus longue que large, et présente un sillon médian sur sa face labiale, ne menant toutefois pas à une division radiculaire.

Remarque: En fait rien ne garantit que les deux dents décrites par Hahn *et al.* appartiennent à la même espèce, cette attribution ne reposant principalement que sur leur présence commune rare parmi le matériel trouvé jusqu'ici.

2.4.2 MNHNL-KO202

Remarque: Ces notes ne constituent qu'une discussion préliminaire.

Traversodontidae, gen. et sp. indet. A



Fig.10: KO202, Postcanine supérieure de Traversodontidae, gen. et sp. indet. A

Cette dent est malheureusement mal préservée ou très usée ou fort roulée. La morphologie allongée s'accorde bien avec une postcanine supérieure. Une seule cuspide, haute, est bien préservée, de position supposée linguale, vu qu'il s'agit généralement de la cuspide dominante chez les Traversodontidae. A part cette cuspide, le reste de la couronne est fort érodé. La racine semble haute et présente une tendance à la division du fût radiculaire. En comparaison avec *Rosieria* Godefroit & Battail 1997 (text-fig. 29), cette cuspide pourrait aussi être labiale. Il peut y avoir existé avant érosion une cuspide supplémentaire, auquel cas la dent serait donc similaire à *Rosieria*, ou bien un bassin avec des bords élevés, auquel cas la dent serait proche de *Microscalenodon*. Si l'on garde l'hypothèse que cette dent bien qu'érodée a conservé tous ses caractères, et que donc la cuspide est bien linguale, il s'agirait alors d'une morphologie originale, avec fonction de ponction (par la cuspide élevée et pointue) et de section-écartement, par la crête transversale. Elle dériverait alors de la lignée *Maubeugia-Rosieria*, en spécialisant la fonction perforation-section, par l'hypertrophie de la cuspide linguale et de la crête transverse, éventuellement adaptation à une diète granivore ? Pour être plus précis, il est préférable d'attendre du matériel supplémentaire des tris toujours en cours.

2.4.3 MNHNL-KO210

Traversodontidae, gen. et sp. indet. B

C'est une couronne subrectangulaire malheureusement émoussée, de postcanine inférieure, sans base ni racine. L: 3,4 mm, l: 2,2 mm. Elle est constituée de 2 bassins, un antérieur et un postérieur, séparés par une crête transversale oblique. Chez les Traversodontidae, les postcanines inférieures sont formées d'une crête transversale portant 2 cuspides principales sur la moitié antérieure de la couronne, et par un bassin bas, sur la moitié postérieure de la couronne. Généralement la cuspide principale labiale est plus haute que la linguale.

Une comparaison de cette dent avec Godefroit & Battail 1997: text-fig. 34a est intéressante: la crête transversale verticale (tr), comme chez R176, est caractéristique. Elle est limitée par la cuspide (mLi d'un côté, et par la cuspide (La) de l'autre, également comme chez R176. Postérieurement un talonide (ta) comme chez R176, bordé par une muraille externe élevée. A l'avant est visible la dépression antérieure (ad). Deux différences par rapport à R176: ad est très brève chez R176, mais longue chez KO210: KO210 est donc plus longue que large, alors

que R176 est pratiquement aussi longue que large; KO210 porte une cuspidé (x) sur le bord interne du talonide, absente chez R176. En conclusion KO210 est supposée une postcanine inférieure d'un genre probablement nouveau (à définir sur un matériel plus complet), chez qui la partie antérieure est moins réduite que chez R176 (v. fig. 9).

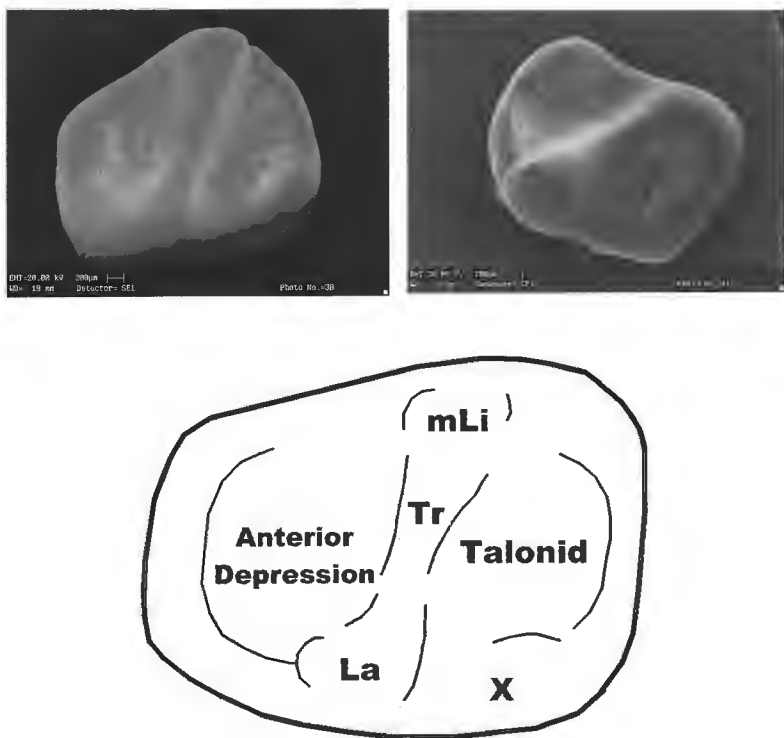


Fig.11: KO210, Postcanine inférieure de Traversodontidae gen. et sp. indet B

La morphologie de KO210, et surtout son bassin postérieur, évoque aussi la dent "HLV3" en cours d'étude par Godefroit, du Rhétien de Habay-la-Vieille (voir plus haut), que nous considérons comme postcanine supérieure, alors munie d'un bassin supplémentaire, mais la morphologie massive et quadratique de KO210 n'évoque pas une postcanine supérieure.

3 Conclusion

Nous ajoutons donc ici à la liste faunique du Norien de Medernach d'autres éléments terrestres:

-le Lépidosauromorphe sphénodonte *Clevosaurus*: un fragment de dentaire avec 2 dents, et une dent palatine isolée.

-mais aussi d'autres Lépidosauromorphes non sphénodontes, dont un possible Kuehneosauridae,

-deux Synapsides Cynodontes herbivores Traversodontidae, représentant deux genres différents: une postcanine supérieure minuscule, malheureusement très érodée, KO202, qui pourrait dériver de la lignée *Maubeugia* - *Rosieria*, mais aussi de la lignée *Microscalenodon*, et une postcanine inférieure de plus grande taille, KO210.

Par la même occasion, proposant une classification en 2 lignées des microcynodontes Traversodontidae de Lorraine, nous posons l'hypothèse que la dent traversodontide de HLV3 étudiée actuellement par Godefroit (sous presse) est une postcanine supérieure, mais de structure plus primitive que celle de *Microscalenodon*.

Le gisement de Medernach est décidément très riche en éléments continentaux, d'une diversité moindre que celle de Saint-Nicolas-de-Port et Varangéville (Godefroit, 1997) de statut stratigraphique probablement Norien supérieur également, mais proche de celle des gisements rhétiens de Lorraine.

4 Liste faunique actualisée du gisement Norien de Medernach

Paléo-environnement : faune terrestre (Dinosauria, Pterosauria, Lepidosauromorpha, Traversodontidae), lagunaire (gros amphibiens, phytosaures), et marine (poissons, requins).

Pisces (Duffin, Cuny *et al.*)

Chondrichthyes:

Hybodontiformes:

Hybodus minor

Lissodus lepagei

Synechodontiformes:

Nemacanthus monilifer

Osteichthyes

Sarcopterygii

Dipnoi

Ceratodontiformes

Ceratodus sp.

Actinopterygii

Chondrostei

Saurichthyiformes

Saurichthys sp.

Perleidiformes

cfr *Colobodus*,

Perleidus cfr *stoschiensis*,

Perleidus sp.,

cfr *Dipteronotus*

Neopterygii

Semionotiformes indet.

Pycnodontiformes indet.

Teleostei (otolithe)

Amphibia (Cuny *et al.*, Milner *et al.*)

Labyrinthodontia

Temnospondyli (dents, centra vertébraux)

Plagiosauridae

Gerrothorax ? *Plagiosaurus* ?

Capitosauridae

cfr *Cyclotosaurus*

Reptilia: (Cuny *et al.*, ce travail)

Diapsida

Sauropterygia

cfr Nothosauria ?

Archosauria carnivores indet.

Dinosauria ?

Ornithischia aff. Tyreophora

Crocodylotarsi

Phytosauridae

Pterosauria

Rhamphorhynchoidea

Eudimorphodon

Lepidosauromorpha

Sphenodontia

Clevosaurus

Non sphenodontia,

cfr *Kuehneosaurus*

Synapsida

Therapsida

Cynodontia

Trithelodontoidea

Dromatheriidae

Pseudotricodon wildi

Tricuspes tuebingensis

Famille indet.

Gaumia aff. *Incisa*

Cynodontia *incertae sedis*

Traversodontidae gen. et sp.
indet.

Mammalia (Cuny *et al.*)

Morganucodontidae gen. et sp. indet.

5 Remerciements

Mes plus cordiaux remerciements au Pr Gerhard Hahn (Marburg), pour ses discussions, échanges de courriers, conseils et le partage de ses idées sur la systématique des Traversodontidae de Lorraine, au Dr Pascal Godefroit pour les discussions sur le matériel de HLV et le spécimen KO202 ainsi que les photographies au MEB de l'IRSNB, au Prs Wagner et Brückner et à Mademoiselle Emmi Krings pour les photographies au MEB de l'Université de

Trèves, au Dr Marc Meyer (MNHN Luxembourg) et à Térance Delsate pour la mise en forme informatique de ce travail.

Note: Les spécimens décrits sont conservés dans les collections du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg-

6 Bibliographie

Battail, B., 1989. – Les Cynodontes: systématique, phylogénie, contexte biostratigraphique. Thèse non publiée, Université Paris VI et Musée national d'Histoire naturelle, Paris. 483 p.

Battail, B., 1991. – Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogénie. Bull. Muséum Hist. Nat., 4^{ème} série, C13 (1-2): 17-105.

Benton, M.J., 1993. – The Fossil record 2. Chapman & Hall, 845 p.

Carroll, R.L., 1988: Vertebrate Paleontology and Evolution. W.H. Freeman & Cy, New York. 698 p.

Cocude-Michel, M., 1963. – Les Rhynchocéphales et les Sauriens des calcaires lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe occidentale. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 7, 187 p. et 34 pls.

Cuny, G., 1993: Evolution des faunes de Vertébrés à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg: implications à l'Europe occidentale. – Thèse de Doctorat non-publiée de l'Université de Paris VI, n° 931, 235 p.

Cuny, G. & J.- M. Mazin, 1993. - The Late Triassic (Upper Keuper) dinosaur locality of Lons-le-Saunier (Jura, France): first results of excavations. Revue de Paléobiologie, vol. spéc., 7: 45-53.

Cuny, G., 1995.- Apport du site de Lons-le-Saunier (Jura, France) à l'étude de la transgression rhétienne dans l'est de la France. Geobios MS18: 113-117.

Cuny, G., Godefroit, P. & M. Martin, 1995. - Micro-restes de Vertébrés dans le Trias supérieur de Rinckebierg (Medernach, G.-D. de

- Luxembourg). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 196 (1): 45-67. Stuttgart.
- Dittrich, D., 1984. - Erläuterungen zur geologischen Karte von Luxemburg, 1: 25000, Blatt Nr 8: Mersch. Public. Serv. Géol. Lux, 25: 96 p.
- Dittrich, D., 1989. - Beckenanalyse der oberen Trias der Trier-Luxemburger Bucht. Revision der Stratigraphischen Gliederung und Rekonstruktion der Paläogeographie. Publ. Serv. Géol. Lux., 26. 223 p.
- Dittrich, D., Jantos, K. & E. Lichtenscheidt, 1999. - Abstracts of the scientific meeting & Excursion guide: Triassic and Liassic of the Trier Embayment: Stop 4a: Former marl pit NE'Schankweiler. Meuse-Rhine Euregio Geologists. Meeting at Trier (Southern Eifel), May 7-8, 1999.
- Duffin, C. J., 1995. - The first spenodontian remains (Lepidosauromorpha, Reptilia) from the Late Triassic of the Gaume (Southern Belgium). Bull. Soc. Belge Géologie, 104 (1-2): 35-41.
- Fraser, N. C., 1982. - A new rhynchocephalian from the British Upper Trias. Palaeontology, 25: 709-725.
- Fraser, N.C., 1986. - New Triassic spenodontids from South West England and a review of their classification. Palaeontology, 29: 165-186.
- Fraser, N.C., 1988. - The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontia). Phil. Transac. R. Soc. London B321: 125-178.
- Fraser, N. & Benton, 1989. - A new Rhynchocephalian from the British Upper Lias. Palaeontology 25 (4): 709-725, pls 69-71.
- Godefroit, P. & Battail, 1997. - Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). Geodiversitas 19 (3): 567- 631.

- Godefroit, 1997. – Reptilian, therapsid and mammalian teeth from the Upper Triassic of Varangéville (northeastern France). *Bull. Inst. r. Sci. natur. Belg., Sci. Terre*, 67: 83-102.
- Hahn, G., Lepage, J.C. & G. Wouters, 1984. - Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Grossherzogtum Luxemburg. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 93 (4): 357-373.
- Hahn, G., Hahn, R. & P. Godefroit, 1994. - Zur Stellung der Dromatheriidae (Ober-Trias) zwischen den Cynodontia und den Mammalia. *Geologica et Palaeontologica*, 28, S.141-159, 17 abb.5 Tab.
- Hary, A. & A. Muller, 1967. - Zur Stratigraphischen Stellung des Bone-Beds von Medernach. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, 1967 (6): 333-341, Stuttgart.
- Kaye, F. T. & K. Padian, 1994. - Microvertebrates from the Placerias Quarry: a window on Late Triassic vertebrate diversity in the American Southwest.. *In* *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*, edited by N.C. Fraser & H.D. Sues, Cambridge University Press, USA, pp. 171-196.
- Lucas, S. G., Estep, J. W., Heckert, A. B. & A. P. Hunt, 1999. - Cynodont teeth from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *N. Jb. Geol. Pal. Mh.* 1999 (6): 331-344.
- Milner, R.A., Duffin, C.J. & D. Delsate, 1995. - Plagiosaurid and Capitosaurid amphibian material from the Late Triassic of Medernach, Grand-Duchy of Luxembourg: Preliminary note. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 104 (1-2): 43-53.
- Murry, P.A., 1986. - Vertebrate paleontology of the Dockum group, Western Texas and eastern New Mexico, *In* *The beginning of the Age of Dinosaurs* (ed. K. Padian), Cambridge University Press: 109-137.
- Murry, P.A., 1987. – New reptiles from the Upper Triassic Chinle Formation of Arizona. *Jnl of Paleontology* 61 (4): 773-786, 9 figs.

- Rieppel, O., 1994: The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. *In*: In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods, edited by N.C. Fraser & H.D. Sues, Cambridge University Press, USA, pp. 23-37.
- Robinson, P.L., 1962. – Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain. *Proc. Soc. Geol. Soc. London*, 1601: 137-146.
- Robinson, P.L., 1973. – A problematic reptile from the British Upper Trias. *Jnl Geol. Soc. London*, 129: 457-479.
- Sues, H.D., Olsen, P.E. & P.A. Kroehler, 1994. - Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia. *In*: In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods, edited by N.C. Fraser & H.D. Sues, Cambridge University Press, USA, pp. 161-170.
- Whiteside, D. I., 1986. - The head skeleton of *Diphydontosaurus avonis* gen et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. *Phil. Trans. R. Soc.*, B312: 379-430.
- Wouters, G., Lepage, J.-C. & P. Coupatez, 1983. - Note préliminaire sur des dents d'aspect thérapside du Keuper supérieur du Grand Duché de Luxembourg. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 92 (1): 63-64.
- Wu, X. C., 1994. - Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia. *In*: In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods, edited by N.C. Fraser & H.D. Sues, Cambridge University Press, USA, pp.38-69.

1	Introduction	55
2	Description du Nouveau matériel:	56
2.1	Un Lepidosauromorphe Sphenodontidae:	
	<i>Clevosaurus</i>	56
2.1.1	Description de KO201	58
2.1.2	Dimensions	58
2.1.3	Discussion	59
2.1.4	KO206.....	60
2.2	Lepidosauromorpha non sphénodontides	62
2.3	? Kuehneosauridae	63
2.4	Therapsida Broom 1905	67
2.4.1	Notes préliminaires.....	67
2.4.1.1	Description d'une dent du Rhétien de Habay-la-Vieille, Lorraine belge:.....	67
2.4.1.2	Données des dentitions de spécimens articulés permettant d'interpréter l'orientation de la dent de HLV et des autres dents de micro-Traversodontes (voir Godefroit & Battail 1997, Lucas <i>et al.</i> 1999):...	68
2.4.1.3	Hypothèse de classification des Traversodontidae de Lorraine.	70
2.4.1.3.1	Post canines supérieures.....	70
2.4.1.3.2	Postcanines inférieures.....	74
2.4.2	MNHNL-KO202	75
2.4.3	MNHNL-KO210	77
3	Conclusion	79
4	Liste faunique actualisée du gisement Norien de Medernach	79
5	Remerciements.....	81
6	Bibliographie.....	82

***Haasichthys michelsi*, nov. gen., nov. sp.,
un nouveau Pachycormiforme
(Osteichthyes, Actinopterygii) du Toarcien
inférieur (Jurassique) luxembourgeois**

par

Dominique Delsate

MNHNL - Paléontologie 25, rue Münster L-2160 Luxembourg
Unité GEOL, Département de GEO - Faculté des Sciences, UCL,
3, Place Louis Pasteur B-1348 Louvain-la-Neuve

Summary:

The Luxembourg Lower Toarcian yielded a new Pachycormiform, *Haasichthys michelsi*, gen. et sp. nov.. It is characterised by the association of the following features: a very low {Body Height / Standard Length} ratio of 10 +/- 1 %, the pectoral fin inserted in advance of the cleithrum posterior border, the dorsal fin slightly in advance of the anal fin, calcified ring chordacentra on the whole axis, a supplementary marginal row of minute teeth on the dentary, an antero-posteriorly elongated low trapezoidal opercular. Its geographic extension is precised, as it is also present in the Holzmaden area.

Key-words: Luxembourg Toarcian - New Actinopterygians - Pachycormiform.

1 Introduction

Lors de l'établissement du catalogue des poissons toarciens du Luxembourg (Delsate, 1997, 1999), plusieurs formes nouvelles ont été isolées, au sein des Pachycormiformes et des Pholidophoridae. Après étude de la littérature disponible, et examen sommaire des formes de la zone de Holzmaden, la reconnaissance de critères particuliers bien différenciés de ceux des descriptions accessibles a permis de créer de nouveaux taxons, malgré le désordre régnant dans la classification de ces deux grands groupes du Lias supérieur d'Europe. L'absence de révision récente des faunes du Lias supérieur d'Allemagne est expliquée

paradoxalement par leur grande abondance, leur dispersion dans des collections très nombreuses, et le manque de spécimens parfaits ou préparés selon les méthodes modernes respectant un maximum de détails parfois microscopiques.

2 Codes et abréviations utilisés

Ang: Angulaire , Antérieur = rostral , Ao: AntéOrbitaire,
Chy1: CératoHyal 1 ou antérieur, Chy2: CératoHyal 2 ou postérieur ou Epihyal,
Cl: Cleithrum, Co: Coronoïde
D: Dentaire, Do: Diamètre de l'Orbite, Dpt: DermoPtérotique, Dsph:
DermoSphénotique, Dspl: DentaloSplénial, dr: droit
ep: épural, ExScap: ExtraScapulaire,
Fr: Frontal
g: gauche
H: Hauteur, Hc: Hauteur conservée, Hmax: Hauteur maximale, hs: hémapophyse,
hy , hyp: hypural, Hyom: HyoMandibulaire
Idn: Incurvation dorsale nécrotique, Ifo: InfraOrbitaire, Iop: InterOperculaire
L ou Lt: Longueur totale, Lc: Longueur conservée, Ls: Longueur standard, Lt:
lépidotriches
Ltc: Longueur totale conservée
Mx: Maxillaire, Mptg: Métaptérygoïde
Na: Nasal, Nan: nageoire anale, Ncaud: nageoire caudale, Ndors: nageoire
dorsale, Npec: nageoire pectorale, Npel: Nageoire pelvienne, ns: neurapophyse
Op: Operculaire, Orb: Orbité
Pal: Palatin, P, Pa: Pariétal, Pgul: Plaque gulaire, ph: plaque hypurale, Pmx:
PréMaxillaire, Pop: PréOperculaire, Postérieur = caudal, Pt: PostTemporal
Qu: Carré, Quadratum,
Rbst:rayons branchiostèges, Rde : RostroDermEthmoïde, Rpo: Région
préOrbitaire
SAng: Susangulaire, Sbo: SubOrbitaire, SCl: SupraCleithral, Smx:
SupraMaxillaire, So: SupraOrbitaire, Sop: SousOperculaire
una: «uroneural arch»
Vo: Vomer
X: os X («PreSupraCleithrum»)
Collections: DD: D. Delsate; MIC: Albert Michels; P: Etienne et Jean-
Claude Streitz; TU: M.n.h.n.Lux; SMNS: Stuttgarter Museum für
Naturkunde.

3 Systématique

En supplément aux références du texte, les ouvrages consultés sont, pour l'anatomie: Woodward, 1888 à 1898, Rayner, 1948, Lehman 1966, Patterson, 1973, 1975, 1977, Rojo, 1991; pour la systématique: Carroll, 1988, Lambers, 1992, Benton, 1993.

Vertebrata
Gnathostoma
«Pisces»
Osteichthyens
Actinopterygii
Neopterygii
Pachycormiformes
Haasichthys michelsi, nov. gen., nov. sp.

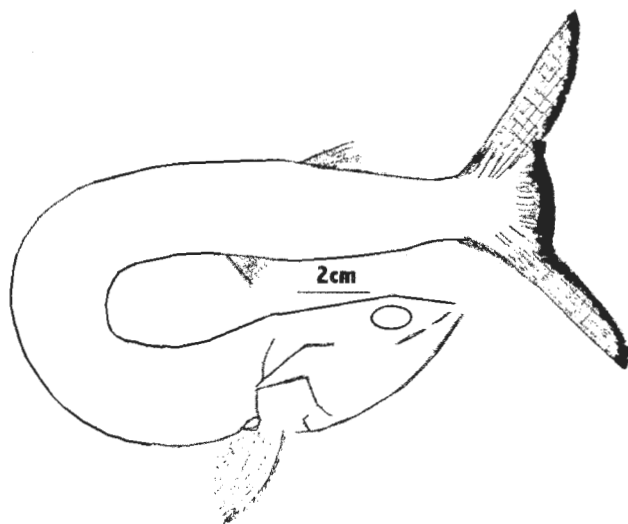


Fig 1 *Haasichthys michelsi*: reconstitution

3.1 Synonymie

Pholidophorus sp, Streitz (1983: 102, figure supérieure), Spécimen P12

«Wahrscheinlich *Pholidophorus* sp.», Streitz (1983: 102, figure inférieure), Spécimen P07

«Wahrscheinlich *Pholidophorus* sp.», Streitz (1983: 103, figure supérieure), Spécimen P08

«Wahrscheinlich *Pholidophorus* sp.», Streitz (1983: 103, figure inférieure), Spécimen P10

«Unbestimmter Fisch», Streitz (1983: 119, figure supérieure), Spécimen P11

Pachycormiforme nov. gen. B, Delsate (1999, fig. TU228)

3.2 Derivatio nominis:

Le genre est dédié à Roby Haas, qui a découvert l'holotype, TU228, en hommage à ses fouilles minutieuses dans le Toarcien, et en reconnaissance de ses dons au Mnhn.Lux. Ichthys: grec = poisson.

Genre jusqu'à présent monospécifique:

Michelsi: l'espèce est dédiée à Albert Michels, en reconnaissance de ses fouilles dans le Toarcien luxembourgeois et de ses dégagements minutieux de vertébrés jurassiques, et pour le don de deux paratypes de *Haasichthys* au Mnhn.Luxembourg.

3.3 Matériel

TU228 est l'exemplaire le mieux préservé, et est désigné comme holotype. Les paratypes sont TU173 - P07 - P08 - P10 - P11 a et b - P12 - P13- MIC 11- MIC 100

3.4 Stratum typicum

Toarcien inférieur, Zone à Falcifer, nodules calcaires au sein des laminites «schistes carton».

3.5 Locus typicus

Zone industrielle {Dudelange-Bettembourg}: WSA, Nato Lager, Krakelshof. Sud du Grand Duché de Luxembourg.

3.6 Diagnose générique

Pachycormiforme anguiforme, de rapport {Hauteur du corps / Longueur standard} de 11 +/- 2%, probablement plus proche de 10 +/- 1%, et {Longueur du crâne / Longueur standard} de 21-22 %, avec insertion avancée de la nageoire pectorale, nageoire dorsale en avance sur la nageoire anale, toutes deux à segmentation transversale précoce des lépidotriches, un maxillaire fin et rectiligne avec dents coniques hautes principales et petites dents intercalaires, un dentalosplénial en «lame de couteau» à deux rangées de dents, une rangée principale de dents coniques hautes et une rangée marginale de petites dents, un opercule trapézoïdal étiré antéro-postérieurement, des centra chordaux annulaires présents tout au long de l'axe, des écailles fines de 2.5 à 3 mm x 2 à 2.5 mm, avec radii et circuli, plus hautes en région postcleithrale (3.5 mm x 1 mm). Il est espéré que cette définition sera complétée par l'apport de nouveaux spécimens.

3.7 Diagnose spécifique

Celle du genre, actuellement monospécifique.

4 Descriptions

Remarque : tous les spécimens ont subi un écrasement avec déplacement de certaines structures osseuses, empêchant souvent de préciser exactement tous les rapports anatomiques. De nouveaux spécimens espérés permettront probablement de préciser et corriger les descriptions présentées dans ce travail.

4.1 Holotype

TU 228, a et b :spécimen subcomplet, de W.S.A.- Dudelange.

4.1.1 Face gauche de TU 228

Il s'agit d'un poisson très allongé, de Ltc 297 mm, de Ls d'environ 274 mm dont 58-60 mm de crâne. La Hc crâne atteint 35 mm (mais les deux dentaires sont visibles, témoignant de l'écrasement); la Hc corps est de 25 mm caudalement, 30 mm rostralement, soit un rapport Hc/Ls de 9.1 à 10,9 % , voisin de celui des formes décrites plus bas. Le rapport L crâne/Ls est de $58/274 = 21.2$ %. Le rapport L crâne / L totale est de 19.8 %. La H du pédoncule caudal atteint 17 mm. La Ncaud est conservée. Ce long poisson est conservé recourbé par incurvation nécrotique dorsale, amenant la Ncaud sous le crâne, le bord ventral du corps se retrouvant extérieur au cercle, et le bord dorsal intérieur.



Fig. 2 : TU228, *Haasichthys michelsi*, Holotype, Toarcien (Zone à Falcifer), de Dudelage W.S.A. Face gauche.

4.1.1.1 Le crâne

Le crâne est imparfaitement conservé. Une Orb large est devinée, surmontant une baguette osseuse, Mx (avec participation possible d'un Pal?). La région de l'Orb est mal conservée, tout au plus une masse noirâtre délimite la zone. Postérieurement à l'Orb, un moulage calcitique de l'endocrâne est observable, constitué d'une partie antérieure avec 2 sections de pédoncules, suivie d'une partie postérieure

sphérique. Les structures postérieures à ce moulage endocrânien sont des résidus du PT, un os X (PréSupraCleithral), coincé entre le bord postéro-dorsal de l'Op et le Scl (les Fr, Pa, Dpt, ExScap ne sont pas délimitables). La partie rostrale du museau montre un fragment du Mx droit (vu par sa face intérieure) portant 3 dents. Leur fût est lisse ou légèrement strié, translucide, coiffé d'un petit capuchon conique d'acrodine lisse, le tout mesurant 1 mm de hauteur. Visible sous le Mx droit, le D droit, vu également par sa structure interne brisée, à remplissage calcitique, est une lame peu élevée, sans apophyse coronoïde visible. Il a conservé une dent sur sa partie antérieure. Sous

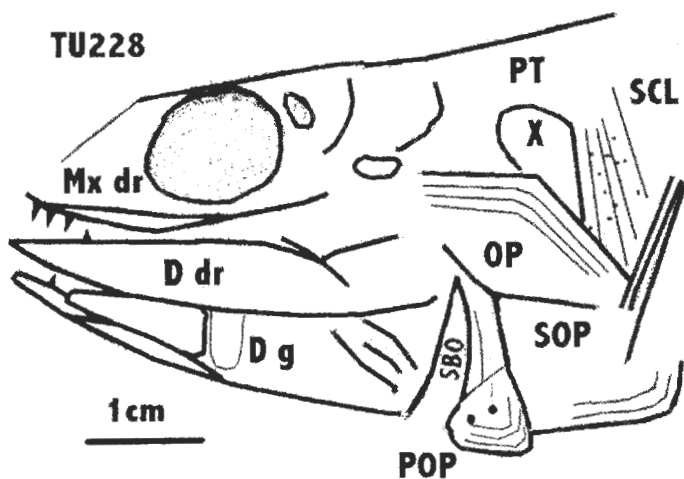


Fig. 3: *Haasichthys michelsi*. Crâne, face gauche.

le D droit, le D gauche, non déplacé, a conservé à sa partie antérieure la base brisée d'une dent. Il contacte postérieurement par sa partie dorsale une plaque subcarrée, et par sa partie ventrale une plaque subtriangulaire. Ces plaques fragmentaires (Qu? Mptg?) postérieures au D gauche sont suivies du résidu postérieur de la plaque Sbo inférieure, qui se loge dans la concavité du bord antérieur du Pop. Le Pop est un fin triangle haut, à base ventrale légèrement allongée antéro-postérieurement. Il est suivi d'une plaque Sop, trapèze subrectangulaire, à pointe antéro-dorsale dirigée vers l'Orb. L'Op est un trapèze étiré antéro-postérieurement et de grand axe oblique vers l'Orb. La partie

antérieure de l'Op débord nettement vers l'avant le sommet du Pop. Les plaques Op , Sop et Pop sont brillantes, ornées de stries concentriques parallèles aux bords, et de quelques petits tubercules punctiformes. Le Scl est partiellement conservé, c'est une plaque ornée de stries obliques et de tubercules punctiformes, précédée rostralement par l'os X (pour sa partie dorsale), le bord postéro-dorsal de l'Op (pour sa partie ventrale), et suivie caudalement d'un résidu de plaque striée, possible Cl. Il n'a pas été observé d'IOP.

4.1.1.2 Squelette axial

La face gauche expose de façon parfaite les anneaux vertébraux sur les 65 mm précaudaux, le reste de la colonne est masqué par l'écaillure.

4.1.1.3 Nageoires paires

Derrière l'angle postéro-ventral du Sop, des résidus de plaques indéterminées portent postéro-ventralement un dizaine de moignons de rayons pectoraux.

4.1.1.4 Nageoires impaires

a. Ndors: quelques It sont observables vers 130 à 135 mm derrière la tête (mesures de position reportées sur l'axe chordal, pour éviter les variations dues à l'incurvation du poisson).

b. Nan: A environ 45 mm de l'implantation de la Ncaud, ou environ 155 mm derrière la tête (voir description sur la face droite), le bord ventral porte l'empreinte d'une dizaine de fins rayons It de la Nan, longs de 10 à 11 mm, suivis de rayons plus brefs, formant un angle obtus avec les rayons principaux. Malheureusement, la conservation ne permet pas de préciser si cette Nan était allongée postérieurement («falcate»).

c. Ncaud : Une dizaine de fulcres basaux, ou It indivis, de hauteur croissante relie le pédoncule caudal au lobe ventral de la Ncaud. Une douzaine de rayons, à base effilée, sont entiers sur 10 mm, puis après 10 mm se segmentent transversalement en tronçons de 2 à 3 mm, puis 10 mm plus distalement se dichotomisent longitudinalement, de façon répétée de sorte que l'extrémité de ce lobe (vers 45 mm) compte une cinquantaine de fins rayons. Plus dorsalement, dans l'interfourche, se comptent 7 ou 8 faisceaux plus brefs, longs de 10 mm. Chaque base de

faisceau est couverte d'une écaille et montre ensuite les résidus de quelques rayons basaux, qui se segmentent transversalement puis longitudinalement, aboutissant à de nombreux et fins lt. Ce groupe dans l'interfourche est limité dorsalement par un faisceau long de 45 mm, déplacé probablement du lobe dorsal, à dichotomie longitudinale répétée. En zone précaudale, quatre apophyses neurales très inclinées, à base préservée, sont visibles. Après une interruption de visibilité (perte de matière, puis écailles recouvrant l'endosquelette), le lobe dorsal (L conservée de 35 mm) de la Ncaud débute par un faisceau d'une douzaine de longs lt. Ils restent non segmentés sur 11 mm, ensuite sont segmentés transversalement d'articles de 1 à 3 mm; à partir de 20 mm, les lt les plus ventraux de ce lobe dorsal présentent une dichotomie longitudinale, de sorte que l'extrémité distale conservée de ce lobe compte environ 14 rayons. Il manque l'extrémité dorsale de ce lobe. La jonction entre le pédoncule et ce bord dorsal de la caudale est occupé par 7-8 fulcres basaux ou lt indivis.

4.1.1.5 Ecaillure

Les écailles sont recouvrantes, lisses, couvertes d'une très fine couche de ganoïne, ornées d'un fin réticulé formé de radii (très fins rayons centripètes ou en peigne) croisés par des circuli, stries concentriques plus grossières. Les écailles postcleithrales sont allongées ventro-dorsalement et mesurent 3.5 mm de hauteur sur 1 mm de longueur. Les écailles plus postérieures sont carrées, losangiques, subrectangulaires ou rectangulaires, et mesurent 2.5 à 3 mm x 2 à 2.5 mm. Environ 80 colonnes d'écailles sont dénombrées antéro-postérieurement; le nombre d'écailles dénombrables par colonne est supérieur à 13 et atteint 22. Quelques zones du corps ont perdu leurs écailles et montrent quelques côtes, ou épines. Vers la quarantième colonne, certaines écailles ventrales recouvrent par leur bord dorsal les écailles plus dorsales, le contraire étant observé quelques rangées plus ventralement.

4.1.2 La face droite de TU 228

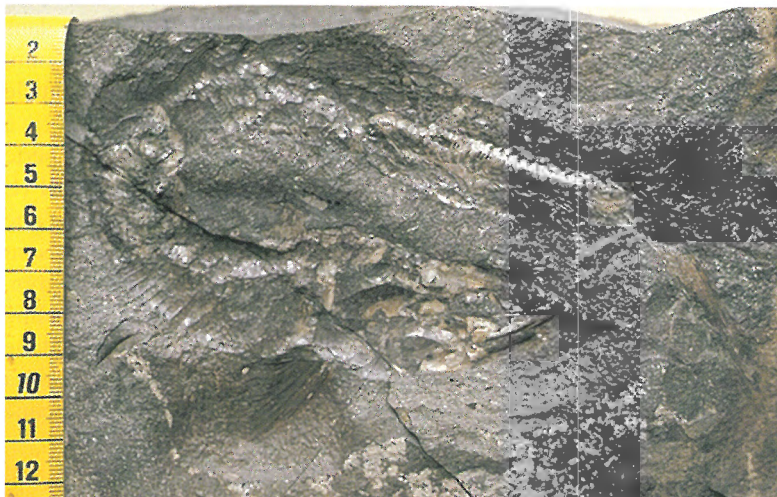


Fig. 4 : TU228, *Haasichthys michelsi*, Holotype, Toarcien (Zone à Falcifer), de Dudelange W.S.A. Face droite

4.1.2.1 Crâne

La H crâne est de 35 mm. Le D droit est long et robuste, en «lame de canif»; il a conservé vers l'avant quelques dents pointues hautes d'au moins 1.2 mm ; observables dans leurs intervalles mais surtout devant (extérieurement) à elles, des dents trois à quatre fois plus petites (environ 0.4 mm) constituent une rangée marginale, latérale à la rangée des dents plus hautes; sous le D droit, une plaque allongée ovale à extrémités antérieure et postérieure arrondies représente le D gauche, qui a conservé vers l'avant un fragment dentaire. Dorsalement au D droit, une baguette osseuse est le Mx droit, avec 3 empreintes dentaires conservées, un peu devant celles du D. Une partie de sclère est visible postérieurement, dorsalement à cette baguette. Elle délimite la partie postérieure de l'Orb. Dorsalement à cette sclère, une masse de calcite représente le moulage d'endocrâne. Postérieurement au D gauche, les empreintes des plaques du dermocrâne gauche sont bien étudiables: la zone immédiatement postérieure au D gauche est occupée par une vaste plaque Sbo, triangle à sommet rostral, le Pop est pratiquement vertical, formé d'une base élargie, et d'une branche verticale plus mince.

a. La Ndors est représentée par l'empreinte de quelques It éparpillés à environ 135-140 mm (mesurés selon l'axe chordal) derrière la tête.

b. La Nan présente une longueur totale d'environ 12 mm, elle est formée d'une dizaine de segments It allongés, dont la segmentation transversale débute très proximale, suivis distalement après environ 10 mm d'une quinzaine de petits segments épars, fruits de la division longitudinale, survenue distalement; la Nan débute à 47 mm et se termine à 41 mm de la base de la Ncaud. Le point antérieur de la Nan débute à 220 mm derrière l'extrémité conservée du rostre, soit à 155 mm derrière le crâne, position que l'on peut exprimer par le rapport {point d'insertion sur le corps sans la tête = 155 mm} / {Ls sans la tête, ou 215 mm}, soit 72 %. La Ndors est donc bien en avance de 15 à 20 mm sur la Nan. Il semble que se reconnaisse l'empreinte de quelques It basaux. A hauteur de la Nan, la H du corps atteint 25 mm, elle n'est plus que de 17 mm au pédoncule caudal. Malheureusement, la conservation ne permet pas de préciser définitivement si cette Nan était allongée postérieurement («falcate»).

c. La colonne est interrompue distalement: un groupe d'écailles la sépare des rayons de la Ncaud. La Ht de la Ncaud est de 90 mm, pour une L axiale d'environ 25 mm, les lobes atteignant obliquement 55 mm. Des fulcres basaux de taille croissante forment la courbe entre le pédoncule et la Ncaud. A la base du lobe ventral de la Ncaud, quatre empreintes suivies de 4 hypuraux probables portent une quinzaine de rayons, à segmentation transversale précoce, et dichotomie longitudinale tardive ; dorsalement suit un groupe de 9 ou 10 faisceaux de 4 rayons It segmentés transversalement, longs de 6 mm. Un rayon It est formé de segments transversaux successifs 3 fois plus longs que larges; les 3 premiers éléments successifs sont simples, les troisièmes se divisant une première fois en 2 éléments longitudinaux, qui demeurent inchangés sur 3 segments successifs, puis se divisent à nouveau en plus fins rayons, également segmentés transversalement. Dorsalement, ce groupe se termine par un faisceau plus long, accidentellement écarté du lobe dorsal; plus dorsalement existe un intervalle libre, puis le lobe dorsal de la Ncaud, formé d'une douzaine de rayons, segmentés transversalement après environ 10 mm en articles plus longs que larges, entiers sur 4 longueurs environs, puis dichotomisés longitudinalement, de façon plus précoce ventralement, et plus tardive dorsalement. La Lc de ce lobe dorsal est d'environ 47 mm. La courbe entre ce lobe dorsale et le bord

dorsal du pédoncule est occupé par environ 7 fulcres ; la Ncaud, en fourche symétrique, est conforme extérieurement à la Ncaud de *Pachycormus* (Wenz 1967: 131), mais le fragment manquant sur cette face (conservé partiellement sur l'autre face) ne permet pas d'observer les structures endosquelettiques ni donc la plaque hypurale.

4.2 Paratype 1

MIC100: Bettembourg-Dudelange: La face exposée est la face droite.



Fig. 7: *Haasichthys michelsi*. Paratype MIC100.

Le crâne est partiellement conservé, sa Lc est de 55 mm. La L corps conservée derrière le crâne est de 140 mm. La Hmax du corps est de 22 à 25 mm. Le rapport Hc/Ls est < 12.8 .

4.2.1 Crâne

Le crâne est amputé rostralement, le Mx est long et fin, il porte de fines dents espacées d'environ 0.2 mm, hautes, pointues avec un cône apical translucide, et légèrement incurvées vers l'intérieur de la bouche, apparemment un peu moins hautes que celles du D; des petites dents, peu nombreuses, s'intercalent entre ces dents plus hautes, il ne s'agit pas d'une rangée marginale. Le Mx se prolonge sous l'extrémité postérieure de l'Orb. Le D est partiellement conservé, on devine un aspect de triangle effilé, prolongé jusque devant le Hyom. La dentition du D

consiste en dents hautes légèrement incurvées, bordées latéralement d'une rangée de nombreuses dents 3 fois plus petites. La coque sclérale est bien conservée postéro-dorsalement à l'Orb. L'ensemble Mx-D est long d'environ 25 mm. Postérieurement au Mx, le Hyom est très bien exposé, très incliné vers l'avant, d'axe de 20 mm. Il est composé d'une portion ventrale plissée, sur le bord antérieur de laquelle se développe une aile antérieure prolongée jusque derrière le Mx. Cette plaque se poursuit postéro-dorsalement par une portion triangulaire, partiellement conservée, et surmontée d'un fragment d'Op (ou de Sbo?). Postérieurement, jouxtant le bord postérieur du Hyom, le Sop, d'axe oblique conservé 15 mm, orné de stries concentriques, surtout visibles postéro-ventralement, et de quelques tubercules bas. La portion gauche conservée du côté opposé à la face exposée montre (sur un fragment recollé apparemment en inversion de face par le découvreur) un Rde, accompagné d'une plaque en trapèze à bords émoussés, ornée de fins plis en éventail, possible Na (? ou Ao), (même association chez P11). L'Orb est large et globuleuse, la coquille sclérale convexe est présente mais ne montre pas de plaques séparées. Postérieurement à l'Orb, divers résidus osseux mal identifiables, puis la zone Sbo trapézoïdale, comportant une plaque carrée recouvrant la portion antéro-dorsale d'une plaque plus large, ornée de fines stries concentriques. Le Pop n'est pas visible. Postéro-dorsalement à la zone Sbo, une large plaque (?Op,?Sbo) malheureusement fragmentaire, également ornée de stries basses, concentriques.

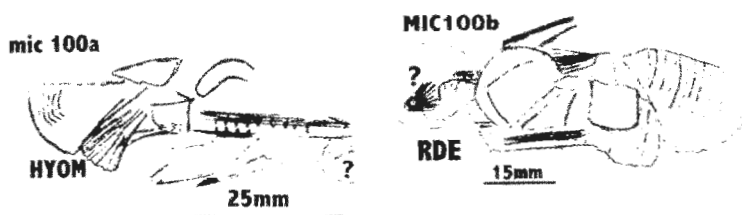


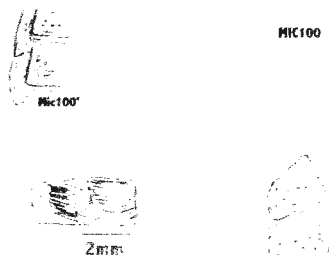
Fig. 8 : *Haasichthys michelsi*. Crâne de MIC100, Paratype 1, face droite et face gauche

4.2.2 Ecaillure

L'écaillure à mi-corps est composée d'éléments carrés de 2.5 x 2.5 mm, d'aspect global brun-noir (les parties recouvrantes sont blanchâtres, transparentes), ponctués de corpuscules noirs. L'ensemble de l'écaille

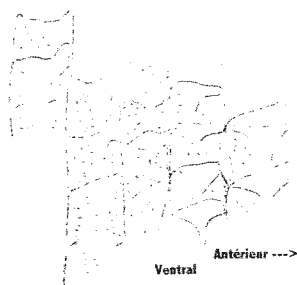
(mais surtout les zones transparentes) montre de fins radii nets, ainsi que des circuli moins évidents et plus grossiers. Les portions postérieures des écailles plus antérieures recouvrent les portions antérieures des écailles suivantes. Dans la zone abdominale exposée, les zones transparentes de plusieurs colonnes d'écailles forment une image de pointe effilée dirigée ventralement, recouverte par la zone transparente dorsale de l'écaille ventrale suivante.

Fig. 9: écailles de MIC100,



Haasichthys michelsi, Paratype 1.

Fig. 10: écaillure de MIC100,



Haasichthys michelsi, Paratype 1, en zone abdominale.

4.2.3 Squelette axial

Les corps vertébraux sont des anneaux complets, de diamètre 4 mm, de largeur 1 à 2 mm, bien visibles dans les 55 mm distaux conservés. L'extrémité distale du corps est amputée, et montre en section un corps vertébral de 4 mm de diamètre latéral, pour un diamètre vertical de 5 mm.

4.3 Paratype 2

TU173: Bettembourg / Nato Lager.

4.3.1 L'écaillure

Elle est semblable à celle de l'holotype.

4.3.2 La dentition

Elle est mieux préservée: le D porte des dents styloformes pointues, hautes de 1.5 mm, légèrement incurvées vers l'intérieur de la bouche, avec apex translucide conique; visibles dans leurs intervalles et

extérieurement à elles, des dents trois à quatre fois plus petites (environ 0.5 mm) constituent une rangée marginale, portée par une lame latérale à la rangée des dents plus hautes.

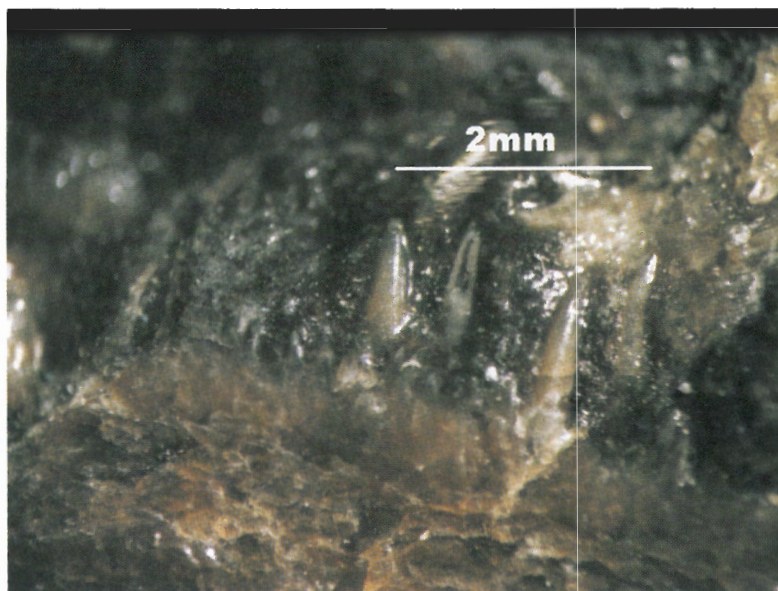


Fig. 11: dentition de TU173, *Haasichthys michelsi*, Paratype 2.

4.3.3 Nageoires

La nageoire très probablement dorsale est visible: quelques fulcres basaux ornent son bord antérieur, les lt sont souvent brisés mais semblent présenter une segmentation transversale précoce; malheureusement cette Ndors se situe sur un segment du corps séparé du crâne, ce qui ne permet donc pas de préciser sa situation par rapport à la Npelv ou à la Nan.

4.4 Paratype 3

P11: Bettembourg Krakelshof.

La tête de ce poisson contacte presque la partie postérieure du corps. Il s'agit de la face gauche. La Lc (il manque la partie antérieure du crâne

et la portion postérieure du corps avec la Ncaud) est de 215 mm. La Lc corps derrière le crâne est de 150 mm, la Hmax corps est de 21-22 mm. Le rapport Hc/Ls est $< 10 \%$.

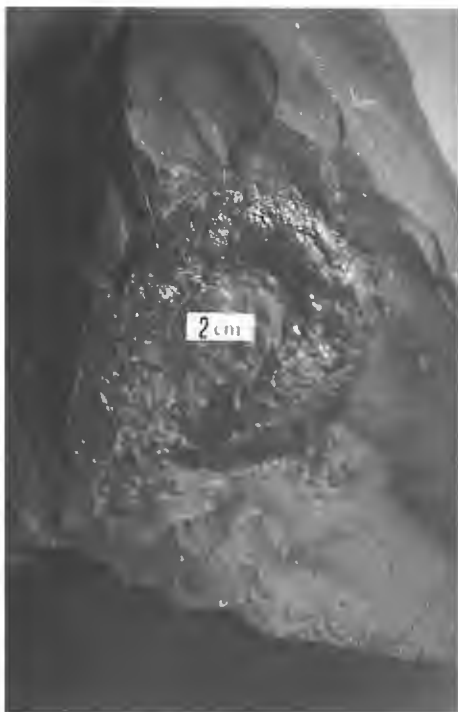
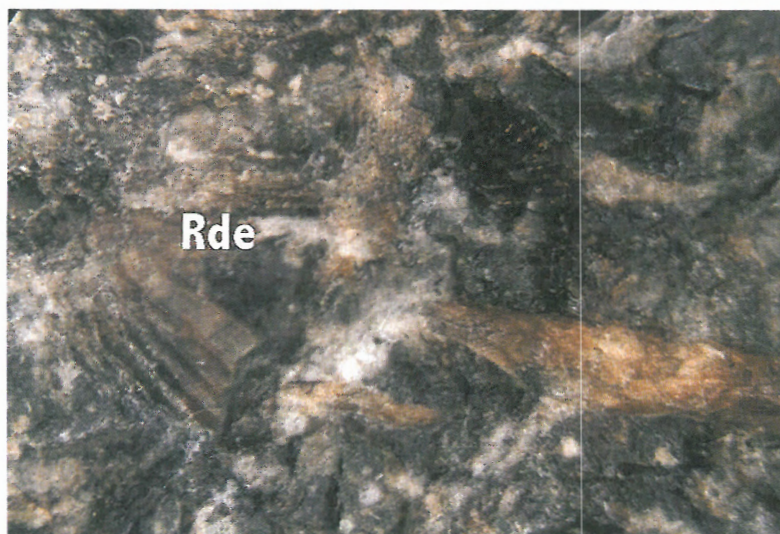


Fig. 12: *Haasichthys michelsi*. Paratype 3, P11.

4.4.1 Crâne

Le crâne débute rostralement en vue dorsale par une structure conique plissée, avec une structure légèrement globuleuse à la pointe. Ce cône est amputé postérieurement et représente une portion du Rde; il est suivi d'une plaque en trapèze à bords émoussés, ornée de fins plis en éventail, possible Na (ou?Ao), (même association chez MIC100), puis du reste du plafond crânien.



P11 rde



Fig. 13 a & b: Rde de P11, *Haasichthys michelsi*, Paratype 3 (la photographie est inversée)

P11

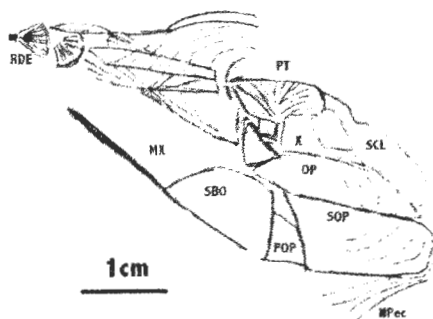


Fig. 14 : Crâne de P11, Paratype 3 de *Haasichthys michelsi*.

Ce plafond est constitué médianement de 2 Fr minces et allongés, avec centres de radiation à mi longueur des plaques, sur leur bord externe. Les Fr sont entourés des Dpt (éventuellement avec contribution antérieure des Dsph) , effilés antérieurement, dilatés postérieurement, avec stries concentriques, et participant à la bosse temporale. Malheureusement la partie postérieure de cet ensemble n'est pas conservée. Postérieurement et ventralement, le flanc gauche du crâne: un mince et long fragment de Mx précède la plaque Sbo, suivie du Pop , lame triangulaire simple, dont la pointe dorsale se perd entre le Sbo, l'Op et le Sop. Dorsalement à cette pointe du Pop, l'Op est conservé sous forme d'une plaque trapézoïdale allongée antéro-postérieurement (donc plus longue que haute), ornée de stries concentriques. Cet Op est surmonté antéro-dorsalement par l'ensemble os X + Pt, mal délimitable, lui-même surmonté par le Scl, dont la partie postéro-ventrale recouvre l'extrémité caudale de l'Op. Le Sop est un triangle orné de stries concentriques, dont la pointe est insérée entre Pop et Op, et la base arrondie borde 5 à 6 lames de la Npec, déplacées en éventail vers l'avant du poisson.

4.4.2 Ecaillure

L'écaillure montre à mi-longueur du corps une zone d'inversion de recouvrement: des écailles plus postérieures couvrent des écailles antérieures.

4.5 Paratype 4

P13: Bettembourg: Krakelshof.

Spécimen dont la tête forme avec le reste du corps un angle de 50°. La Lc (il ne manque que la partie antérieure de la tête et l'extrémité de la Ncaud) est de 210 mm. La Hcorps est d'environ 22 mm. L'Idn permet de préciser l'orientation dorso-ventrale du corps.

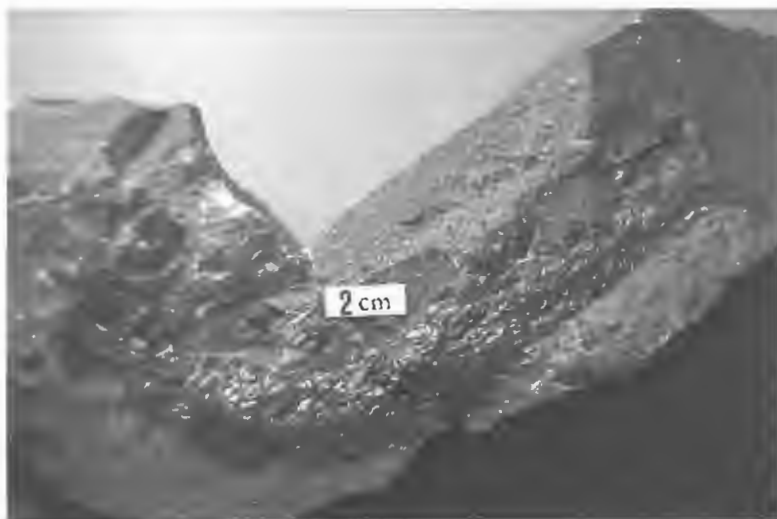


Fig. 15 : P13, *Haasichthys michelsi*, Paratype 4.

4.5.1 Nageoire caudale

La Ncaud montre une plaque hypurale relativement bien conservée, longue d'au moins 5 mm, et apparemment composée d'au moins deux éléments principaux fusionnés mais encore individualisables; malheureusement, les dégâts du dégagement ne permettent pas d'observer la zone située entre les neurapophyses, visibles grâce à la perte de l'écaillure en zone précaudale, et cette plaque hypurale.

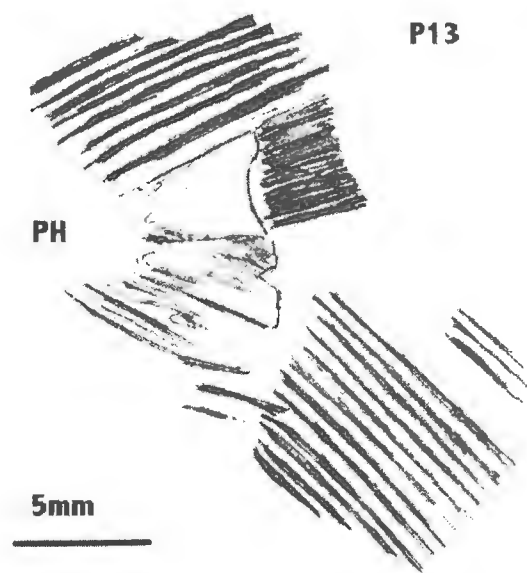


Fig. 16 a & b: base
la nageoire caudale
de P13, Paratype 4
de *Haasichthys*
michelsi.

4.6 Paratype 5

MIC11 (Bettembourg-Dudelange): rapport Hc/Ls < 10 % (l'arrière du corps manque).

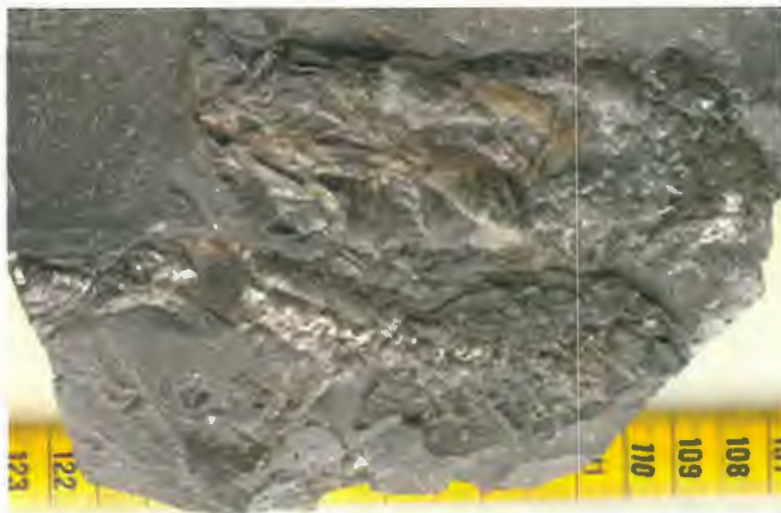


Fig. 17: MIC11a, *Haasichthys michelsi*, Paratype 5.

4.6.1 MIC11A

4.6.1.1 Crâne

Le Fr montre le centre d'ossification, et de très faibles tubercules. Une bosse temporale est délimitée, précédée de 2 petits Pa, l'Orb est large, le Sbo est large, de type pachycormiforme, sont conservés également Op et Sop, Cl ou Scl.

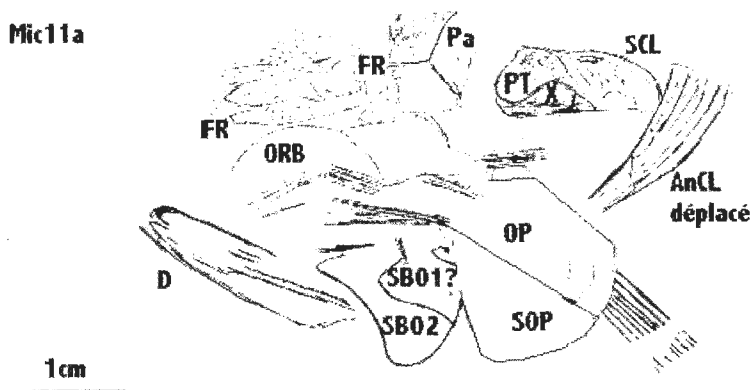


Fig. 18 : Crâne de MIC11a, Paratype 5 de *Haasichthys michelsi*, face gauche.

4.6.1.2 Nageoires pectorales

La Npec gauche est formée de lames non segmentées, du moins sur les portions préservées. La racine de la Npec droite est également conservée.

4.6.1.3 Squelette axial

Les corps vertébraux annulaires sont phosphatisés, observables surtout à la moitié postérieure du corps; la partie antérieure est couverte d'écailles, néanmoins 7 anneaux sont partiellement visibles sur 150 mm, à partir de 15 mm derrière le crâne.

4.6.1.4 Ecaillage

Les écailles fines sont semblables à celles de l'holotype.

4.6.2 MIC11B

Le corps est conservé sur 200 mm derrière la tête écrasée, dont 65 mm sont mesurés.



Fig. 19 : MIC11b, *Haasichthys michelsi*, Paratype 5, face droite.

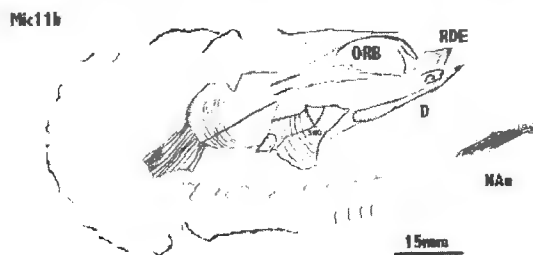


Fig. 20: Crâne et con-tour du corps de MIC11b, Paratype 5 de *Haasichthys michelsi*, face droite.

4.6.2.1 Crâne

Devant l'Orb, une structure cônique plissée, correspond à l'extrémité antérieure du Rde.

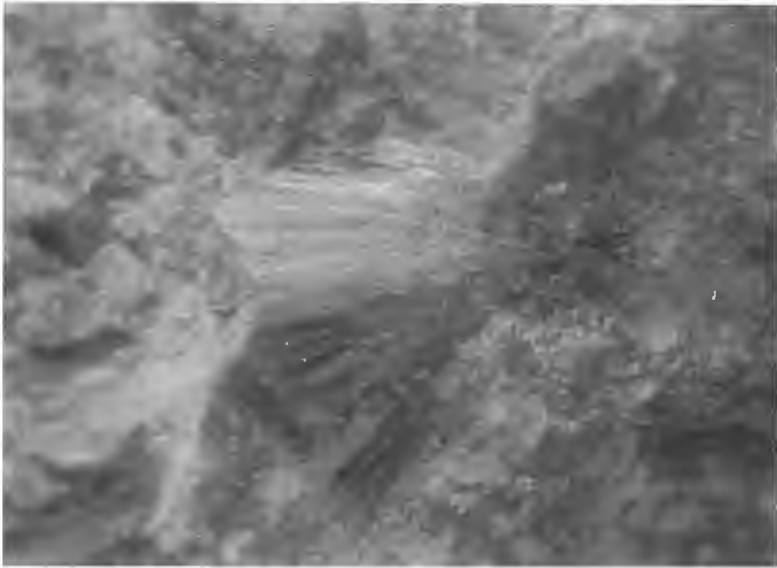


Fig. 21 : Rde de MIC11b

4.6.2.2 Nageoire anale

La Nan est conservée, son point antérieur débute à 180 mm derrière le crâne, 6 à 7 rayons sont visibles, segmentés déjà proximale; quelques écailles de la portion précaudale du corps lui font suite.

4.7 Paratype 6

P08a et b: Bettembourg Krakelshof: spécimen mal conservé, sans la Ncaud, avec enroulement nécrotique quasi circulaire, écaillure semblable à celle de l'holotype et des paratypes précédents, Npec déplacée en éventail, Nan à environ 75.4% de la Ls, (ou à 70.2 % de la L du corps sans caudale ni tête), rapport Hc/Ls d'environ 10.5%.

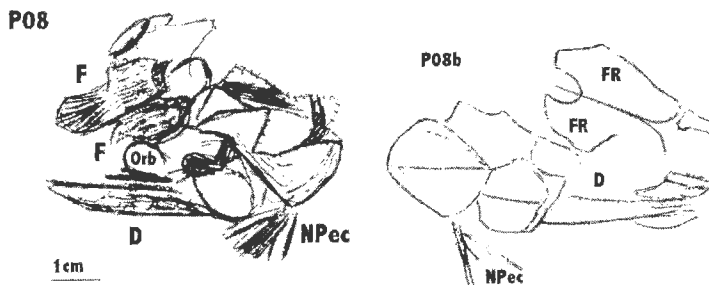


Fig. 22 a & b : face gauche et face droite de P08, Paratype 6 de *Haasichthys michelsi*.

4.8 Autres spécimens de *Haasichthys michelsi*

Vu leur conservation moins informative, ces autres spécimens ne seront évoqués que par leurs schémas crâniens (voir figures P07, P10, P12).

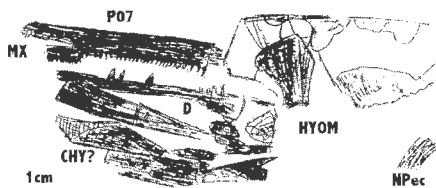


Fig. 23 : Résidus crâniens de P07, *Haasichthys michelsi*.

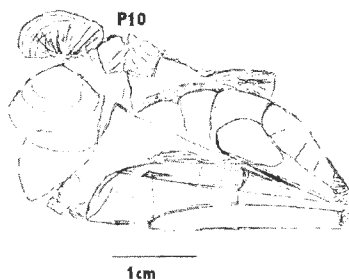


Fig. 24 : Zone crânienne de P10, *Haasichthys michelsi*.



Fig. 25 : Zone crânienne de P12, *Haasichthys michelsi*.

Les rapports Hc/Ls sont pour P07 environ 9% (Ls inconnue), pour P10: $x < 11\%$, (Ls inconnue), pour P12 à la portion postérieure du corps amputée : $x < 21\%$. Le spécimen P12 pourrait éventuellement fournir des dents pour examen au Microscope à balayage.

4.9 Spécimens référés luxembourgeois

4.9.1 DD52: plaque hypurale de *Haasichthys* sp.

Une plaque hypurale fragmentaire est visible sur ce spécimen provenant de Bettembourg et référé à *Haasichthys* sur base de l'écaillure préservée et de la Hc de cette portion postérieure du poisson, elle permet quelques observations.

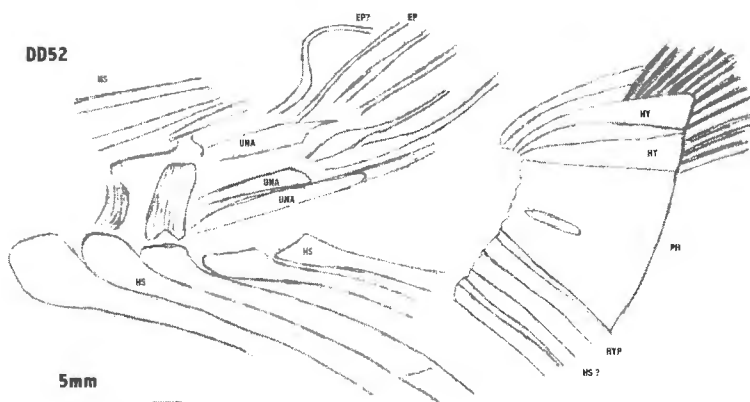


Fig. 26: Régions précaudale et caudale de DD52, *Haasichthys* sp.

Plusieurs arcs hémaux et hémaphyses sont bien conservés, leurs extrémités postérieures viennent se placer ventralement à la plaque hypurale. Dorsalement, sont visibles des épines neurales très obliques suivies caudalement, derrière le dernier anneau vertébral, de 3 structures en baguettes interprétées comme «Uroneuraux d'un type particulier», au sens de Patterson (1973: 275). Ceux-ci sont surmontés dorsalement par 6 épuraux, dont le plus antérieur a la forme d'un crochet.

La plaque hypurale est triangulaire, composée de plusieurs hypuraux en fusion parfois partielle, encore individualisables: une portion majeure, ventrale, est perforée rostralement d'une encoche étirée antéro-postérieurement, souvenir des deux composants de cette portion. Dorsalement s'y fusionnent 3 plus fins hypuraux. Ventralement, 6 baguettes représentent les extrémités postérieures des épines hémiales, mais peut-être également, du moins pour la baguette la plus dorsale, un hypural 1.

4.9.2 DD50: *Haasichthys* sp.

Ce crâne en provenance de Bettembourg est référé à *Haasichthys* sur base des dimensions, de la forme et de la dentition du D, de la forme et de l'inclinaison du Sop, de la forte inclinaison antérieure du Hyom (différentes chez *Euthynotus*). Le D a conservé quelques dents hautes, et des petites dents sur une rangée bordant extérieurement les plus hautes dents (différent chez *Euthynotus*). Sont conservés également l'Iop, le Pop, la partie postérieure de la plaque Sbo inférieure, et une vingtaine de Rbst.

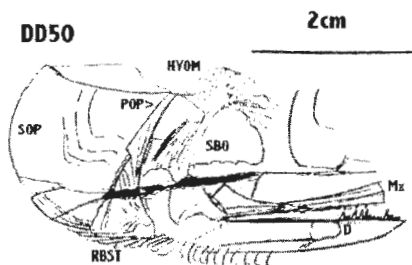


Fig. 27: Crâne de DD50, *Haasichthys* sp.

4.9.3 DD51

Cette face gauche de crâne provenant de Bettembourg est référée à *Haasichthys* sur base des dimensions, de quelques écailles du type décrit, du D à l'état d'empreinte avec quelques dents et une ligne de pores. La portion dorsale du Hyom est conservée. Un fragment ventral de Pop montre le canal principal, proche du bord antérieur, et apparemment 2 canalicules secondaires, obliques ventralement. Le diamètre de l'Orb est de 8 mm.

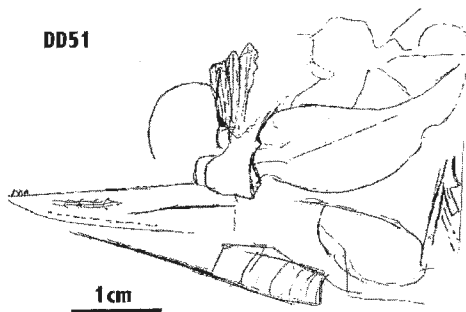


Fig. 28 : Résidus crâniens de DD51, *Haasichthys* sp.

4.10 Spécimens référés à *Haasichthys*, du Toarcien de la zone de Holzmaden (Sud de l'Allemagne)

SMNS 52106: mal conservé, au corps amputé de la Ncaud. Le rapport Hc/Ls estimée est de l'ordre de 10 %.

Spécimen SMNS non numéroté, étiqueté «*Pholidophorus limbatus*», Dormettingen 1869, Unterer Steine. Ecailles brillantes, rapport estimé Hc/Ls de l'ordre de 10 %.

Remarquons que R. Böttcher, conservateur des poissons fossiles au SMNS, classe ces spécimens au même rayon qu'*Euthynotus*. (voir Urlichs *et alii*, 1979, 1994, Hauff, 1921, Hauff & Hauff, 1966).

4.11 Synthèse

4.11.1 Habitus général

Ces poissons sont minces et très effilés, anguiformes: la Hcorps égale

seulement 10 +/- 1 % de la Longueur standard. Celle-ci atteint au moins 280 mm, pour 300 mm de Lt. Grâce à leur corps très mince, ces spécimens sont souvent fossilisés enroulés en «tête-à-queue», par incurvation dorsale nécrotique. Le rapport L crâne / Ls est de 21 %. Le rapport L crâne / L totale est d'environ 20 %.

4.11.2 Squelette axial

Des anneaux vertébraux ossifiés sont observés tant à la partie antérieure (TU228, MIC11A) qu'à la partie postérieure du corps (TU228, MIC11, MIC100). Les corps vertébraux sont des anneaux complets, de diamètre 4 mm, d'une longueur antéro-postérieure de 1 à 2 mm.

4.11.3 Ecaillure

L'écaillure est mince (néanmoins plus épaisse que celle de *Leptolepis*) à très fine couche de ganoïne, et composée d'éléments rhombiques, carrés de l'ordre de 2.5 x 2.5 mm, ou rectangulaires de 3 x 2 mm, d'aspect noir brillant, dont la partie couvrant l'écaille adjacente, triangulaire, est blanchâtre-transparente, et la partie non couvrante, trapézoïdale, est ponctuée de corpuscules noirs irrégulièrement étoilés; l'ensemble de l'écaille montre par transparence de fins radii évidents, ainsi que des cercles plus grossiers; il n'a pas été observé de crénelures sur le bord postérieur des écailles. (Voir Gross, 1966, Lambers, (1992: 267), Schultze, 1996). Cette structure correspond au type lépidostéoïde modifié (vers une structure amioïde) de Schultze 1996. 80-90 colonnes d'une vingtaine d'écailles sont comptées. La conservation ne permet pas de fournir une formule d'écailles précise.

4.11.4 Crâne et dentition

Le D a une forme de «lame de canif», sa dentition est composée d'une rangée de fines dents principales styloformes coniques, bordée par une rangée latérale de nombreuses très petites dents (TU173 et TU228); le Mx est fin, orné de dents styloformes à apex conique, avec petites dents supplémentaires, mais uniquement dans les intervalles (MIC100) ; l'extrémité caudale du Mx se place très postérieurement à l'Orb ; malheureusement, aucun Smx n'a été identifié. Il existe un Rde pointu et strié (visible chez P11, MIC100 et MIC11B), ne dépassant apparemment pas l'extrémité rostrale du D. L'Op est un trapèze subrectangulaire plus long antéro-postérieurement que haut. Une bosse temporale basse est

présente (MIC11, TU228). L'aire Sbo est large, représentée par un Sbo ventral étendu triangulaire à sommet rostral. Un second Sbo, dorsal, est soupçonné mais n'a pas encore été formellement reconnu sur les spécimens étudiés. Le rapport {L plaques postOrbitaires / L tête} vaut 60%. L'IOP n'a pas été observé.

4.11.5 Nageoires paires

La Npec est triangulaire et arquée, ses lames lépidotriches ne sont pas segmentées proximale, elles se dichotomisent d'abord longitudinalement puis se segmentent transversalement plus distalement; cette structure ainsi que les fulcres frangeants marginaux au second lépidotriche sont en accord avec la description de Wenz (1967: 123-126), pour *Pachycormus*. Néanmoins, la Npec de *Haasichthys* montre une insertion avancée par rapport au bord postérieur du cleithral.

L'existence des Npel demeure inconnue.

4.11.6 Nageoires impaires

La Ndors (spécimen TU173) est affectée par la segmentation transversale dès la portion proximale de ses lt. Des fulcres basaux ornent son bord antérieur. Elle est située 15 à 20 mm en avance de la Nan (TU228).

La Nan est peu élevée, elle est reculée (à environ 4/5 de la Ls, ou à 72 % de la Longueur standard sans le crâne), la segmentation transversale affecte ses lt dès leur portion proximale. La conservation ne permet pas de déterminer son allongement postérieur.

La Ncaud est échancrée et symétrique, avec plaque hypurale (visible chez P13 et DD52) composée de plusieurs hypuraux fusionnés, dont les limites originales se laissent deviner (sillons, épaisseur variable de la plaque).

5 Discussion

5.1 *Haasichthys* n'est pas un Pholidophoriforme

Un spécimen allemand (SMNS, sans numéro) référé ici à *Haasichthys* est étiqueté *Pholidophorus limbata*. Streitz 1983, conseillé par P.

Wellnhofer, identifie les spécimens P07, P08, P10, P11 comme Pholidophoridae également. Il convient donc d'envisager ici cette attribution.

Chez les Pholidophoriformes, la Npec est constituée de rayons (plutôt que des lames plates de *Haasichthys michelsi*), elle présente une base incurvée et s'ouvre distalement en éventail, au lieu de la base large et la forme triangulaire ou falciforme chez les Pachycormiformes. La Ncaud des Pholidophoriformes (Patterson, 1968) se distingue également de celle des Pachycormiformes et donc de celle de *Haasichthys michelsi* par l'absence de fusion des hypuraux en une plaque hypurale triangulaire. La plaque Sbo de *Haasichthys michelsi* est également bien différente de celle des Pholidophoridae avec leurs Ifo et Sbo typiques. Un Smx postérieur au Mx est un caractère pachycormiforme, un SMx superposé au Mx serait compatible avec un pholidophoriforme, malheureusement, aucun Smx n'a été identifié sur les spécimens étudiés ici.

Au sein des Pholidophoridae du Lias, la structure des écailles évoque *Pholidophoropsis*, mais chez ce dernier, le rapport Hmax/Ls est de 25 % pour *Pholidophoropsis maculata*, et de 26-27 % pour *Pholidophoropsis caudalis*. *Pholidolepis dorsetensis* est un poisson également très effilé (Hmax/Ls de 20%), mais de Lt max de 110 mm, et avec des écailles cycloïdes. *Haasichthys michelsi* diffère de *Pholidophoroides* (voir Nybelin, 1966), dont la L totale maximale est de 180 mm, le rapport Hmax du corps / Ls de 25 à 30 % pour *Pholidophoroides crenulata*, 28 à 32 % pour *Pholidophoroides limbata* (mais 24 % pour «*P. limbata*» in Hauff & Hauff, 1981: 83), et le bord postérieur des écailles du flanc crénelé. Pour les formes figurées du Toarcien de Holzmaden (Hauff & Hauff, 1981): «*Pholidophorus germanicus*», p.83, avec une Lt d'environ 220 mm présente une rapport Hmax/Ls d'environ 33 % (néanmoins *Ph. germanicus*, décrit par Woodward, 1895-1898, vol.XIII, p. 30, montre un rapport de 20%, pour une Lt de 300 mm), ses écailles sont différentes, plus rhombiques et de ganoïne apparemment épaisse; «*P. bechei*» d'écaillure et de biométrie très différentes, est écarté, de même que «*Pholidophorus*» (Urlichs, Wild & Ziegler, 1994: 50, Fig. 9) avec un rapport 22.7 %, pour une Lt de 180 mm. D'autres pholidophoriformes ont été comparés (Zambelli 1975, 1978, 1980, 1986, 1989, Gaudant 1978, Delsate, cet ouvrage) et éliminés également.

Par ailleurs, chez les Pholidophoriformes, Dspl et Mx sont incurvés, le Mx est de hauteur variable sur sa longueur alors que *Haasichthys* a un Dspl et Mx droits, de type Pachycormiforme.

Sur base de la biométrie Hc/Ls, de la morphologie des Mx et D, de la configuration des aires Sbo et operculaires, de la structure interne de la Ncaud, de la structure de la Npec, les Pholidophoridae sont donc clairement exclus de l'attribution systématique de ces formes.

5.2 *Haasichthys* est un Pachycormiforme

Les caractères généraux des «Pachycormidae» sont présents: un corps fusiforme ou allongé, une bosse temporale, la mandibule puissante s'articulant loin derrière le bord postérieur de l'orbite, un Rde en cône, la plaque hypurale triangulaire (voir Arratia et Lambers, 1996), des écailles rhombiques petites à ganoïne réduite ou absente. Nous avons testé les différents caractères dérivés (apomorphies par rapport aux groupes extérieurs: halécomorphes, halécostomes sémionotiformes et macrosemiidae, pholidophoriformes et autres téléostéens primitifs) définissant les «Pachycormidae», selon Lambers (1992: 255 et suivantes):

- 1: portion antérieure du toit crânien formée d'un Rde médian: caractère confirmé
- 2: bord antéro-dorsal dentigère de la bouche formé par le Rde, Nasaux séparés par le Rde: non observable sur les spécimens disponibles
- 3: Smx postéro-dorsal au Mx: non observable sur les spécimens disponibles
- 4: Absence de processus coronoïde à la mandibule: caractère confirmé
- 5: bord dorsal de la mandibule avec un surélévement face au Pmx: : non observable sur les spécimens disponibles
- 6: mandibule s'articulant loin derrière l'Orb: caractère confirmé
- 7: au moins 6 Ifo derrière l'Orb: non observable sur les spécimens disponibles

8: Ifo au coin postéro-ventral de l'Orb non allongés postérieurement, un Ifo sous l'Orb: non observable sur les spécimens actuels

9: Dsph formant le bord dorsal de l'Orb: non observable sur les spécimens disponibles

10: 2 larges Sbo très étendus postérieurement: caractère confirmé

11: nageoire pectorale en forme de scythe, aux rayons segmentés uniquement distalement: caractère confirmé

12: rayons pectoraux bifurquant asymétriquement en Y: caractère confirmé

13: Uroneuraux particuliers: la transformation précaudale des épines et arches neurales en uroneuraux d'un type particulier n'est que partiellement observable sur les spécimens disponibles

14: plaque hypurale: caractère confirmé

15: très petites écailles rhombiques: caractère confirmé

Sur 15 caractères, 7 ne sont pas (ou le sont imparfaitement) observables sur les spécimens disponibles, mais des 8 caractères clairement observables, tous sont confirmés chez *Haasichthys michelsi*, ce qui donne une bonne confiance à notre attribution aux «Pachycormidae».

On peut aussi utiliser les rapports biométriques; par exemple: {L plaques postorbitaires / L tête} est une constante valant environ 60% chez les Pachycormidae toarciens.

5.2.1 *Haasichthys* et les autres genres de Pachycormiformes

Les «Pachycormidae» comprennent les genres suivants (voir Lambers 1992):

Pachycormus Agassiz : Toarcien de France, Allemagne, Angleterre, Italie. La citation de la Belgique à partir de Woodward 1938 par Lambers 1992 est erronée, le spécimen décrit provenant du Grand Duché de Luxembourg. Le genre est néanmoins présent dans le Toarcien de Belgique (Delsate, 1999).

Saurostomus Agassiz : Toarcien de France, Allemagne et Angleterre. Le genre ou une forme affine est également présent dans le Toarcien du Grand Duché de Luxembourg et en Belgique (Delsate, 1999).

Euthynotus Wagner: Toarcien de France et d'Allemagne. Le genre est également présent dans le Toarcien du Grand Duché de Luxembourg et en Belgique (Delsate, 1999).

Hypsocormus Wagner: Jurassique supérieur de France, Allemagne et Angleterre. Le genre existe peut-être au Toarcien d'Allemagne et du Grand Duché de Luxembourg (Hauf & Hauf 1981 : 81, fig. 98, Streitz 1983, Delsate 1999), mais l'identification reste à confirmer.

Sauropsis Agassiz: Toarcien et Tithonien d'Allemagne, Callovien d'Angleterre, Kimméridgien de Cuba. Le genre est également présent dans le Toarcien du Grand Duché de Luxembourg et en Belgique (Delsate, 1999).

Orthocormus Weitzel: Tithonien d'Allemagne, Kimméridgien de France.

Pseudoasthenocormus Lambers: Tithonien d'Allemagne.

Asthenocormus Woodward: Tithonien d'Allemagne et Callovien d'Angleterre.

Protosphyraena Leidy: Crétacé supérieur d'Europe, Russie, Amérique du Nord.

Les genres suivants sont problématiques (matériel incomplet, mal conservé ou perdu, ou insuffisamment connus):

Ohmdenia Hauff: Toarcien d'Allemagne (? un Pachycormidae déformé).

Prosauropsis Sauvage: voir discussion sous 5.2.1.1.

Neopachycormus Taverne: un spécimen incomplet.

Leedsichthys Woodward: Callovien anglais, Oxfordien français.

Eugnathides Gregory: Kimméridgien de Cuba.

Pour préciser parfaitement la position de *Haasichthys* au sein des «Pachycormidae» (voir Mainwarig (1978) et Lambers (1992: 268-286)), de nombreux critères manquent, tels que la longueur totale du Rde, sa dentition, les dents du Pmx, leur inclinaison, la présence éventuelle de dents des filaments branchiaux, la présence éventuelle de Npelv et la forme de sa plaque, la présence éventuelle d'une deuxième rangée de supraneuraux à l'avant de la Ndors. Il faudra donc attendre des spécimens plus complets pour proposer une analyse cladistique sérieuse.

Il est néanmoins tentant de rapprocher *Haasichthys* de la tétrachotomie introduite par Lambers 1992, comprenant *Sauropsis*, *Euthynotus*, *Pseudoasthenocormus*, et le groupe monophylétique {*H.insignis* + {«H.» *macrodon* + {*Orthocormus* + *Protosphyraena*}}}, malgré la connaissance incomplète de sa nageoire anale (dont la morphologie falciforme définit la tétrachotomie), plutôt que du groupe ({*Pachycormus* + *Saurostomus*} + {*Asthenocormus* + *Leedsichthys*}) (voir Lambers 1992). Cependant, une étude biométrique en cours avec Yannick Bauthière (UCL) rassemble *Sauropsis*, *Euthynotus*, *Haasichthys* sous le critère «insertion avancée de la pectorale par rapport au bord postérieur du cleithral», par opposition à *Saurostomus* et *Pachycormus*.

5.2.1.1 *Prosauropsis elongatus* Sauvage 1894: genus dubium

Cette forme du Toarcien de Vassy (Sainte-Colombe, Yonne, France) se rapproche le plus de *Haasichthys michelsi*. En fait, *Prosauropsis* Sauvage (1894) est un *genus dubium*. Selon Arambourg (1935: 10, note infrapaginale 1), «*Pachycormus elongatus*: ce dernier nom a été fondé sur un spécimen déformé, écrasé dorso-ventralement, comme il s'en présente fréquemment à Sainte-Colombe. Sauvage a plus tard rattaché cette pièce, actuellement conservée au Musée d'Auxerre (en fait un *Pachycormus curtus*, voir Wenz (1967:143), à son nouveau genre *Prosauropsis*. Mais ce genre est lui-même fondé sur deux co-types (Bull. Soc. Sc. Yonne, 1894, pl. I), dont l'un appartient à la Collection paléontologique du Museum. Ce dernier, qui correspond à la figure de gauche du mémoire de Sauvage, est également un individu déformé - et incomplètement figuré - de *Pachycormus curtus*. L'original de la figure de droite doit seul constituer le type de *Prosauropsis*; mais il m'a été impossible jusqu'ici de le retrouver et de savoir à quelle collection il appartient actuellement.» et Lambers (1992: 245): «from the Toarcian of Sainte-Colombe, France, Sauvage (1894), Wenz (1967): *Prosauropsis* is

a doubtful genus. Type specimens or other specimens that can be assigned to this genus are not known (Wenz, 1967). Sauvage (1894) figured a fish that is very similar to *Sauropsis*, but differs in having a non extended anal fin.». Wenz (1967: 143), note que la Nan courte différencie *Prosauropsis* de *Sauropsis*. Mainwaring (1978: 94-95) note que le rayon anal le plus postérieur figuré est trop long pour vraiment être le dernier, et que le bord ventral du corps au-delà de ce rayon n'est pas complet, et donc que la brièveté de la Nan ne peut être affirmée, *Prosauropsis elongatus* pouvant alors être une sous-espèce de *Sauropsis*.

La figure de Sauvage (1894) montre un poisson de $L = 500$ mm, avec un rapport H_c / L_s estimé à 13%, proche de nos spécimens. La Npec est plus allongée que celle de *Haasichthys*. La Nan est figurée brève, comme celle observée chez TU228 et MIC11B. Néanmoins, la Nan de *Prosauropsis* est située environ à 2/3 de la L_s estimée (la tête est amputée rostralement), mais reculée à pratiquement 4/5 de la L_s chez *Haasichthys michelsi*, (ou: insertion antérieure de la Nan de *Prosauropsis* à 53.4 % de la L_s sans la tête, pour 72 % de la L_s sans la tête pour *Haasichthys*); de plus la Npec est plus longue et le museau semble plus arrondi que chez *Haasichthys*. *Haasichthys michelsi* ressemble donc bien à «*Prosauropsis*», connu uniquement par la figure de Sauvage, par la brièveté observée de la Nan (prolongée postérieurement chez *Euthynotus* et *Sauropsis*), mais, même si cette Nan n'était pas brève (préservation incomplète possible chez TU228), il en diffère par sa position plus proche de la Ncaud. De plus, Ndors et Nan sont opposées chez *Prosauropsis*, alors que chez *Haasichthys michelsi*, la Ndors est en avance sur la Nan. La H relative de la tête de *Haasichthys michelsi* est moindre que la H estimée de *Prosauropsis*. De plus, *Prosauropsis* présente des dimensions supérieures à celles de tous les spécimens de *Haasichthys*. Ces différences indiquent que *Haasichthys* n'est donc pas identifiable à *Prosauropsis*, quoique des variations ontogénétiques puissent éventuellement être invoquées. Néanmoins toute discussion demeure illusoire, vu la perte du spécimen de *Prosauropsis* et la définition bancale du genre.

5.2.1.2 *Sauropsis* Agassiz 1832

Concernant le diagnostic du genre (voir Woodward, 1895: 374-376, Mainwaring, 1978: 101-102) : le tronc est allongé, fusiforme: ce caractère est imprécis, mais présent et exagérément développé chez

Haasichthys; le Rde ne dépasse pas la symphyse mandibulaire: ce caractère semble identique chez *Haasichthys*, mais reste non certifié, vu les déplacements osseux; absence de bosse temporale (caractère imprécis): une faible bosse semble bien exister chez *Sauropsis*, comme chez *Haasichthys*; *Sauropsis* comme *Haasichthys michelsi* possède sur le DSpl une rangée marginale de petites dents, latérales à la rangée interne de dents plus grandes; Ndors et Nan opposées ou Ndors «légèrement» en avance sur Nan: caractère respecté, mais la Ndors est «nettement» en avance sur la Nan ; présence de petites pelviennes: caractère inconnu chez *Haasichthys*; Nan très allongée, «falcate», étendue postérieurement: caractère peut-être non respecté par *Haasichthys*; centra ossifiés caudaux: *Haasichthys* possède des centra ossifiés sur tout l'axe chordal. La Nan peut-être brève et les chordacentra sur tout l'axe sont donc deux différences par rapport à *Sauropsis*, mais plusieurs critères de définition générique de *Sauropsis* sont trop imprécis. L'anatomie crânienne de *Sauropsis* demeure malheureusement peu connue (Eastman, 1914, White, 1925).

Au niveau du diagnostic des espèces de *Sauropsis*: *Sauropsis veruinalis*, *S. latus*, et *S. longimanus* sont éliminés, vu leur rapport Hc/Ls autour de 20 %: *Sauropsis veruinalis* figuré par Hauf & Hauf: 19.5 Hc/Ls, proche de *Euthynotus* (Wenz, 1967): 18%. *Sauropsis latus* IRSNB, identifié par Louis Taverne, présente un rapport Hc/Ls de 20.8 %. Le rapport L crâne / L totale chez *Sauropsis latus* est de 25 % , avec L crâne < H corps, alors que chez *Haasichthys*, le rapport L crâne / L totale est de 20 % , avec L crâne au moins 2 fois supérieure à H corps. *Sauropsis latus* atteint 700 mm. *Sauropsis longimanus* BSP.AS.VII.1089 in Lambers (1992: 239, Fig. 11): Hc/Ls: 21%. Comme chez *Haasichthys michelsi*, la Ndors de *Sauropsis longimanus* débute légèrement en avance de la Nan (comme celle de *S. curtus*). La L de *S. longimanus* atteint 300 mm, comme celle de *Haasichthys*. Chez *Sauropsis longimanus*, le rapport L crâne / L totale = 25 % , avec L crâne > H corps, alors que chez *Haasichthys*, le rapport L crâne / L totale est d'environ 20 % , avec L crâne > H corps également. Pour *Sauropsis depressus* de Solnhofen, le spécimen du Carnegie Museum, CM4766a, figuré in Lambers (1992, p. 239, fig. 11), présente un rapport Hc/Ls de 8 % (mi-corps) à 16 % (zone pectorale, derrière le crâne). La Ndors de *Sauropsis depressus* débute nettement derrière l'origine de la Nan, comme chez *S. latus* et *S. veruinalis* (Lambers, 1992) contrairement à *Haasichthys michelsi*.

5.2.1.3 *Euthynotus* Wagner 1860

Euthynotus possède un rapport L crâne / L totale d'environ 20%, comme *Haasichthys*, mais avec son rapport Hc / Ls de 18% ce genre est moins effilé que *Haasichthys* ($Hc/Ls = 10 \pm 1\%$). La Ncaud est semblable (Voir Wenz (1967: fig. 69), Lambers (1992: 236), Arratia & Lambers (1996: 204, fig. 8) à celle de *Haasichthys michelsi*, éventuellement à quelques variations près dans le mode de fusion des hypuraux en une unique plaque hypurale. Le D en lame de canif d'*Euthynotus* est de forme proche de celui de *Haasichthys*. Le schéma des plaques du dermocrâne de *Haasichthys* est proche de celui d'*Euthynotus*, l'extension de l'aire Sbo est semblable, mais l'Op est une plaque trapézoïdale allongée antéro-postérieurement, horizontal, contrairement à celle d'*Euthynotus incognitus*, verticale, plus haute que longue. L'Op d'*Euthynotus intermedius* est vertical également, rectangulaire à bord supérieur arrondi très large (Wenz, 1962: 156). L'Hyom d'*Euthynotus intermedius* est presque vertical (Wenz, 1967, p.156), celui de *Haasichthys* est nettement incliné vers l'avant (voir MIC100). La Ndors d'*Euthynotus* débute très nettement derrière l'origine de la Nan très étendue postérieurement, contrairement à *Haasichthys michelsi*, où la Ndors est en avance de la Nan. Le museau de *Haasichthys* semble plus allongé que celui d'*Euthynotus*. *Haasichthys* compte 80-90 colonnes d'une vingtaine d'écailles, alors qu'*Euthynotus* en compte 105 (Wenz, 1967) d'une quarantaine (et *Prosauropsis* environ 180 d'une quarantaine). L'agencement des écailles de *Haasichthys* est voisin de celui rencontré chez *Euthynotus*, néanmoins (voir MIC100) certaines écailles de *Haasichthys* montrent une image de pointe ventrale (il ne s'agit pas du système d'apophyses dorsales du type «peg & socket») et un recouvrement opposés à ce que l'on peut observer par exemple chez *Euthynotus* TU224 ou HDC-DD, où l'image de pointe de la zone transparente est dirigée dorsalement, et recouverte par la zone transparente de l'écaille dorsale suivante. Il ne semble pas falloir accorder une importance générique à ce phénomène, des inversions existant (P11, TU228) selon les zones du corps, l'incurvation, et probablement selon la position des foci d'ontogenèse de l'écailure (voir Rojo, 1991: 152).

5.2.1.4 Dentition et rangées dentaires

Une rangée de petites dents bordant latéralement la rangée des dents plus hautes se retrouve (Lambers, 1992) chez *Hypsocormus*, *Ohmdenia*, *Pseudoasthenocormus*, *Orthocormus*, *Protosphyraena*, *Saurostomus* et *Sauropsis*, alors que *Pachycormus* et *Euthynotus* ne comportent qu'une seule rangée de dents (contrairement à l'affirmation de Mainwaring (1978), sur *Euthynotus*: en fait Wenz (1967:150) décrit des dents plus faibles et plus nombreuses mêlées entre les dents très fortes du DSpl, non disposées sur une rangée marginale ; un spécimen d'*Euthynotus* (TU224) du Mnhn.lux montre de très petites dents nombreuses à la partie postérieure du D et du Mx, et à la partie antérieure des dents coniques plus massives sans intercalaire, mais TU224 n'est pas suffisamment conservé pour préciser plus). Ce critère est considéré comme dérivé par rapport à ces deux derniers genres (Lambers, 1992).

Des dents puissantes à l'avant du Dentaire sont présentes chez *Orthocormus cornutus*, *O. taylori*, ainsi que chez *Protosphyraena* où elles sont presque horizontalisées.

Par ailleurs, la mâchoire inférieure d'*Asthenocormus* est édentée.

Sinon, les dents du Dentaire des autres Pachycormidae sont pointues et uniformes.

5.2.1.5 Le Rostrodermethmoïde

Pour autant que l'on puisse en juger sur nos spécimens, le Rde n'est pas allongé et ne s'étend pas au-delà de la symphyse de la mâchoire inférieure (voir Lambers 1992), contrairement à *Orthocormus*, *Protosphyraena* et *Hypsocormus tenuirostris* (Oxfordien anglais).

5.2.1.6 La Bosse temporale

La bosse temporale, élévation médiane typique de certains Pachycormidae (*Pachycormus*, *Hypsocormus insignis*, «*H.*» *macrodon*, *Orthocormus*), mais peu marquée chez *Saurostomus*, *Protosphyraena*, ou apparemment absente ou peu évidente chez *Sauropsis* et *Euthynotus*, (Lambers, 1992) existe chez *Haasichthys*, mais n'est guère marquée (MIC 11, TU228) non plus.

5.2.1.7 La Nageoire pectorale

La Npec triangulaire de *Haasichthys*, falciforme courte, évoque *Euthynotus* et *Sauropsis*. Comme signalé sous 5.2.1, la position avancée du point antérieur d'insertion de la Npec pourrait s'avérer un critère intéressant, rassemblant *Euthynotus*, *Sauropsis*, *Haasichthys*, ainsi que les différenciant de *Pachycormus curtus*, *P. macropterus* et *Saurostomus*.

5.2.1.8 La Nageoire dorsale

Il semble impossible (Lambers 1992) de cerner la situation primitive ou dérivée dans la position relative de la Ndors par rapport à la Nan. Il semblerait (Lambers 1992) que le caractère primitif soit «début de la Ndors en avance de la base de la Nan», comme chez *Hypsocormus insignis* et les groupes extérieurs Halecomorphi, Pleuropholidae, Pholidophoridae et Semionotidae, et le caractère dérivé soit «début de la Ndors loin derrière l'insertion de la Nan», comme chez *Hypsocormus macrodon*, *Pseudoasthenocormus* et certaines espèces de *Sauropsis*. Cette position est cependant variable (Lambers 1992) à l'intérieur du genre *Sauropsis*: chez *S. longimanus* et *S. curtus*, la Ndors débute juste devant l'origine de la Nan, alors que chez *S. latus*, *S. veruinalis* et *S. depressus*, la Ndors débute un peu derrière l'origine de la Nan.

5.2.1.9 La Nageoire anale

La Nan de *Haasichthys michelsi* est reculée au 4/5 de la Ls, donc plus reculée que celle d'*Euthynotus* ou *Sauropsis* ou *Prosauropsis*; elle semble brève, du moins à l'observation des spécimens étudiés. La présence d'une Nan simple et non prolongée caudalement éloignerait *Haasichthys* de la tétrachotomie (Lambers, 1992) *Euthynotus*, *Sauropsis*, *Pseudoasthenocormus* et {«*Hypsocormus*» *macrodon*, *Orthocormus*, *Protosphyraena* et *Hypsocormus insignis*}.

Asthenocormus ne possède pas de nageoire anale.

5.2.1.10 La Nageoire caudale

Les rayons caudaux segmentés de *Haasichthys* écartent *Asthenocormus* et *Leedsichthys*, où ils ne sont pas segmentés.

5.2.1.11 Dimensions et opercules

D'autres Pachycormidae sont également effilés, mais aucun n'atteint un rapport Hc/Ls aussi bas que celui de *Haasichthys*:

Orthocormus (voir Lambers 1988) : *O. cornutus* présente un rapport Hc/Ls d'environ 19,4%, et *O. teyleri* un rapport Hc/Ls d'environ 18,7%.

Asthenocormus titanius (voir Lambers 1992) présente un rapport Hc/Ls d'environ 17%.

Pseudoasthenocormus retrodorsalis (CM4863) présente un rapport Hc/Ls d'environ 16%

«*Hypsocormus*» *macrodon*: la Ls atteignant 1500 mm; le spécimen CM5399, figuré par Lambers (1992: 239) présente un rapport Hc/Ls de 16%.

Les dimensions et le rapport Hc/Ls éliminent rapidement *Pachycormus* et *Saurostomus*. Les plaques operculaires de *Haasichthys* sont également fort différentes de celles de *Pachycormus* (Op triangulaire) et *Saurostomus* (Op trapézoïdal haut).

5.2.1.12 Le squelette axial

Le squelette axial (voir Lambers:1992) : chez *Haasichthys*, les anneaux vertébraux ossifiés sont observés tant à la partie antérieure (TU228) qu'à la partie postérieure du corps (TU228, MIC11, MIC100) : d'une part *Euthynotus* possède des centra chordaux annulaires fins, d'autre part des hemichordacentra sont présents chez *Pachycormus* à mi-longueur du corps et chez certaines espèces en région caudale (Patterson 1973), chez *Pachycormus bollensis* et *Pachycormus westermanni* du milieu du tronc jusqu'à la nageoire caudale (Lambers 1992), chez certains spécimens de *Sauropsis* en région caudale (Lambers 1992), tandis que les autres genres ne connaissent pas d'ossification des centra : *Hypsocormus*, *Ohmdenia*, *Orthocormus*, «*Hypsocormus*» *macrodon*, *Asthenocormus* ne possèdent que des arches neurales et hémales avec leurs épines. L'importance respective de l'ontogenèse et de la phylogenèse dans ces différences n'est pas encore suffisamment connue pour les apprécier à leur juste valeur.

5.2.1.13 Conclusion

Dans l'état actuel de la connaissance de ce genre, il ne sera donc pas proposé d'arbre de relation avec les autres Pachycormidae. Pour la question de l'appartenance des Pachycormidae aux Téléostéens, proposée par Patterson & Rosen, 1977, sur base des Uroneuraux, nous renvoyons à Lambers, 1992, qui donne une excellente révision du sujet, aboutissant à la remise en question de cette hypothèse (nature impaire des Uroneuraux). Néanmoins, De Pinna 1996 inclut les Pachycormidae dans les Téléostéens, groupe dont la monophylie est attestée par au moins 27 synapomorphies (Stiassny et al., 1996), et incluant les Pachycormiformes, les Aspidorhynchiformes et les Pholidophoriformes. Brito 1997 exclut les Pachycormidae des Teleostei, le groupe monophylétique Neopterygii comprenant les Pachycormidae, les Halecomorphi, les Sémionotiformes et les Teleostei (v. Arratia, 1999).

5.3 *Haasichthys* comparé aux Caturidae allongés

Le Halécomorphe amiiforme Caturidae *Furo* est également un poisson allongé, néanmoins, le rapport Hc/Ls, chez *Furo orthostomus* du Lias, est de 21 %, 18,5 % chez *Furo münsteri* (1870IV.2, voir Lambers, 1998) et environ 13 % chez *Furo aldingeri* (voir Lambers, 1998). Chez *Furo*, la tête égale d'environ 25 à 33 % de la Ls, selon les espèces (voir Lambers, 1998) alors que chez *Haasichthys michelsi*, elle est d'environ 22 %. La présence d'une plaque hypurale chez les spécimens de *Haasichthys michelsi* écarte de toute façon les amiiformes.

5.4 *Haasichthys* comparé à certains Téléostéens allongés

Haasichthys michelsi, par son rapport Hc/Ls, évoque aussi par exemple *Allothrissops* et *Anaethalion* du Jurassique supérieur (voir Nybelin), différents par leurs vertèbres amphicoeles (en diabolos), de type "téléostéen évolué".

6 Statistique

Haasichthys michelsi est représenté par 13 spécimens sur 360 actinoptérygiens grand-ducaux étudiés (voir Delsate, 1999), soit 3.6 % de la faune. C'est jusqu'à présent le seul genre à être représenté

uniquement dans la zone plus orientale de la bande toarcienne luxembourgeoise.

7 Conclusion

L'appartenance de ce nouveau genre aux Pachycormiformes est démontrée par les caractères {Rde, plaque hypurale triangulaire, aire Sbo étendue postérieurement, légère bosse temporale, Npec en scythe, Mx fin, mandibule sans processus coronoïde, petites écailles rhombiques}, mais se confirme aussi par la constance de certains rapports biométriques (par exemple le rapport {L plaques postOrbitaires / L tête} autour de 60%) chez les genres toarciens, étudiés avec Yannick Bauthière (Laboratoire de Paléontologie, UCL, travaux en cours). Ce Pachycormiforme très allongé et hydrodynamique, anguiforme, évoque *Prosauropsis elongatus* du Toarcien de Vassy, malheureusement *genus dubium*, et *Sauropsis depressus*, connu du Jurassique supérieur. Des caractères particuliers (rapport Hc/Ls, forme des opercules) ou l'association de caractères (forme et position relative des nageoires, chordacentra annulaires calcifiés sur tout l'axe, rangée marginale de petites dents sur le dentaire,...) le distinguent de tous les autres Pachycormiformes, justifiant la création d'un nouveau genre, *Haasichthys*, avec l'unique espèce actuellement connue, *Haasichthys michelsi*. Sa morphologie allongée semble le rapprocher a priori d'*Euthynotus* - *Sauropsis*, mais l'ignorance actuelle de plusieurs caractères anatomiques, outre la définition générique imprécise de *Sauropsis*, empêchent de préciser mieux les relations phylétiques de *Haasichthys* avec les autres Pachycormidae. De nombreux caractères inconnus du neurocrâne, du splanchnocrâne et de l'endosquelette seront précisés ultérieurement, de même que le moulage endocrânien de TU228, en fonction de la préparation plus poussée des spécimens existants ou des nouveaux spécimens espérés.

8 Remerciements

Les docteurs Louis Taverne (U.L.B, Bruxelles) et Paul Lambers (Musée Teylers, NL) ont guidé mes réflexions sur ce matériel original du Toarcien luxembourgeois. Les docteur R. Böttcher et R. Wild (Stuttgart) m'ont permis de comparer le matériel grand-ducal aux spécimens du S.M.N.S. Monsieur Yannick Bauthière (UCL) a bien voulu choisir comme thème de Mémoire l'analyse

biométrie et statistique des Pachycormiformes toarciens, complétant ainsi directement mes travaux. A chacun ma profonde reconnaissance. A nouveau, je remercie les collectionneurs privés et les collaborateurs du Mnhn (voir Delsate, 1999), et tout particulièrement ici Etienne et Jean-Claude Streit, Albert Michels et Roby Haas; leur habileté, leur attention et leur bienveillante générosité ont permis la mise en évidence de ce nouveau genre. Je remercie aussi cordialement Messieurs Norbert Stomp et Alain Faber (Mnhn Luxembourg), pour leur soutien précieux. Le Dr Joseph Lhoest (Liège) a réalisé certaines photographies. Un merci spécial à Marc Meyer (Conservateur de la Section Zoologie) et à mon fils TERENCE pour la mise en forme informatique du manuscrit et des illustrations.

9 Bibliographie

- Arratia, G. & P. Lambers, 1996. - The caudal skeleton of pachycormiforms: parallel evolution ?. *in*: Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology, G. Arratia & G. Viohl (eds.): pp 191-218, 15 figs., Verlag Pfeil, München.
- Arratia, G., 1999 : The Monophyly of Teleostei and stem-group teleosts: consensus and disagreements. *In* : Mesozoic fishes 2. Systematics and Fossil Record, G. Arratia and H.P. Schultze (eds) : pp. 265-334, Verlag Pfeil, München.
- Benton, M.J., 1993. - The Fossil record 2. 945 p. Chapman & Hall. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- Brito, P. M., 1997. - Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas* 19 (4) : 681-772.
- Carroll, R.L., 1988. - Vertebrate Paleontology and Evolution. W.H. Freeman and Cy. 698 p. New York
- Delsate, D., 1997. - Actinoptérygiens du Toarcien inférieur du Grand Duché de Luxembourg. Présence de *Leptolepis normandica* Nybelin 1962 (Téléostéen) avec otolithes *in situ*. *in*: Notes paléontologiques et biostratigraphiques sur le Grand-Duché de Luxembourg et les régions voisines. Par Maubeuge P.L. & D.

- Delsate, Travaux scientifiques du Musée d'histoire naturelle de Luxembourg, N° 27, pp. 105-130, Luxembourg.
- Delsate, D., 1999. - L'ichthyofaune du Toarcien luxembourgeois. Cadre général et catalogue statistique. Travaux scientifiques du Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg. N° 31. Luxembourg, 100 pages + tableaux.
- Delsate, D., (ce volume). - Un Pholidophoridae nouveau (Pisces - Actinopterygii) du Toarcien (Jurassique inférieur) luxembourgeois. Trav. sci. Mus. nat. hist. nat. Luxembourg.
- De Pinna, M. C., 1996. - Teleostean Monophyly. Chapter 7: 147-162 of: Stiassny, M. L. J., Parenti, L. R. & G. D. Johnson, (eds), 1996.- Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, USA, 496 p.
- Eastman, E.R., 1914. - Catalog of the Fossil Fishes in The Carnegie Museum, Part IV. Descriptive catalog of Fossil fish from the lithographic stone of Solenhofen, Bavaria. Memoirs of the Carnegie Museum, Vol VI (7): 412-420.
- Gaudant, J., 1978. - Essai de révision taxonomique des «*Pholidophorus*» (Poissons actinoptérygiens) du Jurassique supérieur de Cerin (Ain). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, fasc. 16, 101-121, 4 pl., Lyon.
- Gross, W., 1966. - Kleine Schuppenkunde. N. Jb. Paläont. Abh., 125 (29-48), Stuttgart.
- Hauff, B., 1921. - Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. Palaeontographica Bd LXIV, pp. 1-42, 2 figs, Pl. 1-11., Stuttgart,
- Hauff, B. & R.B. Hauff, 1981. - Das Holzmadenbuch. Hauff & Hauff. Holzmaden, 136 pp.
- Lambers, P., 1988 - *Orthocormus teyleri* nov. spec., the first pachycormid (Pisces, Actinopterygii) from the Kimmeridge lithographic limestone at Cerin (Ain), France; with remarks on the genus *Orthocormus* Weitzel. Proceedings of the Koninklijke

Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series B, 91 (4): 369-391.

- Lambers, P., 1992. - On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany). Proefschrift ter verkrijging van het doctoraat in de Wiskunde en Natuurwetenschappen aan de Rijksuniversiteit Groningen. 336 pp. Groningen.
- Lehman, J.-P., 1966. - Actinopterygii. In: *Traité de Paléontologie*. Publié sous la direction de Piveteau, J., T. 4, Vol. 3, pp. 1-242. Masson et Cie, Paris.
- Mainwaring, A. J., 1978. - Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, a family of Mesozoic fossil fishes. A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy, Westfield College, University of London. Unpublished thesis. 162 pp., 32 plates.
- Nybelin, O., 1966. - On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s.str.. Bull. British Museum (Natural History) Geology, 11 (8), London.
- Patterson, C., 1968. - The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. Bull. British Museum (Natural History), Geology 16 (5), London., pp. 201-239.
- Patterson, C., 1973. - Interrelationships of holosteans . in: Greenwood, P. H., Miles, R. S. & C. Patterson (eds): Interrelationships of Fishes. Zool. J. LinnSoc., 53, Suppl. 1: pp. 233-305, London.
- Patterson, C., 1975. - The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. Philos. Trans. Roy. Soc. London (Biol. Sci.), 269 (899), pp. 275-579, London.
- Patterson, C., 1977. - Contribution of Paleontology to teleostean phylogeny. in: Hecht, M. K., Goody, P.C. & B. M. Hecht (eds): Major patterns in vertebrate Evolution. N.A.T.O advanced Study Institute Series, Ser. A, 579-643, New York.

- Patterson, C. & D.E. Rosen, 1977. - Review of Ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 158, pp. 83-72.
- Rayner, D., 1948. - The structure of certain Jurassic Holostean fishes with special references to their neurocrania. *Phil. Transact., B*, Vol 233, pp. 287-345 + 4 Pl.
- Rajo, A., 1991. - Dictionary of Evolutionary fish Osteology. C.R.C Press, 273 pp.
- Sauvage, H.E, 1894. - Note sur un ganoïde de genre nouveau du Lias de Vassy (Yonne) . *Bull. Soc. Sc. Hist. nat. de l'Yonne, Sc. phys. nat.*, 2^{ème} partie, 48, 3-5.
- Schultze, H.P., 1996. - The scales of Mesozoic actinopterygians. In *Mesozoic fishes - Systematics and Paleocology*, G. Arratia & G. Viohl (eds); pp. 83-93, 6 figs.
- Stiasny, M. L. J., Parenti, L. R. & G. D. Johnson, (eds), 1996.- *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, USA, 496 p.
- Streitz, J.-C., 1983. - Auf Fossiliensuche im Luxemburg. Sankt Paulus Druckerei. 191 p. Luxembourg.
- Urlichs, M., Wild, R. & B. Ziegler, 1979. - Fossilien aus Holzmaden. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C*, n° 11, 34 pp., Stuttgart.
- Urlichs, M., Wild, R. & B. Ziegler, 1994. - Der Posidonien-Schiefer des unteren Juras und seine Fossilien. *Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, Série C*, N° 36, pp. 1-95, Stuttgart.
- Wenz, S., 1967. - Compléments à l'étude des Actinoptérygiens du Jurassique. 276 pp., 48 pls., C.N.R.S.
- White, E.I., 1925. - On the Upper Liassic fish-fauna of Holzmaden. *Annals and Magazine of Natural History* 9 (15): 606-611.

- Woodward, A.S., 1888. - Guide to the collection of fossil fishes in the department of Geology and Palaeontology. British Museum. (Natl.History). 2^{ème} édition illustrée.
- Woodward, A.S., 1889. - Preliminary notes on some New and little-known British Jurassic Fishes. Geol.Mag.Dec.III, Vol.VI, N°304, pp.448-455.
- Woodward, A.S., 1890. - Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part 1. 474 p., 17 pls.
- Woodward, A.S., 1890. - Notes on some Ganoid Fishes from the English lower Lias. Ann. and Mag.Nat.Hist., ser VI, vol.V, pp.430-436.1. *Pholidophorus germanicus*; an addition to the fish-fauna of the Upper Lias of Whitby. Geol. Mag.Déc.III, vol.VIII, pp.545-546
- Woodward, A.S., 1891. - Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum. Part III, 567 p., 16 pls.
- Woodward, A.S., 1895. - Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part III, XLII + 544 p., 45 figs., 18 pls. London.
- Woodward, A.S., 1895-1898. - On the fossil Fishes of the Upper Lias of Whitby. Proceed.Yorkshire Geol. and Polytec.Soc., vol XIII, 1^{ère} partie, pp.25-42., 3 pls; 2^{ème} partie, pp.155-170, 3 pls., 4^{ème} partie, pp.445-472, 13 figs., 2 pls.
- Woodward, A.S., 1896. - Notes on the collection of fossil Fishes from the Upper Lias of Ilminster in the Bath Museum. Proc. Bath. Nat. Hist.Club., vol.8, pp.233-242. 2 Figs.
- Zambelli, R., 1975. - Note sui Pholidophoriformes: 1. *Parapholidophorus nybelini* gen. n, sp. n., Rend. Ist. Lomb. Sc. E Lett. (Scienze B), 109: pp. 3-49, Milano.
- Zambelli, R., 1978. - Note sui Pholidophoriformes: 2. *Pholidoctenus serianus* gen.n.sp. In: Rend. Acc. Naz. XL, V, 3: pp. 101-123. Roma.
- Zambelli, R., 1980a. - Note sui Pholidophoriformes:3. *Pholidophorus gervasuttii* sp.n. Riv.Mus.Sc.Nat., 1: pp. 5-44. Bergamo

- Zambelli, R., 1980b. - Note sui Pholidophoriformes: 4. *Pholidorhyncodon malzannii* gen.nov., sp.nov. Riv.Mus.Sc.Nat., 2: pp.129-168. Bergamo
- Zambelli, R., 1980c. - Note sui Pholidophoriformes: 5.: I Pholidophoridae dell'alta Valvestino (Brescia, Italia). Natura Bresciana, Ann.Mus. Civ.Sc.Nat., 17: pp. 77-88, Brescia.
- Zambelli, R., 1986. - Note sui Pholidophoriformes. 6 contributo: *Pholidophorinae* subfamiglia nuova del Triassico Superiore. Riv. Mus. civ. Sc. Nat. «E. Caffi», 10, pp. 1-32, Bergamo.
- Zambelli, R., 1989. - Note sui Pholidophoriformes: 7 contributo: *Eopholidophorus forojuliensis* n.gen., n.sp., Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale, 11, pp. 63-76, Udine.

1	Introduction	87
2	Codes et abréviations utilisés.....	88
3	Systématique	89
3.1	Synonymie	90
3.2	Derivatio nominis:	90
3.3	Matériel.....	90
3.4	Stratum typicum	90
3.5	Locus typicus.....	91
3.6	Diagnose générique.....	91
3.7	Diagnose spécifique.....	91
4	Descriptions.....	91
4.1	Holotype.....	91
4.1.1	Face gauche de TU 228	92
4.1.1.1	Le crâne	92
4.1.1.2	Squelette axial	94
4.1.1.3	Nageoires paires	94
4.1.1.4	Nageoires impaires	94
4.1.1.5	Ecaillure.....	95
4.1.2	La face droite de TU 228.....	96
4.1.2.1	Crâne.....	96
4.1.2.2	Squelette axial	97
4.1.2.3	Nageoires paires	98
4.1.2.4	Nageoires impaires:	98
4.2	Paratype 1.....	100
4.2.1	Crâne	100
4.2.2	Ecaillure.....	101
4.2.3	Squelette axial.....	102
4.3	Paratype 2.....	102
4.3.1	L'écaillure	102
4.3.2	La dentition	102
4.3.3	Nageoires	103

4.4	Paratype 3	103
4.4.1	Crâne	104
4.4.2	Ecaillure.....	106
4.5	Paratype 4.....	106
4.5.1	Nageoire caudale.....	107
4.6	Paratype 5.....	109
4.6.1	MIC11A	109
4.6.1.1	Crâne.....	109
4.6.1.2	Nageoires pectorales.....	110
4.6.1.3	Squelette axial	110
4.6.1.4	Ecaillure.....	110
4.6.2	MIC11B	110
4.6.2.1	Crâne.....	111
4.6.2.2.	Nageoire anale	112
4.7	Paratype 6.....	112
4.8	Autres spécimens de <i>Haasichthys michelsi</i>	113
4.9	Spécimens référés luxembourgeois	114
4.9.1	DD52: plaque hypurale de <i>Haasichthys</i> sp.....	114
4.9.2	DD50: <i>Haasichthys</i> sp.....	115
4.9.3	DD51	116
4.10	Spécimens référés à <i>Haasichthys</i> , du Toarcien de la zone de Holzmaden (Sud de l'Allemagne).....	116
4.11	Synthèse	116
4.11.1	Habitus général.....	116
4.11.2	Squelette axial	117
4.11.3	Ecaillure.....	117
4.11.4	Crâne et dentition	117
4.11.5	Nageoires paires.....	118
4.11.6	Nageoires impaires	118
5	Discussion	118
5.1	<i>Haasichthys</i> n'est pas un Pholidophoriforme.....	118
5.2	<i>Haasichthys</i> est un Pachycormiforme	120
5.2.1	<i>Haasichthys</i> et les autres genres de Pachycormiformes.....	121
5.2.1.1	<i>Prosauropsis elongatus</i> Sauvage 1894: genus dubium..	123

5.2.1.2	<i>Sauropsis</i> Agassiz 1832	124
5.2.1.3	<i>Euthynotus</i> Wagner 1860	126
5.2.1.4	Dentition et rangées dentaires	127
5.2.1.5	Le Rostrodermethmoïde	127
5.2.1.6	La Bosse temporale	127
5.2.1.7	La Nageoire pectorale	128
5.2.1.8	La Nageoire dorsale.....	128
5.2.1.9	La Nageoire anale.....	128
5.2.1.10	La Nageoire caudale	128
5.2.1.11	Dimensions et opercules.....	129
5.2.1.12	Le squelette axial.....	129
5.2.1.13	Conclusion.....	130
5.3	<i>Haasichthys</i> comparé aux Caturidae allongés.....	130
5.4	<i>Haasichthys</i> comparé à certains Téléostéens allongés	130
6	Statistique.....	130
7	Conclusion.....	131
8	Remerciements.....	131
9	Bibliographie.....	132

Un Pholidophoridae nouveau (Osteichthyes, Actinopterygii) du Toarcien (Jurassique inférieur) luxembourgeois

par

Dominique Delsate

Mnhn.Luxembourg – Paléontologie, 25, rue Münster L-2160 Luxembourg

Unité GEOL, Fac. Sciences, UCL, 3, Pl. Louis Pasteur B-1348 Louvain-la-Neuve

Abstract

The Luxembourg Lower Toarcian yielded a new species of Pholidophoridae: *Pholidophorus friedeni* differs from known Pholidophoridae by the association of these characters: the total length is about 80 mm, the preopercular has a special shape without any large expansion of the anterior nor posterior borders of its ventral portion, but only a slight convexity of its anterior border, due to a wider ventral portion. The sensory canal is situated at an equal distance between the anterior and posterior borders, bearing at least 9 right and short canaliculi. There are 2 supraorbitals. The cheek plates are rather long; there are 5 infraorbitals, with a large infraorbital 3, and short infraorbitals 4 & 5, and the possibility of supernumerary suborbitals (1 or 2 main suborbitals, small vertically placed posterior suborbitals (?), 1 dorsal small suborbital). The axial skeleton is formed by monospondylous ring chordacentra. Each fin has a similar axial length of about 10 mm. The scales are covered with ganoine, many of them are posteriorly denticulated by one to seven pectinations. Its geographic extension is precised, as it is also present in the Holzmaden area.

Key-words: Luxembourg Toarcian - New Actinopterygians - Pholidophoridae.

Résumé

Une nouvelle espèce de Pholidophoridae, ?*Pholidophorus friedeni* a été isolée lors de l'étude des poissons toarciens du Luxembourg (Delsate, 1997, 1999), elle est nettement caractérisable malgré le désordre au sein des Pholidophoriformes, et la nature manifestement hétérogène du genre *Pholidophorus*, résultant de l'usage abusif de cette identification.

L'extension géographique de cette espèce nouvelle est précisée par la même occasion, vu sa présence également en zone de Holzmaden.

Abréviations et Codes utilisés:

Ang: Angulaire, Antérieur = rostral , Ao: AntéOrbitaire; Chy1: CératoHyal 1 ou antérieur, Chy2: CératoHyal 2 ou postérieur ou Epihyal, Cl: Cleithrum, Co: Coronoïde; D: Dentaire, DD: collection D. Delsate, Do: Diamètre de l'Orbite, Dpt: DermoPtérotique, Dsph: DermoSphénotique, Dspl: DentaloSplénial, DW: collection Daniel Watrinelle (Pétange), dr: droit, d: dorsal; Ext: ExtraScapulaire, Eth: Ethmoïde; Fr: Frontal; g: gauche; H: Hauteur, Hc: Hauteur conservée, Hmax: Hauteur maximale, Hyom: HyoMandibulaire; Idn: Incurvation dorsale nécrotique; Ifo: InfraOrbitaire, Ifo3d: ifo3 dorsal, Iop: InterOperculaire, IRSNB: Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles); L: Longueur, Lc: Longueur conservée, Ls: Longueur standard, Lt: Longueur totale, lt: lépidotriche; MF: collection Marc Frieden (Sandweiler), Mnd: Mandibule, Mx: Maxillaire; Na: Nasal, Nan: nageoire anale, Ncaud: nageoire caudale, Ndors: nageoire dorsale, Npec: nageoire pectorale, Npel: Nageoire pelvienne, ns: neurapophyse; Op: Operculaire, Orb: Orbite; P ou Pa: Pariétal, pcm: pores du canal sensoriel mandibulaire; Pmx: PréMaxillaire, Pop: PréOperculaire, Postérieur = caudal, Pspi: Postspiraculaire, Pt: PostTemporal (= SupraScapulaire); Qu: Carré; Rbst: rayons branchiostèges, RH: collection Roby Haas (Kayl), Rpo: Région préOrbitaire; Sbo: SubOrbitaire, Sca-Co: Scapulo-coracoïde, Scl: SupraCleithral, SMNS: Stuttgarter Museum für Naturkunde, Smx: SupraMaxillaire, So: SupraOrbitaire, Sop: SousOperculaire; TU: collection M.n.h.n. Luxembourg

1 Systématique

En supplément aux références du texte, les ouvrages consultés sont, pour l'anatomie: Woodward 1888 à 1898, Rayner 1948, Lehman 1966, Patterson 1973, 1975, 1977, Rojo 1991; pour la systématique: Carroll 1988, Nybelin 1966, Benton 1993, Stiassny *et al.* 1996.

Vertebrata
Gnathostoma
Osteichthyens
Actinopterygii
Neopterygii
Teleostei
Pholidophoriformes = Pholidophoroidea
Pholidophoridae Woodward 1890

Genre type: *Pholidophorus* Agassiz 1832

Description: voir Nybelin 1966, complété par Patterson 1968 pour la région caudale et Zambelli 1975 et suivantes pour la région rostro-pariéto-antéorbitaire.

Ce genre est manifestement hétérogène, fourre-tout pour de nombreux petits «pré-téléostéens» dont les caractères divergent parfois fortement.

Espèce type: *Pholidophorus bechei* Agassiz 1837

L'anatomie détaillée de la région rostro-pariéto-antéorbitaire n'est pas suffisamment conservée pour placer définitivement la nouvelle espèce luxembourgeoise au sein de la sous-famille Pholidophorinae Zambelli (voir discussion 3.4). Par ailleurs, une meilleure connaissance des Pholidophoridae du Lias est indispensable avant de créer un genre nouveau. Je conserverai provisoirement ici l'attribution au genre *Pholidophorus*. Par commodité, le point d'interrogation ne sera pas répété dans le texte.

?*Pholidophorus friedeni* nov. sp.

1.1 Synonymie

«*Pholidophorus* nov. sp.» Delsate 1999 (description préliminaire).

1.2 Derivatio nominis

Cette espèce est dédiée à Mr Marc Frieden (Sandweiler), qui depuis l'âge de 13 ans et pendant une vingtaine d'années a fouillé méthodiquement le talus du chemin de fer CFL à Schouweiler, sous les conseils de feu Mr Heuertz, conservateur du Mnhn.L, et qui a offert l'holotype MF17A (TU988A) et le paratype MF17B (TU988B) au Mnhn Luxembourg.

1.3 Matériel

Holotype: MF17A (TU988A): argilites papyracées, Schouweiler.

Autre matériel: MF16, MF17B (TU988B): argilites papyracées, Schouweiler.

«Paratopotypes»: DW13: Bascharage (Luxguard, Ouest de Schouweiler); DDRH17: Zolver (Sud de Schouweiler); chacun dans un nodule calcaire.

1.4 Stratum typicum

Schistes bitumineux (argilites papyracées) ou Schistes cartons, Zone à Falcifer.

1.5 Locus typicus

Schouweiler, Grand Duché de Luxembourg.

1.6 Diagnose générique

L'espèce est attribuée au genre *Pholidophorus* en attendant une redéfinition précise des genres liasiques de Pholidophoridae.

1.7 Diagnose spécifique

Pholidophorus friedeni diffère des Pholidophoridae connus par l'association de caractère suivants. Ls 70-75 mm, Lt 75-80 mm, Lcrâne/Ls = 31.5 +/- 3 %. Préoperculaire sans expansion importante ni de son bord antérieur ni de son bord postérieur, mais avec un léger bombement du bord antérieur sous la jonction entre la branche dorsale et

la branche ventrale plus large, canal du préoperculaire à pratiquement mi-distance des bords de la plaque, générant au moins 9 canalicules brefs. Il y a deux supraorbitaires, les plaques jugales sont relativement allongées, il y a 5 infraorbitaires, avec un infraorbitaire 3 étendu et des infraorbitaires 4 & 5 brefs; caractère non certain: possibilité de suborbitaires surnuméraires: un ou 2 suborbitaires principaux, avec (?) petits suborbitaires postérieurs superposés, et un petit suborbitaire dorsal. Squelette axial formé de chordacentra monospondyles en anneaux. Nageoire dorsale très légèrement en recul par rapport aux pelviennes, nettement en avance de l'anale. Les longueurs axiales des nageoires sont voisines de 10 mm. Ecailles relativement épaisses à ganoïne, dont le bord postérieur peut être incisé par 1 à 7 denticules.

2 Descriptions

2.1 *Pholidophorus friedeni* sp. nov.

2.1.1 MF17

MF17 est une plaque de "schiste carton" de Schouweiler présentant deux individus en contact, MF17A et MF17B.



Fig. 1: MF17a et MF17b: Holotype et Paratype, *Pholidophorus friedeni*, Schouweiler, Toarcien inférieur.

2.1.1.1 MF17A

Il s'agit d'une face latérale gauche, dont manque la Ncaud: L non mesurable, Lc: 60 mm. Le rapport Rpo/Do n'est pas mesurable, car l'Orb est mal conservée. Hmax corps: 22 mm, au niveau du tronc antérieur rétropectoral. La Lcrâne est de 21 mm, du museau (Mx) au bord postérieur du Cl, ou 23 mm du museau (Dspl) au bord postérieur du Cl.

La mandibule est perforée d'une ligne de pores du canal sensoriel. Une côte marque probablement la limite entre D et Spl fusionnés, la partie postérieure de la mandibule est occupée par l'Ang, la partie dorsale du Dspl est masquée par le Mx; le Mx est orné de stries longitudinales, il ne porte pas de dents, mais des tubules parallèles du bord ventral sont visibles à fort grossissement, comme chez *Leptolepis normandica* du Toarcien grand-ducal (Delsate 1997), il est surmonté du Smx2 (le Smx1 n'est pas conservé sur ce spécimen). L'Orb est limitée antérieurement par une plaque Ao, reposant sur le Mx, puis un possible Na. Le bord dorsal de l'Orb est limité par 2 So contigus, et le bord postéro-dorsal par le Dsph, plaque triangulaire avec 3 orifices sensoriels visibles. L'Ifo3 est une large plaque subtrapézoïdale, avec pointe rostrale; son bord antérieur est parcouru par le canal sensoriel infraorbital, dont 3 canalicules brefs sont visibles. L'angle antéro-dorsal du Ifo3 est constitué d'une petite plaque également parcourue par le canal, petit Ifo3 dorsal (voir Zambelli 1978: 112). Le canal se poursuit dans une plaque plus dorsale, Ifo4 (ou éventuel second petit Ifo3 dorsal ?), puis dans un Ifo5, auquel fait suite une plaque sans canal visible, possible fragment ventral du Dsph. Caudalement à ces plaques, et dorsalement au Ifo3, le Sbo est simple ou double: 2 plaques rectangulaires séparées par un intervalle représentant soit un trait de fracture soit une division anatomique réelle. Trois petits Sbo accessoires superposés jouxtent le bord antérieur et supérieur de l'Op. Un Sbo accessoire triangulaire est également superposé dorsalement au Sbo. Il est malheureusement extrêmement difficile de se prononcer sur l'individualité réelle de ces plaques de la zone Sbo: ne sont-elles que des fragments d'une seule plaque, ou une simple variante anatomique ? Une petite plaque circulaire, placée entre Dsph et Sbo dorsal, est peut-être un Spiraculaire. Le Pop est bien visible, sa branche dorsale n'est pas entièrement conservée. A la jonction des 2 branches, le bord antérieur du Pop présente une angulation, surmontant un bombement dû à la largeur plus importante de la branche ventrale par rapport à la dorsale. Cette

angulation loge le bord postérieur du large Ifo3. Le canal du Pop est à égale distance des bords antérieur et postérieur. Cinq orifices des canalicules secondaires du Pop sont visibles, proches du bord postérieur de la branche ventrale. L'Op est un quadrilatère quelconque, en forme de bouclier, tendant à la forme pentagonale par angulation de son bord dorsal. La jonction entre son bord postérieur et le Sop est fortement oblique. Le Sop est formé d'une portion antérieure avec « crochet » antéro-dorsal inséré entre Pop et Op, un angle ventral, et une lame postérieure très oblique postéro-dorsalement. L'Iop est décalé antéro-dorsalement, déplacé sous le Pop. Le Cl longe le bord postérieur du Sop. Postérieurement à l'Ang, ventralement à la portion conservée du Pop, existe un fragment triangulaire, portion antérieure probable du Iop. Plus d'une douzaine de Rbst sont présents.

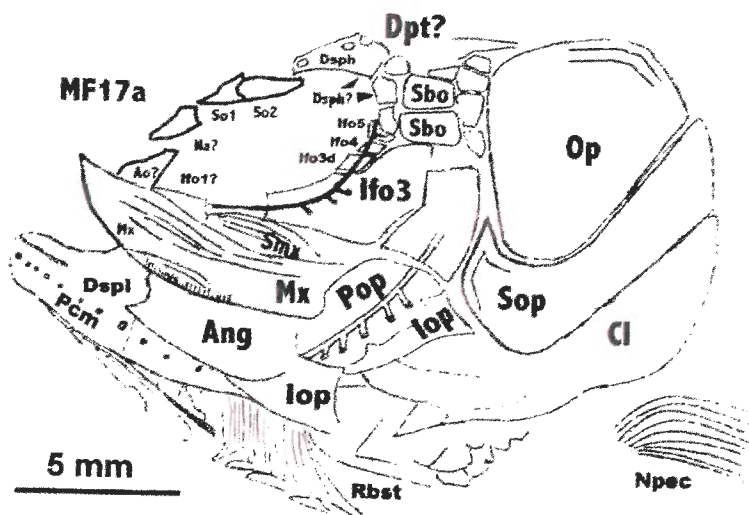


Fig. 2: MF17a: crâne de *Pholidophorus friedeni*, holotype, Schouweiler, Toarcien inférieur.

Un total de 34 colonnes d'écailles est conservé. Chaque colonne d'écailles en zone pectorale et rétro-pectorale compte 17 à 18 écailles, en zone pelvienne et rétro-pelvienne 13 à 14 écailles, et 14 en zone caudale. Les écailles sont couvertes de ganoïne, leur bord postérieur est incisé de 0 à 6 crénelures.

La Npec s'implante au niveau de la première colonne d'écailles, son point le plus antérieur est situé à 20 mm du point le plus antérieur du Mx. La Npelv s'insère au niveau de la 16^{ème} ou 17^{ème} colonne d'écailles post-cleithrales, son point le plus antérieur est situé à 18 mm du point le plus antérieur de la Npec, soit à 38 mm du point le plus antérieur du Mx. La seconde Npelv est engluée sous une masse de pyrite. Les Nan et Ncaud ne sont pas visibles, vu l'amputation de la partie postérieure du tronc. Quelques rayons de la Ndors sont conservés, mais il n'est pas possible de déterminer le niveau précis d'implantation. Des fulcres ne sont pas observables sur la Npec et les Npelv de ce spécimen.

La partie exposée des écailles est losangique en zone dorsale antérieure (2 mm x 1 mm, 1.5 x 1.5 mm), dorsale postérieure (1.5 x 1.5 mm), ventrale postérieure (1.5 x 1 mm); elle est rectangulaire en zone médiane antérieure (3 mm x 1 mm, 3 mm x 1.1 mm) et postérieure (2 mm x 1.5 mm). Une écaille faitière isolée en zone dorsale précaudale est pentagonale, étirée antéro-postérieurement (1.2 mm x 3 mm).

2.1.1.2 MF17B

Spécimen complet, exposant la face latérale droite. La L est de 73 mm, du museau à la dernière écaille dorsale du lobe supérieur de la Ncaud (L = 70 mm si mesurée sur l'axe longitudinal de la chorde), 1.5 mm s'y ajoute si l'on compte les Lt caudaux. La Hmax corps atteint 26 mm, derrière la Npec. Le Do est de 4 mm; le Rpo est de 4.5 mm. La L crâne (du point antérieur du Mx légèrement amputé au bord postérieur du Cl) est de 20 mm. La L corps (du Cl au point médian de la Ncaud, dans l'axe de la chorde) est de 49 mm, (+ 2 mm si on mesure jusqu'au point dorsal du lobe supérieur de la Ncaud, - 2 mm si on mesure jusqu'au point ventral du lobe inférieur de la Ncaud).

L'aire Sbo est réduite à des fragments épars, la large aire postérieure du Ifo3 est bien conservée. Le Smx1 est petit, reposant sur la concavité dorsale du Mx, et sous la pointe antérieure du Smx2. Le Pop est bien conservé, avec canal à mi-distance des bords, générant des canalicules postérieurs obliques brefs, dont 4 sont conservés, et 2 évoqués plus ventralement par leur foramen. Le bombement du bord antérieur du Pop loge l'angle postéro-ventral du Ifo3. L'Op et le Sop sont de morphologie semblable à MF17A, mais déplacés obliquement. L'Iop est un triangle net, dans le prolongement antéro-ventral du Sop, il longe le bord antérieur du Pop jusque très rostralement. Le Fr semble bref et trapu, il

ne dépasse pas rostralement le bord antérieur de l'Orb. Le CI est bien conservé.

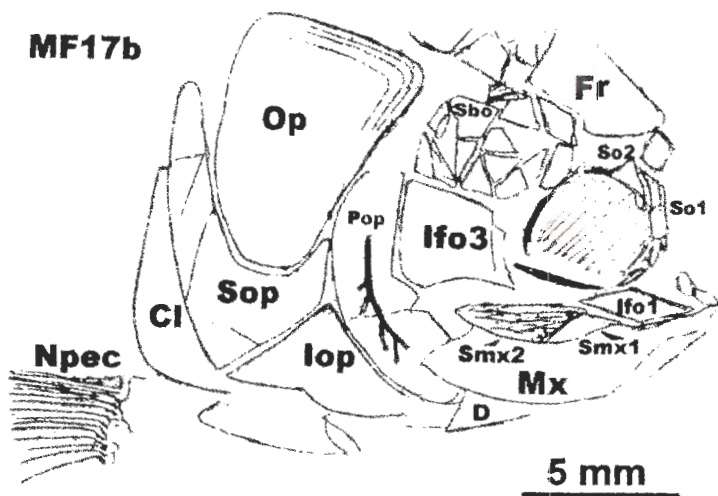


Fig. 3: MF17b: crâne de *Pholidophorus friedeni*, paratype, Schouweiler, Toarcien inférieur.

On dénombre, sur la ligne médiane entre le bord postérieur du CI et la Ncaud, 42 à 44 colonnes d'écailles obliques postéro-ventralement. Chaque colonne compte 17 écailles en zone pectorale, 17 à 18 en zone pelvienne, 11 à 12 au niveau de la Nan, 10 à 11 en zone précaudale. Les écailles sont rectangulaires; les processus dorsaux destinés à se loger dans le renflement du bord ventral de la face interne de l'écaille supérieure (structures «pegs & sockets») sont visibles surtout en zone antérieure du tronc, entre Npec et Npelv, sur et autour de la corde. Elles sont plus losangiques en zones dorsale, abdominale et post-anale. Le bord postérieur des écailles est incisé de 0, 2, 3, 4, 5 ou 6 denticules.

La Npec compte environ 20 rayons segmentés distalement et s'implante au niveau de la 1^{ère} colonne d'écailles (à 20 mm du point antérieur du museau). La distance entre le point antérieur de la Npec et le point antérieur de la Npelv est de 16 mm. Des fulcres ne sont pas observables sur la Npec. Les Npelv s'implantent à la 12^{ème} ou 13^{ème} colonne

d'écailles post-cleithrales (à 36 mm du point antérieur du museau). La distance entre le point antérieur de la Npelv et le point antérieur de la Nan est de 14 à 15 mm. Des fulcres fins et brefs ornent le bord dorsal de la Npelv. La Nan s'insère une dizaine de colonnes d'écailles derrière la Npelv (à 50 mm du point antérieur du museau) soit à la 22^{ème} colonne d'écailles post-cleithrales. La Nan est large de 10 mm, et a conservé 9 rayons; elle s'implante 14 mm derrière le point le plus antérieur des Npelv. De très fins et brefs fulcres ornent le bord ventral de la Nan. La base de la Ndors est longue de 10 mm, elle s'implante à la 22^{ème} colonne d'écailles, comme la Nan, mais à 10 mm devant le début de cette dernière, vu l'obliquité des colonnes. La Ndors s'implante à 20 mm derrière le point antérieur de la Npec, (à 39 mm du point le plus antérieur du museau), à 4 mm derrière les Npelv. Des fulcres fins et brefs ornent la zone dorsale de la Ndors. La base ventrale de la Ncaud débute après la 40^{ème} colonne d'écailles, à 67 mm du point le plus antérieur du museau. Les L axiales des nageoires paires et impaires sont similaires, environ 10 mm.

La portion exposée des écailles est losangique en zone dorsale antérieure (1.5 x 1.5 mm), dorsale postérieure (1.2 x 1.2 mm), ventrale antérieure (1.1 x 1.1 mm), ventrale postérieure (1.1 x 1.1 mm), caudale (1.1 x 1.1 mm); elle est rectangulaire en zone médiane antérieure (des rangées sus-chordales aux rangées sous-chordales: 2 mm x 1 mm, 2 mm x 1 mm, 3 mm x 1 mm, 2 mm x 1 mm, 2 mm x 1 mm) à postérieure (1.8 mm x 1.2 mm).

NB: sur la même plaque, un crâne en vue ventrale (MF17C) appartient peut-être à la même espèce, évoquant néanmoins aussi *Leptolepis*: différencier un neurocrâne ventral de Pholidophoridae de celui d'un *Leptolepis* n'est pas aisé (voir Patterson 1975: 379-391). Les basioccipital, prootiques, ptérotiques et ptérosphénoïdes sont reconnus. Ce neurocrâne sera décrit ultérieurement, si son appartenance à *P. friedeni* se confirme.

2.1.2 MF16

Il s'agit de la face latérale gauche, de Lt environ 80 mm de l'extrémité antérieure de la tête aux derniers Lt caudaux conservés, Hmax observée: 18 mm.

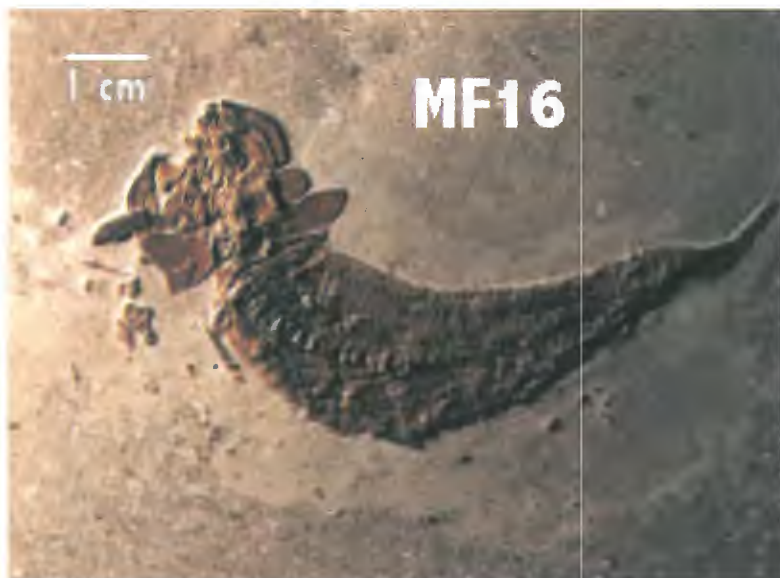


Fig. 4: MF16, *Pholidophorus friedeni*, Schouweiler, Toarcien inférieur.

La tête est exposée en vue ventrale, le corps en vue ventrale oblique. Le Smx2 est orné de stries. Aucune dent n'est observable. Le Pop droit est déplacé, il est conservé sauf sa partie postérieure, rognée; 11 mm de Hc et 2.5 mm de L antéro-postérieure conservée. Sous la jonction des parties dorsales et ventrales, le bord antérieur montre un bombement (voir MF17A, MF17B, MF16, DDHR17, DW13). Le nombre de canalicules secondaires du Pop est de 9 au moins. Les Op sont exposés en vue interne, avec leur fosse hyomandibulaire bien visible. Un Hyom fragmentaire, cruciforme, est conservé, de L antéro-postérieure = 2.5 mm. Plusieurs cérato-branchiaux sont visibles.

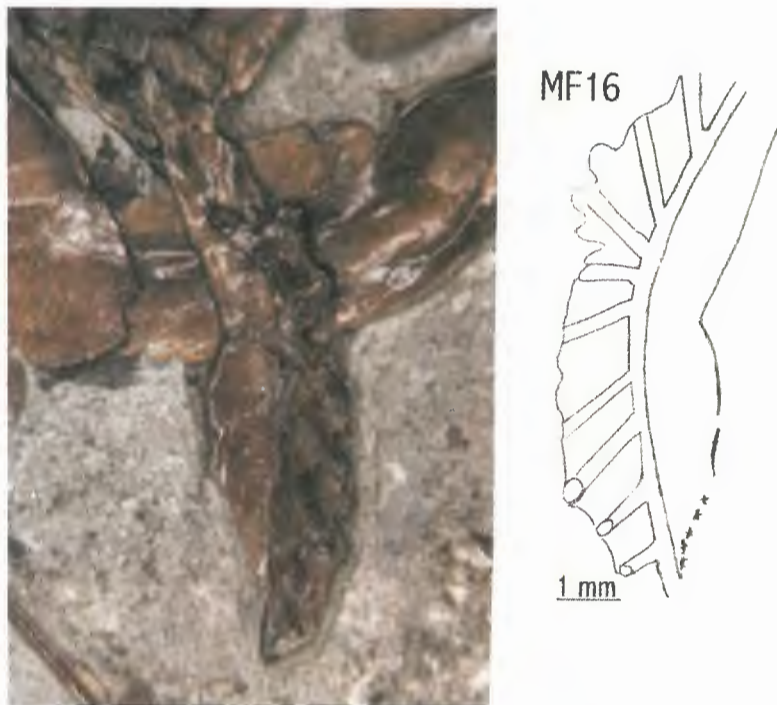


Fig. 5 a & b: MF16: préoperculaire fragmentaire de MF16, *Pholidophorus friedeni*, paratype, Schouweiler, Toarcien inférieur.

La zone entre le crâne et les pelviennes présente au moins 16 écailles sur sa hauteur, alors que 8 écailles par colonne se comptent en zone précaudale. Les écailles sont couvertes de ganoïne lisse et se recouvrent en tuiles, avec 0 à 5 denticules postérieurs. En zone post-cleithrale, les écailles sont rectangulaires, plus hautes que larges (3 x 2 mm), et possèdent déjà 5 denticules bien visibles. Plus on s'éloigne postérieurement, plus les écailles deviennent losangiques, avec 3 denticules, puis 2 denticules postérieurs.

Les Npec manquent. Il ne persiste rien de la Ndors. Les 2 Npelv, comptant une dizaine de rayons, s'implantent à 20-21 mm du Cl, à partir de la 17-18^{ème} colonne d'écailles. Deux fulcres basiliaires brefs ornent la base antérieure de la Npelv droite, ils ne sont pas visibles sur la gauche. La Nan s'implante 16 mm caudalement après le point le plus antérieur des Npelv, soit 35 mm ou 30-31 colonnes d'écailles après le Cl. Elle

compte plus de 8 rayons accolés. Les fulcres ne sont pas observables, les rayons étant pincés et accolés. La Ncaud est partiellement conservée, sa base ventrale s'implante au niveau de la 49^{ème} colonne d'écaillés, comptées depuis le bord postérieur du crâne. La Ncaud compte environ 11 rayons de 2 mm, segmentés distalement en lt d'1 mm; son lobe dorsal montre de brefs fulcres basilaires.

Neuf anneaux vertébraux écrasés sont conservés en zone antérieure du corps.

2.1.3 DW13 et son empreinte DD-DW13

Spécimen subcomplet: Npec et Npelv manquent. La Ls est de 75 mm. La Hmax est de 25 mm, en zone rétropectorale. La Lt est de 79 mm (du museau jusqu'aux derniers rayons conservés du lobe dorsal de la Ncaud). La L tête, incluant les Cl, est de 26 à 27 mm.

Le Do est de 6 mm, l'anneau scléral est conservé surtout en zone antérodorsale. La Rpo mesure environ 6 mm. Le Fr est lisse et s'étend jusqu'au-dessus du Sbo. On ne distingue pas de Pa (fusionné au Fr ?). Derrière ce «Fr-Pa», dorsalement à l'Op: une structure triangulaire effilée étroite, de 2 mm, l'Ext, puis une structure triangulaire plus longue, d'environ 4 mm: le Pt. En outre: résidus de 2 So, résidus de Mx et des Smx, indiscernables mais ornés de stries longitudinales. Sous les résidus de Mx ou Smx, une structure s'identifie éventuellement avec un Chy; sous lui, en avant, des résidus de mandibule. Derrière, des fragments de 4 ou 5 lames branchiostèges, jusque sous la pointe antérieure de l'Iop. Un fragment rectangulaire d'Ifo3, de 3 mm de L antéro-postérieure pour 4 mm de H dorso-ventrale, est surmonté d'un Sbo quadratique endommagé, laissant voir des structure moulées de l'endocrâne. Le Pop est mal conservé, néanmoins son canal, situé à mi-distance des bords antérieur et postérieur, ainsi que 7 à 8 canalicules brefs et non ramifiés, terminés par un orifice noir, empli de pyrite, sont observables. L'Op est subcarré, très endommagé sauf à sa partie ventrale. Le Sop est subtriangulaire, son bord dorsal se termine par un «crochet» qui s'insère entre le bord inférieur antérieur de l'Op et le Pop. Devant et dessous le Sop, un Iop triangulaire. Une plaque Cl longe le bord postérieur du Sop; débutant derrière le Cl et longeant dorsalement l'extrémité postérieure du Sop puis de l'Op, s'observe une plaque Scl, avec canal sensoriel et orifice. On n'observe apparemment pas de Pspi.



Fig. 6 a & b: DW13: *Pholidophorus friedeni*, Bascharage, Toarcien inférieur, positif et négatif

DW13

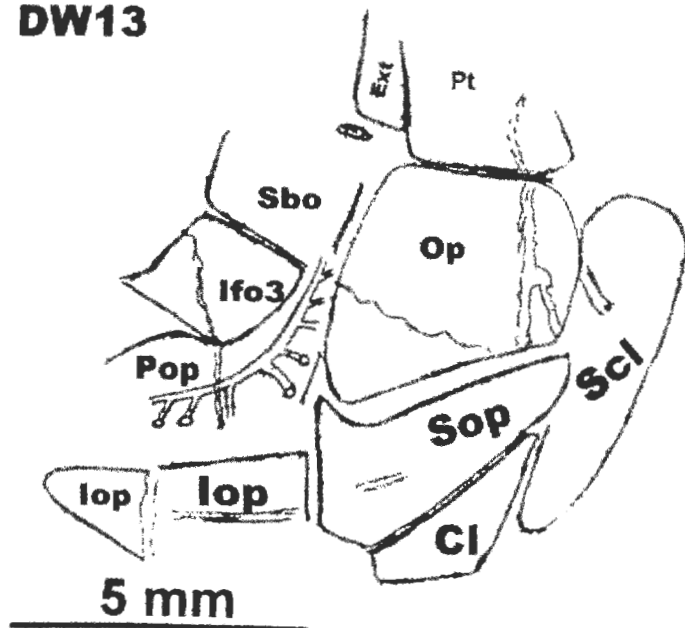


Fig. 7: DW13: région postérieure du crâne de *Pholidophorus friedeni*, paratopotype, Bascharage, Toarcien inférieur.

A partir du bord postérieur du Cl et jusqu'aux rayons de la Ncaud, se comptent environ 40 colonnes d'écailles. Les écailles mesurent de 1.5 à 2.5 x 1 à 1.5 mm. Elles sont couvertes de ganoïne lisse transparente, sous laquelle de très fins rayons en peigne sont visibles. Les colonnes sont de plus en plus obliques vers l'arrière du corps. Les colonnes situées derrière le Cl comptent environ 20 écailles, celles précédant le lobe caudal en comptent une dizaine. Les écailles post-cleithrales, les écailles des 2 rangées au-dessus et des 2 rangées au-dessous du relief de la colonne, de même que celles de la zone abdominale, sont plus élevées, rectangulaires. Plus caudalement, en zone dorsale au-dessus du relief de la colonne, et près du lobe caudal, les écailles sont plus losangiques. Le bord postérieur des écailles est fortement endommagé, et uniquement 4 écailles (de part et d'autre d'une fracture sur le spécimen) montrent 3 à 4 denticules postérieurs. Sous une couche transparente, sont visibles de fins radii parallèles, en peigne.

Les Npec et Npelv ne sont pas conservées. La Ndors présente 7 à 8 rayons, sur une largeur de 7 à 8 mm d'implantation, elle débute vers la 18^{ème} colonne d'écailles. Quelques fulcres de longueur croissante sont visibles au pied de sa base antérieure. La distance entre le bord postérieur du Cl et le point le plus antérieur de la Ndors est de 20 mm, soit à environ 45 mm derrière le point antérieur du museau. La distance entre le bord postérieur du Cl et le point le plus antérieur de la Nan est de 27 mm (= à 54 mm du point antérieur conservé du museau). La Nan présente 7 à 8 rayons conservés, et débute à la 22^{ème} ou 23^{ème} colonne d'écailles post-cleithrales. Quelques fulcres de L croissante ornent son bord antérieur. La H du pédoncule caudal est de 8 mm. Le pédoncule caudal est asymétrique, les écailles dorsales étant plus reculées que les ventrales. Derrière les dernières écailles, une vingtaine de rayons est dénombrable, dont les 4 rayons les plus dorsaux sont segmentés en fragments longs de 0.8 mm, cette segmentation n'étant pas observable plus ventralement, par défaut de conservation.

Il n'y a pas de corps vertébral visible.

2.1.4 DDRH17

La Lc est de 75 mm environ, la Hmax est de 28 mm.



Fig. 8: *Pholidophorus friedeni* DDRH17, nodule calcaire lenticulaire de Zolver

Le Do est de 5,5 mm. La Rpo conservée mesure 5 mm. La région crânienne présente un moulage de calcite. Le crâne, incluant les Cl, mesure 24 mm. Le large Ifo3 partiellement conservé repose sur le bombement antérieur de la branche ventrale du Pop. Un Ifo2 fragmentaire longe le bord inférieur de l'Orb. Il contacte ventralement le Smx2 orné de stries longitudinales. Le Mx et et le Smx1 ne sont pas conservés. La Mnd expose les zones Dspl et Ang. Aucune dent n'est visible. Devant l'Orb, une plaque triangulaire est probablement l'Ao. La branche dorsale et la branche ventrale du Pop forment un angle d'environ 120°. Le canal sensoriel se situe à égale distance des bords antérieur et postérieur. Le bord antérieur de la branche ventrale présente un bombement antérieur (cfr DW13), sous sa jonction avec la branche dorsale. Le canal sur la branche ventrale produit 5 canalicules brefs, terminés par un foramen ponctué de pyrite. Un des canalicules semble légèrement coudé vers le haut et l'arrière. Les canalicules de la branche dorsale sont à peine devinés, mal conservés. Le total des canalicules devait s'approcher de 8 ou 9. L'Op a la forme d'un bouclier, le Sop possède une portion antérieure étroite, avec apophyse antéro-dorsale en crochet et avec bord antérieur droit, et une portion postérieure à bord caudal convexe; l'lop se trouve dans l'axe oblique du Sop (cfr DW13), il atteint rostralement l'Ang, sous le Pop. La zone exposée de la suture interfrontale présente 3 lobules; la Lc du Fr est de 8 mm, le Pa est bref (L = 3 mm). Un résidu d'Ext est conservé. Les plaques sont en ganoïne lisse, sans tubercule.

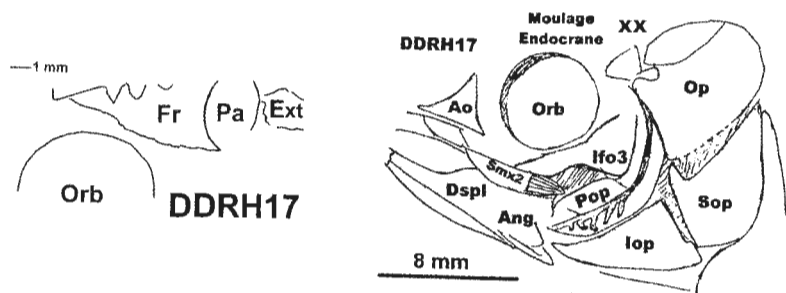


Fig. 9 a & b: DDRH17: toit crânien partiel et crâne de *Pholidophorus friedeni*, paratopotype, Zolver, Toarcien inférieur.

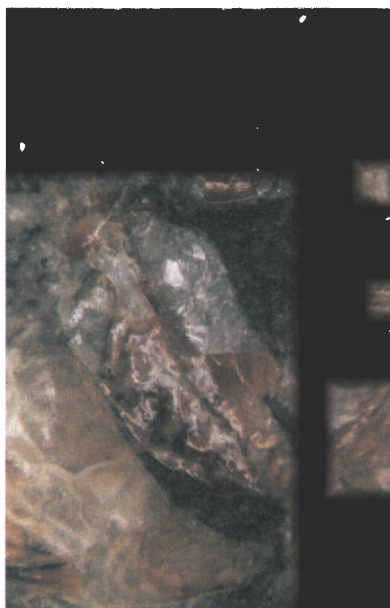


Fig. 10: Préoperculaire de DDRH17, *Pholidophorus friedeni*

La distance entre les points antérieurs de la Npec et de la Npelv est de 18 mm. La Npelv s'implante à partir de la 11^{ème} colonne d'écailles post-cleithrales, elle présente environ 15 rayons. La distance entre les points antérieurs de la Npelv et de la Nan est de 14 mm. La Nan s'implante à partir de la 22^{ème} colonne, elle a conservé 11 ou 12 rayons. La distance entre les points antérieurs de la Npelv et de la Ndors est de 2 mm: la Ndors s'implante derrière l'insertion de la Npelv, et est donc située entre la Npelv et la Nan. La Ndors s'implante à partir de la 19^{ème} colonne, et présente 12 rayons visibles sur 10 mm d'insertion. Les nageoires sont trop mal conservées pour observer des fulcres. Les It se segmentent distalement, d'abord transversalement, puis longitudinalement.

La chorde en diagenèse de calcite est entourée d'anneaux vertébraux ossifiés complets, 5 à 6 par 5 mm; chaque anneau porte une arche hémale et une neurale, prolongées par une épine; il n'y a donc pas de precentrum, postcentrum à arcualia, ni d'intercalaire.

40 colonnes d'écailles se comptent depuis le bord postérieur du Cl jusqu'aux premiers rayons de la Ncaud. Les colonnes situées derrière le Cl et devant la Npec comptent 20 écailles. Les colonnes situées entre la Npelv et la Ndors comptent 14 écailles. Les écailles situées dessus et

dessous la colonne sont rectangulaires, elles sont losangiques vers le bord dorsal. Les écailles sont lisses, à stries de croissance internes visibles. De nombreuses écailles montrent de 3 à 5 denticules postérieurs. Le bord postérieur des écailles est souvent endommagé, ne permettant pas de compter ces denticulations sur toutes les zones du corps

2.2 *Pholidophorus* cfr *friedeni*

Ces spécimens sont rapprochés de *P. friedeni* mais le Pop très caractéristique manque:

2.2.1 TU763

Ce spécimen provient des argilites papyracées de TDK Bascharage. Il s'agit d'une face latérale gauche, de Lc 51 mm de l'extrémité antérieure de la bouche à la mi-corps préservée. H: 26 mm.

Dimensions de l'Orb: 7 x 5 mm. Un Smx est conservé, ainsi qu'un fragment de Psp barrant le bord ventro-caudal de l'Orb. Sont reconnues les plaques Ao avec canal, Ifo1 avec canal, fragment d'Ifo2 dessus le Smx, un So ovoïde, le Dsph, ainsi que des résidus d'Ifo3 avec canal, et de Sbo; le Pop et les Op - Sop ne sont pas conservés. La Mnd est assez bien préservée, avec Dspl et Ang élevé caudalement. Le bord postérieur de l'Ang porte une facette pour le condyle du Qu partiellement conservé, (condyle, collum et une partie de l'aile). Aucune dent n'est visible, mais le bord ventral d'un fragment de Mx montre des tubules en peigne. Le toit crânien montre le Fr incomplet, dont 10 mm sont conservés, coiffant So et Orb, un Pa bref, de L visible 1.5 mm, reposant sur un fragment de Dpt, puis postérieurement, Ext et Pt.

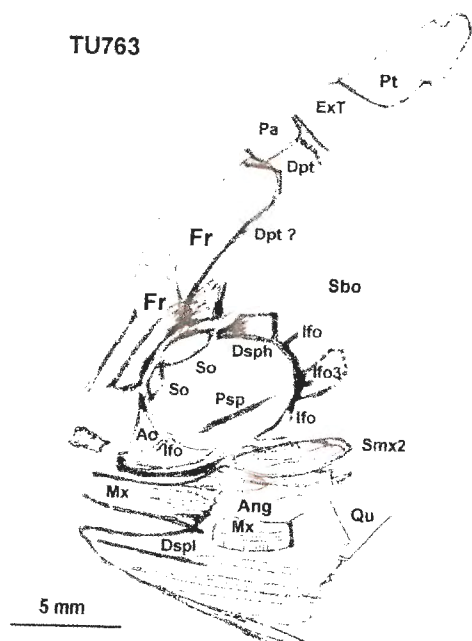


Fig. 11: TU763:
crâne de
Pholidophorus cfr
friedeni,
Bascharage,
Toarcien inférieur.

Les écailles sont losangiques, rectangulaires ou carrées, brillantes lisses (ganoïne transparente), recouvrantes, d'environ 2 mm d'axe, avec 0-3-5 crénelures postérieures sur quelques écailles bien conservées, vers la mi-corps.

La Npec a conservé environ 13 rayons, de L = environ 10 mm.

Des centra cylindriques en anneau complet sont visibles dans la zone antérieure et médiane du corps.

2.2.2 MF07

Ce spécimen de Schouweiler est réduit au corps sans crâne ni queue. La Lc est de 45 mm, et la Hmax de 17 mm. Il présente une Idn de 130°.

Le relief du squelette axial antérieur et médian est visible, l'écaillure étant écartée à ce niveau. En zone postérieure, la colonne est sous l'écaillure, non apparente. Elle réapparaît en zone précaudale, environ

10 mm de colonne formant un angle de 120° avec la partie plus antérieure. Malheureusement la conservation a mal respecté la structure des centra vertébraux, souvent écrasés par compaction et réduits à des segments d'anneaux. En zone antéro-médiane s'observent 10 anneaux vertébraux sur 12 mm. En zone antérieure et médiane, les anneaux vertébraux sont longés par des épines. Une première génération d'épines quitte obliquement les anneaux; ces épines sont obliquement croisées par une seconde génération d'épines. En zone plus caudale, les anneaux vertébraux sont légèrement recouverts dorsalement par l'apophyse neurale, triangulaire, et ventralement par l'apophyse hémale, triangulaire, chaque apophyse se poursuivant par une fine épine.

La Npec droite a conservé 6 rayons.

Un Chy de 7 x 3 mm est isolé, sous le corps.



Fig. 12: Cératohyal antérieur de MF07

Les écailles sont ganoïdes, lisses, rectangulaires, carrées, ou losangiques simples, avec 0 à 5 denticules, et parfois processus dorsal visible. La zone postérieure du corps surmonte une quarantaine d'écailles disséminées.

Huit rayons, apparemment de la Npelv droite, sont visibles entre le Chy et le corps.

2.3 Caractéristiques et éléments diagnostiques retenus

Malgré leur état de conservation déficient, ces spécimens se complètent et forment un groupe homogène.

2.3.1 Biométrie

La Ls observée varie de 70 à 75 mm. La Lt, du museau jusqu'aux derniers rayons conservés du lobe dorsal de la caudale, est de 75 à 80 mm. La L de la tête au bord postérieur du Cl est de 20 à 27 mm, avec un rapport L crâne/Ls de 28.5 % à 35%. La Hmax est de 17 à 28 mm en zone antérieure rétropectorale. Rapport Rpo/Do voisin de 1.1.

2.3.2 Crâne

Le Do mesure 4 à 7 mm, un anneau scléral est présent. Deux So sont présents. La Rpo mesure de 4.5 mm à 6 mm. Absence de séparation nette D/Spl; 2 Smx striés longitudinalement, le Smx1 étant très petit (MF17B). Très probablement 5 Ifo, dont l'Ifo3 est très développé, monobloc ou présentant parfois un petit Ifo3 dorsal (MF17A). Chez MF17A, deux Sbo allongés rostro-caudalement, superposés, forment ensemble un carré; le plus dorsal de ces Sbo (ou fragments de Sbo) est 1° suivi postérieurement d'au moins 2 petits Sbo surnuméraires, superposés verticalement, jouxtant le bord antérieur et supérieur du Pop et 2° surmonté d'un Sbo accessoire; à moins qu'un trait de fracture sépare deux portions principales et divers fragments d'un seul Sbo, ceci étant difficilement distingué. Aucune dent n'est visible, mais des tubules très fins ornent le bord ventral du Mx. La branche ventrale du Pop, plus large que la dorsale, débute par une convexité ou bombement du bord antérieur, sous sa jonction avec la branche dorsale. Le canal sensoriel du Pop est situé à égale distance entre les bords antérieur et postérieur, et porte au moins 9 canalicules droits et brefs non ramifiés, terminés par un foramen. Il arrive qu'un canalicule soit légèrement coudé vers le haut et l'arrière; la branche dorsale du Pop ne semble pas plus brève que la ventrale. La Hc du Pop mesure atteint 11 mm. La branche dorsale et la branche ventrale forment un angle d'environ 120°. L'Op est un quadrilatère en forme de bouclier, parfois pentagonal. La jonction Op - Sop est oblique. L'angle antéro-dorsal du Sop est un «crochet» inséré entre le bord inférieur antérieur de l'Op et le Pop, le bord antérieur est droit; à cette portion antérieure fait suite une plus longue lame, soit triangulaire à bord postéro-dorsal convexe (MF17B, DW13, DDRH17), ou subrectangulaire (MF17A). Antéro-ventralement au Sop, un Iop triangulaire large se prolonge pratiquement jusqu'au niveau du centre de l'Orb. Une plaque Cleithrale longe le bord postérieur du Sop; débutant derrière le Cl et longeant dorsalement l'extrémité postérieure du Sop puis de l'Op, s'observe une plaque Scl, avec pores du canal sensoriel.

On n'observe apparemment pas de Pspi. La suture séparant les Fr montre plusieurs sinuosités en lobules. Malheureusement, la région ethmoïdo-nasale demeure inconnue.

2.3.3 Nageoires

Les Npec, Npelv, Ndors et Nan ont des L axiales similaires, légèrement supérieures à 10 mm.

2.3.3.1 Nageoires paires

a: La Npec présente jusque 13 rayons conservés, d'au moins 10 mm de longueur. Elle s'implante au niveau de la première colonne d'écailles, son point le plus antérieur est situé à 20 mm du point le plus antérieur du Mx. La distance entre le point antérieur de la Npec et le point antérieur de la Npelv est d'environ 16 mm. Des fulcres ne sont pas observables sur nos spécimens.

b: La Npelv s'implante à partir de la 11^{ème} à 18^{ème} colonne d'écailles post-cleithrales (influence des déplacements et de la conservation ?), son point le plus antérieur à environ 36 à 38 mm du point antérieur du museau, ou 20 à 21 mm post cleithral, ou à 16 à 18 mm du point le plus antérieur de la Npec, elle présente environ 15 rayons. Deux fulcres basaux, fins rayons plus brefs, ornent le pied antérieur de la Npelv. La distance entre les points antérieurs de la Npelv et de la Nan est de 14 à 15 mm chez DDRH17. La distance entre les points antérieurs de la Npelv et de la Ndors est de 2 mm chez DDRH17. La distance entre le bord postérieur du CI et le point le plus antérieur de la Nan est de 27 mm (DW13), soit à 54 mm (DW13) du point antérieur conservé du museau.

2.3.3.2 Nageoires impaires

a: La Ndors présente jusque 12 rayons sur une largeur de 7 à 10 mm d'implantation, elle débute vers la 18^{ème} à 22^{ème} colonne d'écailles, comme la Nan, mais à 10 mm devant le début de cette dernière, vu l'obliquité des colonnes. Quelques fulcres de longueur croissante sont visibles au pied de sa base antérieure. La distance entre le bord postérieur du CI et le point le plus antérieur de la Ndors est d'environ 20 mm, soit à environ 45 mm derrière le point antérieur du museau. La Ndors s'implante derrière l'insertion de la Npelv, et est donc située entre la Npelv et la Nan. La Ndors s'implante à environ 20 mm derrière le

point antérieur de la Npec (à 39 mm du point le plus antérieur du museau), à 4 mm derrière les Npelv. Des fulcres fins et brefs ornent la zone dorsale de la Ndors. La distance entre les points antérieurs de la Npec et de la Npelv est de 18 mm.

b: La Nan est large de 10 mm (MF17B), elle présente 7 à 12 rayons conservés et débute à la 22^{ème} colonne d'écailles post-cleithrales (mais 31^{ème} chez MF16: déplacement ?), à environ 50 mm du point antérieur du museau ou 35 mm après le Cl, soit à environ une dizaine de colonnes d'écailles ou 14-16 mm caudalement après le point le plus antérieur des Npelv. Quelques fulcres de longueur croissante ornent le bord antérieur de la Nan, de très fins et brefs fulcres ornent aussi le bord ventral. La H du pédoncule caudal est d'environ 8 mm. Le pédoncule est asymétrique, les écailles dorsales étant plus reculées que les ventrales.

c: Derrière les dernières écailles, se dénombre une vingtaine de rayons de la Ncaud, dont les 4 les plus dorsaux sont segmentés en fragments longs de 0.8 mm, cette segmentation n'étant pas observable plus ventralement, par défaut de conservation. La base ventrale de la Ncaud de MF16 s'implante au niveau de la 40-49^{ème} colonne d'écailles, vers 67 mm du point le plus antérieur du museau. La Ncaud compte environ 11 rayons de 2 mm, segmentés distalement en lt d'1 mm; des fulcres basilaires dorsaux brefs sont observables.

2.3.4 Squelette axial

Le squelette axial est visible sur DDRH17, TU763 et MF07. Observée en zones antérieure, médiane et postérieure, la chorde est entourée d'anneaux vertébraux ossifiés complets, (8 à 12 par 10 mm); il n'y a aucune indication d'intercalaire, ni de precentrum, ni de postcentrum à arcualia (voir Zambelli 1986: 26-27): la monospondylie à chordacentra semble donc établie.

2.3.5 Ecaillure

A partir du bord postérieur du Cl et jusqu'aux premiers rayons de la Ncaud, sur la ligne médiane, se comptent 40 à 44 colonnes de plus en plus obliques postéro-ventralement d'écailles se recouvrant en tuiles. Les colonnes situées derrière le Cl et devant la Npec comptent environ 20 écailles, 16-17 entre Cl et Npelv; 17-18 en zone prépelvienne, 13-14

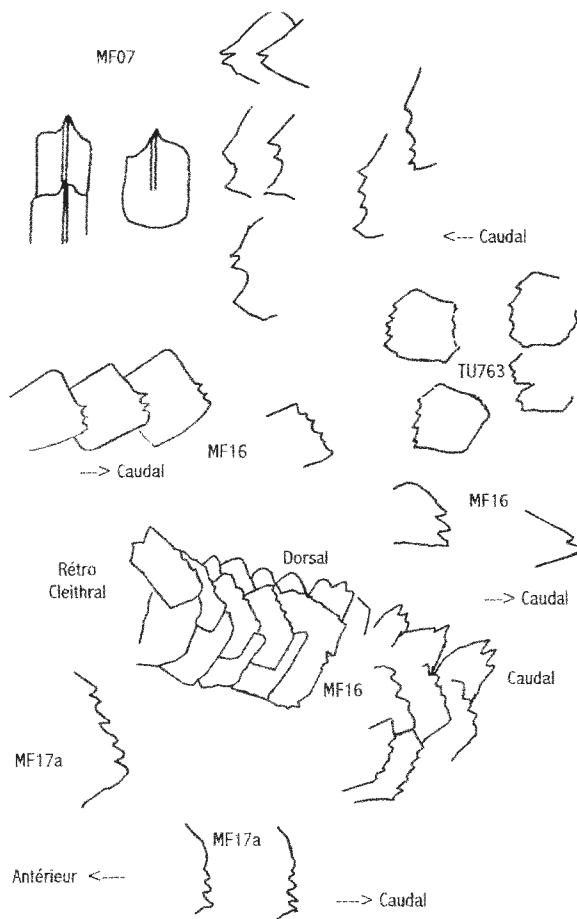


Fig. 13: Écailles lépidostéoïdes, des spécimens MF17a et MF16: *Pholidophorus friedeni* de Schouweiler; MF07, *Pholidophorus* cfr *friedeni* de Schouweiler; TU763, *Pholidophorus* cfr *friedeni*, de Bascharage. Toarcien inférieur.

écailles en zone pelvienne et rétro-pelvienne, 11-12 au niveau de la Nan, 8 à 14 en zone précaudale. Les écailles post-cleithrales, dessus et dessous le relief de la colonne, de même que celles de la zone abdominale, sont rectangulaires; elles sont rectangulaires en zone médiane antérieure (des rangées sus-chordales aux rangées sous-chordales: 2 mm x 1 mm, 2 mm x 1 mm, 3 mm x 1 mm, 2 mm x 1 mm)

à postérieure (2 mm x 1.5 mm, 1.8 mm x 1.2 mm); elles sont losangiques vers le bord dorsal, où leur partie exposée en zone antérieure mesure de 2 mm x 1 mm à 1.5 x 1.5 mm; en zone dorsale plus postérieure, elles mesurent 1.5 à 2 x 1.5 mm, 1.2 x 1.2 mm; en zone ventrale antérieure elles mesurent 1.1 x 1.1 mm; en zone ventrale postérieure 1.5 x 1 mm ou 1.1 x 1.1 mm; près du lobe caudal, elles sont plus losangiques, 1.1 x 1.1 mm. Les écailles faîtières en zone dorsale postérieure sont pentagonales, étirées antéro-postérieurement (1.2 mm x 3 mm). Les structures «pegs & sockets» (apophyse dorsale de l'écaille, et encoche ventrale à la face interne de l'écaille sus-jacente) sont visibles surtout en zone antérieure du tronc, entre Npec et Npelv, sur et autour de la corde. Les écailles sont du type lépidostéoïde, couvertes de ganoïne, lisse transparente et brillante, sous laquelle de très fins rayons, fins radii parallèles, en peigne, sont visibles, avec les stries de croissance internes (circuli) visibles. Les écailles présentent de 0 à 6 ou 7 denticules postérieurs visibles.

Chez MF16, en zone post-cleithrale, les écailles sont rectangulaires plus hautes que larges (3 x 2 mm), et possèdent déjà 5 denticules bien visibles. Chez MF16, en progressant caudalement, les écailles deviennent de plus en plus losangiques, avec 3 denticules, puis 2 denticules postérieurs (voir Fig. 13).

2.4 Spécimens de la zone de Holzmaden (Allemagne) référables à *Pholidophorus cf friedeni*:

2.4.1 SMNS 80.501

C'est un spécimen fragmentaire, de Lt estimée à 80 mm, avec Op et Sop fragmentaires. De nombreuses écailles montrent les denticulations typiques de *Pholidophorus friedeni*.

2.4.2 SMNS 50.096

C'est une portion abdominale d'écaillure, conservée sur environ 20 mm. Les écailles losangiques, à ganoïne, présentent sur leur angle ou sur leur bord postérieur les denticulations typiques de *Pholidophorus friedeni*.

3 Discussion:

L'association de caractères comme la forme générale, la forme et la disposition des nageoires, la forme et la jonction oblique des Op-Sop, la forme et les dimensions des Dspl, Mx, et des 2 Smx et autres plaques crâniennes, les écailles épaisses de ganoïne lisse, l'importance du Sbo et du Ifo3, la morphologie globale du Pop, conduisent à attribuer nos spécimens au sein des Pholidophoridae au genre *Pholidophorus*, avec la réserve due à la définition trop imprécise de ce genre.

Au sujet du polyphylétisme des Téléostéens, Taverne 1975 propose un schéma groupant les Acraniatophysi (*Leptolepis*, *Allothrissops*, Elopomorphes, Protacanthoptérygiens et autres Eutélostéens) dérivant des Pholidophoriformes Pholidophoridae, et les Craniatophysi (Ichthyodectiformes, Ostéoglossomorphes, Clupéomorphes) dérivant des Pholidophoriformes Ichthyokentemidae. Les conceptions actuelles reviennent à l'acceptation des Téléostéens, excluant les Halecomorphi (*Amia* et formes voisines) et les Ginglymodi (*Lepisosteus* et formes voisines), comme groupe monophylétique (De Pinna 1996) avec au moins 27 synapomorphies connues. Les Aspidorhynchiformes et les Pholidophoriformes sont ainsi des Téléostéens, conception acceptée par Brito 1997 (mais qui exclut les Pachycormiformes des Teleostei).

3.1 Comparaison aux Leptolepididae

Leptolepis est présent dans les mêmes gisements toarciens, à côté de *Pholidophorus friedeni*. Les Pholidophoridae se distinguent des Leptolepididae (voisins par la morphologie générale du corps et de la joue) par plusieurs critères. Le dentaire des Pholidophoridae ne possède pas la haute apophyse coronoïde des Leptolepididae. Le maxillaire de *Leptolepis* est fortement arqué. Chez les Pholidophoridae, les vertèbres sont des anneaux cylindriques simples ou même des hemichordacentra, alors que les vertèbres des Leptolepididae présentent une constriction, allant jusqu'à former un sablier ou diabolo, parfois orné de contreforts latéraux. L'écaille rhomboïde, épaisse et émaillée (lépidostéoïde), du genre *Pholidophorus* est bien différente des écailles cycloïdes, fines et sans ganoïne des Leptolepididae (d'autres genres de Pholidophoridae décrits par Nybelin 1966 ne respectent pas ce critère, voir à ce propos les conclusions de Schultze, 1996). Comme chez les Pholidophoridae, l'Ifo3 des Leptolepididae semble avoir fusionné avec un Sbo (Gardiner

1960: 349). La structure de la nageoire caudale des Leptolepididae est très différente de celle des Pholidophoriformes (voir Nybelin 1974, Wenz 1967, Patterson 1968, Taverne 1975).

3.2 Comparaison au *Lycopteroidei*

Vu la morphologie voisine de *Leptolepis*, on peut envisager aussi les Lycopteroidei: ces dulçaquicoles du Jurassique et du Crétacé d'Asie possèdent un Op très élevé, un Pop à angle droit, un Sbo très haut et étroit, un seul Smx, des écailles fines et arrondies, des vertèbres cylindriques.

3.3 Comparaison aux autres familles de Pholidophoriformes:

Il est impossible, actuellement et dans le cadre de ce travail, d'envisager chaque détail anatomique, ni tous les poissons rangés sous l'étiquette *Pholidophorus* ou Pholidophoriforme, vu l'hétérogénéité du genre et la nécessité de révision de la Classe. Seuls certains critères qui ont paru péremptoirs seront envisagés dans les comparaisons; certains éléments évidents de diagnostic différentiel ne seront pas relevés ici.

3.3.1 Les *Archaeomaenidae*

Les *Archaeomaenidae* (Jurassique à Crétacé inférieur) (classés dans les *Pholidophoridae* par Benton) comptent (Waldman 1971) *Archaeomaene tenuis* (Lt = 150 mm, voir Woodward 1895), *Wadeichthys oxyops*, *Aetheolepis mirabilis*, *Aphnelepis australis*, *Madariscus* (ex *Archaeomaene*) *robustus*, ainsi que (Schaeffer 1972) *Oreochima elliotti*: ils sont caractérisés entre autres par une série circumorbitaire complète, une dentition styliforme, une suture Op-Sop horizontale (oblique chez les *Pholidophoridae*), des nasaux contigus (Griffith 1977), des écailles rhombiques avec bord postérieur lisse ou pectiné, ou cycloïdes avec bord postérieur lisse (Schaeffer), la persistance de la notochorde (Woodward 1895, Waldman 1971) peu ou pas calcifiée, sauf les hypo et pleurocentra caudaux d'*Aphnelepis* (Woodward) et les fins cylindres de *Oreochima* (Schaeffer 1972: 10).

a: Chez *Archaeomaene* Woodward 1895 Pl.5, fig. 2 à 4, Pl. 2, fig. 5-6, la Ndors opposée à la Nan, les écailles à bord postérieur arrondi, le lobe

caudal supérieur atrophié éliminent *Pholidophorus friedeni*. L'Op est quadratique, 2 fois plus haut que le Sop, les dents sont petites, il y a 1-2 Smx, 1 large Sbo occupe tout l'espace entre Orb et Pop. Le Pop est large, sa portion dorsale est masquée, il est et arqué, sa branche ventrale étendue antérieurement. Les écailles sont fines et imbriquées, rhomboïdes avec marge postérieure lisse ou pectinée, ou mélange de rhomboïdes et cycloïdes, ou cycloïdes avec trace d'émail, circuli de croissance.

b: Chez *Aphnelepis* Wade: tronc fusiforme, museau allongé, operculaires mal définis, petites dents marginales, dents internes granulaires, écailles fines rhombiques, Ndors presque ou totalement devant la Nan. Chez *Aphnelepis australis*: la Ndors fait face aux Npelv, des denticulations faibles ornent les écailles fines rhombiques, en terminaison de crêtes subparallèles, en éventail, ceci diffère de *P. friedeni*.

c. Chez *Aetheolepis* Wade, le tronc est élevé, les écailles tuberculées épaisses avec « pegs » élevés, quadratiques sur le tronc et l'abdomen, mais ovales cycloïdes fines, en zone caudale; les Ndors et Nan très reculées. *Aetheolepis mirabilis*: Npelv beaucoup plus proche de la Nan que de la Npec, os crâniens tuberculés, Op élevé. Tête élevée mais courte (Voir Schaeffer, 1972).

d: La Lt d'*Oreochima ellioti* est de 60 mm, sa Hmax 14 mm, ses écailles ganoïdes rhomboïdes sont nettement pectinées. Les plaques Dsph, Op, Sop, Scl, et certains Iop sont également pectinées; le Pop est large, (moins coudé que chez *P. friedeni*) avec branche verticale brève, atteignant le Sbo mais pas le Dpt, son bord postérieur est pectiné. La Ndors se situe entre Npelv et Nan.

e: Chez *Wadeichthys*, le Pop est crescentiforme (130°), aux branches verticale et horizontale symétriques, son canal longe le bord antérieur sauf dans l'angle du croissant, où il est précédé par un rebord ventru du bord antérieur. L'Op est deux fois plus haut que le Sop, So, Dsph, Ifo(6), 5, 4, devant un large Sbo; un large Ifo3 sous l'Orb; Les écailles rhomboïdes sont fortement émaillées, la structure du squelette axial n'est pas connue (Waldman 1971: 30).

3.3.2 Les Ankylophoridae

Cette famille créée par Gaudant 1978 à partir des «*Pholidophorus*» du Jurassique supérieur décrits par de Saint-Seine 1949, comprend les genres *Ankylophorus*, avec l'espèce *A.similis* (2 Ifo postérieurs très étendus et un Sbo haut et fin, des écailles ganoïdes épaisses à bord libre orné d'une vingtaine de serrations, un canal préoperculaire longeant le bord antérieur de l'os, émettant des canalicules bifurqués), et *Lehmanophorus*, avec l'espèce *L.segusianus* (écailles ganoïnes très fines ornées de tubercules en éventail, à bord libre très faiblement pectiné, canal préoperculaire longeant le bord antérieur de l'os et émettant des canalicules simples vers l'arrière et le bas).

3.3.3 Les Ichthyokentemidae

Inclus dans les Ichthyokentemidae, le genre *Elpisoichthys* Griffith du Carnien présente une suture Op - Sop oblique; le canal du Pop est proche du bord antérieur. Ecailles lépidostéoïdes.

Purbeckiens (Jurassique supérieur), *Ichthyokentema* (*Pholidophorus*) *purbeckensis* Davis et (*Ph.*) *brevis*, présentent une Orb extrêmement large, pour une Rpo très brève. Un seul Smx est présent. L'Ifo postérieur est très étendu, réniforme, un Sbo est présent, le Pop est assez large, ses bords sont parallèles, le canal du Pop est à égale distance des bords antérieur et postérieur de l'os. L'Op est aussi étendu que l'Orb, il est très élevé, la suture Op - Sop est horizontale, l'Iop est quasi horizontal, les Rbst sont fins. Vertèbres à centra annulaires. Ecailles lépidostéoïdes

3.3.4 Les Oligopleuridae

Ces formes du Kimméridgien (Jurassique supérieur) possèdent une tête triangulaire, leur mandibule dépasse le museau vers l'avant, les extrémités caudales des Mx et Mnd précèdent l'Orb, le canal du Pop longe son bord antérieur, l'ensemble Op-Sop est étroit, les écailles sont minces et cycloïdes.

3.3.5 Les Pleuropholidae

Ces formes du Jurassique au Crétacé inférieur (voir de Saint-Seine 1955, Lehman 1966) présentent des écailles épaisses à ganoïne, très hautes sur le flanc, une petite ouverture buccale devant l'Orb, avec un Mx courbe

en demi-cercle et un Pmx aplati en lame coulissante, un cercle complet d'Ifo, sans Sbo visible. Le Pop est très allongé vers l'avant, jusqu'au bord antérieur de l'Orb. Lt autour de 60 mm.

3.3.6 Les Ligulellidae

Ces formes du Kimméridgien du Congo (voir de Saint-Seine 1955, Lehman 1966) ont un Pop en lame courbe, un rostre avec dents en crochets, des centra en manchon.

3.3.7 Les Majokiidae

Ces formes du Kimméridgien du Congo (voir de Saint-Seine 1955) montrent un Pop coudé à longue expansion antéro-ventrale, et un Mx très arqué.

3.3.8 Les Galkiniidae

Du Jurassique supérieur d'Asie (Yakovlev 1962, Lehman 1966): *Galkinia nuda* Berg 1949 mesure 60 mm de Lt, avec un Pop aux deux branches pratiquement à angle droit, fines, un Sbo haut et fin, vertical, longeant le Pop, 3 Ifo subrectangulaires larges superposés, un Op très élevé par rapport au Sop, des dents. L'exosquelette et l'écaillure ont régressé, comme chez *Ceramurus* du Purbeckien anglais.

3.3.9 Les Siyuichthyidae

Les Siyuichthyidae du Crétacé inférieur (SU 1985), de Lt 70 à 120 mm, diffèrent de *Pholidophorus* par souvent 4 Sbo larges (3 chez *Siyuichthys ornatus* et *Manasichthys elongatus* et 5 chez *Manasichthys tuguluensis*: un petit Sbo5 placé devant son coin antéro-supérieur du Sbo4), un Pop très fin aux branches quasi perpendiculaires, ou d'angle très obtus (*Bogdaichthys fukangensis*), avec canal très proche du bord antérieur de l'os, un très large Op subrectangulaire (haut chez *Siyuichthys ornatus*, *Dsungarichthys bilineatus*, *Bogdaichthys fukangensis*, et allongé antéro-postérieurement chez *Wukungia huoyanshanensis*), un seul Smx, les Rbst en lames très larges, un large Cl, les écailles rhombiques à ganoïne (*Siyuichthys ornatus*) ou fines (*Dsungarichthys bilineatus*). *Bogdaichthys serratus* possède des écailles subrectangulaires à bord postérieur incisé d'une dizaine de denticules.

3.4 Position de *Pholidophorus friedeni* au sein des Pholidophoridae.

Les Pholidophoridae s'étendent du Trias supérieur au Crétacé (Benton 1993).

Cette discussion, préliminaire et non exhaustive, sera étendue et précisée par la suite. Les Pholidophoridae sont définis par Woodward 1890: 446-447, Nybelin 1966: 425-426, Patterson 1968: 235, Lehman 1966: 183. Si l'attribution à une espèce nouvelle me semble solide, l'attribution générique est problématique. Les Pholidophoridae du Trias et du Lias inférieur ont bénéficié de descriptions précises, ce qui n'est pas vraiment le cas des formes toarciennes (Lias supérieur). Les identifications des Pholidophoridae toarciens allemands (*P. bechei*: p. 84: fig. 103, de Lt 200 mm, *P. germanicus*: p. 83: fig 102, de Lt 215 mm et *P. limbatus*: p. 83, fig. 101, de Lt 180 mm) proposées par Hauff & Hauff 1981 (comme celles de Solnhofen, d'ailleurs, voir Frickinger 1994), sur lesquelles Urlichs *et al.* 1979 & 1994 restent très prudents, doivent faire l'objet d'une révision, hors de propos du présent travail mais prévue. L'ostéologie des espèces-types des genres envisagés doit être mieux cernée, afin d'y trouver des autapomorphies marquantes; il faudra ensuite se baser sur des synapomorphies réelles pour déterminer quelles espèces peuvent effectivement entrer dans les genres en question, plutôt que sur des plésiomorphies. Il est probable qu'une connaissance plus précise de l'ostéologie, et en particulier du toit crânien et de la région ethmoïdale, des Pholidophoridae toarciens conduise à l'attribution de plusieurs de ces espèces à des genres frères de *Pholidophorus*. Malheureusement, la région ethmoïdale, importante dans la systématique (Zambelli 1986, Lambers 1992), est mal conservée sur les spécimens disponibles du Toarcien luxembourgeois. Les comparaisons avec les genres et espèces envisagés dans cette discussion ne tiendront momentanément compte que des caractéristiques directement comparables (biométrie, structure, morphologie et ornementation des écailles, position des nageoires, morphologie relative des plaques crâniennes, structure du Pop, Sbo accessoires). Woodward différencie les espèces du genre «*Pholidophorus*» sur base des denticules des écailles, du rapport Lcr/Lt, Lcr/Hcorps, de la position relative Ndors/Npelv. Certaines espèces furent par la suite attribuées à d'autres genres (voir par exemple *Pholidophoroides limbata*, *Pholidophoroides crenulata*, *Ichthyokentema purbeckensis*, *Pholidophoristion ornatus*).

Afin de compléter les comparaisons effectuées, on peut se référer au tableau ci-après, basé sur les données de Woodward 1895: 446-473, comprenant aussi des espèces attribuées depuis à d'autres genres, ou dont la description est insuffisamment détaillée.

Fig. 14: Les espèces de *Pholidophorus* reconnues par Woodward 1895, avec quelques critères différentiels. d.éc: écailles denticulées; Lcr/Lt: longueur du crâne / longueur totale; Lcr/Hc: longueur crâne / hauteur corps; ND:NP: position relative Ndors / Npelv; =: opposées; D > P: Ndors derrière Npelv.

espèce	âge	d. éc.	Lcr/Lt	Lcr/Hc	ND: NP	détails
<i>latiusculus</i>	Tr. sup	-	1/4		=	
<i>higginsii</i>	Rhétien	+	1/4		=	Dentic. sur 4 séries éc. hautes
<i>bechei</i>	Lias inf	-	1/5	< 1	=	
<i>pachysomus</i>	Lias inf	-			=	Plus gros
<i>stricklandi</i>	Lias inf	-	1/5		D > P	
<i>caudalis</i>	Lias inf	-	<1/5		=	Pas de hautes écailles
<i>crenulatus</i>	Lias inf	+	1/5		D > P	Dentic. grossiers
<i>limbata</i>	Lias inf	+	>1/5		D > P ?	Dentic. fins
<i>germanicus</i>	Lias sup	-	1/5		=	
<i>hartmanni</i>	Lias sup	+	>1/5		=	Dentic. fins
<i>macrocephalus</i>	Kim inf	+	1/4	< ou = 1	=	Dentic. très fins
<i>similis</i>	Kim inf	+	? 1/5		= ?	

espèce	âge	d. éc.	Lcr/Lt	Lcr/Hc	ND: NP	détails
<i>ovatus</i>	Kim inf	+			= ?	
<i>micronyx</i>	Kim inf	+			= ?	
<i>purbeckensis</i>	Purb	-	1/4		D > P	
<i>ornatus</i>	Purb	+		<< 1	=	Hc/Lt = 1/4
<i>granulatus</i>	Purb	+			=	Hc/Lt = 1/3

Nybelin 1966, suivi par Wenz 1967, considère quatre genres du Trias supérieur et du Lias inférieur: *Pholidophorus*, *Pholidophoroides*, *Pholidolepis*, *Pholidophoropsis*.

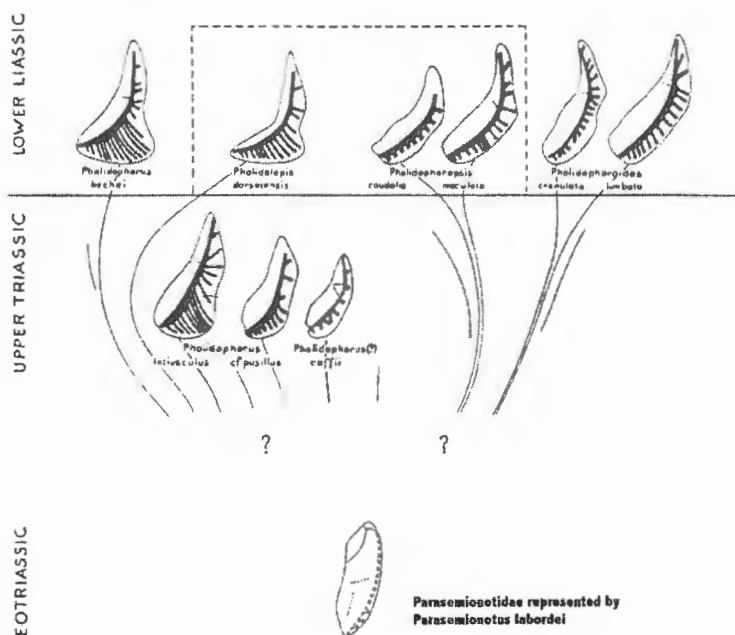


Fig. 15: Schéma de Nybelin 1966, fig. 16 p. 428. Possibles relations phylétiques entre certains genres et espèce de Pholidophoridae, basées sur la forme du préoperculaire. Le rectangle pointillé contient les espèces à écailles fines et cycloïdes.

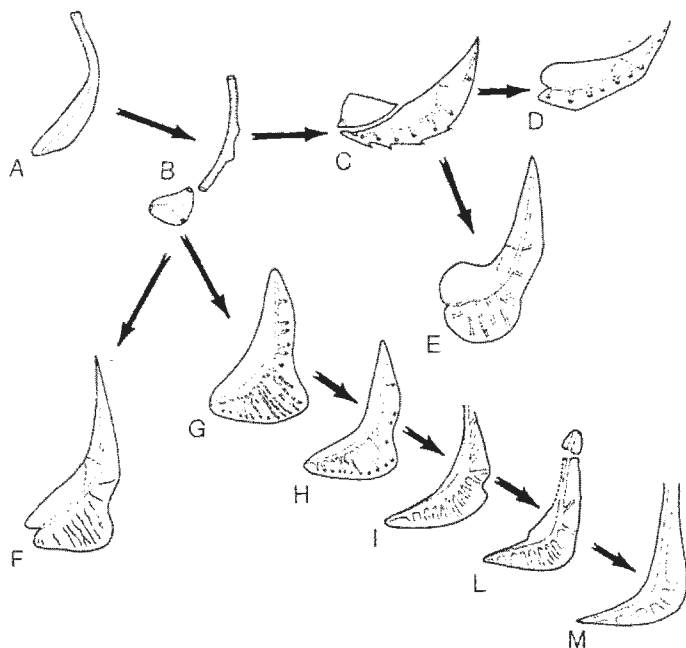


Fig. 16: Schéma de Tintori 1990, fig. 10 p. 171: Possibles relations phylétiques basées sur les préoperculaires de: A: *Phaidrosoma lunzensis* (Parasemionotidae), B: *Prohalecites porroi*, C: *Pholidoctenus serianus*, D: *Parapholidophorus nybelini*, E: *Pholidorhynchodon malzannii*, F: *Pholidophorus latiusculus gervasuttii*, G: *Pholidophorus bechei*, H: *Pholidolepis dorsetensis*, I: *Proleptolepis furcata*, L: *Leptolepis normandica*, M: *Leptolepides sprattiformis*.

Zambelli a étudié en détail les formes du Trias supérieur, *Pholidophorus latiusculus gervasuttii*, *Parapholidophorus*, *Pholidoctenus*, *Pholidorhynchodon*, *Eopholidophorus*, qu'il rassemble dans la sous-famille des Pholidophorinae (Zambelli 1986, 1989), sur base de la structure de la région ethmoïdale et maxillo-operculaire.

Pholidophoroides, à écailles ganoïnes également, est écarté des Pholidophorinae à cause d'un unique So, plus de 5 Ifo et un Mx très robuste; *Pholidolepis* est écarté à cause de ses écailles cycloïdes et de l'absence de fulcres sauf à la partie dorsale de la Ncaud;

Pholidophoropsis est écarté à cause des écaille cycloïdes, un seul So et plus de 5 Ifo.

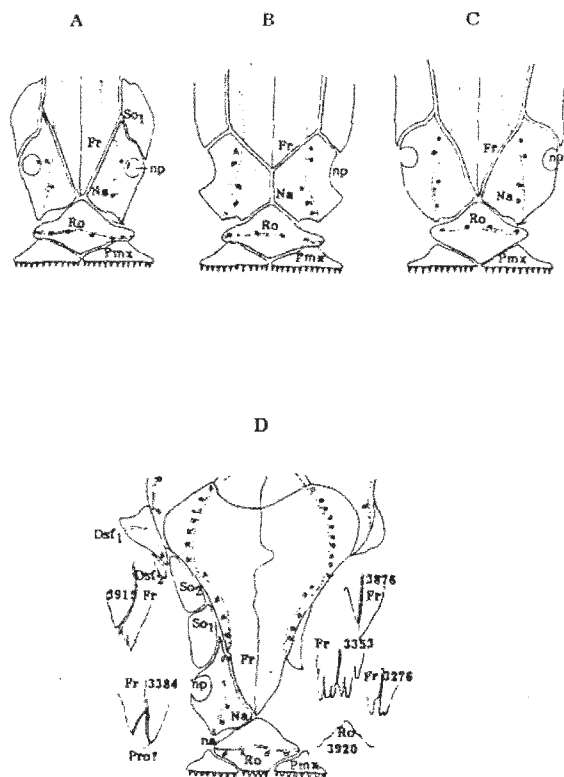


Fig. 17: Schéma de Zambelli 1986, fig. 2 p. 10. Région ethmoïdale des Pholidophorinae. A: *Pholidophorus latiusculus gervasuttii*; B: *Pholidoctenus serianus*; C: *Parapholidophorus nybelini*; D: *Pholidorhynchodon malzannii*, avec variabilité de la partie antérieure du Frontal.

Griffith 1977 décrit *Pholidophoretas* du Trias supérieur (Carnien) d'Autriche, avec les nasaux en contact médial assez large, comme chez les *Archaeomaenidae* (mais aussi comme *Pholidoctenus*), mais une suture operculaire-sousoperculaire oblique, typique des *Pholidophoridae*.

3.4.1 Trias supérieur

3.4.1.1 *Parapholidophorus* Zambelli 1975

Ce genre se distingue de *Pholidophorus* par un bloc Fr-Pa-Dpt court et un Mx bref, se terminant devant l'Orb. Large Ifo3 losangique, Ifo4 subrectangulaire, Ifo5 losangique, précédant 1 Sbo. Il existe un Sbo accessoire sur l'angle antéro-supérieur du Sbo. La branche ventrale du Pop est très horizontalisée (à la différence de *P. friedeni*), sa branche dorsale est fine, son canal à mi-distance des 2 bords de l'os, mais légèrement plus postérieur qu'antérieur (à la différence de *Pholidophorus* où le canal est plus antérieur que postérieur), avec 8 canalicules (en tout cas moins de 11, à la différence du genre *Pholidophorus* (sauf *P. pusillus*), qui en compte plus de 11 (voir Zambelli 1975). Pas de concavité du bord postérieur du Pop, contrairement à *Pholidophorus* (sauf *P. pusillus*, qui s'approche ainsi de *Parapholidophorus*). Écailles ganoïdes, rhomboïdales ou lancéolées. Fusion en 1 bloc du Fr-Pa-DPT, bloc aussi long que large, à la différence de *Pholidophorus*: os séparés, dont l'ensemble est plus long que large, (malheureusement, le bloc Fr-Pa-Dpt est encore mal connu chez *P. friedeni*), 2 Smx. Ndors au-dessus de la base de la Npelv (à la différence de *Pholidophoroïdes-Pholidophoropsis*: Ndors beaucoup plus caudale que la Npelv). Le Mx se termine caudalement sous le centre de l'Orb, à la différence du Mx de *P. friedeni* qui se termine nettement derrière l'Orb, le museau est court, le Na large. Il existe un Postspiraculaire.

3.4.1.1.1 *Parapholidophorus nybelini* Zambelli 1975

Ls environ 55 mm, Lt 70 mm.; la L crâne ainsi que la H max du corps représentent le 1/4 de la L totale du corps. Couche épaisse de ganoïne. La ligne latérale compte 37-38 écailles. Le 1er It des Npec, Npelv, Ndors, Nan, Ncaud présente des fulcres. Norien, Rhétien inférieur.

3.4.1.1.2 *Parapholidophorus caffii* (Airaghi 1908)

Lt: 59 mm. Mx et Smx soudés en 1 os, le canal du Pop est central, le bord ventral du lobe postérieur du Pop est convexe (droit chez *P. nybelini*). 35 colonnes d'écailles, avec plus de 14-15 écailles par colonne (Nybelin 1966: pl. 6). Elles sont épaisses, leur bord postérieur est droit. Sur le flanc, les écailles de la ligne latérale ainsi que celles des rangées dessus et dessous cette ligne, sont plus hautes que larges.

L'espèce a été attribuée à *Parapholidophorus* par Zambelli 1975. Norien supérieur, Rhétien inférieur.

3.4.1.2 *Eopholidophorus forojuliensis* Zambelli 1989

Cette forme montre un Ifo3 beaucoup plus étendu que le Sbo, un Pop piriforme, avec canal à égale distance des 2 bords, des Ifo4-5 très allongés, un spiraculaire. Ls: 75 mm. Norien.

3.4.1.3 *Pholidorhynchodon malzannii* Zambelli 1980b

La branche ventrale du Pop montre une expansion ventrale tant du bord antérieur (expansion antéro-dorsale très caractéristique) que du bord postérieur (expansion postéro-ventrale). Les dents des Rostral, Pmx, Mx et mandibule sont bien développées. Le Mx se termine légèrement derrière l'Orb. Lt jusque 125 mm. Norien.

3.4.1.4 *Pholidoctenus serianus* Zambelli 1978

Ls 55 mm, écailles de ganoïne lisse épaisse, avec jusqu'à 7 denticules ou une seule pointe postérieure, et plaques crâniennes (Pop, Iop, Sop, Cl, Sbo, Ifo) également denticulées. Le Pop est divisé en 2 plaques, une petite antérieure, et une postérieure «classique», sans concavité postérieure. Les Na sont contigus. Le squelette axial est formé d'hémichordacentra. L'Ifo3 présente une variabilité, avec par exemple Ifo3 ventral large et petit Ifo3. Le bloc Fr-Pa-Dpt est court. Norien.

3.4.1.5 *Pholidophorus* s.st. Agassiz (Nybelin 1966, Zambelli 1975, 1986)

Os dermiques du crâne et écailles recouverts de ganoïne, 2 So, 5 Ifo, Ao peu développé, canal préoperculaire passant plus près du bord antérieur que du bord postérieur du Pop. Écailles épaisses, à bord postérieur droit. Écailles de la ligne latérale antérieure plus hautes que larges, apophyses dorsales des écailles. Sbo unique et large. Fr-Pa-DPT: os séparés, l'ensemble est plus long que large. Le Pop de *Pholidophorus* présente une concavité du bord postérieur caractéristique. Le canal du Pop est plus antérieur que postérieur et génère plus de 11 canalicules (sauf *P. pusillus*) (Zambelli 1975). Le Mx se termine postérieurement à l'Orb.

3.4.1.5.1 *Pholidophorus pusillus* Agassiz 1832

38-40 colonnes d'écaïlles épaisses au bord postérieur simple. Quelques rangées longitudinales d'écaïlles (en zone antérieure) sont plus hautes que larges. Le Pop est large, avec une minime concavité du bord postérieur. Lt sous 60 mm. Norien.

3.4.1.5.2 *Pholidophorus latiusculus latiusculus* Agassiz 1832

Lt: 85 mm. 38 colonnes d'écaïlles. Une colonne montre plus de 10-11 écaïlles (Nybelin 1966: fig. 4). Les écaïlles sont épaisses à bord postérieur simple. Sur le flanc, les écaïlles de la ligne latérale sont les plus hautes, celles dessus et dessous la ligne latérale sont plus hautes que larges. Pop large avec légère concavité du bord postérieur. Norien.

3.4.1.5.3 *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* Zambelli 1980a

Le Pop présente une encoche à l'angle postérieur de jonction des 2 branches. Sous cette encoche, l'aire postérieure de la branche ventrale forme un lobe postéro-ventral élargi. La forme du nasal est particulière. Les dents des Pmx, Mx et mandibule sont évidentes. Bord postérieur des écaïlles: lisse. Ls 70 mm, Lt: 82 mm. Norien.

3.4.1.5.4 *Pholidophorus higginsii* Egerton 1854

Rhétien. Corps fusiforme, L 65 mm, H 16 mm, écaïlles lépidostéoïdes à bord postérieur arrondi parfois pourvu de 4 denticules; 4 rangées d'écaïlles du tronc plus hautes que larges. Npelv et Ndors à mi-tronc.

3.4.1.6 *Seefeldia watsoni* Nybelin 1974

Ecaïlles minces, cycloïdes, comme celles de *Pholidolepis*, squelette caudal proche de celui de *Pholidophorus bechei*, sans centra ossifié. Le Pop n'est malheureusement pas connu. Trias supérieur (Norien supérieur) de Seefeld, Tyrol.

3.4.1.7 *Pholidophoretetes salvus* Griffith 1977

Cette forme du Trias supérieur (Carnien) de Reingrabener Schiefer (Autriche) est le plus ancien Pholidophoridae connu actuellement. Les nasaux sont en contact comme chez les Archaeomaenidae (ce qui a fait proposer une situation intermédiaire entre les Archaeomaenidae et les

Pholidophoridae, mais ce contact médial assez large est également présent chez le Pholidophorinae *Pholidoctenus*), mais la suture Op / Sop oblique est typique des Pholidophoridae. La Ls moyenne est de 68 mm (proche de *P. friedeni*). Le rapport Lcrâne / Ls est de 21 % (nettement moindre que celui de *P. friedeni*). Le Pop est légèrement incurvé (angle de 120°), son canal est un peu plus proche du bord postérieur, il génère de 9 à 12 tubules. Le Pop de *Pholidophoretetes* semble posséder comme celui de *P. friedeni* un bombement antérieur sous la jonction des 2 branches de l'os. Néanmoins, le recouvrement par les Ifo et Sbo cache la branche dorsale.

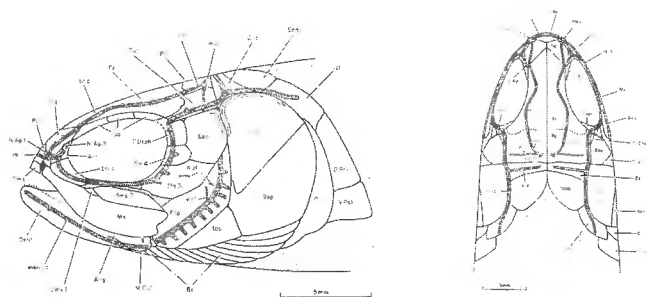


Fig. 18: a: schéma de Griffith 1977: 74, fig. 28: crâne de *Pholidophoretetes salvus* du Carnien, montrant le Pop évoquant celui de *P. friedeni*; b: toit crânien montrant le contact entre les nasaux.

Il y a un seul suborbitaire, il y a 4 ou 5 infraorbitaires dont le 3^{ème} est très étendu, il y a 3 supraorbitaires, le Smx1 est très petit et le Smx2 beaucoup plus long, la Nan débute légèrement en avant de la Ndors, les écailles ne sont pas ornementées, leur bord postérieur est entier.

3.4.1.8 *Jialingichthys serratus* Su 1983

Cette forme du Trias supérieur chinois, avec une L 30 à 60 mm, est plus petite que *P. friedeni*, elle montre des Ifo3 et 4 étendus, un unique Sbo triangulaire debout sur sa pointe, un Pop quasi vertical triangulaire à large base, des Op, Sop et Iop peu larges, et superposés verticalement, des écailles à bord postérieur nettement découpé de 2 à 4 denticules.

3.4.2 Lias inférieur

3.4.2.1 *Pholidophorus* Agassiz 1832



Fig. 19: Ecaille ganoïde de *Pholidophorus bechei* (zone postcleithrale), d'après Schultze 1996, fig. 1 p. 85.

3.4.2.1.1 *Pholidophorus bechei* Agassiz 1837

Le Pop porte un lobe postéro-ventral étendu, parcouru de nombreux et longs canalicules serrés, atteignant le bord postérieur. Le canal préoperculaire est proche du bord antérieur. Le bord postérieur du Pop montre une concavité à la jonction de la portion ventrale et de la portion dorsale. Ifo4 et 5 allongés. 40 à 45 colonnes d'écailles sont dénombrées, avec 16 écailles par colonne (Nybelin 1966: pl.1) derrière les Npec. Quatre rangées longitudinales d'écailles du flanc sont plus hautes que larges, les écailles de la ligne latérale sont les plus hautes. Le bord postérieur est simple. Les écailles sont plus losangiques en zone dorsale et surtout ventrale. Lt jusque 200 mm.

3.4.2.2 *Pholidolepis* Nybelin 1966 (= *Pholidophorus caudalis* pro parte)

Avec l'espèce *Pholidolepis dorsetensis*, ce genre connu par des spécimens fragmentaires est proche de *Pholidophorus*, mais les écailles sont très fines, à striations concentriques, du type cycloïde comme celles de *Leptolepis* et des téléostéens, et le canal préoperculaire suit le bord antérieur de l'os, générant 15 tubules. La Lt maximale de *P. dorsetensis* atteint 110 mm.

Pholidolepis ne possède pas de fulcre, sauf parfois au bord ventral de la Ncaud (Patterson 1968). Ces caractéristiques diffèrent bien de *Pholidophorus friedeni*. (Duffin & Patterson 1993 figurent et décrivent très brièvement *Pholidophorus* cfr *bechei* et *Pholidolepis* du Sinémurien d'Osteno. Ce *Pholidolepis* diffère de *Pholidolepis dorsetensis* par, entre autres caractères, le nombre de rayons des nageoires). *Pholidolepis*

diffère de *Leptolepis* par, entre autres, son dentaire sans apophyse coronoïde haute.

3.4.2.3 *Pholidophoroïdes* Woodward 1941 (= *Pholidophorus crenulatus*, *Pholidophorus limbatus* pro parte),

Selon Nybelin 1966: os dermiques crâniens et écailles recouverts de ganoïne, So simple, plus de cinq Ifo, canal préoperculaire passant au milieu de l'os. Écailles rhombiques à ganoïne épaisse, moins épaisses que celles de *Pholidophorus*. Un large Sbo, sauf quelques spécimens avec Sbo accessoires.

Chez *Pholidophoroïdes*, le canal du Pop, situé au milieu de l'os, à égale distance du bord antérieur et du bord postérieur de l'os, évoque *Pholidophorus friedeni*; chez *P.crenulata*, les tubules sont au nombre de 16 à 17, ils sont de 14 chez *P.limbata*, ce qui semble nettement supérieur aux 9 canalicules observés chez *P.friedeni*, dont néanmoins les Pop sont incomplets; les écailles laissent voir leurs lignes concentriques de croissance et sont petites et d'épaisseur modérée par rapport au genre *Pholidophorus* et à *P.friedeni*.

La Ndors est beaucoup plus caudale que la Npely, contrairement à *P.friedeni* où elles sont quasi opposées. La L atteint 180 mm, supérieure à celle de *P.friedeni*.

3.4.2.3.1 *Pholidophoroïdes limbata* (Agassiz)

Cette espèce présente une Lt maximale de 180 mm pour une Ls maximale de 150 mm (sinon, Ls de 108 à 140 mm), et une Hmax du corps de 28-32 % de la Ls. On compte 40-42 colonnes d'écailles épaisses, sans strie concentrique visible. Sur le flanc, 5 rangées d'écailles plus développées, jusque 2 fois plus hautes que larges, et au bord postérieur finement denticulé (15 points), différent de *P.friedeni*. Une colonne compte plus de 12-13 écailles (Nybelin 1966: pl. 12).

3.4.2.3.2 *Pholidophoroïdes crenulata* (Egerton)

La Lt de *Pholidophoroïdes crenulata* selon Nybelin atteint un maximum de 150 mm, pour une Ls de 125 mm, sinon la Ls est comprise entre 74 et 125 mm.; la H corps est de 25 à 30% de la Ls. On compte 45-50 colonnes d'écailles + 8-9 colonnes dorsalement à la ligne latérale. Sur

le flanc, 3-4 rangées d'écailles élargies, jusque 2 fois plus hautes que larges, avec un bord postérieur incisé de denticules obliques (jusque 10 environ) semblables à ceux de *P. friedeni* (voir Schultze 1966: 251, fig. 21b). Les écailles sont épaisses, mais plus fines sur la zone antérieure du corps, où elles montrent quelques stries. Cette espèce possède parfois 1 ou 2 Sbo accessoires, en position dorsale antérieure du large Sbo (Nybelin 1966: 398). *P. limbata* montre également parfois un Sbo accessoire au bord antéro-dorsal du large Suborbital. Ceci diffère des éventuels Sbo accessoires de *P. friedeni*, situés postérieurement ou dorsalement au Sbo.

3.4.2.4 *Pholidophoropsis* Nybelin 1966: (*Pholidophorus caudalis* pro parte, *Pholidophorus limbatus* pro parte).

Proche de *Pholidophoroides*, mais os crânien à couche de ganoïne faible ou absente, écailles très fines sans ganoïne, proches du type amioïde, éliminant *P. friedeni*. La Ndors est beaucoup plus caudale que la Npelv.

3.4.2.4.1 *Pholidophoropsis caudalis* (Woodward)

Ls 80 à 100 mm, L totale d'au moins 120 mm. Canal du Pop médian à postérieur, avec une dizaine de tubules. Ecailles très fines, mal individualisées, avec striation concentrique délicate, au bord postérieur arrondi, sans denticule, différentes de *P. friedeni*.

3.4.2.4.2 *Pholidophoropsis maculata* Nybelin 1966

Lt atteignant au moins 160 mm, plus grand que *P. friedeni*, os du dermocrâne ornés de taches de ganoïne. Grandes écailles minces à stries de croissance concentriques délicates, et bord postérieur arrondi. A mi-flanc, les écailles sont un peu plus larges. Taches de ganoïne sur les écailles axillaires dorsalement aux Npec. Pop avec canal situé à égale distance du bord antérieur et du bord postérieur, avec 14 tubules.

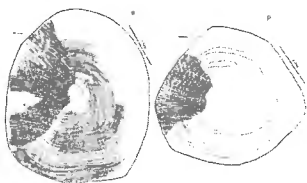


Fig. 20: Ecailles (voisines du type amioïde) de *Pholidophoropsis maculata*, a: face externe, b: face interne, d'après Schultze 1996, fig. 6 p. 90.

3.4.2.5 *Hengnanian gracilis* Wang 1977

Cette espèce du Lias chinois montre deux Smx, des Ifo3 et 4 larges, un unique Sbo précédé du Ifo5, un Pop large quasi horizontal avec canal à égale distance des bords antérieur et postérieur de l'os, Op, Sop et Iop larges et inclinés antéro-ventralement.

3.4.3 Lias supérieur: Toarcien

Il n'y a malheureusement pas de révision très récente !

3.4.3.1 «*Pholidophorus*»

3.4.3.1.1 *Pholidophorus gaudryi* Sauvage 1893

Cette espèce est décrite par Sauvage 1893: 395 à 398: os crâniens lisses, écailles rhomboïdales à losangiques, lisses, à bord postérieur entier, différent de *P. friedeni*, Lt du spécimen figuré 150 mm, H max 44 mm, L tête 40 mm, le corps est plus ovalaire que celui de *P. friedeni*. *Pholidophorus gaudryi* sera précisé par Arambourg 1935 et Cardinet 1942: cette forme toarcienne de l'Yonne (Sainte-Colombe) présente les caractéristiques suivantes: L crâne > H tronc, L tronc seul/ H max (devant les Npelv) = 2.5. Orb petite et avancée, un large «SousOrbitaire», Pop élargi à l'angle largement obtus de jonction des 2 branches dont la verticale est la plus courte. Le canal préoperculaire est proche du bord antérieur de l'os. Les vertèbres sont des anneaux lisses, à grande perforation notochordale, sans rétrécissement en sablier. Une rangée longitudinale (Wenz 1967) compte 60 écailles ganoïdes (écartant donc *Pholidolepis* et *Pholidophoropsis*, voir plus haut) lisses, à peine plus hautes que larges; elles sont petites (beaucoup plus petites que chez *Pholidophorus germanicus*), leur bord postérieur est entier (sauf quelques écailles sur le tronc moyen et antérieur présentant des lacérations irrégulières; quelques spécimens du Toarcien de Saint-Colombe étudiés par Wenz 1967 présentent des écailles à bord postérieur frangé dans la région antérieure du tronc et le long de la ligne dorsale du corps, non décrit chez *P. gaudryi*, mais que Wenz assimile à une variation courante chez de nombreux poissons) elles ne présentent aucune ornementation, sauf parfois des stries ou saillies parallèles aux bords. Les écailles de certaines rangées du tronc sont plus larges. Les nageoires sont ramifiées distalement, elles présentent des fulcres à l'avant de la Ndors, et au lobe supérieur de la Ncaud. Les Npec sont

grandes, leur L dépasse la demi-Hmax du tronc. La Ndors est longue et compte plus de 15 rayons, la Nan est courte et compte 9-10 rayons, et la Npelv, 8 rayons. Un critère diagnostique important est la position des Npelv, nettement reculées, plus proches de la Nan que des Npec, et opposées au milieu de la Ndors (et non pas situées en avant d'elle). *P.gaudryi* est donc différent de *Pholidophorus friedeni*.

3.4.3.1.2 *Pholidophorus germanicus* Quenstedt 1858

Woodward 1895-98: 1, 30-32 et Pl.4, compare le matériel du Lias supérieur du Württemberg et celui du Lias supérieur de Whitby, et complète ainsi la description de *Pholidophorus germanicus* Quenstedt: La Lt atteint 300 mm, L crâne avec opercules = $1/5$ Lt = Hmax abdominale. H pédoncule caudal = $1/3$ Hmax abdominale. Npelv à mi-distance entre Npec et Ncaud. Mx arqué, D et Mx ornés de stries longitudinales. Une ornementation faible et rugueuse est caractéristique de l'espèce: des plis serrés et des tubercules ornent les os de la tête et des opercules. Les Fr larges sont unis par une suture sinueuse, Iop triangulaire, plus haut que large, Pop très expansé. Mx ornés de tubercules et de plis brefs, Cl robuste, 18 rayons de Npec bifurquent distalement. Ecailles grandes et presque lisses, ornées de plis mousses, plus ou moins anastomosés ou bifurqués, surtout visibles sur la moitié antérieure des écailles, et en région caudale; le bord postérieur des écailles est légèrement convexe, sans serrations. Au moins 6 rangées d'écailles du flanc sont nettement plus hautes que larges. Présence de corps vertébraux en anneaux. Les Npelv naissent un peu devant la mi-longueur du tronc, la Ndors est opposée aux Npelv, la Nan naît à mi-distance entre les Npelv et la Ncaud. La Npelv compte 8 rayons divisés et segmentés distalement. Arambourg 1935: 25 décrit brièvement cette espèce du Toarcien de Wurtemberg et de Whitby, et la différencie de *Pholidophorus gaudryi*: écailles plus grandes (que celles de *P.gaudryi*) et parfaitement lisses, Npelv moins reculées, Orb moins avancée, crâne plus petit; le flanc est orné d'environ 4 rangées longitudinales d'écailles deux fois plus hautes que larges. Selon Wenz 1967 (Toarcien de Saint-Colombe et de La Caine), les vertèbres sont des anneaux lisses à grande perforation notochordale, sans rétrécissement en sablier. Une rangée longitudinale compte 40 écailles ganoïdes (écartant donc *Pholidolepis* et *Pholidophoropsis*, voir plus haut), grandes, lisses et rectangulaires, plus hautes que larges, et à bord postérieur non dentelé. Celles de la ligne latérale, ainsi que de la rangée dessus et dessous elle, sont

nettement plus hautes que larges. le Pop est formé de 2 branches dont la verticale est la plus courte, formant un angle largement obtus, avec un canal préoperculaire proche du bord antérieur de l'os.

3.4.3.1.3 *Pholidophorus* aff. *hartmanni* Egerton

Arambourg 1935 rapproche *Pholidophorus hartmanni* de «*Pholidophorus crenulatus*». Il décrit (p.11-12) *Pholidophorus* aff. *hartmanni*, du Toarcien d'Alès (Valz) dans le Gard, (rapproché de *P.hartmanni* Egerton du Toarcien du Wurtemberg) avec les caractéristiques suivantes: Lmax 150 mm, rapport Ls / H tronc = 4, L crâne < ou = H tronc, rapport L crâne/Do = 3.5. Un Ifo en croissant très étendu présente de longs canalicules postérieurs du canal sensoriel. Le Pop étroit présente un canal proche du bord antérieur; des Op à stries d'accroissement parallèles à leur bord, une quinzaine de Rbst, des corps vertébraux en anneaux, 43 à 45 colonnes de 16 à 17 écailles petites, en forme de parallélogrammes, ornées parfois de quelques stries de croissance parallèles à leurs bords, présentant en région antérieure du tronc un bord postérieur orné de 7-9 fins lobules obliques (fig. 7, p. 12).



Fig. 21: écailles de la région précaudale de *Pholidophorus* aff. *hartmanni*, schéma de Arambourg 1935, fig. 7 p. 12.

Sur les flancs en région précaudale, 4 à 5 rangées d'écailles sont nettement plus hautes que larges. La Ndors, avec une quinzaine de rayons, est insérée au 1/3 de la L du tronc, les Npelv, à 22 rayons, sont opposées à la Ndors, et s'insèrent donc au 1/3 de la L tronc, à mi-distance entre les Npec et la Nan; la Nan s'insère aux 2/3 de la L tronc. La Ncaud est fourchue et symétrique. La structure, les dimensions et les denticulations des écailles ainsi que les dimensions ou forme du corps et de l'Ifo diffèrent de *P. friedeni*.

3.4.4 Synthèse des comparaisons entre *Pholidophorus friedeni* et les *Pholidophoridae* rhéto-liasiques

La Fig. 25 résume certaines de ces comparaisons.

Les dimensions de *P. friedeni* (Ls 70-75 mm, Lt 75-80 mm) écartent par exemple *Pholidoctenus* (Ls 55 mm), *Pholidophorus pusillus* (Lt max. 65 mm), *Parapholidophorus* (Lt 60 à 70 mm). Par contre, les dimensions sont compatibles avec *P. salvus* (Lt 50 à 90 mm environ), *Eopholidophorus* (Ls 75 mm), *P. latiusculus* (Lt max. 85 mm), mais aussi, si l'on considère que les spécimens grand-ducaux sont juvéniles, ce qui est peu probable (centra ossifiés, etc.), avec *Pholidolepis* qui atteint 110 mm, *Pholidophoropsis* (Lt atteignant au moins 160 mm), *Pholidorhynchodon* (Lt atteignant 125 mm), *Pholidophoroides* (jusque 180 mm), *P. bechei* qui atteint 200 mm, *P. gaudryi*, *P. aff hartmanni* (environ 150 mm), ou *P. germanicus* (300 mm).

Un Pop à canal sensoriel proche du bord antérieur et générant de nombreux tubules est considéré comme un caractère évolué (Nybelin 1966). A part *Pholidophoretetes*, le plus ancien Pholidophoridae connu, le Pop de *Pholidophorus friedeni* diffère des descriptions des formes du Trias et du Lias inférieur par sa forme générale: il ne présente pas les larges expansions du bord antérieur et du bord postérieur de la branche ventrale; il n'y a qu'un léger bombement du bord antérieur de jonction des 2 branches, dû à la largeur plus importante de la branche ventrale. Comme celui de *P. friedeni*, le Pop de *Pholidophoretetes* présente un bombement antérieur sous la jonction des 2 branches de l'os. Le Pop de *P. friedeni* ne présente pas l'expansion caudale importante de la partie ventrale, typique de *Pholidophorus bechei*, *Pholidophorus latiusculus* ou de *Pholidolepis dorsetensis*. De même, il diffère de *Pholidorhynchodon malzannii* où le Pop est piriforme, ou de *Parapholidophorus nybelini* à bords sans encoche, où de *Pholidoctenus serianus*, avec ses deux Pop, dont le postérieur présente un bord caudal denticulé. Les Pop de *Pholidophoropsis* et *Pholidophoroides* présentent une grande portion ventrale dilatée par rapport à la partie dorsale plus brève et effilée, et sans nette encoche du bord antérieur, sauf chez *Pholidophoroides crenulata* où une légère encoche existe, moins marquée cependant que chez *P. friedeni*. Les Pop de *P. latiusculus*, *P. pusillus* et *P. caffii* sont plus compacts que celui de *P. friedeni*. Le Pop de *P. germanicus* est «très étendu» (Woodward 1895-1898: 31). Le canal sensoriel du Pop de *P. friedeni* est placé à égale distance entre les bords antérieur et postérieur, il porte au moins 9 canalicules secondaires brefs et droits, relativement espacés. Ces caractéristiques se comparent aux espèces de *Pholidophorus* de Nybelin: chez *P. caffii*: le canal est médian sur l'os, en tout cas distant du bord antérieur, le nombre de

tubules est de 8; chez *P. pusillus*, le canal possède 11 tubules, et reste médian sur l'os; chez *P. bechei*, les tubules atteignent 17-19 tubules, particulièrement serrés et allongés dans la partie ventrale de l'os; chez *P. latiusculus*, le canal est un peu plus proche du bord antérieur, et le nombre de tubules atteint 14-15, surtout serrés et allongés dans la partie inférieure de l'os. Le canal du Pop est proche du bord antérieur chez *P. gaudryi*, *P. germanicus* et *P. aff. hartmanni*. Le canal du Pop de *Pholidophoretas* est un peu plus proche du bord postérieur, il génère de 9 à 12 tubules. Par rapport aux Pholidophoridae du Trias supérieur et du Lias inférieur, les Ifo4-5 de *P. friedeni* sont relativement peu allongés antéro-postérieurement, et le(s) Sbo plus allongé(s), alors que par exemple chez *P. bechei*, les Ifo sont plus longs, occupant entre 1/3 et 1/2 de la L cumulée des ces plaques ifo+Sbo, état proche de *Pholidophoroides* (voir plus haut). Les écailles épaisses lisses et au bord postérieur parfois incisé de 1 à 7 denticules, différent de celles de *P. bechei*, *P. latiusculus*, *P. caffii*, *P. pusillus*, à bord postérieur régulier. Les portions de colonne conservées chez *P. friedeni* font conclure à la monospondylie à chordacentra ossifiés annulaires complets, sans constriction. Zambelli 1986 présente les variations et l'évolution ontogénétique de la structure des centra chez les Pholidophorinae du Trias supérieur (diplospondylie de *Pholidorhynchodon* juvénile, diplospondylie de *Pholidoctenus* adulte, monospondylie de *Pholidophorus*). Les centra en anneaux complets de *P. friedeni* seraient en accord avec les fins centra vertébraux annulaires de *Pholidolepis*, *Pholidophoroides crenulata*, *Pholidophoropsis caudalis*, *Pholidophoropsis crenulata*, selon Nybelin 1966: 392, 403, 415, 422. Néanmoins, selon Patterson 1968, chez *Pholidophorus bechei* et *Pholidophoropsis*, les hemicentra dorsaux et ventraux sont séparés tout le long de la colonne (les centra ne sont pas des anneaux complets ou chordacentra, mais une selle ventrale et dorsale non fusionnées, ou hemicentra), alors que chez *Pholidolepis* ils tendent à fusionner pour former des anneaux complets. *P. bechei*, *Pholidophoropsis* et *Pholidolepis* possèdent en outre des intercalaires dorsaux et ventraux (diplospondylie) dans la région caudale moyenne. *Lehmanophorus* (Gaudant) du Jurassique supérieur ne montre pas de centra ossifié. Il sera utile de vérifier dans quelle mesure 1° la monospondylie à chordacentra complets annulaires est répandue chez les Pholidophoridae toarciens: chez *Pholidophorus aff. hartmanni* (Arambourg 1935: 12), l'ossification des centra est réduite à un mince anneau incomplètement fermé; selon Wenz 1967, *Ph. germanicus* du Toarcien possède des

anneaux lisses, centra complets, et 2° dans quelle mesure les variations de structure des centra des Pholidophoridae du Toarcien s'expliqueraient aussi par l'ontogenèse (voir à ce propos la situation chez le Halecostomi *Hulettia* du Jurassique moyen, Schaeffer & Patterson 1984) modulant ainsi la valeur systématique de ce critère.

Considérées isolément et sans rentrer dans des détails très fins, les écailles sont peu diagnostiques: par exemple, des écailles losangiques à ganoïne (lépidostéoïdes rhomboïdes) et bord postérieur denticulé sont présentes en dehors des Pholidophoriformes, chez *Macrosemius* (Schultze 1966: 260, fig. 16), *Histionotus* (Schultze 1966: 249, fig. 15), *Parasemionotus labordei* (Schultze 1966: 268, fig. 22a) avec 4-7 denticules obliques de même morphologie que chez *P. friedeni*.

3.4.5 *Pholidophorus netchkini* Gorizdro-Kulczycka 1926

Yakovlev 1962 décrit cette forme du Jurassique de Karatau, avec Pop en forme de banane, sans ressaut du bord antérieur, 1 Sbo haut et triangulaire à base dorsale, une L de 200 mm, caractères bien différents de *P. friedeni*.

3.4.6 Genres du Jurassique moyen, supérieur, et du Crétacé

3.4.6.1 *Hungkiichthys anni* Liu & Wang 1961

Cette forme du Jurassique moyen chinois présente des écailles fines avec serrations postérieures en zone du flanc, et de grandes Npec. Au Jurassique supérieur: *Baleiichthys antingensis* Liu 1955 atteint plus de 240 mm. Ses écailles couvertes de ganoïne sont épaisses, et 3 rangées du flanc sont très hautes. (*B. graciosa* Rohon et *B. lata* Rohon du Jurassique sont plus petits).

3.4.6.2 Gaudant 1978 et les «*Pholidophorus*» du Jurassique supérieur décrits par de Saint-Seine 1949:

3.4.6.2.1 *Pholidophorichthys inermis* Gaudant 1978

Les écailles ganoïdes épaisses ont un bord libre pectiné de quelques à une douzaine de dentelures, le canal préoperculaire longe le bord antérieur de l'os.

3.4.6.2.2 *Pholidophoristion* cf. *ovatus* (Wagner)

Les écailles ganoïdes sont très épaisses, ornées de 16 à 18 rides en éventail, terminées par une petite pointe, se réduisant à moins de 10 dentelures en zone postabdominale. Les écailles de ces groupes diffèrent des écailles denticulées de *P. friedeni*.

3.4.6.2.3 *Pholidophorus macrocephalus* Agassiz

Le bord postérieur des écailles à ganoïne de cette espèce du Jurassique supérieur compte jusqu'à une vingtaine de serrations obliques, faisant suite à des plis obliques de la surface de l'écaille (Schultze 1966: 236, fig. 1; 250, fig. 20; 260, fig. 16a).

3.4.6.2.4 *Pholidophorus latus* Agassiz

Le bord postérieur des écailles losangiques à ganoïne de cette espèce du Jurassique supérieur présente jusqu'à environ 24 denticulations faisant suite à des plis disposés en éventail (Schultze 1966: 250, fig. 20b).

3.4.6.3 Crétacé

3.4.6.3.1 *Baleiichthys* Liu et *Neobaleiichthys* Su

Les dimensions (Lmax 35 mm), le Pop très fin à branches perpendiculaires, le haut Sbo triangulaire, et les écailles à bord postérieur convexe de ces Pholidophoridae (*sensu lato*) du Crétacé inférieur (Su 1985) sont très différents de *P. friedeni*. *Neobaleiichthys chikuensis*: la Lmax n'atteint que 35 mm, (l'Ifo3 est différent des *Pholidophorus friedeni*), le Sbo est un triangle haut dressé sur son sommet, le Pop est fin et ses branches sont pratiquement perpendiculaires, l'Op est plus quadratique et plus élevé, les Rbst sont très larges et développés. Il n'y a pas de figuration de Smx. Ecailles très fines rhombiques à stries concentriques et au bord postérieur convexe. Proche de *Baleiichthys* Liu, mais petite taille et angle du Pop plus obtus.

3.4.6.3.2 Les Pholidophoridae «terminaux»

Neopholidophoropsis serrata Taverne 1981

Poisson de l'Aptien d'Helgoland dépassant 200 mm de L. Ecailles de

type amioïde: grandes et fines, à fins *circuli* longitudinaux ou concentriques dans la partie médiane du champ postérieur de l'écaille, à bord postérieur orné de quelques petites dents. Vertèbres abdominocaudales monospondyles (écartant les Amiidae, à vertèbres caudales diplospondyles). L'écaillure amioïde et le squelette caudal sont proches de *Pholidophoropsis*.

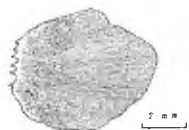


Fig. 22: Ecaille de *Neopholidophoropsis serrata*
Taverne 1981, fig.12 p. 62

Pholidophoristion (Pholidophorus) ornatus Agassiz 1844

Les spécimens décrits par Taverne 1981 ont une forme allongée et peu élevée, de L supérieure à 150 mm, avec des écailles rectangulaires, plus hautes dans la partie ventrale, ornées de fines crêtes transversales irrégulières aboutissant aux fortes épines du bord postérieur (Taverne 1981, fig. 7).



Fig. 23: Ecaille de *Pholidophoristion ornatus*
Taverne 1981, fig. 7 p. 56.

Taverne 1981 préfère maintenir *ornatus* au sein du genre *Pholidophorus* jusqu'à étude exhaustive des Pholidophoriformes (*Pholidophoristion* Woodward 1941 est caractérisé par une grande dorsale avancée).

Pholidophoristion (Pholidophorus) spaethi Taverne 1981

Cette forme de l'Aptien d' Helgoland a une L de plus de 200 mm, et un rapport H corps / Ls de 0,8. La Ncaud est nettement bilobée. Les écailles sont vaguement rectangulaires à carrées, leurs partie antérieure est lisse, leur partie postérieure est ornementée de gros renflements et de petites crêtes transversales, se terminant en épines le long du bord postérieur (Taverne 1981, fig. 9). Son ostéologie céphalique n'est pas connue.

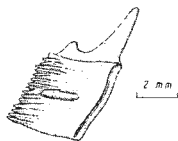


Fig. 24: Ecaille de *Pholidophoristion spaethi*,
Taverne 1981, fig. 9 p. 58.

3.4.6.4 Remarques

- Les Pholidophoriformes du Trias et du Jurassique de Chine (*Jialingichthys* du Trias supérieur, *Hengnania* du Lias, *Hungkiichthys* et *Neobaleiichthys* du Jurassique moyen) ont des parents proches en Amérique du Nord et en Europe, bien qu'aucun n'aie été rapporté au même genre (Chang & Jin, 1996). Liu & Wang 1961 proposent une clé différentielle au sein des Pholidophoridae et entre les Pholidophoridae et les Pleuropholidae

A: écailles du flanc unies par «pegs & sockets», peu élevées

A1. Dorsale précédant nettement l'anale / petites pectorales et pelviennes: *Pholidophorus*.

A2a. Dorsale précédant peu l'anale: pectorales grandes, pelviennes moyennes: *Hungkiichthys*.

A2b. Dorsale précédant peu l'anale: pectorales et pelviennes petites: *Baleiichthys*.

B: écailles du flanc unies par «pegs & sockets», dont une série excessivement élevée: famille des Pleuropholidae.

- *Prohalecites* Tintori 1990 du Ladinien supérieur est un poisson Neopterygii *incertae sedis* d'environ 40 mm, sans écaillure, avec un préoperculaire constitué de deux os dont la portion dorsale est tubulaire. Il est plus évolué que les Parasemionotidae et plus primitif que *Dapedium* et les Pholidophoridae, auxquels il a été primitivement attribué et dont il s'approche néanmoins.

- "*Pholidophorus*" *americanus* du Bathonien-Callovien (Jurassique moyen) des Etats-Unis a été attribué au nouveau genre *Hulettia americana*, Halecostomi *incertae sedis*, présentant des affinités avec

Sémionotiformes et Pholidophoriformes (voir Schaeffer & Patterson 1984).

- *Eurycormus*: l'espèce *E. grande* (voir Wenz 1967) est un halécomorphe situé «entre Amiidae et Furidae». L'espèce *E. speciosus*, intégrée dans les Pholidophoridae par Patterson 1973 possède une fine écaillure «amioïde» comme celle de *Pholidophoropsis*, différente donc de *P. friedeni*.

4 Statistique et conclusion

«*Pholidophorus*» *friedeni* représente 7/ 9 pholidophoriformes ou 7/353 poissons toarciens luxembourgeois examinés jusqu'au début 1999. Au sein des Pholidophoriformes, les écailles de type lépidostéoïde et la structure du préoperculaire sont des caractères primitifs, par contre la monospondylie à chordacentra ossifiés annulaires complets est un caractère dérivé. Une meilleure connaissance des autres Pholidophoriformes toarciens est nécessaire pour saisir correctement le stade évolutif de «*Pholidophorus*» *friedeni*; elle mènera probablement à la définition de nouveaux genres pour *P. germanicus*, *P. gaudryi*, *P. hartmanni*, *P. friedeni*...

	Parasemionotiformes	Pholidophoretas	Ichthyokentemidae	Pholidorhynchodon	Pholidoctenus	Parapholidophorus	Eopholidophorus	Ph.us latisc. gervasutii	Ph.us latisc. latisc	Ph.us latisc. pusillus	Pholidophorus bechei	Pholidophoroides	Pholidophoropsis	Pholidolepis	"Pholidophorus" germanicus	Pholidophorus hartmanni	Pholidophorus gaudy	"Pholidophorus" friedeni	Archaeomanenidae	(Pro)Leptolepis
Age	LT, Ca	Ca	N	N	N	N	N	N	N	N	LL	LL	LL	LL	UL	UL	UL	UL	L, Cr	L
	UT	JS	u	u	u	R	m	m	s	s										
vertebra	O	?	2	1 + DS	1 + DS	DS	1 ?	1 + DS	?	?	1	2	2	2	2	?	2	2	O"	3
suture OP-SOP	O	O	H, O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	H	O
écailles	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	1	1	1	1	1 + 3	3
contact nasaux	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?	1	3
POP canal	O, 1	1	1, 2	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	?	2	?	2	1	1 + 2
POP tubules	1	1	1, 2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1, 2	2	?	?	?	1	1	2

Fig. 25: comparaisons entre «*Pholidophorus*» *friedeni* et certains Pholidophoriformes.

Age: Ca: Carnien, N: Norien, m: moyen, u: supérieur, R: rhétien, L: Lias, LL: Lias inférieur, UL: Lias supérieur, Cr: Crétacé.

Vertebra: O: Chorde non calcifiée, O": Calcification légère, DS: avec Diplospondylie, 1: Hemichordacentra, 2: Fins anneaux calcifiés. 3: Diabolos téléostéens.

Suture Operculaire-Suboperculaire: O: Oblique, H: Horizontale. Ecaïlles: 1: Lépidostéoïdes, 2: type voisin d'Amioïde, 3: Cycloïdes.

Contact des Nasaux: 1: Large, 2: Minime, réduit, 3: Nasaux distants.

POP canal: O: Postérieur, 1: Médian, 2: Antérieur.

POP tubules: 1: «peu nombreux» (<11), 2: «nombreux» (>11)

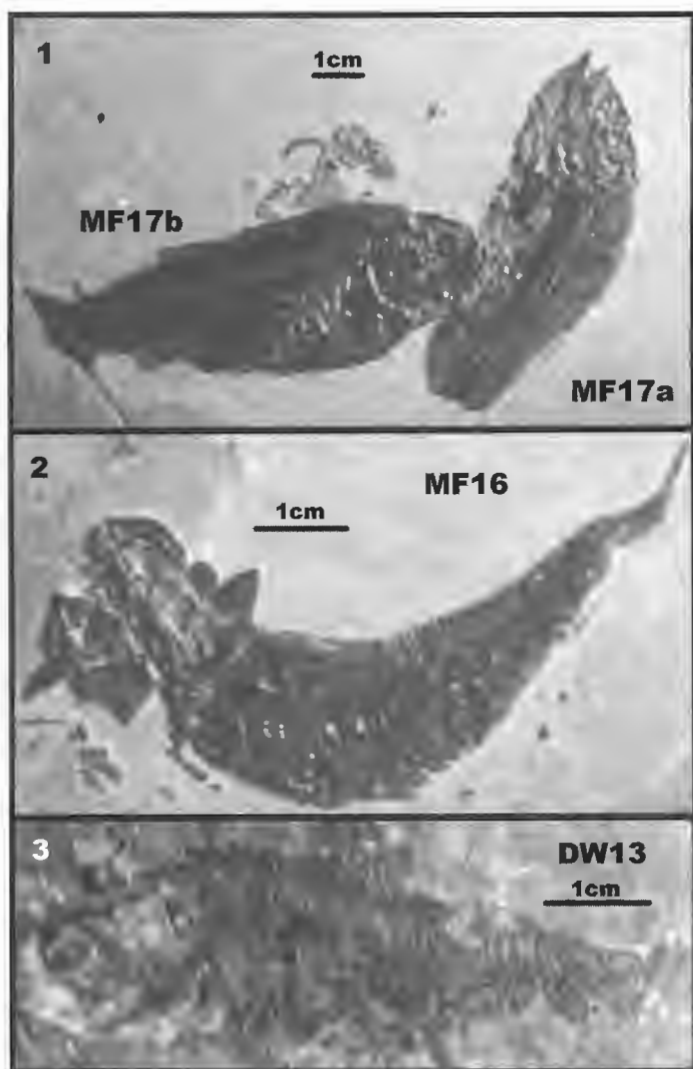


Fig. 26: Repères centimétriques sur *Pholidophorus friedeni*, Toarcien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg.

5 Remerciements

Je dédie ce travail au Dr R. Zambelli (Milan), pour ses belles études sur les *Pholidophoriformes* du Trias supérieur, au Dr Louis Taverne (Bruxelles), pour ces conseils judicieux et son amical soutien, et à mon regretté ami le Dr Pierre Maubeuge (Nancy), pour ses encouragements enthousiastes. Marc Frieden (Sandweiler), Daniel Watrinelle (Pétange) et Roby Haas (Kayl) m'ont fourni un excellent matériel d'étude, complétant les collections du M.n.h.n.Lux. Le Dr Böttcher m'a accueilli au S.M.N.S. Le Dr Joseph Lhoest (Liège) a réalisé certaines photographies. Mon fils TERENCE a effectué avec patience le traitement informatique de mes schémas. A chacun mes très chaleureux remerciements.

6 Bibliographie et références

Agassiz, L., 1833-1844. - Recherches sur les poissons fossiles. 5 vols. Avec atlas. Neuchâtel.

Airaghi, C., 1908. - Un *Pholidophorus* del Retico Lombardo. Rendiconti del R. Ist. Lomb. Di sc. e lett., Ser. 2, Vol XLI, pp. 1-5. Milan.

Arambourg, C., 1935.- Contribution à l'étude des Poissons du Lias supérieur. Annales de Paléontologie, 24 (1), 32 pp., 3 Pl., Masson, Paris.

Benton, M.J., 1993. - The Fossil record 2. 945 p. Chapman & Hall. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.

Berg, L.S., 1940.- Classification of fishes, both recent and fossil. Travaux de l'Institut zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS. Moscou, Leningrad 5 (2), 517 pp. (Texte anglais et russe: 1947, Université de Michigan).

Brito, P. M., 1997. - Révision des *Aspidorhynchidae* (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. Geodiversitas 19 (4): 681-772.

Cardinet, I., 1942. - Présence de *Pholidophorus gaudryi* Sauvage dans l'Ichthyofaune de La Caine (Calvados).

- Carroll, R.L., 1988. - Vertebrate Paleontology and Evolution. W.H. Freeman and Cy. 698 p. New York
- Chang, M.M. & F.Jin, 1996. - Mesozoic fish faunas of China. *In* Mesozoic fishes: Systematics and Paleoecology, G. Arratia & G. Viohl eds.: 461-478, München.
- Corroy, G., 1934. - Un gisement de Poissons liasiques aux Avelas (Gard). C.R.S. Soc. géologique de France, n° 17: 249-250
- Delsate, D., 1997. - Actinoptérygiens du Toarcien inférieur du Grand Duché de Luxembourg. Présence de *Leptolepis normandica* Nybelin 1962 (Téléostéen) avec otolithes *in situ*. *In*: Notes paléontologiques et biostratigraphiques sur le Grand-Duché de Luxembourg et les régions voisines. Par Maubeuge P. L. & D. Delsate, Travaux scientifiques du Musée d'histoire naturelle de Luxembourg, N° 27: 105-130, Luxembourg.
- Delsate, D., 1999. - L'ichthyofaune du Toarcien luxembourgeois. Cadre général et catalogue statistique. Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg. N° 30. 101 p., Luxembourg.
- De Pinna, M. C., 1996. - Teleostean Monophyly. Chapter 7: 147-162 *In*: Stiassny, M. L. J., Parenti, L. R. & G. D. Johnson, (eds), 1996.- Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, USA, 496 p.
- Duffin, C. J. & C. Patterson, 1993. - I Pesci fossili di Osteno: una nuova finestra sulla vita del Giurassico inferiore. *Palaeocronache* II, 1993, 18-38.
- Frickhinger K.A., 1994. - Die Fossilien von Solnhofen. 336 pp. Goldschneck Verlag, Korb.
- Gardiner, B.G., 1960. - A revision of certain Actinopterygian and Coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bull. B. M. (N.H.)*, *Geology*, 4 (7): 239-384, Pl. 36-43, 81 text-figs., Londres.
- Gaudant, J., 1978. - Essai de révision taxonomique des «*Pholidophorus*» (Poissons actinoptérygiens) du Jurassique supérieur de Cerin

- (Ain). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, fasc. 16: 101-121, 4 pl., Lyon.
- Griffith, J., 1977. - The Upper Triassic fishes from Polzberg bei Lunz, Austria. Zool. Jnl. of the Linnean Soc., 60: 1-93, 11 pl., 3 figs.
- Griffith, J. & C. Patterson, 1963. - The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. Bull. Brit. Museum nat. Hist. Geol., 8, pp. 1-43, 4 pls.
- Gross, W., 1966. - Kleine Schuppenkunde. N. Jb. Paläont. Abh., 125: 29-48, Stuttgart.
- Hauff, B. & R.B.Hauff, 1981. - Das Holzmadenbuch. Hauff & Hauff. Holzmaden, 136 pp.
- Lambers, P., 1992.- On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany). Proefschrift ter verkrijging van het doctoraat in de Wiskunde en Natuurwetenschappen aan de Rijksuniversiteit Groningen. 336 pp.
- Lehman, J.-P., 1966. - Actinopterygii. In: Traité de Paléontologie. Publié sous la direction de Piveteau, J., T. 4, Vol. 3: 1-242. Masson et Cie, Paris.
- Liu, H.T., 1955. - A new *Baleiichthys* from Shensi. Acta Palaeontol. sinica, 3 (4): 317-322, Beijing.
- Liu, H.T., & Wang, S.L., 1961. - A new pholidophorid fish from Sinkiang (China). Acta Pal. Sinica, 9 (3): 266-271, Beijing.
- Nybelin, O., 1966. - On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s.str.. Bull. British Museum (Natural History) Geology, 11 (8), London.
- Nybelin, O., 1974. - A revision of the Leptolepid fishes. Acta societatis scientiarum et litterarum Gothoburgensis. Zoologica 9. 202 p. + Planches. Göteborg.
- Patterson, C., 1968. - The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. Bull. British Museum (Natural History), Geology 16 (5): 201-239, London.

- Patterson, C., 1973. - Interrelationships of holosteans. *In*: Greenwood, P. H., Miles, R. S. & C. Patterson (eds): Interrelationships of Fishes. Zool. J. Linn. Soc., 53, Sup.1: 233-305, London.
- Patterson, C., 1975. - The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philos. Trans. Roy. Soc. London (Biol. Sci.)*, 269 (899): 275-579, London.
- Patterson, C., 1977. - Contribution of Paleontology to teleostean phylogeny. *In*: Hecht, M. K., Goody, P.C. & B. M. Hecht (eds): Major patterns in vertebrate Evolution. N.A.T.O. advanced Study Institute Series, Ser. A, 579-643, New York.
- Rayner, D., 1948. - The structure of certain Jurassic Holostean fishes with special references to their neurocrania. *Phil. Transact., B*, Vol 233: 287-345 + 4 Pl.
- Rojo, A., 1991. - Dictionary of Evolutionary fish Osteology. CRC Press, 273 pp.
- Roman & Genneveux, 1912: Etude sur les terrains jurassiques de la région du Pic Saint-Loup. Montpellier.
- Saint-Seine, P. de, 1949. - Les Poissons des Calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, fasc. 2, 351 pp, 26 pl., Lyon.
- Saint-Seine, P. de, 1955. - Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Première partie. La faune des argilites et schistes bitumineux. *Ann. Mus. Roy. Congo belge, Sci. géol.*, vol. 14, XIX + 126 pp.
- Sauvage, H.E., 1874. - Etude sur les Poissons du Lias supérieur de la Lozère et de la Bourgogne. *Revue des Sciences Naturelles*, Montpellier, Vol II, 1874.
- Sauvage, H.E., 1893 - Recherches sur les poissons du Lias supérieur de l'Yonne, zone à ciment de Vassy, *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, vol. II: 386-397 + Pl.
- Schaeffer, B, 1972. - A Jurassic Fish from Antarctica. *Am. Mus.*

Novitates, n° 2495: 1-17.

Schaeffer, B. & C. Patterson, 1984. - Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic Fish distribution. Am. Mus. Novitates, 2796: 1-86, figs. 1-39, tables 1-4.

Schultze, H. P., 1966. - Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 126 (3): 232-314.

Schultze, H. P., 1996. - The scales of Mesozoic actinopterygians. In Mesozoic fishes - Systematics and Paleoecology, G. Arratia & G. Viohl (eds); pp. 83-93, 6 figs. München.

Stiassny, M. L. J., Parenti, L. R. & G. D. Johnson, (eds), 1996.- Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, USA, 496 p.

Streitz, J.-C., 1983. - Auf Fossiliensuche im Luxemburg. Sankt Paulus Druckerei. 191 p. Luxembourg.

Su, D-Z, 1983. - Late Triassic Actinopterygians from East Sichuan, China, Vert. Pal. Asiat., 21 (4): 275-285, Beijing.

Su, D-Z, 1985. - On Late Mesozoic fish fauna from Xinjiang (Sinkiang), China. Mem. Inst. Vert. Palaeontol., Palaeoanthropol., Acad. Sinica, 17: 61-136; Beijing.

Taverne, L., 1975. - Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyphylétisme des Poissons Téléostéens. Bull. Acad. Royale de Belgique (Classe des Sciences). Séance du samedi 1^{er} mars 1975, pp. 336-371.

Taverne, L., 1981. - Les Actinoptérygiens de l'Aptien Inférieur (Töck) d'Helgoland. Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, 51: 43-82.

Tintori, A., 1990.- The Actinopterygian fish *Prohalecites* from the Triassic of Northern Italy. Palaeontology, 33 (1): 155-174.

Urlichs, M., Wild, R. & B. Ziegler, 1979. - Fossilien aus Holzmaden. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, n° 11, 34 pp., Stuttgart.

- Urlichs, M., Wild, R. & B. Ziegler, 1994. - Der Posidonien-Schiefer des unteren Juras und seine Fossilien. Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, Série C, N° 36: 1-95, Stuttgart.
- Waldman, M., 1971. - Fish from the freshwater Lower Cretaceous of Victoria, Australia, with comments on the palaeo-environment. Spec. Pap. Palaeontol., 9: v + 124 pp., London.
- Wang, 1977. - A new pholidophorid fish from Hengnan, Hunan. Verteb. Pal. Asiat. 15 (3): 177-183, Beijing.
- Wenz, S., 1967. - Compléments à l'étude des Actinoptérygiens du Jurassique. 276 pp., 48 pls., CNRS.
- Woodward, A.S., 1888. - Guide to the collection of fossil fishes in the department of Geology and Palaeontology. British Museum. (Natl.History). London.
- Woodward, A.S., 1889. - Preliminary notes on some new and little-known British Jurassic Fishes. Geol.Mag.Dec.III, Vol.VI, N°304: 448-455.
- Woodward, A.S., 1889. - Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (N.H.). Part I. 474 p., 17 pls.
- Woodward, A.S., 1891. - Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum (N.H.). Part II, 567 p., 16 pls.
- Woodward, A.S., 1895. - The fossil fishes of the Talbragar Beds (Jurassic ?). Dept of Mines and Agriculture, Memoirs of the Geological Survey of New South Wales, Palaeontology, N° 9.
- Woodward, A.S., 1895. - Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part III, 544 p., 45 figs., 18 pls. London.
- Woodward, A.S., 1895-1898. - On the fossil Fishes of the Upper Lias of Whitby. Proceed. Yorkshire Geol. and Polytec.Soc., vol XIII, 1^{ère} partie: 25-42., 3 pls; 2^{ème} partie: 155-170, 3 pls., 4^{ème} partie: 445-472, 13 figs., 2 pls.
- Woodward, A.S., 1895-1898. - *Pholidophorus germanicus*: an addition to the fish-fauna of the Upper Lias of Whitby. Geol. Mag.

Déc.III, vol.VIII (12): 545-546.

Woodward, A.S., 1896. - Notes on the collection of fossil Fishes from the Upper Lias of Ilminster in the Bath Museum. Proc. Bath. Nat. Hist.Club., vol.8: 233-242. 2 Figs.

Woodward, A.S., 1941.- The mesozoic ganoid fishes of the Genus *Pholidophorus* Agassiz. Ann. & Mag. N. Hist. Ser. 11, Vol. VIII: 88-91.

Yakovlev, V.N., 1962. - Fishes of the order pholidophoriformes in the Jurassic of Karatau. Russian Paleont. Zhur., 3: 90-101.

Zambelli, R., 1975. - Note sui Pholidophoriformes: 1. *Parapholidophorus nybelini* gen. n., sp. n., Rend. Ist. Lomb. Sc. e Lett. (Scienze B), 109: 3-49, Milano.

Zambelli, R., 1978. - Note sui Pholidophoriformes: 2. *Pholidoctenus serianus* gen. n., sp. n., Rend. Acc. Naz. XL, V, 3: 101-123. Roma.

Zambelli, R., 1980a. - Note sui Pholidophoriformes: 3. *Pholidophorus gervasuttii* sp. n. Riv. Mus. Sc. Nat., 1: 5-44. Bergamo.

Zambelli, R., 1980b. - Note sui Pholidophoriformes: 4. *Pholidorhyncodon malzannii* gen. nov., sp. nov. Riv.Mus.Sc. Nat., 2: 129-168. Bergamo.

Zambelli, R., 1980c. - Note sui Pholidophoriformes: 5. I Pholidophoridae dell'alta Valvestino (Brescia, Italia). Natura Bresciana, Ann. Mus. Civ.Sc.Nat., 17: 77-88, Brescia.

Zambelli, R., 1986. - Note sui Pholidophoriformes: 6 contributo: *Pholidophorinae* subfamiglia nuova del Triassico Superiore. Riv. Mus. civ. Sc. Nat. «E. caffi»: 1-32, Bergamo.

Zambelli, R., 1989. - Note sui Pholidophoriformes: 7 contributo: *Eopholidophorus forojuliensis* n.gen., n.sp., Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale, 11: 63-76, Udine.

1	Systématique	143
1.1	Synonymie	143
1.2	Derivatio nominis.....	144
1.3	Matériel.....	144
1.4	Stratum typicum	144
1.5	Locus typicus.....	144
1.6	Diagnose générique.....	144
1.7	Diagnose spécifique.....	144
2	Descriptions.....	145
2.1	<i>Pholidophorus friedeni</i> sp. nov.....	145
2.1.1	MF17	145
2.1.1.1	MF17A	146
2.1.1.2	MF17B.....	148
2.1.2	MF16	150
2.1.3	DW13 et son empreinte DD-DW13	153
2.1.4	DDRH17.....	156
2.2	<i>Pholidophorus</i> cfr <i>friedeni</i>	159
2.2.1	TU763.....	159
2.2.2	MF07	160
2.3	Caractéristiques et éléments diagnostiques retenus	161
2.3.1	Biométrie	162
2.3.2	Crâne.....	162
2.3.3	Nageoires.....	163
2.3.3.1	Nageoires paires	163
2.3.3.2	Nageoires impaires	163
2.3.4	Squelette axial	164
2.3.5	Ecaillure.....	164
2.4	Spécimens de la zone de Holzmaden (Allemagne)	
	référables à <i>Pholidophorus</i> cf <i>friedeni</i>:	166
2.4.1	SMNS 80.501	166
2.4.2	SMNS 50.096	166

3	Discussion:.....	167
3.1	Comparaison aux Leptolepididae	167
3.2	Comparaison au Lycoperoidei	168
3.3	Comparaison aux autres familles de Pholidophori- formes:	168
3.3.1	Les Archaeomaenidae	168
3.3.2	Les Ankylophoridae	170
3.3.3	Les Ichthyokentemidae	170
3.3.4	Les Oligopleuridae	170
3.3.5	Les Pleuropholidae	170
3.3.6	Les Ligulellidae.....	171
3.3.7	Les Majokiidae.....	171
3.3.8	Les Galkiniidae	171
3.3.9	Les Siyuichthyidae.....	171
3.4	Position de <i>Pholidophorus friedeni</i> au sein des Pholidophoridae.	172
3.4.1	Trias supérieur.....	177
3.4.1.1	<i>Parapholidophorus</i> Zambelli 1975	177
3.4.1.1.1	<i>Parapholidophorus nybelini</i> Zambelli 1975	177
3.4.1.1.2	<i>Parapholidophorus caffii</i> (Airaghi 1908)	177
3.4.1.2	<i>Eopholidophorus forojuliensis</i> Zambelli 1989.....	178
3.4.1.3	<i>Pholidorhynchodon malzannii</i> Zambelli 1980b.....	178
3.4.1.4	<i>Pholidoctenus serianus</i> Zambelli 1978	178
3.4.1.5	<i>Pholidophorus</i> s.st.Agassiz (Nybelin 1966, Zambelli 1975, 1986).....	178
3.4.1.5.1	<i>Pholidophorus pusillus</i> Agassiz 1832.....	179
3.4.1.5.2	<i>Pholidophorus latiusculus latiusculus</i> Agassiz 1832	179
3.4.1.5.3	<i>Pholidophorus latiusculus gervasuttii</i> Zambelli 1980a	179
3.4.1.5.4	<i>Pholidophorus higginsi</i> Egerton 1854	179
3.4.1.6	<i>Seefeldia watsoni</i> Nybelin 1974	179
3.4.1.7	<i>Pholidophorettes salvus</i> Griffith 1977	179
3.4.1.8	<i>Jialingichthys serratus</i> Su 1983	180
3.4.2	Lias inférieur.....	181
3.4.2.1	<i>Pholidophorus</i> Agassiz 1832	181
3.4.2.1.1	<i>Pholidophorus bechei</i> Agassiz 1837	181

3.4.2.2	<i>Pholidolepis</i> Nybelin 1966 (= <i>Pholidophorus caudalis</i> pro parte).....	181
3.4.2.3	<i>Pholidophoroïdes</i> Woodward 1941 (= <i>Pholidophorus crenulatus</i> , <i>Pholidophorus limbatus</i> pro parte),.....	182
3.4.2.3.1	<i>Pholidophoroïdes limbata</i> (Agassiz).....	182
3.4.2.3.2	<i>Pholidophoroides crenulata</i> (Egerton)	182
3.4.2.4	<i>Pholidophoropsis</i> Nybelin 1966: (<i>Pholidophorus caudalis</i> pro parte, <i>Pholidophorus limbatus</i> pro parte).....	183
3.4.2.4.1	<i>Pholidophoropsis caudalis</i> (Woodward)	183
3.4.2.4.2	<i>Pholidophoropsis maculata</i> Nybelin 1966	183
3.4.2.5	<i>Hengnania gracilis</i> Wang 1977	184
3.4.3	Lias supérieur: Toarcien.....	184
3.4.3.1	« <i>Pholidophorus</i> »	184
3.4.3.1.1	<i>Pholidophorus gaudryi</i> Sauvage 1893	184
3.4.3.1.2	<i>Pholidophorus germanicus</i> Quenstedt 1858	185
3.4.3.1.3	<i>Pholidophorus</i> aff. <i>hartmanni</i> Egerton	186
3.4.4	Synthèse des comparaisons entre <i>Pholidophorus friedeni</i> et les <i>Pholidophoridae</i> rhéto-liasiques	186
3.4.5	<i>Pholidophorus netchkini</i> Gorizdro-Kulczycka 1926... ..	189
3.4.6	Genres du Jurassique moyen, supérieur, et du Crétacé	189
3.4.6.1	<i>Hungkiiichthys anni</i> Liu & Wang 1961	189
3.4.6.2	Gaudant 1978 et les « <i>Pholidophorus</i> » du Jurassique supérieur décrits par de Saint-Seine 1949:	189
3.4.6.2.1	<i>Pholidophorichthys inermis</i> Gaudant 1978.....	189
3.4.6.2.2	<i>Pholidophoristion</i> cf. <i>ovatus</i> (Wagner).....	190
3.4.6.2.3	<i>Pholidophorus macrocephalus</i> Agassiz.....	190
3.4.6.2.4	<i>Pholidophorus latus</i> Agassiz.....	190
3.4.6.3	Crétacé.....	190
3.4.6.3.1	<i>Baleiichthys</i> Liu et <i>Neobaleiichthys</i> Su.....	190
3.4.6.3.2	Les <i>Pholidophoridae</i> «terminaux»	190
3.4.6.4	Remarques	192
4	Statistique et conclusion.....	193
5	Remerciements.....	196
6	Bibliographie et références	196

Die Belemniten der Minette-Formation (ob. Toarcium-ob. Aalenium) Luxemburgs

von

Robi Weis

Rue Norbert Metz, 31c, L-3524 Dudelange

Abstract

The author describes the belemnite fauna recorded in the Luxembourgish part of the Lorraine Ironstone Formation (Toarcian/Aalenian), a fauna which has not been catalogued since 1945. 19 species are recognized, 7 of them being for the first time mentioned in the area. Based on an extensive material, the ontogeny and variability of some species (*Mesoteuthis rhenana* Oppel, *Brevibelus breviformis* Voltz) are precised. Furthermore, the denomination *Arcobelus lucilinburhucensis* nom. nov. is erected as a replacement name for the invalid *Belemnites meta* Bl. var. *compressa* Benecke, and a new species, *Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris* n.sp., is described.

Key words: Belemnites, Luxembourg, Toarcian, Aalenian.

1 Einleitende Bemerkungen

1.1 Zur Belemnitenforschung in Luxemburg

Wenn in vielen klassischen Juragebieten, insbesondere in Süddeutschland und England, die Belemnitenfaunen gut bekannt sind, so ist dies in der Hauptsache auf zwei Ursachen zurückzuführen: einerseits wurden von Sammlern und Wissenschaftlern umfangreiche Aufsammlungen durchgeführt, andererseits fanden sich Forscher welche die Auswertung des Materials übernahmen.

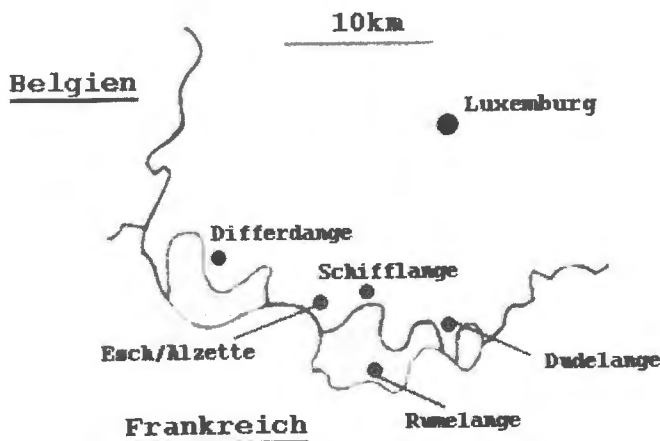


Fig.1: Verbreitung der Minetteablagerungen in Südluxemburg (tw. überlagert von unt. und mittl. Bajocium).

Wenn aber nun für Luxemburg, wie übrigens für das gesamte östliche Pariser Becken, keine neueren Monographien, geschweige denn komplette Faunenlisten erhältlich sind, liegt das auch daran, dass für dieses Gebiet nur selten horizontiert aufgesammeltes Material erhältlich ist. In die Sammlungen aufgenommen wurden vornehmlich besonders spektakuläre sprich grosse "Donnerkeile", wie im Fall der Minetteformation die repräsentativen *Mesoteuthis*-Arten. So sind diese Taxa in der Sammlung des Naturhistorischen Museum Luxemburgs (MnhnL) überproportioniert vertreten, während andere, weitaus häufiger vorkommende Arten durch ihr kleines, unscheinbares Rostrum von den meisten Sammlern verschmäht wurden. So erklärt sich auch die Tatsache, dass unter den gewaltigen Mengen an Minettefossilien, die sich seit über hundert Jahren im MnhnL angesammelt haben, kein einziges (!) Exemplar von *Acrocoelites* (*Odontobelus*) *curtus* D'Orb., einem der häufigsten Belemniten, erkannt wurde.

Allerdings sind eine Reihe von Arten schon abgebildet worden (Benecke 1898 u. 1905), wenn auch tw. unter unkorrekten Bezeichnungen; vor allem die längst überholte Nomenklatur lässt aber eine Revision sinnvoll erscheinen. Die jüngsten Faunenlisten betreffend Minettefossilien stammen von Lucius (1945), jedoch erscheinen einige

Bestimmungen nach einer kritischen Überprüfung zumindest in einem zweifelhaften Licht.

Auch die vorliegende Arbeit kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, stellt aber zumindest den Beginn einer systematischen Erfassung der auch im luxemburgischen Jura so häufigen Belemniten dar. 19 Arten werden im folgenden beschrieben, 7 davon erstmalig für unser Gebiet.

1.2 Toarcium/Aalenium-Stratigraphie

Die Lothringisch-luxemburgische Minetteformation (Fig.1), eine Wechselfolge von mergeligen bis kalkigen Sandsteinen, Kalksteinen und eisenooideichen Lagen, gehört zum überwiegenden Teil ins obere Toarcium. Eine beträchtliche Schichtlücke (Sedimentationsstop oder Erosion) betrifft den Grossteil des Aaleniums, mit Ausnahme der Zone des *Graphoceras concavum*/*Ludwigia munchisonae*. Im Liegenden wird die Formation durch die weichen Mergel der Fallaciosus-Schichten (lo5) begrenzt, während im Hangenden die Glimmermergel (dom1, unt. Bajocium) eine oftmals unscharfe Grenze bilden.

Tab. 1: Stratigraphische Übersicht Minetteformation (Ammoniten-zonierung nach Maubeuge 1955, Weis 1998).

	Schichtenbezeichnung Lucius 1945	Ammonitenzonen
Bajocium	Glimmermergel (dom1)	Discites-Zone
Aalenium	Concavum-Schichten (dou)	Concavum-Zone
	Konglomerat u. Dachsandstein (dou) Murchisonae-Schichten (dou)	/
Toarcium	Opalinus-Schichten (dou)	Aalensis-Zone
	Schicht. der <i>Dumortieria pseudoradiosa</i> (lo7) Schicht. der <i>Dumortieria levesquei</i> (lo6)	Levesquei-Zone
	Fallaciosus-Schichten (lo5)	Thouarsense-Zone

Die Minetteformation ist in ihrem eisenerzführenden Bereich grösstenteils durch Sedimentationszyklen charakterisiert, die nach folgendem Schema ablaufen: Zwischenmittelfazies, eisenooïdführende Lagerfazies, Schilllage (Dach des Lagers). Maubeuge (1955) erklärt die zyklisch wiederkehrenden Schilllagen (Muschelbänke, "Bengelick") durch ökologische Gleichgewichtsstörungen infolge wiederholter Bewegungen der Erdkruste. Während also die Erzlager nahezu fossil leer sind, sind die Versteinerungen vor allem in der Schilllage am Dach des Lagers angereichert. So sind auch die Belemnitenrosten massenhaft in bestimmten Bänken zu finden.

Die in Luxemburg gebräuchliche Einteilung (nach Lucius 1945) wird zum besseren Vergleich mit anderen Gebieten durch folgende Zoneneinteilung substituiert (siehe auch Tab.1):

Dumortierien-Schichten: (lo6, lo7=Schichten der *Dumortieria levesquei* und der *D. pseudoradiosa*) mit *Dumortieria levesquei* D'Orb., *D. pseudoradiosa* Branco, *D. moorei* Lycett, *Cotteswoldia aalensis* Ziet., *C. lotharingica* Branco, *Phlyseogrammoceras dispansum* Lycett, *Hudlestonia affinis* v. Seeb., *Hammatoceras subinsigne* Opp. als stratigraphisch wichtige Arten. Eine Zone des *Hammatoceras insigne*, bzw. des *Phlyseogrammoceras dispansum* ist nach heutigem Erkenntnisstand in Luxemburg nicht abtrennbar. Die Belemnitenfauna wird durch *Brevibelus*, *Mesoteuthis* und *Acrocoelites* (*Odontobelus*) geprägt.

= Zone der *Dumortieria levesquei*

Opalinus-Schichten: (dou) mit *Cotteswoldia aalensis* Ziet., *C. lotharingica* Branco, *C. spathi* Maub., *Pleydellia buckmani* Maub., *P. pseudoarculata* Maub., "*Canavarina*" *venustula* Buckm. Diese Schichtenfolge war u.a. von Lucius (1945) als *Opalinus*-Schichten bezeichnet worden, wobei sich dieser Autor auf Funde von *Leioceras opalinum* Rein. stützte. P.L. Maubeuge (1947 u.a.) hat jedoch nachgewiesen, dass sämtliche als *Leioceras* bestimmte Ammoniten der Minetteformation zu *Pleydellia* zu stellen sind. Die Belemnitenfauna ähnelt derjenigen der Levesquei-Zone, *Acrocoelites* wird seltener.

= Zone der *Pleydellia aalensis*

Murchisonae-Schichten und Konglomerat: (dou) Ammonitenfunde fehlen aus diesen Schichten, wenn man von vereinzelt, zur Unkenntlichkeit abgeschliffenen Steinkernfragmenten absieht. Alter unsicher, Aalenium jedoch wahrscheinlich (Maubeuge 1947). Die Belemnitenfauna ist arten- und individuenarmer; *Parahastites*, *Salpingoteuthis*, *Dactyloteuthis* verschwinden ganz, während *Brevibelus* weiterhin vorherrscht.

Concavum-Schichten: (dou) mit u.a. *Ludwigia bradfordensis* Buckm., *L. haugi* Douvillé, *Graphoceras concavum* Sow., *G. cornu* Buckm. Geringmächtiger Horizont, der mehrere Ammonitenzonen (bzw. -subzonen) kondensiert beinhaltet. Als einzige Belemnitengattung kommt *Brevibelus* vor. Mit dem plötzlichen Auftreten von Hyperlioceraten an der Grenze Aalenium/Bajocium erscheint auch wieder eine bemerkenswert diversifizierte Belemnitenfauna (*Brevibelus*, *Eocylindroteuthis*, *Holcobelus*).

= Zone des *Graphoceras concavum*.

1.3 Definition einiger benutzter Begriffe und Abkürzungen

Die Belemnitenmorphologie und die Erläuterung der Fachbegriffe wurden neuerdings von Schlegelmilch (1998) in vorbildlicher Weise dargelegt, so dass ich mich in der vorliegenden Arbeit, auch aus Platzgründen, auf die Definition der gebrauchten quantitativen Parameter beschränke (fig.2). Nachdem eine Reihe von Autoren verschiedene, mehr oder weniger aussagekräftige Vermessungsparameter benutzten, erscheint der Gebrauch einer einheitlichen Serie wünschenswert. Die von Schlegelmilch (1998) benutzten Einheiten haben sich als geeignet erwiesen, so dass von ihnen hier Gebrauch gemacht wird:

L= Gesamtlänge des Rostrums (Holorostrum)

lp= Länge des Rostrum solidum

H=hp/lp: Schlankheitsindex

Q=hp/bp: Querschnittszahl auf Höhe des Protoconchs

F=hm/hp: Formindex (F=0,5 Idealkegelform; F=1 Idealzylinderform).

Q'=max. Höhe Keule/max. Breite Keule: Keulenquerschnitt bei hastaten Rostren

$F' = \frac{\text{max. Höhe Keule}}{\text{min. Höhe Rostrum}}$: Keulenformindex bei hastaten Rostren

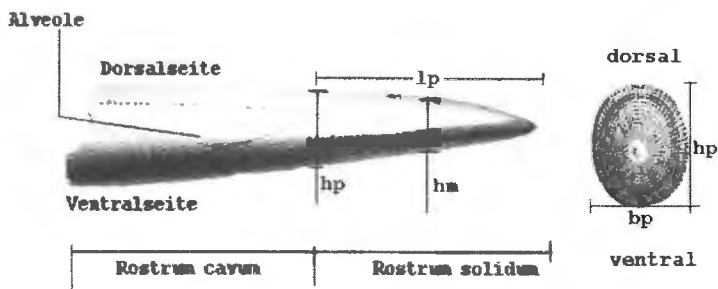


Fig.2: Darstellung der benutzten quantitativen Parameter.

Auf die Angabe des Alveolarwinkels wird im systematischen Teil verzichtet, da er als Bestimmungsmerkmal auf Artniveau in der Regel ohne grosse Bedeutung ist. Bei den hier beschriebenen Taxa variiert der Alveolarwinkel in etwa zwischen 25 und 30°. Die Synonymlisten sind keineswegs als vollständig zu betrachten; es werden nur einige ausgewählte Abbildungen angegeben, die den beschriebenen Stücken entsprechen.

Die beschriebenen Belemnitenrostrum befinden sich in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Luxemburg (MnhnL) und der Privatsammlung des Autors.

Die abgebildeten Exemplare sind, wenn nicht anders angegeben, in natürlicher Grösse wiedergegeben, und zwar jeweils in Lateralansicht (L) und in Ventralansicht (V).

2 Systematische Beschreibung

Klasse Cephalopoda Cuvier 1797
 Unterklasse Coleoidea Bather 1888
 Superordnung Belemnnoidea Gray 1849
 Ordnung Belemnitida Gray 1849
 Unterordnung Belemnitina Gray 1849

2.1 Familie Acrocoelitidae Riegraf 1980

2.1.1 *Acrocoelites* (*Acrocoelites*) Lissajous 1915

2.1.1.1 *Acrocoelites* (*Acrocoelites*) *oxyconus* (Hehl in Zieten, 1831) Fig. 8; 19

= *Belemnites tripartitus oxyconus* Quenstedt 1848

1858 *Belemnites tripartitus oxyconus* - Quenstedt, Taf.36 fig.10

1912 *Belemnites tripartitus sulcatus* - Werner, Taf.12, fig.1

1969 *Belemnites oxyconus* Ziet. - Schwegler, Abb.78

1984 *Acrocoelites* (A.) *oxyconus* (H. i. Z.) - Riegraf et al., Taf.10 fig.4,10

1998 *Acrocoelites* (A.) *oxyconus* (H. i. Z.) - Schlegelmilch, Taf.5 fig.9

Material: 1 Ex. aus der Levesquei- oder Aalensis-Zone von Esch / Alzette. 3 Exemplare aus der Aalensis-Zone von Differdange (Slg. A. Schroeder).

Ausgeprägt kegelförmiges Rostrum, das sich relativ gleichmässig zu einer langausgezogenen, scharfen Spitze verjüngt; drei deutliche, lange (etwa 40mm) Spitzenfurchen. Bei den Exemplaren von Differdange ist die Skulptur allerdings wenig ausgeprägt; laut Werner (1912: 127) können "ausnahmsweise sämtliche Furchen fehlen". Der Querschnitt ist elliptisch, beträchtlich komprimiert, wobei die Ventralseite schmäler als die Dorsalseite ist. Die Alveole dringt nicht tief ein.

A. (A.) *oxyconus* gehört in Luxemburg, wie auch in Süddeutschland (Werner 1912: 127), zu den seltenen Arten.

DOU109 (MnhnL): $L=100$ (unkompl.); $lp=79$; $H=0,23$; $Q=1,10$; $F=0,71$

Slg. A. Schroeder (ohne Nr.): $L=95$; $lp=52$; $H=0,21$; $Q=1,19$; $F=0,62$

2.1.1.2 *Acrocoelites* (*Acrocoelites*) *quenstedti* (Oppel, 1856) Fig. 9; 21

=*Belemnites opalinus* Quenstedt 1858

=*Mesoteuthis triscissiformis* Kolb 1942

1902 *Belemnites quenstedti* Opp. - Janensch, Taf.12 fig.1-2

1912 *Belemnites opalinus* Qu. - Werner, Taf.12 fig.4

1942 *Mesoteuthis triscissiformis* n.sp. - Kolb, Taf.11 fig.3,9

1969 *Belemnites quenstedti* Opp. - Schwegler, Abb.74

1990 *Acrocoelites (Toarcibelus) quenstedti* (Opp.) - Doyle, Taf.8 fig.3, 5-7

1998 *Acrocoelites (Acrocoelites) quenstedti* (Opp.) - Schlegelmilch, Taf.6 fig.5-6

Material: 2 Ex. aus der Levesquei-Zone von Differdange (Slg. RW) und Esch/Alzette (Slg. A. Schroeder).

Mittelgrosse Rostren von pfahl- bis pfahl-kegelförmiger Gestalt, nicht so plumb wie der ähnliche *Acrocoelites conoideus*. Querschnitt gerundet bis leicht elliptisch; die betont exzentrische Alveole dringt nicht sonderlich tief ein. Drei Spitzenfurchen sind vorhanden, wobei die ventrale für gewöhnlich die am besten entwickelte ist.

Die Seltenheit von *quenstedti*, laut Schlegelmilch (1998: 60) die häufigste Art im süddeutschen Unteraalenium, erklärt sich dadurch, dass Unteraalenium in Luxemburg weitestgehend fehlt (Schichtlücke).

NiT128 (Slg. RW): L=70; lp=54; H=0,30; Q=1,13; F=0,86

2.1.1.3 *Acrocoelites (Acrocoelites) conoideus* (Oppel, 1856) Fig. 12

=*Belemnites compressus conicus* Quenstedt 1848

=*Mesoteuthis subtriscissus* Kolb 1942

1898 *Belemnites conoideus* Opp. - Benecke, Taf.3 fig.7; Taf.4 fig.1-2

1902 *Belemnites conoideus* Opp. - Janensch, Taf.11 fig.9

1942 *Acrocoelites conoideus* (Opp.) - Kolb, Taf.8 fig.2; Taf.9 fig.2

1942 *Mesoteuthis subtriscissus* n. sp.- Kolb, Taf.11 fig.6,8

1969 *Belemnites conoideus* Opp. - Schwegler, Abb.75

1990 *Acrocoelites (Od.) subtriscissus* Kolb-Doyle, Taf.16 fig.6-8; Taf.17 fig.1-3

1998 *Acrocoelites (Ac.) conoideus* (Opp.) - Schlegelmilch, Taf.6 fig.7-8

Material: Keine Neufunde. Lucius's Material stammte aus der Levesquei-Zone von Kayl.

Stattlich-plumbes, kegelförmiges Rostrum mit drei Spitzenfurchen, wobei die ventrale am kräftigsten entwickelt ist. Querschnitt gerundet-elliptisch, nur schwach komprimiert. Die exzentrische Alveole nimmt gut ein Drittel des Gesamtrostrums ein.

Es liegen keine Neufunde vor. Die Art ist relativ selten in der Minetteformation, jedoch weitaus häufiger als der ähnliche *A. quenstedti*, der sich durch weniger plumbe, pfahlförmige Gestalt unterscheidet.

Holotyp (nach Schlegelmilch 1998): $L=92$; $lp=(57)$; $H=0,32$; $Q=1,07$; $F=0,70$

2.1.2 *Acrocoelites* (*Odontobelus*) Naef 1922

2.1.2.1 *Acrocoelites* (*Odontobelus*) *pyramidalis* (Münster i. Zieten, 1831) Fig. 15; 16

1902 *Belemnites tripartitus* Schl. - Janensch, Taf.11 fig.6-8

? 1905 *Belemnites tripartitus-incurvatus* - Benecke, Taf.25 fig.4; Taf.26 fig.4

1945 *Acrocoelites pyramidalis* Ziet. - Kolb, Taf.10 fig.8-9; Taf.11 fig.4

1958 *Acrocoelites pyramidalis* (M. i. Ziet.) - Sturz, Taf. 9 fig.2

1969 *Belemnites pyramidalis* - Schwegler, Abb.81 [=laut Schlegelmilch Übergangsform zu *Od. crassus* Werner]

1998 *Acrocoelites* (O.) *pyramidalis* (M. i. Ziet.) - Schlegelmilch, Taf.8 fig.1-2

Material: 3 Ex. (eines davon cf. *pyramidalis*) aus der Levesquei-Zone von Dudelage und Schiffflange.

Schwach gebauchtes, kurzkegelförmiges, zugespitztes Rostrum, mit dorsolateralen Spitzenfurchen und einer in der Regel wenig deutlichen Ventralfurchen. Querschnitt elliptisch bis subquadratisch infolge leichter Abflachung der Bauchseite. Die nur schwach exzentrische Alveole dringt bis zur Hälfte ins Rostrum ein.

Die in Luxemburg nicht sonderlich häufige Art lässt fließende Übergänge zu *Odontobelus "crassus"* Werner erkennen; diese Art stellt möglicherweise nur eine kräftigere Variante dar. Leider ist Werner's Originalmaterial nicht mehr aufzufinden (pers. Mitt. R. Schlegelmilch, Aalen).

DuT124 (Slg. RW): (*O. cf. pyramidalis*) $L=60$; $lp=40$; $H=0,26$; $Q=0,97$; $F=0,78$

2.1.2.2 *Acrocoelites (Odontobelus) curtus* (D'Orbigny, 1842)
Fig. 25; 26

=*Belemnites brevirostris* D'Orbigny 1842

=*Belemnites rostriformis* Theodori i. Quenstedt 1848

1942 *Acrocoelites curtus* (Orb.) - Kolb, Taf.10 fig.12-14

1942 *Acrocoelites rostriformis* (Th. i. Qu.) - Kolb, Taf.10 fig.2-4

1971 *Belemnites brevirostris* Orb. - Schwegler, Abb.110

1983 *Mesoteuthis* cf. *curtus* (Orb.) - Cincurova, Abb.19; Taf.3 fig.2

1998 *Acrocoelites (O.) curtus* (Orb.) - Schlegelmilch, Taf.5 fig.14; Taf.8 fig.3

Material: 3 Ex. von Dudelange, Schiffflange und Esch/Alzettte (Levesquei- bis Aalensis-Zone).

Kleines, kegelförmiges, stark gebauchtes Rostrum, in der Seitenansicht mit der häufig angeführten "Vogelschnabelform". Die Dorsolateralfurchen sind stets ausgezeichnet vorhanden, während die Ventralfurchen Schwankungen unterworfen und häufig nur sehr undeutlich ausgebildet ist. Gelegentlich fehlt sie sogar ganz. Der Querschnitt ist elliptisch, bei manchen Exemplaren extrem komprimiert. Die stark exzentrische Alveole dringt auffallend tief ein. Durchschnittliche Länge: 30-50mm.

Die Art kommt in ganz Mitteleuropa (ob. Ober-Toarcium) vor.

ScT166 (Slg. RW): $L=35$; $lp=20$; $H=0,58$; $Q=(1,15)$; $F=0,77$

EsA106 (Slg. RW): $L=38$ (unkompl.); $lp=27$; $H=0,58$; $Q=1,31$; $F=0,72$

2.1.2.3 *Acrocoelites (Odontobelus) janenschi* Ernst, 1924
Fig.24

*1924 *Belemnites (Od.) janenschi* n.sp. - Ernst, Taf.6 fig.9-11

1942 *Acrocoelites rostriformis* (Theod.) var. *janenschi* Ernst - Kolb, Taf.10 fig.5-6

Material: 4 Ex. aus der Levesquei-Zone von Dudelange. 1 Ex. von unbekannter Herkunft (Slg. A. Schroeder).

Kleine bis mittelgrosse, schwach kegelförmige Rostren mit drei oftmals schwach ausgebildeten Spitzenfurchen. Der Apex ist wie bei *Od. curtus* in charakteristischer Form nach oben gebogen. Querschnitt elliptisch,

stets stark komprimiert. Die exzentrische Alveole dringt etwa zur Hälfte ins Rostrums ein.

Bei *Od. janenschi* handelt es sich möglicherweise um längergezogene Varianten von *Od. curtus*. Die Form wurde jedoch neuerdings von Riegraf (1996) als selbständige Art behandelt, so dass auch in der vorliegenden Arbeit eine Trennung durchgeführt wird.

DuT86 (Slg. RW): L=44; lp=24; H=0,45; Q=1,31; F=0,81

2.1.2.4 *Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris* n.sp.

Fig. 3; 17; 18

1898 *Belemnites* sp. - Benecke, Taf.3 fig.3,8

1905 *Belemnites* cf. *incurvatus* Ziet. - Benecke, Taf.25 fig.8-10

1905 *Belemnites incurvatus* Ziet. - Benecke, Taf.26 fig.1-3

Material: 7 Exemplare aus der Levesquei-Zone von Schifflange und Dudelange.

Der. nom.: Betrifft die Ähnlichkeit in der Gestalt mit untersetzten Exemplaren von *Odontobelus vulgaris* aus dem englischen Untertoarcium.

Diagnose: Plumbe, stark gebauchte Art der Gattung *Acrocoelites* (*Odontobelus*), von kegel- bis kegel/pfahlförmiger Gestalt. Querschnitt elliptisch, in der Regel beträchtlich komprimiert. Die exzentrische Alveole dringt etwa zur Hälfte ins Rostrum ein. Apex charakteristisch dorsalwärts gebogen, die dorsolateralen Spitzenfurchen sind schwach ausgebildet, aber stets vorhanden; eine Venturfurche fehlt meistens, ist nur an einem einzigen Exemplar angedeutet. Länge: 55-70mm.

Die von Benecke 1905 als *Belemnites incurvatus* Ziet. abgebildeten Belemnitenrostron erfuhren unterschiedliche Deutungen. Werner (1912) stellte sie zu seiner neuen Art *Belemnites tripartitus crassus*, die sich aber durch ihre schlankere, weniger gebauchte Gestalt unterscheidet und an *Odontobelus pyramidalis* anzuschliessen ist. Doyle (1990) bezieht *incurvatus* Benecke in *Odontobelus vulgaris* Y.&B. ein, eine Art des englischen Untertoarciums, die aber H-Werte zwischen 0,25-0,30 zeigt und sich auch durch pfahlförmige Gestalt und grössere Dimensionen unterscheidet. Keine dieser Zuordnungen ist befriedigend, so dass eine

Benennung dieser in Lothringen - Luxemburg häufigen Form notwendig geworden ist. Zum Holotypus wird hiermit das Exemplar DOU899 (MnhnL) bestimmt, locus typicus ist Schiffflange, stratum typicum: Dumortierien-Schichten (Levesquei-Zone).

Bei einigen Exemplaren besteht Ähnlichkeit mit grossen Individuen von *Odontobelus janenschi* Ernst, der jedoch weniger gebuchtet, weniger plumb und stärker komprimiert ist.

Dazu bleibt zu bemerken, dass möglicherweise nicht alle von Benecke 1905 abgebildete Exemplare zu *subvulgaris* n.sp. gehören. Eine diesbezügliche Überprüfung ist jedoch momentan nicht möglich, da der Verbleib der Benecke'schen Originale in Strassburg ungewiss ist.

DOU901 (MnhnL): $L=47$ (unkompl.); $lp=35$; $H=0,53$; $Q=1,26$; $F=0,80$
 ScT167 (Slg. RW): $L=65$; $lp=31$; $H=0,53$; $Q=$; $F=0,81$
 DuT159 (Slg. RW): $L=52$ (unkompl.); $lp=(35)$; $H=(0,49)$; $Q=1,15$;
 $F=(0,76)$

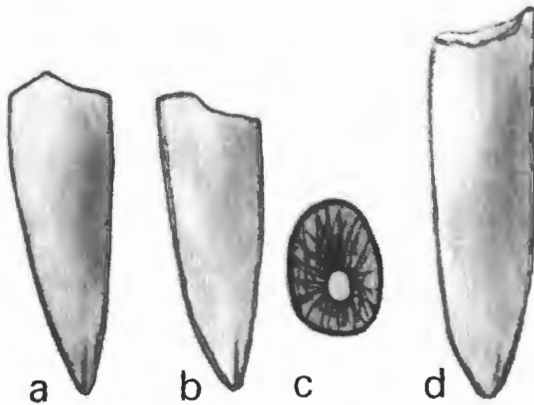


Fig.3: *Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris* n.sp.: - a) unkompl. Exemplar. - Lateralansicht, Venter nach links. - Levesquei-Zone, Dudenlange (Slg. RW DuT159). - b) unkompl. Exemplar. - Lateralansicht, Venter nach links. - Levesquei-Zone, Schiffflange (Slg. RW, ohne Nr.). - c) Querschnitt des vorigen Exemplars (fig.7b). - d) pfahlförmige Variante. - Lateralansicht, Venter nach links. - Levesquei-Zone, Schiffflange.

2.1.3 *Dactyloteuthis* Bayle 1878

2.1.3.1 *Dactyloteuthis crossotela* (Blake in Tate & Blake, 1876) Fig. 10; 33; 34

=*Belemnites dactylus* Simpson 1884

1898 *Belemnites* sp. - Benecke, Taf.4 fig.10

1992 *Dactyloteuthis crossotela* (Blake) - Doyle, Taf.21 fig.15; Taf.22 fig.1-5; Taf.23 fig.1-2

Material: Jeweils ein Exemplar aus der Aalensis-Zone von Rumelange und Esch/Alzette.

Das zumeist kegelförmige Rostrum zeigt die gattungstypische Fingerform. Der Apex, der keinerlei Spitzenfurchen zeigt, ist relativ stumpf, wenngleich zugespitzter als bei den meisten anderen Vertretern der Gattung. Die Alveole dringt mässig tief ein, der Querschnitt ist elliptisch komprimiert. Doyle (1992: 59) fasst epirostrumtragende Formen und solche ohne Epirostrum zu einer Morphospezies zusammen; diese Einteilung wird noch durch die vorliegenden Funde bestätigt, lässt doch eines der Exemplare (LG101) deutliche Ansatzstellen eines Epirostrums erkennen.

D. crossotela unterscheidet sich von *Arcobelus meta* (Bl.) durch die mehr kegelförmige Gestalt, die weniger tief eindringende Alveole und die Tendenz zur Epirostralbildung. Das ähnliche *Dactyloteuthis levidensis* (Simp.) zeigt drei Spitzenfurchen und weniger komprimierten Querschnitt auf.

LG101 (MnhnL): $L=80$; $lp=48$; $H=0,51$; $Q=1,19$; $F=0,76$

KA131 (MnhnL): $L=70$ (unkompl.); $lp=43$; $H=0,47$; $Q=1,11$; $F=0,80$

2.1.3.2 *Dactyloteuthis irregularis* (Schlotheim, 1813) Fig. 20

=*Belemnites digitalis* Blainville 1827

=*Belemnites digitalis papillatus* Quenstedt 1848

1853 *Belemnites irregularis* Schl. - Chapuis & Dewalque, Taf.3 fig.3 [excl. 3e =*Dac. semistriata* (MÜNST.)]

1898 *Belemnites irregularis* Schl. - Benecke, Taf.2 fig. 1,2,4 [excl. fig.3?]

1924 *Belemnites* (*Dact.*) *irregularis* Schl. - Ernst, Taf.5 fig.1-2

- 1924 *Belemnites (Dact.) digitalis* Bl. - Ernst, Taf. 5 fig.3-5
 1942 *Belemnites digitalis* Bl. - Kolb, Taf.6 fig.4
 1958 *Dactyloteuthis irregularis* (v. Schl.) - Sturz, Taf.1 fig.1; Taf.5 fig.1-4
 1958 *Dactyloteuthis digitalis* (Bl.) - Sturz, Taf.1 fig.2,3; Taf.5 fig.5,6
 1960 *Dactyloteuthis irregularis* (v. Schl.) - Sturz-Köwing, Taf.1 fig.1,7
 1960 *Dactyloteuthis digitalis* (Bl.) - Sturz-Köwing, Taf.1 fig.2,8
 1971 *Belemnites irregularis* Schl. - Schwegler, Abb.100
 1979 *Dactyloteuthis irregularis* - Hilly/Hagenauer, Taf.4 fig.7
 1984 *Dactyloteuthis (D.) irregularis* (Schl.) - Riegraf et al., Taf.11 fig.5; Abb.47
 [excl. 47a]
 1992 *Dactyloteuthis digitalis* (Bl.) - Doyle, Taf.21 fig.9,13
 1998 *Dactyloteuthis irregularis* (Schl.) - Schlegelmilch, Taf.9 fig.1-4

Material: 1 Exemplar von Esch/Alzette (Levesquei- oder Aalensis-Zone)

Das fingerförmige Rostrum zeigt fast parallele Flanken. Der Querschnitt ist elliptisch komprimiert, der Apex gattungstypisch abgestumpft, mit Apikalgrube. Die etwas exzentrische Alveole dringt tief ein.

Obwohl das vorliegende Exemplar aus der ehemaligen Sammlung Leesberg keine ventrale Spitzenfurchung aufweist, ist es ein typischer Vertreter dieser Art, die so häufig in der variabilis-Zone auftritt und vereinzelt noch bis in die Levesquei-Zone anzutreffen ist. Wie aus den Arbeiten von Van Verweke (1910) und Lucius (1945) hervorgeht, ist *D. irregularis* aus der Aalensis-Zone nicht mehr bekannt.

D. irregularis ist eine der häufigsten Arten des mitteleuropäischen Obertoarciums (Frankreich, Luxemburg, Belgien, Nord- und Süddeutschland, Slowakei?). In England hingegen kommt die Art nur im südlichen Teil (und auch nur selten) vor, was laut Doyle (1987) ein Hinweis auf den tethydischen Ursprung von *D. irregularis* ist.

DOU526 (MnhnL): $L=43$; $lp=23$; $H=0,70$; $Q=1,07$; $F=0,97$

2.1.4 *Arcobelus* Saks 1967

2.1.4.1 *Arcobelus meta* (Blainville, 1827) Fig. 36

- 1898 *Belemnites meta* Bl. - Benecke, Taf.2 fig.5, 8(?)
 1924 *Belemnites (?Homaloteuthis) meta* Bl. - Ernst, Taf.6 fig.6
 1958 *Dactyloteuthis meta* (Bl.) - Sturz, Taf.6 fig.4; Taf.7 fig.1

1998 *Arcobelus meta* (Bl.) - Schlegelmilch, Taf.11 fig.5

Material: 3 Exemplare aus der Aalensis-Zone von Esch/Alzette, Rodange und Rumelange.

Das plumb wirkende, bauchig-kegelförmige Rostrum erreicht nur eine mittlere Grösse. Der Apex ist stumpf und oft verletzt. Spitzenfurchen sind nur selten in Form undeutlicher dorsolateraler Mulden vorhanden. Sehr charakteristisch ist auch das tiefe Eindringen der Alveole (die bis zu zwei Drittel des Gesamtrostrums einnimmt). Die Art ist oft verkannt und mit *Dactyloteuthis levidensis* (Simpson, 1855) verwechselt worden (z.B. *Belemnites meta* bei Janensch 1902).

Die Vertreter der für sibirische Arten aufgestellten Gattung *Arcobelus* werden u.a. von Schlegelmilch als sporadische Einwanderer gedeutet, was angesichts der Seltenheit in Süddeutschland auch als berechtigt angesehen werden kann. In Norddeutschland ist *A. meta* laut Sturz (1958: 56) ebenfalls "äusserst selten".

Allerdings kann man sich die Frage stellen inwiefern diese "sibirischen Einwanderer" tatsächlich als solche zu betrachten sind. *Arcobelus meta* ist nämlich im lothringisch-luxemburgischen Raum ein eher häufiges Fossil (hierzu auch Benecke, 1898: 40). Ähnlich verhält es sich mit der sibirischen Art *Catateuthis inaudita* Voronez aus dem Unter-Toarcium, von Riegraf et al. (1984) infolge der Seltenheit in Süddeutschland als sporadischer Einwanderer gedeutet; *Catateuthis inaudita* ist nach jüngsten Funden des Verfassers eine der häufigsten Belemnitenarten in einem bestimmten Horizont der Bifrons-Zone von Luxemburg.

DOU882 (MnhnL): $L=58$; $lp=35$; $H=0,71$; $Q=1,17$; $F=0,88$

LG102 (MnhnL): $L=62$; $lp=27$; $H=0,75$; $Q=1,13$; $F=0,86$

DOU318 (MNHL): $L=70$; $lp=33$; $H=0,68$; $Q=1,18$; $F=0,83$

2.1.4.2 *Arcobelus lucilinburhucensis* nom. nov. Fig. 35

Neubenennung von *Belemnites meta* var. *compressa* Benecke 1898, präokkupiert durch *Belemnites compressus* Stahl 1824, *Bel. compressus* Young & Bird 1828 und *Bel. compressus* Simpson 1855.

1898 *Belemnites meta* Bl. var. *compressa* - Benecke, s.39, Taf.2 fig.6,7

1924 *Belemnites meta* Bl. var. *compressa* Benecke - Ernst, s.82.

Material: 1 Exemplar aus der Aalensis-Zone von Rodange (MnhnL, Nr. DOU898)

Deriv. nom.: Lucilinburhuc, erster Name der 963 n.Chr. begründeten Festung Luxemburg.

Diagnose: Mittलगrosse Art der Gattung *Arcobelus*, von kegel- bis kegelförmiger Gestalt. Querschnitt elliptisch, extrem stark komprimiert. Apex abgestumpft, mit mindestens zwei, ev. drei undeutlichen Spitzenfurchen. Die Alveole nimmt die Hälfte des Rostrums ein.

Die Art, die bisher nur aus dem luxemburgisch-lothringischem Raum bekannt ist, unterscheidet sich von dem in der Gestalt ähnlichen *Arcobelus meta* durch ausgeprägtere Spitzenfurchen und die extreme Kompression ($Q=1,97!$) besonders der Apikalregion; bezeichnend die schon von Benecke erwähnte konkave Eindellung der Flanken im Spitzenbereich! Zudem dringt die Alveole nicht so tief ein und nimmt etwa die Hälfte des Rostrums ein. Sowohl am luxemburgischen Exemplar als auch an den Stücken von Benecke sind mindestens zwei deutliche Mulden an Stelle von echten dorsolateralen Spitzenfurchen ausgebildet.

Zum Holotypus wird hiermit das Exemplar DOU898 (MnhnL) bestimmt, da der Verbleib der Benecke'schen Originale ungewiss ist (pers. Mitt. J.C. Gall, Strassburg). Das Stück stammt aus den "Opalinus-Schichten" (Aalensis-Zone) von Rodange.

Verbreitung: oberes Toarcium (Thouarsense- bis Aalensis-Zone) Lothringen-Luxemburgs.

DOU898 (MnhnL): $L=80$; $lp=43$; $H=0,51$; $Q=1,97$; $F=0,83$

2.1.5 *Brevibelus* Doyle 1992

2.1.5.1 *Brevibelus breviformis* (Voltz, 1830)

Fig. 4; 5; 27; 28; 29

1898 *Belemnites breviformis* V. - Benecke, Taf.1 fig.5-6; Taf.4 fig.5-9

1902 *Belemnites breviformis* V. - Janensch, Taf.11 fig.10

1905 *Belemnites breviformis* V. - Benecke, Taf.27 fig.5-6

1924 *Belemnites (Hom.) breviformis* V. - Ernst, Taf.6 fig.3-5

- 1942 *Brachybelus breviformis* (V.) - Kolb, Taf.7 fig.9; Taf.10 fig.11
 1958 *Brachybelus breviformis* (V.) - Sturz, Taf.2 fig.3-4; Taf.8 fig.3-5
 1971 *Belemnites breviformis* V. - Schwegler, Abb. 106
 1983 *Homaloteuthis breviformis* (V.) - Cincurova, Abb.32; Taf.4 fig.7
 1992 *Brevibelus breviformis* (V.) - Doyle, Taf.23 fig.6,10,11; Taf.24 fig.1-2
 1998 *Brevibelus breviformis* (V.) - Schlegelmilch, Taf.13 fig.5-6

Material: Etwa 60 Ex. von zahlreichen Lokalitäten (Levesquei-, Aalensis- und Concavum-Zone)

Kleiner, variabler Belemnit von gedrungener, pfahl- bis kegelförmiger Gestalt. Spitzenfurchen fehlen; Rostralspitze meist dornförmig ausgezogen. Bei günstiger Erhaltung zwei Laterallinien sichtbar. Querschnitt schwach quadratisch bis rund. Die je nach Exemplar mehr oder weniger stark exzentrische Alveole nimmt bei den dicken Formen gut die Hälfte des Rostrums ein, bei den schlanken dringt sie nicht ganz so tief ein. Durchschnittliche Länge 35-65mm. Die Variationsbreite ist beträchtlich und reicht von schlanken (var. A bei Voltz) bis zu dicken, untersetzten Formen (var. C bei Voltz).

Brevibelus breviformis ist der häufigste Belemnit in den luxemburgischen Minette-Schichten. Die Art hat eine weite horizontale Verbreitung, ist nicht nur aus Europa, sondern ebenfalls aus Kanada und Russland (?) bekannt (Doyle 1992: 63).

EW101 (MnhnL): $L=41$; $lp=28$; $H=0,44$; $Q=1,01$; $F=0,78$

DuT87 (Slg. RW): $L=35$ (unkompl.); $lp=23,5$; $H=0,56$; $Q=1,00$; $F=0,87$

DuT158 (Slg. RW): $L=47$; $lp=35$; $H=0,34$; $Q=1,05$; $F=0,88$

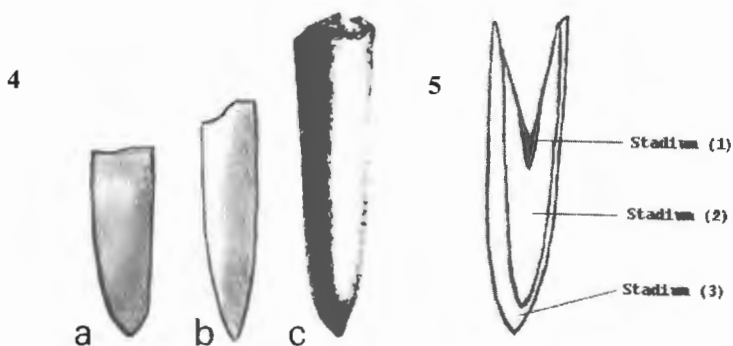


Fig.4 (links): *Brevibelus breviformis* (Voltz), Variationsbreite (alle Ex. natürliche Grösse). - a) Unteretzte Form. - Lateralansicht. - Levesquei-Zone, Dudelange (Slg. RW DuT87). - b) Schlanke Form.- Lateralansicht. - Levesquei-Zone, Dudelange (Slg. RW DuT87). - c) Typisches Exemplar. - Lateralansicht. - Aalensis-Zone, Villerupt/F. (aus Benecke 1905; Taf.27 fig.5).

Fig.5 (rechts): *Brevibelus breviformis* (Voltz): ontogenetische Entwicklungsstadien. Vertikalschnitt, Slg. RW ScT163.

Ontogenetische Entwicklung von *Brevibelus breviformis*

Drei arbiträre Jugendstadien werden unterschieden (in Anlehnung an Doyle 1990):

(1) Nephionisches Stadium: "Larvenstadium", Rostrum kurz-kegelförmig (H-Werte um 0,50-0,55). Länge <15mm.

(2) Neanisches Stadium: Ausgeprägtes Längenwachstum bei weitgehender Vernachlässigung des Dickenwachstums bewirkt ein schlankes Jugendrostrum mit länglich-zugespitztem Apex. Niedrige H-Werte (etwa 0,25-0,35, bei dickeren Varianten bis 0,45).

(3) Ephebisches-gerontisches Stadium: Dieses Stadium geht einher mit ausgeprägtem Dickenwachstum, während das Längenwachstum fast komplett eingestellt wird. Der Zuwachs erfolgt bemerkenswerterweise fast ausschliesslich an der Dorsalseite, was eine Verlagerung des Protoconchs ventralwärts zur Folge hat. Dies schlägt sich dann in der progressiv exzentrischer werdenden Alveole nieder, während die Krümmung derselben bei den Stadien (1) und (2)

nur schwach ausgeprägt ist. Die H-Werte steigen im Vergleich zum vorherigen Stadium wieder an (bei Endgrösse: ca.0,35-0,55 je nach Varietät).

2.1.5.2 *Brevibelus subbreviformis* (Lissajous, 1927) Fig. 32

1927 *Pachyteuthis subbreviformis* Liss. - Lissajous, Taf.4 fig.12-15

Material: 3 Ex. aus der Concavum-Zone von Rumelange.

Die Art unterscheidet sich vom ähnlichen *Brevibelus breviformis* (Voltz) durch mehr langgestreckte Gestalt, komprimierten Querschnitt und eine weniger tief eindringende Alveole. Vertikalschnitte zeigen die nahe Verwandtschaft zu *Brevibelus breviformis*, von dem sich *subbreviformis* auf jeden Fall ableitet. Auch Lissajous (1927: 26) spricht von einer Mutation.

Die Art ist weit verbreitet im Bereich Oberaalenium/Unterbajocium, wird aber meistens als *Br. breviformis* oder sogar *Homaloteuthis spinata* (Qu.) verkannt.

RuA41 (Slg. RW): $L=42$ (kleines Ex.); $lp=31,5$; $H=0,24$; $Q=1,17$; $F=0,83$

2.1.6 *Catateuthis* Voronez

2.1.6.1 *Catateuthis* sp. Fig. 30; 31

Material: 4 Ex. von Dudelange (Levesquei- und Aalensis-Zone, Slg. RW). 2 Ex. von Differdange (Slg. A. Schroeder).

Diese Form unterscheidet sich von *Brevibelus breviformis* (Voltz) und *Br. subbreviformis* (Liss.) durch folgende Merkmale: die Gestalt ist wesentlich schlanker (grösster Durchmesser stets <1cm; geringes H) und pfählförmiger (grosstes F!). Desweiteren erfolgt bei allen vorliegenden Exemplaren die Zuspitzung des Apex abrupt. Der Querschnitt ist am Alveolarbereich trapezförmig gerundet, wobei die Dorsalseite die schmalere ist, ansonsten fast kreisrund. Der Alveo-larwinkel ist geringer als bei *Br. breviformis*. Ein wichtiges Merkmal ist die Lage der Alveole, die keineswegs so exzentrisch wie bei *breviformis* und *subbreviformis* ist. Durchschnittliche Länge: 40-60mm.

Diese Form ist ein Vertreter der von Riegraf 1980 eingeführten Untergattung *Brevibelus* (*Parabrachybelus*) welche derselbe Autor 1995 als Synonym von *Catateuthis* angibt. Es besteht eine Ähnlichkeit mit *Catateuthis subaduncatus* (Voltz), der allerdings stets Reste von Spitzenfurchen und Andeutungen subclavater Gestalt zeigt.

(*Slg. RW*): $L=40$; $lp=28$; $H=0,25$; $Q=1,00$; $F=0,94$

2.2 Familie Salpingoteuthididae Doyle 1992

2.2.1 *Salpingoteuthis* Lissajous 1915

2.2.1.1 *Salpingoteuthis longisulcata* (Voltz, 1830) Fig. 13

1898 *Belemnites acuarius* Schl. - Benecke, Taf.1 fig.7

1942 *Salpingoteuthis longisulcatus* Voltz - Kolb, Taf.7 fig.14; Taf.8 fig.1; Taf.10 fig.1

1992 *Megateuthis?* *longisulcata* (Voltz) - Doyle, Taf.22 fig.6

1998 *Salpingoteuthis longisulcata* (Voltz) - Schlegelmilch, Taf.10 fig.4-5

Lucius (1945: 213) gibt *Belemnites acuarius* Schl. aus der unt. Levesquei-Zone des Differdinger Beckens an. Die besagte Form konnte leider in den Sammlungen des Naturhistorischen Museums nicht mehr wiedergefunden werden. Anlass zu dieser Bestimmung hat mit ziemlicher Sicherheit die Abbildung bei Benecke (1898, Taf.1 fig.7) gegeben. Doyle (1992: 67) stellt Benecke's Exemplar zu *Salpingoteuthis longisulcata*. Die Art ist charakterisiert durch ihre lange, schlanke Gestalt (Epirostrum), Spitzenstriemung, und zwei ausgeprägte, bis zu 2/3 des Gesamtrostrums einnehmende, dorsolaterale Spitzenfurchen.

Die Gattung *Salpingoteuthis* ist im luxemburgischen Obertoarcium ziemlich selten. Aus der Variabilis-Zone liegt *S. cf. longisulcata* vor.

2.3 Familie Rhabdobelidae Nalnyaeva 1967

2.3.1 *Parahastites* Nalnyaeva 1967

2.3.1.1 *Parahastites subclavatus* (Voltz, 1830) Fig. 22

= *Hastites bergensis* Kolb 1942

1905 *Belemnites subclavatus* V. - Benecke, Taf.25 fig.6-7
 1942 *Hastites subclavatus* V. - Kolb, Taf.5 fig.1-2
 1942 *Hastites bergensis* n.sp. - Kolb, Taf.5 fig.10-14
 1971 *Belemnites subclavatus* V. - Schwegler, Abb.116
 1998 *Neoclavibelus subclavatus* (V.) - Schlegelmilch, Taf.12 fig.4-7

Material: 6 Ex. von Esch/Alzette und Dudelange (obere Levesquei- bis Aalensis-Zone).

Kleines, schlank-pfählförmiges bis schwach keulenförmiges (subhastates) Rostrum. Spitzenfurchen fehlen völlig am dornförmig ausgezogenem Apex. Der Querschnitt ist rund am Keulenkopf, subquadratisch gerundet am Keulenhals.

Verbreitung: vor allem Süddeutschland und Elsass-Lothringen, zudem Luxemburg, Norddeutschland.

DUA90 (Slg. RW): $L=35$ (unkompl.); $lp=31$; $H=0,18$; $Q'=1,15$; $F'=/$
 DOU299 (MnhnL): $L=43$; $lp=/$; $H=/$; $Q'=1,04$; $F'=1,27$

2.3.1.2 *Parahastites* cf. *compactus* (Kolb, 1942) Fig. 23

cf. 1942 *Hastites compactus* n.sp. - Kolb, Taf.5 fig.15-17
 cf. 1998 *Neoclavibelus compactus* (Kolb) - Schlegelmilch, Taf.12 fig.10-11

Material: 1 Ex. von Esch/Alzette (Aalensis-Zone?)

Das etwas plumb wirkende, subhastate Rostrum zeigt keinerlei Skulptur. Apex gebuchtet und merklich abgestumpft. Der Querschnitt ist subquadratisch am Keulenhals.

Schlegelmilch (1998) weist darauf hin, dass *Parah. compactus* möglicherweise nur eine extrem gedrungene Variante von *Parah. subclavatus* (Voltz) darstellt. Die Art kommt in Süddeutschland und möglicherweise Luxemburg vor.

DOU883 (MnhnL): $L=36$; $lp=24,5$; $H=0,27$; $Q'=(1,03)$; $F'=(1,12)$

2.4 Familie Megateuthididae Saks & Nalnyaeva 1967

2.4.1 *Mesoteuthis* Lissajous 1915

2.4.1.1 *Mesoteuthis rhenana* (Oppel, 1856) Fig. 3; 4; 37

=*Belemnites compressus* Var.C Voltz 1830

=*Belemnites inornatus* Phillips 1867

=*Megateuthis coniformis* Ernst 1925

1898 *Belemnites inornatus* Phill. - Benecke, Taf.3 fig.6

1905 *Belemnites rhenanus* Opp. - Benecke, Taf.16 fig.7,8

1905 *Belemnites inornatus* Phill. - Benecke, Taf.16 fig.5,6,9

1912 *Belemnites rhenanus* Opp. - Werner, Taf.13 fig.1-4

1924 *Belemnites* (*Megat.*) *coniformis* n.sp. - Ernst, Taf.6 fig.7-8

1949 *Mesoteuthis* cf. *inornata* (Phill.) - Kolb, Taf.6 fig.11-12

1958 *Mesoteuthis rhenana* (Opp.) - Sturz, Taf.9 fig.4

1965 *Belemnites rhenanus* Opp. - Schwegler, Abb.54-56

1970 *Megateuthis rhenana* (Opp.) - Preda, Taf.2 fig.1-4

1992 *Megateuthis rhenana* (Opp.) - Doyle, Taf.24 fig.3-5; Taf.25 fig.1-3; Taf.26 fig.1

1998 *Mesoteuthis rhenana* (Opp.) - Schlegelmilch, Taf.11 fig.6-8

1998 *Mesoteuthis ernsti* nom.nov. - Schlegelmilch, Taf.14 fig.2

Material: Etwa 40 Exemplare von zahlreichen Lokalitäten (Levesquei- und Aalensis-Zone).

Stattliche (grösstes Exemplar: 142mm) und sehr variable, meistens bauchig-plumbe Art von kegel- bis pfahlförmiger Gestalt. Die Dorsolateralfurchen sind kurz (~15mm) und oftmals scharf eingeschnitten. Bei guter Erhaltung zeigt sich Spitzenstriemung, insbesondere an der Ventralseite. Der Querschnitt ist elliptisch gerundet, nur schwach komprimiert. Die exzentrische Alveole nimmt etwa 2/5 des Rostrums ein. Bei Vertikalschnitten zeigt sich die Apikallinie zumindest in der Spitzenregion nur als diffuser Streifen (Epirostralneigung).

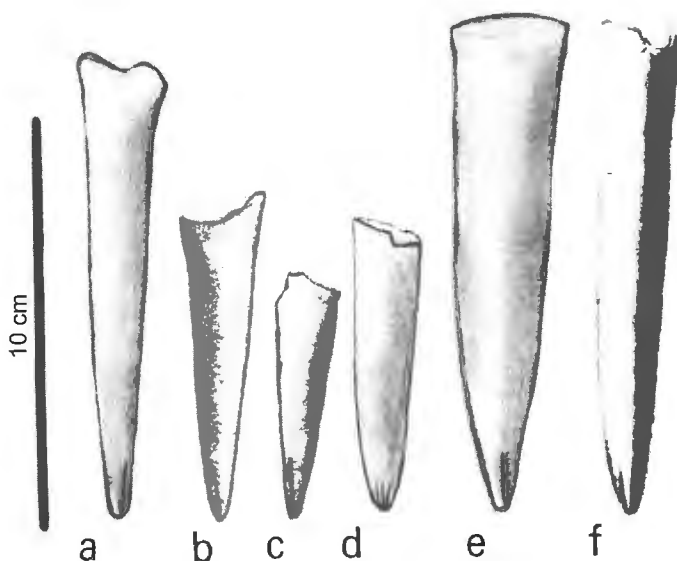


Fig.6: *Mesoteuthis rhenana* (Opperl): Variationsbreite - a) Schlank-kegelige Variante.- Lateralansicht, Ventralseite links.- Levesquei-Zone, Dudelange (Slg. RW DuT85). - b) Kegelige Variante, Jugendexemplar (Stadium 3).- Lateralansicht, Ventralseite rechts.- Levesquei-Zone, Dudelange (Slg. RW DuT30). - c) Jugendexemplar, Stadium 2 ("*Mes. ernsti*").- Lateralansicht, Ventralseite rechts.- Levesquei-Zone, Dudelange (Slg. RW DuT170). - d) Junges Individuum mit besonders ausgeprägten Spitzenstriemen.- Ventralansicht.- Levesquei-Zone, Kayl (MnhnL Dou498). - e) Typisches, plumbes Individuum.- Lateralansicht, Ventralseite links.- Aalensis-Zone, Dudelange (Slg. RW DuA108). - f) Zylindrische (pfahlförmige) Variante ("*Bel. inornatus*").- Lateralansicht, Ventralseite rechts.- Levesquei-Zone, Maringen/Lothringen. Aus Benecke 1905, Taf.26 fig.9.

Die Art tritt als Seltenheit schon in der Variabilis-Zone auf. Ab der Levesquei-Zone ist *M. rhenana* sehr häufig und kann eine stattliche Grösse erreichen. *M. rhenana* ist eine weit verbreitete Art im europäischen Obertoarcium (England bis Rumänien und ev. Russland). Nach der im Vergleich zu anderen Gebieten auffallenden Häufigkeit zu urteilen, muss einer der Hauptverbreitungsschwerpunkte der Art sich im lothringisch-luxemburgischen Raum befunden haben.

Sehr ähnlich ist *Mesot. benecke* (Schwegl.), die sich durch schlankere, gewölbtere, nur wenig gebauchte Gestalt und längere Spitzenfurchen unterscheidet. *Mesoteuthis ernsti* Schlegelmilch (= *M. coniformis* Ernst) ist in die Ontogenie von *Mesot. rhenana* einzubeziehen; die Seltenheit von *M. ernsti* erklärt sich durch die relativ geringe Jugendsterblichkeit der Art. Sturz, gestützt auf variationsstatistische Untersuchungen, kommt auch zu dem Schluss, "dass *Belemnites coniformis* sicher zu unserer Art (*M. rhenana*) gehört" (1958: 105).

DOU876 (MnhnL): $L=120$; $lp=76$; $H=0,34$; $Q=1,12$; $F=0,82$

DuT123 (Slg. RW): $L=100$ (unkompl.); $lp=85$; $H=0,26$; $Q=1,14$; $F=0,83$

ScT164 (Slg. RW): $L=110$; $lp=75$; $H=0,29$; $Q=1,08$; $F=0,83$

Ontogenetische Entwicklung von *M. rhenana*

Drei arbiträre Jugendstadien werden unterschieden (in Anlehnung an Doyle 1990):

(1) Nephionisches Stadium :

Gesamtlänge des Rostrums <10mm. Das aus wenigen Lagen bestehende Rostrum stellt anfänglich nicht mehr als eine schützende Umhüllung ("Tüte") des Phragmokons dar. H-Werte von etwa 0,75-0,85.

(2) Neanisches Stadium:

Das progressive Schlankerwerden des Rostrums schlägt sich im verringerten H-Werten nieder (>0,40). Etwa zur Hälfte dieses Stadiums setzt die charakteristische "Verwilderung" entlang des Apikalfadens ein, wenn auch anfangs nur zögerlich. Die am Ende dieses Stadiums entnommenen Maße entsprechen bei allen untersuchten Stücken denen eines typischen "*Mesot. ernsti*". Zum Vergleich : *ScT164* (Slg. RW) - Lectotypus (nach Schlegelmilch); $lp=0,33 - 0,42$; $H= 0,40 - 0,37$; $F= 0,69 - 0,67$. Auch die kegelförmige Gestalt und die Stellung der Alveole sind die gleiche wie bei "*Mesot. ernsti*".

(3) Ephebisches-gerontisches Stadium:

Etwa ab 60-70mm. Weiteres Längenwachstum bewirkt die gelegentlich schon "paxillosus"-hafte Schlankheit, während bei plumperen Varianten auch das

Dickenwachstum nicht vernachlässigt wird. Die H-Werte erreichen schliesslich 0,25-0,40 bei Endgrösse.

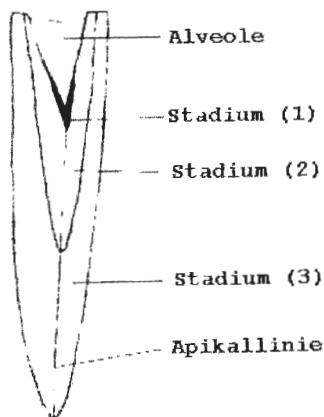


Fig.7: *Mesoteuthis rhenana* (Oppel); ontogenetische Entwicklungsstadien. Vertikalschnitt, $\sim 1/2$ der nat. Grösse (Slg. RW ScT164).

Mesoteuthis benecke (Schwegler, 1938) Fig. 38

1905 *Belemnites subgiganteus* Br. - Benecke, Taf.27 fig.1-4

1965 *Belemnites (Megateuthis) benecke* - Schwegler, Abb. 58

1998 *Mesoteuthis benecke* (Schweg.) - Schlegelmilch, Taf.11 fig.9; Taf.14 fig.1

Material: 7 Ex. aus der Aalensis-Zone von Dudelange und Esch/Alzette.

Kegel- bis pfahlförmige Rostren die sogar noch *M. rhenana* an Länge übertreffen (bis 180mm). Die Art ist nicht so stark gebaucht wie *M. rhenana* und insgesamt schlanker. Bei den vorliegenden Exemplaren erscheint die Seitenansicht etwas gewölbt in der Form eines Bogens, derart dass die Apikal- und die Alveolarregion etwas (dorsal) abheben, wenn das Rostrum ventral auf dem mittleren Teil aufliegt. Die Dorsolateralia sind länger und meistens etwas stärker als bei *rhenana* entwickelt. Die Epirostralneigung ist noch ausgeprägter; Querschnitte zeigen den ausgehöhlten Apex.

DOU482 (*MnhnL*): $L=160$; $lp=(100)$; $H=(0,23)$; $Q=(1,14)$; $F=(0,87)$

2.4.2 *Megateuthis* Bayle 1878

2.4.2.1 *Megateuthis subgiganteus* (Branco, 1879) Fig. 11; 39; 40

*1879 *Belemnites subgiganteus* - Branco, Taf.6 fig.2

non1902 *Belemnites subgiganteus* Br. - Benecke, Taf.27 fig. 1-4 [=*Mes. benecke*i] (Schwegler)]

?1965 *Belemnites* cf. *benecke*i - Schwegler, Abb.59

?1992 ?*Megateuthis glaber* (Simp.) ("Bel. *limatulus* Simp.) - Doyle, Taf.25 fig.5

Material: 7 Ex. von Esch/Alzette (ob. Levesquei- bis Aalensis-Zone).

Grosse bis sehr grosse, schlanke Rostren von kegelförmiger Gestalt. Zwei dorsolaterale Spitzenfurchen sind stets vorhanden, während eine ventrale nur schwach, und auch nicht immer entwickelt ist. Zusätzlich kann unregelmässige Spitzenstriemung auftreten. Die Epirostralneigung ist noch ausgeprägter als bei *Mesoteuthis benecke*i, was sich in einem "grossen inneren Hohlraum" (Benecke) niederschlägt. Der Querschnitt ist elliptisch, bei einigen Exemplaren (besonders im Apikalbereich) auffallend stark komprimiert. Branco's Abbildung stellt in dieser Hinsicht fast schon eine extreme Variante dar. Grosse Exemplare können 200 mm Länge erreichen.

Die Form lässt eine gewisse Ähnlichkeit mit *Acrocoelites glaber* (Simp.) erkennen. Besonders die von Doyle (1992) mit Vorbehalt in *A. glaber* einbezogene Variante *Belemnites limatulus* Simp. steht *subgiganteus* sehr nahe. In dieser Hinsicht muss aber auch erwähnt werden, dass *Meg. subgiganteus* in stammesgeschichtlicher Hinsicht an *Mesoteuthis* angeschlossen werden muss; wie Übergänge zwischen *Mes. rhenana* und *Mes. benecke*i bestehen, gibt es auch Zwischenformen von *Mes. benecke*i und *Meg. subgiganteus*.

Meg. subgiganteus scheint ein direkter Vorläufer der Riesenbelemniten des Bajociums zu sein; dies wird hier durch die Gattungszugehörigkeit *Megateuthis* zum Ausdruck gebracht: bei *subgiganteus* ist der Schnitt zwischen *Mesoteuthis* und *Megateuthis* anzulegen. In der Tat besteht eine verblüffende Ähnlichkeit zwischen ausgewachsenen *Meg. subgiganteus* und dem früh-epirostralen Jugendstadium ("Bel. *longus* Qu.", Taf.14 fig.4 bei Schlegelmilch 1998) von *Megateuthis giganteus* (Schl.) aus dem mittleren Bajocium. Diesen Zusammenhang hatte schon

Branco bei seiner Artbenennung im Auge. Verbleib des Branco'schen Originals in Strassburg z. Zeit ungewiss.

Echte *Megateuthis sub giganteus* wurden meines Wissens bisher nur aus dem lothringisch-luxemburgischen Jura beschrieben, wo die Art eine relativ begrenzte vertikale Verbreitung aufzuweisen hat. Es ist jedoch sehr gut möglich, dass der von Schwegler (1965) beschriebene *Belemnites* cf. *benecke*i mit unserer Form identisch ist. Leider ist das Original laut Schwegler verschollen, sodass ein direkter Vergleich nicht mehr möglich ist.

Branco (1879, Taf.6 fig.2): $L=170$; $lp=(123)$; $H=(0,15)$; $Q=$; $F=(0,79)$

3 Danksagung

Mein herzlicher Dank an all diejenigen die zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben, insbesondere Dominique Delsate (Battincourt/B), Alain Schroeder (Luxembourg-Cents), Dr. Rudolf Schlegelmilch (Aalen/D), der das Manuskript durchlas, Alain Faber, Teddy Contreras und Marcel Schneider (MnhnL), der die Vertikalschnitte der Belemniten anfertigte. Bei der Literaturbeschaffung behilflich waren das Personal der Nationalbibliothek Luxemburg sowie wiederum Domuique Delsate. Auf dem Gelände begleiteten mich Christian Weis, Arlette Weis-Schon, Tom Derrmann und Lionel Smolik (Dudelange).

4 Bibliographie

Benecke E.W., 1898. - Beitrag zur Kenntnis des Jura in Deutsch-Lothringen. - Abh. geol. Spezialkarte Elsass-Loth., N.F., Heft 1, Strassburg.

Benecke E.W., 1905. - Die Versteinerungen der Eisenerzformation Deutsch-Lothringens und Luxemburgs. - Abh. geol. Spezialkarte Elsass-Loth., N.F., Heft 6, Strassburg.

Berners H.P., J. Bintz, T. Teyssen, 1984. - Unterer und Mittlerer Jura im Luxemburger Gutland. - In: Geologische Exkursionen in der weiteren Umgebung von Echternach. - Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. 66: 95-106, 4Abb. - Stuttgart.

- Branco W., 1879. - Der Untere Dogger Deutsch-Lothringens. - Abh. geol. Spezialkarte Elsass-Loth., Bd.2, Heft 1, mit Atlas, Strassburg.
- Chapuis F. & Dewalque G., 1853. - Description des fossiles des terrains secondaires de la province de Luxembourg. - 303pp., 38pl., Bruxelles.
- Cincurova E., 1983. - Upper Liassic Belemnites from the Manin unit near Tunezice (CSSR). - Acta Rer. natur. Mus. nat. slov. Bratislava, 29: 3-65, 4 Taf., 32 Abb., Bratislava. (in slowakisch)
- Dean W.T., Donovan D.T., Howarth M.K., 1961. - The liassic ammonite zones and subzones of the north-west European Province. - London.
- Delattre M, 1956. - Les Bélemnites de l'Aalénien de Mamers. - Ann. Centre Étude Doc. paléont., 16: 35-44, 1 fig., Paris.
- Doyle P., 1985. - Sexual dimorphism in the belemnite *Youngibelus* from the Lower Jurassic of Yorkshire. - Palaeontology 28: 133-146, Taf.14-15, London.
- Doyle P., 1987. - Lower Jurassic-Lower Cretaceous belemnite biogeography and the development of the Mesozoic Boreal Realm. - Paleogeograph., Paleoclimatol., Paleoecol. 61: 237-254, Amsterdam.
- Doyle P., 1990 u. 1992. - The British Toarcian (Lower Jurassic) belemnites. Part 1+2. - Monograph of the Paleont. Society. Teil 1: vol.144, Nr. 584: 1-49, Taf.1-17; Teil 2: Vol.145, Nr. 587: 50-79, Taf.18-28, London.
- Ernst W., 1924. - Zur Stratigraphie und Fauna des Lias zeta im nordwestlichen Deutschland. Teil 2. - Palaeontographica 66: 1-126, Taf.7-14, 10 Abb., Stuttgart.
- Hölder H., 1964. - Stratigraphische Geologie. Bd.4.: Jura. - Stuttgart (Enke).
- Janensch W., 1902. - Die Jurensisschichten des Elsass. - Abh. geol. Spezialkarte Elsass-Loth., N.F., Heft 5, Strassburg.

- Kolb H., 1942. - Die Belemniten des jüngeren Lias zeta in Nordbayern. - Z. deutsch.geol. Ges., 94: 145-168, Taf.5-11, Berlin.
- Laux N., 1921. - Le Toarcien et l'Aalénien dans le bassin d'Esch. Aalénien inférieur. - Bull. Soc.Nat. Lux. N.S., 15: 8-29. - Luxembourg.
- Laux N., 1922. - Le Toarcien et l'Aalénien dans le bassin d'Esch. Aalénien supérieur. - Bull. Soc. Nat. Lux. N.S., 16: 15-58. - Luxembourg.
- Lissajous M., 1927. - Description de quelques nouvelles espèces de bélemnites Jurassiques. - Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 10/7: 1-42, 4 Taf., Lyon.
- Lucius M., 1945. - Die Luxemburger Minetteformation. - Publ. Serv. géol. Lux., vol.4. - Luxembourg, 346pp.
- Lucius M. /. - Notes sur les fossiles du Bassin minier luxembourgeois. - Musée national d'histoire naturelle du Grand-Duché de Luxembourg. (unveröffentl. Manuskript)
- Maubeuge P. L., 1947. - Sur quelques ammonites de l'Aalénien ferrugineux du Luxembourg et sur l'échelle stratigraphique de la formation ferrifère franco-belge-luxembourgeoise. - Arch.Inst. Grand-Ducal Lux., Sect Sci. Nat. N.S., 17: 73-87. - Luxembourg.
- Maubeuge P. L., 1955. - Observations géologiques dans l'est du Bassin de Paris. Tome 1+2. - Nancy (Éd. privée).
- Maubeuge P. L., 1972. - Études stratigraphiques sur la formation ferrifère de Lorraine et ses morts-terrains. - Metz/Nancy (Inter-Impression).
- Preda I., 1970. - Fauna de belemniti jurasici de la Rosia (Muntii Padurea Craiului). - Ann. Univ. Bucuresti (Geol.)19: 9-14, 5 Taf., Bukarest.
- Quenstedt F.A., 1858. - Der Jura. - Laupp, Tübingen.

- Riegraf W., 1980. - Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura; Teil 7. - *Palaeontographica A*, 169: 128-206, Taf. 1-4, Abb.130-187, Stuttgart.
- Riegraf W., 1995. - Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). - In: *Fossilium catalogus I: Animalia pars 133* (Westphal F., Hrsg.), Kugler, Amsterdam.
- Riegraf W., 1996. - Belemniten im Ober-Toarcium und Unter-Aalenium Südwestdeutschlands. - In: *Die Grenzziehung Unter-/Mitteljura bei Wittnau und Fuentelsaz* (W. Ohmert et al.). - *Information des geol. Landesamts Baden-Württ.*, 8:26-29, Abb.23-24, Stuttgart.
- Riegraf W., Werner G., Lörcher F., 1984. - Der Posidonienschiefer-Cephalopodenfauna, Biostratigraphie und Fazies des südwestdeutschen Untertoarcium. - Stuttgart (Enke), 195pp., 12pl., 50fig.
- Schlegelmilch R., 1998. - Die Belemniten des süddeutschen Jura. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Schneider N., 1927. - Étude stratigraphique et paléontologique de l'Aalénien de Gundershofen (Bas-Rhin). - *Mém. du Service de la carte géol. d'Als. et de Lorr.*, 3, Strasbourg.
- Schwegler E., 1961-1971. - Revision der Belemniten des schwäbischen Jura. - *Palaeontographica Abt. A*,
Teil 1: 116 (1961), s.59-103, Abb.1-4
Teil 2: 118 (1962), s.1-22, Abb.5-16
Teil 3: 120 (1962), s.121-164, Abb.17-46
Teil 4: 124 (1965), s.75-115, Abb.47-69
Teil 5: 132 (1969), s.179-219, Abb.70-97
Teil 6: 138 (1971), s.81-129, Abb.98-129
- Sturz I., 1958. - Die Belemniten des mittleren und oberen Lias zeta Nordwestdeutschlands. - Dissert. Uni Kiel.
- Sturz-Köwing I., 1960. - Variationsstatistische Untersuchungen an Belemniten des Lias Zeta. - *Meynania* 9: 1-12, 1 Tafel, Kiel.
- Van Werveke L., 1910. - Die lothringisch-luxemburgischen Minetteablagerungen. - *Niederrhein. geol. Verein*: 51-108, Bonn.

Weis R., 1998. - Stratigraphie und Belemnitenfauna des ob. Toarciums von Dudelange/Luxemburg. - 10pp., 6pl., 2 tab. (unveröffentlichtes Manuskript)

Werner E., 1912. - Über die Belemniten des schwäbischen Lias und die mit ihnen verwandten Formen des Braunjura (Acoeli). - *Palaeontographica*, 59:103-143, Taf.10-13, Stuttgart.

Winkler A., 1986. - Jura-Fossilien erkennen und bestimmen I: Belemniten, Brachiopoden, Foraminiferen, Röhrenwürmer. - Sonderheft 1 der Zeitschrift Fossilien. - Goldschneck-Verlag, Korb.

Im Internet:

The Fossil Coleoidea Page, by T. Engeser. (<http://userpage.fu-berlin.de/~palaeont/fossilcoleoidea/welcome.html>)

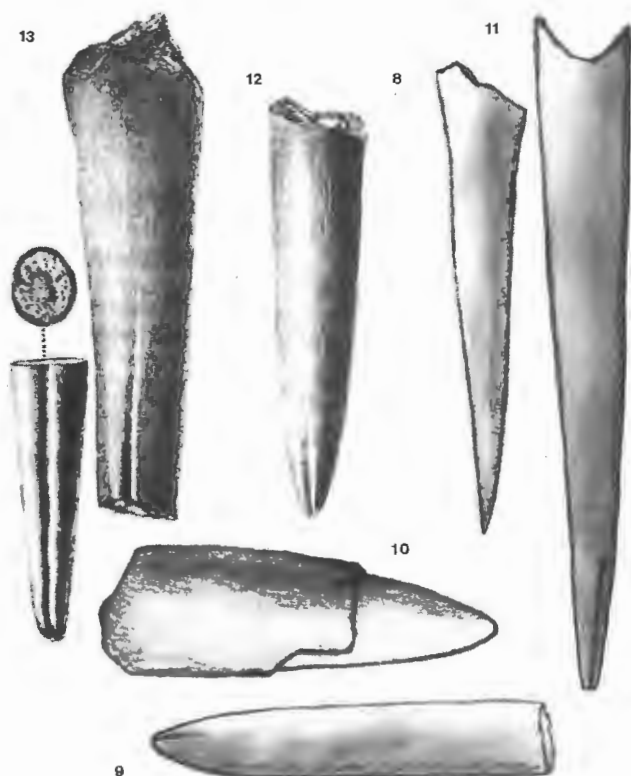


Fig.8: *Acrocoelites (Acrocoelites) oxyconus* (Hehl i. Ziet.): furchenlose Variante (leicht beschädigtes Exemplar) - Lateralansicht. - Minetteformation (Aalensis-Zone?), Differdange. - Slg. A. Schroeder (ohne Nr.).

Fig.9: *Acrocoelites (Acrocoelites) quenstedti* (Opp.) - Lateralansicht, Venter nach rechts. - Levesquei-Zone, Esch/Alzette. - Slg. A. Schroeder (ohne Nr.).

Fig.10: *Dactyloteuthis crossotela* (Blake): Exemplar mit Ansatzstellen des Epirostrums. - Lateralansicht. - Aalensis-Zone, Rumelange. - MnhnL Nr. LG101.

Fig.11: *Megateuthis subgiganteus* (Br.): besonders schlankes Individuum. - Lateralansicht. - Levesquei-Zone, Esch/Alzette. - Slg. A. Schroeder (ohne Nr.).

Fig.12: *Acrocoelites (Acrocoelites) conoideus* (Opp.) - Lateralansicht, Venter nach rechts. - Fallaciosus-Schichten, Oetrange/F. (aus Benecke 1898; Taf.3 fig.7).

Fig.13: *Salpingoteuthis longisulcata* (Voltz) - Lateralansicht. - Fallaciosus-Schichten, Algrange/F. (aus Benecke 1898; Taf.1 fig.7,8).

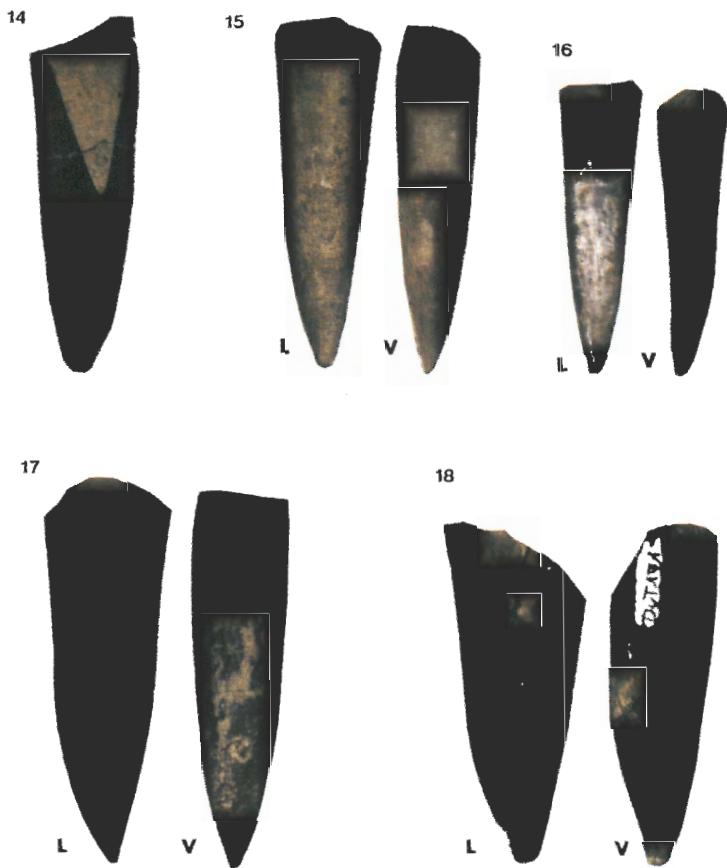


Fig.14: *Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris* n.sp. - Vertikalschnitt, Ventralseite nach rechts. - Levesquei-Zone, Schiffflange (RW ScT167).

Fig.15: *Acrocoelites (Odontobelus) pyramidalis* (Mü. i. Ziet.) - Levesquei-Zone, Schiffflange (RW ScT168).

Fig.16: *Acrocoelites (Odontobelus) pyramidalis* (Mü. i. Ziet.) - Levesquei-Zone, Schiffflange (RW ScT165).

Fig.17: *Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris* n.sp., Holotyp. - Levesquei-Zone, Schiffflange (MnhnL DOU899).

Fig.18: *Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris* n.sp., stark gebauchte Variante. - Levesquei-Zone, Dudelange (MnhnL DOU900).

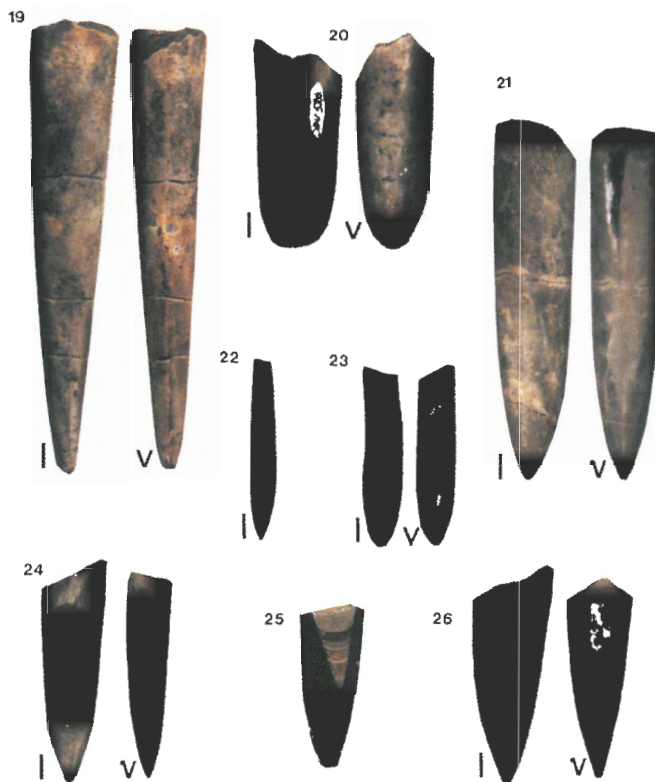


Fig.19: *Acrocoelites (Acrocoelites) oxyconus* (He. i. Ziet.), verkleinert (x 0,9). - Aalensis-Zone, Esch/Alzette (MnhnL DOU109).

Fig.20: *Dactyloteuthis irregularis* (Schl.) - Levesquei-Zone?, Esch/Alzette (MnhnL DOU526).

Fig.21: *Acrocoelites (Acrocoelites) quenstedti* (Opp.) - Levesquei-Zone, Differdange (RW NiT128).

Fig.22: *Parahastites subclavatus* (Voltz) - Aalensis-Zone, Esch/Alzette (MnhnL DOU299).

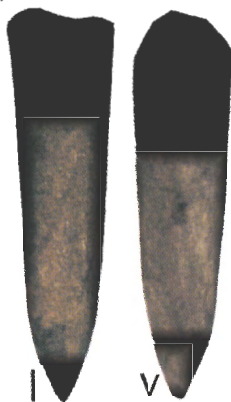
Fig.23: *Parahastites cf. compactus* (Kolb) - Aalensis-Zone, Esch/Alzette (MnhnL DOU883).

Fig.24: *Acrocoelites (Odontobelus) janenschi* Ernst - Levesquei-Zone, Dudelange (RW DuT86).

Fig.25: *Acrocoelites (Odontobelus) curtus* (D'Orb.) - Vertikalschnitt - Levesquei-Zone, Schiffflange (RW ScT166).

Fig.26: *Acrocoelites (Odontobelus) curtus* (D'Orb.) - Levesquei-Zone, Dudelange (RW DuT159).

27



28



29



30



31



32



Fig.27: *Brevibelus breviformis* (VOLTZ) - Levesquei-Zone, Schiffflange (RW ScT163).

Fig.28: *Brevibelus breviformis* (VOLTZ) - Levesquei-Zone, Schiffflange (RW, ohne Nr.).

Fig.29: *Brevibelus breviformis* (VOLTZ) - Levesquei-Zone, Dudelange (RW DuT158).

Fig.30: *Catateuthis* sp. - Levesquei-Zone, Dudelange (RW DuT84).

Fig.31: *Catateuthis* sp. - Vertikalschnitt - Levesquei-Zone, Dudelange (RW, ohne Nr.).

Fig.32: *Brevibelus subbreviformis* 32: (Liss.) - Concavum-Zone, Rumelange (RW RuA109).



Fig.33: *Dactyloteuthis crossotela* (Blake) - Aalensis-Zone, Kayl (MnhnL KA131).

Fig.34: *Dactyloteuthis crossotela* (Blake) - Aalensis-Zone, Rumelange (MnhnL LG101).

Fig.35: *Arcobelus lucilinburhucensis* nom.nov., Holotyp. - Aalensis-Zone, Rodange (MnhnL DOU898).

Fig.36: *Arcobelus meta* (Bl.) - Aalensis-Zone, Rodange (MnhnL DOU318).



Fig.37: *Mesoteuthis rhenana* (Opp.) - Aalensis-Zone, Esch/Alzette (MnhnL DOU876).

Fig.38: *Mesoteuthis beneckeii* (Schwegl.) - Aalensis-Zone, Esch/Alzette (MnhnL DOU482).



Fig.39: *Megateuthis subgiganteus* (Br.) - Levesquei-Zone, Fundort unbek. (MnhnL ex GA143).

Fig.40: *Megateuthis subgiganteus* (Br.) - Levesquei-Zone, Esch/Alzette (MnhnL DOU514).

1	Einleitende Bemerkungen.....	207
1.1	Zur Belemnitenforschung in Luxemburg.....	207
1.2	Toarcium/Aalenium-Stratigraphie	209
1.3	Definition einiger benutzter Begriffe und Abkürzungen.....	211
2	Systematische Beschreibung.....	212
2.1	Familie Acrocoelitidae Riegraf 1980	213
2.1.1	<i>Acrocoelites (Acrocoelites)</i> Lissajous 1915.....	213
2.1.1.1	<i>Acrocoelites (Acrocoelites) oxyconus</i> (Hehl in Zieten, 1831) Fig. 8; 19	213
2.1.1.2	<i>Acrocoelites (Acrocoelites) quenstedti</i> (Oppel, 1856) Fig. 9; 21.....	213
2.1.1.3	<i>Acrocoelites (Acrocoelites) conoideus</i> (Oppel, 1856) Fig. 12	214
2.1.2	<i>Acrocoelites (Odontobelus)</i> Naef 1922	215
2.1.2.1	<i>Acrocoelites (Odontobelus) pyramidalis</i> (Münster i. Zieten, 1831) Fig. 15; 16	215
2.1.2.2	<i>Acrocoelites (Odontobelus) curtus</i> (D'Orbigny, 1842) Fig. 25; 26.....	216
2.1.2.3	<i>Acrocoelites (Odontobelus) janenschi</i> Ernst, 1924 Fig. 24.....	216
2.1.2.4	<i>Acrocoelites (Odontobelus) subvulgaris</i> n.sp. Fig. 3; 17; 18.....	217
2.1.3	<i>Dactyloteuthis</i> Bayle 1878.....	219
2.1.3.1	<i>Dactyloteuthis crossotela</i> (Blake in Tate & Blake, 1876) Fig. 10; 33; 34	219
2.1.3.2	<i>Dactyloteuthis irregularis</i> (Schlotheim, 1813) Fig. 20	219
2.1.4	<i>Arcobelus</i> Saks 1967	220
2.1.4.1	<i>Arcobelus meta</i> (Blainville, 1827) Fig. 36.....	220
2.1.4.2	<i>Arcobelus lucilinburhucensis</i> nom. nov. Fig. 35..	221
2.1.5	<i>Brevibelus</i> Doyle 1992.....	222
2.1.5.1	<i>Brevibelus breviformis</i> (Voltz, 1830) Fig. 4; 5; 27; 28; 29.....	222
2.1.5.2	<i>Brevibelus subbreviformis</i> (Lissajous, 1927) Fig. 32 225	
2.1.6	<i>Catateuthis</i> Voronez.....	225

2.1.6.1	<i>Catateuthis</i> sp. Fig. 30; 31.....	225
2.2	Familie Salpingoteuthididae Doyle 1992	226
2.2.1	<i>Salpingoteuthis</i> Lissajous 1915	226
2.2.1.1	<i>Salpingoteuthis longisulcata</i> (Voltz, 1830) Fig. 13 226	
2.3	Familie Rhabdobelidae Nalnyaeva 1967.....	226
2.3.1	<i>Parahastites</i> Nalnyaeva 1967	226
2.3.1.1	<i>Parahastites subclavatus</i> (Voltz, 1830) Fig. 22...226	
2.3.1.2	<i>Parahastites</i> cf. <i>compactus</i> (Kolb, 1942) Fig. 23	227
2.4	Familie Megateuthididae Saks & Nalnyaeva 1967	228
2.4.1	<i>Mesoteuthis</i> Lissajous 1915.....	228
2.4.1.1	<i>Mesoteuthis rhenana</i> (Oppel, 1856) Fig. 3; 4; 37	228
2.4.2	<i>Megateuthis</i> Bayle 1878	232
2.4.2.1	<i>Megateuthis subgiganteus</i> (Branco, 1879) Fig. 11; 3 9; 40	232
3	Danksagung.....	233
4	Bibliographie.....	233

Les TRAVAUX SCIENTIFIQUES DU MUSÉE NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE DE LUXEMBOURG paraissent à intervalles non réguliers.

Liste des numéros parus à cette date:

- I Atlas provisoire des Insectes du Grand-Duché de Luxembourg. Lepidoptera, 1re partie (Rhopalocera, Hesperidae). Marc MEYER et Alphonse PELLES, 1981.
- II Nouvelles études paléontologiques et biostratigraphiques sur les Ammonites du Grand-Duché de Luxembourg et de la région Lorraine attente. Pierre L. MAUBEUGE, 1984.
- III Revision of the recent western Europe species of genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part 1: Species with short swimming setae on the second antennae. Claude MEISCH, 1984.
- IV Hétéroptères du Grand-Duché de Luxembourg
 - 1. *Psallus* (*Hylopsallus*) *pseudoplatani* n. sp. (Miridae, Phyllinae) et espèces apparentées. Léopold REICHLING, 1984.
 - 2. Quelques espèces peu connues, rares ou inattendues. Léopold REICHLING, 1985.
- V La bryoflore du Grand-Duché de Luxembourg: taxons nouveaux, rares ou méconnus. Ph. DE ZUTTERE, J. WERNER et R. SCHUMACKER, 1985.
- VI Revision of the recent western Europe species of genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part 2: Species with long swimming setae on the second antennae. Claude MEISCH, 1985.
- VII Les Bryozoaires du Grand-Duché de Luxembourg et des régions limitrophes. Gaby GEIMER et Jos. MASSARD, 1986.
- VIII Répartition et écologie des macrolichens épiphytiques dans le Grand-Duché de Luxembourg. Elisabeth WAGNER-SCHABER, 1987.
- IX La limite nord-orientale de l'aire de *Conopodium majus* (Gouan) Loret en Europe occidentale. Régine FABRI, 1987.
- X Epifaune et endofaune de *Liogryphaea arcuata* (Lamarck). Armand HARY, 1987.

- XI Liste rouge des Bryophytes du Grand-Duché de Luxembourg. Jean WERNER, 1987.
- XII Relic stratified scress occurrences in the Oesling (Grand-Duchy of Luxembourg), approximate age and some fabric properties. Peter A. RIEZEBOS, 1987.
- XIII Die Gastropodenfauna der «angulata-Zone» des Steinbruchs «Reckin-gerwald» bei Brouch. Hellmut MEIER et Kurt MEIERS, 1988.
- XIV Les lichens épiphytiques et leurs champignons lichénicoles (macrolichens exceptés) du Luxembourg. Paul DIEDERICH, 1989.
- XV Liste annotée des ostracodes actuels non-marins trouvés en France (Crustacea, Ostracoda). Claude MEISCH, Karel WOUTERS et Koen MARTENS, 1989.
- XVI Atlas des lichens épiphytiques et de leurs champignons lichénicoles (macrolichens exceptés) du Luxembourg. Paul DIEDERICH, 1990.
- XVII Beitrag zur Faunistik und Ökologie der Schmetterlinge im ehemaligen Erzabbaugebiet "Haardt" bei Düdelingen. Jos. CUNGS, 1991.
- XVIII Moosflora und -Vegetation der Mesobrometen über Steinmergelkeuper im Luxemburger und im Bitburger Gutland. Jean WERNER, 1992
- 19 Ostracoda. Authors: Nico W. BROODBAKKER, Koen MARTENS, Claude MEISCH, Trajan K. PETKOVSKI and Karel WOUTERS, 1993
- 20 Les haies au Grand-Duché de Luxembourg. Konjev DESENDER, Didier DRUGMAND, Marc MOES, Claudio WALZBERG, 1993
- 21 Ecology and Vegetation of Mt Trikora, New Guinea (Irian Jaya). Jean-Marie MANGEN, 1993.
- 22 A Checklist of the Recent Non-Marine Ostracods (Crustacea, Ostracoda) from the Inland Waters of South America and Adjacent Islands. Koen MARTENS & Francis BEHEN, 1993.
- 23 Ostracoda. Authors: Claude MEISCH, Roland FUHRMANN, Karel WOUTERS, Gabriele BEYER and Trajan PETKOVSKI, 1996
- 24 Die Moosflora des Luxemburger Oeslings, Jean WERNER, 1996

- 25 Atlas des Ptéridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents, Georges Henri PARENT, 1997
- 26 Evaluation de la qualité des cours d'eau au Luxembourg en tant qu'habitat pour la loutre, GROUPE LOUTRE LUXEMBOURG, 1997
- 27 Notes Paléontologiques et Biostratigraphiques sur le Grand Duché de Luxembourg et les régions voisines. Pierre Louis MAUBEUGE & Dominique DELSATE, 1997.
- 28 Die Moosflora der Kleinen Luxemburger Schweiz (Müllertal). Florian HANS, 1998.
- 29 Etude sur les genres *Globorilusopsis* Maubeuge, 1994 et *Simonicerias* n. gen. du Lias Supérieur du Grand-Duché de Luxembourg (Calypptomati-da). Pierre Louis Maubeuge, 1998
- 30 L'Ichthyofaune du Toarcien luxembourgeois. Cadre général et catalogue statistique. Dominique DELSATE, 1999
- 31 Proceedings of the 3rd European Batdetector Workshop. Christine HARBUSCH & Jacques PIR (eds.). 1999
- 32 Les collections paléontologiques du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg. Fossiles du Trias et du Jurassique. Dominique DELSATE, Chris DUFFIN & Robi WEIS, 1999

Ces numéros peuvent être obtenus à l'adresse suivante:

**Musée national d'histoire naturelle, Bibliothèque-Echanges,
25, rue Münster, L-2160 LUXEMBOURG**