

Les plus anciens Vertébrés du Grand-Duché de Luxembourg : des Arthrodires Brachythoraci (Placodermi ; Dévonien inférieur)

The oldest vertebrates of the Grand-Duchy of Luxembourg: brachythoracid arthrodires (Placodermi; Early Devonian)

Alain Blieck^{a*}, Hervé Lelièvre^b, Dominique Delsate^c, Jacques Godefroid^d

^a Laboratoire de paléontologie et paléogéographie du Paléozoïque, URA 1365 CNRS, université des sciences et technologies de Lille, Sciences de la terre, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France

^b Laboratoire de paléontologie, URA 12 CNRS, Muséum national d'histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75231 Paris cedex 05, France

^c Paléontologie, Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, rue Münster 25, 2160 Luxembourg-Grund, Luxembourg

^d Département de paléontologie, Institut royal des sciences naturelles de Belgique, rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique

Abstract—Two dermal plates of the thoracic shield of brachythoracid arthrodires have been discovered in Emsian localities of the Grand-Duchy of Luxembourg (GDL). They represent the first confirmed discovery of vertebrates in the Lower Devonian of the GDL, and thus become the oldest vertebrates of this country. They are also interesting by the fact that the occurrence of Brachythoraci in the Devonian of the Ardenne Allochthon has been, until now, very rare. The features of one of both plates fit rather well with the shape of the homologous plate of the Coccosteidae; this family is usually unreported in Lower Devonian rocks. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

Devonian / Emsian / Wiltz Formation / placoderms / Brachythoraci / Grand-Duchy of Luxembourg

Résumé — Deux plaques osseuses d'Arthrodires Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) conservées dans des schistes d'âge emsien sont décrites. Elles représentent la première mention confirmée de Vertébrés dans le Dévonien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg et deviennent de fait les plus anciens Vertébrés de ce pays. Ces pièces sont également intéressantes en ce que les Brachythoraci sont particulièrement rares dans le Dévonien de l'Allocarbonate ardennais. Les caractéristiques de l'une des deux s'accordent assez bien avec celles de la plaque homologue des Coccosteidae, une famille de Brachythoraci habituellement non récoltée dans le Dévonien inférieur. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

Dévonien / Emsien / Schistes de Wiltz / placoderms / Brachythoraci / Grand-Duché de Luxembourg

Abridged version

The discovery of the specimens studied here is significant as it corresponds to the first confirmed record of Devonian arthrodire placoderms in the Grand-Duchy of Luxembourg (Delsate, 1997). Remains of arthrodires have been mentioned

by Asselbergs (1913) and Lucius (1950) in the Schuttbourg 'quartzophyllades' (Lower Emsian; Maquil et al., 1984), and attributed to the genus *Coccosteus*. However, this assignment is probably wrong for two reasons: 1) *Coccosteus* has never been

Note présentée par Philippe Taquet.

Note remise le 2 février 1998, acceptée le 22 juin 1998.

* E-mail : alain.blieck@univ-lille1.fr

found in the Lower Devonian; 2) at the beginning of this century, isolated bony plates of placoderms were often attributed to *Coccosteus*, which was referred to as a model.

The specimen ESQ 137 under study was collected in the 'Bois Woschend', north-east of Lellingen, near Wilwerwiltz (*figure 1*), in an invertebrate-bearing rock sample of the Upper Emsian, Wiltz Formation ('Grauwacke de Wiltz'; Maquil et al., 1984). This formation classically yields abundant invertebrate assemblages, among which brachiopods are noteworthy (Asselbergs, 1912; Bordet, 1939). The brachiopod genus *Arduspirifer* is represented by *A. arduennensis arduennensis*, which is typical for the Upper Emsian, Hierges Formation (*sensu* Godefroid et al., 1994) of the Ardenne Allochthon in Belgium (*Polygnathus laticostatus* to *P. serotinus* conodont Zones).

The Lellingen placoderm was collected with *Loreleiella dilatata* (Roemer, 1844); chonetid indet.; '*Leptaena gr. rhomboidalis*' (Wilckens, 1769); *Arduspirifer arduennensis arduennensis* (Schnur, 1853); *Paraspirifer sandbergeri* Solle, 1971 ssp. indet.; *Brachyspirifer carinatus* cf. *rhenanus* Solle, 1971; *Alatiformia* sp. indet.; *Subcuspidella* sp. indet. A few bivalves were also recovered. *Arduspirifer arduennensis arduennensis*, *Paraspirifer sandbergeri* ssp. indet. and *Brachyspirifer carinatus* cf. *rhenanus* are consistent with an Upper Emsian age for this sample (i.e. between -395 and -391, or -388 and 385 My, according to recent isotopic data; Fordham, 1992; Odin, 1994; Gradstein and Ogg, 1996).

The morphological features of the specimen ESQ 137 (*figure 2B*) are those of a plate of the ventral trunk carapace of a brachythoracid arthrodire. It corresponds to a left anterior ventrolateral plate (AVL), with its ventral sensory groove (*figures 3* and *4*). Due to preservation conditions of this material, it fits approximately with the shape of a coccosteid

AVL (*figure 3*). However, because of the incompleteness of the specimen, it is determined as basal Eubrachythoraci gen. and sp. indet. (Eubrachythoraci *sensu* Lelièvre, 1995). As Coccosteidae are classically known in Middle Devonian strata (Denison, 1978), it would represent the first Emsian coccosteid or basal eubrachythoracid record. As another isolated plate from the Famennian of Esneux (Belgium), in the northeast Ardenne Allochthon, has also been compared to Coccosteidae (Lelièvre, 1982), this would mean that basal Eubrachythoraci may range from the Lower Devonian (Emsian) up to the Upper Devonian (Famennian) in the Ardenne Massif.

The second specimen BQ 117 (*figure 2A*) was collected a long time ago and retrieved recently in the collections of the Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg by one of us (D.D.). It comes from Hosingen, northeast of Lellingen, near the German border (Our River), most probably also from the Wiltz Formation. It is a left anterior dorsolateral plate partially preserved in print, the ornamentation of which is composed of large, closely associated tubercles. It is larger than ESQ 137, and the ornamentations of the two specimens are significantly different; thus, it is preferable to consider both plates as belonging to different taxa. One sensory line occurs on the dorsal face of BQ 117 (sl, *figure 2A*). This pattern is shared, among Brachythoraci, by the Migmatocephala and the pachysteomorphs (*sensu* Carr, 1991); on the contrary, basal eubrachythoracids have a different pattern with three sensory lines. Considering this sensory line disposition, the anterior dorsolateral plate BQ 117 meets the migmatocephalan and pachysteomorph morphology. However, as this feature does not correspond to a shared derived feature, but to a primitive state, this plate is left in open nomenclature as Brachythoraci gen. et sp. indet.

1. Introduction

La découverte de deux plaques osseuses est importante, puisqu'elle représente la première mention confirmée de Placoderms dans le Dévonien du Grand-Duché (Delsate, 1997). Jusqu'à présent, une seule pièce de ce groupe y avait été signalée : Asselbergs (1913, p. 157), puis Lucius (1950, p. 58), ont mentionné l'existence de « *Coccosteus* » (en association avec des « plaques ganoïdes rhombiques ») dans les quartzophyllades de Schuttbourg d'âge Emsien inférieur [Quartzophylladen von Schüttburg (E1b), unteres Ems, *in* Maquil et al., 1984]. Mais cette identification est probablement erronée, car aucun Arthrodire appartenant à ce genre n'est connu dans des niveaux du Dévonien inférieur. Au début du siècle, où peu de Placoderms avaient été décrits, le genre *Coccosteus* représentait le « modèle le plus fréquent » de Placoderme pour ces niveaux, et les auteurs rapportaient le plus souvent leurs découvertes de plaques isolées à *Coccosteus*, lui donnant ainsi une définition très large. Une révision du genre *Coccosteus* a été proposée par Miles et Westoll (1968), et des quelque quarante-quatre espèces créées avant cette

révision, il n'en reste plus aujourd'hui que deux qui soient rapportées avec certitude au genre *Coccosteus* : *C. cuspidatus* de l'Eifélien d'Écosse et *C. markae* du Civétien d'Estonie (Dévonien moyen). Le cas de *Coccosteus grossi* (Obrucheva, 1962) du Dévonien moyen de la Plate-forme russe est plus délicat à régler, dans la mesure où les restes qui lui sont attribués ne sont pas diagnostiques du genre. Ils ne sont pas pris en considération ici. Les autres espèces sont, soit incluses dans des genres différents de Coccosteidae ou d'autres Arthrodires, soit placées en nomenclature ouverte (Miles et Westoll, 1968, p. 464–468).

2. Matériel, localités et âge

Les deux spécimens concernés sont conservés au Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg sous les numéros de collection ESQ 137 et BQ 117 ; des moulages de ces deux pièces sont entrés dans les collections du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, respectivement sous les numéros ARD 234 et 235. Ces deux pièces sont conservées en empreintes (*figure 2*). La première se

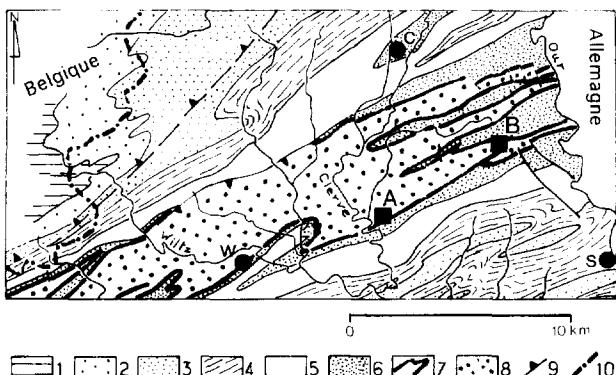


Figure 1. Emplacement des gisements de Lellingen (A) et d'Hosingen (B) dans le Nord du Grand-Duché de Luxembourg. Cadre géologique d'après Maquill et al. (1984, Abb. 1). Villes : c, Clervaux, s, Stolzenbourg (Stolzemburg), w, Wiltz. « Siegenien » : 1. Phyllades et quartophyllades (Sg1). 2. Grès et schistes gréseux (Sg2). 3. Schistes gréseux grossiers (Sg3). Emsien : 4. Schistes de Stolzenbourg (Stolzemburg) (E1a). 5. Quartzophyllades de Schutzbourg (Schüttburg) (E1b). 6. Couches bigarrées de la Clerve (Clerf) (E2). 7. Quartzite de Berlé (q). 8. Schistes de Wiltz (E3). Autres figurés : 9. chevauchements, 10. frontière politique.

Location of the Lellingen (A) and Hosingen (B) fossiliferous sites in the northern Grand-Duchy of Luxembourg. Geological frame after Maquill et al. (1984, Abb. 1). Towns: c, Clervaux, s, Stolzenbourg (Stolzemburg), w, Wiltz. 'Siegenien': 1. Phyllites and 'quartzophyllades' (Sg1). 2. Sandstones and sandy schists (Sg2). 3. Coarse-grained sandy schists (Sg3). Emsian: 4. Stolzemburg schists (E1a). 5. Schüttburg 'quartzophyllades' (E1b). 6. Clerf variegated beds (E2). 7. Berlé quartzite (q). 8. Wiltz schists (E3). other symbols: 9. Overthrusts, 10. Political boundary.

trouve dans un nodule de schiste argileux, dans lequel sont préservés également un fragment de Phacopidé (Trilobite) et une empreinte de Bivalve (ESQ 137, figure 2B). La seconde pièce est conservée dans le même type de sédiment et comporte des empreintes de Brachiopodes et de Bivalves (BQ 117, figure 2A).

Le spécimen ESQ 137 provient du Bois « Woschend » au nord-est du village de Lellingen, près de Wilwerwiltz. Il a été récolté le long du talus d'un chemin forestier (figure 1) dans un schiste dur, gris-bleu foncé, truffé de restes d'Invertébrés. Il s'agit des Schistes (Grauwacke) de Wiltz, datés de l'Emsien supérieur [Schiefer von Wiltz (E3), obere Ems, in Maquil et al., 1984].

Les Schistes de Wiltz, entre la frontière belge à l'ouest et la frontière allemande à l'est, ont livré plusieurs sites fossilifères dont les listes fauniques sont détaillées par Asselbergs (1912) et Bordet (1939, p. 29-30). De nombreux Invertébrés y ont été récoltés : Cnidaires (« coraux »), Crinoïdes, Brachiopodes, Trilobites, Bivalves, Gastéropodes, Nautiloïdes (Orthocères). Les Brachiopodes sont particulièrement abondants et représentés par les genres *Platyorthis*, *Schizophoria*, *Strophodonta*, *Leptostrophia* (*Leptostraphilla*), « *Schellwienella* », *Chonetes* (*Chonetes*), *Chonetes* (*Plebejochonetes*), *Loreleiella*, *Oligoptycherynchus*, « *Uncinulus* », *Arduspirifer*, *Brachyspirifer*, *Euryspirifer*, *Subcuspida* et *Athyris* [Asselbergs (1912) ; nomenclature actualisée]. Le genre *Arduspirifer* est représenté par *A. Arduennensis arduennensis*, taxon caractéristique de la formation (Grauwacke) de Hierges (*sensu* Godefroid et Stainier *in* Godefroid et al., 1994), Emsien supérieur du bord sud du synclinorium de

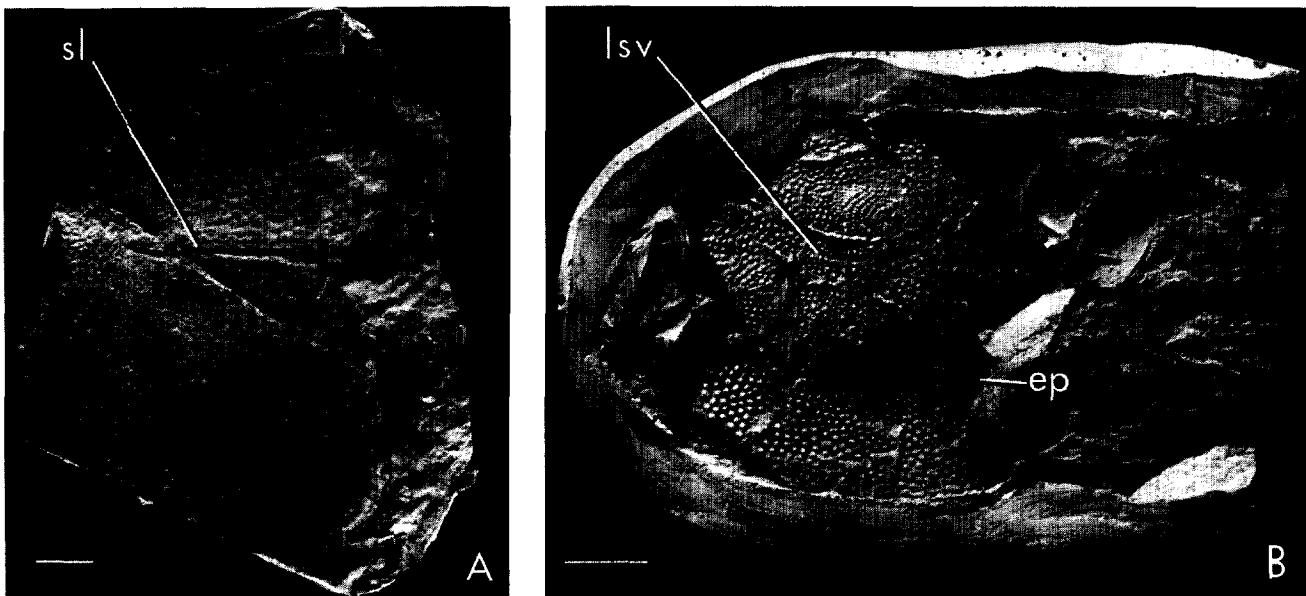


Figure 2. Vues externes des moules en élastomère des spécimens BQ 117 et ESQ 137. A. Brachythoraci gen. et sp. indet., plaque dorsolatérale antérieure gauche (BQ 117). B. Eubrachythoraci basal gen. et sp. indet., plaque ventrolatérale antérieure gauche (ESQ 137). Abréviations : ep- émargination pectorale ; lsv- ligne sensorielle ventrale ; sl- sillons sensoriel principal. Echelles métriques : 1 cm.

Elastomere casts in external views of the Grand-Duchy specimens BQ 117 and ESQ 137. A. Brachythoraci gen. et sp. indet., left anterior dorsolateral plate (BQ 117); B. Basal Eubrachythoraci gen. and sp. indet., left anterior ventrolateral plate (ESQ 137). Abbreviations: ep- pectoral incision; lsv- ventral sensory line; sl- main sensory line. Scale bars: 1 cm.

Dinant (Allochtone ardennais) en Belgique (biozones de Conodontes à *Polygnathus laticostatus* et à *P. serotinus* : Bultynck in Godefroid et al., 1994).

Les Brachiopodes du gisement de Lellingen, accompagnant ESQ 137, sont les suivants : *Loreleiella dilatata* (Roemer, 1844) ; Chonétidé indéf. ; « *Leptaena gr. rhomboidalis* (Wilckens, 1769) » ; *Arduspirifer arduennensis arduennensis* (Schnur, 1853) ; *Paraspirifer sandbergeri* Solle, 1971 ssp. indet. ; *Brachyspirifer carinatus* cf. *rhenanus* Solle, 1971 ; *Alatiformia* sp. indet. ; *Subcuspiddella* sp. indet. Il y a également quelques Bivalves. *Arduspirifer arduennensis arduennensis*, *Paraspirifer sandbergeri* ssp. indet. et *Brachyspirifer carinatus* cf. *rhenanus* confirment un âge Emsien supérieur, soit entre -395 et -391, ou -388 et -385 Ma suivant les données radiochronologiques récentes (Fordham, 1992 ; Odin, 1994 ; Gradstein et Ogg, 1996).

Le spécimen BQ 117 provient de Hosingen, au nord-est de Lellingen, non loin de la frontière allemande (rivière Our). L'ancienne étiquette qui l'accompagne signale « Coblenzien, Quartzite de Berlé ». Cependant, lithologiquement, il s'agit d'une roche à grain plus fin, très probablement des Schistes de Wiltz, sus-jacents au Quartzite de Berlé (A. Faber, comm. pers. à D.D.), à moins qu'il ne s'agisse des schistes intercalés à la base du quartzite (Maquil et al., 1984). Sur le terrain, quartzite de Berlé et schistes de Wiltz ne sont séparés que de quelques mètres (cf. Maquil et al., 1984) et le collecteur de l'époque pourra avoir confondu les deux. Les deux sites, Lellingen et Hosingen, peuvent donc être considérés comme presque synchrones (à l'échelle stratigraphique concernée). Ils sont situés à la bordure sud du Synclinorium de Neufchâteau-Eifel, dans l'Est du Grand-Duché (figure 1).

3. Systématique

Placodermi Mc Coy, 1848 – Arthrodira Woodward, 1891 – Brachytoraci Gross, 1932 – Eubrachytoraci Miles, 1971 emend. [Eubrachytoracei] – Eubrachytoraci basal gen. et sp. indet. (figure 2B)

Cette plaque (ESQ 137), fragmentaire et ornementée de tubercles étoilés, dont la taille augmente du centre de la plaque vers sa périphérie, appartient au plastron ventral de la cuirasse thoracique d'un Brachytoraci. C'est une plaque ventrolatérale antérieure gauche, dont aucun bord naturel n'est préservé. Cependant, la présence du sillon sensoriel ventral, dont le tracé en V ouvert est caractéristique, permet de l'identifier. Les courbures, qui s'observent facilement sur un moulage, ont aussi servi à l'identification du spécimen et au repérage de la région de l'émargination pectorale (ep, figure 2B). Chez les Brachytoraci, cette plaque est en contact antérieur et antérolatéral respectivement avec les plaques intérolatérale et spinale, médialement avec les plaques médiennes ventrales antérieure et postérieure. Postérieurement, un recouvrement caractéristique s'établit avec la plaque ventrolatérale postérieure (figure 3).

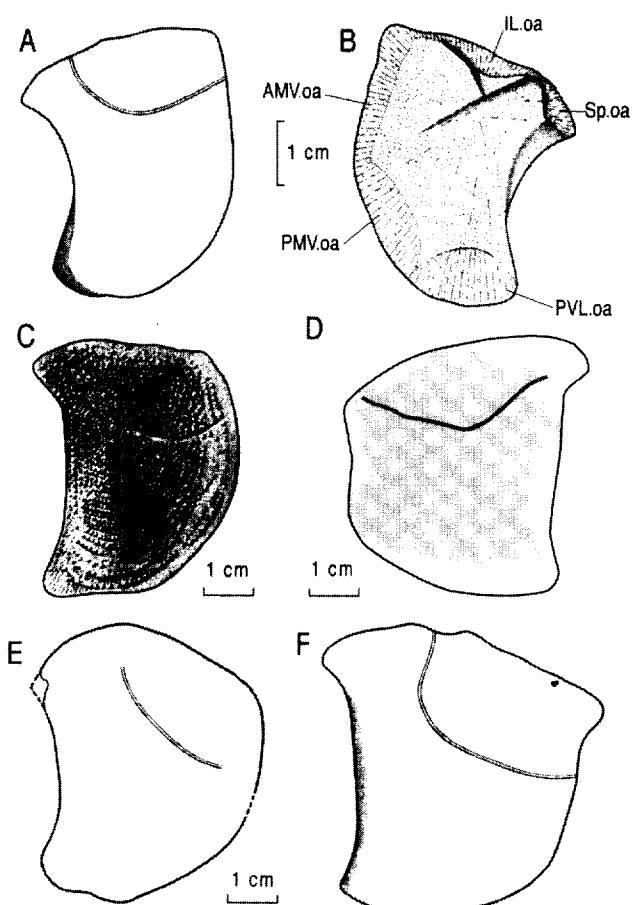


Figure 3. Diverses plaques ventrolatérales antérieures (AVL) d'Eubrachytoraci (A–C, E, F d'après Miles, 1966, figure 15). A, B, *Coccosteus cuspidatus* de l'Eifélien d'Écosse. C. *Dickosteus threiplandi* de l'Eifélien d'Écosse. D. Eubrachytoraci basal indet. de l'Emsien de Lellingen, G.-D. de Luxembourg. E. *Plourdosteus mironovi* du Frasnien de la Plate-forme russe. F. *Plourdosteus canadensis* du Frasnien du Canada (Québec, formation d'Escuminac) [A, C, E, F : AVL droites en vue externe (ventrale); B : AVL droite en vue interne (viscérale); D : AVL gauche en vue externe (ventrale)]. AMV.oa, surface de recouvrement de la plaque médiane ventrale antérieure; IL.oa, surface de recouvrement de la plaque intérolatérale; PMV.oa, surface de recouvrement de la plaque médiane ventrale postérieure; PVL.oa, surface de recouvrement de la plaque ventrolatérale postérieure; Sp.oa, surface de recouvrement de la plaque spinale.

Various anterior ventrolateral (AVL) plates of Eubrachytoraci (A–C, E, F after Miles, 1966, figure 15). A, B. *Coccosteus cuspidatus*, Eifelian, Scotland. C. *Dickosteus threiplandi*, Eifelian, Scotland. D. Basal Eubrachytoraci indet., Emsian, Lellingen, G.-D. of Luxembourg; E. *Plourdosteus mironovi*, Frasnian, Russian platform. F. *Plourdosteus canadensis*, Frasnian, Canada (Quebec, Escuminac Formation) (A, C, E, F: right AVL in outer [ventral] view; B: right AVL in inner [visceral] view; D: left AVL in outer [ventral] view). AMV.oa, overlap area for the anterior median ventral plate; IL.oa, overlap area for the interolateral plate; PMV.oa, overlap area for the posterior median ventral plate; PVL.oa, overlap area for the posterior ventrolateral plate; Sp.oa, overlap area for the spinal plate.

Le problème d'attribution de cette plaque à l'un des taxons de rang supraspécifique de Brachytoraci est posé par l'âge emsien des niveaux de Lellingen. En effet, si elle

peut sans conteste être rapportée à un Arthrodire Eubrachytoraci basal, l'âge tendrait à l'attribuer à un Migmatocephala (*sensu* Lelièvre, 1995), même si l'attribution de cette plaque n'est pas dépendante de son âge. Les Migmatocephala sont le seul groupe monophylétique de Brachytoraci qui soit connu au Dévonien inférieur et dont certains membres sont caractérisés par la perte des plaques ventrolatérale postérieure et médiane ventrale postérieure. Cependant, la présence de la ligne sensorielle ventrale n'est pas constante chez les Brachytoraci basaux. Elle n'est actuellement pas signalée chez les Migmatocephala, alors qu'elle existe chez *Maideria falipoui* (Lelièvre, 1995) et chez les Buchanosteidæ. Mais en tous les cas, lorsque cette ligne sensorielle est présente, elle est réduite à un court sillon profond. Cette disposition n'est pas celle du spécimen de Lellingen, sur lequel le tracé du sillon le rapprocherait plutôt du schéma qui existe chez les Coccosteidae (Eubrachytoraci). Par ailleurs, on observe aussi une tendance à la réduction de la longueur du plastron ventral de la cuirasse thoracique par le raccourcissement de la plaque ventrolatérale antérieure chez les Migmatocephala. On ne peut pas savoir si cette disposition est celle de ESQ 137. En effet, la surface interne postérieure de cette plaque n'est pas exposée et on ne peut constater si la surface de recouvrement avec la plaque postérieure est présente ou non.

À l'Eifélien (Dévonien moyen), d'autres formes de Brachytoraci, les Coccosteidae ou les Eubrachytoraci basaux, se sont développées ; le plastron ventral de leur cuirasse thoracique ne présente pas de perte de plaque par rapport au plan d'organisation initial des Arthrodires. Or, d'après la figure 3, le contour général de notre spécimen s'accorde assez bien avec celui des plaques connues chez les Coccosteidae (figure 4).

Dans l'état actuel de préservation du spécimen de Lellingen et en l'absence d'autres éléments qui révéleraient la présence d'Arthrodires dans ce gisement, on ne peut pousser la détermination du spécimen plus loin. Il s'agit donc d'un Eubrachytoraci basal gen. et sp. indet.

Brachytoraci gen. et sp. indet. (figure 2A)

Le spécimen BQ 117 (figure 2A) est une plaque dorso-latérale antérieure gauche tuberculée d'un Arthrodire Brachytoraci, conservée en empreinte. Elle n'est que partiellement préservée, puisque la région articulaire manque, ainsi que les surfaces de recouvrement dorsale et ventrale, respectivement pour les plaques médiane dorsale et latérale antérieure. Il semble, cependant, que le bord postéro-inférieur soit conservé. L'ornementation est composée de tubercles groupés de façon compacte ; leur taille est supérieure à celle des tubercles de la plaque ESQ 137. Bien que différente de la précédente par ses plus grandes dimensions et par son ornementation, la plaque BQ 117 n'offre pas de critères d'attribution à un taxon autre que celui d'ESQ 137.

En effet, les plaques thoraciques dorsolatérales antérieures de Brachytoraci ne portent que peu de caractères diagnostiques. Chez les Eubrachytoraci basaux, les sillons sensoriels sont au nombre de trois, alors qu'il n'y a

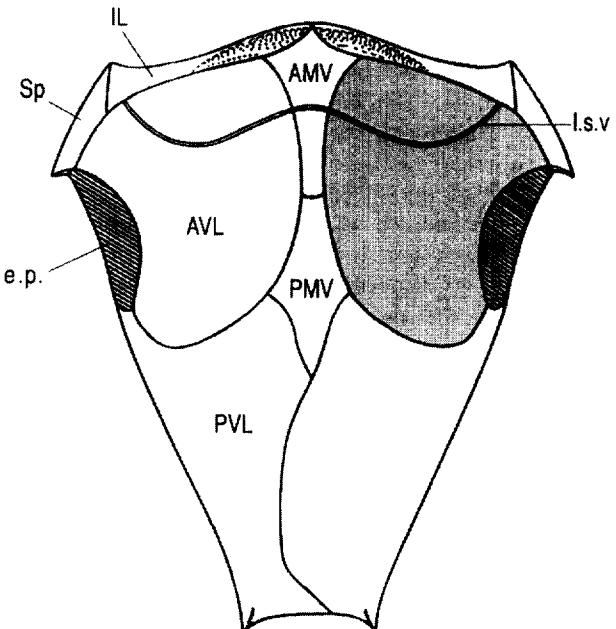


Figure 4. Vue ventrale de la cuirasse thoracique de *Coccosteus cuspidatus* d'après Miles (1966, figure 19A). La position du spécimen de Lellingen (ESQ 137) est remplacée et indiquée en gris. AMV, plaque médiane ventrale antérieure ; AVL, plaque ventrolatérale antérieure ; e.p., émargination pectorale ; IL, plaque interolatérale ; I.s.v, ligne sensorielle ventrale ; PMV, plaque médiane ventrale postérieure ; PVL, plaque ventrolatérale postérieure ; Sp, plaque spinale.

Ventral view of the trunk carapace of *Coccosteus cuspidatus* after Miles (1966, figure 19A). The Lellingen homologous plate (ESQ 137) is indicated in grey. AMV, anterior median ventral plate; AVL, anterior ventrolateral plate; e.p., pectoral emargination; IL, interolateral plate; I.s.v, ventral sensory line; PMV, posterior median ventral plate; PVL, posterior ventrolateral plate; Sp, spinal plate.

qu'un seul sillon, au trajet subhorizontal, chez le groupe-frère des Eubrachytoraci : les Arthrodires Pachystomorphes (*sensu* Carr 1991, figure 19). Cependant, le schéma général à trois sillons sensoriels chez les formes basales d'Eubrachytoraci supporte quelques exceptions. Par contre, chez les Migmatocephala, la plaque dorsolatérale antérieure ne comporte qu'un sillon sensoriel dont le trajet occupe la même position que celui de BQ 117. Mais, prenant en compte l'absence de critères dérivés partagés, tant avec les Migmatocephala qu'avec les Eubrachytoraci basaux, nous laissons cette plaque du thorax d'un Placoderme Arthrodire en nomenclature ouverte.

4. Revue taxonomique de quelques Placodermes du Dévonien de l'Allochtone ardennais (Nord de la France, Sud de la Belgique, Grand-Duché de Luxembourg)

Plusieurs ordres de Placodermes sont diversement représentés dans le Dévonien de l'Allochtone ardennais. Ils

sont connus depuis le siècle dernier. Une revue de détail des faunes de Vertébrés inférieurs du Paléozoïque a été proposée récemment par Blieck et Lelièvre (1995), Cloutier et Candelier (1995), Derycke et al. (1995). Nous ne donnons ici que les éléments principaux qui concernent les Placodermes. Au sein des Arthrodires Phlyctaeniina, quelques restes de Phlyctaenidae, non déterminables au niveau générique, ont été signalés par Lerche (1948) dans le Dévonien inférieur (Praguien) de Wihéries en Belgique. Par contre, les Actinolepididae sont connus par divers restes (Blieck et Goujet, 1991 ; Goujet et Blieck, 1979), desquels émerge *Bollandaspis woschmidti*, un spécimen découvert dans une carotte du sondage de Bolland (Province de Liège). Ce spécimen est daté du Praguien supérieur ou de l'Emsien inférieur, et son état de conservation en fait un des Placodermes les plus complets découverts à ce jour (Schmidt, 1976). Comme on le constate, les Migmatocéphala (Brachythoraci) sont inconnus pour l'instant dans le Dévonien inférieur de ces régions.

Au Dévonien moyen, alors que les Brachythoraci Coccostéides sont connus dans la plupart des célèbres gisements des Vieux Grès Rouges d'Europe, ils n'ont été signalés que par un spécimen dans une localité de Belgique : le Givétien du sondage de Tournai. Il s'agit du crâne très bien conservé de *Belgiosteus mortelmansi* Lehman (1973). Au Dévonien supérieur (Famennien), la diversité des Placodermes à l'échelle mondiale se réduit ; ce groupe de Vertébrés n'est plus représenté que par quatre taxa de rang supérieur, les Ptyctodontes, les Antiarques, les Phyllolépides et les Arthrodires (Brachythoraci et une famille de Phlyctaenidae, les Groenlandaspidae) (Carr, 1995). La présence des trois derniers taxa est signalée en Belgique, même si leurs restes, conservés dans des niveaux le plus souvent détritiques, sont peu abondants et souvent mal préservés. Pour les Brachythoraci, les découvertes ont été faites dans la Formation d'Esneux à Esneux (Lelièvre, 1982) et dans le Macigno d'Ouffet où ils voisinent avec les restes de l'Antiarche *Bothriolepis lohesti* (Leriche, 1931). *Bothriolepis* présente une répartition géographique mondiale (Long, 1984 ; G.C. Young, 1990). Il est connu au Givétien-Frasnien (Dévonien moyen – supérieur), principalement sur les blocs continentaux laureuropéen et asiatique ainsi qu'en Australie–Antarctique (Gondwana Est), jusqu'au Famennien où sa répartition est encore plus vaste, puisqu'elle englobe une part plus importante du Gondwana (Amérique du Sud, Afrique du Sud et Australie) (Denison, 1978 ; Young, 1993).

5. Commentaires

Pour en revenir au Dévonien inférieur, les plaques osseuses de Lellingen et Hosingen constituent la première découverte confirmée de Vertébrés dans le Dévonien du Grand-Duché. La pièce mentionnée mais non figurée par Asselbergs (1913) et Lucius (1950) dans l'Emsien inférieur n'a pas été confirmée. Les plaques de l'Emsien supérieur

de Lellingen et Hosingen sont donc, à l'heure actuelle, les plus anciennes découvertes de Vertébrés dans le Grand-Duché.

La formation de Wiltz, qui a livré ces plaques, s'étend à l'ouest en Belgique et à l'est en Allemagne. En Belgique, la formation de Wiltz occupe la partie centrale du Synclinorium de Neufchâteau-Eifel, entre la frontière du Grand-Duché et plus ou moins 8 à 10 km à l'est de Neufchâteau. Plus à l'ouest, elle disparaît, par suite du rétrécissement et de la terminaison du synclinorium (Asselberghs, 1946, p. 259, 444 et pl. 10). En Allemagne, les Schistes de Wiltz se retrouvent en bordure de synclinoria calcaires méridionaux de l'Eifel (Happel et Reuling, 1937, pp. 12–13 ; Struve, 1961, tableau 1 ; Mittmeyer, 1982, chart 2).

Leriche (1906, p. 39) cite, sans la figurer et sans indiquer la collection de dépôt, « une plaque ventro-latérale antérieure de Coccostéidé, probablement de *Phlyctaenaspis* » dans les Schistes de Wiltz. Cette mention pose plusieurs problèmes : 1^o) *Phlyctaenaspis* est en fait synonyme de *Phlyctaenius* (Denison, 1978 ; V.T. Young, 1983) ; 2^o) *Phlyctaenius* n'est plus classé avec les Coccostéidae (*ibid.*) ; et 3^o) ceux-ci sont habituellement d'âge Dévonien moyen et supérieur, mais pas Dévonien inférieur (Denison, 1978 ; Carr, 1995). La détermination de Lerche est donc à prendre avec précaution et la remarque faite en introduction à propos du « *Coccosteus* » des Quartzophyllades de Schutzbourg est ici aussi valable : l'attribution d'une plaque osseuse isolée à un Coccostéidae doit être mise en doute. De plus, Lerche (1906) ne précise pas le site d'origine de la plaque ; il parle des Schistes de Wiltz du Luxembourg, sans même dire s'il s'agit du Luxembourg belge ou du Grand-Duché. Cette mention n'a, à notre connaissance, jamais été confirmée. En Allemagne, des restes d'un Placoderme ont été récoltés dans la formation de Wiltz, près de Daleiden, à une dizaine de kilomètres à l'est de Clervaux (figure 1) et attribués à *Phlyctaenaspis?* sp. (Gross, 1937, p. 22–23, figure 12Q, Pl. 2 : 10 ; Lippert, 1939, p. 38). Il s'agit en fait de la partie antérieure du moule interne de la face inférieure du toit crânien en vue dorsale d'un Arthrodire Actinolepina? (Actinolepina Miles *sensu* Denison, 1978, p. 46). D'autres restes de Vertébrés (Hétérostracés, Placodermes, Sarcoptérygiens) ont été récoltés dans cette région, à l'est de la frontière germano-luxembourgeoise (Gross, 1937 ; Lippert, 1939), mais dans des niveaux stratigraphiques différents, notamment dans les Couches de la Clerve (Klerfer Schichten) et dans l'équivalent des Quartzophyllades de Schutzbourg (Quartzophylladen von Schüttburg) (figure 1).

D'une façon générale, les restes de Placodermes sont rares au niveau mondial, comme le sont ceux des Vertébrés inférieurs dans leur ensemble (à l'exception de quelques gisements connus pour la diversité de l'assemblage fossile qu'on y récolte, notamment dans le Frasnien : Carr, 1995). Les découvertes de Lellingen et Hosingen sont donc un jalon significatif pour les Placodermes. Néanmoins, la relative rareté de ce taxon, même s'il constitue

avec les Sarcopterygiens le groupe dominant au Dévonien (« l'âge des poissons »), ne lui confère en général qu'une faible valeur comme outil biostratigraphique. Le synchronisme des assemblages est difficile à établir, même si quelques essais ont été avancés au niveau global (G.C. Young, 1974 ; Lelièvre et Goujet, 1986) ou au niveau régional (le Gondwana-Est par exemple : G.C. Young, 1988).

La cause majeure de l'incertitude de l'âge de nombreux assemblages de Vertébrés inférieurs aquatiques du Paléozoïque est l'absence ou la pauvreté du cortège co-occurrent d'Invertébrés à valeur stratigraphique. A Lellingen et à Hosingen, par contre, l'assemblage de Brachiopodes récolté permet de dater avec précision les Placodermes (Emsien supérieur). Cette association permet aussi de renforcer l'hypothèse d'un milieu marin pour ces Vertébrés. Sans entrer dans le détail, on rappellera que des Placodermes ont été à l'origine de l'hypothèse dulçaquicole pour le milieu de dépôt des Vieux Grès Rouges (VGR) du Dévonien d'Écosse et, par extension, du Dévonien mondial (Goujet *in Blieck*, 1985). Cette hypothèse a cependant été dénoncée comme trop exclusive et celle d'un milieu marin est désormais plausible pour plusieurs séries de type VGR ou, au moins, pour les niveaux à Vertébrés de ces séries (Goujet, 1984 ; Blieck, 1985 ; Blieck et Janvier, 1991). Le caractère marin de nombreux gisements classiques à Vertébrés du Silurien-Dévonien a d'ailleurs été confirmé par le biais de la géochimie (Schmitz et al., 1991) et de la micropaléontologie (Marshall et al., 1996).

Remerciements. Nous remercions J. Dercourt, D. Goujet et P. Taquet pour leurs remarques et critiques constructives sur le texte.

7. Références

- Asselbergs [sic] E. 1912. Contribution à l'étude du Dévonien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg, *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 39 (1), Mém., M25–M112, pl. II–III
- Asselbergs [sic] E. 1913. Le Dévonien inférieur du bassin de l'Eifel et de l'anticlinal de Givonne dans la région sud-est de l'Ardenne belge. En appendice : aperçu général sur le Bassin de l'Eifel entre la Meuse et la Kyll, *Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain*, I, 1–175, pl. I–III
- Asselberghs E. 1946. L'Eodévonien de l'Ardenne et des régions voisines, *Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain*, 14, 1–598, pl. I–X
- Blieck A. 1985. Paléoenvironnements des Hétérostracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens, *in* : Fischer J.-C. (éd.), *Journées d'étude sur les indicateurs paléobiologiques de milieux*, *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 4e sér., 7, section C, 2, 143–155
- Blieck A. et Goujet D. 1991. Les Vertébrés du Dévonien inférieur d'Arville et de Nonceveux (Belgique), *Ann. Soc. Géol. Nord*, 2^e série, 1 (2), 67–78
- Blieck A. et Janvier P. 1991. Silurian vertebrates, *in* : Bassett M.G., Lane P.D. et Edwards D. (éds), *The Murchison Symposium* (Proc. Intern. Conf. Silurian System, Keele, 1989), *Palaeontology*, Special Paper, 44, 345–389
- Blieck A. et Lelièvre H. 1995. Palaeozoic vertebrates of northern France and Belgium. Part I : Heterostaci, Osteostaci, Thelodonti, Placodermi (Devonian), *in* : Lelièvre H., Wenz S., Blieck A. et Cloutier R. (éds), *Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs* (VIII^{ème} Congrès International, Paris, 4–9 septembre 1995), *Geobios*, Mém. Spéc., 19, 311–317
- Bordet P. 1939. Note sur la faune de la Grauwacke de Wiltz (Emsien supérieur) dans le Grand Duché de Luxembourg, *Mém. Soc. Sci. Nancy*, 5–43
- Carr R.K. 1991. Reanalysis of *Heintzichthys gouldii* (Newberry), an aspinothoracid arthrodire (Placodermi) from the Famennian of northern Ohio, with a review of brachythoracid systematics, *Zool. J. Linn. Soc. London*, 103, 349–390
- Carr R.K. 1995. Placoderm diversity and evolution, *in* : Arsenault M., Lelièvre H. et Janvier P. (éds), *Studies on Early Vertebrates* (VIth Intern. Symp., Miguasha Parc, Québec, 1991), *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4^{ème} série, 17, C (1–4), 85–125
- Cloutier R. et Candilier A.-M. 1995. Palaeozoic vertebrates of northern France and Belgium. Part III: Sarcopterygii (Devonian-Carboniferous), *in* : Lelièvre H., Wenz S., Blieck A. et Cloutier R. (éds), *Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs* (VIII^{ème} Congrès International, Paris, 4–9 Sept. 1995), *Geobios*, Mém. Spéc., 19, 335–341
- Delsate D. 1997. Un Arthrodire Brachythoraci (Placoderm) du Dévonien inférieur (Emsien) de Lellingen (Grand-Duché de Luxembourg). Note préliminaire, *in* : Maubeuge P.L. et Delsate D. (éds), *Notes paléontologiques et biostratigraphiques sur le Grand-Duché de Luxembourg et les régions voisines*, *Trav. Scient. Mus. nation. Hist. nat. Luxembourg*, 27, 1–15
- Denison R. 1978. Placodermi, *in* : Schultze H.-P. (éd.), *Handbook of Paleichthyology*, vol. 2, 128 p., 94 fig., G. Fischer Verlag, Stuttgart et New York

- Derycke C., Cloutier R. et Candilier A.-M. 1995. Palaeozoic vertebrates of northern France and Belgium. Part II: Chondrichthyes, Acanthodii, Actinopterygii (uppermost Silurian to Carboniferous), in : Lelièvre H., Wenz S., Blieck A. et Cloutier R. (éds), *Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs* (VIII^e Congrès International, Paris, 4–9 septembre 1995), *Geobios*, Mém. Spéc. 19, 343–350
- Fordham B.G. 1992. Chronometric calibration of Mid-Ordovician to Tournaisian conodont zones: a compilation from recent graphic-correlation and isotope studies, *Geol. Mag.*, 129 (6), 709–721
- Godefroid J., Blieck A., Bultynck P., Dejonghe L., Gerrienne P., Hance L., Meilliez F., Stainier P. et Steemans P. 1994. Les formations du Dévonien inférieur du massif de la Vesdre, de la fenêtre de Theux et du synclinorium de Dinant (Belgique, France), *Mém. Explic. Cartes Géol. Min. Belg.*, 38, 144 p., 80 fig., Bruxelles
- Goujet D. 1984. Les Poissons Placoderms du Spitsberg : Arthrodiros Dolichothonaci de la formation de Wood Bay (Dévonien inférieur), *Cahiers de Paléontologie (Vertébrés)*, CNRS éd., Paris, 284 p., 114 fig., 30 pl.
- Goujet D. et Blieck A. 1979. Les Vertébrés de l'Assise des Schistes et Grès de Pernes (Dévonien du Nord de la France), *Ann. Soc. Géol. Nord*, 98 (4), 263–278
- Gradstein F.M. et Ogg J. 1996. A Phanerozoic time scale, *Episodes*, 19 (1–2), 3–5, + insert chart
- Gross W. 1937. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Teil II, *Abh. Preuß. Geol. Landesanst.*, Berlin, N.F., 176, 83 p., 29 fig., 10 pl.
- Happel L. et Reuling H. T. 1937. Die Geologie der Prümmer Mulde, Erläuterung zu einer geol. Karte 1 : 25000 (Senckenberg-Buch 5), *Abh. senck. naturf. Ges.*, 438, 1–94, Pl. 1–10, Karte 1–4
- Lehman J.-P. 1973. Un nouveau Coccostéomorphe, *Belgiosteus mortelmansi*, *Ann. Paléont. (Vert.)*, 59 (1), 1–14
- Lelièvre H. 1982. *Ardennosteus ubaghisi* n. g., n. sp., Brachythoraci primitif (Vertébré, Placoderme) du Famennien d'Esneux (Belgique), *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 105 (1), 1–7
- Lelièvre H. 1995. Description of *Maideria falipoui* n. g., n. sp., a long snouted brachythoracid (Vertebrata, Placodermi, Arthrodira) from the Givetian of Maider (South Morocco), with a phylogenetic analysis of primitive brachythoracids, in : Arsenault M., Lelièvre H. et Janvier P. (éds), *Studies on Early Vertebrates* (VIth Intern. Symp., Miguasha Parc, Québec, 1991), *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 17, C (1–4), 163–207
- Lelièvre H. et Goujet D. 1986. Biostratigraphic significance of some uppermost Devonian placoderms, in : Bless M.J.M. et Strel M. (éds), *Late Devonian events around the Old Red Continent* (Aachen, 1986), *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 109 (1), 55–59
- Leriche M. 1906. Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines, *Mém. Soc. Géol. Nord*, 5, 430 p., 79 fig., 2 + 17 pl., Lille
- Leriche M. 1931. Les poissons famenniens de la Belgique. Les faciès du Famennien dans la région gallo-belge. Les relations entre les formations marines et les formations continentales du Dévonien supérieur sur la bordure méridionale du Continent Nord-Atlantique, *Acad. Roy. Belg., Cl. Sci., Mém.*, 2^e sér., 10 (5), 72 p., 7 fig., 8 pl., Bruxelles
- Leriche M. 1948. Sur la faune du Grès de Wihéries (Dévonien inférieur), *Bull. Soc. Belge Géol., Paléont. Hydrol.*, 56 (3) [1947], 280–298
- Lippert H.J. 1939. Geologie der Daleider Mulden-Gruppe, *Abh. senck. Naturf. Ges.*, Frankfurt a.M., 445, 66 p., 11 fig., 4 pl.
- Long J.A. 1984. A plethora of placoderms: the first vertebrates with jaws? in : Archer M. et Clayton G. (éds), *Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australia*, Hesperian Press, Perth, 185–210
- Lucius M. 1950. Paläontologischer Charakter der verschiedenen Stufen des Unterdevons des Cœslings, in : *Geologie Luxemburgs. Das Cœsling, Publ. Serv. Géol. Luxembourg / Veröffentl. Luxemb. Geol. Dienst*, Bd. VI, 54–62
- Maquil R., Mosar J. et Thein J. 1984. Unterdevon-Stratigraphie und variskischer Gebirgsbau im Eisleck / Nord-Luxemburg (Exkursion D am 26. und 27. April 1984), in : *Geologische Exkursionen in der weiteren Umgebung von Echternach, Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, N.F. 66, 57–75
- Marshall J.E.A., Rogers D.A. et Whiteley M.J. 1996. Devonian marine incursions into the Orcadian Basin, Scotland, *J. Geol. Soc. London*, 153, 451–466
- Miles R.S. 1966. *Protitanichthys* and some other coccosteomorph arthrodiros from the Devonian of North America, *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, 10 (3), 5–49
- Miles R.S. et Westoll T.S. 1968. The Placoderm fish *Coccosteus cuspidatus* Miller ex Ag., from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. 1: Descriptive Morphology, *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 67, 374–476
- Mittmeyer H.-G. 1982. Rhenish Lower Devonian biostratigraphy, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 55, 257–269
- Obrucheva O.P. 1962. Pantsirnye ryby devona SSSR (Kokkosteidy i dinikhtiidy) [Armoured fish from the Devonian of the USSR (Coccosteidi and Dinichthyidi)], *Izdatelstvo Moskovskogo Universiteta*, 1–189, fig. 1–42, pl. I–XIV [in Russian]
- Odin G.S. 1994. Geological time scale (1994), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 318, série II, 59–71
- Schmidt Wo. 1976. Der Rest eines actinolepididen Placodermen (Pisces) aus der Bohrung Bolland (Emsium, Belgien), *Mém. Explic. Cartes Géol. Min. Belg.*, 14, 23 p., Bruxelles
- Schmitz B., Åberg G., Werdelin L., Forey P. et Bendix-Almgreen S.E. 1991. ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr, Na, F, Sr, and La in skeletal fish debris as a measure of the paleosalinity of fossil-fish habitats, *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 103 (6), 786–794
- Struve W. 1961. Zur Stratigraphie der südlichen Eifeler Kalkmulden (Devon : Emsium, Eifelium, Givetium), *Senck. Jeth.*, 42 (3/4), 291–345, pl. 1–3
- Young G.C. 1974. Stratigraphic occurrences of some placoderm fishes in the Middle and Late Devonian, *Newsl. Stratigr.*, 3 (4), 243–261
- Young G.C. 1988. Antiarchs (placoderm fishes) from the Devonian Aztec Siltstone, southern Victoria Land, Antarctica, *Palaeontographica A*, 202 (1–4), 1–125
- Young G.C. 1990. Devonian vertebrate distribution patterns and cladistic analysis of palaeogeographic hypotheses, in : McKerrow W.S. et Scotese C.R. (éds), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography* (Symp. Oxford, 1988), *Geol. Soc. London, Mem.* 12, 243–255
- Young G.C. 1993. Middle Palaeozoic macrovertebrate biostratigraphy of eastern Gondwana, in : Long J.A. (éd.), *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*, Belhaven Press, London, 9, 208–251
- Young V.T. 1983. Taxonomy of the arthrodire *Phlyctaenius* from the Lower or Middle Devonian of Campbellton, New Brunswick, Canada, *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, 37 (1), 1–35