

MINISTERE DES AFFAIRES ECONOMIQUES



MINISTERIE VAN ECONOMISCHE ZAKEN

ADMINISTRATION DES MINES
ADMINISTRATIE VAN HET MIJNWEZEN



ELASMOBRANCHES ET STRATIGRAPHIE

par

Jacques Herman et Hilde Van Waes

Editeurs

1995



MINISTERE DES AFFAIRES ECONOMIQUES - MINISTERIE VAN ECONOMISCHE ZAKEN
ADMINISTRATION DES MINES - ADMINISTRATIE VAN HET MIJNWEZEN
SERVICE GEOLOGIQUE DE BELGIQUE - BELGISCHE GEOLOGISCHE DIENST
PROFESSIONAL PAPER 1995/3 , N.278, VIII + 283 p., 48 fig., 74 pl.

ELASMOBRANCHES ET STRATIGRAPHIE

par

Jacques HERMAN et Hilde VAN WAES

Editeurs

Couverture: Dorsal fin spine of *Edaphodon* sp. cfr. p. 147

Remarque: La mention 1994 figurant sur la tranche de la couverture rappelle que les articles ci-publiés ont été déposés et collationnés en 1994. La date de publication est celle mentionnée ci-dessous.

Edition
Imprimerie du Ministère des Affaires Economiques
Rue de Mot, 24-26 - 1040 Bruxelles
Avril 1995

Comité éditorial : L. Dejonghe, P. Laga, R. Paepe
Service Géologique de Belgique
Rue Jenner, 13 - 1040 Bruxelles

Uitgeverij
Drukkerij van het Ministerie van Economische Zaken
De Motstraat, 24-26 - 1040 Brussel
April 1995

Commissie van uitgevers : L. Dejonghe, P. Laga, R. Paepe
Belgische Geologische Dienst
Jennerstraat, 13 - 1040 Brussel

SOMMAIRE

Dédicace	
* Editeurs et auteurs	V
Introduction	
* J. Herman	VII
New record of the Early Jurassic myriacanthid holocephalan <i>Myriacanthus paradoxus</i> AGASSIZ, 1836 from Belgium.	
* C.J. Duffin & D. Delsate	1
Chondrichthyens mésozoïques du Grand Duché de Luxembourg.	
* D. Delsate	11
Chondrichthyens du Toarcien inférieur d' Aubange (Lorraine belge).	
* D. Delsate & P. Godefroit	23
Teeth of the fossil shark <i>Annea</i> THIES 1983 (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Toarcian of Belgium.	
* D. Delsate & D. Thies	45
Additions to the Fish Fauna of N.W. Europe.	
3. Three new species of the genus <i>Scyliorhinus</i> from the Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) of the Limburg area (Belgium and The Netherlands) with a reassignment of four additional fossil species to the genus <i>Scyliorhinus</i> sensu stricto.	
* M.C. Halter	65
A fossil Chimaeroid from the Gronsveld Member (Late Maastrichtian, Late Cretaceous) of northeast Belgium.	
* C.J. Duffin & J.P.H. Reynders	111
Batoïdes nouveaux ou peu connus (Neoselachii: Rajiformes, Myliobatiformes) des Phosphates maastrichtiens et paléocènes du Maroc.	
* A. Noubhani & H. Cappetta	157
Contribution à l'étude des Elasmobranches du Thanétien (Paléocène) du Bassin de Paris. 1. Découverte d'une faune d'Elasmobranches dans la partie supérieure des Sables de Bracheux (Thanétien, Paléocène) des régions de Compiègne (Oise) et de Montdidier (Somme).	
* J.P. Baut & B. Genault	185
Additions to the fauna of the Boom Clay Formation of Belgium (Rupelian, Oligocene). Taxonomic adjustments on the Scyliorhinidae and Rajoidei, discovery of a dasyatid species (Pisces, Chondrichthyes) and of a curculionid species (Insecta, Coleoptera).	
* D.C. Hovestadt & Maria Hovestadt-Euler	261
Remerciements des éditeurs	283

Dédicace

Editeurs et auteurs adressent à Messieurs André DELMER et Xavier MISONNE, ex-directeurs du Service Géologique de Belgique et de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, leurs plus chaleureux remerciements pour leur aide constante (obtentions de subsides, accès aux collections, utilisation du MEB, moyens de publications) et leurs encouragements constants prodigués à leurs recherches, tant en paléontologie stratigraphique, évolutive ou paléoécologique qu'en anatomie comparée à fin de systématique zoologique évolutive.

Ceux parmi nous qui ne les connaissent pas personnellement se sont joints à leurs collègues au seul entendement de leur oeuvre, de leur discrétion et de leur humanité. Qu'ils trouvent ici le témoignage de leur estime et de leur gratitude.

Introduction

Pour rappel, **Elasmobranches et Stratigraphie** est la codification d'un projet national qui, initié dès 1986, avait pour but d'affiner la microstratigraphie des terrains mésozoïques et cénozoïques belges sur base des successions faunistiques d'élasmobranches.

Dès 1989, il s'avéra nécessaire d'étendre l'implication chronostratigraphique dudit projet aux terrains paléozoïques supérieurs (Dévonien - Permien) afin de clarifier les relations phylétiques entre les faunes postpaléozoïques et leurs ancêtres, ainsi que leurs implications stratigraphiques et paléogéographiques.

Il fallut également élargir le cadre géographique à l'Europe toute entière et prévoir des extensions à l'Afrique du Nord, à l'Amérique du Nord, au Proche Orient et à l'Asie Centrale, toutes contrées limitrophes.

Enfin, le manque total de données précises concernant l'odontologie des microdents de la plupart des élasmobranches actuels, rendit indispensable la réalisation d'une série de monographies visant à combler cette lacune. Cette série vit le jour dès 1988. La morphologie, la vascularisation et l'histologie dentaires de "tous" les taxons supraspécifiques ont été examinés. En décembre 1993 est paru le septième fascicule de cette première partie qu'une première note additionnelle concernant les Hexanchiformes vient déjà compléter (Bull. I.R.S.N.B. Biologie 64, sous presse).

L'odontologie des batoïdes constituera la deuxième partie de cette série. Ses deux premiers fascicules traitant respectivement de neuf (Biologie 64) et onze (Biologie 65) taxa supraspécifiques des Rajoidei sont sous presse. Les ichthyodorulites des holocéphales feront l'objet de la troisième partie de cette série. Toutefois, la découverte fortuite d'importants restes d'un chimaéroïde dans la partie supérieur du Maastrichtien belge a rendu indispensable une première approche de certains de ceux-ci, réalisée dans le présent ouvrage.

Contrairement aux prévisions initiales (ES 1993, VII), le présent volume regroupe divers travaux traitant de faunes d'élasmobranches d'âge mésozoïque inférieur à oligocène. Un volume additionnel concernant les élasmobranches du Campanien et du Maastrichtien du Nord-Est de la Belgique est prêt et constituera, vu son importance, un volume à lui seul (ES 1995, HALTER & REYNERS).

Deux volumes spéciaux viendront s'ajouter à cette série financée par le Projet National 91/2.6 (échéance 31.12.1994): *Taphonomy of some cenozoic seabeds from the Flemish Region, Belgium*. Prof. Paper 1994/5, N. 272 - M. VERVOENEN, sous-presses) et *Odontological Atlas on the microteeth of the supraspecific taxa of living Selachii*. (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT, in preparation).

J. Herman

18 décembre 1994

New record of the Early Jurassic myriacanthid holocephalan *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ, 1836 from Belgium

by

Christopher J. Duffin (*) and Dominique Delsate (**)

Abstract: A right upper posterior ("palatine") toothplate from the Grès de Florenville (*bucklandi* zone, Lower Sinemurian, Early Jurassic) of Clairefontaine (Belgian Lorraine) is described and identified as *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ, 1836. This, the first record in Belgium, extends the known palaeogeographical range of the species.

Key words: Chondrichthyes, Holocephali, Myriacanthid, Jurassic, Belgium.

Résumé: Le Grès de Florenville (Zone à *bucklandi*, Sinémurien inférieur, Jurassique inférieur) de Clairefontaine (Lorraine belge) a livré une plaque dentaire postéro-supérieure droite ("palatine") de Chimère. Elle est ci-décrite et attribuée à *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ, 1836. Cette espèce est signalée pour la première fois en Belgique. Son extension paléogéographique connue s'en trouve ainsi élargie.

Mots-clefs: Chondrichthyes, Holocephali, Myriacanthid, Jurassique, Belgique.

Kurzfassung: Eine rechtse oberposteriore ("palatine") Zahnplatte von dem Grès de Florenville (*Bucklandi*-Zone, Unteres Sinemurium, Unter-Jurassicum) von Clairefontaine (belgische Lothringen) wird beschrieben und bestimmt als *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ, 1836. Dieser erste Fund in Belgien vergrößert die paläontologische Reichweite dieser Art.

Schlüsselwörter: Chondrichthyes, Holocephali, Myriacanthid, Jurassicum, Belgien.

(*) Dr. C. DUFFIN, 146 Church Hill Road, Sutton, Surrey SM3 8NF, England.

(**) Dr. D. DELSATE, 5 Rue du Quartier, 6792 Battincourt, Belgium.

Introduction

The myriacanthoids are an extinct group of holocephalans ranging from the Late Triassic (Rhaetian) to the Late Jurassic (Tithonian). They are most commonly represented by isolated toothplates, dorsal fin spines and frontal clasper spines, although some articulated specimens are known from the Lower Lias (Sinemurian) of Lyme Regis, Dorset, England (WOODWARD, 1891), Osteno in Lombardy, Italy (DUFFIN, 1992; DUFFIN & PATTERSON, in press), the Posidonienschiefer (Toarcian) of Holzmaden, Germany (FRAAS, 1910; DUFFIN, 1983), and the Plattenkalk of Solnhofen, Germany (ZITTEL, 1887). Holocephalan specimens are relatively rare components of most Jurassic vertebrate faunas, and the geographical and stratigraphical ranges of most taxa seem to be very limited. This is almost certainly due to the scarcity of material.

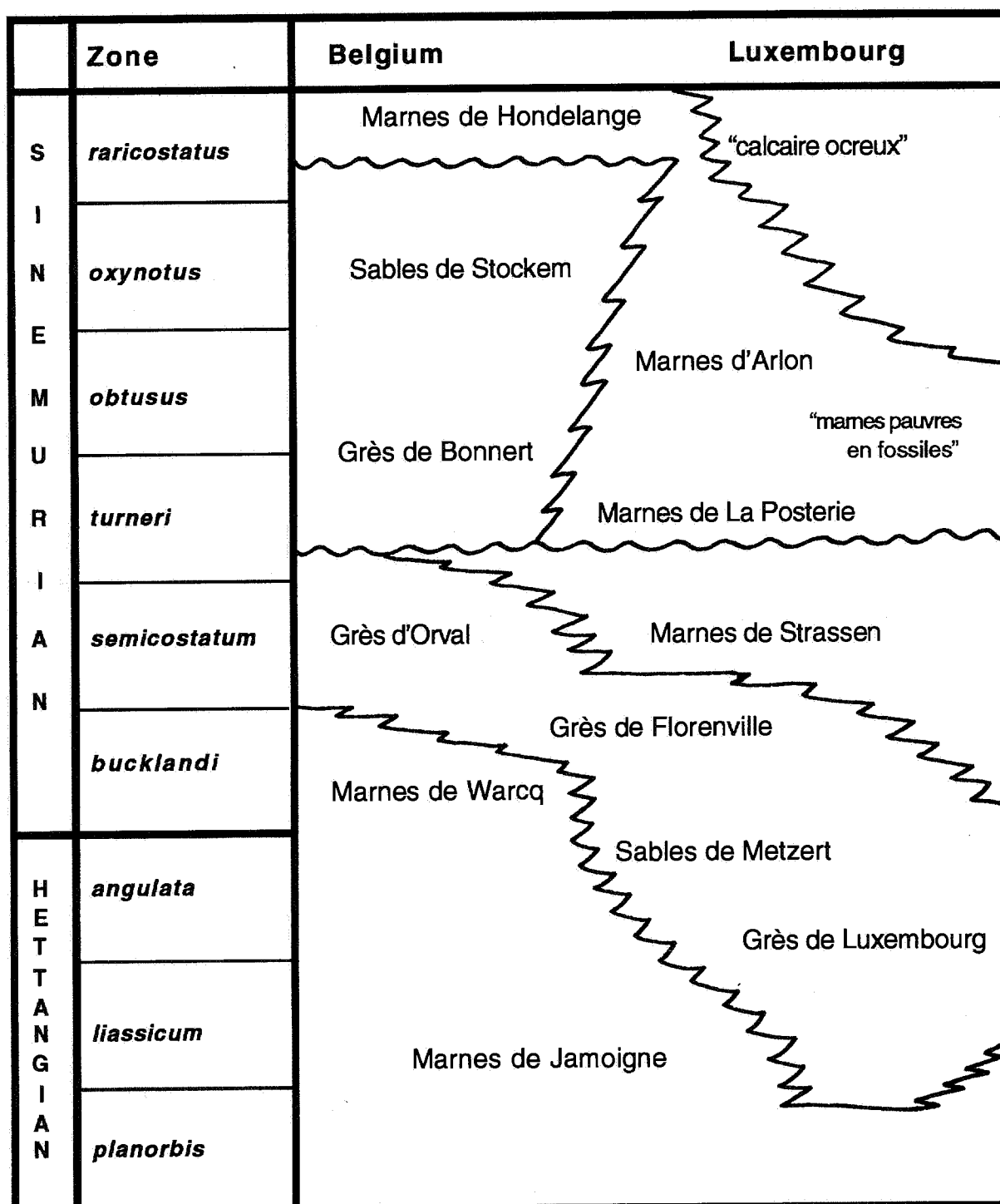
Myriacanthus is the type genus of the family, and *M. paradoxus* is the type species of the genus by monotypy. It is currently known only from the "Lower Lias" of Lyme Regis, and the Westbury Beds (Penarth Group (Rhaetian, Late Triassic) of Aust Cliff, Avon (DUFFIN, 1994). An upper anterior ("vomerine") tooth plate from the Hettangian of France (TERQUEM, 1855) may pertain to this species, but anterior upper tooth plates are not well known in myriacanthids. Indeed, the upper anterior tooth plates of *M. paradoxus* from Lyme Regis and *Halonodon warneri* DUFFIN, 1984 from the Belgian Sinemurian are virtually indistinguishable.

The purpose of the present paper is to extend the known palaeogeographical range of *Myriacanthus paradoxus* into southern Belgium.

Geological background

The Lorraine (southern Belgium and Grand Duchy of Luxembourg) consists of a sequence of *cuestas* of Early Mesozoic clastic sedimentary rocks. Three *cuestas* form the Belgian Lorraine; the Sinemurian, Pliensbachian and Bajocian *cuestas*.

The main facies of the Lower Lias in Southern Belgium consists of the strongly diachronous calacarenites of the Grès de Luxembourg (see DUFFIN & DELSATE, 1993 for a review of the stratigraphy). The northern flank of the Sinemurian cuesta exposed in the Clairefontaine area shows two spring levels; the major of these two is formed by the Marnes de Strassen, while temporary springs also arise from the Marnes Hondelange (Lotharingian). The waters fed by the springs unite to form the Clairefontaine River which erodes the base of the Marnes de Strassen at around 338m and cuts into the underlying sandstones. Many small quarries are sited on the steep wooded slopes of the river valley, exploiting the Calcaire Gréseux de Florenville for local building stone (MONTEYNE, 1958).



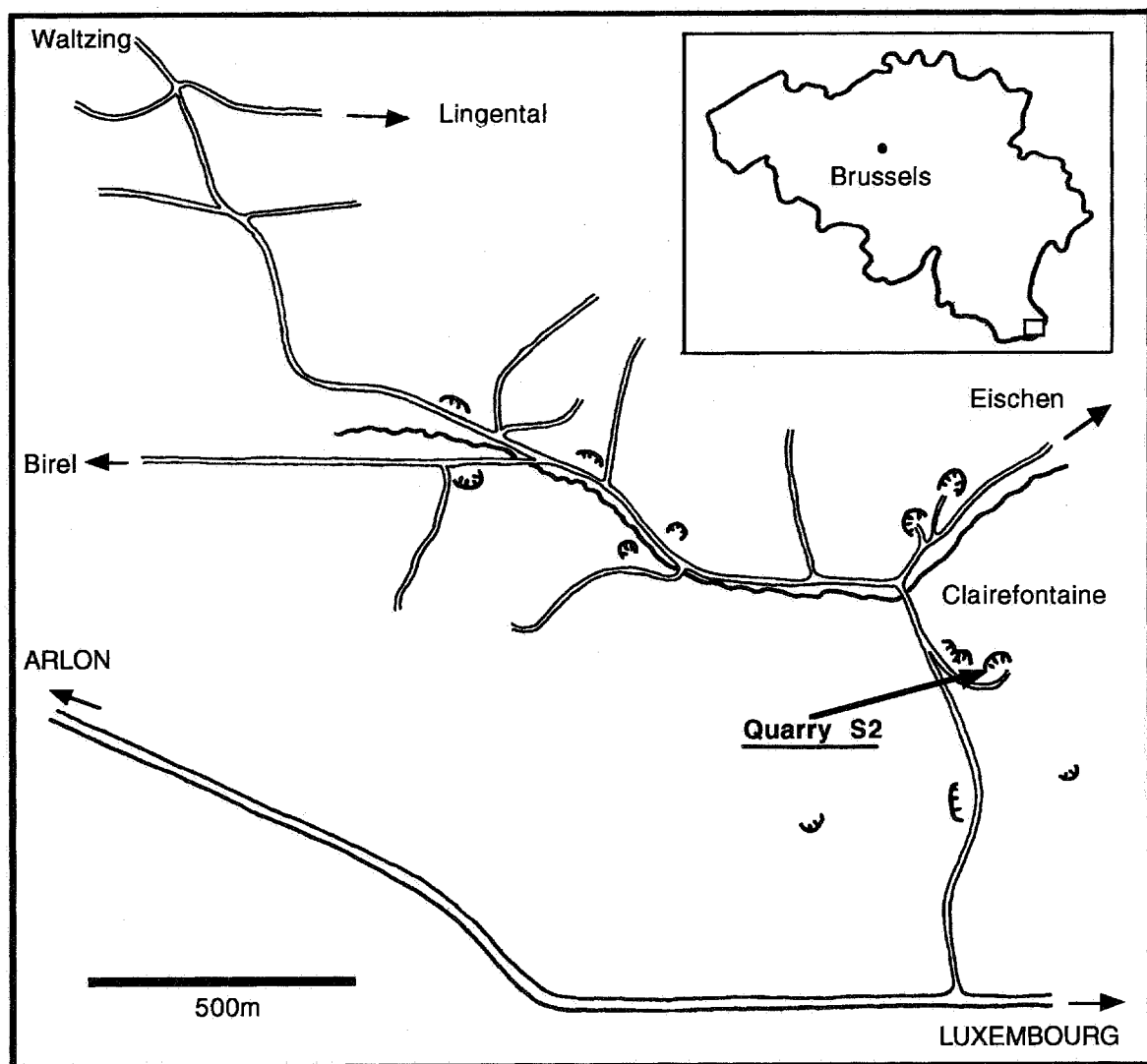
Textfigure 1. Generalised Early Jurassic stratigraphy of Lorraine.

The stratigraphy of the area has been elucidated through the work of MONTEYNE (1958), MAUBEUGE (1966) and MERGEN (1985), and is summarised in Figure 1. The small quarries mentioned above expose the following units (ascending the sequence) :

(i) **Sables de Metzert** : a demineralised facies of the Hettangian part of the Grès de Luxembourg yielding occasional *Cardinia*.

(ii) **Calcaire Gréseux de Florenville** : the local Early Sinemurian part of the Grès de Luxembourg. It consists of a 30m to 40m thick complex of sandstone units yielding *Coroniceras bucklandi*, *Ostrea irregularis*, *Cardinia copides*, *C. crassissima*, *Chlamys textorius*, *Oxytoma* sp., *Pseudomelania clathrata*, *Isastraea condeana* and *Pentacrinus tuberculatus*, mostly from lumachelle horizons.

(iii) **Marnes de Strassen** : blue-grey marls with calcareous horizons. Fossils include *Arnioceras semicostatum*, *Prototeuthis acutus*, *Chlamys textorius*, *Spiriferina walcotti* and *Liogryphaea arcuata*. Around Clairefontaine, this formation is around 60cm thick and represents the Swabian facies of the Calcaire à Gryphées. It is dated as Upper Sinemurian (sensu stricto) (*semicostatum* and *turneri* zones) in the Belgian Lorraine, but as Lower Sinemurian (*bucklandi* zone) in the Luxembourg Lorraine, due to a radical facies change. The Belgian Grès de Florenville passes laterally into the Luxembourg Marnes de Strassen (MAUBEUGE, 1966) between Steinfort (Grand Duchy of Luxembourg), a neighbouring village to Clairefontaine, and the western side of Luxembourg city (about 13km east of Clairefontaine).



Textfigure 2. Map showing the location of Clairefontaine.

The only holocephalan taxa recorded to date from the Belgian Jurassic are *Halonodon warneri* DUFFIN, 1984, and *Chimaeropsis foussi* CASIER, 1959. A second species of *Halonodon*, *H. luxembourgensis* DUFFIN & DELSATE, 1993, has been described from the Hettangian of Luxembourg.

Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
 Subclass Subterbranchialia ZANGERL, 1979
 Superorder Holocephali BONAPARTE, 1832
 Order Chimaeriformes (BERG, 1940) sensu PATTERSON, 1965
 Suborder Myriacanthoidei, PATTERSON, 1965
 Family Myriacanthidae SMITH WOODWARD, 1889

Genus *Myriacanthus* AGASSIZ, 1837

Type species : *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ, 1837; Lower Lias (Early Jurassic) of Lyme Regis, Dorset, England.

Myriacanthus paradoxus AGASSIZ, 1837
 (Plate 1; Textfigure 3a)

- 1822 "External defensive organ" - DE LA BECHE, 1, 44, pl. 5 figs. 1-2.
 1836 *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ; AGASSIZ, 3, pl. 6.
 1837 *Myriacanthus paradoxus* ; AGASSIZ, 3, 38.
 1837 *Myriacanthus retrorsus* AGASSIZ; AGASSIZ, 3, 39.
 1838 *Myriacanthus retrorsus* ; AGASSIZ, 3, pl. 8a figs. 14, 15.
 1855 *Chimaera (Ischyodon) johnsoni* AGASSIZ ; TERQUEM, 241, pl. 14 fig. 1.
 1872 *Prognathodus guentheri* EGERTON; EGERTON, 233, pl. 8.
 1891 *Myriacanthus paradoxus* ; WOODWARD, 44, pl. 2 figs. 1-3.
 1906 *Myriacanthus paradoxus* ; WOODWARD, 2, pl. 1 figs. 1-5.
 1906 *Myriacanthus paradoxus* ; DEAN, 143, text-figs. 119, 119A, 142.
 1965 *Myriacanthus paradoxus* ; PATTERSON, 128, text-figs. 13-19; pl. 22 fig. 46; pl. 25 fig. 59; pl. 26 fig. 60; pl. 28 fig. 67.
 1992 *Myriacanthus paradoxus* ; PATTERSON, 45, figs. 7A-C.
 1993 *Myriacanthus paradoxus* ; DUFFIN & DELSATE, text-fig. 5f.
 1994 *Myriacanthus paradoxus* ; DUFFIN, 12, figs. 8a-b.

Diagnosis : see PATTERSON (1965: 136)

Holotype : BMNH P 6095, a dorsal fin spine (AGASSIZ, 1836 pl. 6 figs. 1-2) from the Lower Lias (?Sinemurian, Early Jurassic) of Lyme Regis, Dorset, England.

Belgian specimen : IRSNB P 6333, a virtually complete right upper posterior ("palatine") toothplate.

Locality : old (disused) sandstone quarry in the village of Clairefontaine, Commune of Arlon, 500m north of the N4 road (Arlon to Luxembourg). Topographic maps 1/25000 : 68/7-8 and 69/5-6. Text-Figure 2.

Horizon : Grès de Florenville

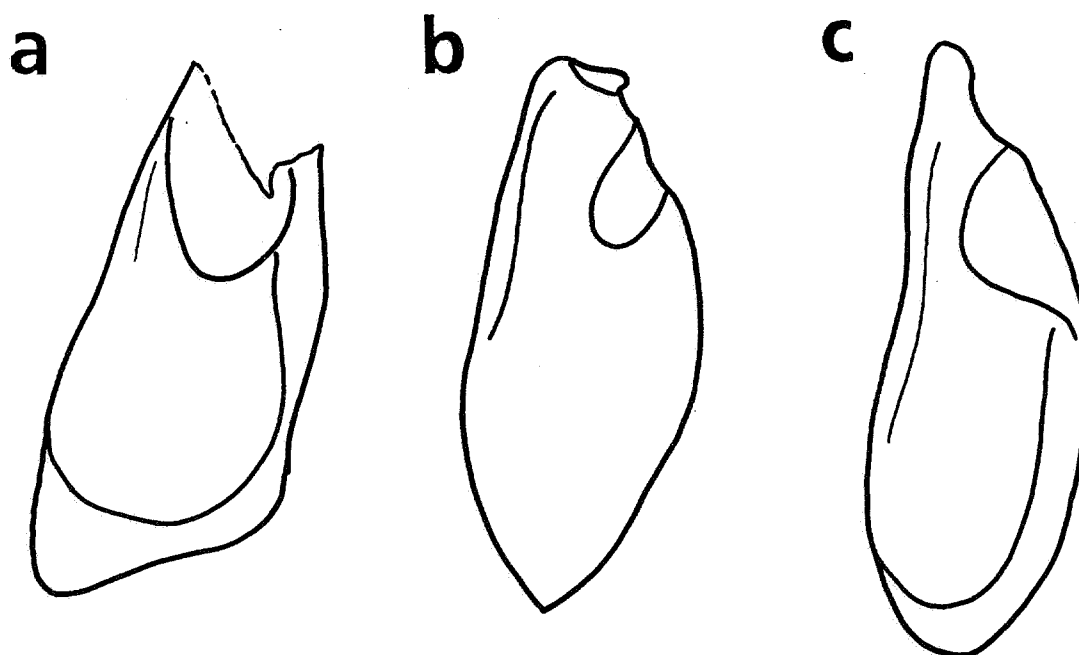
Age : *bucklandi* zone, Lower Sinemurian, Early Jurassic.

Lithology : bioclastic limestone. The specimen is associated on a small block with *Cardinia* sp. and the external mould of a spire with carina of *Coroniceras* aff. *rotiforme*.

Collector : Mr Jacques LAMURY (Thiaumont).

Description : The specimen is an almost complete right upper posterior ("palatine") toothplate preserved on a small block of bioclastic limestone (Plate 1 Figure a). The plate is preserved in occlusal view and the mesial extremity is missing. The overall shape is roughly triangular with a slightly curved symphyseal margin. The labial margin is almost complete and measures 48mm in length, while the lingual margin is 21mm long.

The mesial part of the dental plate is occupied by a deep oval antemortem wear facet measuring 19 mm long and 10mm across. The remainder of the occlusal surface is covered by a tritoral pad of hypermineralised tissue often called "pleromin". No diagonal ridges transect the occlusal surface, although a short (13mm long) convex ridge intervenes between the wear facet and the labial margin mesially.



Textfigure 3. Outline drawings of the upper posterior tooth plates of *M. paradoxus* AGASSIZ, 1836 and *Agkistracanthus mitgelensis* DUFFIN & FURRER, 1981, all in occlusal view. a: IRSNB P 6333; b: *Agkistracanthus mitgelensis* from the Cotham Member (Lilstock Formation, Penarth Group, Rhaetian) of St. Audries Bay, Somerset England. BMNH P 61526; c: *Agkistracanthus* sp. from the Kössen Beds (Rhaetian) of the Central Austroalpine Sivettra Nappe at Alpihorn, Kanton Graubünden. PIMUZ A/1870.

Discussion

The absence of diagonal ridges distinguishes this specimen from the upper posterior tooth plates of *Acanthorhina jaekeli* FRAAS, 1910 (Toarcian of Holzmaden) and *Metopacanthus granulatus* (AGASSIZ, 1837) (Sinemurian of Lyme Regis). The latter species has hypermineralised tissue restricted to the central diagonal ridge of upper posterior teeth, in contrast to the condition in IRSNB P 6333.

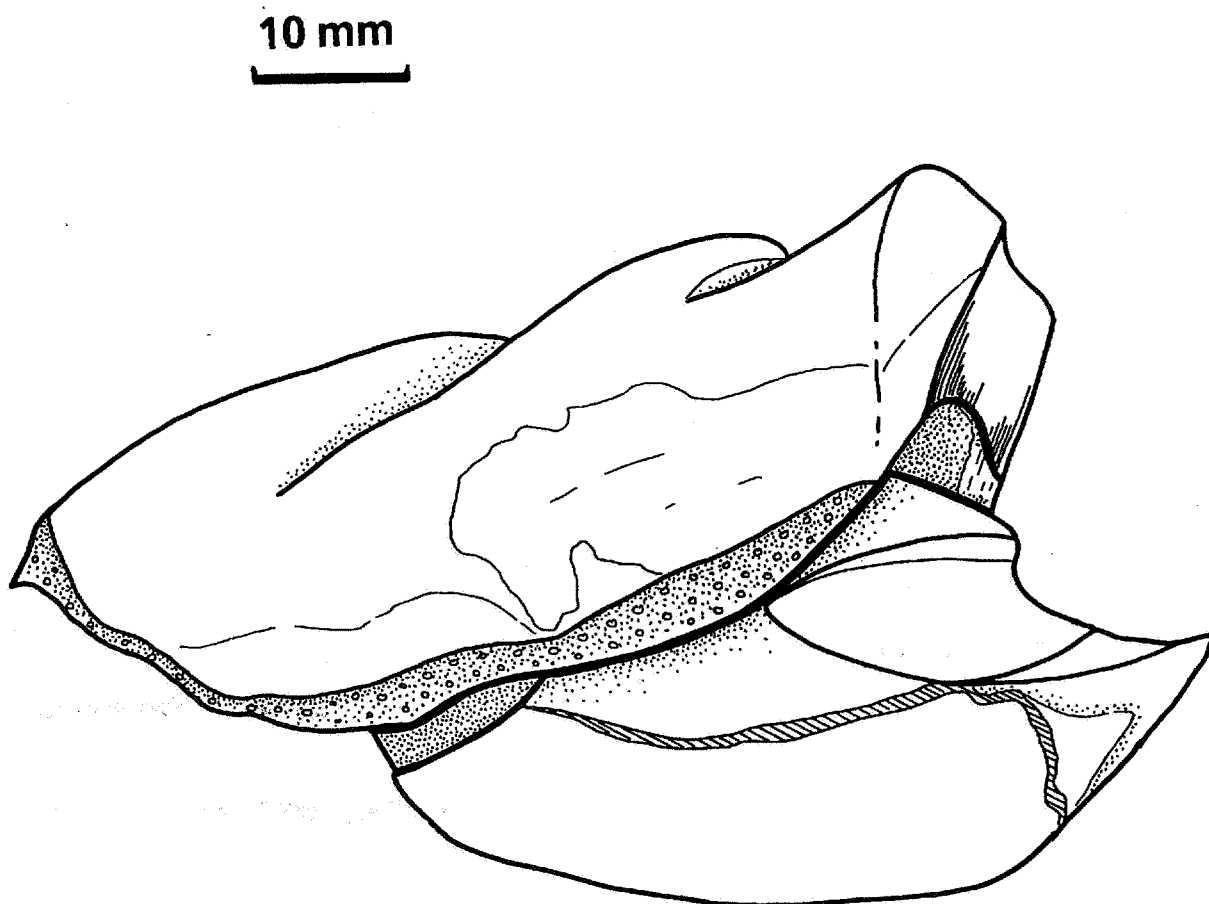
The only two further myriacanthid genera in which the upper posterior toothplates are known are *Agkistracanthus* and *Myriacanthus*. *Myriacanthus* was originally based upon an isolated dorsal fin spine. The discovery of a specimen with associated dorsal fin spine and dentition allowed WOODWARD (1906) to diagnose the *M. paradoxus* more fully. One of the most complete dentitions of *M. paradoxus* is preserved in BMNH P 477 (Plate 1 Figure b; Text-Figure 4) (AGASSIZ, 1843: 344, plate xlc fig. 22; WOODWARD, 1891: 46, plate 2 fig. 3; PATTERSON, 1992: 47), which has recently been virtually completely freed from the surrounding matrix. This specimen is particularly useful since the upper and lower dentition are preserved in occlusal view (Plate 1 Figure a; Text-Figure 4).

The palatine teeth of *Agkistracanthus mitgelensis* DUFFIN & FURRER, 1981 and *Agkistracanthus* sp. (Rhaetian and Hettangian of Switzerland; Rhaetian of England) possess a mesial wear facet on the occlusal surface (DUFFIN & FURRER, 1981, plate 2 fig. 3a; DUFFIN, 1994 fig. 5), but DUFFIN (1994: 10) was incorrect in stating that such a feature was exclusive to that species. The upper posterior dental plate of *Myriacanthus paradoxus* also has a mesial wear facet (Text-Figure 4). The long axis of the wear facet in *Agkistracanthus* is much more lingually situated than

in *M. paradoxus*, leaving a wide strip of hypermineralised tissue labially (compare Text-Figures 3a, b and c). Furthermore, the long axis of the wear facet is declined lingually from the long axis of the toothplate in *Agkistracanthus*, but the two axes are subparallel in *Myriacanthus* and IRSNB P 6333.

The outline of the upper posterior dental plates in the two genera also differ. *Agkistracanthus* has the form of an elongate tear-drop, while *Myriacanthus* and IRSNB P 6333 are both much more triangular in outline.

Thus, by comparison with BMNH P 477, IRSNB P 6333 described above must belong to *Myriacanthus paradoxus*, and as such, is the first record of this species in Belgium.



Textfigure 4. Camera lucida drawing of BMNH P477 (EGERTON Coll.), articulated toothplates of *M. paradoxus* from the Lower Lias of Lyme Regis.

Conclusions

A myriacanthid right upper posterior toothplate is described from the Lower Sinemurian of the Belgian Lorraine as *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ. This is the first confident record of the species outside of Britain.

Acknowledgments

We are very grateful to J. LAMURY (Thiaumont) for allowing us to study the specimen, and for donating it to the IRSNB. Dr. P. FOREY kindly gave access to the collections of the BMNH in order to study comparative material from Lyme Regis. Drs. P. MAUBEUGE, P. MERGEN and R. MONTEYNE provided information on the local geology. The manuscript was critically appraised by Dr. B. STAHL and Mr. D. WARD.

Literature

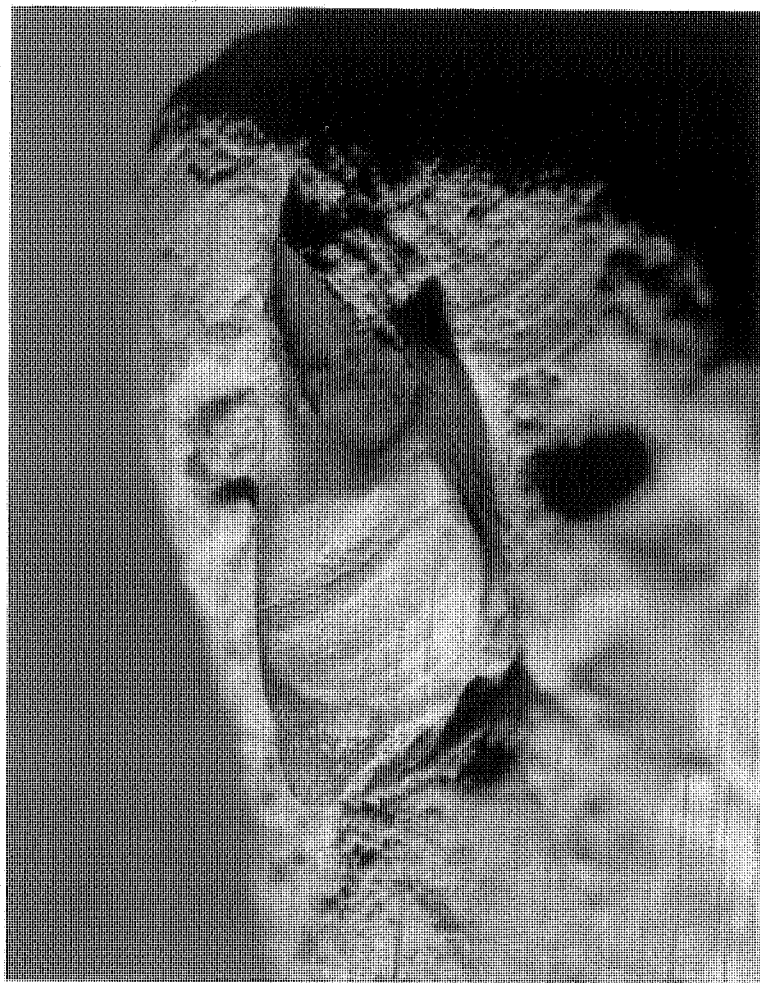
- BECHE, H.T. de la (1822) : Remarks on the Geology of the South Coast of England, from Bridport Harbour, Dorset, to Babbacombe Bay, Devon. *Transactions of the Geological Society of London*, (2)1: 40-47. London.
- BERG, L.S. (1940): Classification of fishes, both recent and fossil. *Travaux de l'Institut de Zoologie. Académie des Sciences U.R.S.S.*, 5(2): 1-517, 190 figs.
- BONAPARTE, C.L.J.L. (1832) : Selachorum tabula analytica. *Nuovi Annali delle Scienze Naturali*, (1)2: 195-214. Bologna.
- DEAN, B. (1906) : Chimaeroid fishes and their development. *Publications of the Carnegie Institution*, 32, 194pp., 11pls. Washington.
- DUFFIN, C.J. (1983a): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 1. Myriacanthoids and Squalorajoids. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. B*, 97, 1-41, 7 figs., 5 pls. Stuttgart.
- DUFFIN, C.J. (1984): A new myriacanthid holocephalan from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Belgium. *Zoological Society of the Linnean Society*, 82(1): 55-71, 4 figs. London.
- DUFFIN, C.J. (1992): A myriacanthid holocephalan (Chondrichthyes) from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 132(23), (1991): 293-308, 10 figs. Milano.
- DUFFIN, C.J. (1994): Myriacanthid holocephalans (Chondrichthyes) from the British Late Triassic. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 192(1): 1-16. Stuttgart.
- DUFFIN, C.J. & DELSATE, D. (1993a): A new myriacanthid Holocephalan (Chondrichthyes) from the Early Jurassic of Luxembourg. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1993(11): 669-680. Stuttgart.
- DUFFIN, C.J. & PATTERSON, C. (in press): The Jurassic fishes of Osteno. *Palaeocronache*. Milano.
- EGERTON, P. DE M.G. (1872) : On *Prognathodus guentheri* EGERTON, a new genus of fossil fish from the Lias of Lyme Regis. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 28: 233-238, pl. 8. London.
- FRAAS, E. (1910) : Chimäridenreste aus dem oberen Lias von Holzmaden. *Jahresheft des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 66: 55-63, 1pl. Stuttgart.
- GARMAN, S. (1901) : Genera and families of the Chimaeroids. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 2: 75-77. Boston.
- GODEFROIT, P. (1994) : Les Reptiles marins du Jurassique inférieur en Lorraine belgoluxembourgeoise. Unpublished Ph.D. thesis, Faculty of Science, Catholic University of Louvain, Belgium.
- MAUBEUGE, P.L. (1966) : Le Problème du Grès de Luxembourg. *Histoire Naturelle du Pays de Luxembourg. Géologie. Musée d'Histoire Naturelle, Luxembourg*.
- MERGEN, P. (1984) : *Géologie et Hydrogéologie du Lias Inférieur et Moyen en Lorraine belge*. Thesis, University of Brussels.

- MONTEYNE, R. (1958) : *Recherches sur le Lias Inférieur du Sud de la Belgique*. Thesis, University of Brussels.
- PATTERSON, C. (1965) : The phylogeny of the chimaeroids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B249**: 101-219. London.
- PATTERSON, C. (1992) : Interpretation of the toothplates of chimaeroid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **106**: 33-61, 11 figs. London.
- TERQUEM, O. (1855) : Paléontologie de l'étage inférieur de la formation liasique de la province de Luxembourg d'Hettange. *Mémoires de la Société Géologique de France*, (2)**5**: 219-343. Paris.
- WOODWARD, A.S. (1889) : On the Myriacanthidae - an extinct family of chimaeroid fishes. *Annals and Magazine of Natural History*, (6)**4**: 275-280. London.
- WOODWARD, A.S. (1891) : *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*, II. London: British Museum (Natural History).
- ZANGERL, R. (1979): New Chondrichthyes from the Mazon Creek Fauna (Pennsylvanian) of Illinois. pp. 449-500. In : NITECKI, M.H. (ed.), *Mazon Creek Fossils*. Academy Press : New York.
- ZITTEL, K.A. von (1887): *Handbuch der Paläontologie*. 1. Abtheilung Paläozoologie, 3. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). xii + 900 pp., 719 figs. Oldenbourg : München & Leipzig.

Explanation of Plate 1

Plate 1. Figure a, IRSNB P 6333, a right upper posterior ("palatine") toothplate of *Myriacanthus paradoxus* AGASSIZ from the Grès de Florenville (*bucklandi* zone, Lower Sinemurian, Early Jurassic) of Clairefontaine (Belgian Lorraine) in occlusal view (x 1.56); Figure b, BMNH P477, articulated toothplates of *M. paradoxus* from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. The photograph was taken part way through chemical development of the dentition from the matrix.

a



b



Plate 1

Chondrichthyens mésozoïques du Grand Duché de Luxembourg

par

Dominique DELSATE (*)

Résumé: Rappel des faunes de Chondrichthyens du Grand Duché de Luxembourg précédemment décrites. Des spécimens nouveaux sont signalés. Description d'une dent d'*Acrodus* de l'Hettangien de Burmerange, et d'une dent d'*Hybodus grossiconus* du Toarcien inférieur de Soleuvre. Deux aiguillons de nageoire dorsale d'Hybodontoides, de l'Hettangien (Brouch) et du Toarcien (Soleuvre), sont présentés. Identification formelle du genre *Sphenodus* parmi les dents du Bajocien luxembourgeois.

Mots-clés: Chondrichthyes, Mésozoïque, Luxembourg.

Abstract: Previously described Chondrichthyes teeth from the Grand Duchy of Luxembourg are reminded. New specimens are reported. A tooth of *Acrodus* from the Hettangian of Burmerange and a tooth of *Hybodus grossiconus* from the lower Toarcian of Soleuvre are described. A very large fin spine from the Lower Toarcian of Soleuvre and a small one from the Hettangian of Brouch are introduced. Some Bajocian teeth are assigned to the genus *Sphenodus*.

Key words: Chondrichthyes, Mesozoic, Luxembourg

Kurzfassung: Ein Zahn von *Acrodus* aus dem Hettangium von Bürmeningen wird beschrieben; ein Zahn aus dem Unter-Toarcium von Zolver wird *Hybodus grossiconus* zugeordnet. Zwei fossile Stacheln von Rückenflossen, einer aus dem Hettangium (Brouch) und einer aus dem Toarcium (Soleuvre) stammen von Hybodontoides. Einige Zähne des Toarciums und Bajociums werden der Gattung *Sphenodus* zugewiesen.

Schlüsselwörter: Chondrichthyes, Mesozoicum, Luxemburg

* Dominique DELSATE: Centre de Recherches Lorraines (B-6760 Ethe) ou 5 Rue du Quartier (B-6792 Battincourt), Belgique.

Introduction

Le Centre de Recherches Lorraines, le Service Géologique de Belgique et l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique ont entrepris conjointement l'exploration systématique des différents niveaux du Mésozoïque grand-ducal ainsi que l'examen des collections nationales ou privées existantes. Cette collaboration a permis d'étendre la connaissance des faunes de Chondrichthyens de certains de ces niveaux.

Le but premier de ce travail est de positionner les différents taxons recensés sur l'échelle stratigraphique, le second est d'en proposer une identification systématique la plus précise possible.

Par leur rareté ou leur état souvent fragmentaire ou roulé, les restes de Chondrichthyens du Trias et du Jurassique sont encore insuffisamment connus pour garantir certaines attributions spécifiques, voire génériques. De grands groupes, comme les Hybodontiformes par exemple, attendent une révision détaillée, hors de propos de ce travail.

Une étude préliminaire (DELSATE, 1992), basée sur un matériel récolté par l'équipe des Collaborateurs du Musée d'Histoire Naturelle de Luxembourg, avait permis de présenter une première liste des faunes de Chondrichthyens du Grand-Duché :

Muschelkalk : Hybodontidae : *Hybodus plicatilis*; Acrodontidae : *Acrodus* cf. *gaillardoti*, *A.* cf. *lateralis*, *A.* cf. *substriatus*.

Norien: Hybodontidae : *Hybodus minor* ; Polyacrodontidae : *Lissodus* sp.

Rhétien : Hybodontidae : *Hybodus minor* ; Polyacrodontidae : *Lissodus minimus*.

Hettangien : épine de nageoire d'Hybodontoidea, Chimeroidei : Myriacanthidae indét.

Sinemurien ,Lotharingien ,Carixien : nihil.

Domérien : Synéchodontiformes : Palaeospinacidae ?

Toarcien (couche à *crassum*) : Synéchodontiformes : Palaeospinacidae ; Orectolobiformes : *Annea* sp, *Palaeobrachaelurus* sp; Heterodontiformes : *Heterodontus sarstedtensis* ; Incertae sedis : *Squalogaleus* vel *Protospispinax*, *Jurobatus* ; Batomorphii : cf. *Spathobatis*.

Bajocien inférieur : Acrodontidae : *Asteracanthus* sp ; Synéchodontiformes : Palaeospinacidae vel *Sphenodus*.

Bajocien moyen : Synéchodontiformes : Paleospinacidae vel *Sphenodus*.

La prospection systématique du Jurassique luxembourgeois continue, et de nouveaux spécimens ont été mis à jour ou prêtés pour étude.

Ce travail présente ces nouveaux spécimens, enrichissant ainsi les listes fauniques, et précise certaines identifications antérieures .

Paléontologie systématique

Superclasse Chondrichthyes Huxley, 1880

Classe Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Cohorte Euselachii Haty, 1902

Superfamille Hybodontoidea Zangerl, 1981

Famille Hybodontidae Owen, 1846

Genre *Hybodus* Agassiz, 1837

Hybodus grossiconus Agassiz, 1843

Provenance : "Nodule" avec septa de calcite. Travaux routiers de la Collectrice du Sud à Soleuvre. Le spécimen a été découvert par Mr. Guy Kronz (Soleuvre) et offert au Musée national d'Histoire Naturelle de Luxembourg, où il porte le N° TU835.

Géologie : zone à *Hildoceras bifrons*, Toarcien inférieur. Faune d'accompagnement : *Lingula* sp., *Dactylioceras* cf. *commune*.

Description :

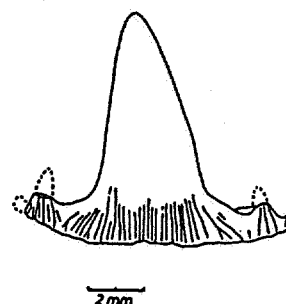
Dimensions : largeur mésiodistale conservée (base de la couronne): 7 mm; Hauteur de la cuspide, de la base de la couronne à l'apex : 9 mm.

Il s'agit d'une couronne sur gangue, présentant sa face labiale. Elle est aplatie labio-lingualement. La face exposée présente en section une convexité nette, pratiquement une angulation -, dont le sommet correspond à une crête verticale mousse, s'étendant de la base de la couronne à l'apex.

L'émail est brillant, de fins traits de fracture verticaux atteignent l'apex. La base de la couronne présente une vingtaine de plis verticaux fins, atteignant environ le tiers de la hauteur de la couronne. Ces plis ne s'anastomosent pas. Sur la convexité, un pli médian présente une base plus marquée. La couronne se compose d'une seule cuspide, en forme de lame triangulaire inclinée distalement. Les deux bords de la cuspide sont fort tranchants. Le bord mésial est convexe avec une jupe concave abimée; le bord distal est droit, avec à sa base un talon, sans véritable cuspide latérale. Seule est visible une minime partie de la portion distale de la racine.



Textfigure 1. *Hybodus grossiconus* AGASSIZ.
d'après WOODWARD 1916



Textfigure 2. *Hybodus ensis* WOODWARD
d'après PATTERSON 1966

Discussion :

Woodward (1889) redécrit *Hybodus grossiconus* Agassiz, 1843 (traduction libre):

" Dents avec une couronne très haute et fort comprimée. Cuspide très large et pratiquement droite chez les dents les plus grandes, mais plus étroite chez les dents plus petites. Deux à trois cuspides accessoires étroites et pointues. La surface de la couronne est marquée par des plis verticaux fins et nombreux, s'étendant jusqu'aux apex des cuspides accessoires, mais n'atteignant l'apex de la cuspide principale que chez les petites dents postérieures. La racine est comprimée antéro-postérieurement (labio-lingualement).

Distribution : Bathonien d'Angleterre et de Normandie. "

La figure de Woodward (Plate XI, Fig.4) montre une dent antérieure, avec cuspides accessoires (Fig.2, A), et convient donc mal à une comparaison avec la dent luxembourgeoise, latérale. Néanmoins les caractéristiques principales sont bien présentes chez le spécimen TU835.

Woodward (1916), cité par Patterson (1966, p.296) fait remarquer la ressemblance entre les formes de *Hybodus ensis* (fig.2,B, pour comparaison) du Purbeckien et *Hybodus grossiconus* Agassiz, du Jurassique moyen et supérieur.

La dent TU 835 présente également des similitudes avec:

- *Sphenodus* : mais la cuspide principale serait plus épaisse et de section plus convexe, les arêtes plus tranchantes (lames).
- *Synechodus* : la couronne présente également un aspect tranchant, mais de section différente.
- Lamniformes : la base de la couronne ne présente pas de plis comparables à ceux de TU 835, le profil de la cuspide et la structure de la racine sont différents. Généralement, chez les Lamniformes, la face linguale est la plus convexe, la face labiale étant presque plane, contrairement à la dent TU835, dont la face labiale présente également une convexité.

Le Dr. C.Duffin (Londres) a comparé TU835 avec des spécimens conservés au British Museum (Natural History) ainsi qu'à l'Université de Cambridge, et confirme l'identification *Hybodus grossiconus*.

Hybodus sp. indet.

Hybodus à plis verticaux bien marqués, naissant irrégulièrement sur la cuspide; certains sont ornés d'une nodosité leur base; malheureusement la conservation et l'état de dégagement ne permettent actuellement pas d'identifier plus précisément ces dents.

Dimensions: couronne de hauteur proche du centimètre.

Provenance: Soleuvre.

Géologie: Les dents se trouvent sur la face inférieure de la couche centimétrique grésifiée à belemnites qui marque la limite entre la couche à *Coeloceras crassum* et la zone à *Hildoceras bifrons*. Un matériel plus abondant en provenance de ce niveau permettra peut-être une identification au niveau de l'espèce.

Famille Acrodontidae Casier, 1959

Genre *Acrodus* Agassiz, 1837

Acrodus nobilis Agassiz, 1837

Groupe de dents d'*Acrodus*, sur gangue, identifiées vers 1935-1936, par Mrs. G. Faber et M. Ferrant, conservées dans les Collections du Musée National d'Histoire Naturelle à Luxembourg. Ces spécimens m'ont été amicalement signalés par Mr. L. Reichling (Académie des Sciences, Luxembourg). Ils portaient la dénomination *Acrodus arietis* Quenstedt, 1858. Je n'ai jusqu'à présent pas pu retrouver ces spécimens dans les Collections du Musée de Luxembourg.

L'ancienne attribution spécifique "*arietis*" a trait aux couches à *Coroniceras* (*Arietites*) *bucklandi*.

Provenance: Quartier Hollerich à Luxembourg.

Age: Sinémurien, Marne et Calcaire de Strassen.

Acrodus nobilis vel *anningiae* Agassiz

Une dent isolée, étiquetée *Acrodus nobilis*, N° catalogue HE 195 du Musée d'Histoire Naturelle de Luxembourg, a été récoltée vers 1942. Ses dimensions sont 2 cm de longueur mésiodistale conservée (la dent est cassée à une extrémité), 1 cm de largeur "labio-linguale" (au niveau de l'épaississement globuleux formant la cuspide centrale) et 0,5 cm de hauteur maximale.

En vue occlusale, la couronne présente un important élargissement labio-lingual globuleux (1 cm de largeur) constituant une cuspide centrale proéminente, et deux expansions plus fines (environ 0,5 cm de largeur). Seule l'une de ces expansions est conservée et montre deux légers élargissements; cependant aucune autre véritable cuspide ne s'individualise sur les expansions mésiale et distale de la dent. Les bords de la cuspide centrale sont asymétriques: le bord présentant la convexité la plus forte est considéré comme interne, ou "lingual". HE 195 présente une crête occlusale longitudinale nette, interrompue par une surface d'abrasion au niveau de l'apex de la dent. L'ornementation varie un peu d'une face à l'autre. D'un côté, (face supposée linguale), les plis partant de la crête ou de l'apex sont serrés, verticaux ou subverticaux, fortement subdivisés; des plis verticaux minuscules sont également présents, ainsi que de brèves ramifications horizontales branchées perpendiculairement sur les plis. De l'autre côté (face supposée labiale), les plis sont plus fortement obliques (surtout à proximité de l'apex), un peu plus espacés, également subdivisés; de brefs plis verticaux existent également.

Un fragment de gangue empêche d'étudier la face basale du spécimen.

Provenance: "Angulatusschichten, Unt.Lias, Bürmeningen".

Discussion: *Acrodus nobilis*, comme *Acrodus anningiae* (= *undulatus*), est plutôt signalé dans le Sinémurien que dans l'Hettangien, par exemple à Lyme Regis (Dorset) ainsi que dans le Sinémurien belge (CASIER 1959, DELSATE & DUFFIN 1993). La discussion de l'appartenance du type *undulatus* (= *anningiae*) à la forme juvénile d'*Acrodus nobilis* (WOODWARD 1889, p.289) n'est pas close (Casier 1959). Chez HE 195, la crête longitudinale bien marquée ainsi que la cuspide centrale proéminente sont des caractéristiques évoquant *A. anningiae* plutôt qu'*A. nobilis*. Chez cette dernière espèce, la crête longitudinale n'est qu'un simple filet où se rejoignent les ornements labiale et linguale, et la cuspide centrale est peu développée, en particulier sur les dents antérieures. Ainsi HE 195 s'avère fort proche de la dent figurée Pl.1, fig.3 par Casier 1959, comme *Acrodus undulatus* (= *anningiae*).

Famille Polyacrodontidae Glyckman 1964

Genre *Lissodus* Brough, 1935

Lissodus cf. *minimus* (Agassiz, 1834).

Une forme minuscule de *Lissodus* cf. *minimus* a été identifiée dans le tri des sédiments du Muschelkalk couches (à *Ceratites nodosus*) de Moersdorf (Carrière Heselberg). Une étude globale de la faune ichtyologique de ce gisement est en cours (Duffin et Delsate).

Lissodus lepagei Duffin, 1993

Cette nouvelle espèce a été créée pour *Lissodus* du Norien de Medernach (Rinckebierg), sur base de sa taille, de son ornementation particulière et de la présence d'un apron labial souvent très développé, portant même une cuspidé accessoire.

Genre *Palaeobates* Meyer, 1849

Palaeobates angustissimus Meyer, 1849

Cette forme s'ajoute à la liste faunique du Muschelkalk (Couches à *Ceratites nodosus*) de Moersdorf (Carrière Heselberg). (DUFFIN & DELSATE, en préparation).

Famille Hybodontidae ou Polyacrodontidae
Aiguillons dorsaux

1°: Un aiguillon dorsal de taille remarquable (environ 25 cm) a été découvert par Mr. Kurt Meiers (Losheim). (Planche 1, fig. 3). Provenant du Toarcien inférieur (Zone à *Hildoceras bifrons*) de Soleuvre, travaux de la Collectrice Sud, cet aiguillon de section subtriangulaire présente une quinzaine de fortes côtes sur sa face latérale exposée. La face postérieure, incomplètement dégagée, montre une rangée de denticules longitudinaux.

2°: Un petit aiguillon dorsal (4 cm de longueur conservée) a été récolté par Mr. Kurt Meiers, dans l'Hettangien de la carrière de Brouch (Zone à *Schlotheimia angulata*) (Planche 1, fig. 4). La section transversale est ovale. La face latérale présente une vingtaine de très fines côtes longitudinales parfois décorées de tubercules. La face postérieure, très incomplètement dégagée, montre 6 gros denticules lisses, bas, comprimés latéralement et inclinés distalement, presque jointifs, ainsi qu'un petit tubercule plissé situé entre 2 denticules.

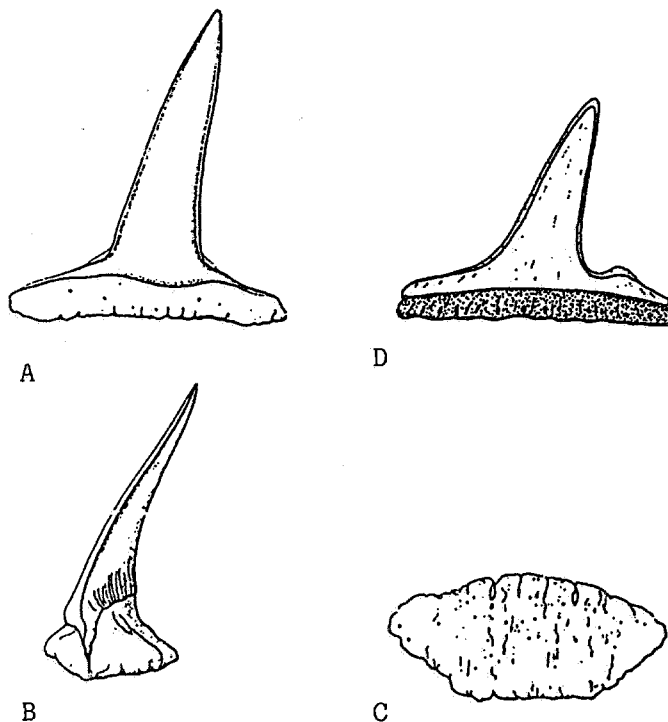
Les figurations, descriptions et diagnoses différentielles d'aiguillons dorsaux mésozoïques connus sont insuffisamment précises pour tenter de les identifier au niveau générique ou spécifique.

Subcohorte Neoselachii Compagno, 1977
Superordre Squalomorphii Compagno, 1973
Ordre Synechodontiformes Duffin & Ward, 1993
Famille Orthacodontidae (Glyckman, 1957)

Genre *Sphenodus* Agassiz, 1843

Les dents du Bajocien luxembourgeois ainsi désignées ont été figurées (Delsate, 1992). L'absence de racine laissait planer un doute sur leur attribution. Il pouvait s'agir de Palaeospinacidae, ou d'Orthacodontidae (*Sphenodus*) ou encore d'un Lamniforme ancestral. D'autres dents très semblables, provenant également de niveaux bajociens m'ont été confiées par Mr. Robby Haas (Kayl): certaines de celles-ci ont conservé des fragments de racine.

Provenance et Géologie : Bajocien inférieur du Prénzeberg et du Rollesberg (Rodange, Niederkorn), Bajocien moyen de Rumelange.



Textfigure 3. a: *Sphenodus* sp., vue labiale; b: profil; c: basal (d'après Cappetta, 1987); d: vue labiale de *Sphenodus macer* (d'après Schweizer, 1964).

Discussion :

Ces dents ont été comparées à une collection de dents semblables en provenance de Hanovre (Dr. D.Thies, Institut für Geologie und Palaeontologie der Universität Hannover), ainsi qu'avec celles décrites et figurées par DE BEAUMONT 1960 , SCHWEIZER 1964, DUFFIN et WARD 1993.

Leur attribution au genre *Sphenodus* Agassiz, 1843 (synonyme de *Orthacodus* Woodward, 1889) en résulte.

Des dents isolées de *Sphenodus helveticus* (De Beaumont, 1960) du Lotharingien du Tessin, des dents de *Sphenodus macer* (Quenstedt) = *Sphenodus nitidus* Wagner 1863, de Nusplingen, et un squelette partiel (Solnhofen) de *Sphenodus nitidus* Wagner, 1863 permettent de préciser les caractéristiques générales des dents de *Sphenodus* (Textfigure 3), et de les comparer aux spécimens du Bajocien luxembourgeois:

Dents allongées et minces, dont la hauteur varie de 1 à 24 mm (*Sphenodus helveticus*) et atteint même 39 mm (Callovien du Wurtemberg) et 50 mm (Sénonien de Suède).

En section, la face linguale présente une forte convexité, tandis que la face labiale est presque plane (parfois creusée d'une dépression au-dessus de la base).

La couronne présente une arête distale et une arête mésiale très tranchantes, bordées par une rainure formant des "lames tranchantes ". L'apex est lisse et relativement aigu.

La partie inférieure de la couronne présente sur ses deux faces de fines stries longitudinales, plus marquées à la base, en particulier sur la face linguale. Parfois la couronne est totalement lisse.

La couronne présente de profil une courbure sigmoïdale : la base de la couronne est convexe vers le côté labial, le sommet de la couronne est convexe vers le côté lingual.

La couronne est soit symétrique (grandes dents antérieures et dents moyennes), soit inclinée distalement (dents latérales et postérieures).

Des denticules accessoires sont présents sur les dents latérales plus petites, bien dissociés de la cuspide principale: un seul denticule sur un flanc ou un denticule sur un flanc et deux sur l'autre. Des dents de *Sphenodus* du Volgien de Moscou possèdent deux ou trois denticules distaux et deux ou trois mésiaux.

Les dents les plus petites (1 mm de largeur mésio-distale) sont aplaties.

Souvent seule est conservée la couronne, la racine étant envahie et détruite par *Mycelites ossifragus* Roux. Conservée, la racine est rectangulaire en vue labiale ou linguale, plus large que haute, et non bilobée (contrairement aux Lamniformes). Le bord inférieur de la face labiale montre une rangée horizontale de petits foramina nutritifs. Vue d'en bas, la racine plane, a une forme de trapèze à grand côté labial, avec des canaux ou des sillons de direction labio-linguale. La racine est du type " anaulacorhize modifié" (DUFFIN & WARD 1993) ou "pseudopolyaulacorhize" (THIES 1993).

Un sillon horizontal sépare la couronne de la base en face labiale. Parfois la limite linguale forme un arc de cercle dont la convexité est dirigée vers l'apex, tandis que la limite labiale forme un arc de cercle dont la convexité regarde vers la base (dents du Callovien du Wurtemberg).

Distribution : Jurassique inférieur à Paléocène inférieur ; Europe, Russie, Afrique.

La morphologie des dents du Bajocien grand-ducal (DELSATE 1992) correspond parfaitement à cette description: ainsi RB334 et RB335 sont des dents antérieures, BM262 et BM263 sont des dents latérales.

Signalons que le gisement français de Longlaville près de Longwy (Toarcien, Couches à *crassum*) a également fourni des cuspidés de *Sphenodus*, ce qui démontre une extension stratigraphique Toarcien - Bajocien, pour le Jurassique de Lorraine.

Remarque sur la systématique de *Sphenodus* :

CAPPETTA (1987) place *Sphenodus* parmi les Hexanchiformes (Squalomorphii) à cause de la structure de la racine, qui ne diffère de celle des Hexanchoidei que par l'angle basal proche de 90° (angle très aigu chez les Hexanchoidei). *Sphenodus* a été aussi rapproché des Isuridae (Lamniformes), mais présente avec ceux-ci des différences exclusives, ayant justifié la création de la famille des Orthacodontidae.

THIES (1993) considère Palaeospinacidae (*Palaeospinax*, *Synechodus*, *Paraorthacodus*) et Orthacodontidae (*Sphenodus*) comme groupes -soeurs, partageant comme synapomorphie une racine pseudopolyaulacorhize.

DUFFIN et WARD (1993) placent *Sphenodus* parmi les Synéchodontiformes (Palaeospinacidae + Orthacodontidae), groupe-soeur des Hexanchiformes.

Famille Palaeospinacidae (sensu THIES 1993) Palaeospinacidae indét.

Des restes de sélaciens, représentés par des cuspidés principales et accessoires, ont été isolés par tri au microscope de sédiments provenant de Gasperich, datés du Lotharingien supérieur ou du Carixien basal. Leurs dimensions varient entre un et cinq millimètres.

Incertae ordinis *Nemacanthus monilifer*

Aiguillons dorsaux de position systématique imprécise, attribués avec doute aux Palaeospinacidae. Carène émaillée sur le bord antérieur, tubercules et fortes côtes longitudinales sur les faces latérales, tubercules sur les 2 bords latéraux de la face postérieure. Quelques fragments centimétriques ont été récoltés.

Provenance : Medernach (Rinckeberg) : Norien .

Classe Holocephali
Ordre Chimaeriformes
Famille Myriacanthidae Woodward, 1889

Genre *Halonodon* Duffin, 1984
Halonodon luxembourgensis Duffin & Delsate 1993

Le spécimen BR 739, plaque dentaire inférieure postérieure droite de Chimère, provenant de l'Hettangien de Brouch, a été identifié comme appartenant au genre *Halonodon* Duffin, 1984 connu du Sinémurien belge (Huombois) par *Halonodon warneri*. Certains détails de sa morphologie et l'absence de zone triturante labiale ont justifié la création d'une espèce nouvelle.

Remarques sur la note préliminaire (Delsate 1992) :

- Le genre *Acrodus* (p.182 et 184) est un membre de la famille des Acrodontidae CASIER.
- Le genre *Lissodus* (p.184) est un Polyacrodontidae GLYCKMAN.
- Dans la colonne stratigraphique (DELSATE 1992, p.192), le faisceau calcaire de la minette luxembourgeoise est inséré dans l'Aalénien, alors que Maubeuge 1964 le considère d'âge Toarcien supérieur. L'Aalénien grand-ducal est atrophique : conglomérat ou interruption de sédimentation.

Conclusions

Le riche potentiel paléoichthyologique des séries triasiques et jurassiques du Nord Est du Bassin de Paris est mis en évidence, ainsi que la diversité des taxons représentés.

La liste actualisée des Chondrichthyens mésozoïques du Grand - Duché de Luxembourg s'établit désormais comme suit :

Muschelkalk : Hybodontidae : *Hybodus plicatilis*, Acrodontidae : *Acrodus gaillardoti* ; Polyacrodontidae : *Lissodus* cf. *minimus*, *Palaeobates angustissimus*

Norien: Hybodontidae : *Hybodus minor*, Polyacrodontidae : *Lissodus lepagei*

Rhétien : *Hybodus minor*, *Lissodus minimus*.

Hettangien : épine de nageoire d'Hybodontidae, *Acrodus nobilis*, et Myriacanthidae: *Halonodon luxembourgensis*

Sinémurien : *Acrodus nobilis* vel *anningiae*

Lotharingien ou Carixien : cuspides de Synéchodontiformes : Palaeospinacidae ?.

Domérien : Synéchodontiformes : Palaeospinacidae ?

Toarcien :

- Zone à *bifrons* : *Hybodus grossiconus*, aiguillon dorsal d'Hybodontidae indét.

- Jonction zone à *bifrons* et couches à *crassum* : *Hybodus* sp.

- Couches à *crassum* : Synéchodontiformes : Palaeospinacidae ; Orectolobiformes : *Annea* sp, *Palaeobrachaelurus* sp ; Hétérodontiformes : *Heterodontus sarstedtensis* ; Incertae sedis : *Protospinax*, *Jurobates* ; Batomorphi indéterminés.

Bajocien inférieur : Acrodontidae : *Asteracanthus* sp, Synéchodontiformes : *Sphenodus* sp.

Bajocien moyen : Synéchodontiformes : *Sphenodus* sp.

Hommage et Remerciements :

Ce travail est dédié à mon ami Gust Pick (Differdange), décédé le 25 juin 94. Collectionneur passionné, chercheur méticuleux et artiste dans le dégagement et la mise en valeur des spécimens minéralogiques et paléontologiques, Gust a bien voulu me faire découvrir des aspects passionnants du Jurassique grand-ducal, et m'a fourni un précieux matériel d'étude.

Pour leurs encouragements et conseils, la lecture de mon manuscrit, la mise à ma disposition de leur matériel, ou les photographies, je remercie chaleureusement Jean-Pierre Biddle, Gilles Cuny, Chris Duffin, Alain Faber, Pascal Godefroit, Serge Guennègues, Roby Haas, Jacques Herman, Hubert Huygens, Guy Kronz et Liette Wilmes, Kurt Meiers, Nico et Maggy Schröder, Nick Simon, Detlev Thies et Daniel Watrinelle.

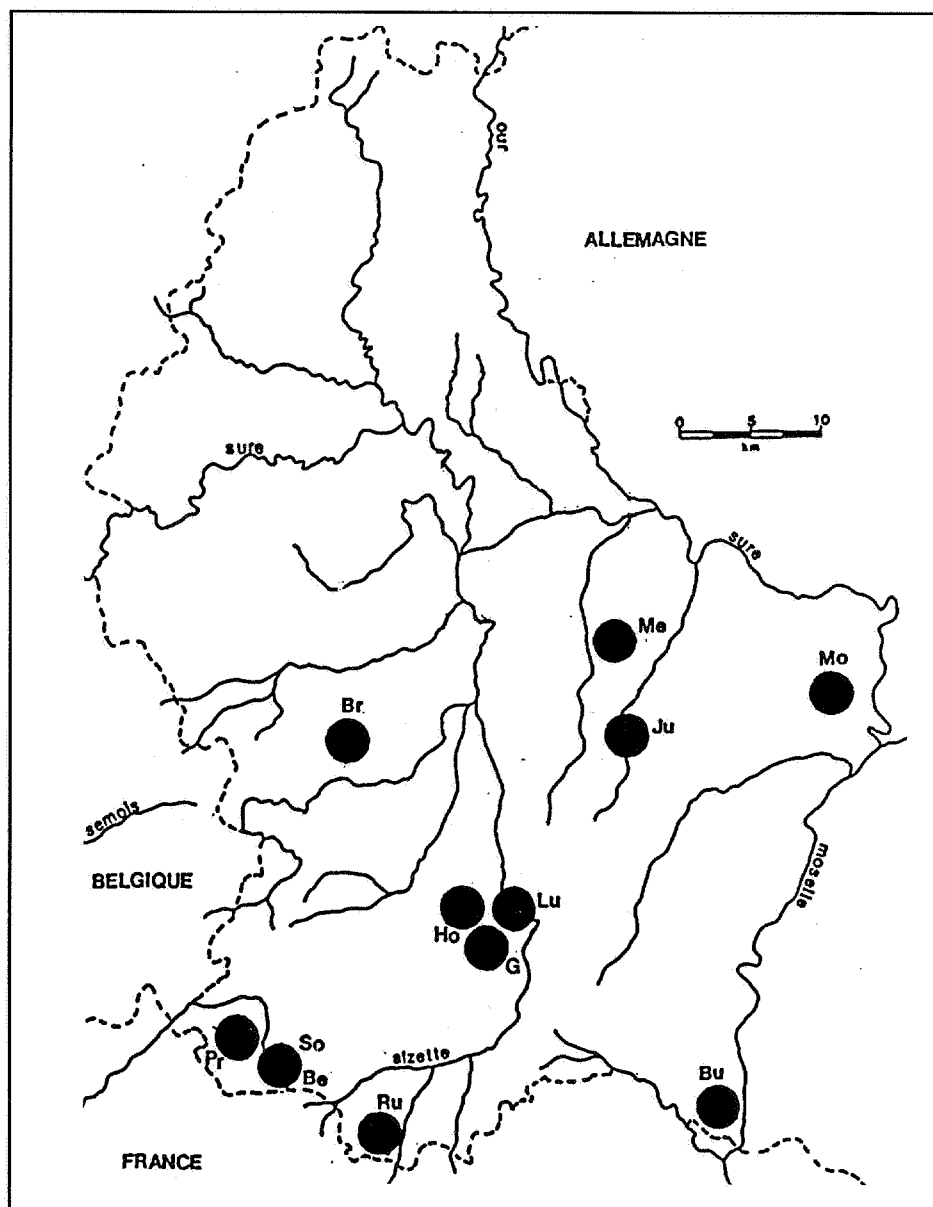


Figure 4. Carte des localités citées ou prospectées: **Be**: Belvaux, **Br**: Brouch, **Bu**: Burmerange, **G**: Gasperich, **Ho**: Hollerich, **Ju**: Junglinstir, **Lu**: Luxembourg, **Me**: Medernach, **Mo**: Moersdorf, **Pr**: Prenzberg, **Ru**: Rummelange, **So**: Soleuvre.

Bibliographie :

AGASSIZ, L., 1843 : *Recherches sur les Poissons fossiles*. Neufchatel. III, 389 p., 44 pl.

CAPPETTA, H., 1987 : *Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. in : *Handbook of Palaeoichthyology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. IIIb, 193 p.

CASIER, E., 1959 : Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique : XII - Sélaciens et Holocéphales de la Province de Luxembourg. *Bull.I.R.S.N.B.*, Bruxelles, 35(8), 30 p.

- DE BEAUMONT, G., 1960 : Contribution à l'Etude des Genres *Orthacodus* Woodw. et *Notidanus* Cuv. (Selachii). *Mém.suisses de Paléont.*, Bâle, 77:46 p., 3 pl.
- DELSATE, D., 1992 : Chondrichthyens mésozoïques du Luxembourg. Note préliminaire. - *Bull.Soc.Nat.luxemb.*, Luxembourg, 93: 181-193.
- DELSATE, D., 1993 : Synthèse des faunes d'Elasmobranches du Trias et du Jurassique de Lorraine. *Cossmanniana*, Paris, Hors-série 2: 52-55.
- DELSATE, D. & C.J.DUFFIN, 1993 : Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique. in : Elasmobranches et Stratigraphie, édité par J.Herman et H.Van Waes. *Professional Paper* , 264 : 103-136, Belgian Geological Survey, Bruxelles.
- DUFFIN, C.J., 1984 : A new myriacanthid holocephalan from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Belgium. *Zool.J.Linn.Soc.*, London. 82: 55-71.
- DUFFIN, C.J., 1993 : Mesozoic Chondrichthyan faunas.1. Middle Norian (Upper Triassic) of Luxembourg. *Palaeontographica*, Abt. A, Stuttgart, 229(1-3): 15-36.
- DUFFIN, C.J. & D.DELSATE, 1993 : A new Myriacanthid Holocephalan (Chondrichthyes) from the Early Jurassic of Luxembourg. *N.Jb.Paläont., Mh.*, Stuttgart, 11: 669-680.
- DUFFIN, C.J. & D.WARD, 1993 : The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. *Belgian Geological Survey. Prof.Paper*, 264: Elasmobranches et Stratigraphie, 43-102.
- PATTERSON, C., 1966 : British Wealden sharks. *Bull.Brit.Mus. (Natural Hist.) Geology* II, London, 7: 281-350.
- RIEPEL, O., 1982 : A new genus of shark from the middle Triassic of Monte San-Giorgio, Switzerland. *Palaeontology*, 25(2): 399-413.
- MAUBEUGE, P.L., 1964 : Le bassin ferrifère lorrain. Aperçu géologique et économique. *Bull. Ac. Soc. lorraines des Sc.*, Nancy. 3(4): 11-44.
- SCHWEIZER, R., 1964 : Die Elasmobranchier und Holocephalan aus den Nusplingen Plattenkalken. *Palaeontographica*, Abt.A, Stuttgart. 123: 58-110.
- THIES, D. 1991 : *Palaeospinax*, *Synechodus* and/or *Paraorthacodus* ? The problem of palaeospinacid genera (Pisces, Neoselachii, Palaeospinacidae). *N.Jb.Paläont.Mh.*, Stuttgart. 1991(9): 549-552.
- THIES, D., 1993 : *Palaeospinax*, *Synechodus* and/or *Paraorthacodus*. Is the problem of palaeospinacid genera (Pisces, Neoselachii) solved ? *N.Jb.Paläont.Mh.*, Stuttgart. 1993(12):
- WOODWARD, A.S., 1889 : *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)* . London. 1. Elasmobranchii: XLIV + 567 p.
- WOODWARD, A.S., 1916 : The Fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. Part I. *Mon. Palaeontogr. Soc.*, London. 1-48.

Planche 1

1. *Hybodus grossiconus* du Toarcien de Soleuvre.
2. *Acrodus nobilis* vel *anningiae* de l'Hettangien de Burmerange.
3. Aiguillon dorsal du Toarcien de Soleuvre (Collection K.Meiers, Losheim).
4. Aiguillon dorsal de l'Hettangien de Brouch (Collection K.Meiers, Losheim).
5. *Sphenodus* du Bajocien du Prenzbiérg et du Rollesbiérg: a: dent antérieure (RB335), b: dent latérale (BM263).

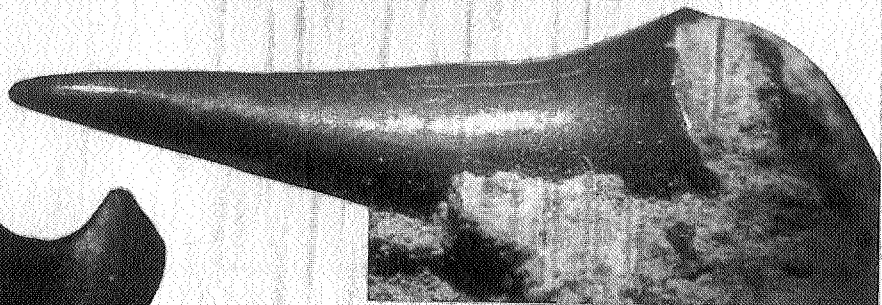
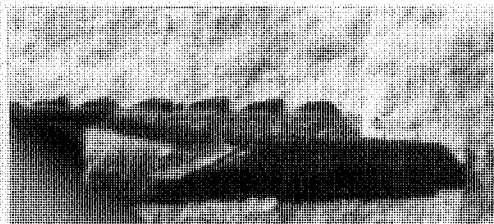
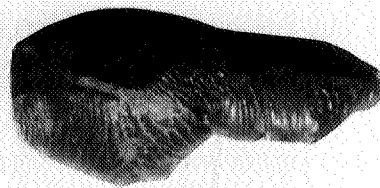
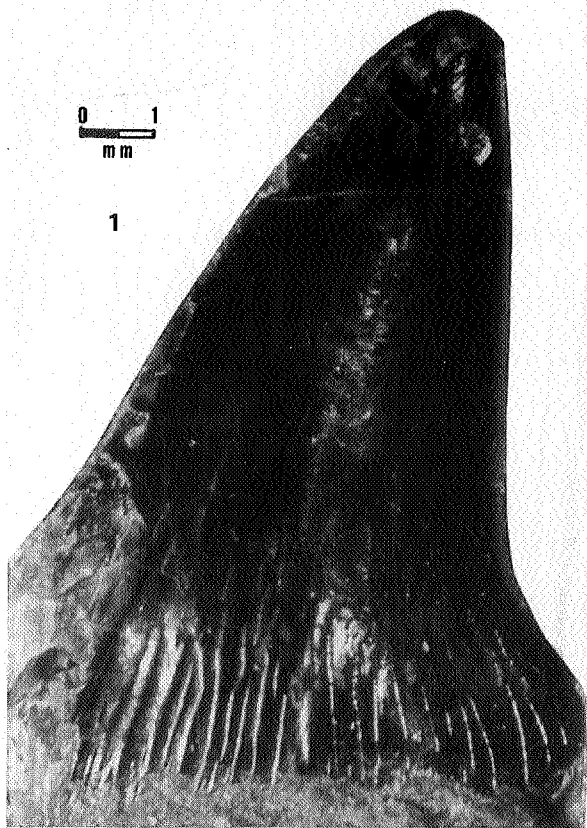


Planche 1

Chondrichthyens du Toarcien inférieur d'Aubange (Lorraine belge)

par

Dominique DELSATE(*) et Pascal GODEFROIT(**)

Résumé: Un niveau condensé à ossements du Toarcien inférieur (Jurassique Inférieur) a fourni, à Aubange (Lorraine belge), une faune de chondrichthyens comprenant des Hybodontidae, des Synechodontiformes, ainsi qu'une nouvelle espèce, *Welcommia terencei* nov. sp., rapprochée des Hexanchiformes.

Mots-clés: Chondrichthyes, *Welcommia terencei* nov. sp., Jurassique, Toarcien inférieur, Lorraine belge.

Abstract: A condensed bone-bed horizon from the Lower Toarcian (Lower Jurassic) of Aubange (Belgian Lorraine) has yielded a chondrichthyan fauna including Hybodontidae, Synechodontiformes and a new species, *Welcommia terencei* nov. sp., close to the Hexanchiformes.

Key-words: Chondrichthyes, *Welcommia terencei* nov. sp., Jurassic, Lower Toarcian, Belgian Lorraine.

Kurzfassung: Eine konzentrierte Knochenschicht von dem Unter Toarcium (Unter Jura) von Aubange (belgisches Lothringen) enthielt eine chondrichthier Fauna mit Hybodontidae, Synechodontiformen, und eine neue Art *Welcommia terencei* nov. sp., dicht bei Hexanchiformen.

Schlüsselwörter: Chondrichthyes, *Welcommia terencei* nov. sp., Jurassicum, Unter Toarcium, belgisches Lothringen.

* Dominique Delsate: Centre de Recherches Lorraines (B - 6760 Ethe) ou 5 rue du Quartier (B - 6792 Battincourt), Belgique.

** Pascal Godefroit: Département de Paléontologie de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Rue Vautier 29, 1040 Bruxelles, Belgique.

Introduction

Le sud de la Province du Luxembourg, région appelée Lorraine belge, a un sous-sol formé de sédiments qui se sont déposés au cours du Trias Supérieur, du Jurassique Inférieur (encore fréquemment appelé Lias) et du début du Jurassique Moyen (Figure 1). Les affleurements du Toarcien, étage terminal de la Série liasique, ont, dès le siècle passé, attiré l'attention des paléontologues par la présence de nombreux vertébrés fossiles (WINKLER, 1873; PURVES, 1884; STAINIER, 1893). Ce n'est cependant qu'au cours des dernières années que l'étude de ces fossiles a réellement été entreprise, grâce aux recherches de paléontologues amateurs réunis au sein d'une A.S.B.L. "Centre de Recherches lorraines" et à de nouvelles fouilles entreprises par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (GODEFROIT & NOLF, 1991). L'étude des reptiles marins toarciens a fait l'objet d'une monographie (GODEFROIT, 1994). La faune d'élasmobranches du "second niveau toarcien à débris osseux" (horizon de condensation faisant la transition entre le Toarcien inférieur et le Toarcien supérieur, voir plus bas) de Belgique a déjà été partiellement décrite (DELSATE *et al.*, 1989; DELSATE, 1990; DELSATE & LEPAGE, 1991; THIES, 1993; DELSATE & THIES, dans ce volume). L'objet du présent article est une étude des dents de sélaciens découvertes dans le fin niveau grésifié marquant, à l'est de la Lorraine belge, la transition entre les Zones à *Dactyloceras tenuicostatum* et à *Harpoceras falcifer*.

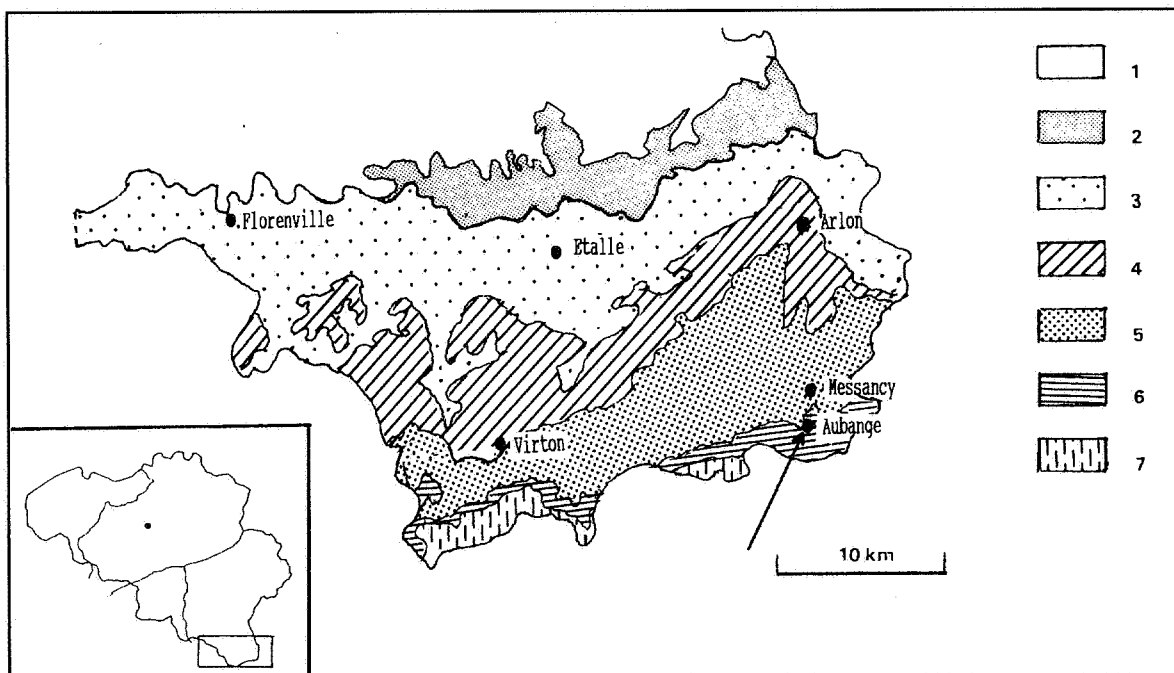


Figure 1. Cadre géologique régional et localisation géographique des environs d'Aubange (Flèche). 1: socle ardennais; 2: Trias supérieur; 3: Hettangien et Sinémurien inférieur; 4: Sinémurien supérieur; 5: Pliénbaschien; 6: Toarcien; 7: Bajocien.

Contexte Géologique

En Lorraine belge, les terrains toarciens forment, de Lamorteau à Athus, une fine bande orientée est-ouest, parallèlement à la frontière franco-belge. Les dépôts du Toarcien inférieur sont caractérisés par leur grande uniformité dans toute la région lorraine. Les faciès suivants peuvent être observés, de bas en haut:

-**"marnes sableuses bleues"**. Cette formation, épaisse d'environ 2,5 mètres à l'est de la Lorraine belge, fait la transition entre le sommet du Pliénbachien et la base du Toarcien. On retrouve en effet l'ammonite pliénbachienne *Pleuroceras hawskerense* à sa base et l'ammonite toarcienne *Dactylioceras tenuicostatum* à son sommet (LAENEN, 1991).

-**"premier niveau toarcien à débris osseux"**. Reposant sur la formation précédente, un niveau centimétrique gréseux à débris osseux (ossements épars et dents de poissons et de reptiles marins), lignite et ammonites a été observé en Lorraine belge, notamment. Ce niveau peut être remplacé par une fine couche de marnes ocre. Il est l'équivalent du Grès de Bourmont en Haute-Marne (MAUBEUGE, 1948). Les dents de sélaciens étudiées dans cet article proviennent toutes de ce niveau.

-**Schistes de Grandcourt** (ou "schistes-cartons"). Ce sont des marnes schisteuses finement feuilletées, bitumineuses, renfermant de la pyrite disséminée et des cristaux de gypse. Cette formation, qui peut atteindre une amplitude de 30 mètres, appartient à la Zone à *Harpoceras falcifer*. Elle renferme plusieurs bancs de nodules calcaires brun-clair de forme lenticulaire.

-**Marnes de Grandcourt à petits nodules septariés**. Ces marnes gris-noir, qui appartiennent à la Zone à *Hildoceras bifrons*, sont épaisses de plusieurs dizaines de mètres et peuvent prendre un aspect feuilleté. Elles renferment de nombreux nodules septariés de taille moyenne riches en ammonites.

- "second niveau toarcien à débris osseux". Au dessus du niveau précédent, on retrouve un niveau phosphaté constant épais de 10 à 20 centimètres et renfermant de nombreux moules internes de bivalves, des ammonites, des bélemnites, des otolithes et une grande variété de dents de sélaciens. Ce niveau a pu être suivi en quasi-affleurement de Saint-Mard à Halanzy (DELSATE, 1990). Il appartient au sommet de la Zone à *Hildoceras bifrons* (Sous-zone à *Zugodactylites braunianus*) et à la Zone à *Haugia variabilis*. C'est donc un niveau de condensation marquant la transition entre le Toarcien inférieur et le Toarcien supérieur.

Les dents étudiées dans ce travail proviennent de la commune d'Aubange, à l'est de la Lorraine belge. Le lotissement OTTEMT (coordonnées Lambert: x = 254,54; y = 29,14) a été exploré par l'A.S.B.L. "Centre de Recherches lorraines" (DELSATE, HERMAN & LEPAGE, 1989; DELSATE, 1990), puis par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Les dents découvertes à cet endroit appartiennent toutes à la collection privée de D. DELSATE et sont reprises, dans ce travail, sous le sigle "OTT-...". En juillet et août 1990, l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique a fouillé la base du Toarcien au lieu-dit "Hinter-der-Croac" (village d'Aix-sur-Cloie, commune d'Aubange; coordonnées Lambert: x = 252,59; y = 29,86). La coupe relevée à cette occasion est présentée à la Figure 2. LAENEN (1991) a étudié les ammonites découvertes au cours de cette fouille, ainsi que le contexte sédimentologique. Les dents de sélaciens trouvées sur ce site sont toutes conservées à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

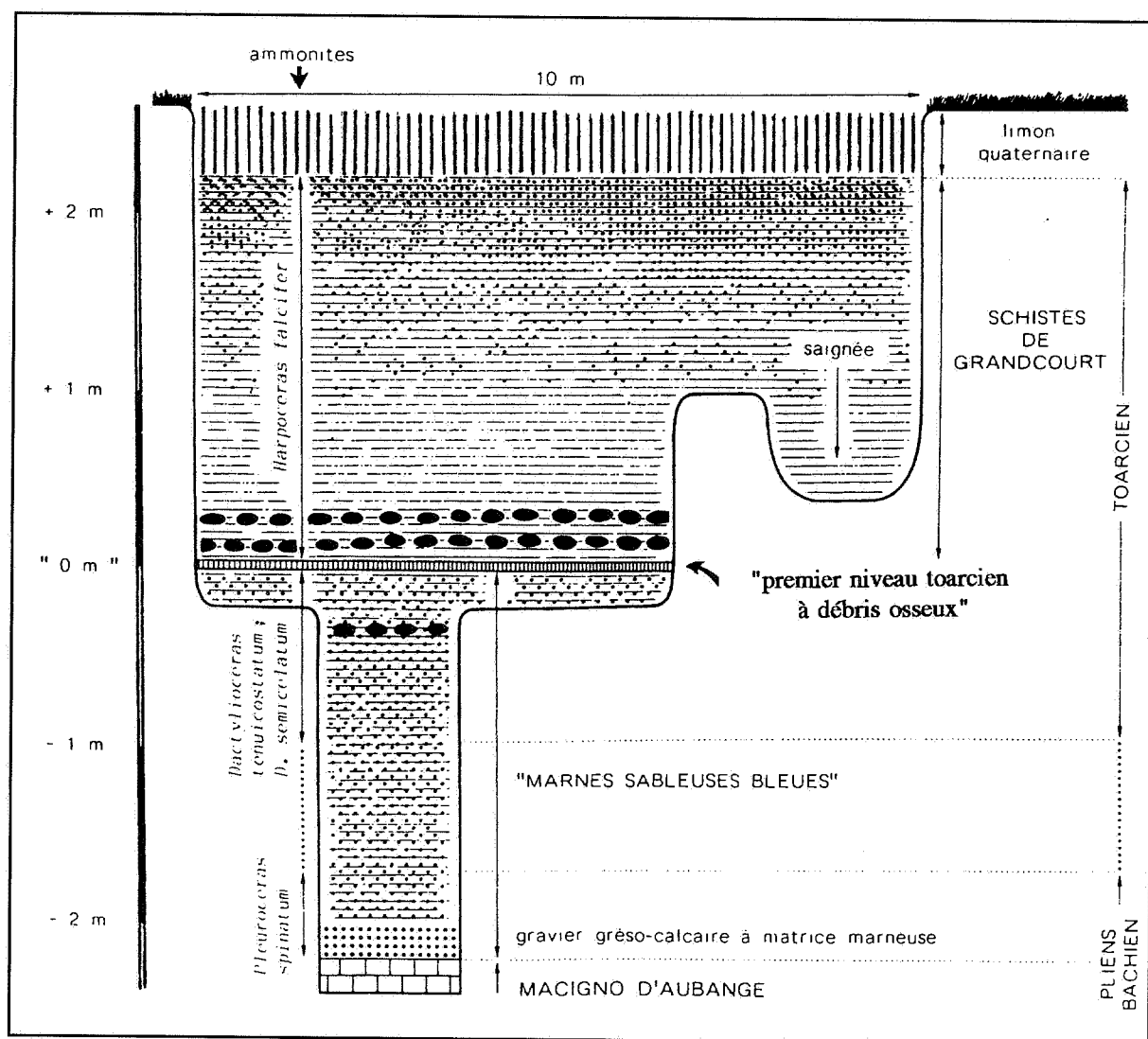


Figure 2. Coupe stratigraphique succincte relevée lors des fouilles de l'Irsnb à Aix-sur-Cloie (x = 252.59; y = 28.860).

PALEONTOLOGIE SYSTEMATIQUE

CLASSE CHONDRICHTHYES HUXLEY, 1880
SOUS-CLASSE ELASMOBRANCHII BONAPARTE, 1838
COHORTE EUSELACHII HAY, 1902
ORDRE HYBODONTIFORMES ZANGERL., 1981
FAMILLE HYBODONTIDAE OWEN, 1846

Genre *Hybodus* AGASSIZ, 1837

Hybodus cfr. *minor* AGASSIZ, 1837

Matériel: IRSNB P6320 (Planche 1, Figure 1).

Mesures: longueur mésio-distale : 3 mm ; largeur labio-linguale : 1,6 mm; hauteur de la base de la racine à l'apex : 2,6 mm.

Description:

Il s'agit d'une dent pratiquement intacte. La couronne est formée d'une cuspide principale flanquée d'une paire de cuspides accessoires. La cuspide principale est haute, massive, de forme triangulaire et très légèrement inclinée distalement. Ses faces labiale et linguale sont convexes (la face linguale est légèrement plus convexe que la face labiale) et ornées de plis verticaux très nets, naissant de la base et convergeant vers l'apex. La face labiale de la couronne porte une dizaine de plis: quatre d'entre eux s'approchent de l'apex sans l'atteindre, un pli naissant plus haut sur la cuspide atteint effectivement l'apex et deux plis s'anastomosent aux trois quarts de la hauteur de la cuspide. La face linguale, moins haute, porte huit ou neuf plis dont cinq atteignent l'apex. Les cuspides accessoires atteignent le tiers de la hauteur de la cuspide principale. Elles portent quatre plis sur chaque face. Ces plis convergent et atteignent l'apex. Les axes verticaux des cuspides accessoires divergent légèrement de l'axe de la cuspide principale. En vue occlusale, les sommets des trois cuspides sont parfaitement alignés.

La couronne est décalée labialement sur la plaque basale, qui présente donc un débord lingual large et surélevé, réduisant d'autant la hauteur de la face linguale de la couronne. La plaque basale possède un bord lingual convexe et un bord labiale rectiligne. Elle ne présente pas de foramen nettement individualisé sur le bord lingual, mais celui-ci est endommagé. Le bord labial est percé par cinq petits foramina circulaires.

Discussion:

Cette dent évoque les dents latérales d'*Hybodus minor* AGASSIZ, 1837, du Trias supérieur (voir DUFFIN, 1993b): comme chez celles-ci, la cuspide centrale est en effet haute, pointue, de forme triangulaire et légèrement inclinée distalement; les cuspides accessoires ne dépassent pas le tiers de la hauteur de la cuspide principale; des plis verticaux épais parcourent les deux faces des cuspides centrale et accessoires; la plaque basale représente moins du cinquième de la hauteur totale de la dent. Néanmoins, jusqu'à présent, *Hybodus minor* n'a jamais été signalé au-delà du Trias. Du matériel plus abondant sera donc nécessaire afin de confirmer cette attribution.

Hybodus cfr. *delabechei* (CHARLESWORTH, 1839)

Matériel: OTT-O1 (Planche 7, Figure 1).

Mesures: longueur mésio-distale (estimée): 7 mm; hauteur apparente de la couronne au niveau de la cuspide centrale: 3 mm.

Description:

Cette dent est incomplètement dégagée: la nature de la gangue (grès calcaire lumachelique à microsphères de pyrite) et la fragilité de la dent empêchent d'ôter plus de sédiments. La couronne est exposée en face labiale. L'extrémité distale exposée, intacte, montre deux cuspides accessoires étroitement accolées. La dent entière ne comptait probablement pas plus de deux paires de cuspides latérales. La cuspide centrale est plutôt fine et haute. Elle est nettement inclinée distalement. Sa partie supérieure est incomplètement dégagée. Un pli médian puissant bifurque à la base, créant un processus labial. Ce pli s'estompe avant le sommet de la cuspide. Les faces latérales de la cuspide principale, de part et d'autre de ce pli médian, sont ornées de cinq ou six fins plis obliques bien marqués, dont deux, sur la face exposée, se prolongent vers l'apex et se fondent insensiblement au pli médian. Plus distalement, une nodosité basale verticale volumineuse se prolonge par un pli oblique rejoignant également le pli vertical médian et lui-même suivi de trois plis verticaux à peine marqués. La première cuspide accessoire est très basse par rapport à la hauteur exposée de la cuspide principale. Sa base est ornée de quelques plis n'atteignant pas l'apex, puis d'un bref pli plus épais. La deuxième cuspide latérale, moitié plus basse, est soudée à la première: la jonction des 2 cuspides accessoires est marquée par un pli court et épais. L'ensemble des 2 cuspides accessoires donne à l'extrémité distale de la couronne un aspect globuleux, accentué par le long intervalle les séparant de la cuspide centrale. La plaque basale ne semble pas conservée.

Discussion:

OTT-O1 évoque, par son architecture et son pli médian bifurqué créant un processus labial, *Hybodus delabechei* (CHARLESWORTH, 1839), décrit notamment dans le Sinémurien anglais (DUFFIN, 1993a) ou belge (DELSATE et DUFFIN, 1993), ainsi que dans le Domérien français (BIDDLE 1993). La dent n'est cependant pas suffisamment dégagée pour assurer cette identification.

Hybodus sp.

Matériel: IRSNB P6321 (Planche 1, Figure 2).

Mesures: longueur mésio-distale conservée: 4,8 mm.

Description:

Cette dent est très endommagée. Seule la face linguale est bien conservée. La base de la couronne et la cuspide accessoire mésiale sont complètes; la cuspide principale et la cuspide accessoire distale sont tronquées peu après leur séparation de la base de la couronne; il est possible que le nombre de cuspides accessoires ait été supérieur. La racine n'est pas préservée. La couronne présente un système de plis bien marqués et présente un renflement à la base du centre de la cuspide principale. Celle-ci était probablement à l'origine plutôt élancée que massive. Le pli médian vertical qui parcourt sa base présente une base proéminente formant une légère nodosité; il est entouré, d'un côté, de 3 plis, et, de l'autre, de 5 plis obliquant vers l'apex de la cuspide principale. Si plusieurs de ces plis s'estompent rapidement, d'autres se prolongent vers le sommet de la cuspide principale. Les bases de ces plis sont à peine marquées par de légères nodosités. La face linguale de la cuspide accessoire complète est parcourue par 4 plis obliques s'anastomosant progressivement vers l'apex. La base de la cuspide accessoire tronquée porte 5 ou 6 plis obliques.

Discussion:

L'état fragmentaire de cette dent empêche toute identification précise, au niveau spécifique. Elle se rapproche cependant d'*Hybodus reticulatus* AGASSIZ, 1837 par la faible densité de ses plis et par l'absence de véritable nodosité à leur base.

SOUS-COHORTE NEOSELACHII
SUPERORDRE SQUALOMORPHII COMPAGNO, 1973
ORDRE SYNECHODONTIFORMES DUFFIN & WARD, 1993
FAMILLE PALAEOSPINACIDAE REGAN, 1906

Genre *Synechodus* WOODWARD, 1888

Synechodus cfr. *enniskilleni* DUFFIN & WARD, 1993

Matériel: IRSNB P6322 (Planche 2, Figure 1).

Mesures: Longueur mésio-distale conservée : 1,5 mm; hauteur conservée de la base de la racine à l'apex : 1,1 mm.

Description:

IRSNB P6322 est une dent brisée aux 2 extrémités latérales. La couronne présente une cuspide centrale légèrement inclinée distalement (15° par rapport à la perpendiculaire à la base de la dent). Une crête occlusale bien marquée est présente; l'apex est abrasé. Sur la face linguale, on observe 7 plis obliques bien marqués, non anastomosés, partant d'un feston à la base de la cuspide; trois de ces plis atteignent presque l'apex. Sur la face labiale, 7 plis obliques très nets partent d'un feston bien marqué par les nodosités engendrant les plis. Ces 7 plis atteignent presque l'apex. Le profil occlusal est plan; sa face labiale est légèrement convexe et sa face linguale, nettement plus convexe. Un résidu de racine est visible en zone linguale. La jonction linguale de la couronne avec la racine est horizontale. La jonction labiale n'est pas observable.

Discussion:

Les plis verticaux puissants, dont les bases se réunissent en festons, évoquent *Synechodus enniskilleni* DUFFIN & WARD, 1993. Néanmoins, une conclusion définitive ne peut être déduite d'un spécimen aussi fragmentaire.

Synechodus cfr. *occultidens* DUFFIN & WARD, 1993

Matériel: IRSNB P6323 (Planche 2, Figure 2), IRSNB P6324 (Planche 3, Figure 1), IRSNB P6325 (Planche 3, Figure 2), OTT-30 (Planche 7, Figure 5).

Mesures: Les mesures prises sur les spécimens attribués à *Synechodus* cfr. *occultidens* sont reprise dans le Tableau 1.

Tableau 1. Mesures prises sur les spécimens attribués à *Synechodus* cfr. *occultidens*, du toarcien de Lorraine belge. L = longueur mésio-distale conservée de la couronne; H = hauteur conservée de la base à l'apex de la couronne; ICp = inclinaison distale de la cuspide principale sur l'horizontale définie par la base de la dent; NCm = nombre de cuspides accessoires mésiales; NCd = nombre de cuspides accessoires distales.

	L	H	ICp	NCm	NCd
P6323	2,50 mm	2,33 mm	70°	1	?
P6324	2,75 mm	2,35 mm	50°	1	?
P6325	3,60 mm	2,20 mm	80°	?	0
OTT30	2,50 mm	1,50 mm	85°	0?	0

Description:

La plaque basale de ces 4 dents, anaulacorhize, est de type "synechodontiforme" (DUFFIN & WARD, 1993) et particulièrement basse. Elle a, en profil basal, la forme d'un trapèze allongé mésio-distalement; son bord lingual débord largement au-delà de la couronne. Chez OTT-30, le diamètre labio-lingual est plus important distalement. La face linguale de la plaque basale, plutôt convexe, est percée de foramina relativement larges

(6 ou 7 chez IRSNB P6323; 4 ou 5 chez IRSNB P6324). La face labiale, très mince et plutôt droite, est parcourue de foramina sur toute sa longueur; sous le sommet de la cuspide principale, les plus larges sont transformés en sillons verticaux ouverts basalement.

La couronne se caractérise par sa cuspide principale triangulaire, à large base s'effilant rapidement vers l'apex, nettement plus convexe du côté lingual que du côté labial et inclinée distalement. Les bords de cette cuspide sont très tranchants. La face linguale porte des plis généralement brefs, plus fins et plus nombreux (13 à 15 chez IRSNB P6324) que sur la face labiale. Ces plis sont surtout marqués sur la base de la cuspide principale: ils s'estompent au niveau du tiers moyen ou à mi-hauteur de la cuspide; d'autres naissent et s'estompent sur le tiers moyen; de rares plis, enfin, naissent à mi-hauteur et atteignent l'apex. Chez OTT-30, de fins plis linguaux courent du sommet de la lunule vers l'apex. On peut distinguer, sur base de la morphologie de la couronne, un groupe de dents supposées antérieures (IRSNB P6323 et IRSNB P6324) et un groupe de dents supposées latérales ou postérieures (IRSNB P6325 et OTT-30). Il n'est cependant pas exclu que ces deux groupes correspondent aux séries dentaires supérieure et inférieure.

Chez les dents du premier groupe, la cuspide est relativement peu inclinée distalement et n'est pas inclinée du côté lingual. La face labiale de la couronne est parcourue par quelques longs plis bien marqués et convergents vers l'apex. La présence de cuspides accessoires distales est possible, mais non vérifiable à cause de l'état fragmentaire de ces deux dents. Le bord mésial de la couronne porte une cuspide accessoire basse et inclinée distalement comme la cuspide principale. Ces deux cuspides ne sont pas nettement séparées, mais restent unies par leur base. La cuspide accessoire mésiale est parcourue par des plis bien marqués sur la face labiale (IRSNB P6323) et/ou linguale (IRSNB P6323 et IRSNB P6324), atteignant l'apex. En face linguale, la jonction entre la couronne et la racine se fait par une lunule convexe vers la couronne. La ligne de jonction labiale n'a pu être observée.

Chez IRSNB P6325 et OTT-30, la cuspide principale est plus oblique distalement et nettement inclinée du côté lingual (30 à 40° par rapport à la verticale). Un feston formé de petites alvéoles réunies en chaînette se dessine sur toute la longueur de la face labiale de la couronne. Cette base festonnée surplombe la racine et la contacte par une bandelette ornée de fines stries verticales très serrées. Chez IRSNB P6325, 7 ou 8 fins plis prennent naissance à distance du feston labial de la base de la couronne; quelques-uns atteignent l'apex. La face labiale de la couronne d'OTT-30 ne montre aucun pli. Il n'y a pas de cuspide accessoire mésiale. La couronne de OTT-30 montre cependant deux expansions latérales très fines de la cuspide principale, ainsi que deux crêtes basales formant un rebord net surplombant la racine du côté labial et lingual. L'extrémité distale de cette dent présente une forte angulation vers le bord lingual. L'extrémité mésiale est brisée. Chez OTT-30, la jonction entre la face linguale de la couronne et la racine se présente sous la forme d'une lunule lisse sous la cuspide principale, se prolongeant sous les fines expansions latérales de la couronne. La ligne de jonction labiale est rectiligne chez OTT-30 ou sigmoïde chez IRSNB P6325.

Discussion:

Ces 4 dents évoquent *Synechodus occultidens* DUFFIN & WARD, 1993. Par la morphologie de sa couronne à base sigmoïde, IRSNB P6325 est particulièrement proche de dents figurées par ces auteurs (fig.10, c et e). Elles diffèrent néanmoins par la présence de plis sur la face labiale de la cuspide centrale (IRSNB P6323, IRSNB P6324, IRSNB P6325). Ceux-ci sont en effet absents sur les dents antérieures et latérales de *Synechodus occultidens*: seuls quelques plis très brefs parcourent la base de la couronne, partant d'un feston réticulé. Il n'est cependant pas exclu que ces plis soient abrasés. Les dents postéro-latérales de *S. occultidens* sont pourvues de plis bien marqués, mais sont de morphologie différente des dents présentées ici, avec notamment leur cuspide principale beaucoup plus basse. La face basale de la racine de *S. occultidens* a une forme triangulaire très marquée chez les dents antérieures et plus étalée sur les dents postérieures; chez les dents présentées ici, elle a plutôt une forme trapézoïdale. Les couronnes des dents parasymphysaires de *S. occultidens* possèdent une paire de cuspides accessoires, dont la distale est la plus prononcée (DUFFIN & WARD 1993, fig.10a, p.74), ce qui peut être compatible avec ce qui a été observé chez IRSNB P6323 et IRSNB P6324. Certaines dents de *Synechodus occultidens* évoquant IRSNB P6325 et OTT-30 présentent des cuspides accessoires, non retrouvées ici. Les expansions latérales de la couronne de OTT-30 sont très nettement différentes du schéma présenté par *S. occultidens*.

Les dents de *Synechodus enniskilleni* DUFFIN & WARD, 1993 présentent des plis bien marqués, mais la forme de ses cuspides, plus élevées, est différente.

Synechodus kruckowi THIES, 1983 et *Synechodus riegrafi* THIES, 1983 sont écartés sur base de leur racine arquée, de la plus nette séparation de leurs cuspides, de la forme plus élevée et plus pointue de leurs cuspides et de leurs plis plus fortement marqués.

Dans la mesure où les dents décrites ci-dessus appartiennent au même taxon, elles pourraient représenter une espèce nouvelle, proche de *Synechodus occultidens*. Néanmoins le matériel récolté est insuffisant pour s'engager plus loin et il paraît préférable de les référer à *Synechodus* cfr. *occultidens*.

ORDRE ?HEXANCHIFORMES BUEN, 1926 Genre *Welcommia* CAPPETTA, 1990

Diagnose amendée (basée sur les dents, uniquement): ?Hexanchiformes à racines dentaires de type "synechodontiforme" basses et épaisses; plaque basale de la racine triangulaire à projection linguale marquée; face basale de la racine portant une rangée de larges et profonds foramina labiaux, séparés par des piliers de tissu radulaire; canaux vasculaires se rétrécissant vers la face linguale. Cavité pulpaire étroite, mais bien développée. Couronne des dents symphysaires inférieures symétrique à cuspide médiane droite flanquée de plusieurs paires de cuspides latérales. Dents antérieures et latérales asymétriques; face linguale de la couronne nettement plus convexe que la face labiale; cuspide principale nettement plus haute que les cuspides accessoires.

Espèce-type: *Welcommia bodeuri* CAPPETTA, 1990.

Autres espèces référées: *Welcommia politus* THIES, 1992; *Welcommia terencei* nov. sp.

Welcommia terencei nov. sp.

- | | |
|------|--|
| 1989 | <i>Palaeospinax</i> sp. DELSATE et al., p.77 |
| 1990 | Hexanchidés ? DELSATE, p.25 |
| 1991 | Hexanchidae ? DELSATE & LEPAGE, p.7 |
| 1993 | Hexanchidae ? DELSATE, p.52 |

Holotype: IRSNB P6328 (Planche 5, Figure 1), une dent antéro-latérale

Paratypes: IRSNB P6326 (Planche 4, Figure 1: dent symphysaire ou parasymphysaire), IRSNB P6327 (Planche 4, Figure 2: dent antérieure), IRSNB P6329 (Planche 6, Figure 1), IRSNB P6330 (Planche 6, Figure 2), IRSNB P6331 (Planche 7, Figure 2) et IRSNB P6332 (Planche 6, Figure 3) (dents antéro-latérales).

Derivatio nominis: espèce dédiée à TERENCE DELSATE, qui a découvert la première dent intacte (IRSNB OTT-02).

Locus typicus: Aix-sur-Cloie, lieu-dit "Hinter-der-Croac" (Lorraine belge). Coordonnées Lambert: x= 252.59; y= 29.86.

Stratum typicum: "premier niveau toarcien à débris osseux", faisant la transition entre les Schistes de Grandcourt, appartenant à la Zone à *Harpoceras falcifer*, et les "marnes sableuses bleues", appartenant à la Zone à *Dactylioceras tenuicostatum* (Toarcien inférieur, Jurassique Inférieur).

Autre spécimen référé: OTT-02 (Planche 7, Figure 3), une dent latérale découverte à Aubange, dans le Lotissement Ottemt (Lorraine belge; coordonnées Lambert: x= 254.54; y= 29.14). Cette dent a été trouvée dans le même niveau géologique que le matériel-type.

Diagnose: Plaque basale de la racine avec torus lingual ne montrant pas de forte proéminence. Dents symphysaires ou parasymphysaires portant 2 paires de cuspides accessoires nettement séparées et divergentes, atteignant le tiers de la hauteur de l'acrocone. Dents antérieures et antéro-latérales à cuspide principale très élargie mésio-distalement et très inclinée vers l'arrière. (30 à 50° par rapport à l'axe vertical de la dent) et à cuspides accessoires partiellement séparées: il existe un maximum de 4 cuspides mésiales de taille décroissante et un maximum de 4 cuspides distales de taille décroissante et inclinées vers l'arrière de la dent. L'axe passant par le sommet des cuspides accessoires distales forme un angle d'environ 30° avec l'axe horizontal de la dent. Les dents sont toutes de petite taille: l'axe mésio-distal d'IRSNB P6326 (dent symphysaire ou parasymphysaire) fait 1,9 mm et celui des dents antérieures ou antéro-latérales fait de 3,2 à 3,5 mm.

Description:

Mesures: Les mesures prises sur les spécimens attribués à *Welcommia terencei* nov. sp. figurent dans le Tableau 2.

Tableau 2. Mesures prises sur les spécimens attribués à *Welcommia terencei* nov. sp., du toarcien de Lorraine belge. L = longueur mésio-distale conservée de la couronne; H = hauteur conservée de la base à l'apex de la couronne; ICp = inclinaison distale de la cuspide principale sur l'horizontale définie par la base de la dent; NCm = nombre de cuspides accessoires mésiales; NCd = nombre de cuspides accessoires distales.

	L	I	H	ICp	NCm	NCd
P6326	1,90 mm	-	1,80 mm	80°	2	2
P6327	3,20 mm	-	2,80 mm	80°	1	3
P6328	3,5 mm	1,2 mm	3,00 mm	55°	1	3
P6329	3,6 mm	-	3,00 mm	60°	2	4
P6330	-	-	-	50°	-1	-1
P6331	2,9 mm	-	2,50 mm	50°	-1	-

Caractères généraux: La racine de *Welcommia terencei* est relativement basse et massive. Sa face basale est légèrement concave et sa face linguale est nettement convexe, mais le torus ne forme pas une projection proéminente. La racine porte, sur la portion basale de sa face labiale, une rangée de grands foramina étirés verticalement, séparés par des piliers verticaux de tissu radiculaire. Les canaux vasculaires se prolongent horizontalement vers la face linguale de la racine, où ils s'ouvrent par de nombreux petits foramina circulaires. Les extrémités mésiale et distale de la racine sont légèrement effilées. D. et M. HOVESTADT ont gracieusement accepté d'étudier la structure histologique de dents très fragmentaires rapportées à *Welcommia terencei*. Ces dents ont une structure orthodonte à cavité pulpaire étroite, avec un anneau vasculaire entouré de dentine circumpulpaire et de dentine palliale dans les zones périphériques (Planche 7, Figure 4).

Dent symphysaire ou parasymphysaire (IRSNB P6326): La couronne, parfaitement lisse, est formée d'une cuspide principale légèrement inclinée distalement, entourée de deux paires de cuspides accessoires. La section de la cuspide principale est biconvexe, plus bombée lingualement. Elle possède des bords tranchants bien définis qui se prolongent vers les bords latéraux. Son sommet est légèrement incliné vers la face linguale. Les axes de la première paire de cuspides accessoires divergent d'environ 45° par rapport à l'axe de la cuspide principale. Leur hauteur atteint environ la moitié de la cuspide principale. Les axes de la seconde paire de cuspides accessoires sont nettement moins divergents. Les cuspides accessoires distales sont nettement inclinées vers le côté lingual de la dent. Les cuspides mésiales sont, par contre, légèrement inclinées vers le côté labial. La ligne de jonction couronne-racine est rectiligne du côté labial et légèrement concave en face linguale.

L'aspect symétrique de la couronne évoque une position symphysaire sur la mâchoire. La légère inclinaison distale de la cuspide principale et l'asymétrie d'inclinaison labiale ou linguale des cuspides accessoires rappellent plutôt une position parasymphysaire.

Dents antérieures ou antéro-latérales (IRSNB P6327-P6331): La couronne de ces dents est parfaitement lisse, très étroite labio-lingualement et asymétrique. Elle est composée de cuspides agencées en "dents de scie". La cuspide principale est haute, de forme triangulaire et inclinée de 40° à 60° par rapport à l'axe horizontal de la couronne (représenté par la ligne de jonction rectiligne couronne-racine en face labiale). Sa face linguale est très convexe et sa face labiale, plus plane. Elle présente des bords tranchants très vifs se prolongeant sur les cuspides accessoires. L'arête mésiale de la cuspide principale est rectiligne ou légèrement ondulée vers sa base; son profil est légèrement concave sur les dents plus latérales. L'arête distale est rectiligne sur les dents plus antérieures et légèrement convexe sur les dents plus latérales. On observe un maximum de 4 cuspides accessoires distales (IRSNB P6329) triangulaires, de taille décroissante et séparées les unes des autres par des incisures peu profondes. La première, à l'apex très aigu, atteint environ le quart de la hauteur de la cuspide principale. L'axe passant par le sommet des cuspides accessoires distales forme un angle d'environ 30° avec l'axe horizontal de la dent défini précédemment. L'axe de la première cuspide accessoire distale peut diverger distalement par rapport à l'axe de la cuspide principale. On observe également un maximum de 4 cuspides accessoires mésiales (IRSNB P6331) de taille également décroissante. Celles-ci ont un apex plus émoussé que les cuspides distales et leur taille est, en règle générale, plus petite. Elles prennent naissance le long du bord mésial de la cuspide principale. Le schéma de la crête occlusale peut être sigmoïde: chez IRSNB P6328, les apex des cuspides accessoires distales sont plus proches du bord labial que l'apex de la cuspide principale. Chez IRSNB P6329, les cuspides accessoires distales sont inclinées vers le côté labial et la cuspide principale, vers le bord lingual.

La ligne de jonction entre la couronne et la racine forme, sur la face linguale, un angle obtus d'environ 120°. On remarque, à ce niveau, la présence d'une lunule bien développée. La ligne de jonction labiale est pratiquement rectiligne et ne présente pas de lunule.

Discussion:

La racine de *Welcommia terencei* est de type "synechodontiforme", tel que l'ont défini DUFFIN & WARD (1993). La vascularisation de la racine est en effet de type anaulacorhize modifié (cfr. HOVESTADT & HOVESTADT-EULER, 1993): la face basale de la racine porte une rangée de foramina en face labiale, séparés par des piliers de tissu radicaire; les canaux vasculaires se rétrécissent vers la face linguale. Les foramina labiaux sont larges et profonds et la face labiale de la racine prend, de ce fait, un aspect très plissé: ce trait est, selon DUFFIN et WARD (1993), caractéristique de la famille des Palaeospinacidae.

Les couronnes dentaires asymétriques, comprimées labio-lingualement, pratiquement lisses et en lame de scie permettent, par contre, de rapprocher le genre *Welcommia* de l'Ordre des Hexanchiformes (CAPPETTA, 1990). Les Hexanchiformes typiques présentent cependant un certain nombre de caractères fondamentaux que l'on ne retrouve pas chez *Welcommia*. La racine est en effet très comprimée labio-lingualement et très haute: elle prend, de ce fait, un aspect "en peigne" tout à fait caractéristique (vascularisation "notidanoïde" CASIER, 1947). De plus, à cause de l'importante compression labio-linguale des dents, la cavité pulpaire a complètement disparu, alors qu'elle subsiste chez *Welcommia*. On remarque enfin une hétérodonie dignathique très marquée, chez les Hexanchiformes classiques, alors que celle-ci paraît peu accusée chez *Welcommia*.

Le genre *Welcommia* possède donc une racine de type synechodontiforme et une couronne rappelant celle des Hexanchiformes. Sa classification dans l'un de ces deux Ordres paraît de ce fait problématique.

Le premier, THIES (1983) a fait de l'ensemble Palaeospinacidae + Orthacodontidae le groupe-frère des Hexanchidae. DUFFIN & WARD (1993, fig.15) proposent un cladogramme, basé uniquement sur des caractères dentaires, montrant que les Synechodontiformes et les Hexanchiformes forment un groupe monophylétique. Ils classent *Welcommia* parmi les Hexanchiformes et en font le groupe-frère des formes typiques de cet ordre. Les Hexanchiformes prendraient leurs racines, selon le cladogramme proposé par ces deux auteurs, parmi les Synechodontiformes, Ordre rassemblant les Familles des Palaeospinacidae et des Orthacodontidae. La racine des Hexanchidae peut en effet dériver facilement de celle des Synechodontiformes par compression labio-linguale; cette importante compression de la dent provoque également la disparition complète de la cavité pulpaire. Il faut cependant remarquer que l'Ordre des Synechodontiformes, tel qu'il est présenté par DUFFIN & WARD, est clairement paraphylétique: il ne peut dès lors être considéré comme un taxon naturel, mais bien comme un groupe artificiel facilitant la classification des Neoselachii.

En considérant, comme DUFFIN & WARD (1993), que la racine "synechodontiforme" est plésiomorphe par rapport à la racine "notidanoïde" des Hexanchiformes classiques et en admettant que la couronne "en lame de scie" des Hexanchiformes est bien un caractère apomorphe parmi les Neoselachii, on est amenés, à la suite de CAPPETTA (1990) et de DUFFIN et WARD (1993) à rattacher le genre *Welcommia* à l'Ordre des Hexanchiformes. *Welcommia*, avec sa racine synechodontiforme, forme le groupe-frère de tous les autres Hexanchiformes, chez lesquels la racine est comprimée labio-lingualement. Il n'est cependant pas exclu que la couronne dentaire "en dent de scie" soit apparue indépendamment, par évolution parallèle, chez les Hexanchiformes et chez *Welcommia*: dans ce cas-ci, ce dernier genre devrait donc être placé à l'intérieur du groupe paraphylétique des "Synechodontiformes". *Welcommia politus* (THIES, 1993) a été attribué à *Palaeospinax* (THIES, 1993), puis à *Synechodus* (DUFFIN & WARD, 1993) sur base des racines dentaires "synechodontiformes" et de critères squelettiques: vertèbres amphicoles astérospondyles et présence du second aiguillon dorsal. Les Hexanchiformes classiques ne possèdent pas d'aiguillons dorsaux. Toutefois, la présence ou l'absence des aiguillons dorsaux ne serait pas un caractère diagnostique ou taxonomique utile chez les requins squaloïdes (HUBBS & MC HUGH, 1951; DUFFIN & WARD, 1993). Ce caractère ne modifie donc pas notre réflexion systématique à ce stade de connaissance.

Welcommia terencei se distingue de *Welcommia bodeuri* par ses dents plus petites (les dents antéro-latérales inférieures peuvent atteindre 8.5 mm chez cette dernière espèce) et par la présence de cuspides accessoires bien individualisées sur la face mésiale de ses dents antérieures ou latérales. Les cuspides accessoires des dents symphysaires ou parasymphysaires sont mieux séparées les unes des autres, chez *Welcommia terencei*.

Les dents sont également plus grandes chez *Welcommia politus* (Planche 7, Figure 6): les dents latérales peuvent atteindre 5.5 mm. Les cuspides des dents symphysaires sont, chez cette espèce, moins divergentes que chez *Welcommia terencei*. La cuspide principale de *Welcommia politus* est moins élargie mésio-distalement et moins inclinée distalement (60° à 80° par rapport à l'horizontale contre 40° à 60° chez *W. terencei*). Les cuspides accessoires sont mieux séparées les unes des autres. Le bord distal des couronnes, portant les cuspides accessoires, est moins oblique (environ 10° par rapport à l'horizontale contre 30° chez *W. terencei*). Le nombre maximum de cuspides accessoires mésiales est de 7 contre 4, chez *W. terencei*.

CONCLUSIONS

La faune de Chondrichthyens du Toarcien inférieur (contact entre la Zone à *Dactylioceras tenuicostatum* et la Zone à *Harpoceras falcifer*) d'Aubange étudiée dans cet article s'établit comme suit:

Euselachii Hybodontoides:

- *Hybodus* cfr. *minor* AGASSIZ, 1837
- *Hybodus* cfr. *delabechei* (CHARLESWORTH, 1839)
- *Hybodus* sp.

Neoselachii:

Squalomorphii:

- *Synechodus* cfr. *enniskilleni* (DUFFIN & WARD, 1993)
- *Synechodus* cfr. *occultidens* (DUFFIN & WARD, 1993)
- *Welcommia terencei* sp. nov.

La faune d'élasmobranches découverte dans le "second niveau toarcien à débris osseux" (niveau de condensation de la Sous-zone à *Zugodactylites braunianus* et de la Zone à *Haugia variabilis*: transition entre le Toarcien inférieur et le Toarcien supérieur) d'Halanzy (Lorraine belge) a déjà fait l'objet de plusieurs notes (DELSATE *et al.*, 1989; DELSATE, 1990; DELSATE & LEPAGE, 1991; THIES, 1993; DELSATE & THIES, dans ce volume). Les fossiles découverts dans ce niveau n'ont cependant pas encore fait l'objet d'une description globale précise et complète. La liste faunique peut néanmoins être présentée comme suit:

Euselachii Hybodontoides:

- *Hybodus* sp.
- *Liassodus* sp.

Neoselachii:

Squalomorphii:

- *Squalogaleus* sp. (= *Protospinax*)
- *Synechodus* sp.
- *Sphenodus* sp.

Galeomorphii:

- *Heterodontus sarstedtensis* THIES, 1983
- *Palaeobrachaelurus* cfr. *alisonae* THIES, 1983
- *Palaeobrachaelurus* sp.
- *Annea maubeugei* DELSATE & THIES, 1995
- *Jurobates cappettai* THIES, 1983

Batomorphii:

- cfr. *Spathobatis*

On assiste donc, au cours du Toarcien inférieur, à un important renouvellement de la faune d'élasmobranches au nord-est du Bassin de Paris. Il serait intéressant de préciser les modalités de ce renouvellement: celui-ci reflète-t-il un phénomène global à plus grande échelle géographique ou bien résulte-t-il de variations écologiques et/ou géographiques locales? Seule une étude systématique détaillée des faunes d'élasmobranches dans le Toarcien d'Europe occidentale permettra de répondre précisément à cette question.

REMERCIEMENTS

P. L. MAUBEUGE nous a guidés dans l'observation et l'étude du Jurassique lorrain. P. BULTYNCK, chef du Département de Paléontologie de l'I.R.S.N.B. nous a accordé sa confiance pour l'étude du matériel d'Aubange. J.-P. BIDDLE et S. GUENEGUES nous ont encouragés à entreprendre ce travail, qui a pu voir le jour grâce au soutien de J. HERMAN (Service Géologique de Belgique). C. DUFFIN, D. NOLF, D. THIES, R. WILD, L. LATOUR et H. HUYGENS ont guidé nos réflexions, lors de rencontres amicales et discussions passionnantes. J. CILLIS a réalisé les clichés au microscope électronique à balayage de l'I.R.S.N.B. Monsieur SCALCON a autorisé et favorisé les fouilles sur le lotissement qu'il dirige. T. DELSATE, G. DELSATE, K. et M. AKMAN, ainsi que l'équipe des techniciens du Département de Paléontologie de l'I.R.S.N.B. ont participé aux traitements des sédiments et à l'extraction du matériel étudié ici. A chacun, nos remerciements les plus chaleureux.

BIBLIOGRAPHIE

AGASSIZ, L., 1833-1844. *Recherches sur les poissons fossiles*, 5 volumes, 1420 pp. Neuchâtel.

BIDDLE, J.P., 1993. *Quelques élasmodontes du Domérien (Jurassique inférieur) de la région du Mans (Sarthe, France)*. *Cossmanniana*, Hors-série n°2: 61-66. Paris.

CAPPETTA, H., 1990. *Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Crétacé inférieur du sud de la France*. *Palaeovertebrata*, 20 (1): 33-54. Montpellier.

CASIER, E., 1947. *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. I-III*. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 23 (13-15), 92 pp. Bruxelles.

CHARLESWORTH, E., 1839. *Illustrated zoological notices. On the remains of a species of Hybodus from Lyme Regis*. *Annals and Magazine of natural History*, 3: 242-248.

- DELSATE, D., 1990. *Deux nouveaux horizons à Vertébrés (Chondrichthyes-Elasmobranchii et Osteichthyes-Actinopterygii) dans le Toarcien belge et limitrophe (Lorraine): Synthèse stratigraphique et profils nouveaux*. Professional Paper, 242, 53 pp. Service géologique de Belgique. Bruxelles.
- DELSATE, D., 1993. *Synthèse des faunes d'Elasmobranches du Trias et du Jurassique de Lorraine*. Cossmanniana, Hors-série n°2: 52-55. Paris.
- DELSATE, D. & DUFFIN, C.J., 1993. *Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique*. In: HERMAN, J. & VAN WAES, H. (éditeurs), *Elasmobranches et Stratigraphie*. Professional Paper, 264: 103-136. Service géologique de Belgique. Bruxelles.
- DELSATE, D., HERMAN, J. & LEPAGE, J.C., 1989. *Nouvelles faunes d'Elasmobranches du Toarcien de la Lorraine belge*. Bulletin de la Société belge de Géologie, 98 (1): 77-80. Bruxelles.
- DELSATE, D. & LEPAGE, J.-C., 1991. *Requins et Raies en Lorraines*. Geolor Magazine, 3: 6-9. Thionville.
- DELSATE, D. & THIES, D., ce volume. *Teeth of the fossil shark *Annea THIES 1983 (Elasmobranchii, Neoselachii)* from the Toarcian of Belgium*. In: HERMAN, J. & VAN WAES, H. (éditeurs), *Elasmobranches et Stratigraphie*. Professional Paper, Service géologique de Belgique. Bruxelles.
- DUFFIN, C.J., 1993a. *Teeth of *Hybodus (Selachii)* from the Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset (southern England): preliminary note*. In: HERMAN, J. & VAN WAES, H. (éditeurs), *Elasmobranches et Stratigraphie*. Professional Paper, 264: 45-52. Service géologique de Belgique. Bruxelles.
- DUFFIN, C.J., 1993b. *Mesozoic chondrichthyan faunas. 1. Middle Norian (Upper Triassic) of Luxembourg*. Palaeontographica Abt.A, 229 (1-3): 15-36. Stuttgart.
- DUFFIN, C.J. & WARD, D.J., 1993. *The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, Dorset (southern England)*. In: HERMAN, J. & VAN WAES, H. (éditeurs), *Elasmobranches et Stratigraphie*. Professional Paper, 264: 53-102. Service géologique de Belgique. Bruxelles.
- GODEFROIT, P., 1994. *Les reptiles marins du Toarcien belgo-luxembourgeois*. Mémoires pour servir à l'explication des cartes géologiques et minières de la Belgique, 39, 98 pp. Bruxelles.
- GODEFROIT, P. & NOLF, D., 1991. *Les vertébrés fossiles des terrains mésozoïques de Lorraine belge et les récentes fouilles de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*. Bulletin d'information des Géologues du Bassin de Paris, 28 (2): 3-12. Paris.
- HOVESTADT, D.C. & HOVESTADT-EULER, M., 1993. *The vascularization system in the teeth of *Selachii**. In: HERMAN, J. & VAN WAES, H. (éditeurs), *Elasmobranches et Stratigraphie*. Professional Paper, 264: 241-258. Service géologique de Belgique. Bruxelles.
- HUBBS, C.L. & MCHUGH, 1951. *Relationships of the pelagic shark *Euprotomicrus bispinatus* with description of a specimen from off California*. Proceedings of the California Academy of Sciences 27 (6): 159-176. San Francisco.
- LAENEN, B., 1991. *Ammonietenfauna en afzettingenmilieu van de basis van de formatie van Grandcourt te Aix-sur-Cloie (overgang Pliensbachiaan-Toarciaan van Belgisch Luxemburg)*. Licentiaatsverhandeling. Katholieke Universiteit Leuven, Departement Geologie-Geografie. Afdeling Historische Geologie, 79 pp. Leuven.
- MAUBEUGE, P.L., 1948. *Sur un nouvel horizon paléontologique du Lias supérieur et le contact du Lias Moyen et Supérieur dans l'Est de la France (Note préliminaire)*. Bulletin de la Société géologique de France, 5ème série, 18: 59-68. Paris.
- PURVES, J.-C., 1884. *Explication de la feuille de Lamorteau*. Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, Service de la Carte géologique du Royaume, 32 pp. Bruxelles.
- STAINIER, X., 1893. *Note sur les sauriens du Jurassique belge*. Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, 7: 201-203. Bruxelles.

THIES, D., 1983. *Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 58: 1-116. Frankfurt-am-Main.

THIES, D., 1992. *A new species of Palaeospinax (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Lower Jurassic Posidonia Shale of Southern Germany*. Paläontologische Zeitschrift, 66 (1/2): 137-146. Stuttgart.

THIES, D., 1993. *New evidence of Annea and Jurobates, two rare neoselachians (Pisces, Chondrichthyes) from the Jurassic of Europe*. In: HERMAN, J. & VAN WAES, H. (éditeurs), Elasmobranches et Stratigraphie. Professional Paper, 264: 137-146. Service géologique de Belgique. Bruxelles.

WINKLER, T.-C., 1873. *Note sur une nouvelle espèce de Lepidotus*. Mémoires de la Société royale de Liège, 2ème série, 4: 1-4. Liège.

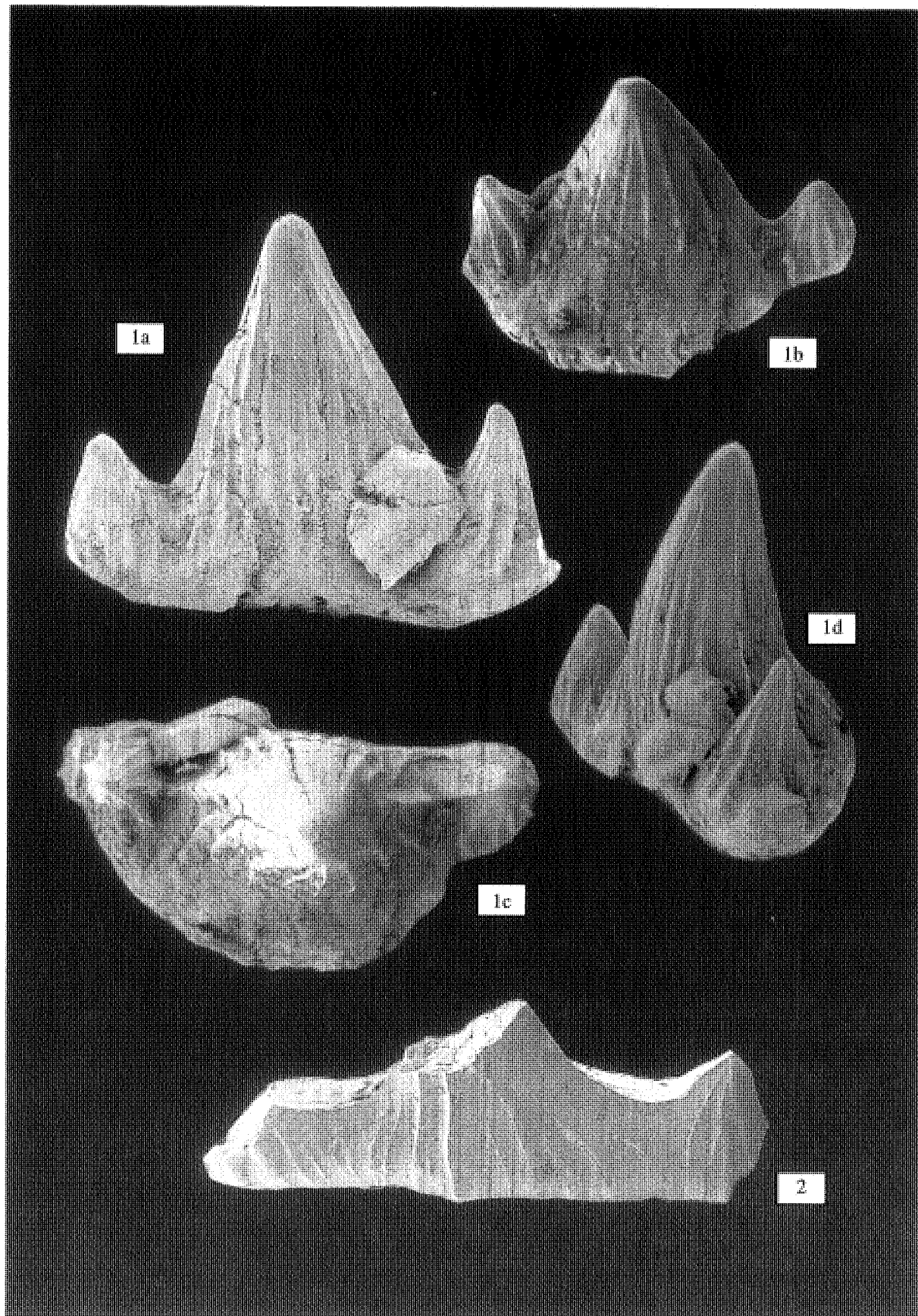


Planche 1 : 1. IRSNB P6320: *Hybodus* cfr. *minor*, Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. **a**: vue labiale; **b**: vue linguale; **c**: vue occlusale; **d**: vue de profil (x 32). 2. IRSNB P6321, *Hybodus* sp., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie (x 25).

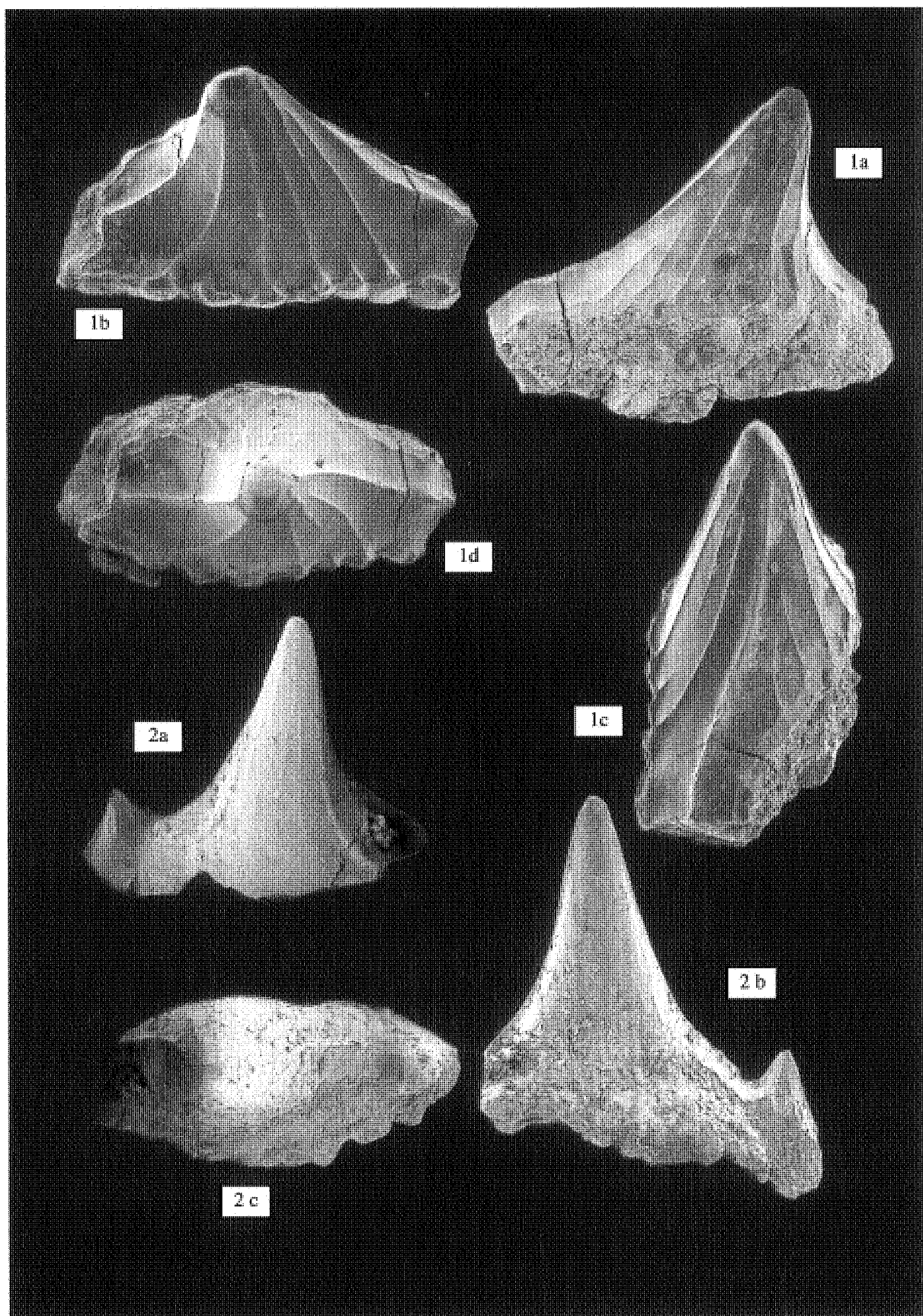


Planche 2 : 1. IRSNB P6322: *Synechodus* cfr. *enniskilleni*, Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. **a:** vue linguale; **b:** vue labiale; **c:** vue de profil (x 53); **d:** vue occlusale. 2. IRSNB P6323: *Synechodus* cfr. *occultidens*, Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. **a:** vue labiale; **b:** vue linguale; **c:** vue occlusale (x 32).

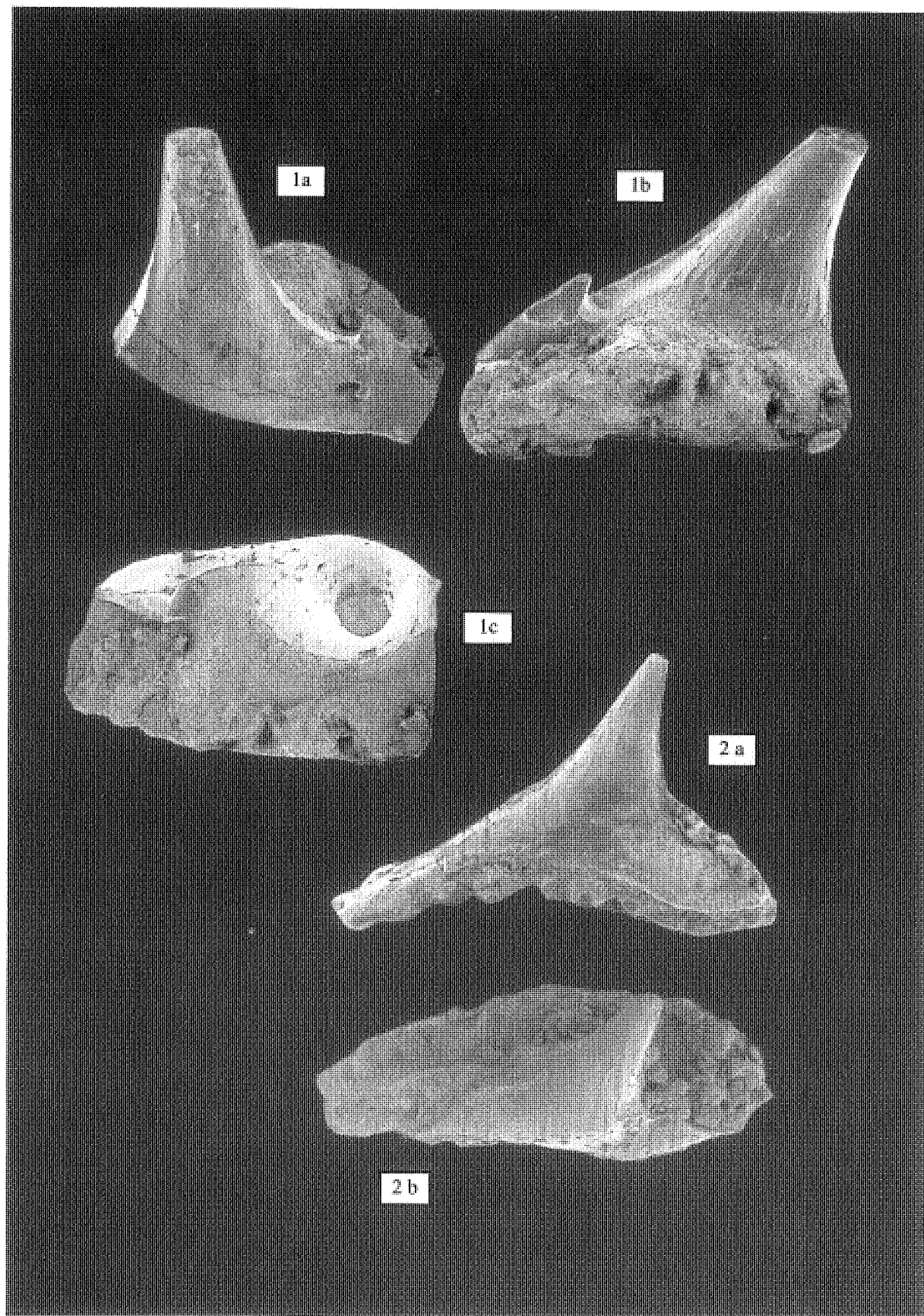


Planche 3 : 1. IRSNB P6324: *Synechodus* cfr. *occultidens*, Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. a: vue labiale; b: vue linguale; c: vue occlusale. 2. IRSNB P6325: *Synechodus* cfr. *occultidens*, Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. a: vue labiale; b: vue occlusale (x 26).

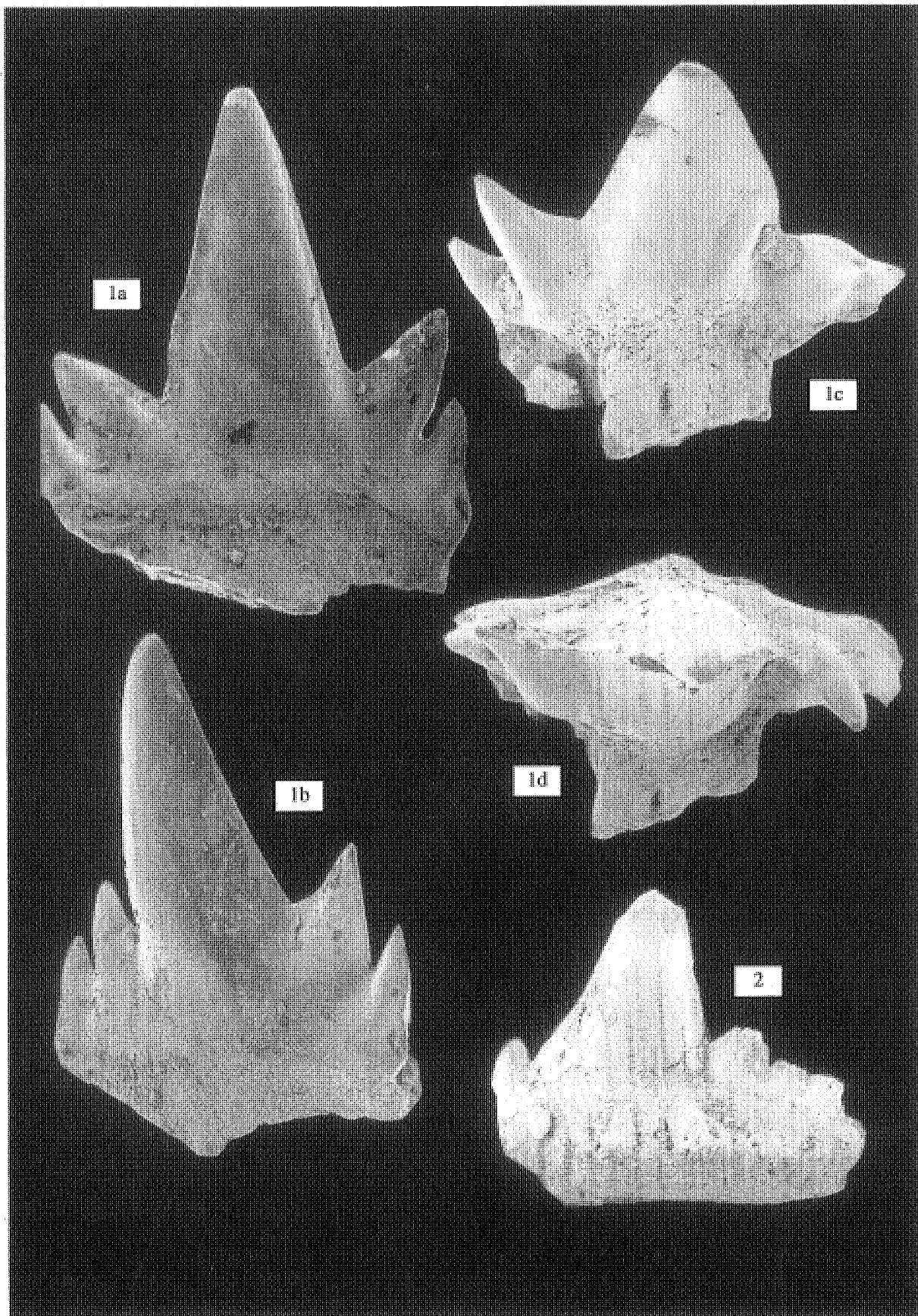


Planche 4 : 1. IRSNB P6326: dent symphysaire de *Welcommia terencei* sp. nov., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. **a:** vue labiale; **b:** vue labiale oblique; **c:** vue linguale; **d:** vue occlusale (x 44). 2. IRSNB P6327: dent antérieure de *Welcommia terencei*, sp.nov., vue linguale. Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie (x 27).

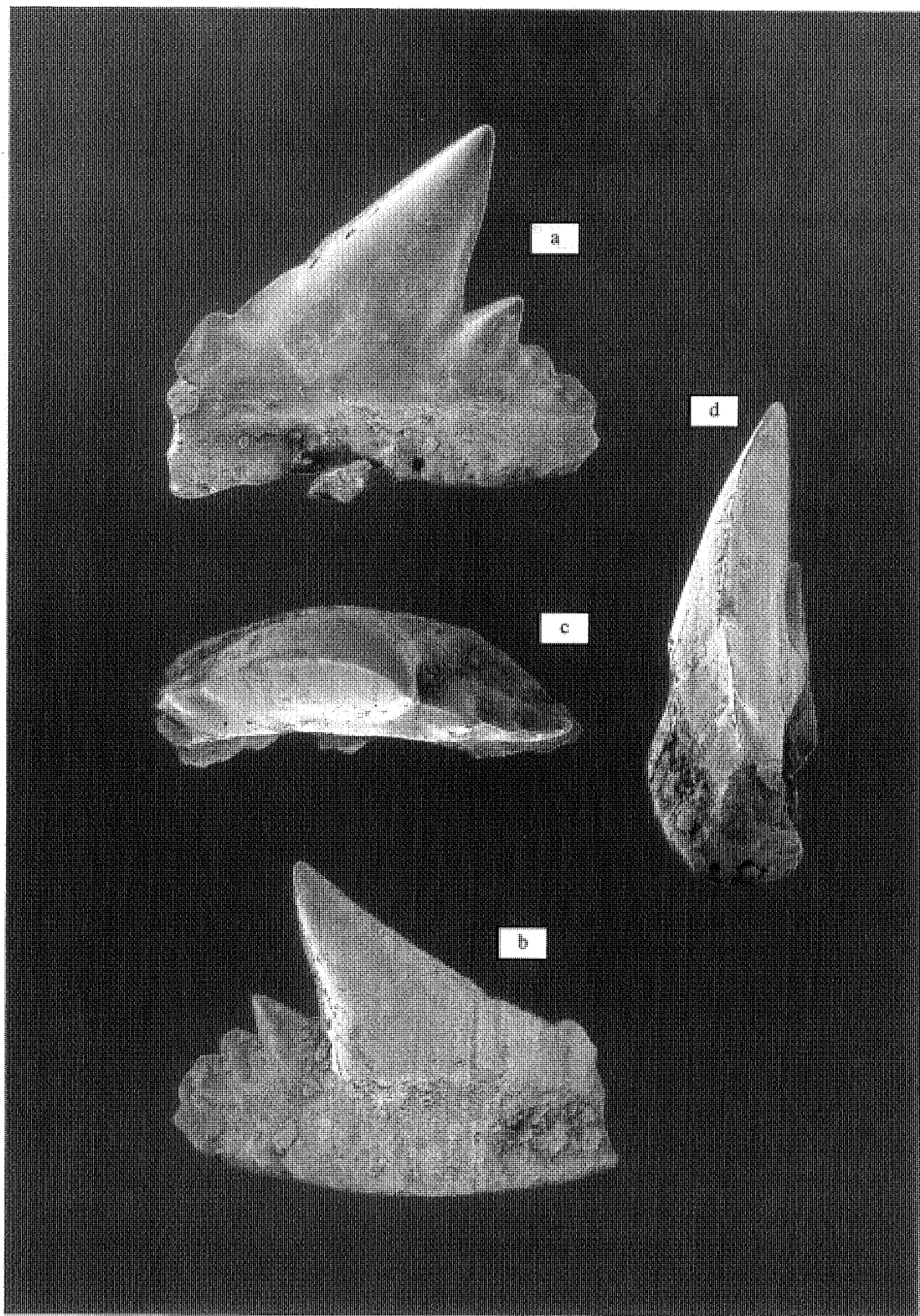


Planche 5 : 1. IRSNB P6328: dent latérale de *Welcommia terencei* sp.nov. (Holotype), Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. **a:** vue labiale; **b:** vue linguale; **c:** vue occlusale; **d:** vue de profil (x 25).

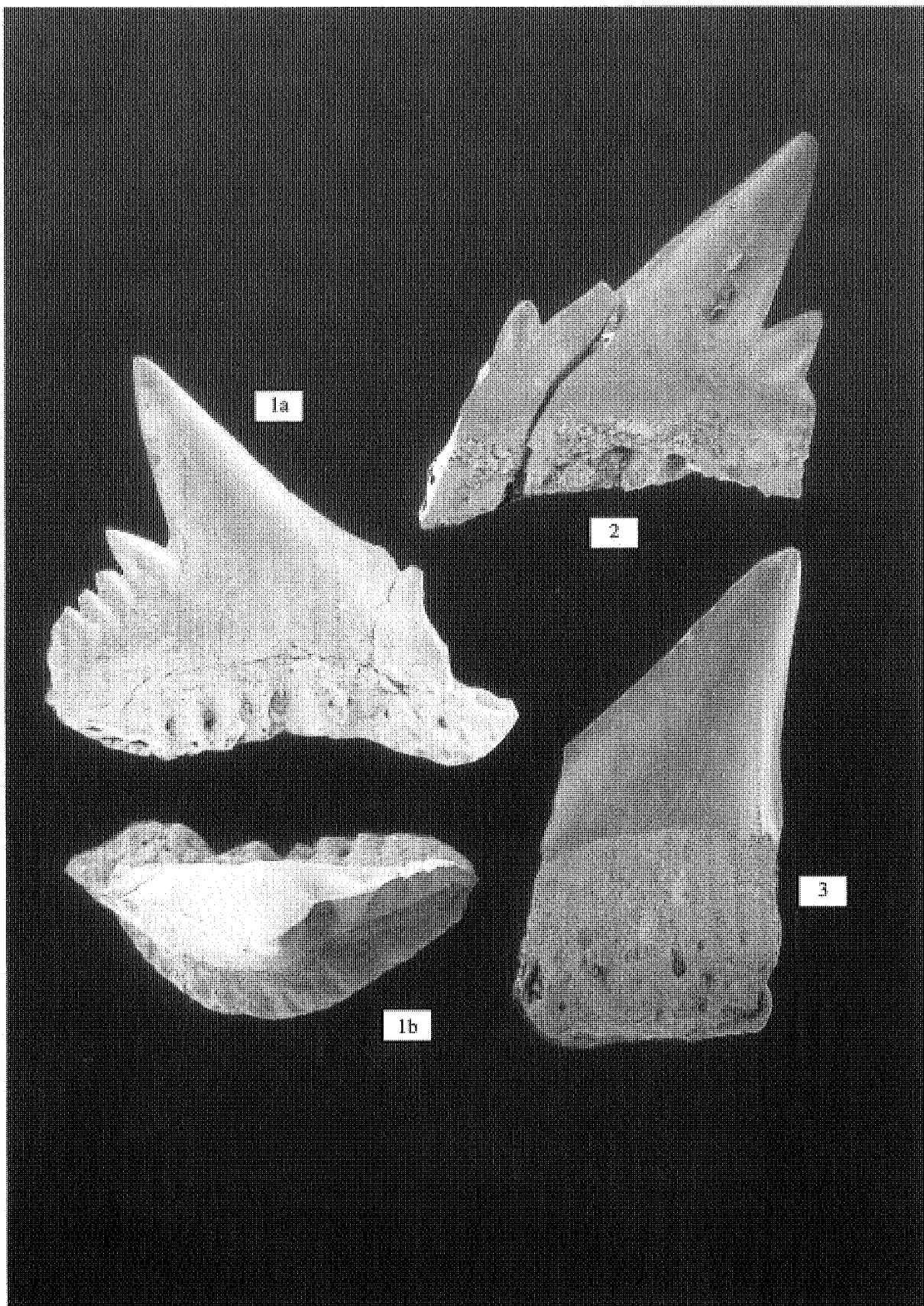


Planche 6 : 1. IRSNB P6329: dent latérale de *Welcommia terencei* sp.nov., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. a: vue labiale; b: vue occlusale. 2. IRSNB P6330: dent latérale de *Welcommia terencei* sp.nov., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie, vue labiale. 3. IRSNB P6332: cuspide principale de *Welcommia terencei*, sp.nov., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie, vue linguale (x 25).

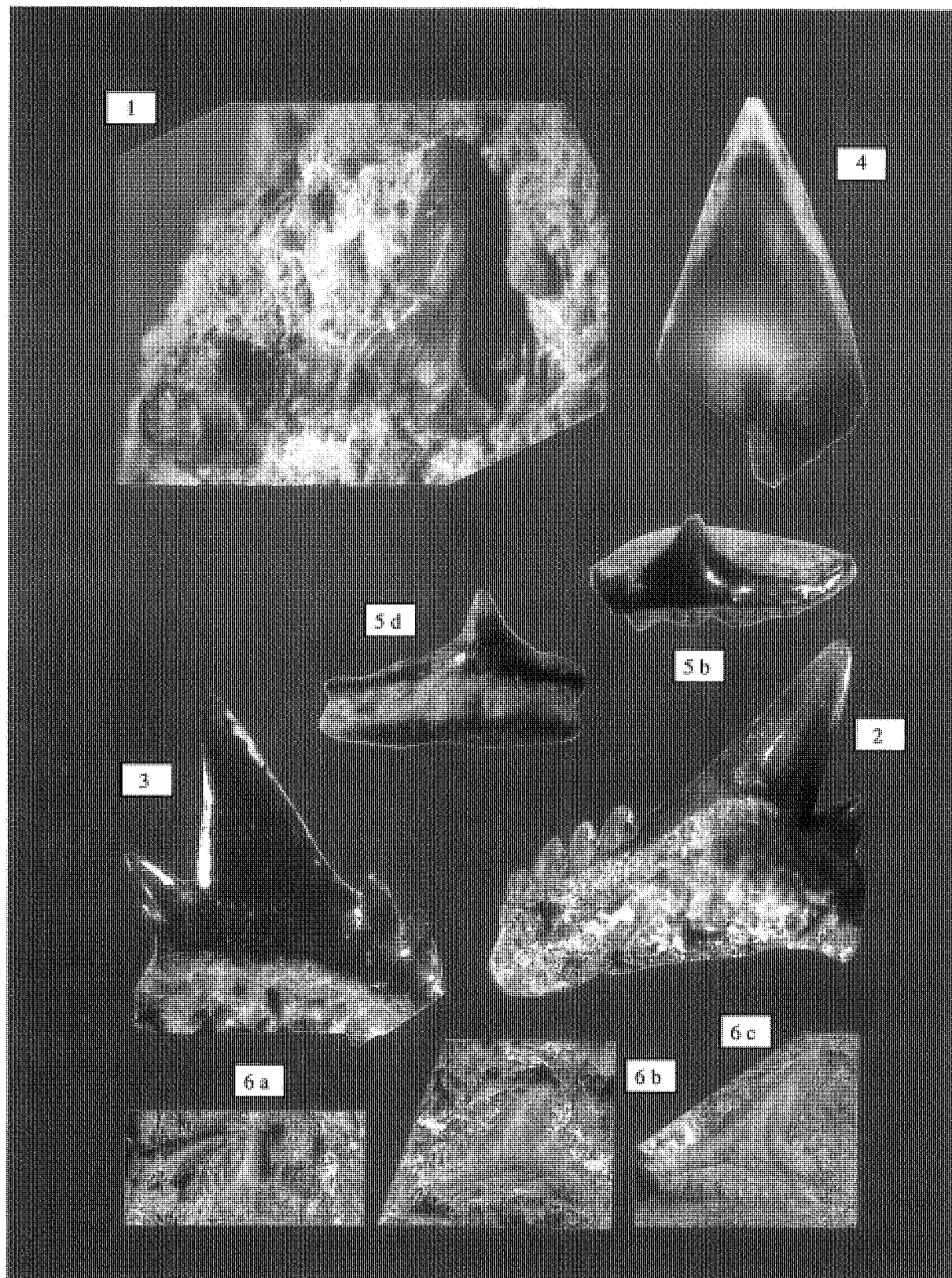


Planche 7 : 1. OTT-01: *Hybodus* cfr. *delabechei*, Toarcien inférieur d'Aubange, vue labiale (x 18). 2. IRSNB P6331: dent latérale de *Welcommia terencei* sp. nov., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie, vue linguale (x 21). 3. OTT-02: dent latérale de *Welcommia terencei* sp. nov., Toarcien inférieur d'Aubange, vue labiale (x 21). 4. Cuspide principale de *Welcommia terencei* sp. nov., Toarcien inférieur d'Aix-sur-Cloie. Structure histologique (coupe réalisée par D. & M. Hovestadt). 5. OTT-30: *Synechodus* cfr. *occultidens*, Toarcien inférieur d'Aubange. a: vue linguale; b: vue occlusale (x 20). 6. *Welcommia politus* THIES, 1993 a: dent antérieure; b: dent latérale; c: dent latérale (reproduites avec l'autorisation de l'auteur) (x 7).

Teeth of the fossil shark *Annea* THIES 1983 (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Toarcian of Belgium

by

Dominique DELSATE (*) & Detlev THIES (**)

Abstract: Teeth of the fossil shark *Annea* THIES 1983 (Neoselachii, Orectolobiformes) were discovered in the Toarcian of Belgium. The teeth belong to a new species: *A. maubeugei* sp. nov. *Annea* was previously known only from the Aalenian and Bajocian of NW Germany. The teeth from the Toarcian of Belgium provide further support for the validity of the genus *Annea* and extend its palaeogeographical and stratigraphical range.

Key words: Elasmobranchii - Orectolobiformes - *Annea* - Middle Toarcian - Belgian Lorraine.

Résumé: Des dents du requin fossile *Annea* THIES 1983 (Neoselachii, Orectolobiformes) ont été découvertes dans le Toarcien de Belgique. Les dents appartiennent à une nouvelle espèce: *A. maubeugei* sp. nov. Auparavant, *Annea* était uniquement connue de l'Aalénien et du Bajocien d'Allemagne Nord Occidentale. Les nouveaux spécimens du Toarcien belge confirment à nouveau la validité du genre *Annea* et étendent sa distribution paléogéographique et stratigraphique.

Mots-clefs: Elasmobranchii - Orectolobiformes - *Annea* - Toarcien moyen - Lorraine belge.

Kurzfassung: Zähne der fossilen Haifischgattung *Annea* THIES 1983 (Neoselachii, Orectolobiformes) sind im Toarcium Belgiens entdeckt worden. Die Zähne werden einer neuen Art., *A. maubeugei* sp. nov., zugeordnet. Die Gattung *Annea* war zuvor nur aus dem Aalenium und Bajocium Nordwestdeutschlands bekannt. Die neuen Funde bekräftigen die Gültigkeit der Gattung *Annea*, erweitern ihre paläogeographische Verbreitung und vergrößern ihre stratigraphische Reichweite.

Schlüsselwörter: Elasmobranchii - Orectolobiformes - *Annea* - Mittel Toarcium - Belgische Lothringen.

* Dominique DELSATE: Centre de Recherches Lorraines (6760 ETHE) ou Rue du Quartier, 5 (6792 BATTINCOURT), Belgique.

** Detlev THIES: Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Hannover, Callinstrasse 30, 30167 Hannover, Deutschland.

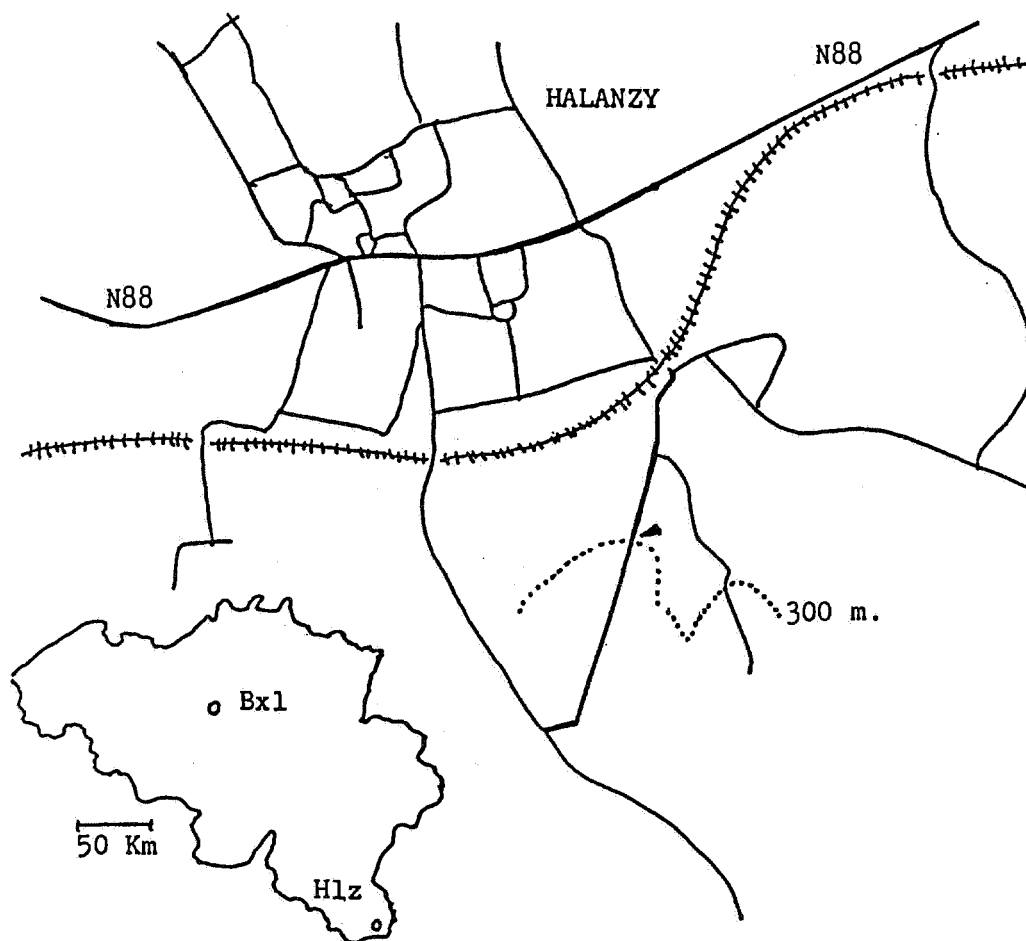
Introduction

The fossil orectolobiform shark *Annea* was first described by THIES (1983) based on a single oral tooth from the Middle Jurassic (Upper Aalenian) of Moorberg near Hannover (NW Germany). The knowledge of *Annea* was subsequently widened on the basis of further material from the Upper Aalenian of Moorberg and Goslar (NW Germany, THIES 1989) and from the Lower Bajocian of Emmerke near Hildesheim (NW Germany, THIES 1993). All the teeth of *Annea* found so far combine the typical dental morphology of orectolobiforms (i.e. development of a multicuspid crown provided with an apron and an uvula, possession of a hemiaulacorhize root) with the presence of a characteristic median vertical keel on the main cusp, extending from the tip of the cusp to the base of the apron. Apart from some fragmentary, specifically indeterminable teeth the German material was attributed to a single species - *Annea carinata* THIES 1983.

Recently, teeth of *Annea* were also discovered in the Toarcian of Belgium. The new material differs morphologically from *A. carinata* and represents a new species. It is the aim of this paper to describe the new material and to discuss its significance in terms of systematics, stratigraphy, and palaeobiogeography.

Locality and stratigraphy

Locality: The material originates from an outcrop SE of the "Rue des Vergers" E of the village of Halanzy (Aubange) in SE Belgium (Textfigure 1). The locality is described as "Sondage 1: 195 mètres au Sud de l'embranchement du chemin montant vers le Sud-Est. Cote approx.: 300 mètres. Prairie en bord de route. (côté Est)" in DELSATE (1990: 17). Grid reference: Carte géologique 1/40.000, feuille de Musson-Aubange; Long. East 5°45'10", Lat. North 49°38'23".



Textfigure 1. Sketch map of the locality.

Stratigraphy: The material was collected from a 15-30 cm thick, brown, conglomeratic horizon rich in phosphates. The horizon occurs at the top of the *Hildoceras bifrons* blue marls and bears the ammonites *Catacoeloceras crassum* and *Haugia variabilis*, the belemnites *Dactyloteuthis* sp. and *Acrocoelites* sp., and the bivalve *Astarte voltzi*. Through the ammonite fauna the horizon is interpreted as a condensed layer comprising the top of the *Hildoceras bifrons* zone (*Zugodactylites braunianum* subzone) and the *Haugia variabilis* zone. The horizon has previously been described from the French and Luxembourg Lorraine by MAUBEUGE (1955, 1958). French scholars (ELMI 1967, POMEROL 1975) subdivide the Toarcian into a lower, middle and upper part with the *Hildoceras bifrons* and *Haugia variabilis* zones forming the Middle Toarcian. By contrast, English (DEAN, DONOVAN & HOWARTH 1961) and German authors (HOFFMANN 1968, SCHLEGELMILCH 1976, BRACHMANN 1989) do not recognize a Middle Toarcian. Instead, they consider the *Haugia variabilis* zone as the base of the Upper Toarcian, which contains the *Haugia variabilis* zone (tc2a), the *Grammoceras*

thouarsense zone (tc2b), and the *Dumortiera levesquei* zone (tc2c)). A detailed description of the locality and the section containing the horizon bearing the teeth of *Annea* is given by DELSATE (1990).

Apart from the Belgian locality of Halanzy, some teeth of *Annea* were also recovered from the French Toarcian locality of Longlaville near Longwy (in the neighbourhood of Halanzy), where the same horizon occurs. However, the Belgian locality of Halanzy has provided better-preserved material.

Methods and material

Methods: The samples were digested in an aqueous solution of liquid soap. Then the sediment was washed and sieved using meshes with mesh widths of 3.0 and 0.3 mm. The carbonate was removed from the residue by applying a 10 % acetic acid solution which was buffered with tricalcic phosphate for one hour. The concentrated residue was washed again, dried, and sorted under a binocular microscope for sharks teeth.

Material: The material comprises 71 teeth of *Annea*. The material is housed in the collection of the Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB) under the catalogue numbers mentioned in the text. Further material is present in the private collection of D. DELSATE.

Systematic Palaeontology

The terminology used in the description of the new material follows CASIER (1947) and CAPPETTA (1987).

Class Chondrichthyes
Subclass Elasmobranchii
Cohort Neoselachii
Superorder Galeomorphii
Order Orectolobiformes
Inc. fam.

Genre *Annea* THIES, 1983

Type species: *A. carinata* THIES 1983 from the Upper Aalenian of NW Germany.

Generic diagnosis: see THIES (1983, 1989).

The new material from the Toarcian of Belgium necessitates a revision of the generic diagnosis with respect to the development of the uvula.

Revised diagnosis (based on oral teeth only): Crown with cusp and one or two pairs of lateral cusplets. Apron and uvula present. Uvula narrow and tongue-shaped or bulbous and bulky. Labial surface of the crown with a prominent vertical keel over cusp and apron. Root hemiaulacorhize.

Differential diagnosis: see THIES (1989).

The teeth of *Annea* were said by THIES (1989) to differ from all other neoselachian teeth due to the presence of a vertical keel extending over the labial surface of the central cusp and apron. This is not correct. WERNER (1989) has shown that a similar keel also occurs in the fossil rajiforms *Onchopristis numidus*, *Baharipristis bastetiae*, *Sechmetia aegyptiaca*, and *Renpetia labiicarinata*, all from the Cenomanian of Egypt. A vertical labial keel is also present in the oral teeth of some other fossil rajiforms such as *Ctenopristis nougareti* (Maestrichtian of Morocco), *Ischirhiza hartenbergeri* (Maestrichtian of Bolivia), and *Sechmetia cruciformis* (= *Onchopristis dunklei*, Cenomanian of the U. S. A.) (CAPPETTA 1987). The teeth of the above rajiforms differ, however, from *Annea* in having a batomorph (i. e. holaulacorhize) root.

Revised differential diagnosis (based on oral teeth only): Presence of a prominent vertical keel on the labial surface of the tooth crown extending over cusp and apron together with a hemiaulacorhize root.

Previously published material:

THIES 1983: pl. 10, fig. 7. Holotype of *Annea carinata* (tooth of 0,85 mm mesiodistal width). Depository: Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt-am-Main, cat. no. SMF 7144. Upper Aalenian of Moorberg near Hannover, NW Germany.

THIES 1989: fig. 6-7. *Annea carinata* (2 teeth). Depository: Tooth in fig. 6 - Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannover, cat. no. BGR 14063; Upper Aalenian or Lower Bajocian of Goslar, NW Germany. Tooth in fig. 7 - Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover, cat. no. IGPH 88-II-6; Upper Aalenian of Moorberg near Hannover, NW Germany.

THIES 1989: fig. 8-10. *Annea* sp. (3 teeth). Depository: Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover; cat. no. IGPH 88-II-7, IGPH 88-II-8, IGPH 88-II-9; Upper Aalenian of Moorberg near Hannover, NW Germany.

THIES (1993): fig. 1. *Annea carinata* (1 tooth). Depository: Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover, cat. no. IGPH 1991-II-1. Early Bajocian of Emmerke near Hildesheim, NW Germany.

The new material from Belgium:

Annea maubeugei sp. nov.

Derivatio nominis: Dedicated to Dr. Sc. P. L. MAUBEUGE (Nancy), in recognition of his work on the Lorraine Jurassic.

Holotype: The specimen in Pl. 1.

Depository: IRSNB, cat. no. P6238.

Type locality: Halanzy (Aubange, Belgium Lorraine), Rue des Vergers.

Type horizon: Conglomeratic marl bed of 15-30 cm thickness, bearing the ammonites *Catacoeloceras crassum* and *Haugia variabilis*.

Lithology: Phosphatic, conglomeratic marls.

Age: Early Jurassic, Middle Toarcian, upper *Hildoceras bifrons* zone (*Zugodactylites braunianus* subzone) and *Haugia variabilis* zone.

Other specimens: Teeth in Pl. 2 to 8 (paratypes 1 to 12, depository: IRSNB, cat. nos. P6239 to 6250), additional specimens in the collection of the IRSNB, cat. nos. P6251 to 6319).

Diagnosis (based on oral teeth only): Teeth of *Annea* having a crown with a central cusp and one pair of lateral denticles only. Uvula narrow, flat, and tongue-shaped. Root hemiaulacorrhize.

Small teeth (of presumed younger individuals; teeth measuring less than 0,8 mm apicobasal crown height in labial view): crown of anterior and lateral teeth approximately as wide mesiodistally as high. Anterior vertical keel developed prominently and usually extending over cusp and apron. Apron peg-like and in labial view usually narrower than the basal part of the central cusp is wide mesiodistally. Lingual face of the central cusp bearing two paramedian oblique folds descending from the apex to the beginning of the uvula. Lateral cusplets bearing one to three vertical folds on the labial face and one or two such folds on the lingual face. Lateral cusplets widened mesiodistally, with a pyramidal shape in labial or lingual aspect. Cutting edge well developed over cusp and cusplets.

Large teeth (of presumed older individuals; teeth measuring more than 0,8 mm in apicobasal crown height in labial view): crown of anterior and lateral teeth clearly higher than wide mesiodistally. Vertical keel on labial face of central cusp less clearly developed than in smaller teeth, restricted to the cusp, not extending onto the apron. Apron usually more stubby than in smaller teeth, of semicircular outline and in labial view nearly as wide mesiodistally as the basal part of the central cusp. Ornamentation consisting of occasional vertical folds on the labial faces of cusp and cusplets. Paramedian oblique folds on the lingual face of the central cusp lacking or only weakly developed. Lateral cusplets still widened at their base, but less so than in smaller teeth and thus having a more slender appearance. Cutting edge interrupted or strongly reduced between cusp and lateral cusplets.

Differential diagnosis: The teeth of the new species differ from *A. carinata*, the type species and only other member of the genus, in the following characters: only one pair of lateral cusplets present (one to two in *A. carinata*), lateral cusplets of pyramidal shape in labial or lingual aspect (lateral cusplets much more slender and needle-like in *A. carinata*), uvula flat, narrow, and tongue-shaped (bulbous, bulky and rounded in *A. carinata*).

Description of the teeth:

Holotype (IRSNB P6238; Pl. 1)

The crown is wider than it is high. It has a central cusp, which is slightly inclined distally, and one pair of lateral cusplets. The vertical keel on the labial face is well defined, extending from the apex of the central cusp down to the lower extremity of the apron. The cutting edge is well developed. The apex of the central cusp is damaged. The apron is triangular in outline in labial view. In mesiodistal width it is clearly less wide than the basal part of the central cusp. The lingual face of the central cusp shows two oblique paramedian folds, descending to the beginning of the uvula. The uvula is narrow, flat and tongue shaped.

The lateral cusplets are of pyramidal shape, widened at their base, and have a well-developed cutting edge. The mesial cusplet is wider mesiodistally than the distal one. Each cusplet bears two oblique folds on the labial face. These are spaced more widely on the mesial cusplet. The distal cusplet bears one vertical fold on the lingual face. The mesial one bears two folds on the lingual face. These folds do not reach the apex of the cusplets. The root is hemiaulacorhize. The two root lobes form an angle of approximately 115°. Four small, rounded laterointernal foramina open on the lingual face of the root.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,98 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,7 mm.

Position on the jaw: The lateral cusplets, which are of nearly equal size, and the central cusp, which is only slightly inclined distally, indicate an anterior or anterolateral position of the holotype on the jaw.

Paratype 1 (IRSNB P6239; Pl. 2, Fig. 1)

The central cusp is high and nearly straight. On its labial face the vertical keel runs from the apex of the central cusp to the apron. It shows a short interruption at the base of the cusp. The apron is rounded in shape. It is less wide mesiodistally than the central cusp. The distal cusplet is broken off. The labial face of the mesial cusplet is ornamented by one strongly developed oblique fold which is accompanied by two shorter folds. The lingual side of the main cusp shows two oblique paramedian folds running from the apex to the beginning of the uvula. A short median fold is present between the paramedian folds.

The root is hemiaulacorhize. Seven circular laterointernal foramina are present on the lingual side of the root. The mediointernal foramen is partially unroofed lingually.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,76 mm, height of the crown (measured from the base of the apron to the apex of the central cusp) - 0,81 mm.

Position on the jaw: Having a higher central cusp and being smaller in mesiodistal width, paratype 1 presumably had a more anterior (? symphyseal or parasymphyseal) position on the jaw than the holotype.

Paratype 2 (IRSNB P6240; Pl. 2, Fig. 2)

The central cusp is reduced in height and is slightly inclined distally. The apex of the central cusp is broken off. On the labial face of the crown a vertical keel extends over the central cusp and the apron. At the base of the cusp the keel bifurcates into two ridges. Only the distal ridge reaches the apron. Paratype 2 agrees with the holotype in the morphology of the apron. It also agrees with the holotype and paratype 1 in the ornamentation on the lingual face of the central cusp. The cusplets are asymmetrical with the mesial one being more massive than the distal one. The labial basal margin of the crown is slightly more concave on the mesial side. A vertical ridge is present on the labial face of each cusplet. No other ornamentation is discernible on the cusplets.

The root is hemiaulacorhize. Six circular laterointernal foramina open on the lingual face of the root. The mediointernal foramen is partially unroofed lingually.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,75 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,59 mm

Position: The reduced height of the central cusp, its slight inclination and the asymmetry of the cusplets indicate a lateral position of paratype 2 on the jaw.

Paratype 3 (IRSNB P6241; Pl. 3, Fig. 1)

Paratype 3 agrees with the holotype in the general morphology of the crown, the degree of inclination of the central cusp, the development of the labial vertical keel, the asymmetry of the cusplets, and in the development of the ornamentation on the lingual face of the cusplets. It agrees with the holotype and the paratypes 1 and 2 in the ornamentation of the lingual face of the central cusp. The apron is narrow and of circular shape. The apex of the distal cusplet is broken off. On the labial face of the mesial cusplet a vertical ridge runs from the apex to the base. The mesial part of the labial basal margin of the crown is perpendicular to the apron, its distal part is more obtuse. The root is hemiaulacorhize. Four large rounded laterointernal foramina open on the lingual side of the root. The mediointernal foramen is circular.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,75 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,65 mm.

Position on the jaw: The asymmetry of the cusplets indicate a lateral position of paratype 3 on the jaw.

Paratype 4 (IRSNB P6242; Pl. 3, Fig. 2)

The central cusp is inclined distally and slightly displaced from the plane of the apron. On its labial face the vertical keel extends from the apex to the base of the cusp without reaching the apron. The apron is rounded in shape like paratypes 1 and 3. It is less wide mesiodistally than the central cusp, as in the holotype and in the paratypes 1 to 3. The mesial cusplet is wider mesiodistally and higher than the distal one. No ornamentation is visible on the labial face of the cusplets except one small ridge on the distal cusplet. On the lingual face one small subvertical ridge is present on the mesial cusplet and two more are developed on the distal cusplet. The ornamentation on the lingual side of the central cusp of paratype 4 agrees with that of the holotype and paratypes 2 and 3. On the labial side the distal part of the basal crown margin is more concave than the mesial part.

The root is hemiaulacorhize. Four laterointernal foramina are present on the lingual side of the root. The mediointernal foramen is partially unroofed lingually.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,66 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,57 mm.

Position on the jaw: The strong asymmetry of the cusplets indicates a lateral or even posterolateral position of paratype 4 on the jaw.

Paratype 5 (IRSNB P6243; Pl. 4, Fig. 1)

Paratype 5 has a very low profile. The tooth is much wider mesiodistally than it is high. The central cusp is inclined distally. On its labial face the vertical keel runs from the apex to the apron. The apron agrees with paratypes 1, 3 and 4 in being rounded in shape. It agrees with the apron of the holotype and that of the paratypes 1 to 4 in being less wide mesiodistally than the central cusp. The ornamentation of the lingual face of the central cusp is the same as in paratype 1. The two cusplets are approximately of equal dimensions. Each cusplet possesses one strong vertical fold on the labial face. There is no ornamentation on the lingual face of the crown.

The root is hemiaulacorhize. Two laterointernal foramina open on the lingual face of the root. The mediointernal foramen is partially unroofed lingually. The root lobes form an angle of 125° and are more divergent than in the holotype and the previously described paratypes.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,77 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,51 mm.

Position on the jaw: The asymmetry and the low profile of the crown suggest a posterolateral position of paratype 5 on the jaw.

Paratype 6 (IRSNB P6244; Pl. 4, Fig. 2)

Paratype 6 has an even lower profile than paratype 5. The central cusp is stout and low. The development of the labial keel on the central cusp agrees with that of the holotype and paratypes 1,3,4 and 5. The apron is narrow and rounded in shape. Paratype 6 agrees with the holotype and paratypes 2 to 4 in the ornamentation on the lingual face of the central cusp. It also shows a strong asymmetry of the cusplets. A vertical ridge is present on the labial face of each cusplet, with that on the distal cusplet being more pronounced.

The root is hemiaulacorhize. Five rounded laterointernal foramina open on the lingual face of the root. The mediointernal foramen is partially unroofed lingually.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,59 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,36 mm.

Position on the jaw: The tiny central cusp and the strong asymmetry of the cusplets suggest a posterolateral position of paratype 6 on the jaw.

Paratype 7 (IRSNB P6245; Pl. 5, Fig. 1)

Paratype 7 differs from the holotype and paratypes 2 to 6 in bearing a very high central cusp, making the crown as high as wide mesiodistally, as in paratype 1. It differs from the holotype and paratypes 1 to 6 in that the labial vertical keel does not reach the apron basally. The apron is relatively wider than in the teeth described above, and is approximately as wide as the central cusp. Paratype 7 agrees with the holotype in the slight distal inclination of the central cusp and in the development of the ornamentation on the lingual face of the central cusp. The distal cusplet is more inclined and a little smaller than the mesial one. Both bear a labial vertical ridge. The base of the cusplets is relatively narrower than in the teeth described above, and thus gives them a more slender appearance. The root is damaged.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,62 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,66 mm.

Position on the jaw: The slight distal inclination of the central cusp and the weak asymmetry of the cusplets suggest an anterolateral position of paratype 7 on the jaw.

Paratype 8 (IRSNB P6246; Pl. 5, Fig. 2)

Paratype 8 agrees with paratype 7 in being as high as it is wide mesiodistally and in the incomplete development of the labial keel on the central cusp not reaching the apron. It differs from paratype 7 in having a more asymmetrical crown and in having a more triangular and relatively narrower apron. The ornamentation of the lingual face of the central cusp is the same as in the holotype and in paratypes 2,3,4,6, and 7. The mesial cusplet is higher and wider mesiodistally than the distal one; both carry a vertical ridge on the labial face. The lingual face of the mesial cusplet shows a weakly developed vertical fold. On the labial side the basal margin of the crown is more obtuse mesially.

The root is hemiaulacorhize. Four large, circular laterointernal foramina open on the lingual face of the root. There are two mediointernal foramina of uneven size. The smaller one is adjacent to the lingual extremity of the uvula. The larger one opens on the lingual protuberance of the root mesially to the smaller mediointernal foramen. It is partially unroofed.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,80 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,80 mm.

Position on the jaw: Because of its asymmetrical crown paratype 8 presumably had a more lateral position on the jaw than paratype 7.

Paratype 9 (IRSNB P6247; Pl. 6)

Paratype 9 differs from the holotype and paratypes 1 to 8 in the development of the central cusp, which is very high and slender, and in the absence of the paramedian oblique folds on the lingual face of the central cusp. Paratype 9 is similar to paratypes 7 and 8 in the extent of the vertical keel being restricted to the labial face of the central cusp and in the formation of a relatively wide, tongue-shaped apron. The apron is almost as wide as the base of the central cusp. The central cusp has well developed cutting edges. The lateral cusplets are broken off. The root is hemiaulacorhize. Six large, oval foramina are present on the lingual face of the root. The mediointernal foramen is partially unroofed lingually.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - not measurable due to the loss of lateral cusplets, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 1,29 mm.

Position on the jaw: As the central cusp is only slightly inclined, this indicates an anterior position of paratype 9 on the jaw.

Paratype 10 (IRSNB P6248; Pl. 7)

The central cusp of the crown is high, slender, and dagger-shaped in labial aspect. It is inclined distally. The median keel is restricted to the labial face of the central cusp and does not extend onto the apron basally. The cutting edge is well developed on the central cusp. The apron is of semicircular outline in labial view. Its width equals the width of the basal part of the central cusp. The uvula is flat and tongue shaped. Only the mesial cusplet is preserved, having a more slender appearance than in the holotype or in paratypes 1 to 8.

The ornamentation consists of an oblique fold on the labial face of the cusplet and of two weakly developed paramedian folds on the lingual side of the central cusp.

The root is hemiaulacorrhize and bilobated. It has a flat basal face. The lingual face of the root shows nine laterointernal foramina. Four of these (two on each lobe) are enlarged and slot-like. The other five are small and circular in outline. The mediointernal foramen opens below the uvula of the crown. The number of lateroexternal foramina remains obscure.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - approximately 1 mm (the loss of left the cusplet prevents exact measurement), height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 1,31 mm.

Position on the jaw: The asymmetry of the tooth, with the central cusp being inclined distally and the labial basal margin of the crown being strongly notched between the apron and the distal cusplet, suggests an anterolateral or lateral position of paratype 10 on the jaw.

Paratype 11 (IRSNB P6249; Pl. 8, Fig. 1)

Paratype 11 is similar to paratypes 7 to 10 in having the labial vertical keel restricted to the central cusp and in having a wide apron. It agrees with paratypes 7 and 8 in possessing a crown which is as high as it is wide mesiodistally. It differs from the holotype and the other paratypes by its cusplets being developed in a hook-like manner. The central cusp is strongly inclined distally. Its cutting edges are well developed. The vertical keel on the labial face of the central cusp is accompanied distally by a fold. The lateral cusplets are devoid of ornamentation. The apron is of semicircular outline. It is slightly narrower than the base of the central cusp.

The root is poorly preserved. It is hemiaulacorrhize and bilobated. Three laterointernal foramina are discernible on the lingual face of the distal root lobe. Two more are present on the mesial lobe. The mediointernal foramen is circular and opens below the uvula.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,9 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,91 mm.

Position on the jaw: The asymmetrical crown suggests a lateral or posterolateral position of paratype 11 on the jaw.

Paratype 12 (IRSNB P6250; Pl. 8, Fig. 2)

Paratype 12 shows a massive and hypertrophic distal cusplet and an apron which is quadratic in outline. The central cusp is very low and slightly inclined distally. As in paratypes 1 to 6, the labial vertical keel extends from the apex of the central cusp onto the apron. The lateral cusplets are smooth. As in paratypes 9 and 11 there are no oblique paramedian folds on the lingual face of the central cusp. The labial basal margin of the crown is notched between the apron and the distal cusplet.

The root is hemiaulacorrhize.

Dimensions: Mesiodistal width of the crown - 0,71 mm, height of the crown (measured from the tip of the apron to the apex of the central cusp) - 0,65 mm.

Discussion: The morphology of paratype 12 is unique among our material. The hypertrophied distal cusplet and the quadratic shape of the apron distinguish this tooth from all other teeth attributed to *Annea maubeugei* n. sp. With regard to the development of other characters such as the presence of a vertical keel on the labial face of central cusp and apron, the presence of only a single pair of lateral cusplets, and the formation of a narrow, tongue-like uvula, paratype 12 agrees well with the holotype and the other paratypes of *A. maubeugei* n. sp. We therefore consider paratype 12 as a pathological tooth of *A. maubeugei*. Its formation could have been caused by hard or spiny food particles which may have injured some tooth anlagen. Injuries to tooth anlagen caused by fin spines of prey fishes and subsequent formation of anomalous dental morphologies are common among Recent neoselachians (SCHWEIZER 1964) and are also known from fossil sharks (LIENAU 1985).

Remark: The holotype and paratypes 1 to 8 and 12 are considerably smaller than paratypes 9 to 11. As discussed below, we consider all the types as belonging to the same species. The holotype and paratypes 1 to 8 and 12 seem to be teeth of younger individuals. Due to their larger size paratypes 9 to 10 appear to represent older individuals.

Discussion and conclusions

Systematic

The most conspicuous characteristic of the teeth described above from the Toarcian of Belgium is the development of a prominent vertical keel on the labial face of the crown extending over the central cusp and apron in smaller teeth. Additionally, all of the teeth from Belgium have a hemiaulacorhize root. The presence of a vertical labial keel on the crown together with a hemiaulacorhize root is characteristic of the fossil neoselachian genus *Annea* THIES 1983. We therefore attribute the Belgian teeth to this genus.

Only one species of *Annea* has been known so far: *A. carinata* THIES 1983 from the Middle Jurassic (Aalenian and Bajocian) of North Germany (THIES 1983, 1989, 1993). The teeth from the Toarcian of Belgium differ from the species *carinata* in the development of the uvula which is massive, bulbous and bulky in *A. carinata*, but narrow and tongue-shaped in the Belgian teeth. Another difference is developed in the apron. In teeth of comparable size (i. e. all the known teeth of *A. carinata*, holotype and paratypes 1 to 6 of the new species from Belgium) the apron is prominent (or even very prominent), peg-like and of semi-oval shape in labial aspect with a blunt basal end in *A. carinata*, but is often less prominent, of triangular shape in labial view, and more pointed basally in the Belgian teeth. The lateral cusplets of *A. carinata* are pointed and needle-like in labial or lingual aspect. Also, in addition to the pair of lateral cusplets there is a vestigial second lateral cusplet on the mesial side of the crown in *A. carinata*. In the teeth from the Belgian Toarcian, however, the lateral cusplets are widened mesiodistally at the base to show a roughly triangular outline in labial or lingual view. This is most evident in the holotype and paratypes 1 to 8. In general, the Belgian teeth have a crown more widened mesiodistally than the crown of *A. carinata*. A vestigial second mesial cusplet is constantly absent in the teeth from Belgium. A further difference is discernible in the ornamentation. Whereas the lingual face of the crown is smooth in *A. carinata*, it has two paramedian oblique folds on the central cusp in the Belgian teeth. Because of the morphological differences between the teeth of *A. carinata* and the teeth from the Toarcian of Belgium we consider the Belgian teeth as belonging to a new species of *Annea*, for which we propose the name *Annea maubeugei* n. sp.

Heterodonty

The teeth described here as *Annea maubeugei* n. sp. show a considerable morphological variation. Comparison of the holotype (Pl. 1) and paratype 10 (Pl. 7) reveals an enormous morphological gap between the two teeth demonstrated best by the crown. The differences include the development of the median keel, which is prominent and extends over the entire cusp and apron in the holotype, but is much less prominent and does not reach the apron basally in paratype 10. Also the central cusp appears as stout and low in the holotype, but is slender, high and needle-like in paratype 10. In the holotype the lateral cusplets are widened mesiodistally to such an extent that they are nearly as wide as they are high. In paratype 10 the lateral cusplets are nearly twice as high as they are wide. The apron is more delicate and of roughly triangular shape in the holotype. In paratype 10 it is more massive and of semicircular outline in labial view. In the holotype (and in all the smaller teeth) the apron does not reach the mesiodistal width of the central cusp above. In paratype 10 the apron is as wide mesiodistally as the central cusp is at its base. The central cusp is stout in the holotype whereas it is high, slender, and dagger-shaped in paratype 10. The different relative height of the central cusp in the holotype and in paratype 10 becomes most evident when it is compared to the height of the lateral cusplets. The central cusp of the holotype is less than twice as high as the accompanying lateral cusplets. In paratype 10 the central cusp is more than twice as high as the lateral cusplets. Finally, paratype 10 is twice as large as the holotype (regarding the apicobasal diameter from the basal extremity of the apron to the tip of the central cusp). Considering only the holotype and paratype 10, most workers on fossil selachian teeth would probably not hesitate to attribute them to different species. For the following reasons we believe, however, that our material represents only a single species.

1. There are transitional dental morphologies present in our material which link paratype 10 to the holotype. These are demonstrated by paratypes 7 and 8 (Pl. 5, Figs. 1-2). Paratype 7 agrees with the holotype in that the crown is widened mesiodistally. Like paratype 10 it has a high and slender central cusp, an apron as wide as the central cusp, and a median keel not reaching the apron basally. The same applies to paratype 8.

2. The smaller teeth outnumber the larger ones by far. This parallels the frequency of age groups in a species population decreasing as the individuals grow older. In Recent sharks, as far as is known, litter sizes range between one (*Carcharhinus sealei*, COMPAGNO 1984b) and 82 young (*Galeocerdo cuvier*, COMPAGNO 1984b, ELLIS 1978; *Notorynchus cepedianus*, COMPAGNO 1984a). In Recent orectolobiforms, numbers of young are reported to be as high as 37 in *Orectolobus maculatus*. *Hemiscyllium ocellatum* was even observed to lay about 50 eggs annually (LAST & STEVENS 1994). These data certainly reflect different ways of adaptation, but they also indicate that in many species of Recent sharks young individuals are many times more numerous than the old ones. One should expect this to be mirrored in the fossil record of an extinct neoselachian species by the numerical relation of its teeth of different sizes, with the smaller ones being more frequent than the larger ones.

3. Intraspecific heterodonty is not uncommon in neoselachians. Many Recent neoselachians show an ontogenetic and/or a sexual and/or a dignathic heterodonty. Among orectolobiform sharks a fine example is provided by the Recent *Stegostoma fasciatum* (HERMANN, 1783). When comparing the teeth of a 105 cm t. l. female with those of a 210 cm t. l. male, apart from the different height of the teeth, one immediately notices the different development of features such as the shape of the apron, relative height of the lateral cusplets, and the shape of the central cusp and cusplets (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT 1992: pls. 28 and 31). In the 105 cm female of *S. fasciatum* the apron shows a double indentation, the lateral cusplets reach up to approximately half the height of the central cusp, and the central cusp and lateral cusplets are narrow, slender and dagger-shaped in labial view. In contrast, in the teeth of the 210 cm male there is no well-developed apron. Instead, the labial basal margin of the crown shows only one broad and shallow indentation below the central cusp. The lateral cusplets reach up only to one quarter to one third of the height of the central cusp, and, due to the mesiodistal expansion of the crown in the 210 cm male, all the cusps appear to be much stouter and do not show a dagger-shaped outline in labial view.

We therefore consider all the teeth described here as belonging to a single species and explain the different dental morphologies present in our material by ontogenetic (and possibly also by sexual) heterodonty.

Stratigraphical and palaeobiogeographical range of *Annea*

Annea was previously known only from the early Middle Jurassic (Aalenian, Bajocian) of North Germany. The new material from Belgium extends the stratigraphic and palaeobiogeographical range of the genus into the late Early Jurassic (Toarcian) of Belgium. (Unpublished material in the collection of D. THIES shows that *Annea* also occurs in the Upper Toarcian of South Germany. The material was recovered from the *thouarsense*-zone and is therefore only slightly younger than the Belgian teeth, which are from the *bifrons*-/ *variabilis*-zones. The South German material comprises some fragmentary teeth of *Annea*, among which is a specimen of *A. maubeugei* n. sp. and possible specimens of *A. carinata*.).

Accompanying Elasmobranchs

The following elasmobranch taxa identified by their teeth are also present in the *Annea*-bearing horizon (DELSATE, HERMAN & LEPAGE 1989; DELSATE & LEPAGE 1990; THIES 1993, and DELSATE pers. observation):

Euselachii

Lissodus sp.

Hybodus sp.

Neoselachii

Galeomorphii

Synechodontiformes

Sphenodus sp.

Synechodus sp.

Heterodontiformes

Heterodontus sarstedtensis THIES 1983

Orectolobiformes

Palaeobrachaelurus cf. *alisonae* THIES 1983

Palaeobrachaelurus sp.

Chiloscyllium sp.
 Incerti ordinis
Jurobato cappettai THIES, 1983
 Squalomorphii
Protospinax sp.
 Batomorphii
 Rhinobatidae gen. et spec. indet.

From this list it is evident that the orectolobiforms are dominant in the elasmobranch fauna in the *Annea*-bearing horizon.

Acknowledgements

We thank P. L. MAUBEUGE (Nancy) for valuable help in the field work. We also thank J. HERMAN (Bruxelles) and the late J. C. LEPAGE (Ethe/Virton) for their constant assistance in solving logistic problems and in sorting residues.

Literature

BRACHMANN, H. (1989): *Feinstratigraphische Untersuchungen in den "Dörntener Schichten" (Ober-Toarcium) von der Typlokalität bei Dörnten (N-Harzvorland)*. 84 pp., 6 figs., 3 tabs., 4 pls.; Hannover. [Unpubl. Masters Thesis Univ. Hannover].

CAPPETTA, H. (1987): *Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. In: SCHULTZE, H.-P. (ed.): *Handbook of Palaeoichthyology*, Vol. 3B: 193 pp., 148 figs.; Stuttgart (G. Fischer).

CASIER, E. (1947): Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. I-III. *Bull. Mus. roy. Hist. natur. Belg.*, **23**(13-15): 92 pp.; Brussels.

COMPAGNO, L. J. V. (1984a): *FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*. - FAO Fish. Synop., (125) Vol. 4, Pt. 1: 249 p.; Rome (FAO).

COMPAGNO, L. J. V. (1984b): *FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. Part 2. Carcharhiniformes*. - FAO Fish. Synop., (125) Vol. 4, Pt. 1: 249 p.; Rome (FAO).

DEAN, W. T., DONOVAN, D. T. & HOWARTH, M. K. (1961): The Liassic Ammonite Zones and Subzones of the North-West European Province. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol.*, **4**: 438-505, 13 pl.; London.

DELSATE, D. (1990): Deux nouveaux horizons à Vertébrés (Chondrichthyes-Elasmobranchii et Osteichthyes - Actinopterygii) dans le Toarcien belge et limitrophe (Lorraine): Synthèse stratigraphique et profils nouveaux. *Belg. Geol. Surv., Prof. Paper*, **242**: 1-53; Brussels.

DELSATE, D., LEPAGE, J. C. (1990): Découverte d'une faune originale d'Elasmobranches dans les Phosphates du Toarcien Lorrain. *Bull. Acad. Soc. lorraines Sci.*, **29**: 153-161, 1 fig., 1 pls.; Nancy.

DELSATE, D., HERMAN, J. & LEPAGE, J.-C. (1989): Nouvelles faunes d'Elasmobranches du Toarcien de la Lorraine Belge. *Bull. Soc. belg. Géol.*, **98**: 77-80, 1 pl.; Brussels.

ELLIS, R. (1978): *The Book of Sharks*. - 320 pp., 18 pls.; New York (Grosset & Dunlap).

ELMI, S. (1967): Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Doc. Labor. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **19**: 1-256, 52 textfigs.; Lyon.

HERMAN, J., HOVESTADT-EULER, M. & HOVESTADT, D. C. (1992): Part A: Selachii. No. 4: Order: Orectolobiformes. Families: Brachaeluridae, Ginglymostomatidae, Hemiscylliidae, Orectolobidae, Parascylliidae, Rhiniodontidae, Stegostomatidae. Order: Pristiophoriformes - Family: Pristiophoridae. Order: Squatiniformes - Family: Squatinidae. - In: STEHMANN, M. (ed.): Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodolulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. *Bull. Inst. roy. Sci. natur. Belg., Biol.*, **62**: 193-254, 4 textpls., 45 pls.; Bruxelles.

HOFFMANN, K. (1968): Die Stratigraphie und Paläogeographie der bituminösen Fazies des nordwestdeutschen Oberlias (Toarcium). *Beih. geol. Jb.*, **58**: 443-498, 4 figs., 1 tabl., 3 pls.; Hannover.

LAST, P. R. & STEVENS, J. D. (1994): *Sharks and Rays of Australia*. 513 pp., 84 pls.; Melbourne (CSIRO).

LIENAU, H.-W. (1985): Wachstumsanomalie an einem Zahn von *Procarcharodon* (Selachii, Chondrichthyes) aus den obereozänen Gohlbergsschichten von Helmstedt (Niedersachsen). *Paläont. Z.*, **59**: 301-310, 8 figs.; Stuttgart.

MAUBEUGE, P. L. (1955): *Observations géologiques dans l'Est du Bassin de Paris*. Tmes 1 & 2, 1082 pp.; Nancy.

MAUBEUGE, P. L. (1958): Quelques observations géologiques sur le profil de la tranchée de l'ex-tunnel de Dudelange (G.-D. de Luxembourg), ouverte dans le Toarcien. *Arch. Sect. Sci. Inst. Grand-Ducal*, Nouv. Sér., **25**: 201-210.

POMEROL, Ch. (1975): *Stratigraphie et Paléogéographie. Ere mésozoïque*. 383 pp.; Paris (Doin).

SCHLEGELMILCH, R. (1976): *Die Ammoniten des süddeutschen Lias*. 212 pp., 21 figs., 1 tabl., 52 pls.; Stuttgart (G. Fischer).

SCHWEIZER, R. (1964): Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken. *Palaeontographica, Abt. A*, **123**: 58-110, 15 figs., 3 tabl., 6 pls.; Stuttgart.

THIES, D. (1983): Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **58**: 1-116, 11 figs., 15 pls.; Frankfurt-am-Main.

THIES, D. (1989): Some problematical sharks teeth (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Early and Middle Jurassic of Germany. *Paläont. Z.*, **63**: 103-117, 12 figs., 1 tabl.; Stuttgart.

THIES, D. (1993): New evidence of *Annea* and *Jurobatos*, two rare Neoselachians (Pisces, Chondrichthyes) from the Jurassic of Europe. *Belg. Geol. Surv., Prof. Paper*, **264**: 137-146, 3 pls.; Brussels.

WERNER, C. (1989): Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten. *Palaeo Ichthyologica*, **5**: 1-112, 34 figs., 2 tabs., 53 pls.; (München).

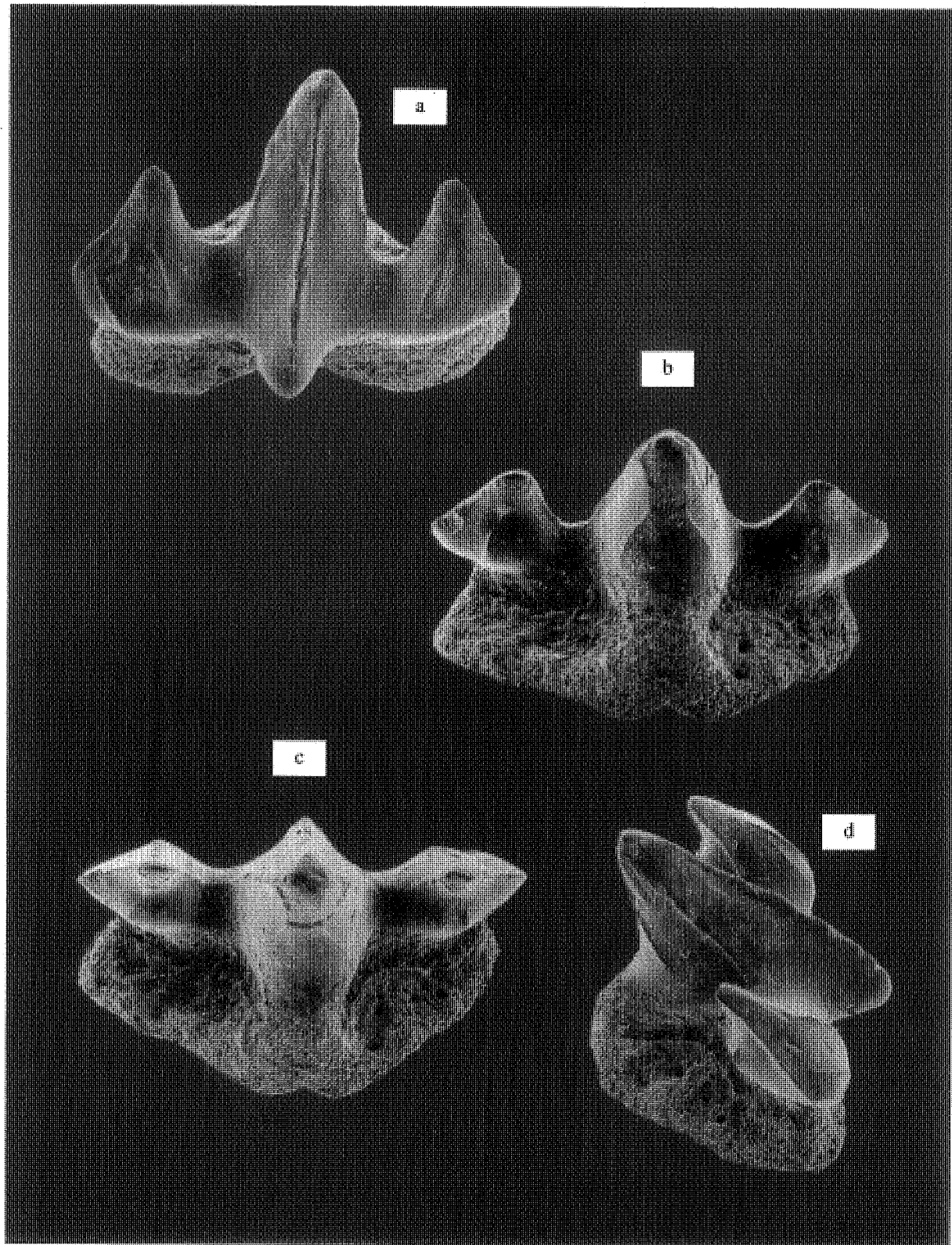


Plate 1. *Annea maubeugei* n. sp.: Holotype (IRSNB P6238); anterior or anterolateral oral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: occlusal, and **d**: lateral view (x 80).

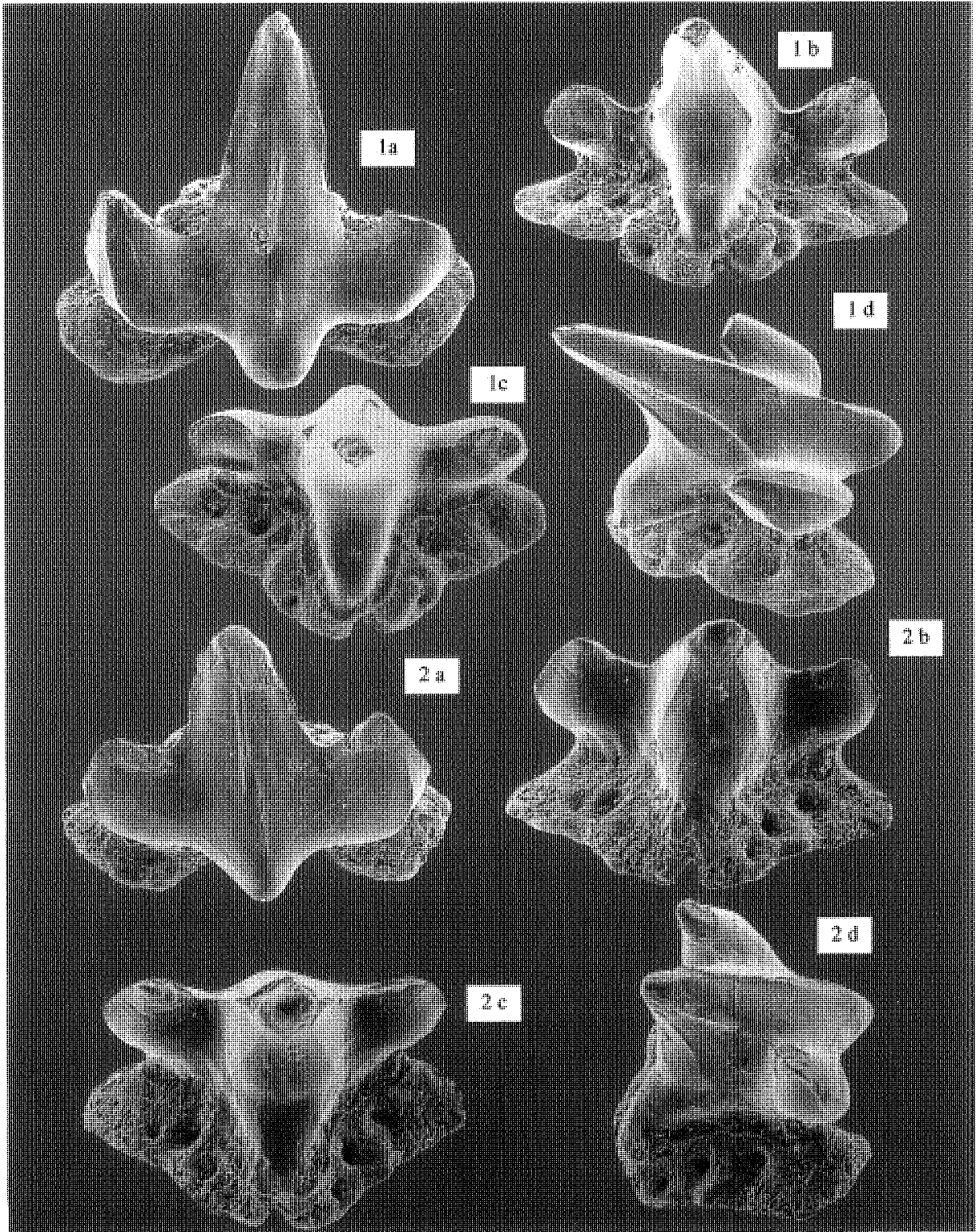


Plate 2. *Annea maubeugei* n. sp.: 1. Paratype 1 (IRSNB P6239); anterior (symphysial or parasymphysial) tooth in a: labial, b: lingual, c: occlusal, and d: lateral view. 2. Paratype 2 (IRSNB P6240); lateral tooth in a: labial, b: lingual, c: occlusal, and d: lateral view (x 80).

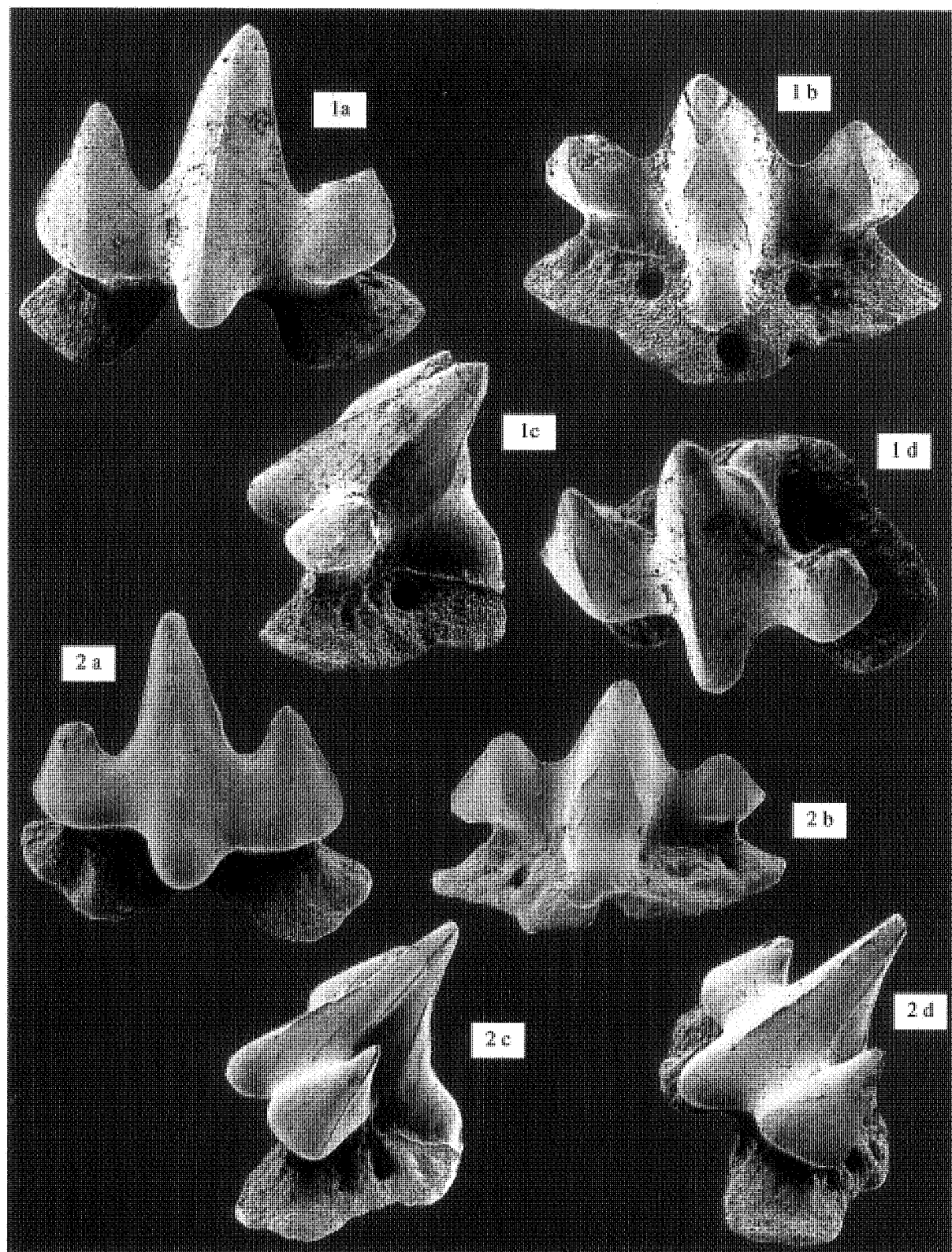


Plate 3. *Annea maubeugei* n. sp.: 1. Paratype 3 (IRSNB P6241); lateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: lateral, and **d**: oblique-occlusal view. 2. Paratype 4 (IRSNB P6242); lateral or posterolateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: lateral, and **d**: oblique-lateral view (x 80).

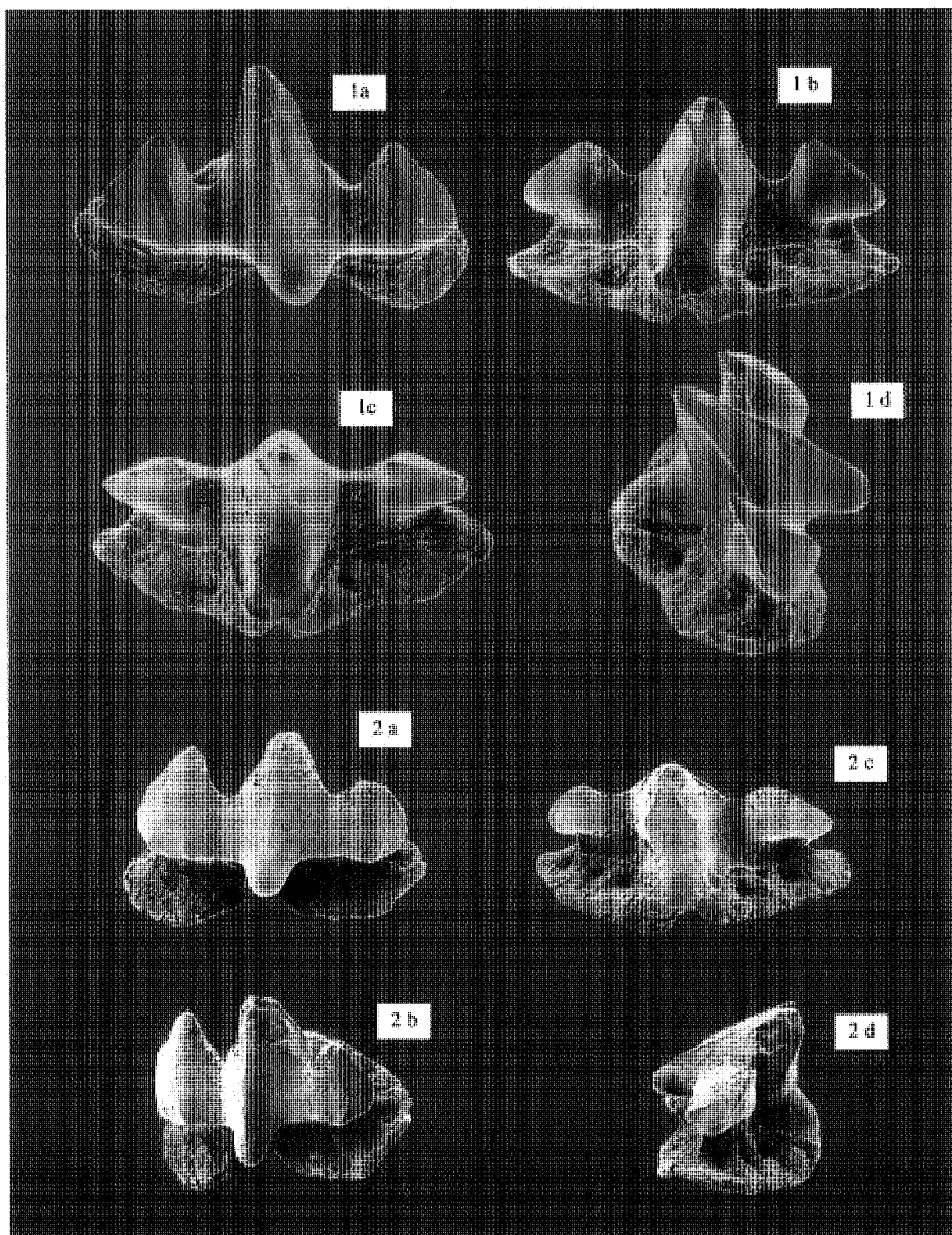


Plate 4. *Annea maubeugei* n. sp.: 1. Paratype 5 (IRSNB P6243); posterolateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: occlusal, and **d**: lateral view. 2. Paratype 6 (IRSNB P6244); posterolateral tooth in **a** and **b**: labial, **c**: lingual, and **d**: lateral view (x 80).

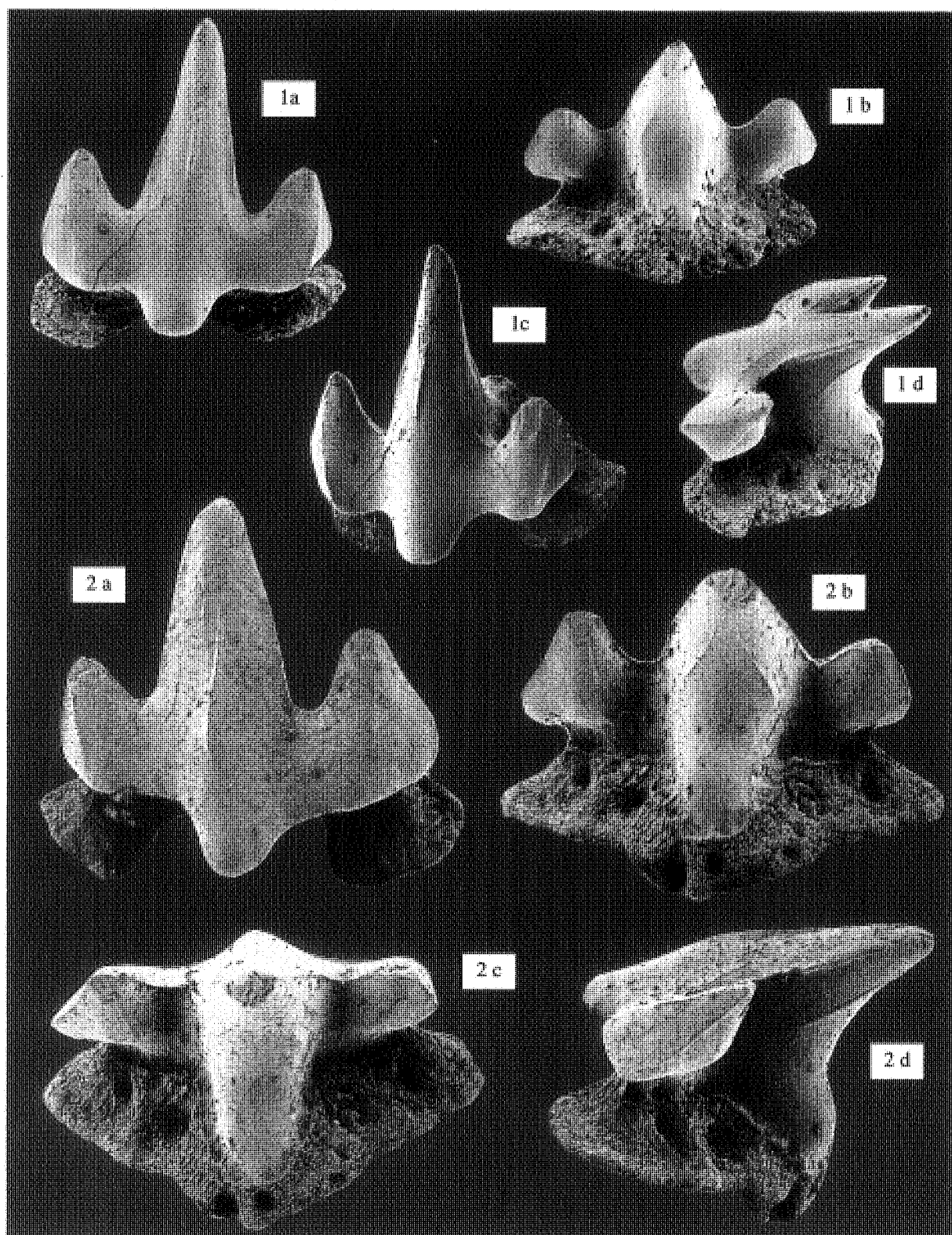


Plate 5. *Anaea maubeugei* n. sp.: 1. Paratype 7 (IRSNB P6245); anterolateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: oblique-labial, and **d**: lateral view. 2. Paratype 8 (IRSNB P6246); lateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: occlusal, and **d**: lateral view (x 80).

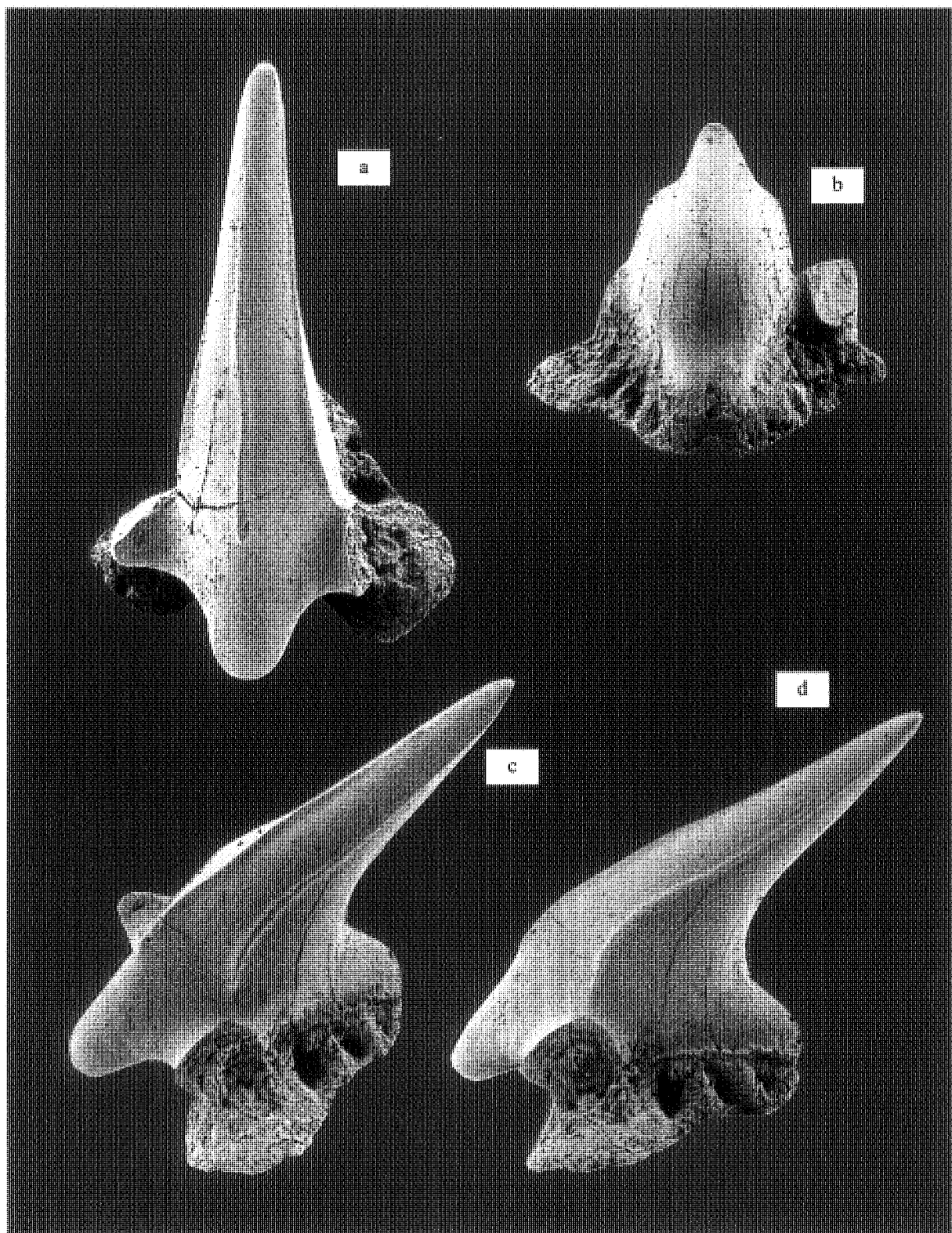


Plate 6. *Annea maubeugei* n. sp.: Paratype 9 (IRSNB P6247); anterior tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: lateral, and **d**: oblique-lateral view (x 80).

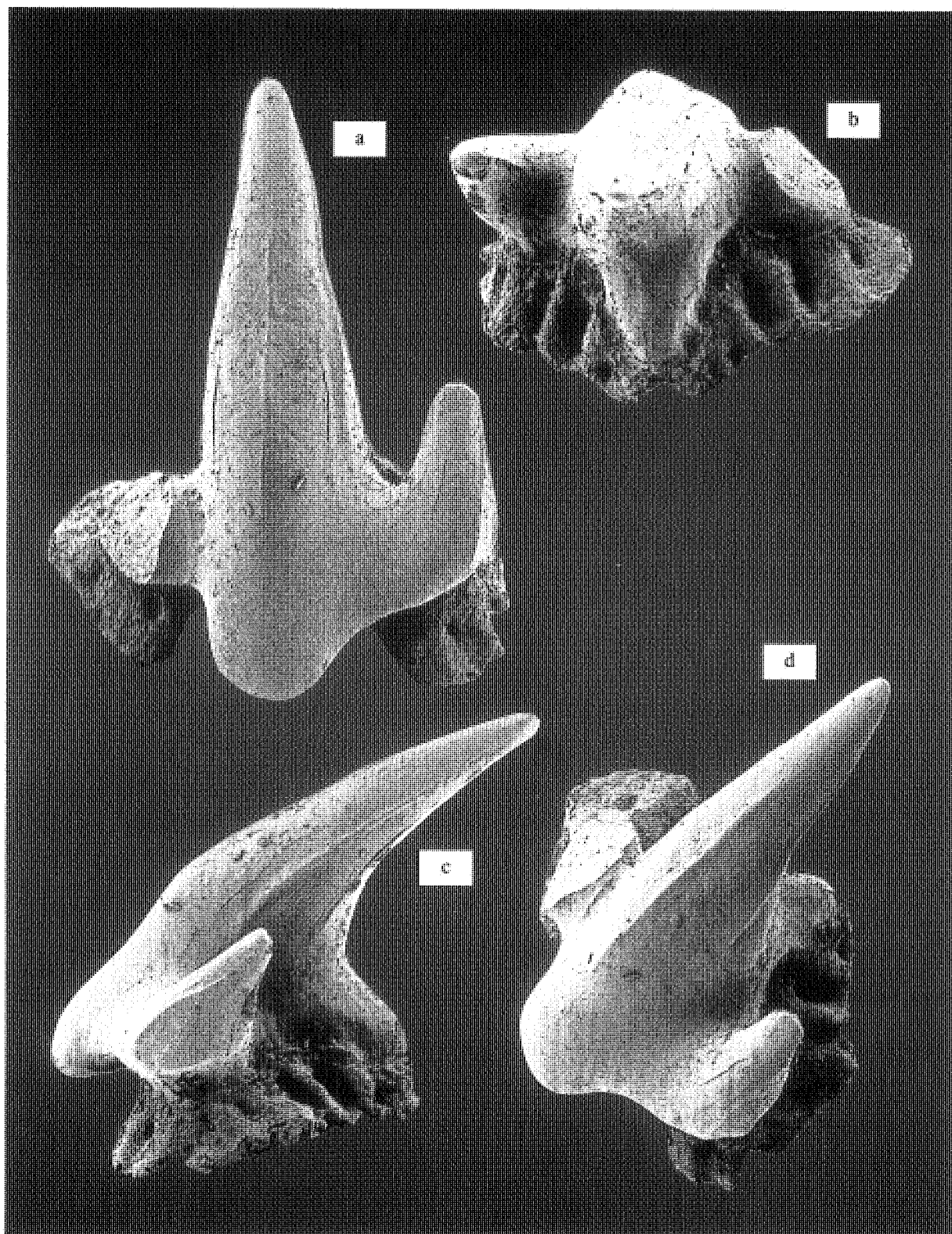


Plate 7. *Annea maubeugei* n. sp.: Paratype 10 (IRSNB P6248); anterolateral or lateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: lateral, and **d**: oblique-lateral view (x 80).

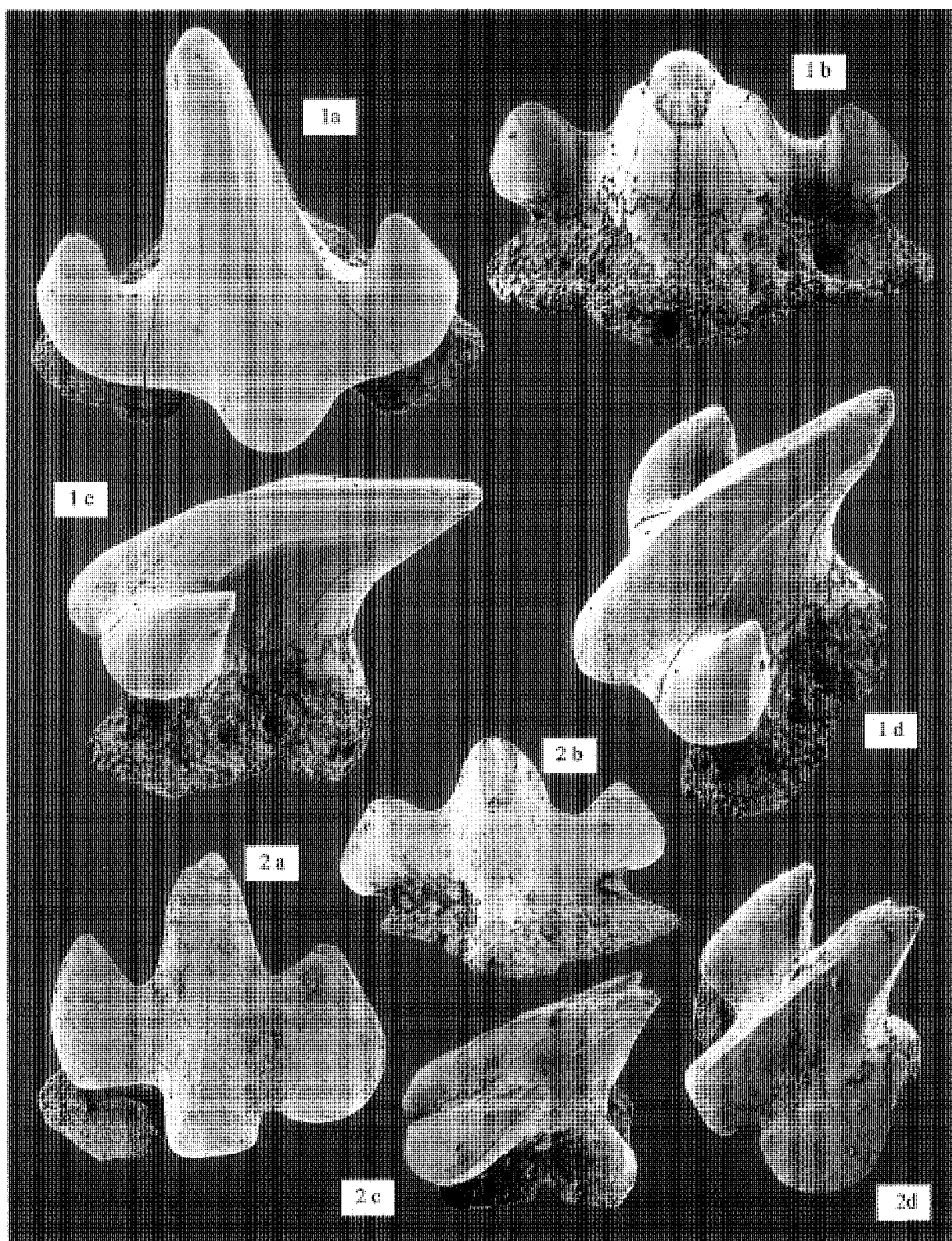


Plate 8. *Annea maubeugei* n. sp.: 1. Paratype 11 (IRSNB P 6249); lateral or posterolateral tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: lateral, and **d**: oblique-lateral view. 2. Paratype 12 (IRNSB P.6250); pathological tooth in **a**: labial, **b**: lingual, **c**: lateral, and **d**: oblique-labial view (x 80).

Additions to the Fish Fauna of N.W. Europe.

3. Three new species of the genus *Scyliorhinus* from the Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) of the Limburg area (Belgium and The Netherlands) with a reassignment of four additional fossil species to the genus *Scyliorhinus sensu stricto*.

by

Marc Christoph HALTER (*)

Abstract: Teeth of *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., *Scyliorhinus luybaertsi* sp. nov. from the Late Cretaceous (Late Maastrichtian, Maastricht Formation) and *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov. from the Late Cretaceous (Late Campanian, Gulpen Formation) of Belgium and The Netherlands are described and illustrated. The new species, together with *Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843), *Scyliorhinus elongatus* (DAVIS, 1887), *Scyliorhinus fossilis* (LERICHE, 1927 non PROBST, 1879) and *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN (1974), are separated from all other fossil species previously described as ?*Scyliorhinus* and reassigned to the genus *Scyliorhinus sensu stricto*.

Key words: Chondrichthyes, *Scyliorhinus*, Late Cretaceous, Belgium, The Netherlands.

Résumé: Les dents de trois nouvelles espèces: *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., *Scyliorhinus luybaertsi* sp. nov. du Crétacé supérieur (Maastrichtien supérieur, Formation de Maastricht) et *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov. du Crétacé supérieur (Campanien supérieur, Formation de Gulpen) de Belgique et des Pays-Bas sont décrites et figurées. Ces nouvelles espèces, ainsi que *Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843), *Scyliorhinus elongatus* (DAVIS, 1887), *Scyliorhinus fossilis* (LERICHE, 1927 non PROBST, 1879) et *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN (1974), sont séparées des autres espèces fossiles attribuées précédemment au genre ?*Scyliorhinus* et présentement réassignées au genre *Scyliorhinus sensu stricto*.

Mots-clefs: Chondrichthyes, *Scyliorhinus*, Crétacé supérieur, Belgique, Pays-Bas.

Kurzfassung: Zähne von *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., *Scyliorhinus luybaertsi* sp. nov. aus dem Oberen Maastrichtium (Formation von Maastricht) und *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov. aus dem Oberen Campanium (Formation von Gulpen) der Oberkreide von Belgien und den Niederlanden werden beschrieben und abgebildet. Die neu beschriebenen Arten werden zusammen mit *Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843), *Scyliorhinus elongatus* (DAVIS, 1887), *Scyliorhinus fossilis* (LERICHE, 1927 non PROBST, 1879) und *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN (1974) als Vertreter der Gattung *Scyliorhinus sensu stricto* von der großen Zahl fossiler, bislang als ?*Scyliorhinus* beschriebenen Arten abgetrennt.

Schlüsselwörter: Chondrichthyes, *Scyliorhinus*, Oberkreide, Belgien, Niederlande.

(*) Collaborateur du Service Géologique de Belgique, AMOCO Production Company, 1670 Broadway, Denver, CO 80201, USA.

INTRODUCTION

The majority of fossil species of the family Scyliorhinidae has been assigned to the genus *Scyliorhinus*, although many of the species obviously belong to various genera. A more detailed has not been possible because comparative tooth material from living genera and species of this family has never or only insufficiently been figured. With the work on the odontology of living Scyliorhinidae by HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT (1990) it is now possible to reassign some of the fossil species of this family. Although a complete revision of all these species is beyond the scope of this paper, five fossil species, along with the newly described ones, are separated and reassigned to the genus *Scyliorhinus sensu stricto*.

Scyliorhinus biddlei sp. nov. and *Scyliorhinus luybaertsi* sp. nov. are the first representatives of the genus *Scyliorhinus sensu stricto* described from the Maastrichtian.

All specimens illustrated in this paper are housed in the collections of the Institut Royal des Sciences Naturelles (I.R.S.N.B.), Brussels, Belgium.

LOCALITY AND STRATIGRAPHY

Locality 1: Quarry C.B.R. Romontbos, Eben-Emael, Belgium

Grid reference : 107E 258 (Geological Survey of Belgium)

Age : Late Cretaceous (Late Maastrichtian)

Horizon 1 : Crinoid-dominated fossil grit layer between flint stone layers 20 and 21 of the Lanaye Chalk Member (IIIg), Gulpen Formation (Textfigure 3).

Horizon 2 : Bryozoan-dominated fossil grit layer at the base of the Emael Chalk Member (IVd), Romontbos Horizon, Maastricht Formation (Textfigure 3).

Locality 2: Quarry E.N.C.I., Maastricht

Grid reference : 61F-19 (Geological Survey of The Netherlands)

Age : Late Cretaceous (Late Maastrichtian)

Horizon : Crinoid-dominated fossil grit layer at the base of the Valkenburg Chalk Member (IVa), Lichtenberg Horizon, Maastricht Formation (Textfigure 4).

Locality 3: Quarry Nekami, t' Rooth, The Netherlands

Grid reference : 62A-7 (Geological Survey of The Netherlands)

Age : Late Cretaceous (Late Maastrichtian)

Horizon 1 : Bryozoan-dominated fossil grit layer at the base of the Schiepersberg Chalk Member (IVc), Schiepersberg Horizon, Maastricht Formation (Textfigure 5).

Horizon 2 : Bryozoan-dominated fossil grit layer at the base of the Emael Chalk Member (IVd), Romontbos Horizon, Maastricht Formation (Textfigure 5).

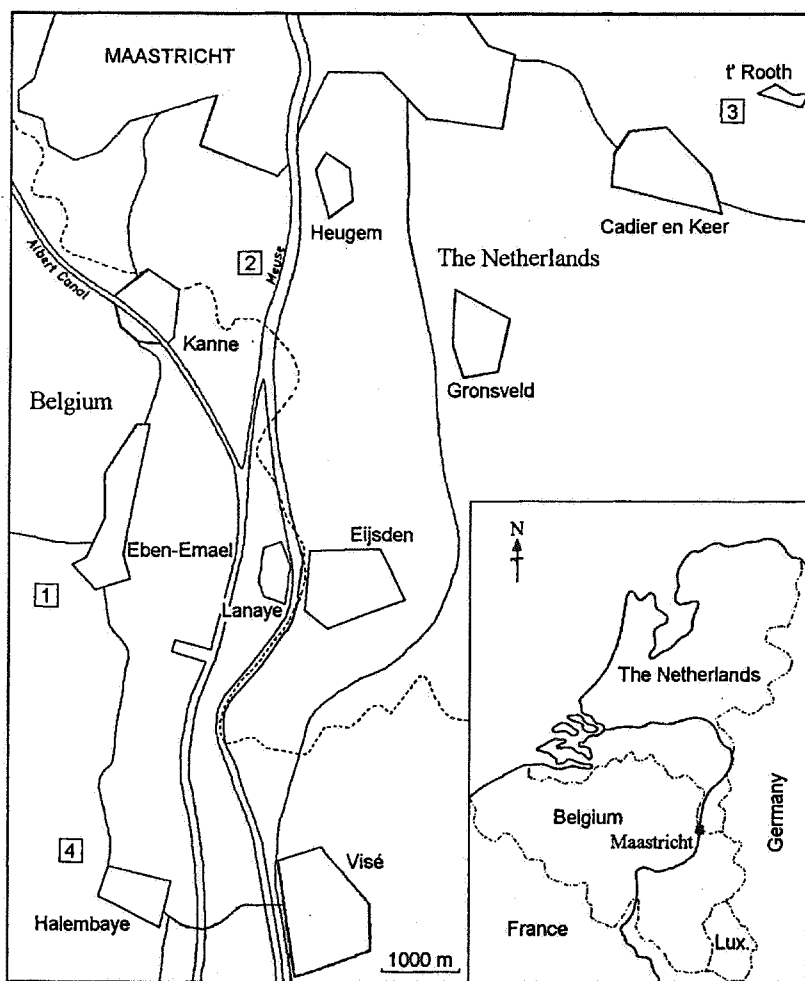
Locality 4: Quarry C.P.L., Halembaye, Belgium

Grid reference : 107E 215 (Geological Survey of Belgium)

Age : Late Cretaceous (Late Campanian)

Level 1 : Fossil grit lens in an echinoid-dominated interval in the Zeven Wegen Chalk Member (IIIa), 16.5 m below the Froidmont Horizon, Gulpen Formation (Textfigure 6).

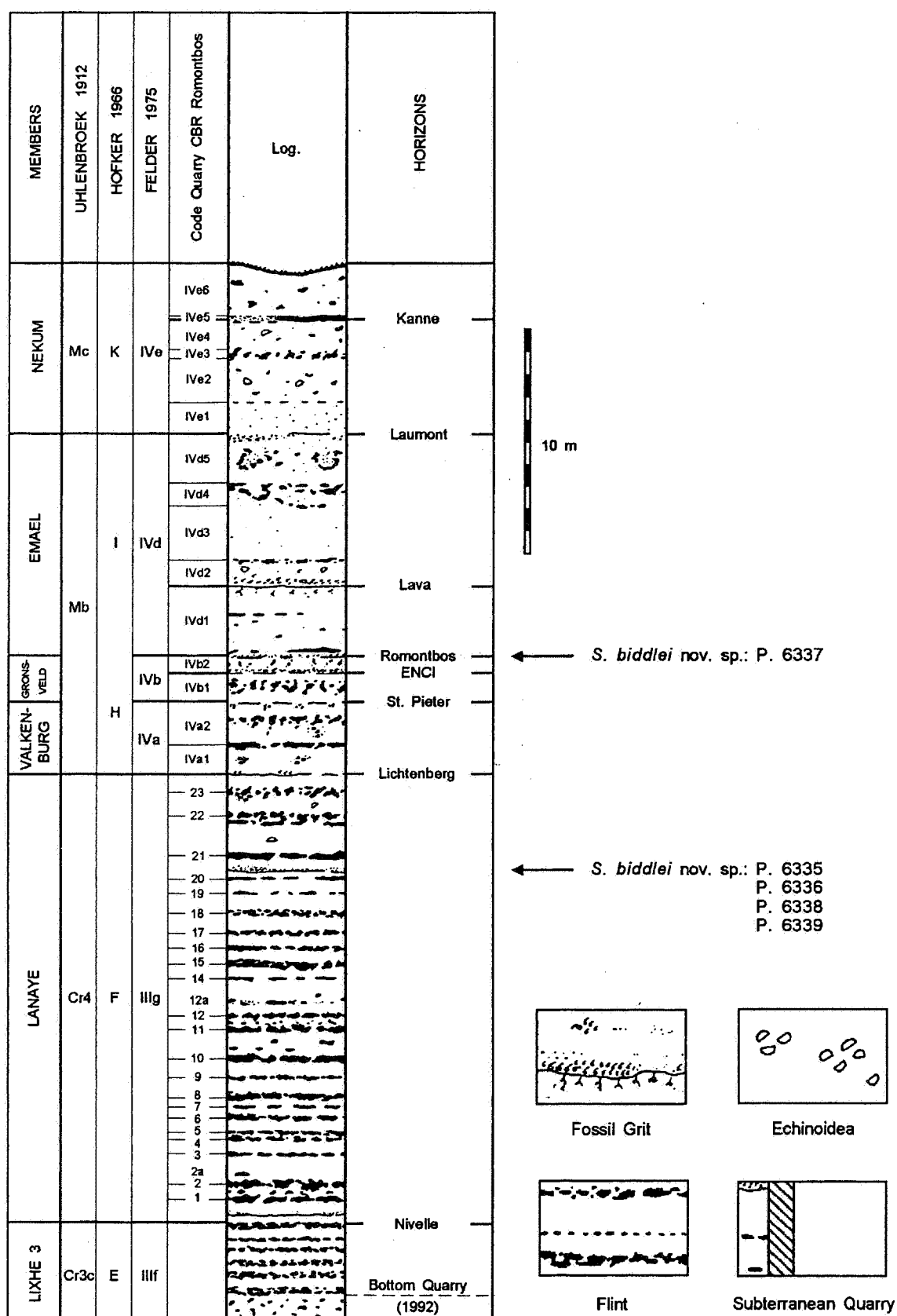
Level 2 : Fossil grit lens in a poriferan-dominated interval in the Zeven Wegen Chalk Member (IIIa), 14.5 m below the Froidmont Horizon, Gulpen Formation (Textfigure 6).



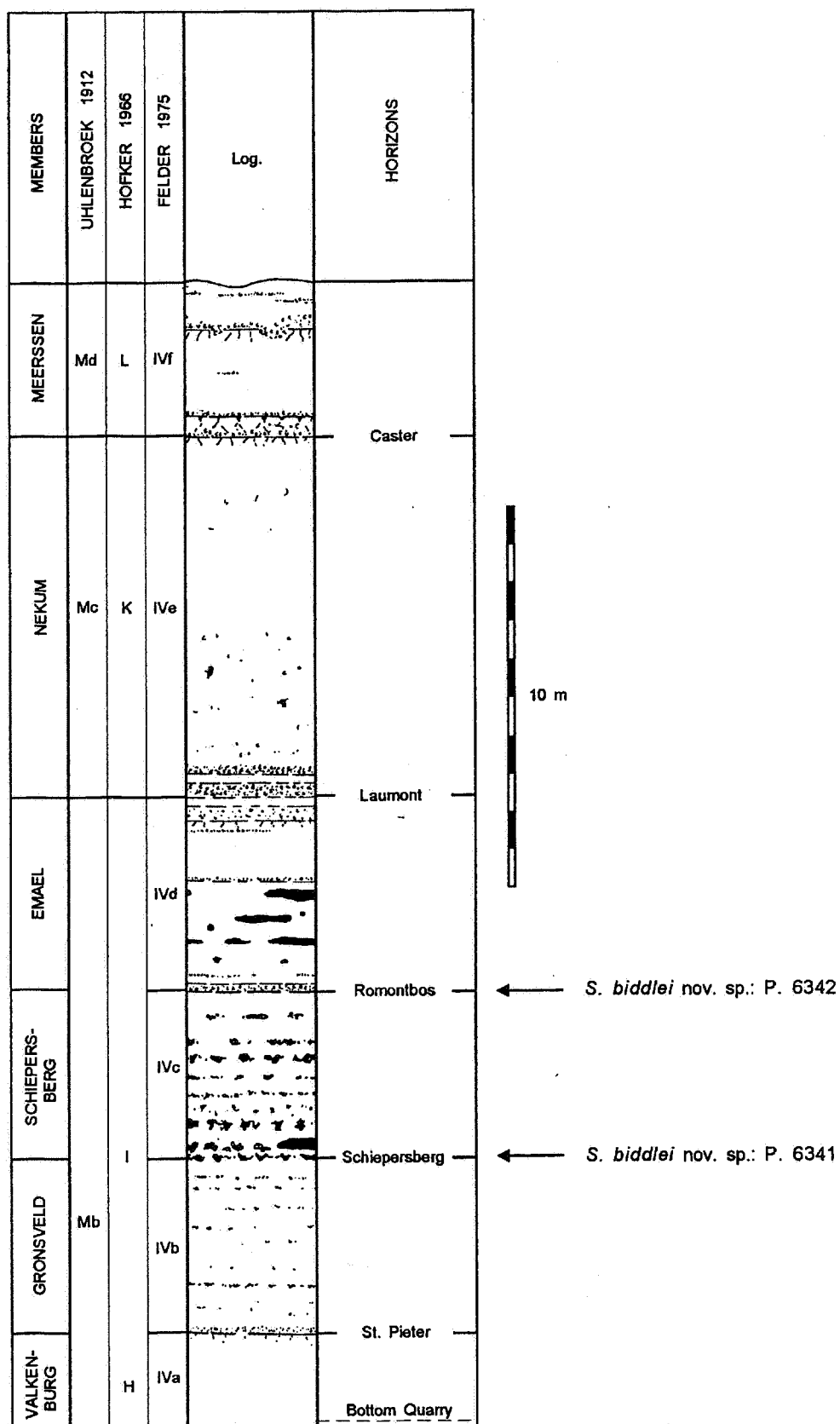
Textfigure 1. Sketch map of the localities C.B.R. Romontbos (1), E.N.C.I. (2), Nekami (3) and C.P.L. (4).

FORMATIONS	MEMBERS	CHRONO-STRAT.
MAASTRICHT	Meerssen	LATE MAASTRICHTIAN
	Nekum	
	Emael	
	Gronsveld	
	Schiepersberg	
	Valkenburg	
GULPEN	Lanaye	EARLY MAASTR.
	Lixhe 1-3	
	Vijen	
	Beutenaken	LATE CAMP.
	Zevenwegen	
VAALS	Terstraeten	EARLY CAMPANIAN
	Beusdal	
	Vaalsbroek	
	Gemmenich	
	Cottessen	
	Raeren	
AACHEN	Hauset	SANTONIAN
	Aachen	
	Hergenrath	

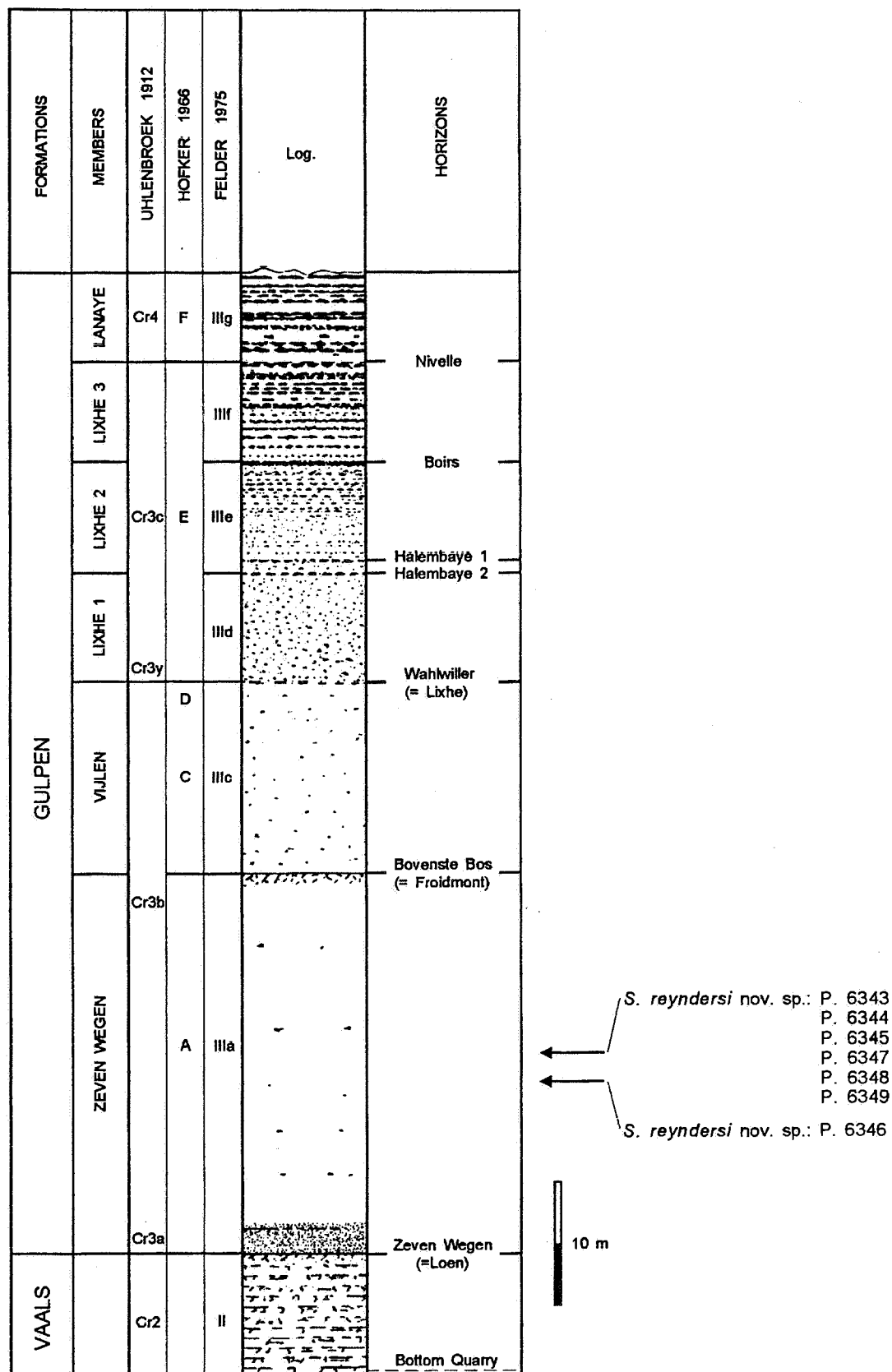
Textfigure 2. Lithostratigraphy and Chronostratigraphy of the Late Cretaceous in South Limburg (The Netherlands) and adjacent areas. From Duffin & Reynders (this volume).



Textfigure 3. Lithological section of the quarry C.B.R. Romontbos, Eben-Emael, Belgium. Redrawn after Duffin & Reynders (this volume). The arrows indicate provenance of *Scyliorhinus biddlei* sp. nov. (I.R.S.N.B. P 6335, 6336, 6337, 6338, 6339).



Textfigure 5. Lithological section of the quarry Nekami, t' Rooth, The Netherlands. Redrawn after Felder et al. (1978). The arrows indicate provenance of *Scyliorhinus biddlei* sp. nov. (I.R.S.N.B. P 6341, 6342). For explanations see Textfigure 2.



Textfigure 6. Lithological section of the quarry C.P.L., Halembaye, Belgium. Redrawn after Felder et al. (1978). The arrows indicate provenance of *Scyliorhinus reyndersi* sp. nov. (I.R.S.N.B. P 6343, 6344, 6345, 6346, 6347, 6348, 6349). For explanations see Textfigure 2.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

CLASS	CHONDRICHTHYES HUXLEY, 1880
SUBCLASS	ELASMOBRANCHII BONAPARTE, 1838
SUBCOHORT	EUSELACHII HAY, 1902
COHORT	NEOSELACHII COMPAGNO, 1977
SUPERORDER	GALEOMORPHII COMPAGNO, 1973
ORDER	CARCHARHINIFORMES sensu COMPAGNO, 1988
FAMILY	SCYLORHINIDAE GILL, 1862

Discussion:

The family Scyliorhinidae (Catsharks) is by far the largest family of sharks. These sharks are small with a maximum length of 1.5 m but mostly no longer than 80 cm. With the exception of *Pentanchus* (SMITH & RADCLIFFE, 1912), they have two spineless dorsal fins; the first of which is small and not keel-like. Its base lies opposite or behind the pelvic origin. Catsharks show five gill slits of which either the 5th, or the 4th and 5th are placed over or behind the pectoral origin. An anal fin is present. Each jaw has numerous small teeth with several functional series.

Catsharks occur worldwide from tropical to arctic waters, but the range of the individual species is mostly localized. They occur in coastal waters, although some deepwater species are found down the slopes of the continental and insular shelves up to depths greater than 2000 m. They generally live at or near the bottom. The family Scyliorhinidae is divided into 15 extant and 5 extinct genera.

Referred genera :

Extant:

<i>Apristurus</i>	GARMAN (1913)
<i>Asymbolus</i>	WHITLEY (1939)
<i>Atelomycterus</i>	GARMAN (1913)
<i>Aulohalaelurus</i>	FOWLER (1934)
<i>Cephaloscyllium</i>	GILL (1862)
<i>Cephalurus</i>	BIGELOW & SCHROEDER (1941)
<i>Galeus</i>	RAFINESQUE (1810)
<i>Halaelurus</i>	GILL (1862)
<i>Haploblepharus</i>	GARMAN (1913)
<i>Macrourogaleus</i>	FOWLER (1947)
<i>Parmaturus</i>	GARMAN (1906)
<i>Pentanchus</i>	SMITH & RADCLIFFE in SMITH (1912)
<i>Poroderma</i>	SMITH (1837)
<i>Schroederichthys</i>	SPRINGER (1966)
<i>Scyliorhinus</i>	BLAINVILLE (1816)

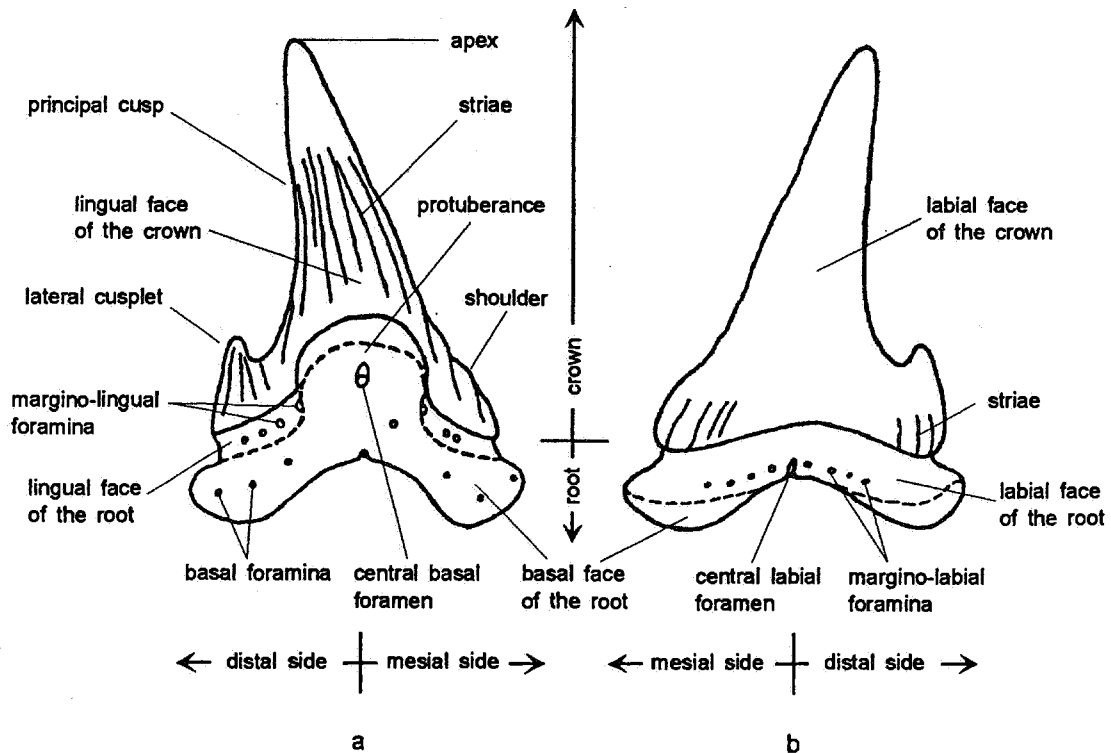
Extinct:

<i>Megascyliorhinus</i>	CAPPETTA & WARD (1977)
<i>Parasymbolus</i>	CANDONI (1993)
<i>Protoscyliorhinus</i>	HERMAN (1977)
<i>Pseudoscyliorhinus</i>	MÜLLER & DIEDRICH (1991)
<i>Pteroscyllium</i>	CAPPETTA (1980)

Type species: *Squalus canicula* LINNAEUS (1758: 234); extant.

The following 13 extant species belong to the genus *Scyliorhinus* (COMPAGNO, 1988):

<i>Scyliorhinus besnardi</i>	SPRINGER & SADOWSKY, 1970
<i>Scyliorhinus boa</i>	GOODE & BEAN, 1896
<i>Scyliorhinus canicula</i>	(LINNAEUS, 1758)
<i>Scyliorhinus capensis</i>	(SMITH, 1838)
<i>Scyliorhinus cervigoni</i>	MAURIN & BONNET, 1970
<i>Scyliorhinus garmani</i>	(FOWLER, 1934)
<i>Scyliorhinus haeckeli</i>	(RIBEIRO, 1907)
<i>Scyliorhinus hesperius</i>	SPRINGER, 1966
<i>Scyliorhinus meadi</i>	SPRINGER, 1966
<i>Scyliorhinus retifer</i>	(GARMAN, 1881)
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	(LINNAEUS, 1758)
<i>Scyliorhinus torazame</i>	(TANAKA, 1908)
<i>Scyliorhinus torrei</i>	HOWELL-RIVERO, 1936



Textfigure 7. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov.; a) lingual view, b) labial view. The dental terminology is based on Cappetta (1987).

Generic diagnosis:

The odontological differences among the living species of *Scyliorhinus* sensu stricto are minor (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT, 1990). Therefore, this generic diagnosis is based on *Scyliorhinus canicula* (LINNAEUS, 1758), figured in HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT (1990: 190, pl. 31, 32).

The teeth of *Scyliorhinus canicula* have a maximum height of 2.0 mm and width of 1.5 mm. The teeth have a tall and elongated principal cusp, becoming lower towards the commissure. The principal cusp is slightly inclined towards the commissure, and commonly one pair of lateral cusplets is present in upper lateral and posterior teeth and in the lower teeth. Upper lateral and lower antero-lateral teeth show a mesial shoulder and a distal lateral cusplet. Upper anterior teeth have a mesial and distal shoulder.

The labial face of the principal cusp and lateral cusplets is flat or weakly convex and shows basal striae. These striae are absent in lower symphyseal, anterior and antero-lateral teeth. A reticulated microornamentation is present in posterior and lower lateral teeth.

The lingual face of the principal cusp and lateral cusplets is strongly convex and presents striae that are slightly less distinct than the basal striae on the labial face of the crown. They run from the base to the apex of the crown and cusplets in a more or less regular way. Their density varies from 5 to 15 on the principal cusp and from 3 to 4 on lateral cusplets. The striae do not fully reach the apex of the principal cusp.

The root is always secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove. The root is bilobate with lobes that are relatively long and narrow. The labial face of the root presents up to nine well-developed foramina. The basal face of the root is flat to slightly concave and shows some randomly scattered foramina.

Heterodonty:

Scyliorhinus canicula shows a strong monognathic and a weak dignathic heterodonty. An ontogenetic heterodonty is not observable because of the lack of comparative tooth material from juvenile specimens.

(1) Dignathic heterodonty:

Upper teeth show prominent basal striae. The base of the labial face of the crown slightly overhangs the crown-root-junction. Lower teeth have basal striae, which are less prominent, only in lateral and posterior teeth; the base of the labial face of the crown strongly overhangs the crown-root-junction.

(2) Monognathic heterodonty:

(a) Increasing tooth height and width from symphyseal to anterior and antero-lateral teeth; then decreasing again to posterior teeth.

(b) Symphyseal and lower anterior teeth show one pair of lateral cusplets; upper anterior teeth have a mesial and distal shoulder; upper lateral and lower antero-lateral teeth have a mesial shoulder and a distal lateral cusplet; posterior, commissural and lower lateral teeth have one pair of lateral cusplets.

(c) Reticulated microornamentation at the base of the labial face of the crown in posterior and latero-posterior teeth.

FOSSIL RECORD OF THE GENUS *SCYLIORHINUS*

The following fossil species have so far been included in the genus *Scyliorhinus*. Species preceded by a question mark do not belong to the genus *Scyliorhinus* sensu stricto:

- Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843: 378, pl. 38, fig. 1, 3 (non fig. 2)), CAPPETTA (1977: 481; pl. 1, fig. 3 - 4) from the Turonian, Late Cretaceous of England and France HERMAN (1977: 251; pl. 11, fig. 1a, b, c, d, e, f).
 ?*Scyliorhinus arambourgi* CAPPETTA (1980: 126-127; fig. 27; pl. 19, fig. 1-4) from the Cenomanian, Late Cretaceous of Lebanon.
 ?*Scyliorhinus bloti* CAPPETTA (1980: 127-129; fig. 28; pl. 18) from the Cenomanian, Late Cretaceous of Lebanon.
 ?*Scyliorhinus burnhamensis* CAPPETTA (1976: 558; pl. 3, fig. 1-2) from the Ypresian, Early Eocene of England.
 ?*Scyliorhinus cabindensis* (LERICHE, 1927: 399; fig. 1-3), DARTEVELLE & CASIER (1943: pl. 3, fig. 41-44) from the Palaeocene of Cabinda.
 ?*Scyliorhinus casieri* CAPPETTA (1976: 558-559; pl. 3, fig. 3-6) from the Ypresian, Early Eocene of England.
 ?*Scyliorhinus cepaeformis* HALTER (1990: 223, 225-228; fig. 4; pl. 2, fig. 3; pl. 3) from the Late Maastrichtian, Late Cretaceous of Belgium and The Netherlands.
Scyliorhinus coupatezi HERMAN (1974: 23-24; pl. 2, fig. 4) from the Pliocene of Belgium.
Scyliorhinus destombesi CAPPETTA (1977: 968; pl. 1, fig. 3-6) from the Late Albion, Early Cretaceous of France.
 ?*Scyliorhinus distans* (PROBST, 1879: 170-171; pl. 3, fig. 23-26) from the Early Miocene of Germany.
 ?*Scyliorhinus dubius* (WOODWARD, 1889: 341; pl. 16, fig. 7-8), CAPPETTA (1977: 481; pl. 1, fig. 5-6) from the Lower Chalk, Late Cretaceous of England.
Scyliorhinus elongatus (DAVIS, 1887: 473; pl. 14, fig. 2-3), CAPPETTA (1980: 129-133; fig. 29-30; pl. 21; pl. 22; pl. 23, fig. 1-6) from the Late Santonian, Late Cretaceous of Lebanon and from the Campanian, Late Cretaceous of Belgium HERMAN (1977: 252-253; pl. 11, fig. 1g, i, j non fig. 1a, b, c, d, e, f, h).
Scyliorhinus fossilis (LERICHE, 1927: 54-55; pl. 5, fig. 11-15 non PROBST 1879) from the Miocene of Switzerland, ANTUNES & JONET (1970: 159-162; fig. 6; pl. 10, fig. 53-57) from the Late Helvétian and Tortonian, Middle and Upper Miocene of Portugal, CAPPETTA (1970: 43-45; pl. 10, fig. 1-17) from the Langhian, Middle Miocene of France.
 ?*Scyliorhinus germanicus* HERMAN (1982: 141-142; pl. 2, fig. 10; pl. 4, fig. 4-5) from the Maastrichtian, Late Cretaceous of Germany.
 ?*Scyliorhinus gilberti* (CASIER, 1946: 58; pl. 1, fig. 14) from the Ypresian, Early Eocene of Belgium.
 ?*Scyliorhinus moosi* HERMAN (1975: 299-300; pl. 1, fig. 2) from the Campanian, Late Cretaceous of Germany.
 ?*Scyliorhinus musteliformis* HERMAN (1977: 254-255; pl. 11, fig. 3) from the Campanian, Late Cretaceous of Belgium.
 ?*Scyliorhinus pattersoni* CAPPETTA (1976: 559-560; pl. 4, fig. 1-5) from the Ypresian, Early Eocene of England.
 ?*Scyliorhinus reussi* HERMAN (1977: 253-254; pl. 11, fig. 2) from the Turonian, Late Cretaceous of France.
 ?*Scyliorhinus riegrafi* MÜLLER (1989: 48-49; pl. 14, fig. 2-10) from the Campanian, Late Cretaceous of Germany.
 ?*Scyliorhinus subulidens* ARAMBOURG (1952: 121-122; fig. 22; pl. 23, fig. 1-19) from the Palaeocene and Early Eocene of Morocco.
 ?*Scyliorhinus tensleepensis* CASE (1987: 13-14; fig. 3) from the Campanian, Late Cretaceous of the USA.
 ?*Scyliorhinus wardi* HALTER (1990: 228, 230-232; fig. 6; pl. 1; pl. 2, fig. 1-2) from the Late Maastrichtian, Late Cretaceous of Belgium and The Netherlands.

Differential diagnosis:

The teeth of living and fossil species of the genus *Scyliorhinus* sensu stricto can be distinguished from all other genera of the family Scyliorhinidae by a combination of the following characteristics:

- (a) Anterior and antero-lateral teeth with an elongated and biconvex principal cusp, which is upright or slightly bent towards the commissure.
- (b) Lateral cusplets, if present, are generally low and poorly developed.
- (c) Anterior and sometimes antero-lateral teeth with a pair of shoulders or a lateral cusplet and a shoulder. Lateral, latero-posterior and posterior teeth with one mesial shoulder and one distal lateral cusplets, one pair or sometimes two pairs, of lateral cusplets.
- (d) A strongly convex lingual face of the crown with a varying number of striae. A convex to concave labial face of the crown. Lateral teeth may show a suberect crown.
- (e) The root vascularization is generally secondary hemiaulacorhize with a completely or partially closed median groove. In anterior teeth the median groove may be open. Anterior and antero-lateral teeth show a prominent and massive protuberance.

Discussion:

The comparison of teeth from the living species *Scyliorhinus canicula* (LINNAEUS, 1758) and *Scyliorhinus torazame* (TANAKA, 1908), figured in HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT (1990: pl. 33, 34), with the aforementioned fossil species leads to the conclusion that *Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843) from the Turonian of France HERMAN (1977) and England CAPPETTA (1976), *Scyliorhinus elongatus* (DAVIS, 1887) from the Late Santonian of Lebanon CAPPETTA (1980) and the Campanian of Belgium HERMAN (1977), *Scyliorhinus fossilis* (LERICHE, 1927), ANTUNES & JONET (1970), CAPPETTA (1970) from the Miocene of Switzerland, Portugal and France, and *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN (1974) from the Pliocene of Belgium are representatives of the genus *Scyliorhinus* sensu stricto.

All these species show a combination of the characteristics listed in the differential diagnosis. The most important characteristic that separates the species of *Scyliorhinus* sensu stricto from other genera of the family Scyliorhinidae figured in HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT (1990: pl. 1-30) is that anterior and sometimes antero-lateral teeth show a pair of shoulders or one lateral cusplet and a shoulder.

All species listed above which are preceded by a question mark do not have anterior teeth of this type, and therefore belong to other genera of the family Scyliorhinidae.

Scyliorhinus antiquus (AGASSIZ, 1843) has anterior teeth with poorly developed lateral cusplets HERMAN (1977: pl. 11, fig 1c, d). Some anterior teeth of *S. antiquus* from the same locality as the teeth figured in HERMAN (1977) in the collection of the author show a mesial shoulder and a poorly developed distal lateral cusplet. Therefore, *S. antiquus* is assigned to *Scyliorhinus* sensu stricto.

Scyliorhinus elongatus (DAVIS, 1887) has anterior teeth with poorly developed lateral cusplets CAPPETTA (1980: 131, fig. 30; pl. 22, fig. 4), HERMAN (1977: pl. 11, fig 1i, j). Several anterior and antero-lateral teeth of *S. elongatus* from the Campanian of Obourg, Belgium in the collection of Mr. J.P.H. Reynders (Houthalen, Belgium) have a mesial and distal shoulder or a mesial shoulder and a distal lateral cusplet. Therefore, *S. elongatus* is assigned to *Scyliorhinus* sensu stricto.

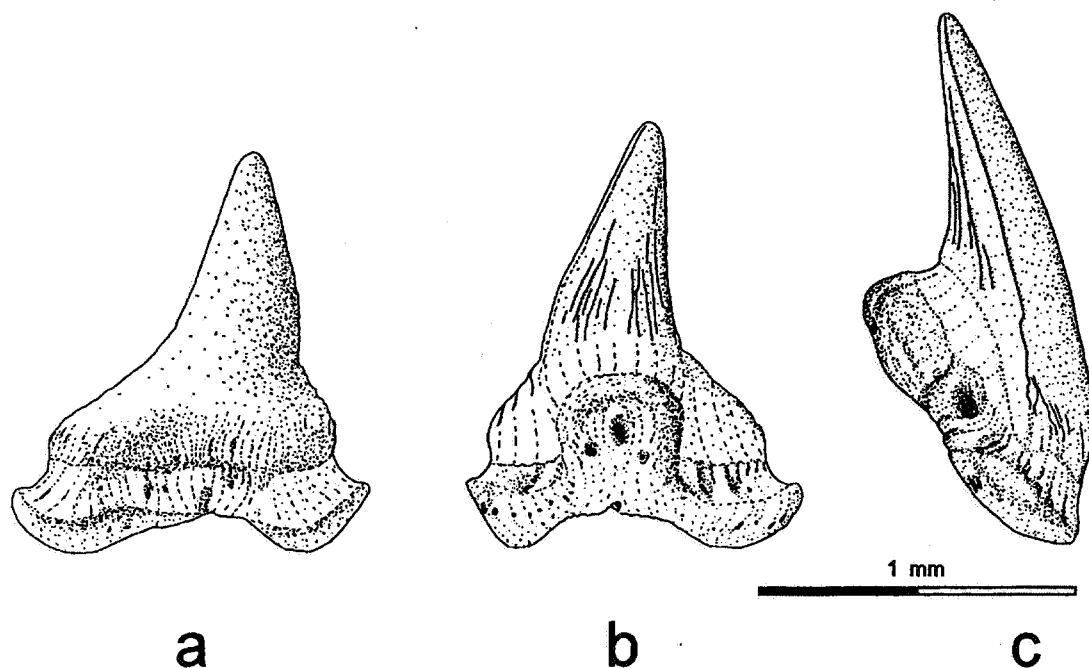
The figured antero-lateral tooth of ?*Scyliorhinus moosi* HERMAN (1975) has an elongated cusp and two pairs of low lateral cusplets. No other teeth have been figured, thus, although there are certain similarities, it is impossible to assign this species to *Scyliorhinus sensu stricto*.

The occurrence of *Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843) in the Turonian of France gives evidence that the genus *Scyliorhinus sensu stricto* is at least of a Late Cretaceous origin, and therefore much older than proposed by CANDONI (1993: 148), who argued that *Scyliorhinus fossilis* (synonym: *S. joleaudi* CAPPETTA (1970: 43-45; pl. 9, fig. 19-29)) from the Miocene is the first representative of *Scyliorhinus sensu stricto*.

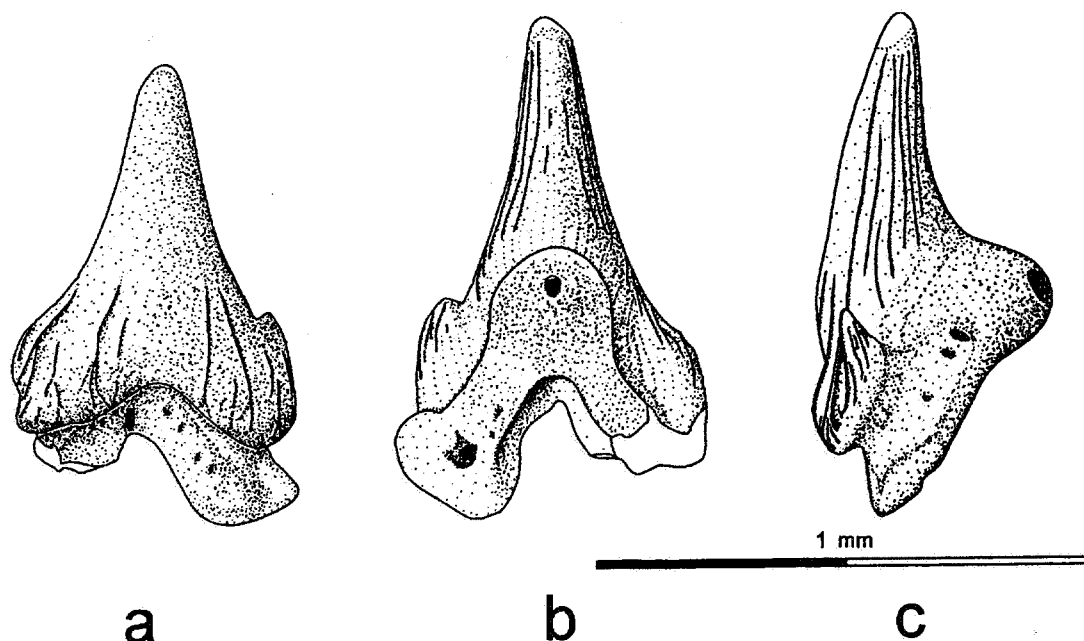
With the description of the new species, *Scyliorhinus sensu stricto* is well documented throughout the Late Cretaceous (five species) and Tertiary (three species).

Scyliorhinus biddlei sp. nov.

Plate 1-5; Textfigure 8-10



Textfigure 8. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., Holotype (I.R.S.N.B. P 6335); a) labial view, b) lingual view, c) distal lateral view.



Textfigure 9. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., Paratype 5 (I.R.S.N.B. P 6340); a) labial view, b) lingual view, c) distal lateral view.

Derivatio nominis: named after Mr. Jean-Pierre Biddle (Bonnelles, France) in recognition of his scientific work on cretaceous elasmobranchs of France.

Stratum typicum: Quarry C.B.R. Romontbos (Eben-Emael, Belgium); crinoid-dominated fossil grit layer between flint stone layers 20 and 21 of the Lanaye Chalk Member (IIIg), Gulpen Formation, Late Maastrichtian (Textfigure 1, 3).

Material:

More than 60 teeth in the collections of the author and Mr. J.P.H. Reynders.

The Paratypes 2, 5, 6 and 7 of *Scyliorhinus biddlei* sp. nov. were collected by the author and his father R.P. Halter from 1986 to 1993. The material from the three horizons (Textfigure 3, 4, 5) was sieved down to 300 μ m. The teeth of the new species were found in the fractions of 400 μ m to 1000 μ m. The Holotype and Paratypes 1, 3 and 4 (Textfigure 3) have been provided by Mr. J.P.H. Reynders and were collected in 1989 and 1990.

Type series:

- Holotype: I.R.S.N.B. P 6335, Locality 1, Horizon 1.
- Paratype 1: I.R.S.N.B. P 6336, Locality 1, Horizon 1.
- Paratype 2: I.R.S.N.B. P 6337, Locality 1, Horizon 2.
- Paratype 3: I.R.S.N.B. P 6338, Locality 1, Horizon 1.
- Paratype 4: I.R.S.N.B. P 6339, Locality 1, Horizon 1.
- Paratype 5: I.R.S.N.B. P 6340, Locality 2.
- Paratype 6: I.R.S.N.B. P 6341, Locality 3, Horizon 1.
- Paratype 7: I.R.S.N.B. P 6342, Locality 3, Horizon 2.

Age: Late Cretaceous, Late Maastrichtian.

Specific diagnosis:

Scyliorhinus with teeth up to 2.0 mm in height and 1.5 mm in width.

Anterior and antero-lateral teeth are taller than they are wide. Lateral and posterior teeth are approximately as tall as they are wide.

The principal cusp is elongated, slender, biconvex, bent lingually, upright or slightly bent towards the commissure in anterior and antero-lateral teeth, becoming progressively lower and more inclined in lateral and posterior teeth. Lateral cusplets, if present, are generally low and poorly developed. Anterior and antero-lateral teeth either have a pair of shoulders or, like lateral and posterior teeth, have a mesial shoulder and a distal lateral cusplet. Only a few lateral teeth show one pair of lateral cusplets.

The labial face of the crown is slightly convex. Its base has a strongly concave outline in anterior, antero-lateral and lateral teeth. A few weak striae may be present, generally limited to the very base of the crown. Only posterior and juvenile teeth show striae on the lower half of the labial face of the crown. A reticulated microornamentation may be present in posterior teeth. The very base of the labial face of the crown that overhangs the crown-root-junction may show several weak depressions in anterior to lateral teeth.

The lingual face of the principal cusp is strongly convex and can show up to ten striae, generally limited to its middle part. The striae can reach the apex of the principal cusp in posterior and juvenile teeth.

The lingual face of the lateral cusplets and shoulders shows a few weak and short striae. The striae on the shoulders turn towards the apex of the principal cusp forming a cutting edge, which is rugged to varying degrees.

The root is bilobate with a well developed protuberance and lobes that are relatively long and narrow. The vascularization is always secondary hemiaulacorhize with a median groove partially to completely closed. The central labial foramen is situated at the base of the labial face of the root. The lingual face of the root shows up to five pairs of margino-lingual foramina. The basal face of the root is slightly concave in anterior and antero-lateral to flat or slightly convex in lateral and posterior teeth. The basal face of the root shows several randomly scattered foramina. The labial face of the root shows up to five pairs of margino-labial foramina.

Differential diagnosis:

The differential diagnosis is based on teeth from mature individuals. In each case the characters cited belong to the aforementioned species.

S. antiquus differs from *S. biddlei* sp. nov. by the following: larger size; anterior teeth show one pair of poorly developed lateral cusplets or one lateral cusplet and a shoulder; antero-lateral and lateral teeth have one pair of lateral cusplets; posterior teeth have one or two pairs of lateral cusplets; prominent basal striae are present on the labial face of the crown and numerous well developed striae on the lingual face of the crown, both reaching from the base to the apex of the principal cusp.

S. canicula differs from *S. biddlei* sp. nov. by the following: the root has a very large central basal foramen; the striae on the lingual face of the crown are more well developed; upper anterior teeth show prominent basal striae on the labial face of the crown.

S. coupatezi differs from *S. biddlei* sp. nov. by the following: larger size; antero-lateral and posterior teeth have two lateral cusplets and sometimes a third, tiny mesial or distal lateral cusplet; very prominent basal striae are present on the labial face of the crown in antero-lateral and lateral teeth.

S. elongatus differs from *S. biddlei* sp. nov. by the following: larger size; anterior teeth show two shoulders, one pair of lateral cusplets, or one lateral cusplet and a shoulder; antero-lateral to posterior teeth have one pair of lateral cusplets; prominent basal striae are present on the labial face of the crown and numerous well developed striae on the lingual face of the crown, both generally reaching from the base to the apex of the principal cusp.

S. fossilis differs from *S. biddlei* sp. nov. by the following: larger size; antero-lateral and posterior teeth have two pairs of lateral cusplets; prominent basal striae are present on the labial face of the crown in antero-lateral and lateral teeth.

S. woodwardi differs from *S. biddlei* sp. nov. by the following: anterior and antero-lateral teeth have two pairs of poorly developed lateral cusplets and prominent basal striae on the labial face of the crown. (Lateral and posterior teeth have never been figured.)

Description:

Holotype: I.R.S.N.B. P 6335; antero-lateral tooth (Plate 1)

Condition: Excellent.
Principal Cusp: Tall, lingually bent, slightly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex with 11 striae limited to the middle part of the cusp.
Crown: Mesial and distal shoulder; lingual face of mesial shoulder shows three short striae; distal shoulder shows two striae, limited to the crest of shoulder; distal shoulder is less steep but wider than mesial shoulder; labial face of the crown is convex, shows a few poorly developed striae at its base near the mesial and distal edges; very base of labial face slightly overhangs the crown-root-junction.
Root: Strongly bilobate with a prominent protuberance, vascularization is secondary hemiaulacorhize with partially closed median groove; labial face shows three margino-labial foramina; basal face is slightly concave with numerous small and randomly scattered foramina; lingual face shows four pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 1: I.R.S.N.B. P 6336; anterior tooth (Plate 2, Fig. 1)

Condition: Very good; principal cusp shows little functional wear.
Principal Cusp: Tall, lingually bent, slightly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex without striae.
Crown: Almost symmetrical; mesial and distal shoulder; lingual face of mesial and distal shoulder shows four poorly developed striae each, limited to crest of shoulder; labial face of the crown is convex, shows a couple of short and poorly developed striae near the mesial edge; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction and shows several weak depressions.
Root: Strongly bilobate with a prominent protuberance, vascularization is secondary hemiaulacorhize with partially closed median groove; labial face shows five margino-labial foramina; basal face is slightly concave with numerous small foramina; lingual face shows five pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 2: I.R.S.N.B. P 6337; antero-lateral tooth (Plate 2, Fig. 2)

Condition: Good; root slightly corroded.
Principal Cusp: Elongated, lingually bent, slightly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex with a couple of poorly developed striae near its distal cutting edge.
Crown: Mesial and distal shoulder is steep with a couple of poorly developed striae; labial face is strongly convex; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction and shows several weak depressions.
Root: Strongly bilobate; vascularization is secondary hemiaulacorhize.

Paratype 3: I.R.S.N.B. P 6338; lateral tooth (Plate 3, Fig. 1)

- Condition: Poor; lacks the entire root; principal cusp and lateral cusplets show little functional wear.
- Principal Cusp: Lower than in the teeth described above, slightly inclined towards the commissure; lingual face (not figured) is strongly convex.
- Crown: Unlike the Holotype, Paratype 1 and 2, the crown has a pair of poorly developed lateral cusplets; labial face is slightly convex and shows four striae at its base near the mesial and distal edge; weak depressions at the very base of the labial face are less developed than in the teeth described above; base of the labial face has a strongly concave outline.

Paratype 4: I.R.S.N.B. P 6339; latero-posteral tooth (Plate 3, Fig. 2)

- Condition: Good; root is slightly corroded; principal cusp shows functional wear.
- Principal Cusp: Lower than in the teeth described above, slightly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex with a couple of striae near the mesial and distal cutting edge.
- Crown: Distal lateral cusplet and a mesial shoulder; mesial shoulder has a rugged cutting edge with four striae on its lingual face; lingual face of distal lateral cusplet shows three striae; labial face is convex with a few short basal striae; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction and shows several weak depressions.
- Root: Strongly bilobate with a median groove that was formerly completely closed; vascularization is secondary hemiaulacorrhize; lingual face shows two pairs of margino-lingual foramina; basal face is flat; labial face has four margino-labial foramina.

Paratype 5: I.R.S.N.B. P 6340; juvenile antero-lateral tooth (Plate 4, Fig. 1)

- Condition: Good; root slightly rolled; lower half of mesial root lobe is broken off; principal cusp shows little functional wear.
- Principal Cusp: Elongated, slender, upright, slightly lingually bent, slightly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows eight striae that reach up to the apex.
- Crown: Mesial shoulder has five striae on its lingual face; poorly developed distal lateral cusplet shows four striae on its lingual side; labial face is convex and shows several striae on its lower half that reach up higher than in the teeth described above; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction.
- Root: Strongly bilobate with relatively long and narrow lobes; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove; labial face shows nine margino-labial foramina; basal face is slightly concave; lingual face shows four pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 6: I.R.S.N.B. P 6341; posterior tooth (Plate 4, Fig. 2)

- Condition: Excellent; principal cusp shows functional wear.
- Principal Cusp: Lower than in the teeth described above, strongly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows eight striae that reach up to the apex.
- Crown: Mesial shoulder has four striae; distal lateral cusplet has two striae; cutting edge of the shoulder and the principal cusp form an almost straight line; labial face is slightly convex, shows several short basal striae; very base of labial face slightly overhangs the crown-root-junction.
- Root: Slightly bilobate, prominent protuberance; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a partially closed median groove; labial face shows ten margino-labial foramina; basal face is slightly convex and has a few small foramina; lingual face shows four mesial margino-lingual foramina and two distal margino-lingual foramina.

Paratype 7: I.R.S.N.B. P 6342; posterior tooth (Plate 5)

- Condition: Good; mesial shoulder shows little functional wear.
- Principal cusp: Low and not as strongly inclined as Paratype 6; lingual face is strongly convex without striae; lack of striae might be caused by a slight corrosion of the enamel.
- Crown: Mesial shoulder and poorly developed distal lateral cusplet; mesial shoulder has several striae; labial face is slightly convex and shows several striae at its base that merge and reach up half way to the apex; a reticulated microornamentation is present; very base of labial face slightly overhangs the crown-root-junction.
- Root: Strongly bilobate with long and relatively narrow lobes; vascularization is secondary hemiaulacorhize with a median groove completely closed; labial face shows five margino-labial foramina; basal face is slightly convex; lingual face has four margino-lingual foramina.

Heterodonty:

The teeth of *Scyliorhinus biddlei* sp. nov. show a strong monognathic, weak dignathic and weak ontogenetic heterodonty.

(1) Dignathic heterodonty:

The very base of the labial face of the crown slightly overhangs the crown-root-junction in one tooth series and strongly overhangs the crown-root-junction in the other tooth series. Possibly, the presence or lack of a reticulated microornamentation on the base of the labial face of the crown is another characteristic of the dignathic heterodonty. It is impossible, in comparison with living representatives of *Scyliorhinus* sensu stricto, to determine which of the two different tooth series belongs to the upper and which to the lower jaw.

(2) Monognathic heterodonty:

(a) Successive decrease in height combined with an increase in width from anterior to posterior teeth.

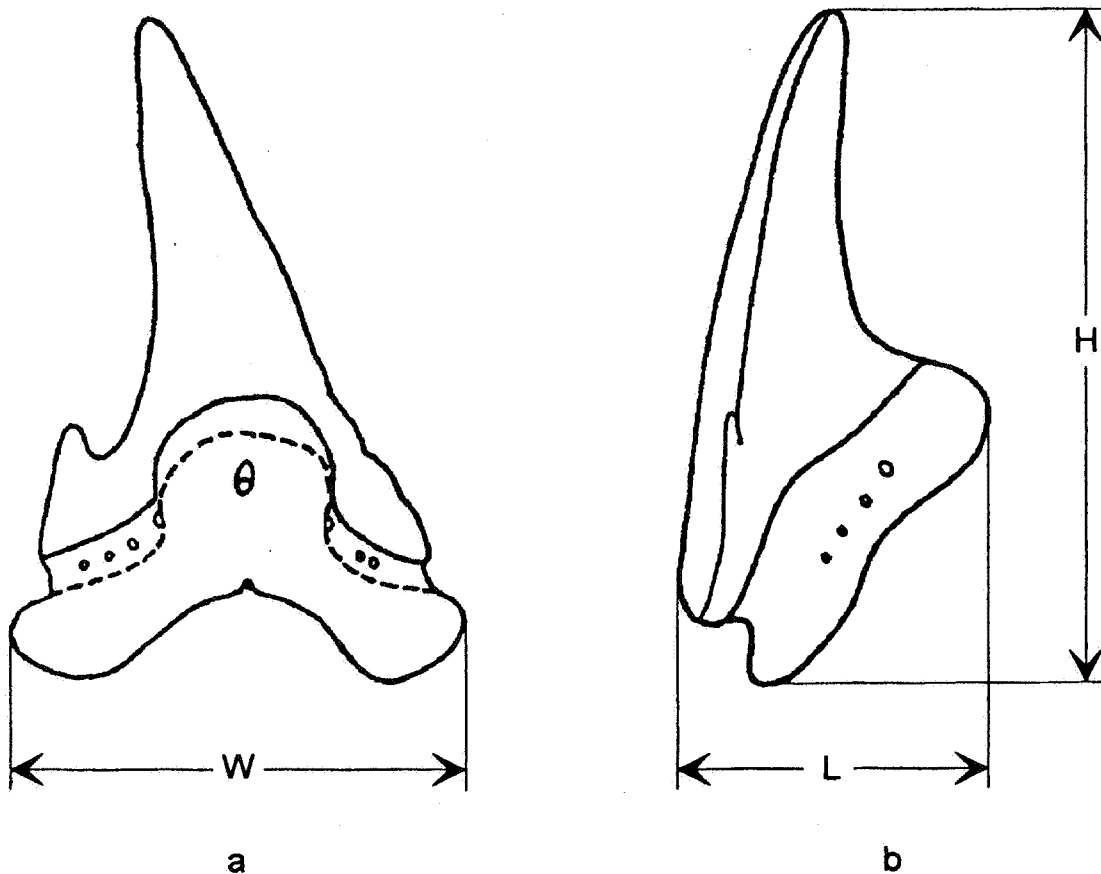
(b) Anterior and antero-lateral teeth have a mesial and distal shoulder; lateral, posterior and a few antero-lateral teeth show a mesial shoulder and a distal lateral cusplet; a few lateral teeth have one pair of lateral cusplets.

(c) Posterior teeth show a reticulated microornamentation at the base of the labial face of the crown.

(d) Basal face of the root is slightly concave in anterior and antero-lateral to flat or slightly convex in lateral and posterior teeth.

(3) Ontogenetic heterodonty:

A decrease in number and length of basal striae on the labial face of the crown in anterior to lateral teeth with age. Furthermore, a decrease in number and length and possible loss of striae on the lingual face of the crown in anterior to antero-lateral teeth with age.



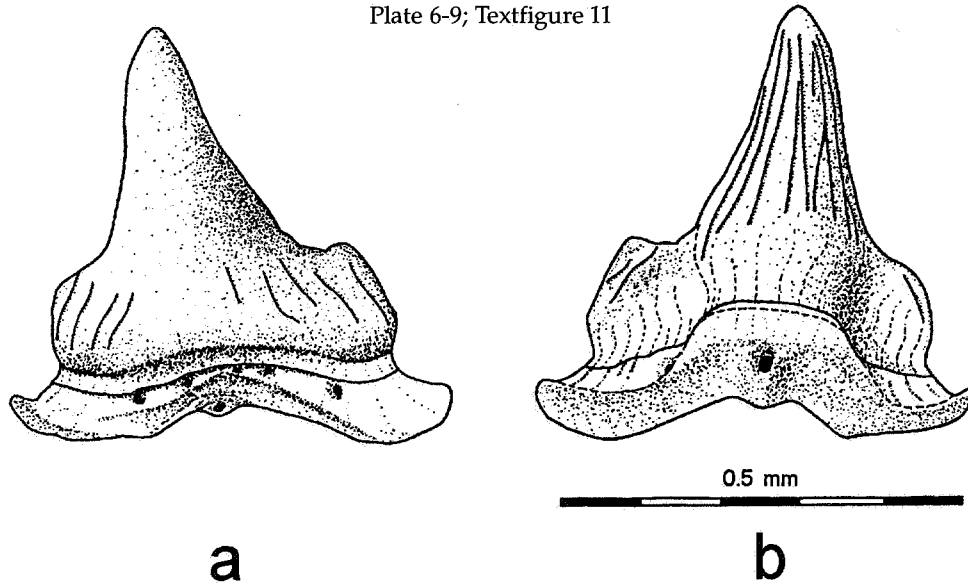
Textfigure 10. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., dimensions given; a) lingual view, b) labial view.

Dimensions (in mm):

		Height	Width	Length
Holotype:	I.R.S.N.B. P 6335	1.5	1.1	0.7
Paratype 1:	I.R.S.N.B. P 6336	1.8	1.2	0.9
Paratype 2:	I.R.S.N.B. P 6337	1.8	1.2	-
Paratype 3:	I.R.S.N.B. P 6338	1.3	1.1	-
Paratype 4:	I.R.S.N.B. P 6339	1.1	1.0	0.7
Paratype 5:	I.R.S.N.B. P 6340	1.0	0.6	0.5
Paratype 6:	I.R.S.N.B. P 6341	0.8	0.9	0.5
Paratype 7:	I.R.S.N.B. P 6342	0.8	0.9	0.4

Scyliorhinus reyndersi sp. nov.

Plate 6-9; Textfigure 11



Textfigure 11. *Scyliorhinus reyndersi* sp. nov., Holotype (I.R.S.N.B. P 6343); a) labial view, b) lingual view.

Derivatio nominis: named after Mr. Jozef P.H. Reynders (Houthalen, Belgium) who generously provided the presented specimen.

Stratum typicum: Quarry C.P.L. (Halembaye, Belgium); fossil grit lens in a poriferan-dominated interval in the Zeven Wegen Chalk Member (IIIa), 14.5 m below the Froidmont Horizon, Gulpen Formation, Late Campanian (Textfigure 1, 6).

Material:

More than 50 teeth in the collection of Mr. J.P.H. Reynders.

The teeth of *Scyliorhinus reyndersi* sp. nov. described in this publication were collected in 1990. The material of the lenses (Textfigure 6) was sieved down to 300 μ m.

Type series:

- Holotype: I.R.S.N.B. P 6343, Locality 4, Level 2.
- Paratype 1: I.R.S.N.B. P 6344, Locality 4, Level 2.
- Paratype 2: I.R.S.N.B. P 6345, Locality 4, Level 2.
- Paratype 3: I.R.S.N.B. P 6346, Locality 4, Level 1.
- Paratype 4: I.R.S.N.B. P 6347, Locality 4, Level 2.
- Paratype 5: I.R.S.N.B. P 6348, Locality 4, Level 2.
- Paratype 6: I.R.S.N.B. P 6349, Locality 4, Level 2.

Age: Late Cretaceous, Late Campanian.

Specific diagnosis:

Scylliorhinus with teeth up to 0.8 mm in height and 0.8 mm in width. Symphysial, anterior and antero-lateral teeth are taller than they are wide. Lateral and posterior teeth are approximately as tall as they are wide.

The principal cusp is slender, upright or slightly bent towards the commissure. The teeth become progressively lower and wider towards the commissure. The crown is suberect in lateral and latero-posteral teeth.

Anterior teeth have a mesial and distal shoulder; antero-lateral teeth have a distal shoulder and a mesial lateral cusplet; lateral teeth have either one pair of lateral cusplets or two mesial and one distal lateral cusplet; posterior teeth have two pairs of lateral cusplets. A third distal lateral cusplet may be present in posterior teeth.

The labial face of the crown is slightly convex in anterior and antero-lateral teeth and flat or concave in lateral and posterior teeth. The ornamentation on the base of the labial face of the crown ranges from a few poorly developed striae to massive folds. In posterior teeth these striae reach up higher but do not fully reach the apex. Juvenile anterior and antero-lateral teeth show striae that reach from the base to the apex of the principal cusp. The very base of the labial face of the crown overhangs the crown-root-junction to varying degrees. The lingual face of the principal cusp is strongly convex and shows up to eight striae, reaching from the base to the apex. The lingual face of lateral cusplets and shoulders generally shows a few striae.

The root is slightly to strongly bilobate with a prominent protuberance and massive lobes. The vascularization is always secondary hemiaulacorhize with a median groove completely closed. The median groove is generally limited to the protuberance in anterior to lateral teeth; thus there is no central labial foramen, but a second main foramen on the labial face of the root. Posterior teeth have a longer median groove with the second main foramen near the labial-basal-junction. The basal face of the root is slightly concave in anterior and antero-lateral teeth and flat or slightly convex in lateral and posterior teeth. The lingual face of the root presents up to five pairs of marginolingual foramina. The basal face of the root shows several randomly scattered foramina. The labial face of the root shows up to five pairs of margino-labial foramina.

Differential diagnosis:

The differential diagnosis is based on teeth of mature individuals. In each case the characters cited belong to the aforementioned species.

S. antiquus differs from *S. reyndersi* sp. nov. by the following: larger size; anterior teeth have one pair of poorly developed lateral cusplets or one lateral cusplet and a shoulder; antero-lateral and lateral teeth show one pair of lateral cusplets; prominent basal striae are present on the labial face of the crown, reaching from the base to the apex of the principal cusp; root has a central labial foramen.

S. biddlei sp. nov. differs from *S. reyndersi* sp. nov. by the following: larger size; lateral and posterior teeth have one pair of lateral cusplets; a smaller number of weak striae limited to the middle portion of the lingual face of the crown; labial face of the crown shows weak basal striae; posterior teeth have a reticulated microornamentation at the base of the labial face of the crown; root is strongly bilobate with relatively long and narrow lobes in anterior and antero-lateral teeth; root shows a very large central basal foramen and central labial foramen.

S. canicula differs from *S. reyndersi* sp. nov. by the following: larger size; lateral to posterior teeth with one pair of lateral cusplets; posterior teeth show a reticulated microornamentation; root is strongly bilobate with relatively long and narrow lobes in anterior and antero-lateral teeth; root with a very large central basal foramen and a labial foramen.

S. coupatezi differs from *S. reyndersi* sp. nov. by the following: larger size; antero-lateral and lateral teeth have two pairs of lateral cusplets and sometimes a third, tiny mesial or distal lateral cusplet; numerous basal striae are present on the labial face of the crown in antero-lateral and lateral teeth; root is strongly bilobate with relatively long and narrow lobes in anterior teeth.

S. elongatus differs from *S. reyndersi* sp. nov. by the following: larger size; anterior teeth show two shoulders, one pair of lateral cusplets or one lateral cusplet and a shoulder; base of labial face of the crown has a strongly concave outline; very prominent basal striae are present on the labial face of the crown, reaching from the base to the apex of the principal cusp; root has a labial foramen.

S. fossilis differs from *S. reyndersi* sp. nov. by the following: larger size; anterior and antero-lateral teeth have a more elongated principal cusp; base of the labial face of the crown has a strongly concave outline in anterior and antero-lateral teeth; root has a labial foramen.

Description:

Holotype: I.R.S.N.B. P 6343; antero-lateral tooth (Plate 6, Fig. 1)

Condition: Excellent.
Principal Cusp: Elongated, biconvex, slightly inclined towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows eight striae, reaching from the base to the apex.
Crown: Mesial lateral cusplet and distal shoulder; lingual face of the shoulder and lateral cusplet show a couple striae; labial face is slightly convex with eight basal striae; very base of labial face slightly overhangs the crown-root-junction.
Root: Slightly bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove, limited to the protuberance; second main foramen is situated in the center of the basal face which is slightly concave; labial face shows five margino-labial foramina; lingual face has two pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 1: I.R.S.N.B. P 6344; anterior tooth (Plate 6, Fig. 2)

Condition: Excellent; principal cusp shows little functional wear.
Principal Cusp: Slender, elongated, biconvex, upright; lingual face of the principal cusp is strongly convex and shows eight striae, reaching from the base to the apex.
Crown: Mesial and distal shoulder, without striae on the lingual face; labial face is slightly convex with a few poorly developed basal striae; very base of labial face slightly overhangs the crown-rootjunction.
Root: Slightly bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove, limited to the protuberance; second main foramen is situated in the center of the basal face which is slightly concave; labial face has seven margino-labial foramina; lingual face shows two pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 2: I.R.S.N.B. P 6345; latero-posterior tooth (Plate 7, Fig. 1)

Condition: Good; principal cusp and lateral cusplets show little functional wear; basal face of the root is corroded.
Principal Cusp: Suberect, slightly bent towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows five striae, reaching from the base to the apex.

- Crown:** One distal and two mesial lateral cusplet are present; labial face of the crown is strongly concave with a few prominent basal striae; very base of labial face strongly overhangs the crown-root junction.
- Root:** Bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorhize; basal face is flat; labial face shows four margino-labial foramina; lingual face shows four mesial and two distal margino-lingual foramina.

Paratype 3: I.R.S.N.B. P 6346; juvenile antero-lateral tooth (Plate 7, Fig. 2)

- Condition:** Excellent; principal cusp shows little functional wear.
- Principal Cusp:** Broad, biconvex, upright; lingual face is strongly convex and shows eight striae, reaching from the base to the apex.
- Crown:** Mesial lateral cusplet and distal shoulder lacking striae; labial face is slightly convex with seven well-developed striae, reaching from the base to the apex; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction.
- Root:** Slightly bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorhize with a completely closed median groove, limited to the protuberance; second main foramen is situated in the center of the basal face which is slightly concave; labial face shows five margino-labial foramina; lingual face shows two pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 4: I.R.S.N.B. P 6347; lateral tooth (Plate 8, Fig. 1)

- Condition:** Very good; principal cusp and mesial cusplet show little functional wear.
- Principal Cusp:** Suberect, broad at its base and slightly bent towards the commissure; lingual face of the principal cusp is strongly convex and shows seven striae.
- Crown:** One pair of lateral cusplets; labial face is flat to slightly concave with a few weak basal striae; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction.
- Root:** Bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorhize with a completely closed median groove, limited to the protuberance; second main foramen is situated in the center of the basal face which is flat; labial face shows five margino-labial foramina; lingual face has six margino-lingual foramina.

Paratype 5: I.R.S.N.B. P 6348; latero-posteral tooth (Plate 8, Fig. 2)

- Condition:** Good; principal cusp and lateral cusplets show little functional wear; basal face of the root is partly corroded.
- Principal Cusp:** Suberect, slightly bent towards the commissure; lingual face of the principal cusp is strongly convex and shows seven striae, reaching from the base to the apex.
- Crown:** Two pairs of lateral cusplets present, but the outer one is poorly developed; a couple of striae are present on the lingual face of the lateral cusplets; labial face is strongly concave with several prominent basal striae; very base of labial face slightly overhangs the crown-root junction.
- Root:** Slightly bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorhize with a completely closed median groove, limited to the protuberance; second main foramen is situated near the labial-basal-junction of the basal face which is flat; labial face shows four margino-labial foramina; lingual face has three pairs of margino-lingual foramina.

Paratype 6: I.R.S.N.B. P 6349; commissural tooth (Plate 9, Fig. 1)

- Condition:** Very good; principal cusp shows little functional wear.
- Principal Cusp:** Broad at its base, slightly bent towards the commissure; lingual face of the principal cusp is strongly convex and shows five striae, reaching from the base to the apex.
- Crown:** Two mesial and three distal lateral cusplets are present; however, the third outer lateral cusplet is poorly developed; labial face of the crown is flat to slightly concave with striae reaching up to the lateral cusplets and half way up to the apex; very base of labial face slightly overhangs the crown-root junction.
- Root:** Slightly bilobate with massive protuberance and lobes; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove, limited to the protuberance; second main foramen is situated near the labial-basal-junction of the basal face which is slightly convex; labial face shows five margino-labial foramina; lingual face shows four mesial and three distal margino-lingual foramina.

Heterodonty:

The teeth of *S. reyndersi* sp. nov. show a strong monognathic and weak ontogenetic heterodonty. A dignathic heterodonty cannot be observed.

(1) Monognathic heterodonty:

(a) A successive decrease in height combined with an increase in width from anterior to posterior and commissural teeth.

(b) Anterior teeth have a mesial and distal shoulder; antero-lateral teeth show a mesial shoulder and a distal lateral cusplet; lateral teeth have either one pair of lateral cusplets or two mesial and one distal lateral cusplet; posterior and commissural teeth show two pairs of lateral cusplets.

(c) The root is slightly bilobate with a slightly concave basal face in anterior to antero-lateral teeth and bilobate to strongly bilobate with a flat or slightly convex basal face in lateral to posterior teeth.

(2) Ontogenetic heterodonty:

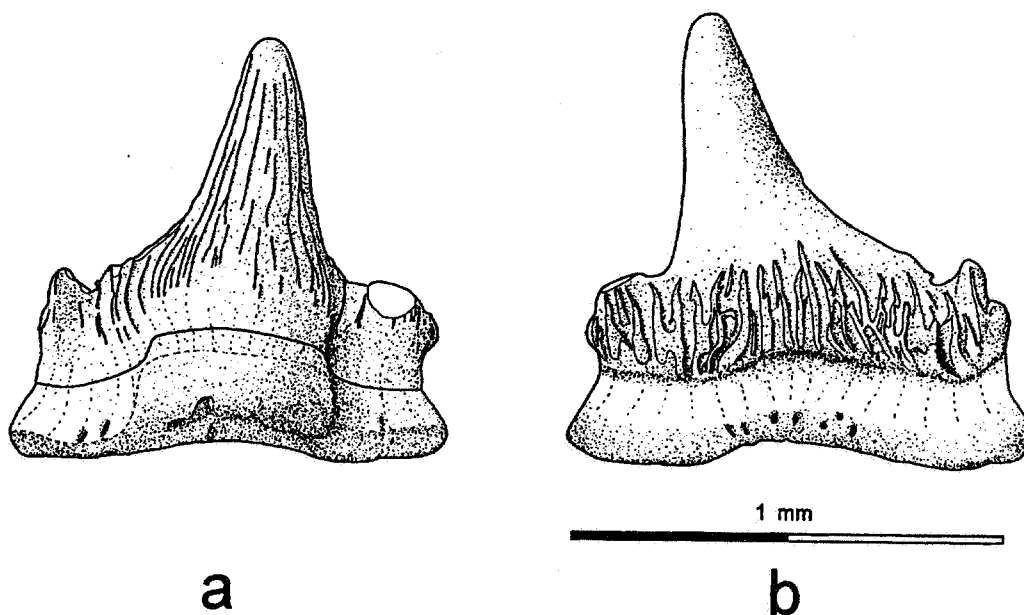
A decrease in length of striae on the labial face of the crown in anterior to lateral teeth with age.

Dimensions (in mm):

		Height	Width
Holotype:	I.R.S.N.B. P 6343	0.7	0.6
Paratype 1:	I.R.S.N.B. P 6344	0.7	0.6
Paratype 2:	I.R.S.N.B. P 6345	0.5	0.7
Paratype 3:	I.R.S.N.B. P 6346	0.4	0.4
Paratype 4:	I.R.S.N.B. P 6347	0.7	0.8
Paratype 5:	I.R.S.N.B. P 6348	0.5	0.8
Paratype 6:	I.R.S.N.B. P 6349	0.4	0.8

Scyliorhinus luypaertsii sp. nov.

Plate 9-12; Textfigure 12



Textfigure 12. *Scyliorhinus luypaertsii* sp. nov., Holotype (I.R.S.N.B. P 6350); a) labial view, b) lingual view, c) mesial lateral view.

Derivatio nominis: named after Mr. Jean-Pierre Luypaerts (Wezembeek-Oppem, Belgium). Meeting Jean-Pierre in the summer of 1985 started a decade of systematic collecting of fossil elasmobranchs together with many good friends in Belgium, France, England and The Netherlands.

Stratum typicum: Quarry E.N.C.I. (Maastricht, The Netherlands); crinoid-dominated fossil grit layer at the base of the Valkenburg Chalk Member (IVa), Lichtenberg Horizon, Maastricht Formation, Late Maastrichtian (Textfigure 1, 4).

Material:

More than 80 teeth in the collection of the author.

The teeth of *Scyliorhinus luypaertsii* sp. nov. described in this publication were collected by the author and his father R.P. Halter in 1988 and 1989. The material from the horizon (Textfigure 4) was sieved down to 300 μ m. The teeth of the new species were found in fractions between 300 μ m to 1000 μ m.

Type series:

- Holotype: I.R.S.N.B. P 6350, Locality 2.
- Paratype 1: I.R.S.N.B. P 6351, Locality 2.
- Paratype 2: I.R.S.N.B. P 6352, Locality 2.
- Paratype 3: I.R.S.N.B. P 6353, Locality 2.
- Paratype 4: I.R.S.N.B. P 6354, Locality 2.
- Paratype 5: I.R.S.N.B. P 6355, Locality 2.
- Paratype 6: I.R.S.N.B. P 6356, Locality 2.

Age: Late Cretaceous, Late Maastrichtian.

Specific diagnosis:

Scyliorhinus with teeth up to 2.0 mm in height and 1.5 mm in width. Anterior and antero-lateral teeth are taller than they are wide, becoming progressively lower and wider towards the commissure.

The principal cusp is slender, biconvex, upright or slightly bent towards the commissure. It is suberect in lateral teeth.

Lateral cusplets, if present, are generally low and poorly developed. Anterior and antero-lateral teeth have either shoulders or a pair of lateral cusplets. Lateral teeth have either a mesial shoulder and one distal lateral cusplet or one pair of lateral cusplets. Posterior teeth have a mesial shoulder and a distal lateral cusplet. A few lateral teeth show a second pair of small lateral cusplets.

The labial face of the crown is slightly convex. Its base either shows numerous prominent folds or is incised by several grooves. In posterior teeth these folds reach half way up to the apex of the principal cusp. The folds have a rugged surface in lateral to posterior teeth.

The lingual face of the principal cusp, shoulder and lateral cusplets can show numerous well-developed striae. The striae on the principal cusp reach from the base to the apex.

The root is strongly bilobate with a well developed protuberance. The root vascularization is always secondary hemiaulacorrhize with a median groove partially to completely closed. The lingual face of the root has up to three pairs of margino-lingual foramina. The basal face of the root shows several randomly scattered foramina. The labial face of the root has up to seven margino-labial foramina situated near the labial-basal-junction.

Differential diagnosis:

The differential diagnosis is based on teeth of mature individuals. In each case the characters cited belong to the aforementioned species.

S. antiquus differs from *S. luyppaertsi* sp. nov. by the following: larger size; anterior teeth have one pair of lateral cusplets or one lateral cusplet and a shoulder; prominent striae are present on the labial face of the crown, reaching from the base to the apex of the principal cusp.

S. biddlei sp. nov. differs from *S. luyppaertsi* sp. nov. by the following: antero-lateral teeth have a mesial and distal shoulder; weak striae are present on the lingual face of the crown; labial face of the crown shows weak basal striae; posterior teeth have a reticulated microornamentation at the base of the labial face of the crown.

S. canicula differs from *S. luyppaertsi* sp. nov. by the following: upper anterior teeth show less prominent basal striae; posterior teeth have a reticulated microornamentation at the base of the labial face of the crown; the root has a very large central basal foramen.

S. coupatezi differs from *S. luyppaertsi* sp. nov. by the following: larger size; antero-lateral teeth have two pairs of lateral cusplets and sometimes a third, tiny mesial or distal lateral cusplet; very prominent basal striae are present on the labial face of the crown in antero-lateral and lateral teeth.

S. elongatus differs from *S. luypaertsi* sp. nov. by the following: larger size; lateral teeth have one or two pairs of lateral cusplets; base of labial face of the crown has a strongly concave outline in anterior teeth; prominent striae are present on the labial face of the crown, reaching from the base to the apex of the principal cusp.

S. fossilis differs from *S. luypaertsi* sp. nov. by the following: larger size; antero-lateral and posterior teeth have two pairs of lateral cusplets; base of the labial face of the crown has a strongly concave outline in anterior and antero-lateral teeth.

S. reyndersi sp. nov. differs from *S. luypaertsi* sp. nov. by the following: smaller size; latero-posterior and posterior teeth with one or two pairs of lateral cusplets; root with a median groove limited to the protuberance.

Description:

Holotype: I.R.S.N.B. P 6350, lateral tooth (Plate 9, Fig. 2)

Condition: Good; distal lateral cusplet shows little functional wear; basal face of the root is slightly corroded.
Principal Cusp: Suberect, slender, biconvex, slightly bent towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows numerous prominent striae, reaching from the base to the apex.
Crown: One pair of lateral cusplets; mesial lateral cusplet is poorly developed; labial face is slightly convex, shows numerous prominent basal folds which have a rugged surface; very base of labial face strongly overhangs the crown-root-junction.
Root: Bilobate; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove; lingual face has three pairs of margino-lingual foramina; labial face shows six margino-labial foramina situated near the labial-basal-junction.

Paratype 1: I.R.S.N.B. P 6351, anterior tooth (Plate 10, Fig. 1)

Condition: Poor; entire root and mesial base of the crown are missing; principal cusp and the lateral cusplet show little functional wear.
Principal Cusp: Tall, slender, biconvex, slightly bent towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows two poorly developed striae close to the mesial and distal cutting edge.
Crown: One poorly developed distal lateral cusplet; labial face is slightly convex with eight prominent basal folds.

Paratype 2: I.R.S.N.B. P 6352, anterior tooth (Plate 10, Fig. 2)

Condition: Poor; lacking the entire root.
Principal Cusp: Elongated, slender, biconvex, upright; lingual face is strongly convex and shows 12 prominent striae, reaching from the base to the apex of the principal cusp.
Crown: Almost symmetrical; steep mesial and distal shoulder; labial face is slightly convex, its base is incised by several small grooves.

Paratype 3: I.R.S.N.B. P 6353, antero-lateral tooth (Plate 10, Fig. 3)

- Condition: Poor; lacking the entire root.
Principal Cusp: Tall, slender, biconvex, slightly bent towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows numerous well-developed striae, reaching from the base to the apex.
Crown: Almost symmetrical; one pair of poorly developed lateral cusplets; labial face is slightly convex, its base is incised by several prominent grooves.

Paratype 4: I.R.S.N.B. P 6354, lateral tooth (Plate 11, Fig. 1)

- Condition: Poor; principal cusp and the two mesial lateral cusplets completely worn off; basal face of the root corroded.
Crown: Two pairs of lateral cusplets; labial face shows numerous prominent basal folds which have a rugged surface; very base of the labial face slightly overhangs the crown-root junction.
Root: Bilobate; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a partially closed median groove; lingual face shows three pairs of margino-lingual foramina; labial face shows seven margino-labial foramina situated near the labial-basal-junction.

Paratype 5: I.R.S.N.B. P 6355, lateral tooth (Plate 11, Fig. 2)

- Condition: Poor; lacking the entire root.
Principal Cusp: Slender, biconvex, slightly bent towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows numerous striae, reaching from the base to the apex.
Crown: Broad mesial shoulder and a poorly developed distal lateral cusplet; labial face of the crown is slightly convex, its base is incised by several small grooves.

Paratype 6: I.R.S.N.B. P 6356, posterior tooth (Plate 12)

- Condition: Very good; principal cusp and distal lateral cusplet show little functional wear.
Principal Cusp: Biconvex, slightly bent towards the commissure; lingual face is strongly convex and shows numerous prominent striae, reaching from the base to the apex.
Crown: One distal lateral cusplet and a mesial shoulder with a tiny lateral cusplet at its end; reticulated ornamentation at the very base of the lingual face; labial face is slightly convex, shows numerous prominent folds which have a rugged surface and reach half way up to the apex; very base of labial face strongly overhangs the crown-root junction.
Root: Bilobate; vascularization is secondary hemiaulacorrhize with a completely closed median groove; lobes are relatively long and narrow; lingual face shows three pairs of margino-lingual foramina; labial face shows two margino-labial foramina.

Heterodonty:

The teeth of *Scyliorhinus luypaertsi* sp. nov. have a strong monognathic and dignathic heterodonty and a weak ontogenetic heterodonty.

(1) Dignathic heterodonty:

The base of the labial face of the crown has numerous prominent folds in one tooth series and is incised by a varying number of grooves in the other tooth series. It is impossible, in comparison with living representatives of *Scyliorhinus sensu stricto*, to determine which of the two different tooth series belongs to the upper and which to the lower jaw.

(2) Monognathic heterodonty:

(a) Successive decrease in height combined with an increase in width from anterior to posterior teeth.

(b) Anterior teeth having a mesial and distal shoulder or a pair of lateral cusplets; antero-lateral and lateral teeth show one pair of lateral cusplets; a few lateral teeth have a second pair of poorly developed lateral cusplets; posterior teeth have a mesial shoulder and a distal lateral cusplet.

(3) Ontogenetic heterodonty:

A decrease in number and length and a loss of striae on the lingual face of the crown with age.

Dimensions (in mm):

		Height	Width	Length
Holotype:	I.R.S.N.B. P 6350	1.5	1.1	0.7
Paratype 1:	I.R.S.N.B. P 6351	-	-	-
Paratype 2:	I.R.S.N.B. P 6352	-	-	-
Paratype 3:	I.R.S.N.B. P 6353	-	-	-
Paratype 4:	I.R.S.N.B. P 6354	-	1.0	0.7
Paratype 5:	I.R.S.N.B. P 6355	-	-	-
Paratype 6:	I.R.S.N.B. P 6356	0.9	0.9	0.6

CONCLUSIONS

The genus *Scyliorhinus sensu stricto* can odontologically be separated from the other genera of the family Scyliorhinidae by a unique type of anterior and sometimes antero-lateral teeth which have a pair of shoulders or a shoulder and a lateral cusplet. Therefore, along with the newly described species *Scyliorhinus biddlei* sp. nov., *Scyliorhinus reyndersi* sp. nov. and *Scyliorhinus luypaertsi* sp. nov., the formerly described species *Scyliorhinus antiquus* (AGASSIZ, 1843), *Scyliorhinus elongatus* (DAVIS, 1887), *Scyliorhinus woodwardi* CAPPETTA (1976), *Scyliorhinus fossilis* (LERICHE, 1927) and *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN (1974) can be reassigned to the genus *Scyliorhinus sensu stricto*. This shows that the genus *Scyliorhinus sensu stricto* is at least of a Late Cretaceous (Turonian) origin, and therefore much older than proposed by CANDONI (1993: 148), who argued that *Scyliorhinus fossilis* (synonym: *S. joleaudi* CAPPETTA (1970: 43-45; pl. 9, fig. 19-29)) from the Miocene is the first representative of *Scyliorhinus sensu stricto*. The genus *Scyliorhinus sensu stricto* is well documented throughout the Late Cretaceous (five species) and Tertiary (three species).

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank Mr. J.P.H. Reynders (Houthalen, Belgium) for providing the Holotype and Paratypes 1, 3 and 4 of *Scyliorhinus biddlei* sp. nov. and the Holotype and Paratypes of *Scyliorhinus reyndersi* sp. nov. from his collection; Mr. J. Cillis (Brussels, Belgium) and Mr. J.P.H. Reynders for taking the scanning photographs; Mr. J. Herman (Brussels, Belgium), Mr. J.P.H. Reynders, Ms. J.A. Hébert (Denver, USA) and Mr. R.P. Halter (Aachen, Germany) and D. and M. Hovestadt (Terneuzen, the Netherlands) for their critical reading of the manuscript and helpful suggestions; Mr. Schmitz (Ankersmit Maalbedrijven, Maastricht) for his support over the past years.

REFERENCES

- AGASSIZ, L. (1833-1843): *Recherches sur les Poissons fossiles*. (Text) Tome I-V. (Atlas) Tome I-V. Neuchâtel and Soleure.
- ANTUNES, T.M. & JONET, S. (1970): *Requins de l'Helvétien supérieur et du Tortonien de Lisbonne*. *Revist. Fac. Ciênc., Univ. Lisboa*, 2. ser., C (Ciênc. Natur.), **16** (1): 119-280.
- ARAMBOURG, C. (1952): *Les Vertébrés fossiles des Gisements de Phosphates (Maroc-Algérie Tunisie)*. Protectorat de la République française au Maroc. Direction de la production industrielle et des mines. Division des mines et de la Géologie. Service Géologique. Notes et Mémoires, **92**: 1-372, Paris.
- BIGELOW, H.B. & SCHROEDER, W.C. (1941): *Cephalurus*, a new genus of scyliorhinid shark with redescription of the genotype, *Catulus cephalus* Gilbert. *Copeia*, **1941** (2): 73-76.
- BLAINVILLE, H.M.D. de (1816): *Prodrome d'une distribution systématique du regne animal*. *Bull. Soc. Philomat.* Paris, **8**: 105-124, Paris.
- BONAPARTE, C.L.J.L. (1838): *Selachorum tabula analytica*. *Nuovi Annali della Scienze Naturali*, (1) **2**: 195-214. Bologna.
- CANDONI, L. (1993): *Découverte de Parasympylus octevillensis gen. et sp. nov. (Scyliorhinidae - Elasmobranchii) dans le Kimméridgien de Normandie, France*: in HERMAN, J. & VAN WAES, H. (eds.): *Elasmobranches et Stratigraphie*. Belgian Geological Survey. Professional Paper, **264**: 147-156.
- CAPPETTA, H. (1970): *Les sélaciens du Miocène de la région de Montpellier*. *Palaeovertebrata*, Mémoire Extraordinaire, 139 pp., 22 fig., 27 pl., Montpellier.
- CAPPETTA, H. (1976): *Sélaciens nouveaux du London Clay de l'Essex (Yprésien du Bassin de Londres)*. *Géobios*, **9** (5): 551-574, Lyon.
- CAPPETTA, H. (1977): *Sélaciens nouveaux de l'Albien supérieur de Wissant (Pas-de-Calais)*. *Géobios*, **10** (6): 967-973, Lyon.
- CAPPETTA, H. (1980): *Les sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. 1: Requins*. *Palaeontographica Abt. A*, **168** (1-4): 69-148, Stuttgart.
- CAPPETTA, H. (1987): *Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. *Handbook of Paleoichthyology* Vol. 3b. 193 pp., 148 fig., Stuttgart.
- CAPPETTA, H. & WARD, D.J. (1977): *A new Eocene shark from the London Clay of Essex*. *Palaeontology*, **20** (1): 195-202, pl. 26-27, London.
- CASE, G.R. (1987): *A new Selachian Fauna from the Late Campanian of Wyoming (Teapot Sandstone Member, Mesaverde Formation, Big Horn Basin)*. *Palaeontographica Abt. A*, **197**: 1-37, 12 fig., 15 pl., Stuttgart.
- CASIER, E. (1946): *La Faune Ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique*. *Mémoires du Musée royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **104**: 3-267, pl. I-VI, fig. 1-19, tab. 1-4, Bruxelles.
- COMPAGNO, L.J.V. (1973): *Interrelationships of living elasmobranchs*: in GREENWOOD, P.H., MILES, R.S. &

- PATTERSON, C. (eds.): Interrelationships of Fishes. Zoological Journal of the Linnean Society, 53 (supplement): 15-61, 5 fig., 2 pl. London.
- COMPAGNO, L.J.V. (1977): *Phyletic Relationships of Living Sharks and Rays*. American Zoologist, 17: 303-322, fig. 1-15, Utica, New York.
- COMPAGNO, L.J.V. (1988): *Sharks of the Order Carcharhiniformes*. Princeton University, 468 pp., 35 pl., Princeton, New Jersey.
- DARTEVELLE, E. & CASIER, E. (1943) *Les Poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines*. Annales du Musée du Congo belge, Ser. 3, 2 (1): 1-200, pl. 1-16, Tervuren.
- DAVIS, J.W. (1887): XII - *The Fossil Fishes of the Chalk of Mount Lebanon, in Syria*. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. Ser. II, 33: 457-636, pl. 14-38, Dublin.
- DUFFIN, C.J. & REYNDERS, J.P.H. (this volume, 1995): A fossil Chimaeroid from the Gronsveld Member (Late Maastrichtian, Late Cretaceous) of northeast Belgium: in HERMAN, J. & VAN WAES, H. (eds.): *Elasmobranches et Stratigraphie*. Belgian Geological Survey. Professional Paper, 1995/4, N. 278 (1994): 111-156.
- FELDER, W. M., FELDER, P.J. & KUYL, O.S. et al. (1978): Excursion C. Lithology and Stratigraphy of Upper Cretaceous of the Belgium-Dutch Borderland west of the River Meuse. Joint annual meeting, Paläontologische Gesellschaft and Palaeontological Association, 50-100, Maastricht.
- FOWLER, H.W. (1934): *Descriptions of new fishes obtained from 1907 to 1910, chiefly in the Philippine Islands and adjacent seas*. Proceedings of the Academy of Natural Sciences Philadelphia, 85 (1933): 233-367, Philadelphia.
- FOWLER, H.W. (1947): *New taxonomic names of fish-like vertebrates*. Notul. Nat. Acad. Nat. Sci. Philad., 187: 16 pp.
- GARMAN, S. (1881): *Report on the selachians*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., 8 (11): 231-238.
- GARMAN, S. (1906): *New Plagiostoma*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University, 46: 203-208, Cambridge.
- GARMAN, S. (1913): *The Plagiostoma*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University, 36: 515 pp. (2 vol.), Cambridge.
- GILL, T. N. (1862): *Analytical synopsis of the Order of Squali and revision of the nomenclature of the genera: Squalorum Generum Novorum Descriptiones Diagnosticae*. Ann. Lyceum Nat.ist. N.Y., 7 (32): 367-413.
- GOODE, G.B. & BEAN, T.H. (1896): *Oceanic ichthyology*. Spec. Bull. U.S. Natl. Mus., 2: 529 pp.
- HALTER, M.C. (1990): *Additions to the Fish Fauna of N.W. Europe. 2. Two new species of Scyliorhinus from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of the Limburg area (Belgium and The Netherlands)*. Mesozoic Research, 2 (4): 219-236, 6 fig., 1 tab., 3 pl., Leiden.
- HAY, O.P. (1902): *Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America*. Bulletin of the United States Geological Survey, 179: 1-868. Washington.
- HERMAN, J. (1974): *Quelques restes de Sélaciens récoltés dans les sables du Kattendijk à Kallo. I. Selachii-Euselachii*. Bulletin de la Société belge de Géologie, 83 (1): 15-31, Bruxelles.
- HERMAN, J. (1975): *Zwei neue Haifischzähne aus der Kreide von Misburg bei Hannover (höheres Campan)*. Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft, 119: 295-302, 2 fig., 1 pl., Hannover.
- HERMAN, J. (1977): *Les Sélaciens de terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Éléments d'une biostratigraphie intercontinentale*. Mémoires pour servir l'explication des cartes géologiques et minières de la Belgique, 15: 450 pp., 25 fig. 21 pl., Bruxelles.
- HERMAN, J. (1982): *Die Selachier-Zähne aus der Maastricht Stufe von Hemmoor, Niederelbe (NW-Deutschland)*. Geologisches Jahrbuch, A, 61: 129-159, 4 pl., Hannover.
- HERMAN, J., HOVESTADT-EULER, M. & HOVESTADT, D.C. (1990): *Part A: Selachii. No. 2b: Order: Carcharhiniformes*

- Family: *Scyliorhinidae*: in Stehman, M. (ed.): *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulities in living suprespecific taxa of Chondichthyan fishes*. Bulletin de l' institut royal des sciences naturelles de Belgique, Biologie, **60**: 181-230.

HOWELL-RIVERO, L. (1936): *Some new, rare and little-known fishes from Cuba*. Proc. Boston. Soc. Nat. Hist., **41**: 41-76.

JOLEAUD, L. (1912): *Géologie et Paléontologie de la Plaine du Comtat et des abords. Description des terrains néogènes*. Mémoires de l' Académie Vaucluse, **2**: 255-285, pl. 1-11. Avignon.

LERICHE, M. (1927): *Les Poissons des la Molasse suisse*. Mém. Soc. Paléont. Suisse, **46-47**: 119 pp., 12 fig., 14 pl.

LERICHE, M. (1927): *Note préliminaire sur deux Scyliidés nouveaux du Paléocène de Landana (Enclave portugaise de Cabinda)*. Congo. Revue Zoologique Africaine, **15 (3)**: 398-402, 9 fig.

LINNAEUS, C. (1758): *Systema naturae*. Vol. 1. Regnum animale. Holmiae, 824 pp.

MAURIN, C. & BONNET, M. (1970): *Poissons des Côtes nord-ouest africaines (Campagnes de la 'Thalassia', 1962 et 1968)*. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., Nantes, **34 (2)**: 125-170.

MÜLLER, A. (1989): *Selachier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem höheren Campanium (Oberkreide) Westfalens (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland)*. Geologie und Paläontologie in Westfalen, **14**: 161 pp., 39 fig., 4 tab., 24 pl., Münster.

MÜLLER, A. & DIEDRICH, C. (1991): *Selachier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Cenomanium von Ascheloh am Teutoburger Wald (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland)*. Geologie und Paläontologie in Westfalen, **20**: 105 pp., 6 fig., 2 tab., 22 pl., Münster.

PROBST, J. (1879): *Beiträge zur Kenntniß der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen*. Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde, Württemberg, **35**: 127-191, pl. 2-3, Stuttgart.

RAFINESQUE, C.S. (1810): *Caratteri di alcuni nuovi generi e nuovi specie di animali e piante della Sicilia, con varie osservazioni sopra i medesimi*. 105 pp., 20 pl., Palermo.

RIBEIRO, A de M. (1907): *Fauna Braziliense. Peixes*. Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro; **14**: 26-218, pl 1-19.

SMITH, A. (1838): *On the necessity for a revision of the groups included in the Linnaean genus Squalus*. Ann. Mag. Nat. Hist., **1 (1)**: 72-74. (1937): *Proceedings of the Zoological Society London*, **5**: 85-86, London.

SMITH, H.M. (1912): *Description of a new notidanoid shark from the Philippine Islands, representing a new family*. Proceedings of the United States National Museum, **41**: 489-491, Washington.

SPRINGER, S. (1966): *A revision of Western Atlantic cat sharks, Scyliorhinidae, with description of a new genus and five new species*. Fish. Bull. United States Fish and Wildlife Service, **65 (3)**: 581-624.

SPRINGER, S. & SADOWSKY, V. (1970): *Subspecies of the western Atlantic cat shark, Scyliorhinus retifer*. Proc. Biol. Soc. Wash., **83 (7)**: 83-98.

TANAKA, S. (1908): *Notes on some Japanese fishes, with description of fourteen new species*. J. Coll. Sci., Imp. Univ. Tokyo, **23 (7)**: 1-54.

WHITLEY, G.P. (1939): *Taxonomic notes on sharks and rays*. Australian Zoology, **9 (3)**: 227-262, 3 pl., Sydney.

WOODWARD, A. S. (1889): *Catalog of the fossil Fishes in the British Museum. Part I-XLVII*. British Museum (Natural History), 474 pp., 17 pl., London.

Plates



Plate 1. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov.: 1. Holotype: I.R.S.N.B. P. 6335 (Locality 1, Horizon 1). **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** distal lateral view, **d:** basal view, **e:** occlusal view.

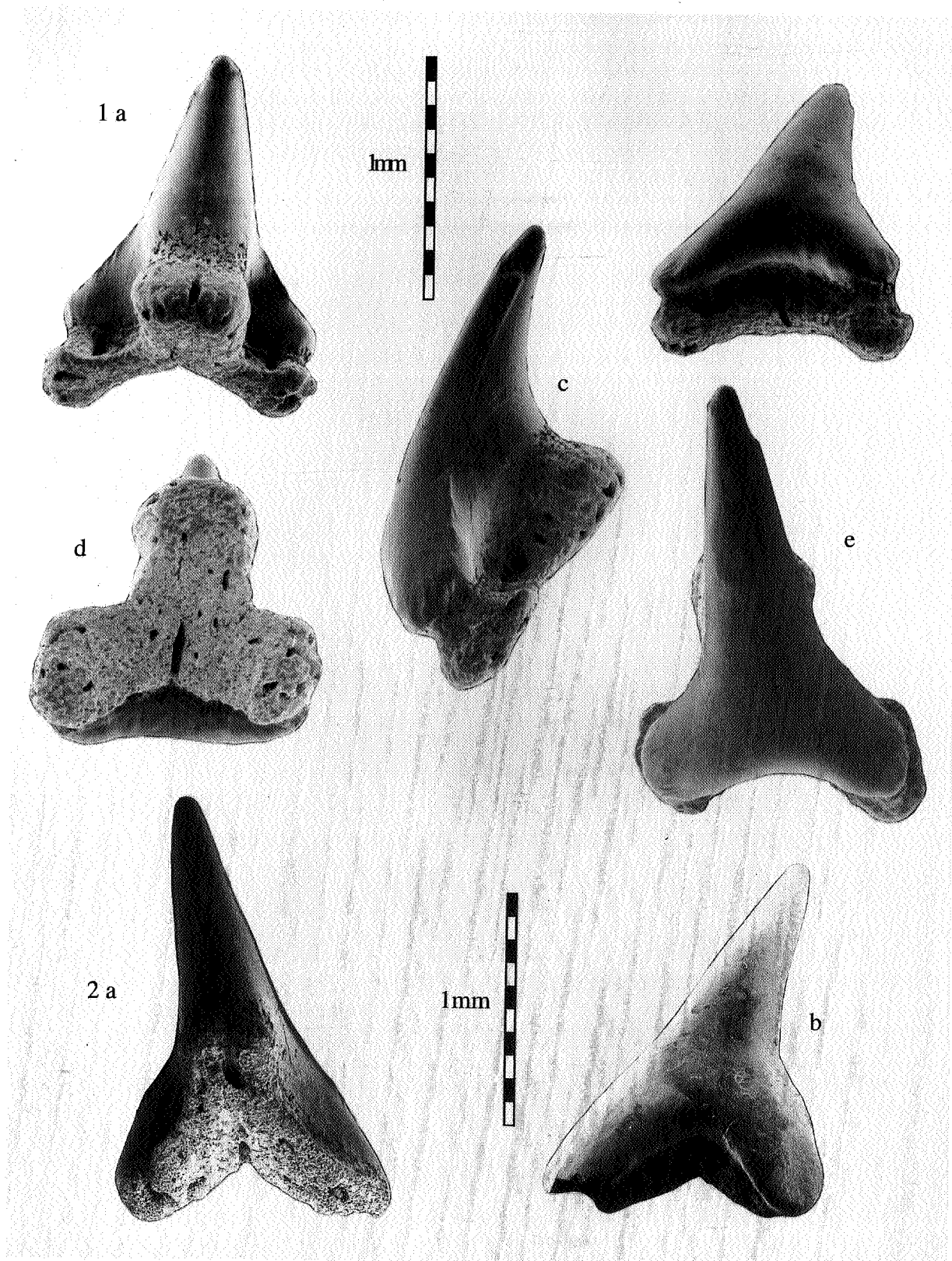


Plate 2. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov.: 1. Paratype 1: I.R.S.N.B. P. 6336 (Locality 1, Horizon 1): a: lingual view, b: labial view, c: mesial lateral view, d: basal view, e: occlusal view. 2. Paratype 2: I.R.S.N.B. P. 6337 (Locality 1, Horizon 2): a: lingual view, b: labial view.

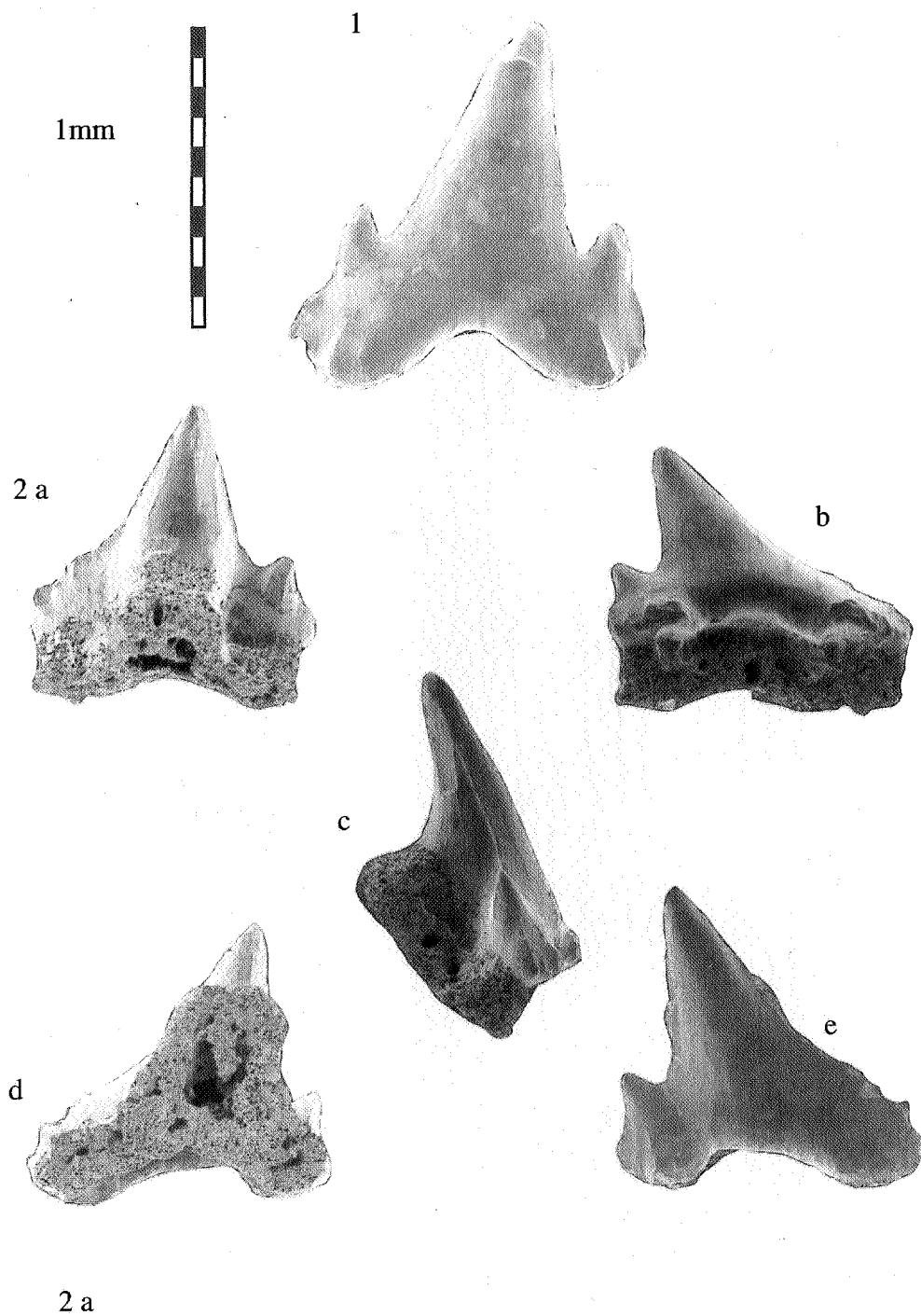


Plate 3. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov.: 1. Paratype 3: I.R.S.N.B. P. 6338 (Locality 1, Horizon 1): labial view.
 2. Paratype 4: I.R.S.N.B. P. 6339 (Locality 1, Horizon 1): a: lingual view, b: labial view, c: distal lateral view, d: basal view, e: occlusal view.

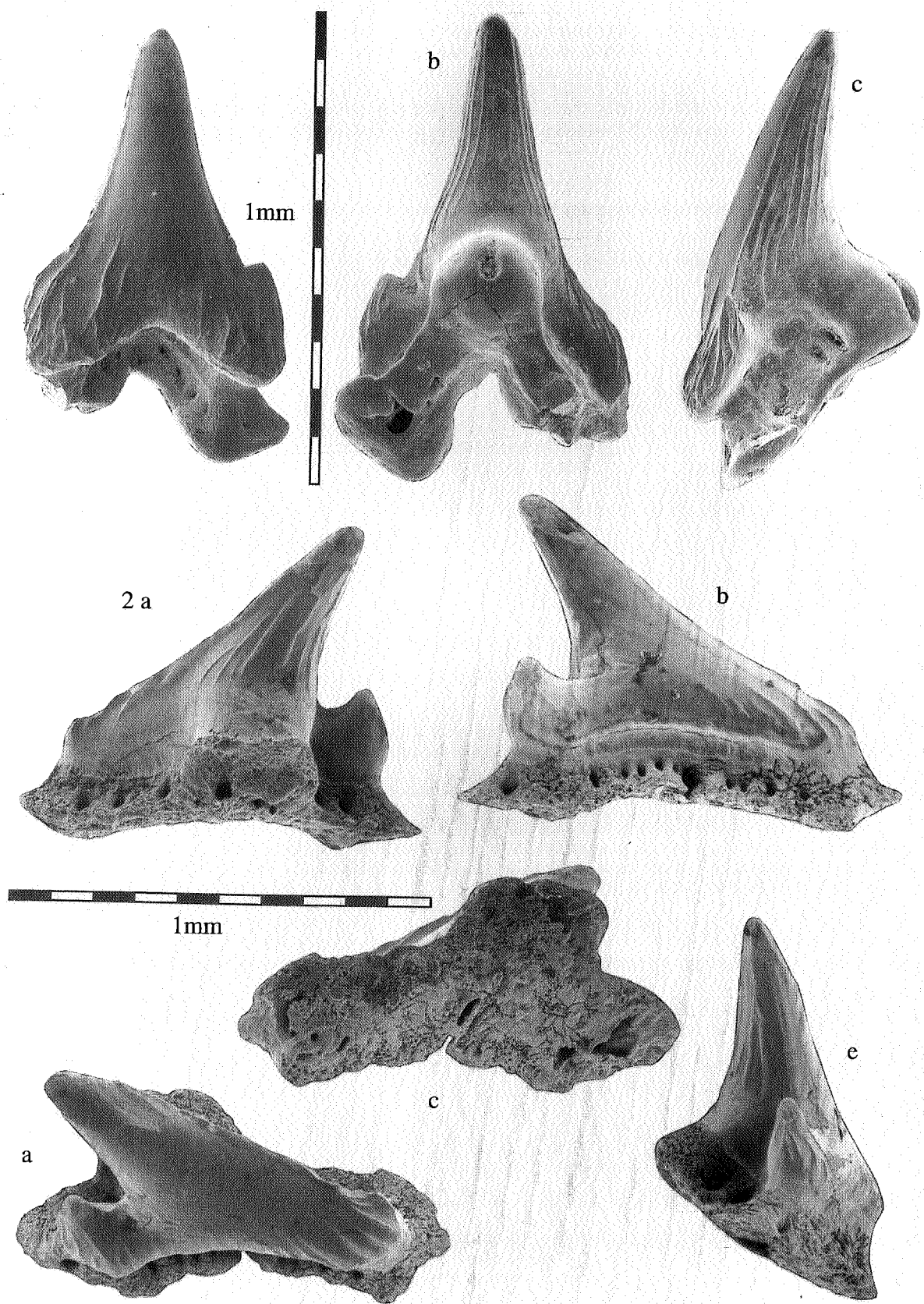


Plate 4. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov.: 1. Paratype 5: I.R.S.N.B. P. 6340 (Locality 2): a: labial view, b: lingual view, c: distal lateral view. 2. Paratype 6: I.R.S.N.B. P. 6341 (Locality 3, Horizon 1): a: lingual view, b: labial view, c: basal view, d: occlusal view, e: distal lateral view.

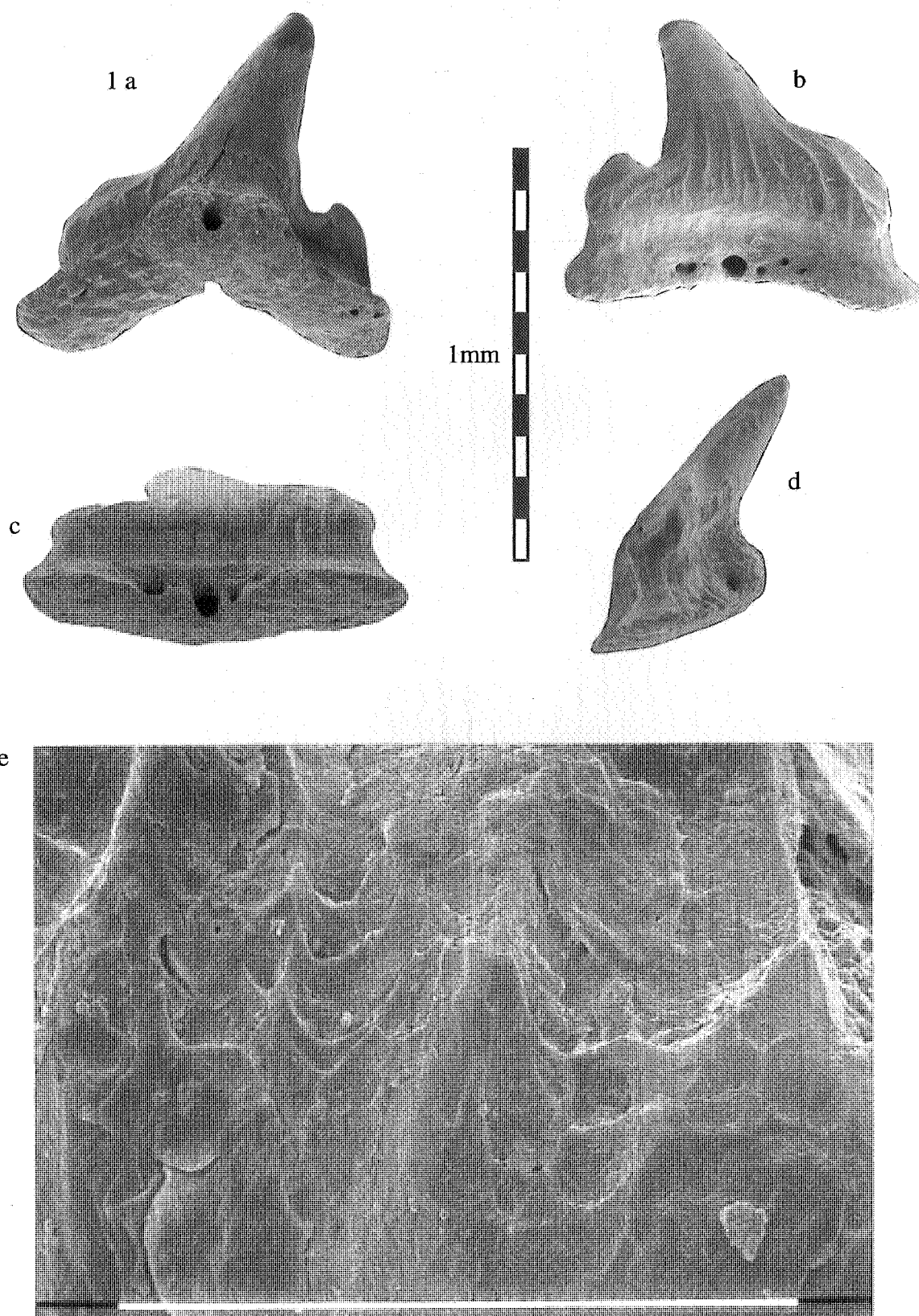


Plate 5. *Scyliorhinus biddlei* sp. nov.: 1. Paratype 7: I.R.S.N.B. P. 6342 (Locality 3, Horizon 2): **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** basal view, **d:** mesial lateral view; **e:** detail, showing the microornamentation at the base of the labial face of the crown (1b). Scale line 0.1 mm.

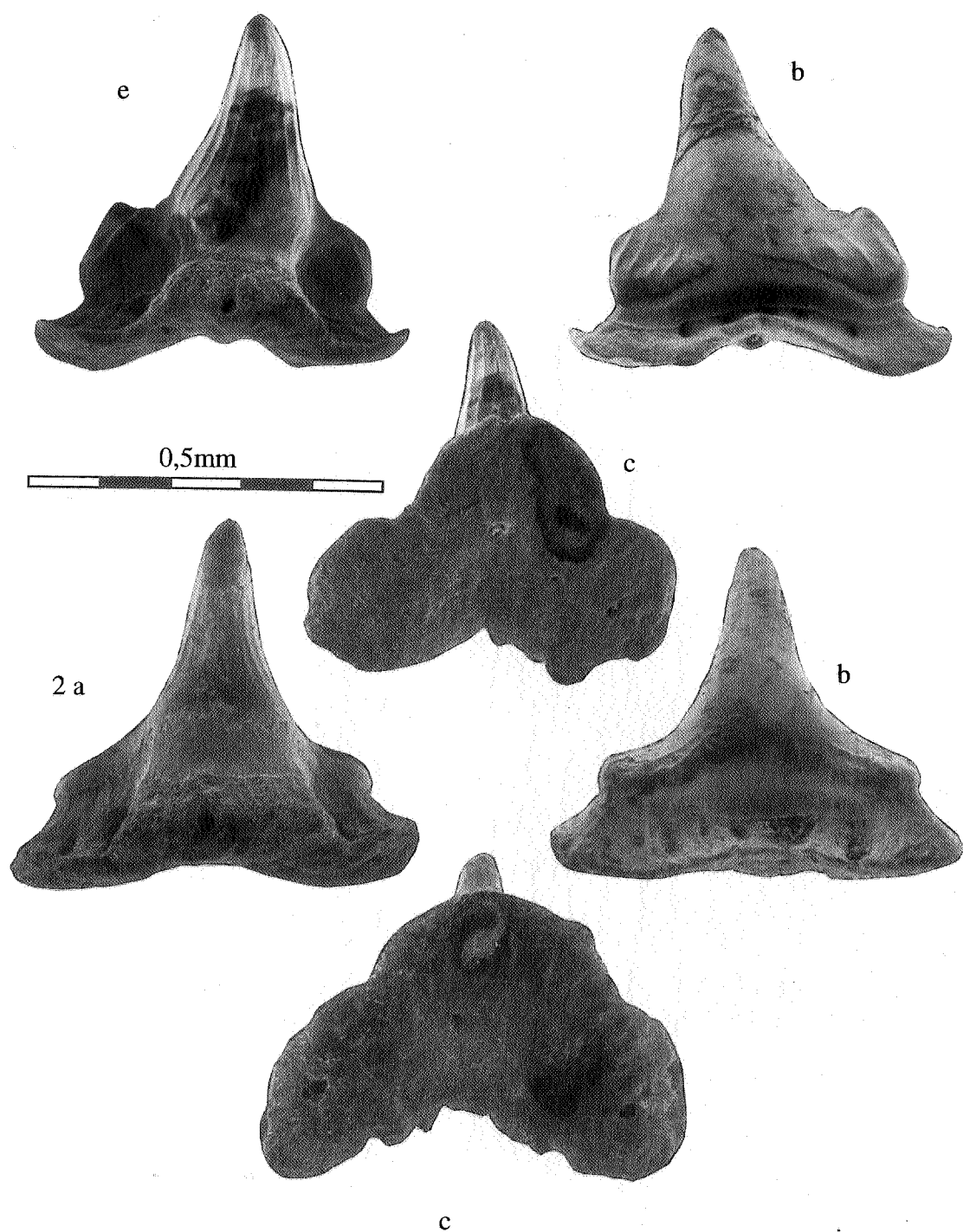


Plate 6. *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov.: 1. Holotype: I.R.S.N.B. P. 6343 (Locality 4, Level 2): **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** basal view. 2. Paratype 1: I.R.S.N.B. P. 6344 (Locality 4, Level 2): **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** basal view.

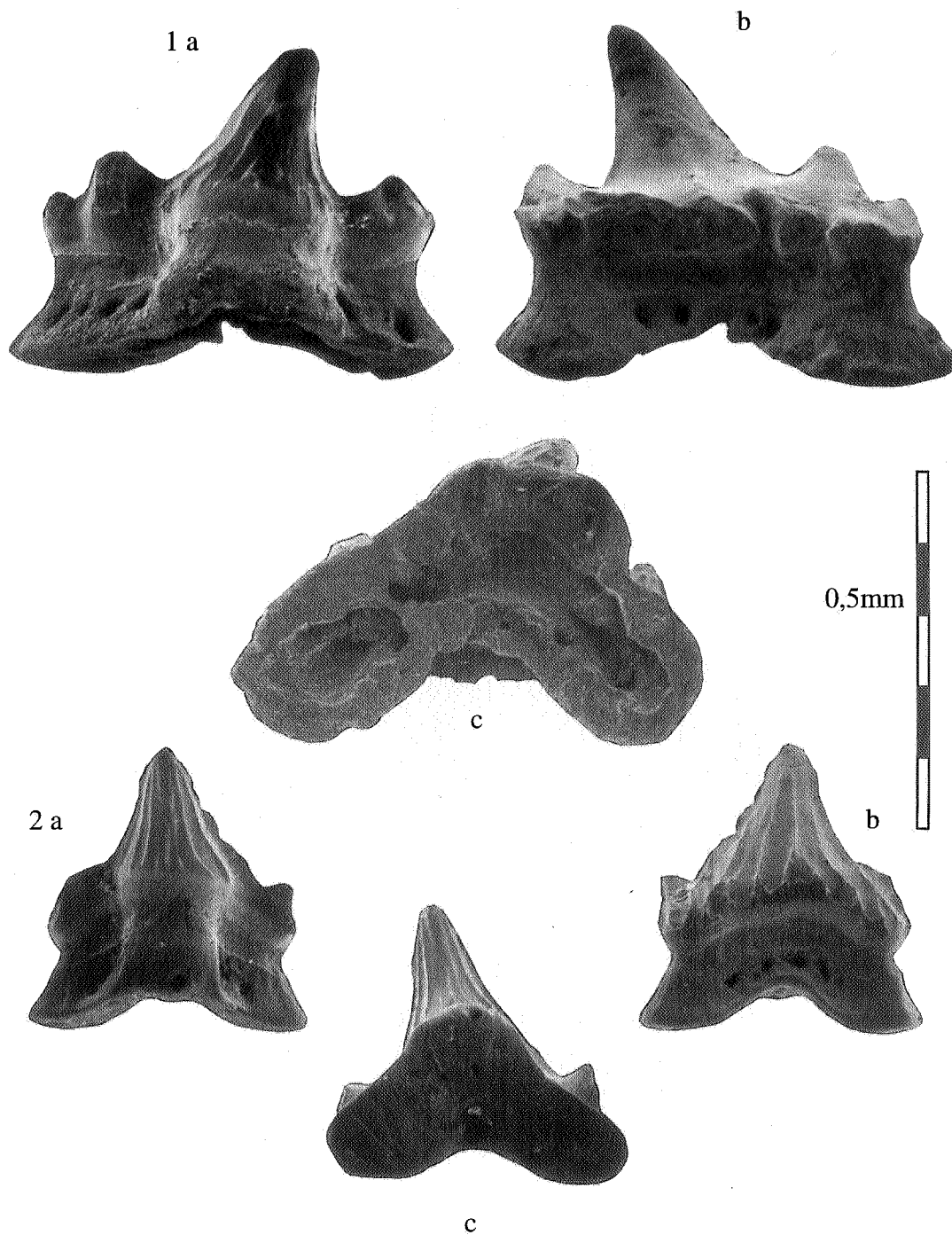


Plate 7. *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov.: 1. Paratype 2: I.R.S.N.B. P. 6345 (Locality 4, Level 2): **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** basal view. 2. Paratype 3: I.R.S.N.B. P. 6346 (Locality 4, Level 1): **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** basal view.



Plate 8. *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov.: 1. Paratype 4: I.R.S.N.B. P. 6347 (Locality 4, Level 2): a: lingual view, b: labial view, c: basal view. 2. Paratype 5: I.R.S.N.B. P. 6348 (Locality 4, Level 2): a: lingual view, b: labial view, c: basal view.

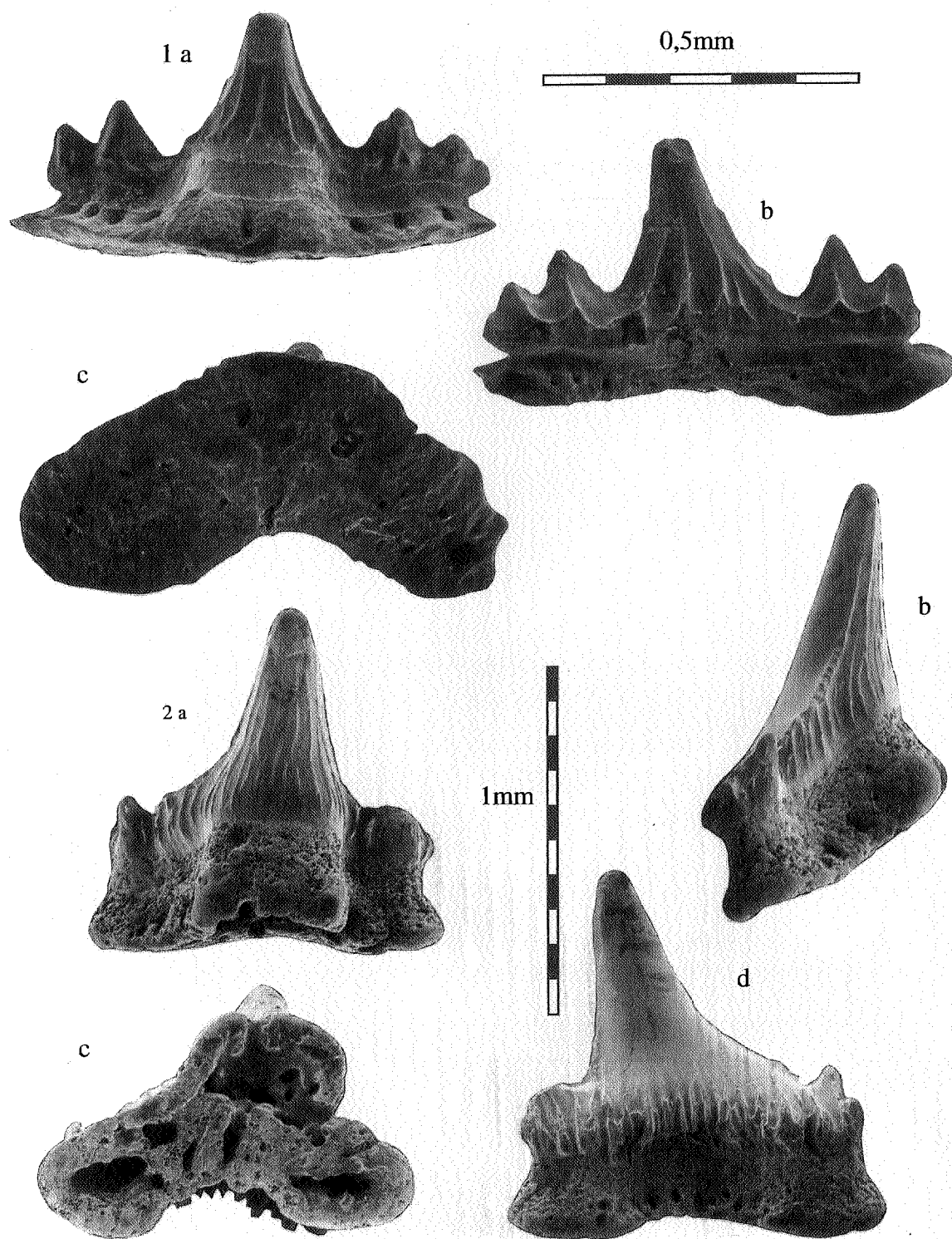


Plate 9. 1. *Scyliorhinus reyniersi* sp. nov.: Paratype 6: I.R.S.N.B. P. 6349 (Locality 4, Level 2): a: lingual view, b: labial view, c: basal view. **2.** *Scyliorhinus luybaerti* sp. nov.: Holotype: I.R.S.N.B. P. 6350 (Locality 2): a: lingual view, b: mesial lateral view, c: basal view, d: labial view.

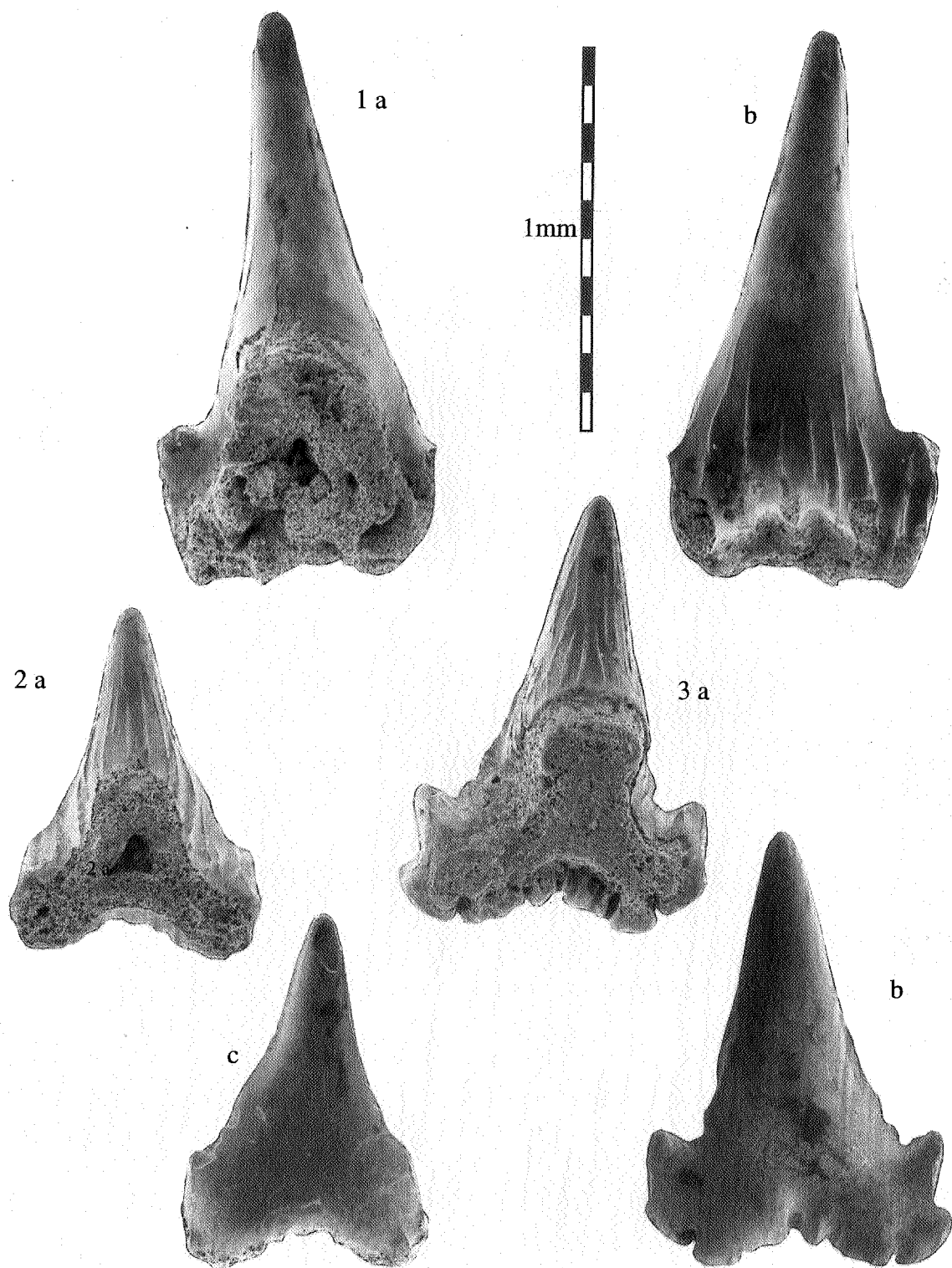


Plate 10. *Scyliorhinus luybaerti* sp. nov.: 1. Paratype 1: I.R.S.N.B. P. 6351 (Locality 2): a: lingual view, b: labial view. 2. Paratype 2: I.R.S.N.B. P. 6352 (Locality 2): a: lingual view, b: labial view. 3. Paratype 3: I.R.S.N.B. P. 6353 (Locality 2): a: lingual view, b: labial view.

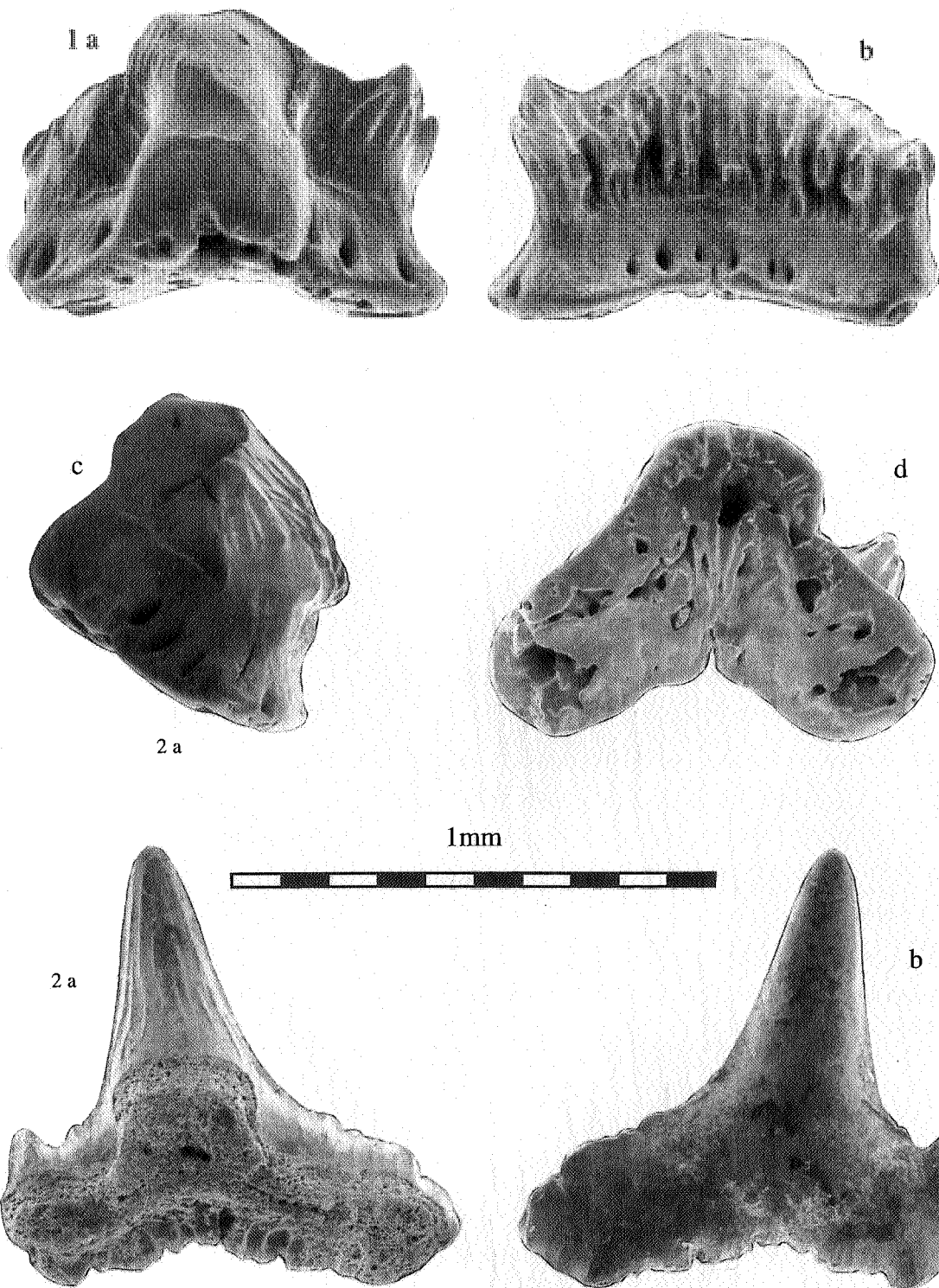


Plate 11. *Scyliorhinus luypaertsii* sp. nov.: 1. Paratype 4: I.R.S.N.B. P. 6354 (Locality 2): a: lingual view, b: labial view, c: mesial lateral view, d: basal view. 2. Paratype 5: I.R.S.N.B. P. 6355 (Locality 2): a: lingual view, b: labial view.

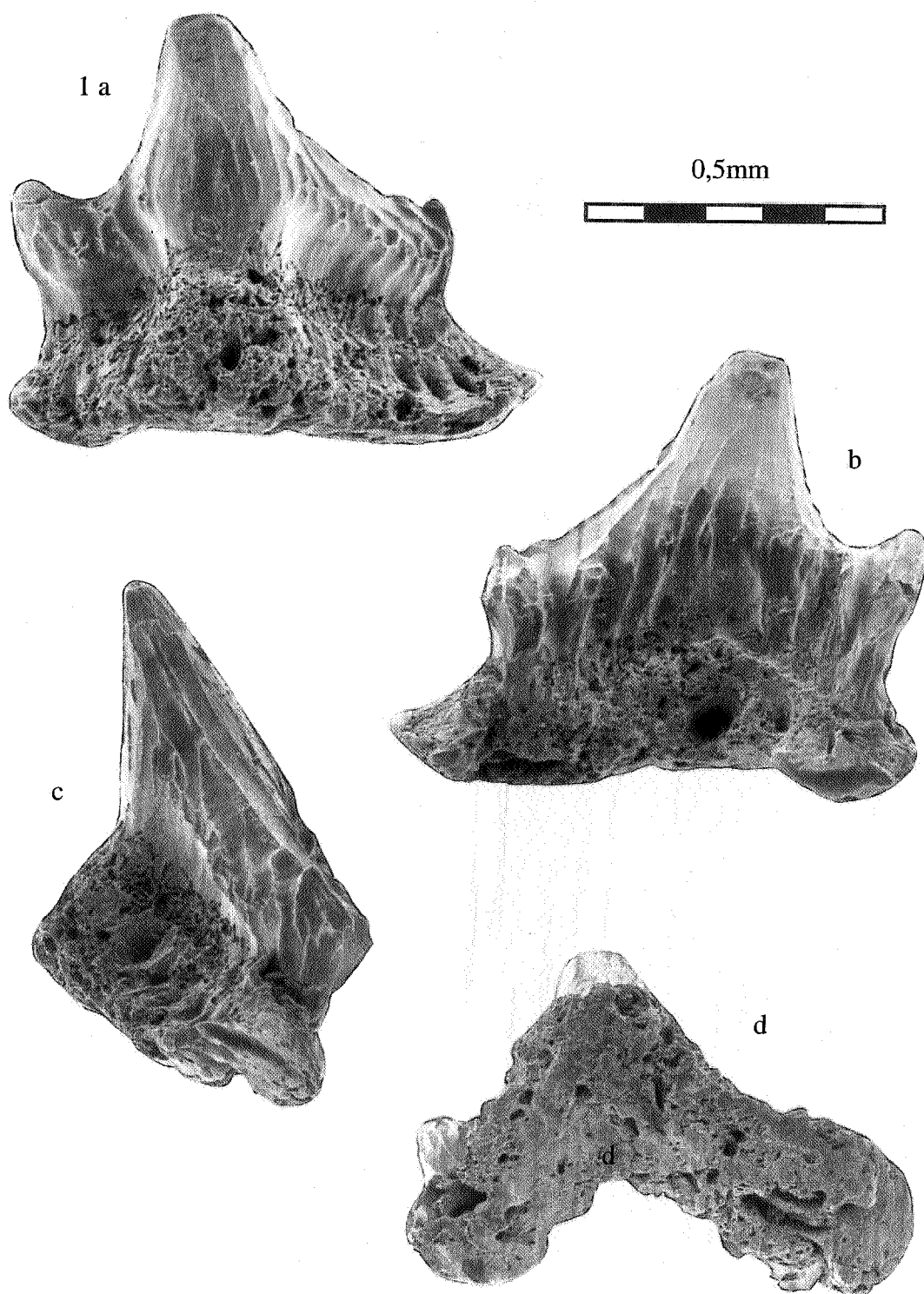


Plate 12. *Scyliorhinus luybaerti* sp. nov.: 1. Paratype 6: I.R.S.N.B. P. 6356 (Locality 2): **a:** lingual view, **b:** labial view, **c:** mesial lateral view, **d:** basal view.

A fossil Chimaeroid from the Gronsveld Member (Late Maastrichtian, Late Cretaceous) of northeast Belgium

by

Christopher J. DUFFIN (*) & Jozef P.H. REYNDERS (**)

Abstract: The associated fragments of a single male individual of a large chimaeroid fish are described from the Gronsveld Member (Late Maastrichtian, Late Cretaceous) of Romontbos Quarry in northeast Belgium. The material includes a complete dorsal fin spine, toothplate fragments and frontal clasper denticles. The arrangement of the tritons on the toothplates indicates that the specimen belongs to *Edaphodon* sp., having closest similarity with *E. agassizi* and *E. ubaghsi*. Chimaeroid frontal clasper denticles are figured and described in detail for the first time, with the development of an appropriate terminology. Clasper denticles are arranged in a closely fitting revetment of longitudinal and diagonal rows, with a consistent pattern of base overlap. *Edaphodon* clasper denticles differ from those of extant chimaeroids in various features of the base. Clasper denticle morphology is a potentially useful taxonomic tool at the suprafamilial level. Attachment of posterolateral denticles to the dorsal fin spine was secondary, and proceeded in an apical direction. Anterior dorsal fin spine denticles are primary features of spine development in *Edaphodon*. Blood vessel tracery is described from the lateral walls of the spine. Dorsal fin spine morphology appears to be taxonomically useful at the generic level.

Key words: Chondrichthyes, Holocephali, Chimaeroid, fin spine, frontal clasper denticles, tooth plates, Cretaceous, Recent.

Résumé: Une épine dorsale complète, des fragments de plaques dentaires et des denticules du clasper frontal, restes associés d'un chiméroïde mâle récoltés au sein du Membre de (Gronsveld Maastrichtien supérieur, Crétacé supérieur) dans la carrière du Romontbos nord-est de la Belgique) sont décrits. La disposition des triturateurs indique que le spécimen appartient au genre *Edaphodon* et présente des analogies avec *E. agassizi* et *E. ubaghsi*. Les denticules du clasper frontal sont décrits et figurés pour la première fois. Une terminologie appropriée est proposée. Ces denticules disposés en rangées longitudinales et diagonales forment un revêtement très dense. Leurs bases présentent un recouvrement marqué. La base de ces denticules d'*Edaphodon* diffère de celles des chiméroïdes actuels par divers aspects. La morphologie de ces denticules s'avère un outil taxonomique au niveau suprafamilial. La fixation des denticules posterolatéraux à l'épine dorsale est un phénomène secondaire et s'opère en direction apicale. Les denticules antérieurs de l'épine dorsale sont une production primaire chez *Edaphodon*. Le réseau des vaisseaux sanguins des parois latérales de l'épine dorsale sont décrits. La morphologie de l'épine dorsale apparaît comme un critère générique très utile.

Mots-clés: Chondrichthyes, Holocephali, Chimaeroid, épine dorsale, denticules du clasper frontal, plaques dentaires, Crétacé, Récent.

Kurzfassung: Die zusammen hörenden Fragmente einer großen, männlichen chimaeroiden Art aus der Gronsveld Formation (Oberes Maastrichtium - Obere Kreide) der Romontbos-Grube (N.O.Belgien) wird beschrieben. Das Material umfaßt einen kompletten Dorsalflossenstachel, Dentalelemente und Zähnnchen des Frontalklammerorgans. Die Orientation der Tritoren auf den Dentalelementen ist ähnlich wie bei Spezies der Gattung *Edaphodon* und stimmt am meisten überein mit *E. agassizi* und *E. ubaghsi*.

Zähnnchen des Frontalklammerorgans einer chimaeroiden Art werden zum ersten Mal im Detail beschrieben und illustriert und deshalb ist eine angepasste Terminologie hergestellt. Zähnnchen des Frontalklammerorgans sind angeordnet in einer dichten Schicht von longitudinalen und diagonalen Reihen, die ein konsistentes Muster bilden von überlappenden Basen. Zähnnchen des Frontalklammerorgans von *Edaphodon* weichen ab von rezent lebenden Chimaeroiden in mehreren Merkmalen der Basis, doch ihre Morphologie ist brauchbar für taxonomischen Zwecke auf suprafamilialer Ebene. Die Morphologie des Dorsalflossenstachels scheint brauchbar für taxonomische Zwecke auf supraspezifischer Ebene.

Die Befestigung der postero-lateralen Zähnnchen an dem Dorsalflossenstachel ist eine sekundäre Bildung der Stachelentwicklung bei *Edaphodon* und bilden sich in apikaler Richtung. Bei anterioren Zähnnchen ist es eine primäre Bildung. Blutgefäßspuren der Seitenwände des Stachels werden beschrieben.

Schlüsselwörter: Chondrichthyes, Holocephali, Chimaeroid, Dorsalflossenstachel, Zähnnchen des Frontalklammerorgans, Zahnplatten, Kreide, Rezent.

(*) C.J. DUFFIN, 146 Church Hill Road, Sutton, Surrey SM3 8NF, England. Collaborator of the Belgian Geological Survey.

(**) J.P.H. REYNDERS, Huidevetterstraat 18, 3530 Houthalen, Belgium. Collaborator of the Belgian Geological Survey.

Introduction

Fieldwork by one of us (JR) in the Liège, Maastricht, Heerlen and Aachen regions at the borders of Belgium, Germany and The Netherlands has yielded a number of Late Cretaceous and Palaeocene elasmobranch faunas containing new records and new taxa (REYNDERS & HALTER, in preparation). Elasmobranch diversity in these faunas is high, with over 100 species present. Holocephalans, by contrast, are only poorly represented; the 2 species recorded to date are *Edaphodon ubaghsi* STORMS in LERICHE, 1927 and *Elasmodus planus* LERICHE, 1927 (see below). Current fieldwork has yielded mainly a few broken, indeterminate chimaeroid fragments through the Late Cretaceous and Paleocene succession of the region. Exceptions to this are the relatively numerous chimaeroid toothplates (also referred to in this paper as dental plates) in the Geulhem Member (*Tylocidaris hardouini* and *T. bruennichi* zones; Danian, Palaeocene) at Curfs Quarry (Geulhem, The Netherlands; WARD, in preparation) and an adult male *Edaphodon* specimen from the Gronsvelt Member of Romontbos Quarry (Eben-Emael, Belgium) described in this paper.

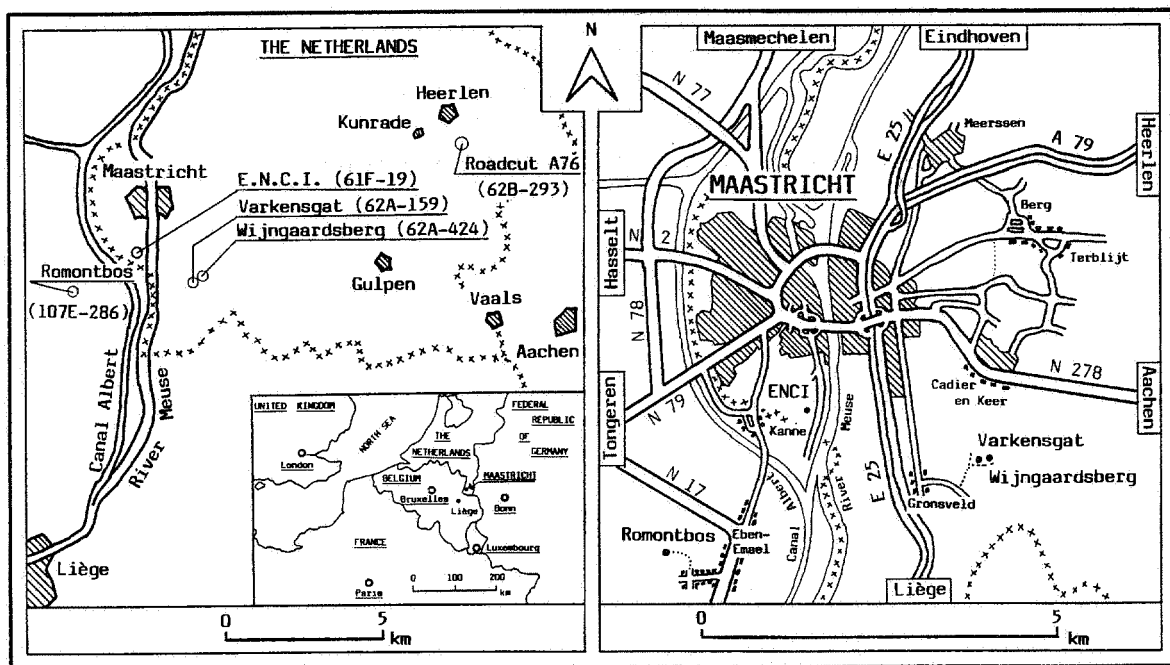
In order to gain a fuller picture of the discovery of fossil chimaeroids from the Maastricht and adjacent regions since the work of LERICHE (1927), collections in all relevant institutions, museums and universities were studied. This survey yielded only a right palatine tooth plate of *E. ubaghsi* (IRSNB P 6231). Thus, only 6 chimaeroid specimens, all housed in the IRSNB, are known altogether from this region.

It should be noted here that two fragments of chimaeroid dental plates recently attributed to the Meerssen Member (Late Maastrichtian) of Curfs Quarry (van der HEIJDEN et. al. 1990: 43, figs. 16a, b) probably originate from the overlying Geulhem Member (Van der BRUGGHEN, pers. comm.).

Geological background

a) General lithology and palaeontology of the Gronsvelt Member (W.M.FELDER, 1975).

The geology and palaeontology of the Late Cretaceous marine deposits in the Maastricht region (southern Limburg, The Netherlands; textfigure 1) have been the subject of intense scrutiny for over 200 years (e.g. DESMOND, 1975). Textfigure 2 summarises the currently accepted biostratigraphical and lithostratigraphical subdivision of the sequence.



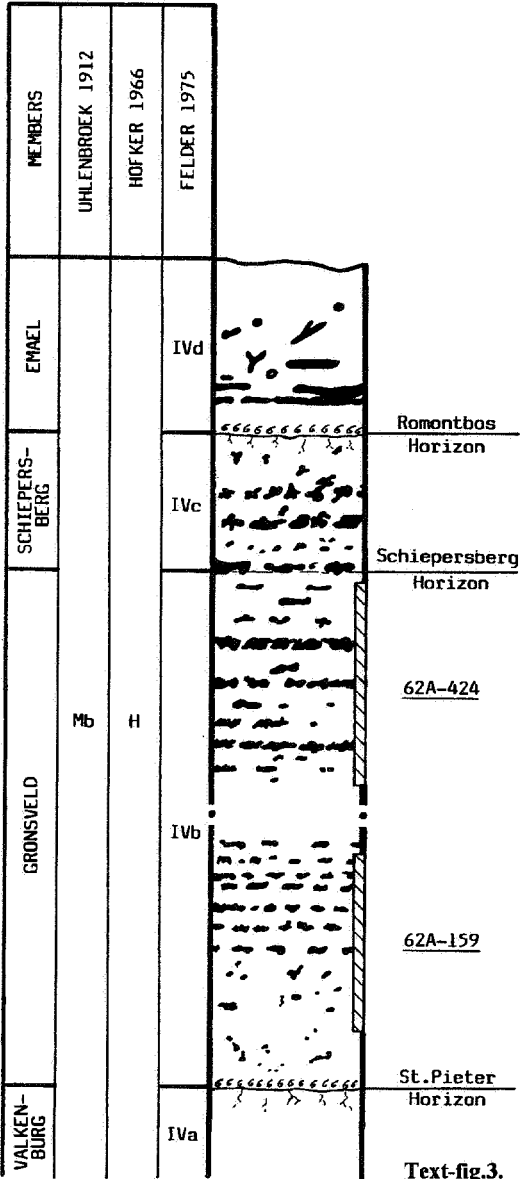
Textfigure 1. Geographical map of Maastricht area, showing location of the quarries E.N.C.I., Kunrade, Romontbos, Varkensgat, Wijngaardsberg and Roadcut A 76.

The Gronsvelt Member (FELDER, 1975; Textfigures 2, 3) is situated in the lower part of the Maastricht Formation (Late Maastrichtian). Its base directly overlies a smooth hardground, the St. Pieter Horizon, which forms the top of the underlying Valkenburg Member. The top of the Gronsvelt Member is in turn overlain by the Schiepersberg Horizon within the Schiepersberg Member. Biostratigraphically, the Gronsvelt Member belongs to the lower uppermost part of the *Belemnitella* gr. *junior* zone (SCHMID, 1959).

The Gronsvelt Member is a fine-to coarse-grained, yellow-grey to whitish yellow calcarenite, with a chalk content of 92% to 97% (excluding the 5% to 10% flint content). Its total thickness varies from 2m to 14m in the Maastricht region. The upper part of the Gronsvelt Member contains more or less regular layers of light grey to grey-blue flint, whereas the sparse flint in the lower part is light brown to dark grey-brown. Heavily bioturbated, grey-brown silicified coquinas occur randomly through the sequence, most comprising a brecciated mass of gastropods, bivalves and echinoids.

FORMATIONS	MEMBERS	CHRONO-STRAT.
MAASTRICHT	Meerssen	LATE MAASTRICHTIAN
	Nekum	
	Emael	
	Schiepersberg	
	Gronsvelt	
	Valkenburg	
GULPEN	Lanaye	EARL MAAS
	Lixhe 1-3	
	Vijlen	LATE CAMP
	Beutenaken	
	Zevenwegen	
VAALS	Terstraeten	EARLY CAMPANIAN
	Beusdal	
	Vaalsbroek	
	Gemmenich	
	Cottessen	
	Raren	
AACHEN	Hauset	SANTONIAN
	Aachen	
	Hergenrath	

Text-fig.2.



Text-fig.3.

Textfigure 2. Litho- and chronostratigraphical subdivision of the Upper Cretaceous of Dutch South Limburg and adjacent areas, indicating the position of the Gronsvelt Member.

Textfigure 3. Lithology of the stratotype sections of the Gronsvelt Member in the subterranean quarries Varkensgat (62A-195) and Wijngaardsberg (62A-424), Municipality of Gronsvelt, South Limburg, The Netherlands (redrawn after FELDER, 1975).

TABLE 1 : GRONSVELD MEMBER - FAUNA / FLORA

Invertebrates

- Ammonoidea : *Baculites vertebralis* LAMARCK , 1801
Hoploscaphtes pungens (BINKHORST , 1861)
- Coleoidea : *Belemnitella gr. junior* NOWAK , 1913
- Bivalvia : *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* (LAMARK , 1806)
Pinna gr. cretacea (VON SCHLOTTHHEIM , 1813)
Neithea sp.
Acutostrea sp.
Entolium membranaceum (NILSON , 1827)
Anomiidae
- Decapoda : *Ctenocheles sp.*
Eumorphocorystes sculptus VAN BINCKHORST , 1857
- Cirripedia : *Virgiscalpellum sp.*
Calantica (Scillaelepas) darwiniana (BOSQUET , 1854)
Arcoscalpellum gracile (BOSQUET , 1854)
- Crinoidea : *Bourgueticrinus aequalis* D'ORBIGNY , 1841
- Echinoidea : *Phymosomatidae*
Oolopygus gr. pyriformis (LESKE , 1778)
Cardiaster gr. granulatus (GOLDFUSS , 1829)
Hemiaster gr. aquisgranensis SCHLÜTER , 1899
Hemipneustes striatoradiatus (LESKE , 1778)
Hemipneustes oculatus COTTEAU , 1890
- Octocorallia : *Graphularia sp.*

Vertebrates

- Chondrichthyes : *Squalicorax pristodontus* (AGASSIZ , 1843)
Pseudocorax affinis (MÜNSTER in AGASSIZ , 1843)
? *Palaeohypotodus bronni* (AGASSIZ , 1843)
Archaeolamna kopingensis kopingensis (DAVIS , 1890)
Serratolamna serrata (AGASSIZ , 1843)
Cretodus cf. borodini (CAPPETTA & CASE , 1975)
Centrophoroides appendiculatus (AGASSIZ , 1843)
Heterodontus rugosus (AGASSIZ , 1843)
Ginglymostoma minutum (FORIR , 1887)
Galeorhinus girardoti HERMAN , 1977
Palaeogaleus faujasi (VAN DE GEYN , 1937)
Ganopristis leptodon ARAMBOURG , 1935
Rhombodus binkhorsti DAMES , 1881
Coupatezia fallax (ARAMBOURG , 1952)
Edaphodon ubaghsi STORMS in LERICHE , 1927
- Teleostei : *Enchodontids*
- Mosasauroidea : *Mosasaurus hofmanni* MANTELL , 1829

Plantae

- ? Potamogetonaceae : *Thalassocharis bosqueti* DEBEY ex. MIQUEL , 1853

TABLE 2 : Recovered fragments of *Edaphodon* sp. & accompanying Elasmobranch remains, comparative & additional material.

Edaphodon sp.

- Loc. : Romontbos Quarry, Eben-Emael, Liège, Belgium. (Text - figs. 1, 5)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Maastricht, Gronsveld member, 22 cm below the ENCI horizon.
- Mat. : Mechanical destroyed male *Edaphodon* sp. IRSNB P 6228a-o

Recovered fragments of *Edaphodon* sp. (> 1 mm) :

- 322 fragments of the dental plates
- 2 crushed ?vertebrae, still in the matrix, surrounded with undefinable organic remnants in disorganized order (bioturbation, surface feeders, scavengers)
- 1 isolated fragment of a ?vertebra
- 69 fragments belonging to the ?frontal tenaculum (not discussed nor figured)
- 26 more or less intact denticles of the frontal tenaculum
- 44 cusps of the same denticles as above, bases not counted
- 47 fragments of the dorsal spine
- 1 indeterminate fragment

Note that only the figured specimen (fragments) have a IRSNB P-number, see *Edaphodon* sp. : Material.

Accompanying Elasmobranch remains :

The species marked with " not situ " are those which are recovered from the residue of the bulk sample, those marked " situ " were adjacent to the dorsal spine fragments.

- | | |
|--|------------------------------------|
| 1 ? <i>Palaeohypotodus bronni</i> | (not situ) |
| 1 <i>Palaeogaleus faujasi</i> | (not situ) |
| 2 <i>Galeorhinus girardoti</i> | (not situ) |
| 2 <i>Heterodontus rugosus</i> | (not situ) |
| 6 <i>Centrophoroides appendiculatus</i> ; 2 adult ; 4 juvenile | (not situ) |
| 7 <i>Centrophoroides appendiculatus</i> ; <u>all juvenile</u> | (situ) carrion eating behavior ? |
| 1 <i>Coupagezia fallax</i> | (situ) |

Studied comparative material :

Edaphodon sp.

- Loc. : Subterranean Quarry Sint Pietersberg, Maastricht, South Limburg, The Netherlands. (Text - figs. 1, 4)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Maastricht, Nekum member, between levels IVE-3 and IVE-6, exact lithostratigraphic position not known.
- Mat. : Spine fragment IRSNB P 6229a-c
- Loc. : Romontbos Quarry, Eben-Emael, Liège, Belgium. (Text - figs. 1, 5)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Maastricht, Gronsveld member, fossil grit layer above the ENCI horizon.
- Mat. : Frontal tenaculum denticle IRSNB P 6232

Edaphodon ubaghsi STORMS in LERICHE, 1927

- Loc. : Subterranean Quarry Sint Pietersberg, Maastricht, South Limburg, The Netherlands. (Text - figs. 1, 4)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Maastricht, Nekum member, between levels IVE-3 and IVE-6, exact lithostratigraphic position not known.
- Mat. : Left mandibular IRSNB P 1187
Right pallatine IRSNB P 1188 SYNTYPE
- Loc. : Municipality Kunrade, South Limburg, The Netherlands. Exact locality not known. (Text - fig. 1)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Maastricht, Kunrader chalk, no further information.
- Mat. : Left mandibular IRSNB P 6230
- Loc. : Romontbos Quarry, Eben-Emael, Liège, Belgium. (Text - figs. 1, 5)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Maastricht, Nekum member, between levels IVE-1 and IVE-4, exact lithostratigraphic position not known.
- Mat. : Right pallatine IRSNB P 6231

Edaphodon species

All specimens of *Edaphodon* held in the British Museum (Natural History)

Rhinochimaera atlantica HOLT & BYRNE, 1909 (Recent, ex coll. J. HERMAN)

- Loc. : North Atlantic (no further information)
- Mat. : Frontal tenaculum denticles, male, 110 cm (without whipe-tail) IRSNB P 6233a-g
Frontal tenaculum, male, 120 cm (without whipe-tail) IRSNB P 6234

Chimaera monstrosa LINNAEUS, 1758 (Recent, ex coll. J. HERMAN)

- Loc. : W. Flugga Bank, N.E. Atlantic, 260 - 300 mr
- Mat. : Dorsal spine and frontal tenaculum, male, 28 cm (without whipe-tail) IRSNB P 6235a-b

Hydrolagus mirabilis (COLLETT, 1904) (Recent, ex coll. J. HERMAN)

- Loc. : S. Rockall, N.E. Atlantic, 780 - 800 mr
- Mat. : Dorsal spine, female, 72 cm (without whipe-tail) IRSNB P 6236
Frontal tenaculum, male, 74 cm (without whipe-tail) IRSNB P 6237

Additional material :

Elasmodus planus LERICHE, 1927

- Loc. : Sint Pietersberg, Maastricht, South Limburg, The Netherlands. (Text - figs. 1, 4)
- Strat. : Upper Maastrichtian, Formation of Gulpen, Lanaye member, exact lithostratigraphic position not known.
- Mat. : Right mandibular IRSNB P 1189 HOLOTYPE

The designated stratotype for the Gronsveld Member lies in the subterranean Varkensgat (62A-159) and Wijngaardsberg (62A-424) Quarries (Textfigures 1, 3). As the member is traced north-easterly from E.N.C.I. Quarry (Textfigure 4) its sedimentary characteristics change gradually through the Schaesberg Chalk (facies) into the middle part of the Kunrader facies around Motorway 76 (Benzenrade, Heerlen, The Netherlands), where it becomes indistinguishable as an independent lithological unit (FELDER & BLESS, 1989).

Unfortunately, the floral and faunal assemblage of the Gronsveld Member are poorly known. A list of invertebrate and plant fossils, kindly provided by Drs. J. & W.M. JAGT, together with a preliminary list of vertebrate remains is given in Table 1. The bulk of these fossils were obtained as part of a 880kg test sample from a bioclastic grit (E.N.C.I. Horizon) located 1m above the St. Pieter Horizon at E.N.C.I. Quarry (collected by J.R. in the summer of 1992).

b) Locality description (Text-figures 1, 5)

i) Location :

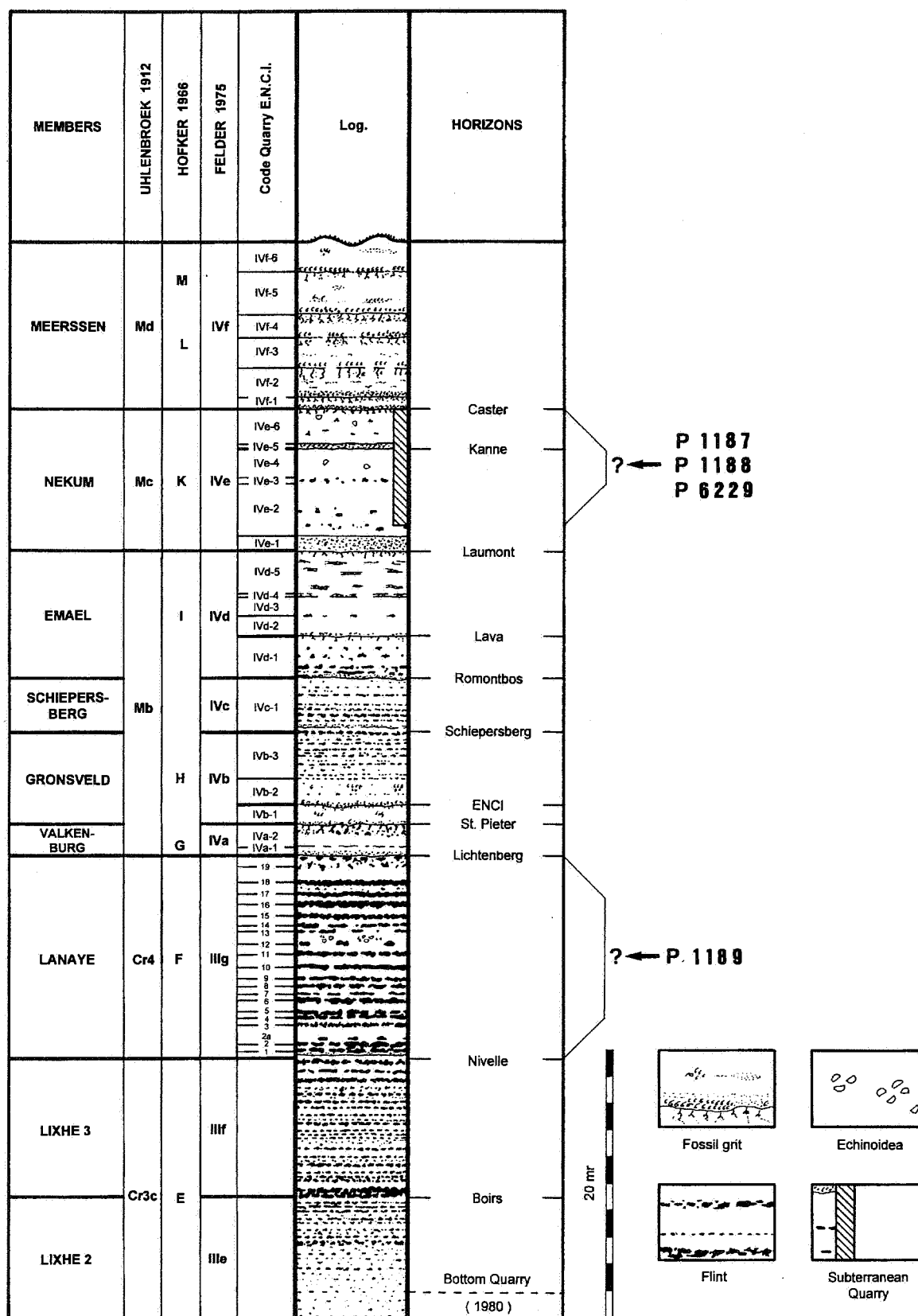
Romontbos Quarry (Eben-Emael, Liège, Belgium; Textfigure 1) is exploited for industrial cement, and located 7km south of Maastricht (South Limburg, The Netherlands) and 13km east of Tongeren (Limburg, Belgium). Topographic Map Tongeren (Sheet 34, 1:50,000, 2nd edition, 1986), grid reference 686.700, 5628.950. The file numbers of the quarry are 61H-45 (Geological Survey of The Netherlands, District South, Heerlen) and 107E-286 (Geological Survey of Belgium, Brussels).

ii) Sequence :

The facies characteristics of the Gronsveld Member in Romontbos Quarry are considerably different to the generalised picture presented above. At Romontbos, the member is a fine-grained, heavily bioturbated white-yellow to yellow-red calcarenite which never exceeds 2m in thickness. Here, it is sandwiched between the Valkenburg and overlying Emael Members. The Schiepersberg and part of the Gronsveld Member are both absent at Romontbos due to a transgressive or other contemporaneous geological event taking place north-east of the locality. The remnants of these two members are represented by a bryozoan grit, a transgressive marker horizon, just above the Romontbos Horizon.

The base (St. Pieter Horizon) lies just above a thin layer (3cm) of randomly distributed aggregations of fossil nests with crushed echinoids. No basal hardground is evident. The top of the Gronsveld Member is marked by a smooth hardground (the Romontbos Horizon) which is pierced by burrows from the overlying Emael Member. Richly fossiliferous gritty lenses occur in the lower part of the latter Member. Two dark blue to grey-blue flint layers are developed in the sequence; Flint layer 3 contains irregular, only partially developed grey-blue flint, while Flint layer 4 contains dark blue flint pipes with a maximum length of 80cm and diameters ranging from 6 to 8cm. Between these two flint layers a hardground (= E.N.C.I. Horizon; Textfigure 5) similar to that at the top of the Gronsveld Member is present. It is overlain by a fossiliferous grit identical in thickness and faunal content to that at the base of the Emael Member.

The flint layers and stratigraphical units dip toward Maastricht. This, combined with the geographical position of Eben-Emael on the margins of the Brabant Massif, supports the hypothesis that the Gronsveld member around Eben-Emael was deposited in shallower conditions than around Maastricht. These differences in water depth would be expected to have a significant impact on the benthos and may help to explain faunal differences between the two areas. In the Maastricht region (eg. E.N.C.I. Quarry) articulated, attached columns and occasional thecae of the crinoid *Bourgueticrinus aequalis* d'ORBIGNY, 1841 are abundant in the E.N.C.I. Horizon. At Eben-Emael, however, the crinoid is completely absent. Thus, it would appear that there were two independent micropalaeontological systems in operation, determined closely by water depth. Consequently, it should be realised that the faunal list for the Gronsveld Member given in Table 1, which is collated from collections made in both areas, may be unrepresentative; it may be possible in the future to give greater resolution of the micropalaeontology of different microfacies.



Textfigure 4. Lithology of the section in E.N.C.I. quarry, Municipality of Maastricht, South Limburg, The Netherlands, showing the position of the subterranean quarry Sint Pietersberg. The arrows indicate provenance of *Edaphodon ubaghsi* STORMS, 1927 (P1187: left mandibular; P1188: right palatine), *Edaphodon* sp. (P6229: spine fragment), and *Elasmodus planus* LERICHE, 1927 (P1189: right mandibular). After W. M. FELDER (1980), with additions.

c) Previous records of Chimaeroids from the Maastrichtian of the Maastricht area

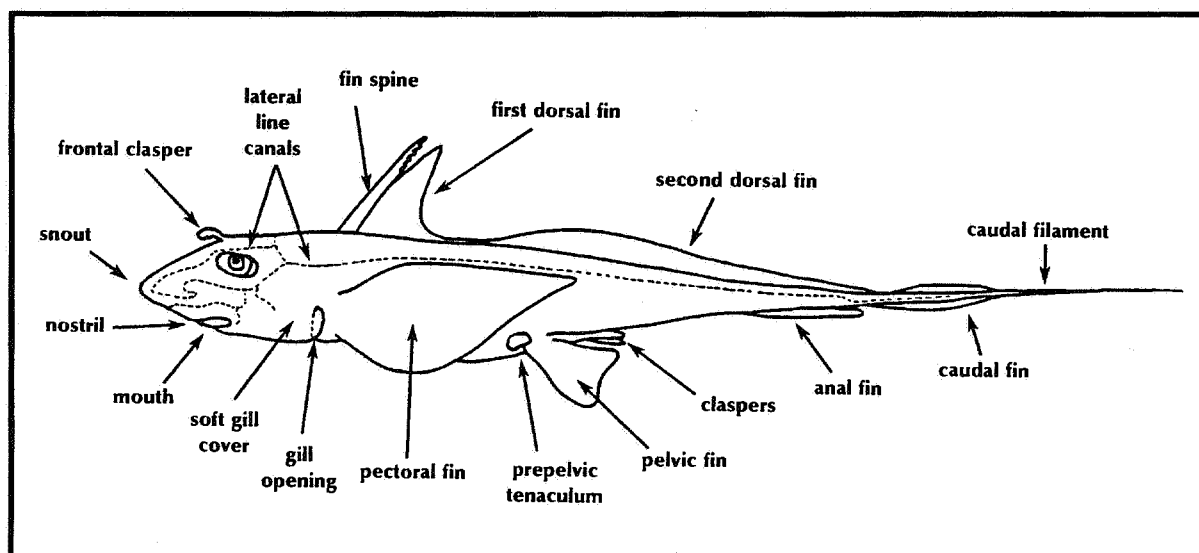
STORMS in LERICHE (1927) described the first chimaeroid remains to be discovered from the Maastrichtian of the type area (E.N.C.I. Quarry - formerly known as St. Pietersberg Quarry). He described and figured a right upper posterior ("palatine") and a left lower ("mandibular") dental plate as *Edaphodon ubaghsi* STORMS from the Nekum member of the Maastricht Formation (Textfigure 4). A third specimen, a left lower toothplate from the Kunrader Chalk was mentioned in the text. In addition, a right lower posterior toothplate from the Lanaye Member was described by LERICHE in the same paper as *Elasmodus planus* LERICHE. These specimens are illustrated in Plate 13 Figures A-C, G-H.

Since these original discoveries no chimaeroid remains have entered public institution collections, with the exception of a single well preserved right upper posterior dental plate collected by Dr. J. HERMAN from the Nekum member of Romontbos Quarry (Plate 13 Figures D-F).

The palatine toothplate in *Edaphodon ubaghsi* is an elongate (70mm) triangle bearing 3 tritors on the occlusal surface. The anterior inner tritor is slender and triangular in shape and succeeded by a moderately expanded posterior inner tritor (Plate 13 Figures A, D). The outer tritor is small and an elongate oval in outline. In symphyssial view the dental plate is moderately deep with the posterior inner tritor positioned higher than the anterior inner tritor (Plate 13 Figure E). In basal view there is a well defined descending lamina with a slot-like pocket which accommodated the jaw cartilage during life (cf. PATTERSON, 1992 figs. 6H, J).

The lower dental plate is elongate (up to 80mm) (Plate 13 Figures B, C) with a long beak. The anterior outer tritor is an elongate oval, and succeeded by a similarly elongate posterior tritor on the labial margin. The median tritor extends to the level of the hind margin of the anterior outer tritor and is expanded symphyssially. Post-mortem damage to the beak has removed the symphyssial or beak tritor. The dentition of *E. ubaghsi* is reconstructed in Textfigure 12.

The unique lower toothplate of *Elasmodus planus* LERICHE is laterally compressed (Plate 13 Figures G, H) and bears a laminated symphyssial tritor. The eroded median tritor covers the bulk of the central part of the occlusal surface. There is a single small (4mm) oval outer tritor located midway along the labial margin. There is no sign of smaller outer tritors along the distal part of the labial margin, as is generally typical in species of *Elasmodus*.



Textfigure 6. Outline diagram of an extant chimaeroid to show structural features.

d) Material and methods

All of the new and associated material described in this paper belongs to a single large male individual located in the field by J.R and collected in November 1992. A complete list of the material belonging to this specimen, and the specimens used for comparative purposes is given in Table 2.

Exposed bone was identified in the mixed chalk debris left behind by bulldozers at the foot of the second bench of the Romontbos quarry face. The apex of the dorsal fin spine was located in situ 22cm below the surface of the E.N.C.I. horizon (Textfigure 5). A 5m³ bulk sample of the mixed chalk debris (containing material from the Valkenburg, Gronsveld and Emael Members) was collected in the hope of retrieving the bulk of the fossilised parts of the skeleton. This bulk sample was washed, sieved to 1mm and cleaned with 40% acetic acid for 7 minutes. The residue was picked under a binocular microscope, discarding the component under 1mm.

The tooth plates and fin spine fragments were carefully restored where possible.

3. Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Subterbranchialia ZANGERL, 1979
Superorder Holocephali BONAPARTE, 1832
Order Chimaeriformes (BERG, 1940) *sensu* PATTERSON, 1965
Suborder Chimaeroidei (PATTERSON, 1965) *sensu* WARD & DUFFIN, 1989
Family Edaphodontidae OWEN, 1846

Genus *Edaphodon* BUCKLAND, 1838

Type species : *Edaphodon bucklandi* AGASSIZ, 1843 (= *E. eurygnathus* AGASSIZ, 1843) from the Early and Middle Eocene of England, Germany and possibly Morocco (WOODWARD, 1891; HERMAN, 1973; CASE & HERMAN, 1973).

Edaphodon sp.

Textfigures 7a-b, 9, 10a-b; Plate 1 Figures A-D; Plates 2-4; Plates 6-9; Plate 14

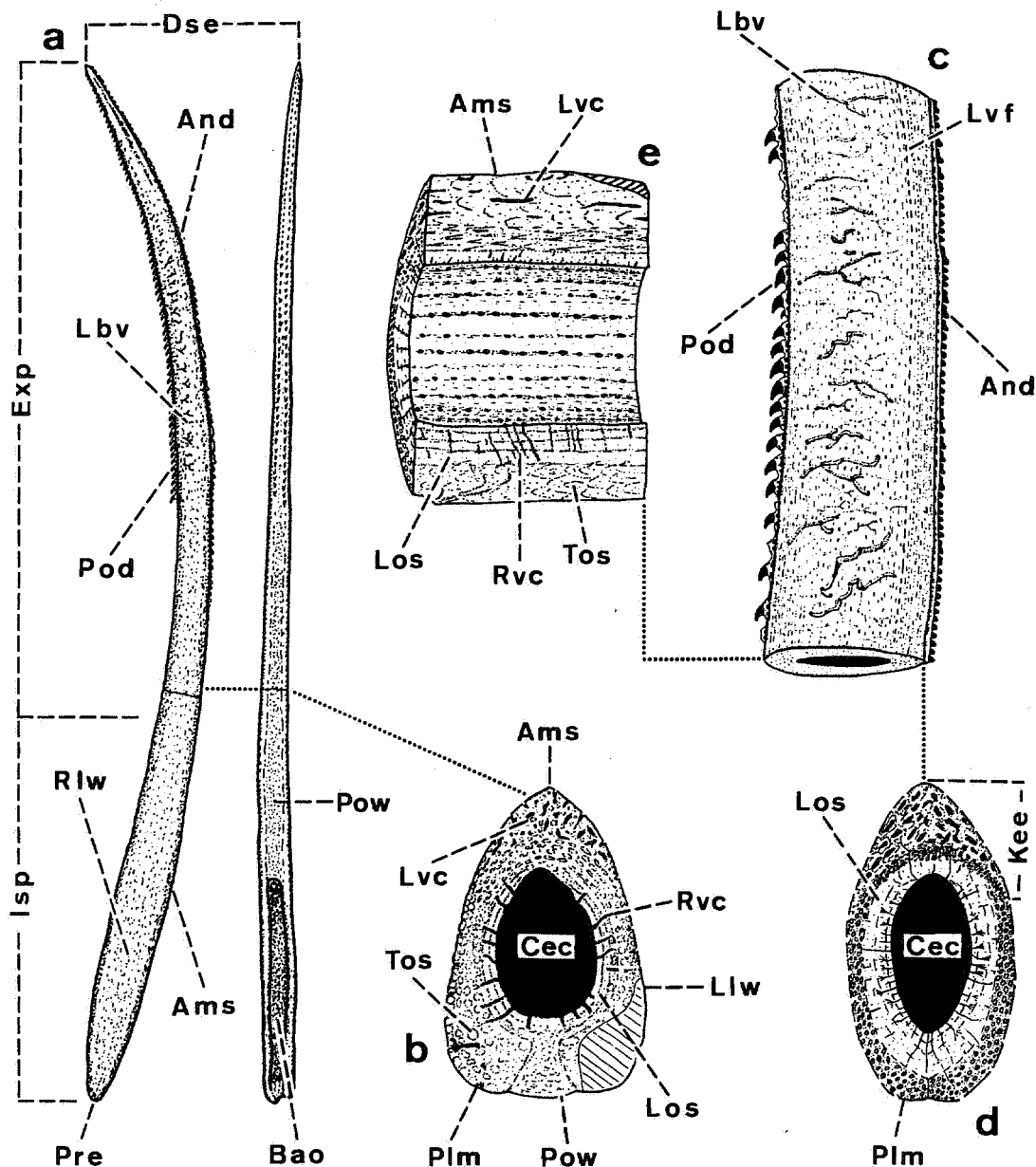
Material: IRSNB P 6228a, a dorsal fin spine; IRSNB P 6228b-6228c, posterior denticles removed from the fin spine; IRSNB P 6228d-i, frontal clasper denticles; IRSNB P 6228j-6228o, dental plate fragments.
Repository: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels.

Description: The material consists of associated dorsal fin spine and toothplate fragments, plus isolated frontal clasper spines. An outline of the body morphology of the extant chimaeroid *Hydrolagus colliei* (LAY & BENNETT, 1839) is given in Textfigure 6 to indicate the positions of these structures.

a) Dorsal fin spine.

A key to the terminology used in this paper is given in Textfigure 7, to which all the abbreviations appearing in brackets in this section refer. All dorsal fin spines possess a long exerted portion which supported the fin web, and a short inserted portion embedded in the tissues of the dorsal body wall. Spines are roughly triangular in cross-section; a fairly flat posterior wall (Pow) gives way to lateral walls (Rlw, Llw) which meet at the anterior margin (Ams). Spines are widest at their base, tapering apically.

IRSNB P 6228a measures 520mm along the anterior margin from apex (Dse) to spine base (Pre). The basal opening (Plate 1 Figure B) is 103mm long (approximately one fifth of the spine length) and accommodated the basal cartilage of the dorsal fin during life. The posterior wall of the spine is virtually flat (Plate 1 Figure D), while the lateral walls are convex, converging toward the anterior margin. Changes in the cross-sectional shape of the spine along its length are illustrated in Textfigure 7 and Plate 1 Figure D. In general, the distal part of the spine is more laterally compressed.



Abbreviations : Ams : anterior margin of the spine; And : anterior denticles ; Bao : basal opening ; Cec : central cavity ; Dse : distal end ; Exp : exserted portion ; Isp : inserted portion ; Kee : keel ; Lbv : lateral bloodvessels ; Llw : left lateral wall ; Los : "laminated osteodentine" ; Lvc : longitudinal vascular canals ; Lv : longitudinal row of vascular foramina ; Plm : postero-lateral margin ; Pod : posterior denticles ; Pow : posterior wall ; Pre : proximal end ; Rlw : right lateral wall ; Rvc : radial vascular canals ; Tos : "trabecular osteodentine".

Textfigure 7. Dorsal spine terminology of *Edaphodon* sp., IRSNB P6228a, a: dorsal spine in lateral and posterior view, b: transverse section; IRSNBP 6229a-c: c: dorsal spine fragment in lateral view, d: transverse section, e: longitudinal section.

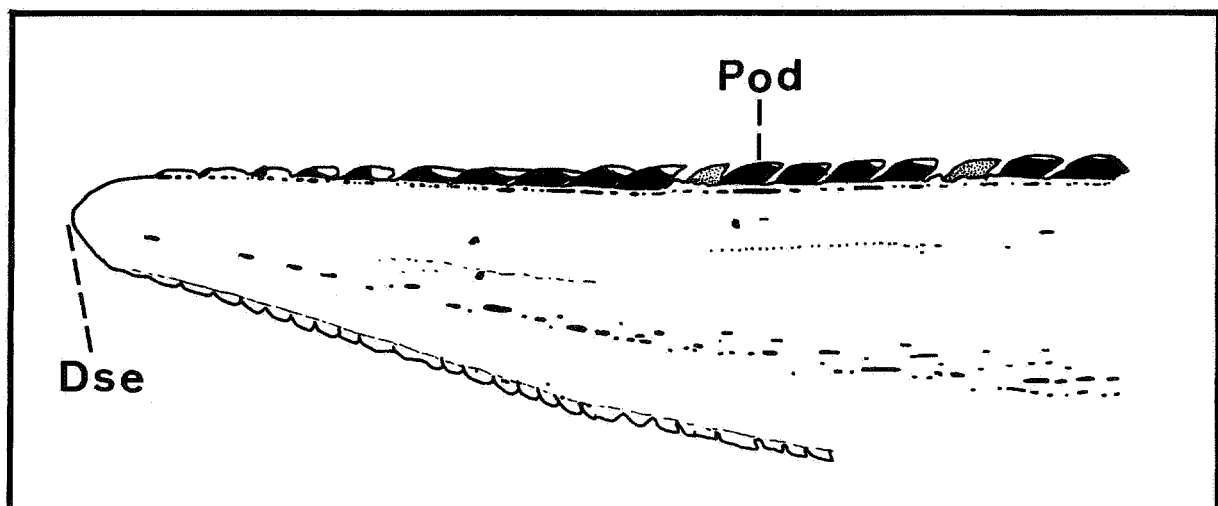
The anterior margin is produced into a sharp keel (Kee) crested by a single row of anterior denticles (And)(Plate 2 Figures A-E). The denticles are intact for the distal 260mm (50%) of the spine. The presence of denticle bases for a further 85mm proximally means that around 66% of the total fin spine length was originally denticulate along the anterior margin.

The keel itself is present along the entire length of the anterior margin of the spine. The junction between the keel and the lateral spine walls is smooth and picked out by a longitudinal row of vascular foramina (Lvf). Longitudinal unroofed mantle canals are finer and more closely spaced on the keel than those on the adjacent lateral walls. The distinction between keel and lateral walls is obvious from the very tip of the spine (Plate 2 Figs. A, A').

Each of the anterior denticles has an axially elongate base. Denticle length increases proximally, so that denticle frequency diminishes from 17 denticles/cm at the apex to 13 denticles/cm proximally. Coalescence occasionally takes place between adjacent denticles (Plate 2 Figures A', E). The maximum height of each denticle is 0.5mm. They vary somewhat in shape, but the majority has a low distal part, becoming increasingly higher proximally, with the crest being concave in lateral view. Each denticle is smooth and formed of a thin unit of enameloid. It is obvious that these are primary structures, comprising an enameloid cap projecting through the trabecular orthodontine of the outer trunk. Tiny vascular foramina punctuate the osteodontine adjacent to the lateral margins of each denticle (Plate 2 Figures A', E).

The posterior wall of the spine has rounded margins. A row of posterior denticles (Pod) is situated just medial to each posterolateral margin (Plate 2 Figure D). The first 19.5mm of the posterior face is denticulate with a further 90mm showing the presence of denticle base scars. This means that up to 55% of the total length of the posterior face was originally denticulate. The denticles are paired, sharply pointed and strongly recurved (Plate 2 Figures A', F). One denticle was removed for scanning electron microscopy (Plate 3). The denticle apex is directed proximally. Denticle size increases proximally such that frequency diminishes from 8 denticles/cm toward the apex, to 5 denticles/cm basally. The denticle bases are elongate ovals and are arranged in a herring-bone pattern (Plate 2 Figure D). The crowns are parallel to the long axis of the spine and each overlaps the base of the succeeding denticle in the row (Plate 2 Figures A', F). Denticle shape is slightly variable. Some examples show fusion of a smaller denticle to the leading edge of the succeeding larger denticle base (Plate 2 Figure F; Plate 3 Figures E, F), while others are single.

Each denticle has a core and base of osteodontine. Numerous vascular foramina punctuate the base at its junction with the remainder of the spine (Plate 3 Figure A', F). In strong contrast to the denticles of the anterior margin, enameloid forms only a thin superficial layer.



Textfigure 8. Apical part of dorsal fin spine of *Edaphodon* sp. (IRSNB P6228a) to show progressive enameloid development in posterior denticles. The enamel is shown in black.

The tip of the spine illustrates the process of enameloid development through a succession of denticles. In distal examples, a small patch of enameloid is present on the leading edge of the denticle. In subsequent examples, the enameloid then expands to cover the recurved crown to the cusp apex, and finally completely covers the whole crown as far as its junction with the basal osteodentine (Plate 2 Figures A', A''; Text-Figure 8). Denticle size increases with extent of enameloid development. The junction of the denticle with the posterior wall of the spine is exploited by a series of vascular foramina (Plate 2 Figure A'). The firmness of attachment increases with denticle size. These observations suggest that denticles become secondarily attached to the posterior margin of the spine.

Since denticle maturity in respect of enameloid development and attachment to the spine wall increases proximally, denticles closest to the spine tip must be the youngest. This implies that one element of spine growth took place in an apical direction with addition of new posterior denticles by secondary attachment. This contrasts with the conditions of fin spine growth in elasmobranchs as described by MAISEY (1978; 1979). The fin spines of hybodont and neoselachian sharks grow in a basal direction only, while the morphology and histology of chimaeroid fin spines suggest that growth took place in two directions simultaneously - in a distal direction with addition of posterior denticles, and basally.

The midline of the posterior spine wall is marked by a row of vascular foramina penetrating deep into the trabecular osteodentine of the trunk outer layer, gaining access to the central cavity of the spine for the apical quarter of the spine length. Occasional additional denticles are developed medial to each denticle row (Plate 2 Figure D).

The lateral walls of the spine have the appearance of being lightly striated due to the presence of fine longitudinal unroofed mantle canals (Plate 2 Figures B, C). Traces of a fine branching network passing anteriorly from the posterolateral spine margins are here interpreted as blood vessel tracery (Lbv)(see discussion below).

Before the fin spine fragments were reconstructed into the complete specimen, photographs were taken of the spine section to give some appreciation of spine histology (Plate 1 Figure D; Textfigure 7b). The suggestion of spine growth distally and basally implies a complex histology. We have tried to conform with guidelines in FRANCILLON-VIEILLOT et al. (1992) in the terminology we have used.

At the distal end of the spine a fibro-lamellar tissue with primary longitudinal osteons formed by centrifugal apposition about the central cavity (Cec). This tissue forms the lateral walls and keel of the spine and is here termed "lamellar osteodentine". The posterior wall remains open for the apical quarter of the spine length (Plate 2 Fig. A-A'). The junction between the tissues of the keel and the lateral walls of the spine is sharp distally (Plate 2 Fig. D) but the process by which it was produced remains unclear to us.

The fibro-lamellar tissue with the longitudinal osteons (Plate 1 Figs. F, D) gets progressively more mineralised basally, expanding the lateral walls and terminating in an homogenous hypermineralised tissue basally. For want of a more appropriate term we have called this latter tissue "trabecular osteodentine" (Tos), suggesting the longitudinal arrangement of the osteons and development of mineralisation. The same features can be observed in the dorsal fin spines of extant species (Plate 5).

The trunk inner layer formed immediately after the fibro-lamellar tissue and is itself composed of lamellar tissue (Los) containing radial vascular canals (Rvc)(Plate 1 Figure D; Textfigure 7b). The radial canals punctuate the inner walls of the central cavity in longitudinal rows. This inner trunk lamellar tissue thickens gradually basally. The open posterior wall of the spine is closed by secondary lamellar tissue below the apical quarter of the spine (Plate 1 Figure D; Textfigure 7b). This layer then widens toward the basal opening (Bao). The posterior wall is very thin at the distal end of the basal opening. The radial canals feeding the lamellar tissue may also extend to the "trabecular osteodentine", which would help to explain the mineralisation process.

The true histological identity of the tissues described above as "lamellar osteodentine" and "trabecular osteodentine" is currently obscure. We have been unable to find traces of Tomes fibres, suggesting that the tissues are not orthodentine. Whether or not the tissues are true osteodentine *sensu stricto* demands an exhaustive analysis of recent and fossil chimaeroid fin spines, which is beyond the scope of the present paper.

Comparison with the dorsal spine of *Elasmodus planus* LERICHE

LERICHE (1927: 263) mentions the presence of dorsal spines recovered from the Maastricht Chalk at Maastricht (The Netherlands). A comprehensive search of all relevant museum collections has failed to yield any specimens other than IRSNB P 6229, which consists three separate fragments, P 6229a-c. IRSNB P 6229a is an incomplete spine fragment measuring 81mm in length (Text-Figures 7c-e). It agrees well with the specimen from Romontbos described above. The anterior margin has a denticulate keel with a denticle frequency of 13/cm. The posterior wall has a denticle frequency of 5/cm. These figures, together with the degree of spine curvature suggests that the fragment comes from the lower part of the distal third of a spine from an individual of approximately the same size as the Romontbos specimen.

A polished section of the spine is shown in Plate 1 Figure F, Plate 4 Figures A and B, and restored in Text-Figure 7d. The anterior denticles are translucent and identical to those on IRSNB P 6228a. The posterior denticles show a little more variation than those in the more complete specimen in that they often develop a longitudinal shelf around the crest of the denticle base, and accessory denticles may be developed on the leading edge of the cusp. Additional denticles are inserted between the 2 denticle rows as in IRSNB P 6228a.

LERICHE (1927:263) states that the anterior denticles are small analogues of the posterior denticles. From the discussion of IRSNB P 6228a above, however, it is obvious that the 2 denticle rows have different development.

The polished basal surfaces of IRSNB P 6229b and P 6229c were etched in 8% acetic acid for 20 minutes and examined using the Scanning Electron Microscope, the results of which are shown in Plate 4 Figures A and B. The surface shows clear radial canals extending from the central cavity toward the outer trunk osteodentine. The perforations on the inner walls of the central cavity feeding the radial canals are arranged in a series of longitudinal rows (Plate 4 Figures A, B; Textfigure 7e). The radial canals become much finer anteriorly beneath the keel (Textfigures 7d, e), where they extend with curved trajectories into the keel osteodentine (Textfigure 7d; Plate 1 Figure F).

The specimen is remarkable for the possession of a tracery of blood vessels over parts of its lateral walls. The origin of the pattern is the area close to the posterior denticle bases on the posterolateral margin of the spine. The channels are a shallow semicircle in cross-section, measuring around 0.2mm across in the largest examples. As they cross anteriorly onto the lateral spine walls the traces branch dichotomously and follow sinuous paths. The traces continue to divide and taper anteriorly. Many of the lateral branches are initially sub-parallel to the long axis of the spine. Vascular foramina are invariably present at the branching points and the traces meander from foramen to foramen across the greater part of the lateral wall.

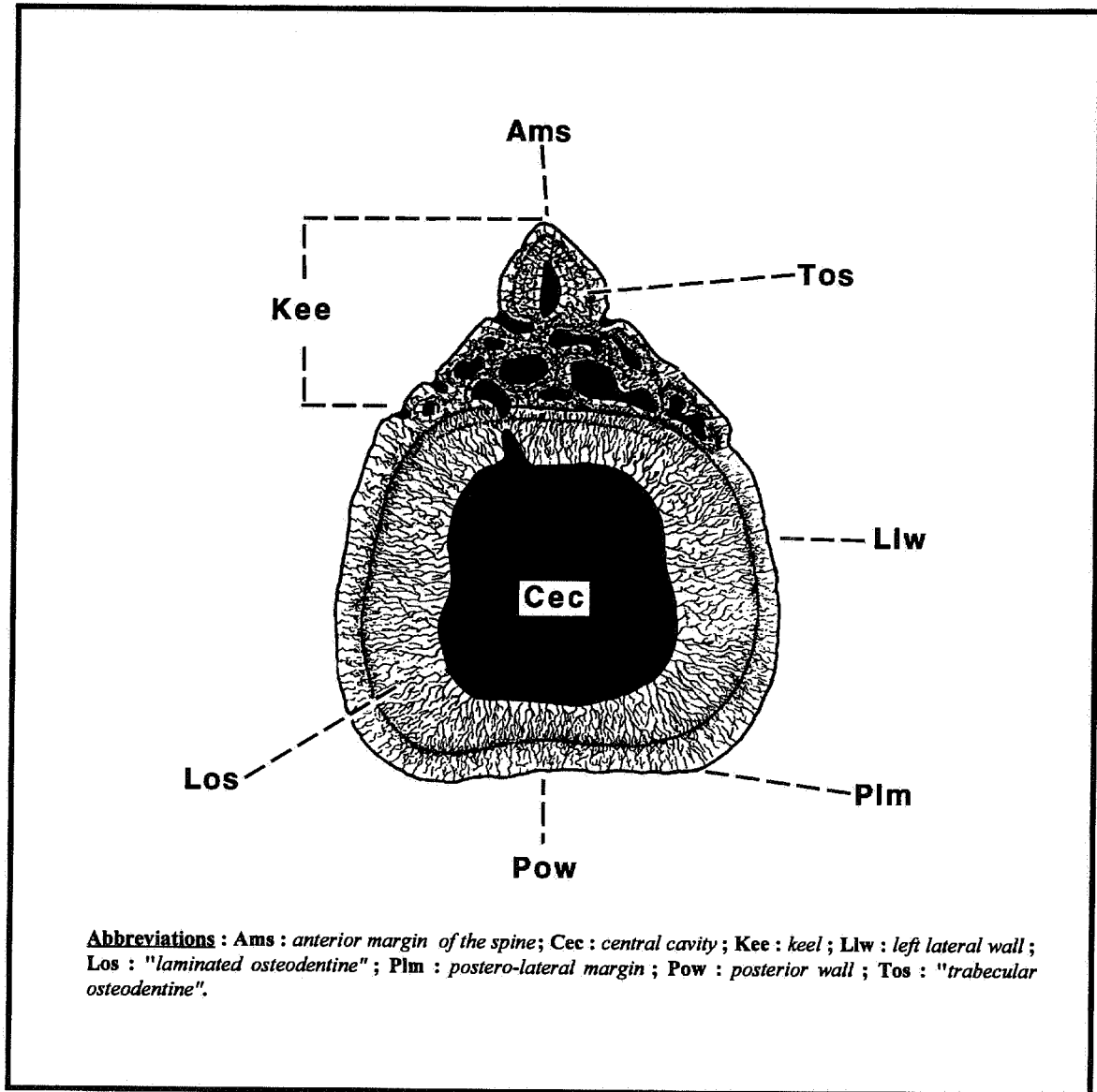
LERICHE (1927:263) preferred to allocate his dorsal fin spine material to *Elasmodus* rather than *Edaphodon* for the following reasons - the dorsal spines of *Edaphodon* are more upright than those typical of the Maastrichtian Chalk of Maastricht, and the anterior wall is devoid of denticles rather than denticulate as in IRSNB P 6229a. The discovery of associated toothplates and dorsal fin spines of *Edaphodon* from Romontbos described above indicates that these arguments are insufficient; the dorsal fin spine of *Edaphodon* has anterior denticles, contrary to LERICHE (1927). In our opinion the specimen described by LERICHE (1927) is identical to that from Romontbos and belongs to the same taxon (note the blood vessel tracery, denticle development, histology and spine morphology; full closure of the posterior spine wall is a function of position along the spine length (Textfigure 7d, Plate 1 Figure F). We are unable to discuss his conclusions in more detail since we have been unable to trace the further material which seems to have been available to him.

Comparison with the dorsal fin spines of extant genera

Dorsal fin spines of *Hydrolagus mirabilis* (IRSNB P 6236) and *Chimaera monstrosa* (IRSNB P 6235) were available to us and can be distinguished on the basis of overall shape; the dorsal fin spine of *Hydrolagus* describes a gentle curve in lateral view for the whole of its length (Plate 5 Figure A), while the spine in *Chimaera* is straight, but slightly recurved at the very tip (Plate 5 Figures E, F). The keel is well developed in both genera, but the posterior denticles become more widely separated basally in *Hydrolagus* (Plate 5 Figures A, C), whereas they are evenly distributed in *Chimaera* (Plate 5 Figures F, G). The dorsal fin spine possesses posterior denticles for the distal half of its length in *Hydrolagus*, whereas at least the distal 60% of the spine is denticulate in *Chimaera*. In the latter genus the most proximal posterior denticles have broken so that bases only are visible, as in IRSNB P 6228a.

The extent of the anterior denticles also differs in the 2 genera; the proximal 40% of the anterior margin is denticulate in *Hydrolagus* (Plate 5 Figure A, D), while only the proximal 10% is denticulate in *Chimaera* (Plate 5 Figure E). Also, the anterior denticles are upturned in *Hydrolagus* but downturned in *Chimaera*. Thus, dorsal fin spine characters appear to be useful taxonomically.

Although the proportions, density and shape of the anterior and posterior denticles vary between extant genera and *Edaphodon*, the posterior denticle bases are always accentuated by a row of foramina (compare Plate 2 Figures A', F with Plate 5 Figures C, F) indicative of secondary attachment. Similarly, the anterior denticles are consistently primary in origin comprising enamelled tubercles erupting through the keel tissues forming the anterior spine margin (Plate 2 Figure A', A'', E; Plate 5 Figures D, E). Furthermore, a keel of distinctive osteodentine marks the anterior border of the spine (Plate 1 Figures A, A'; Plate 5 Figures B, F; Textfigure 9; see also PATTERSON, 1965 plate 22 fig. 45 and textfigure 4a).



Textfigure 9. *Chimaera monstrosa* spine in transverse section, note the distinct keel (modified from PATTERSON, 1965).

While the dorsal fin spine of *Edaphodon* is similar in its development and histology to that of extant genera, there are numerous differences in detailed morphology. For example, anterior denticles are always downturned and situated distally in *Edaphodon*, in comparison to the proximally situated denticles in *Chimaera* and *Hydrolagus*. The denticles in *Hydrolagus* are upturned.

It is interesting to note that the osteodentine in the outer trunk is undifferentiated in myriacanthid dorsal fin spines (cf. *Agkistracanthus mitgelensis* DUFFIN & FURRER, 1991 figure 4; *Myriacanthus paradoxus*

AGASSIZ, 1836 - PATTERSON, 1965 figure 17) there is no specialised keel, and both anterior and posterior denticles are much larger. Furthermore, the lateral walls of myriacanthid dorsal fin spines are ornamented by a series of tubercles.

An exhaustive analysis of recent and fossil chimaeroid dorsal fin spines is beyond the scope of the present work.

b) Frontal clasper denticles.

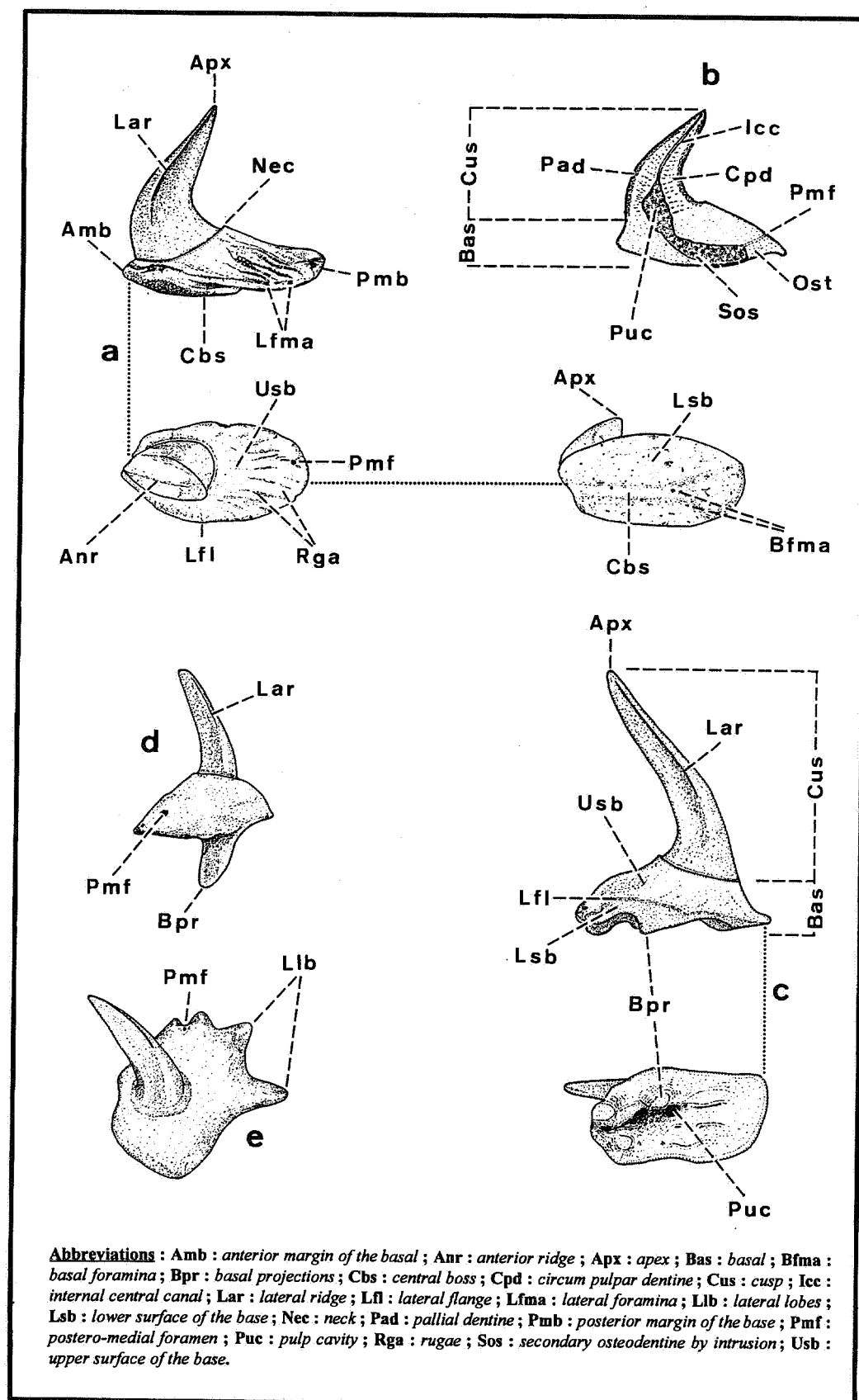
Some 26 denticles from the frontal clasper were collected from washed and sieved residues. We have been unable to find any descriptions of frontal clasper (tenaculum) denticle morphology in the literature. Consequently, it has been necessary to propose a descriptive terminology, a guide to which is given in Textfigure 10, and to which all of the abbreviations indicated in brackets in this section refer.

The specimens vary from 8 to 10mm in length (anteroposteriorly), 5 to 6mm wide and 7 to 9mm high. Each consists of a single, sharply pointed, strongly recurved cuspidate crown surmounting a robust, broadly oval base (Bas)(Plates 6, 7). The crown originates from just behind the anterior margin of the base. The crown base is oval in cross-section and elongate anteroposteriorly. A vertical ridge (Anr) originates from just above the crown base in the midline and ascends to the cusp apex (Apx). The cusp is slightly sigmoidal in lateral view in some examples (Plate 6 Figure D). A vertical ridge descends from the cusp apex laterally on each side (Lar), converging toward the anterior ridge (but not meeting it) before terminating just below the halfway mark on the cusp (Cus). The cusp is otherwise devoid of ornament. There is a clear junction (the neck; Nec) between the cusp and the base (Plate 6 Figure A).

The base widens slightly posteriorly in surface view. The lower surface of the base is punctuated by a large number of randomly distributed vascular foramina (the basal foraminae; Bfma)(Plate 6 Figures B, E, H; Plate 7 Figures B, E, H). The basal surface is broadly convex with a central boss (Cbs) which varies from subcircular in presumed lateral specimens (Plate 7 Figure B)(see discussion below) to progressively more elongate in central specimens (Plate 7 Figure E). The anterior part of the lower basal surface rises more steeply to the lateral margin than does the posterior part. The right and left lateral margins of the base are produced into distinct lateral flanges (Lfl)(Plate 6 Figure F, Plate 7 Figure F). The base is slightly asymmetrical in surface view in that one lateral flange is wider than the other in specimens presumed to be derived from lateral rows. The surface and margins of the lateral flange may be punctuated by numerous small lateral foramina (Lfma)(Plate 7 Figure C). The lateral margin may be produced into lateral lobes (Llb) in presumed lateral row specimens (Plate 7 Figure I). A single posteromedial foramen (Pmf) is present on the upper surface of the base in the midline (Plate 6 Figures A, D, G; Plate 7 Figures C, F, I). A number of superficial rugae (Rga) radiate from the cusp base posteriorly (Plate 6 Figure A).

One clasper denticle (IRSNB P 6232) which was collected in the E.N.C.I. Horizon, 22 cm above the associated *Edaphodon* material, was sectioned, and studied using incident light (Plate 4 Figure C; Textfigure 10b). The specimen was identical in all respects to those collected in association with the dorsal fin spine and tooth plates described here. This section shows the presence of a central pulp cavity extending through the base to a position 30% of the way through the cusp. The posteromedial foramen is also visible leading via a roofed canal into the pulp cavity of the base.

Clasper denticles from the associated material were impossible to section successfully due to the presence of limonite intrusions into the central pulp cavity which caused fissuring of the base and the cusp base (Plates 6, 7). Two broken specimens were etched in acetic acid for 20 minutes, coated in evaporated gold and studied using the SEM. Plate 8 Figure A shows a vertical section through the cusp with the fine central cavity expanding basally into the central pulp cavity which is filled with "secondary orthodentine" (Sos). Details of the cusp orthodentine are shown in Plate 8 Figures B-E and Plate 9 Figures A-C. The outer part of the cusp comprises a compact pallial dentine tissue (Plate 8 Figures C, E) (Pad) which has a planar junction with the underlying relatively highly vascularised circum pulpar dentine (Plate 9 Figure C). This latter tissue is crossed by a series of radial canaliculi (Tomes fibres) originating from the internal central canal and pulp cavity (Plate 8 Figure D; Plate 9 Figure B). Although the surface of the cusp is often shiny, there is no sign of any enameloid cover.

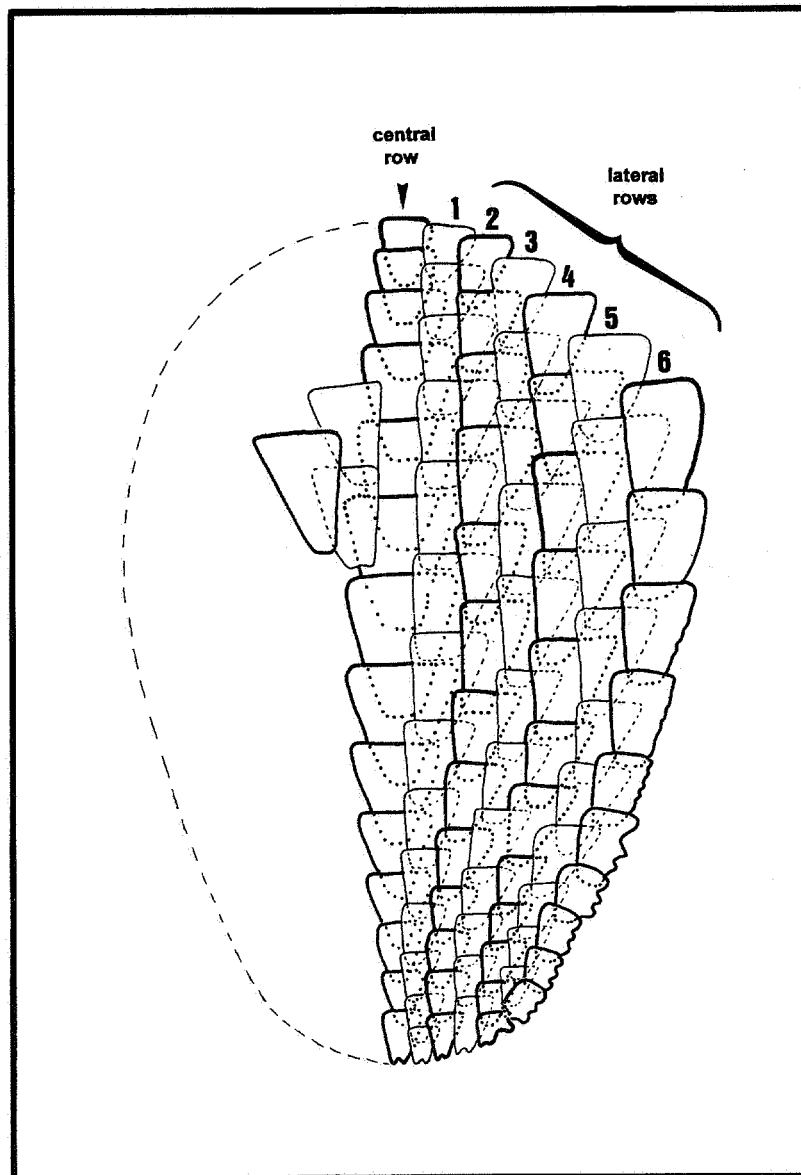


Textfigure 10. Frontal clasper denticle terminology, *Edaphodon* sp.: a: IRSNB P6228b, lateral, apical and basal view; b: P6232, transverse section; *Rhinochimaera atlantica*: c: P6233c, lateral and basal view, d: P6223g, posterior view, e: P6234, apical view.

Discussion of clasper denticles.

In order to gain a fuller understanding of the frontal clasper denticles described above, denticle morphology and arrangement on the tenacular cartilage were studied in as many recent chimaeroid genera as were available to us. The study material consisted of male specimens of *Chimaera monstrosa* LINNAEUS, 1758, *Rhinochimaera atlantica* HOLT & BYRNE, 1909 and *Hariotta mirabilis* (COLLETT, 1904). A more exhaustive study is beyond the scope of the present work.

As can be seen from the accompanying SEM photographs (Plates 10, 11), the denticles are arranged in longitudinal rows over the distal part of the clasper cartilage, with the youngest, anterior denticles being the smallest in each row (Plate 10 Figure A; Plate 11 Figure C). The central row of denticles is the largest and the height of denticles of equivalent age (Plate 11 Figure B) decreases progressively through the rows laterally. Also, the cusp becomes progressively more sigmoid from the central row laterally through the armature.



Textfigure 11. Diagrammatic reconstruction of denticle positions on a chimaeroid frontal clasper.

There were up to 10 rows of denticles present in the material we examined. The number of denticles in each row varies with the age of the individual. For example, in a 1.2m specimen of *R. atlantica* there were 9 denticles present in the central row (Plate 11 Figures A, B).

The denticles have a consistent relationship with each other on the clasper cartilage throughout the material which we examined. The base of central row denticles is symmetrical, while that of lateral denticles is asymmetrical. The lateral flanges of central row denticles overlap the widest flange of the preceding denticle in each of the laterally adjacent rows. The anterior margin also overlaps the posterior margin of the preceding denticle in the central row (Textfigure 11).

The narrower lateral flange of lateral row I denticles overlaps the wider flange of row II denticles. The lateral margins of row I denticles overlap the posterior part of the lateral flange in immediately preceding central row denticles, and the posterior part of the wider flange in laterally adjacent denticles.

Thus, the denticles of the frontal tenaculum have an alternate overlapping arrangement giving rise to longitudinal and diagonal rows (Textfigure 11; Plate 11 Figure F). Symmetrical denticles belong to the central row, while those from lateral rows are progressively more asymmetrical. The narrower flange is developed on the medial face of the base (facing the central denticle row), and the wider flange is lateral (away from the central row), making it possible to distinguish right and left denticles from lateral denticle rows.

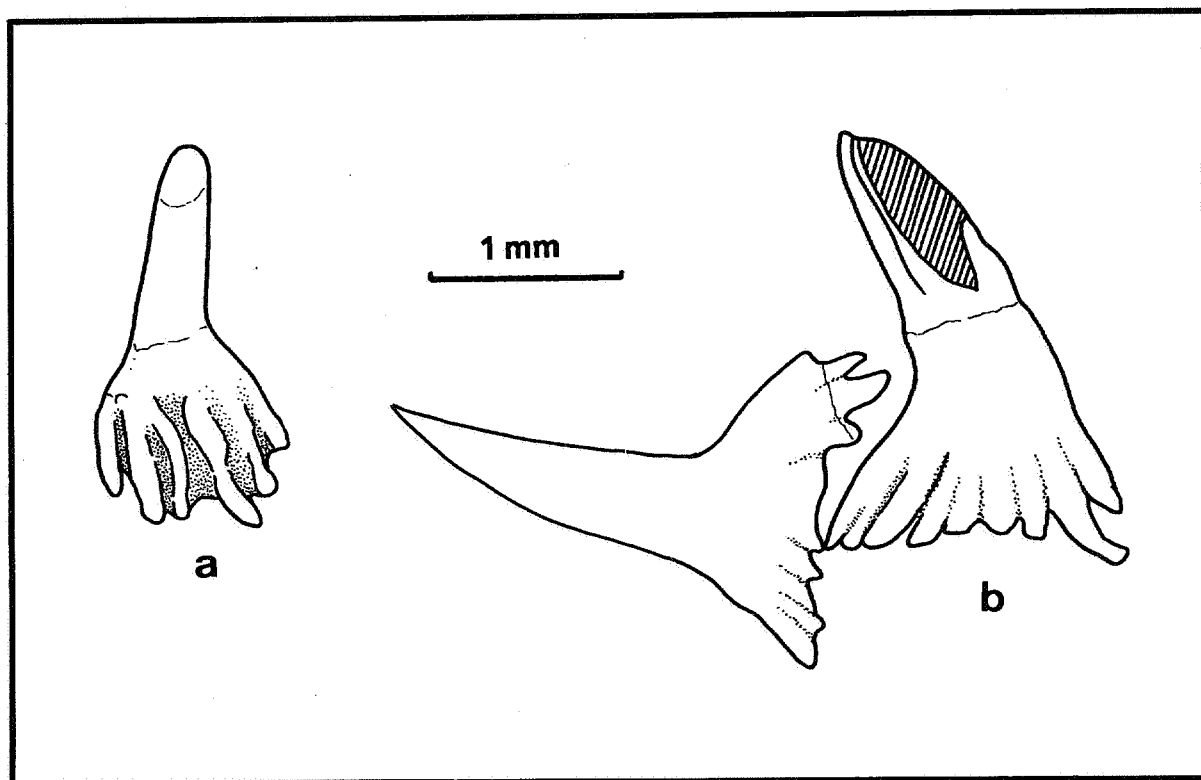
Denticles from extreme lateral rows have multi-lobed marginal borders laterally (Plate 11 Figure A). A basal projection (Bpr) seems to be restricted to the first (youngest) denticle in each longitudinal row (Plate 12 Figures L, K). The lobed margin and basal projection serve to stabilise the armature in the superficial tissues of the tenaculum, while the overlapping alternate arrangement maintains that stability and would tend to counteract denticle loss during mating. Longitudinal and diagonal rows were complete in all the recent material which was available to us, suggesting that the denticular revetment remains intact throughout sexual maturity.

The denticles from Romontbos show a similar range of morphologies to that in modern material in terms of overall denticle shape, cusp shape and ornamentation, and the presence of posteromedial foramina on the posterior margin of the base.

Clasper denticles from extant chimaeroids are not identical to the Cretaceous specimens in all respects. Detailed differences are present in the structure and vascularisation of the denticle base. While the denticles of *Edaphodon* have a multiforamate base, with individual perforations distributed indiscriminately (Plate 6 Figure B; Plate 7 Figure B), recent denticles have fewer foramina which tend to be restricted to the central part of the base underside (Plate 11 Figures C, D). Broken bases on Mesozoic specimens indicate that the basal foramina have a somewhat meandering path within the base itself, whereas the foramina in recent specimens are external expressions of canals which lead directly into the central pulp cavity (Puc). The prominent lateral foraminae in *Edaphodon* are absent in all recent clasper denticles.

The central boss on the convex underside of the base in *Edaphodon* denticles (Plate 6 Figure D; Plate 7 Figure E) is lacking in modern material. Extant forms have a number of lateral basal projections on the base underside (Plate 12 Figure C), however, which are not present in the Cretaceous material. Specimens from extant taxa lack the rugae found on the posterior part of the upper surface of the base in *Edaphodon*. The lobate nature of the lateral margins of extreme lateral row denticles is rudimentary in the Romontbos specimens when compared to the strongly lobed margins in recent denticles.

Recent material also shows the presence of a prominent basal projection in the ?first member of each denticle row (Plate 12 Figures K, L), a feature which we have not observed in the isolated specimens from Romontbos.



Textfigure 12. Camera lucida drawing of frontal clasper denticles of *Metopacanthus granulatus* BMNH P4575, a: posterior view, b: lateral view.

Unfortunately it was not possible to examine the histology of clasper denticles in extant genera for the current work. Observation of broken denticles in all three of the recent genera studied showed identical development of the central pulp cavity and central canal to the condition in *Edaphodon* sp. (Plate 10 Figure B, D; Plate 11 Figure D,E).

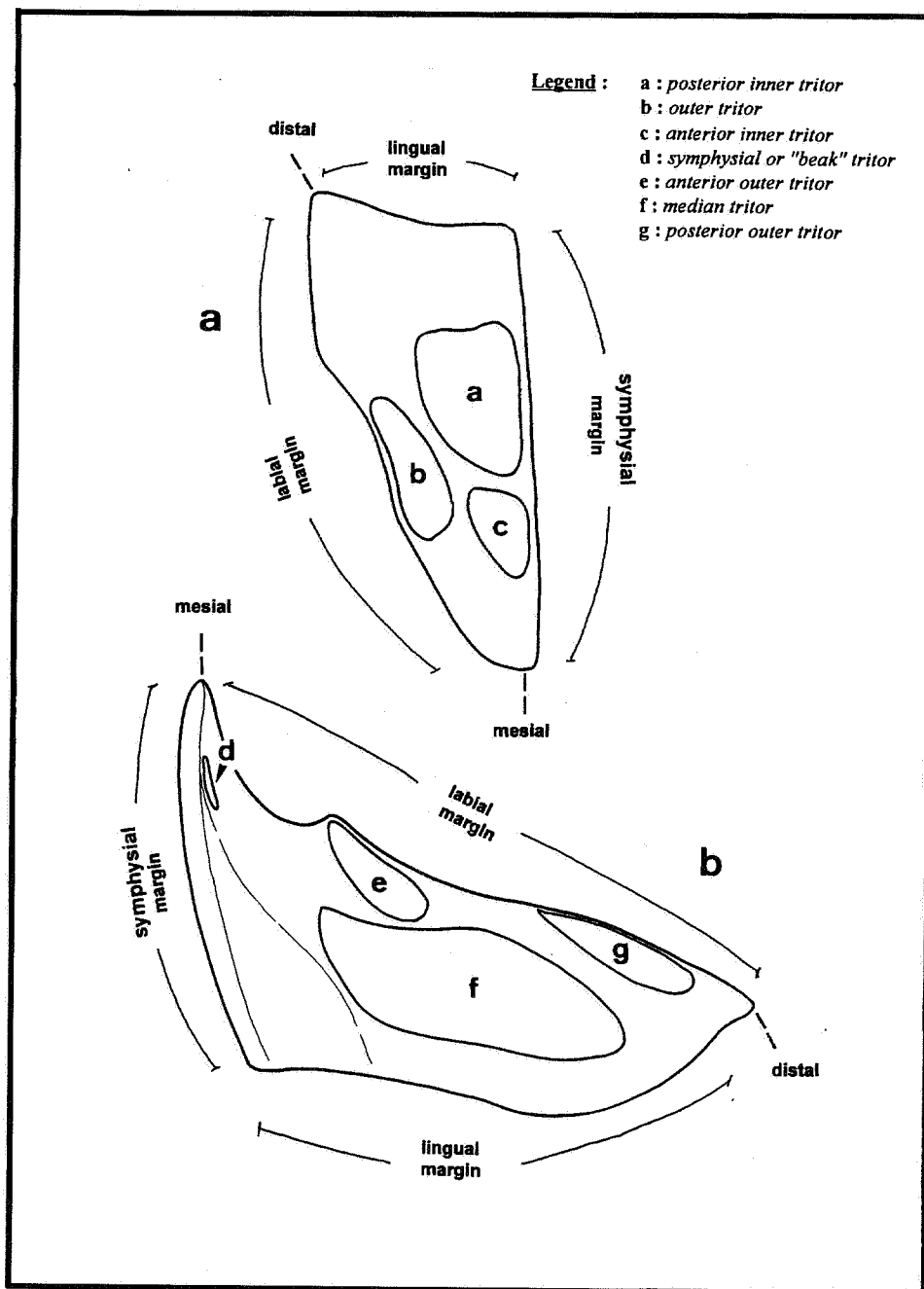
The frontal clasper is much longer and more robust in myriacanthoid and squalorajoid holocephalans than it is in chimaeroids. Those specimens which seem to possess a complete revetment of clasper denticles are coincidentally preserved in lateral view (eg. DUFFIN, 1992) so that precise relationships between the denticles are obscured. A few specimens of myriacanthoids from the Early Jurassic (Hettangian to Sinemurian) of Lyme Regis, Dorset have displaced portions of the frontal tenaculum armature from which isolated clasper denticles can be observed in a variety of views. Some of the clearest examples were found in BMNH P4575 (partial disarticulated head of *Metopacanthus granulatus* (AGASSIZ, 1837) - Textfigure 12). Here, a robust posteriorly directed, sharply pointed cusp surmounts a flared base. A lateral ridge descends the cusp from its apex as in *Edaphodon* sp., terminating just above the neck. The basal surface of the base is concave. Lateral processes project outward and slightly basally from the margins of the plate round the whole circumference of the base, although posterior processes are the best developed. This closely resembles the condition in normal body scales of myriacanthids and squalorajoids (PATTERSON 1965 figs. 12, 18). The development of lateral processes is universal in the myriacanthoid taxa and specimens examined - it is not confined to marginal scales.

c) Toothplates.

The terminology used here follows that recommended by PATTERSON (1992), plus the tritor nomenclature developed by NEWTON (1878) and used consistently in subsequent literature (e.g. WOODWARD, 1891; Textfigure 13).

Many of the toothplate fragments collected from Romontbos are not possible to assign to individual positions in the dentition. It is not possible to tell if the whole dentition is present, or to reconstruct the dentition fully from the available material. Significant parts of both mandibular and palatine tooth plates are present. Toothplate determinations were made on the basis of close comparison with a number of specimens of isolated Cretaceous chimaeroid dental plates in the collections of the Natural History Museum (London), and the private collection of DAVID WARD (Orpington).

IRSNB 6228l and 6228m are incomplete right and left posterior upper ("palatine") tooth plates respectively. Each is robust with clearly defined but incomplete tritors. IRSNB 6228h preserves the mesial angle and anterior portion of the tooth plate, while IRSNB 6228i is from the central part of the plate. The approximate locations of the toothplate fragments is indicated in Textfigure 14.



Textfigure 13. Toothplate terminology sensu PATTERSON (1992) and NEWTON (1878), a: palatine, b: mandibular.

IRSNB 6228h (Plate 14 Figures A-D; Textfigure 14) has a total preserved length of 53mm and a maximum width of 23mm. The straight symphyseal margin is 15mm deep. An elongate strip of hypermineralised tissue (pleromin) measuring 41mm in length and 7mm across represents the anterior inner tritor and runs parallel to the symphyseal margin of the plate. A smaller strip (7mm long and 4mm across) of hypermineralised tissue representing the mesial part of the outer tritor is located toward the labial margin. The two tritors are separated by a concavity in the occlusal surface which plunges forward toward the mesial angle.

IRSNB 6228i (Plate 14 Figures E-F) is oriented with considerable difficulty. The basal surface is strongly concave with a deep groove running mesiodistally. The most entire margin is the deep (at least 19mm) labial margin. Only a small portion of the symphyseal margin is intact. The mesial end of the toothplate can be determined by the direction of convergence of the labial and symphyseal margins, the scalloping direction of the occlusal surface, the position of the thinnest part of the plate, and the sweep of the growth lines on the labial surface. The maximum length of the toothplate is 35mm, and the maximum width is 29mm. Fragments of 3 tritors are preserved suggesting (by comparison with *Edaphodon* toothplates) that the fragment originates from the mid-section of a dental plate (Textfigure 14). A strip of hypermineralised tissue (21mm long) adjacent to the symphyseal margin is all that remains of the posterior inner tritor. This is flanked mesially and laterally by the hindmost section (13mm long) of the anterior inner tritor. The front part of the outer tritor (10mm long) is located adjacent to the labial margin. In distal view, these are the only 3 tritors which run through the trabecular tissue of the toothplate.

IRSNB 6228n (Plate 14 Figure G) is a fragment from the central region of a left lower ("mandibular") toothplate. Its maximum dimensions are 29mm in length, 27mm in width and 16mm deep. Part of the labial margin at the base of the distal wing is preserved. Portions of 3 tritors are preserved on the occlusal surface, and 1 tritor is exposed on the broken undersurface. The elongate (14mm long) strip of hypermineralised tissue adjacent to the labial margin is the front part of the posterior outer tritor. It is flanked medially by a more robust pad (23mm long, 9mm wide) of hypermineralised tritoral tissue which is all that remains of the forward portion of the median tritor. A small elongate (15mm long) strip of weakly laminated tritor laterally adjacent to the median tritor must be the remains of the symphyseal tritor. The tritoral tissue on the underside of the fragment is the roof of the anterior outer tritor as it passes through the body of the toothplate forwards to a well mesial position on the labial margin.

IRSNB 6228o (Plate 14 Figures H-J) is a broken fragment of the mesial portion of the right lower ("mandibular") toothplate. Parts of the symphyseal margin, the beak and the labial margin are preserved. The maximum length of the specimen is 83mm, the width is 23mm and the depth at the symphyseal margin is 37mm. The symphyseal margin is marked by a ridge occlusally, and is slightly concave basally. The labial margin is also slightly concave basally. The occlusal surface plunges steeply downward toward the beak. The remains of 2 tritors are present on the occlusal surface; the mesial extremities of the median and anterior outer tritor are quite closely juxtaposed and lying alongside the symphyseal and labial margins respectively. The anterior outer tritor remnant is the largest, measuring up to 10mm in length. A band of hypermineralised tissue passes through the body of the dental plate close the base. This is all that remains of the eroded symphyseal or beak tritor which would have been exposed as a small tritoral strip at the mesial angle.

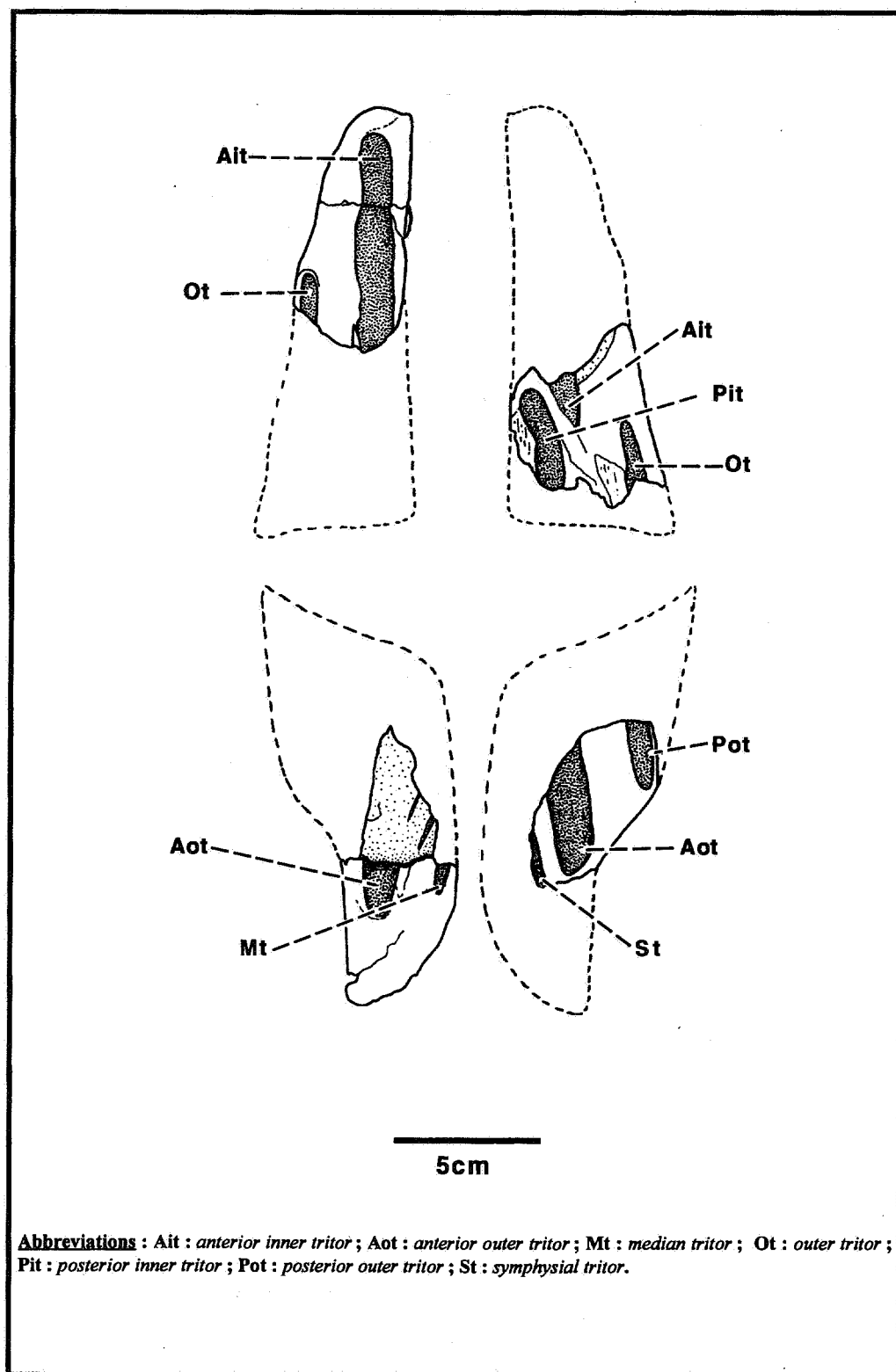
The two lower and two upper posterior toothplate fragments do not correspond exactly in respect of development and extent of the various tritors as identified here. This may be due in part to variation from one side of the mouth to the other, but also reflects the difficulty involved in identifying the origins of partial toothplate fragments.

Discussion of toothplates.

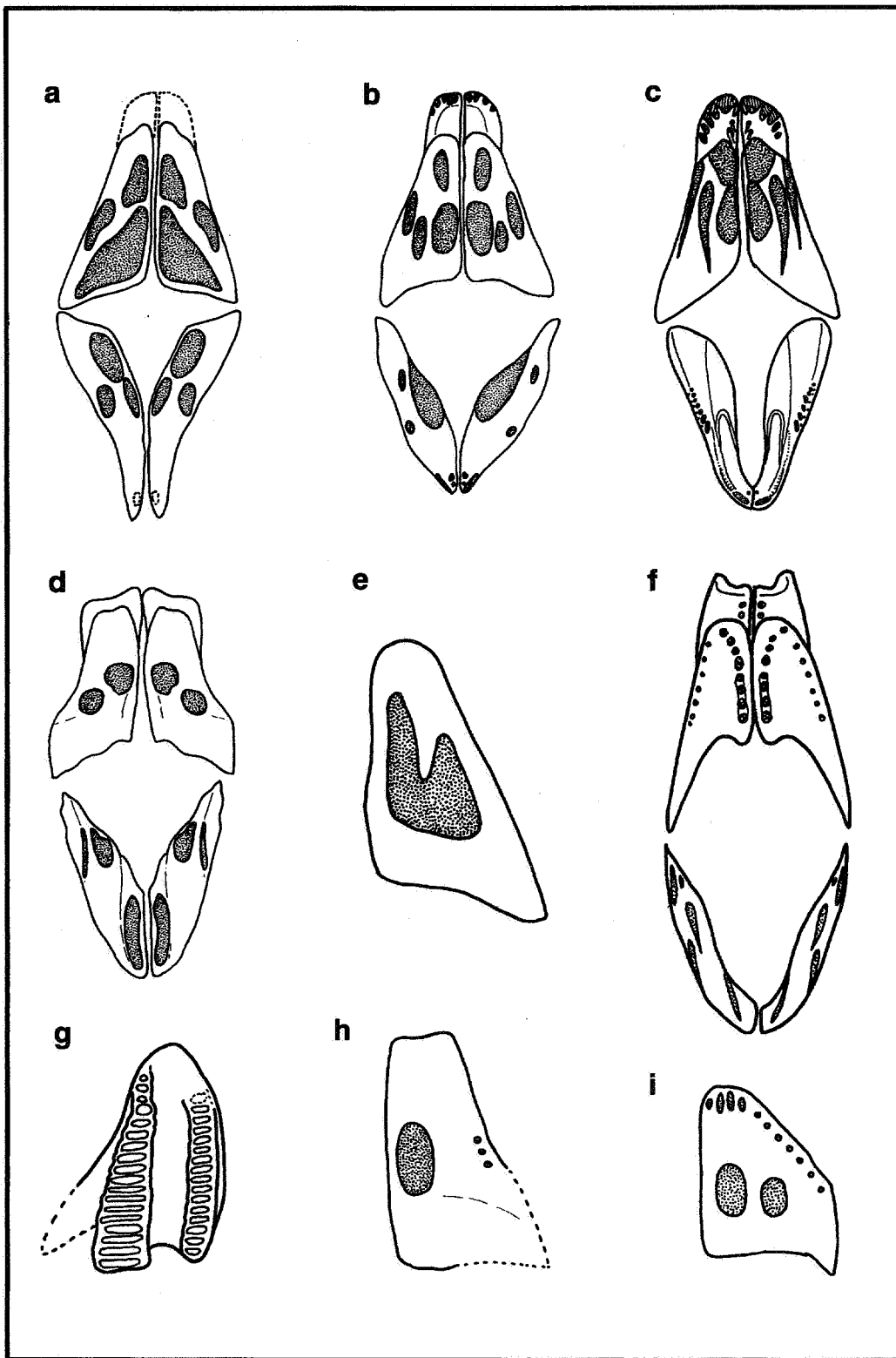
The dental plates are the most useful elements for assessing the taxonomic affinities of the specimen. Outline drawings of the upper posterior tooth plates of the genera cited in the text are given in Text-Figure 15, often as part of reconstructions of the dentitions.

The upper posterior ("palatine") toothplates in the Belgian material show the development of 3 tritors - the outer, anterior inner and posterior inner tritors. This is characteristic of the genus *Edaphodon* (eg. Textfigures 15a, 16). By contrast, upper posterior dental plates of *Ischyodus* have 4 tritors (a median tritor is added; WOODWARD, 1891; Textfigure 15b). *Ganodus* has a strongly laminated inner tritor with small "archipelagic" tritoral pads arranged in a row labially and mesially (WARD & DUFFIN, 1989; Textfigure 15f). *Eomanodon* also has strongly laminated outer and inner tritors, together with a small cluster of ?embryonic archipelagic tritors mesially (WARD & DUFFIN, 1989; Textfigure 15g). *Callorhynchus* has a single large V-shaped median tritor (Textfigure 15e), while *Chimaera* has up to 2 median tritors with the margins of the toothplate supported by a row of tritoral rods (WOODWARD, 1891: fig. 6.1; Textfigure 15i). In *Elasmodectes* the outer of the 3

subequal tritors is strongly laminated mesiodistally, unlike the Belgian specimen (NEWTON, 1878; Textfigure 15c). *Pachymylus* has a single central median tritor (WOODWARD, 1892) flanked by a marginal series of small labial tritors (DUFFIN & WARD in preparation; Textfigure 15h).



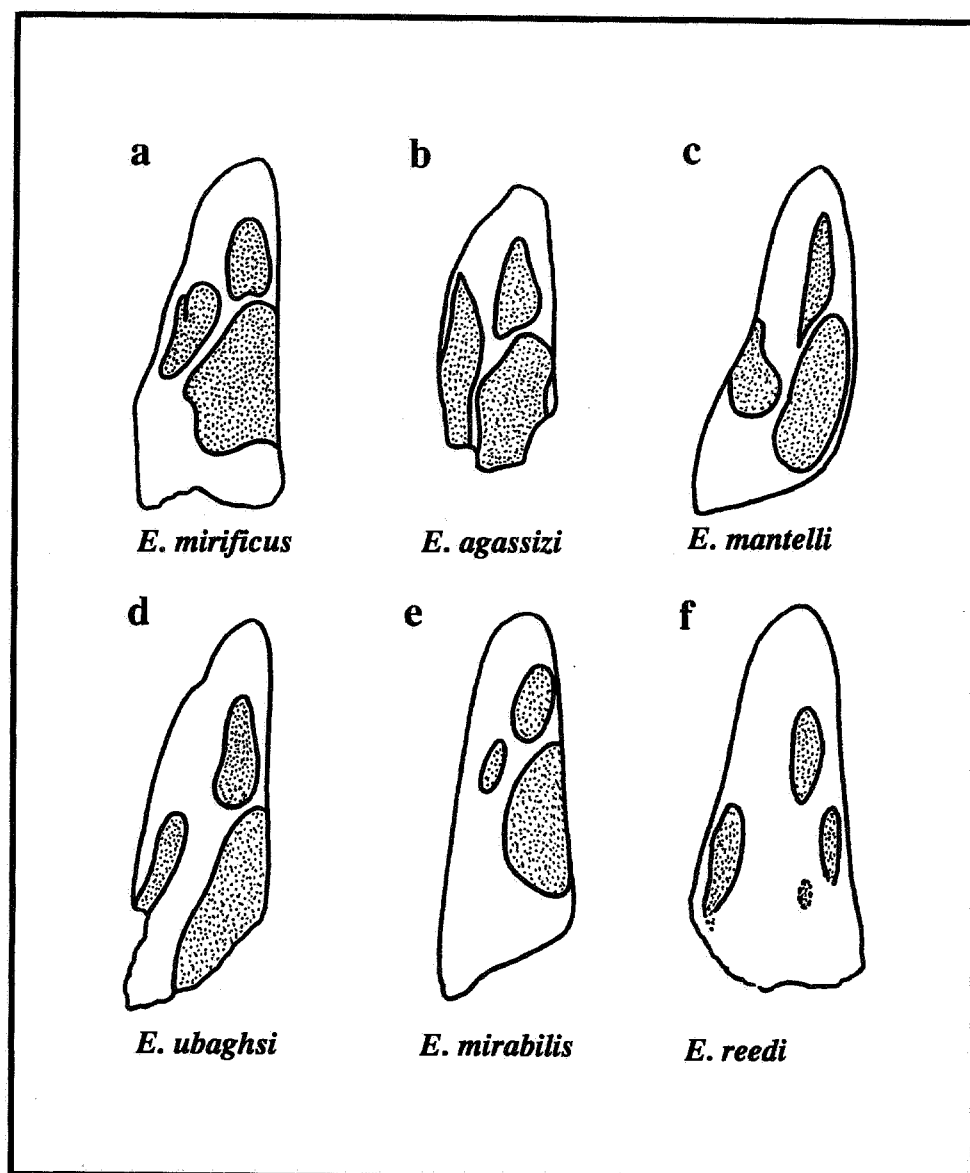
Textfigure 14. Possible locations of the toothplate fragments described in the text within the dentition of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos).



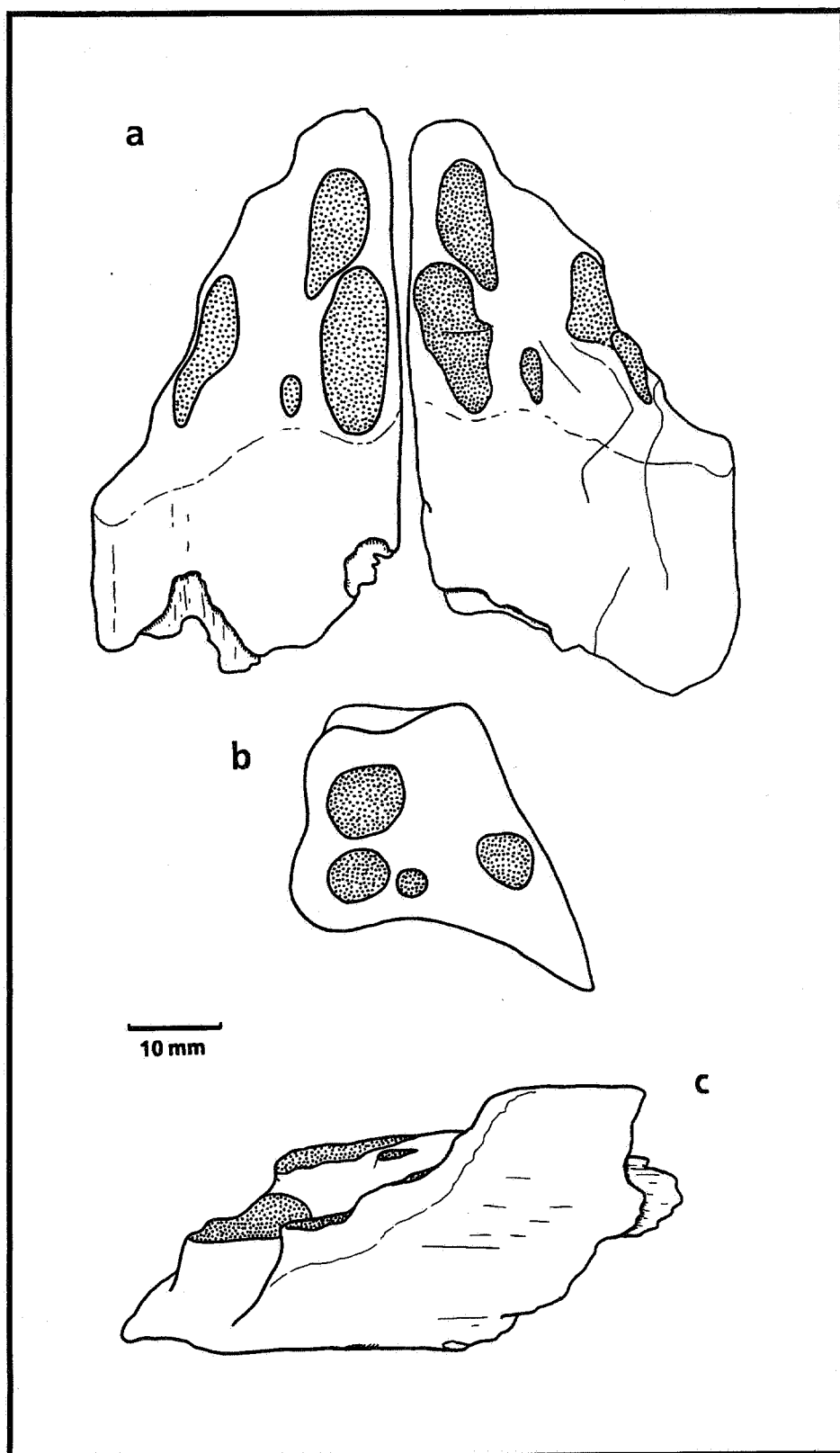
Textfigure 15. Reconstructed dentitions and isolated upper toothplates in a variety of fossil chimaeroid genera for comparison with *Edaphodon* sp. **a:** *Edaphodon ubaghsi* STORMS in LERICHE 1927 (Maastrichtian, Maastricht); **b:** *Ischyodus egertoni* BUCKLAND, 1835 (Callovian and Kimmeridgian of England) after DEAN 1906; **c:** *Elasmodus hunteri* EGERTON, 1843 (Eocene, England) after DEAN 1906; **d:** *Brachymylus altidens* WOODWARD, 1892 (Callovian, England); **e:** left upper toothplate of extant *Callorhynchus* sp. after WOODWARD 1891; **f:** *Ganodus rugulosus* EGERTON, 1843 (Bathonian, England) after DEAN 1906; **g:** right upper toothplate of *Eomanodon simmsi* WARD & DUFFIN 1989 (Pliensbachian, England); **h:** left upper posterior toothplate of *Pachymylus leedsi* WOODWARD, 1892 (Callovian, England); **i:** left upper toothplate of extant *Chimaera* sp. after WOODWARD 1891.

The tritors in upper posterior teeth of *Brachymylus* are well separated on the occlusal surface (Textfigure 15d), but are characteristically confluent within the body of the tooth plate (WOODWARD, 1892; WARD & McNAMARA, 1977); the tritors in the Belgian specimen remain independent beneath the tooth plate surface.

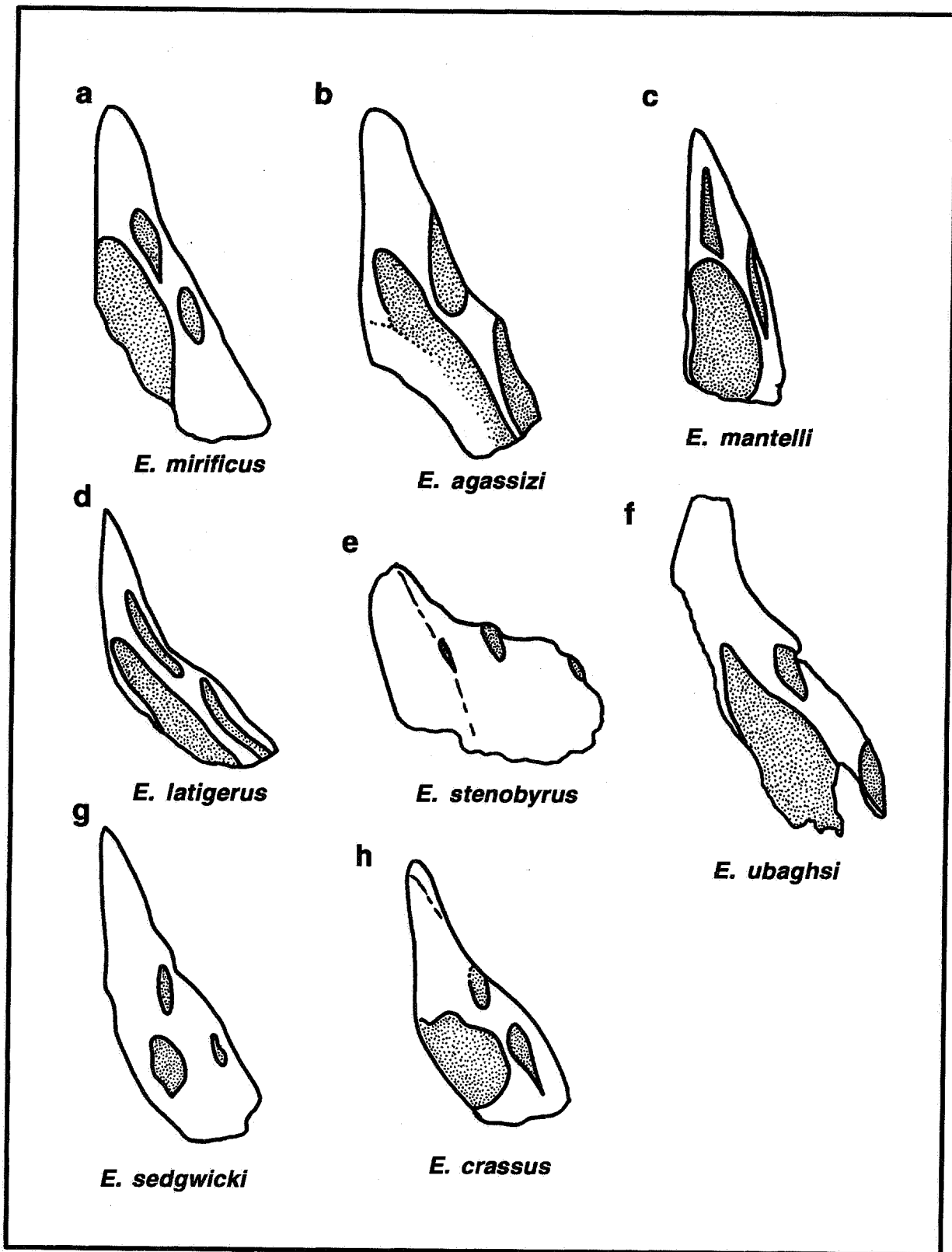
Thus, on the basis of the upper posterior dental plates, the Belgian material can only belong to *Edaphodon*. A large number of species have been described in the genus, the tooth plates of some of which are figured in Textfigures 15 and 16. The type species is *E. bucklandi* (Lower and Middle Eocene of Europe). The most commonly used taxonomic criteria for the definition of chimaeroid genera and species are the number, proportions and disposition of tritors on the occlusal surface of the dental plates. The reliability of these criteria has never been satisfactorily tested, largely because few associated dentitions have been found, let alone large numbers of isolated toothplates for single taxa. Therefore there is little real appreciation of the range of dental variation found within single chimaeroid species with age, sex and geographical distribution, although some discussion has been given by NEWTON (1878), HUSSAKOF (1912), DEAN (1906) and WARD & GRANDE (1991).



Textfigure 16. Right upper palatine teeth in occlusal view in *Edaphodon* spp. a: *E. mirificus* LEIDY, 1856 (Danian, USA); b: *E. agassizi* (BUCKLAND, 1835) (Cenomanian to Turonian, Europe); c: *E. mantelli* (BUCKLAND, 1835) (Maastrichtian of Europe); d: *E. ubaghsi* STORMS in LERICHE 1927 (Maastrichtian, Maastricht); e: *E. mirabilis* CHAPMAN & CUDMORE, 1923 (Late Miocene to Early Pliocene, Australia); f: *E. reedi* NEWTON, 1878 (Cenomanian, England).



Textfigure 17. Camera lucida drawings of toothplates ascribed to *Edaphodon agassizi* in literature; BMNH P14213, left and right upper posterior ("palatine") teeth. **a:** both specimens in occlusal view; **b:** left upper posterior toothplate in distal view; **c:** right upper posterior toothplate in lateral view. Note the presence of a small median tritor which suggests that the specimen is not *E. agassizi*.



Textfigure 18. Right lower posterior ("mandibular") teeth in *Edaphodon* spp. **a:** *E. mirificus* LEIDY, 1856 (Danian, USA); **b:** *E. agassizi* (BUCKLAND, 1835) (Cenomanian to Turonian, Europe); **c:** *E. mantelli* (BUCKLAND, 1835) (Maastrichtian of Europe); **d:** *E. latigerus* (COPE, 1869) (Danian, USA); **e:** *E. stenobyrus* (COPE, 1875) (Danian, USA); **f:** *E. ubaghsi* STORMS in LERICHE 1927 (Maastrichtian, Maastricht); **g:** *E. sedgwicki* (AGASSIZ, 1843) (Neocomian, Albian of England); **h:** *E. crassus* NEWTON, 1878 (Cenomanian, England).

Bearing these limitations in mind, the most significant aspects of the posterior upper toothplates in the Belgian specimen are the elongate nature and mesial extent of the inner anterior tritor, which is overlapped distally by the forward part of the outer tritor. Such overlap of these tritors is known in *E. mirificus* LEIDY 1856 (Late Cretaceous of USA; Textfigure 16a), *E. agassizi* (BUCKLAND, 1835) (Middle to Late Cretaceous of Europe and the USA; Textfigures 16b and 17) and *E. mantelli* (BUCKLAND, 1835) (Late Cretaceous of England; Textfigure 16c), but in each of these species the tritors are not generally elongate. Also, in *E. mantelli* the posterior inner tritor reaches as far forward as the outer tritor in contrast to the Belgian specimen. The upper posterior toothplate of *E. ubaghsi* STORMS in LERICHE, 1927 has elongate tritors, but the outer and posterior inner tritors have the same mesial extent and neither overlaps the anterior inner tritor (Fig. 16d).

In passing, it should be noted that the upper posterior teeth of *E. agassizi* are known on the basis of a pair of toothplates found in association with lower toothplates and described by HUSSAKOF (1912: 214). The upper dentition is unknown from Europe, although PATTERSON (1992 fig. 6H, J) figured specimens from the Upper Chalk of Lewes and the Lutetian of Bracklesham Bay, Hampshire. The former specimen is one of a pair (Textfigure 17) and clearly differs from the material described by HUSSAKOF (1912 fig. 11). The British specimens (BMNH P14213) both possess a tiny median tritor just lateral to the posterior inner tritor, a feature absent in AMNH 7194. Furthermore, the posterior inner tritor is much reduced in comparison to the greatly expanded tritor on the American specimen. A small median tritor is apparently impermissibly developed in *Edaphodon* (e.g. *E. reedi* NEWTON, 1878; STAHL, in preparation; Textfigure 16f).

The lower toothplates are very incompletely known in the Belgian specimen. The salient features are the seemingly strong beak tritor (from the hypermineralised tissue in the body of the toothplate), the forward extent of the elongate anterior outer tritor and its overlap with the elongate median tritor, together with the deep scalloping of the dental plate to the mesial angle. The median tritor is either located much more distally (e.g. *E. sedgwicki*, *E. latigerus*; Textfigures 18d, g), is much more expanded (e.g. *E. mirificus*, *E. mantelli*, *E. crassus*; Textfigures 18a,c,h), or much more reduced (e.g. *E. stenobyryus*; Textfigure 18e) in other *Edaphodon* species. The best match is with the condition in *E. agassizi* (Textfigure 18b) and *E. ubaghsi* (Textfigures 15a,18f; Plate 13 Figures A-F), each of which has a tongue-like forward extension of the median tritor. The main difference between these two species is the reduction in size of the 2 outer tritors in *E. ubaghsi* (Plate 13 Figures A-D).

It seems likely that the Belgian specimen described above has closest affinity with *E. agassizi* and *E. ubaghsi*, both of which are found in the European Late Cretaceous. The latter species was described from the Maastricht formation (Late Maastrichtian) of The Netherlands, and it could be argued that the close proximity of the two finds makes it the more likely candidate. However, in the absence of more conclusive features on the specimen under discussion it is more prudent to allocate it to *Edaphodon* sp.

Conclusions

1. The material of *Edaphodon ubaghsi* STORMS and *Elasmodus planus* LERICHE is briefly redescribed and figured.
2. Associated material of *Edaphodon* sp. is described from the Gronsveld member (Maastricht Formation) of Romontbos Quarry, Belgium. The material comprises fragments of the dentition, isolated frontal clasper denticles and a complete dorsal fin spine.
3. From the toothplates, the material of *Edaphodon* sp. most closely resembles *E. agassizi* and *E. ubaghsi*.
4. The dorsal fin spine of *Edaphodon* sp. shows secondary addition of posterior denticles to the posterolateral spine margins from apex toward the base. Anterior denticles, by contrast, are primary and erupt through the outer trunk layer. These features are also found in the dorsal fin spines of extant genera. Spine growth in an apical direction involved addition of secondary posterior denticles to the apex and centrifugal apposition of inner trunk osteodentine lamellae. The specimens studied show evidence of superficial blood capillaries, indicating the presence of a mucous membrane covering the spine during life. The posterior wall of the spine possesses an open groove distally which is closed gradually by later secondary osteodentine deposition. An examination of the dorsal fin spines of *Chimaera monstrosa* and *Hydrolagus mirabilis* shows several morphological differences suggesting their usefulness as taxonomic criteria at least to generic level.
Myriacanthid dorsal fin spines differ from those of chimaeroids in having no specialised keel, undifferentiated outer trunk osteodentine and much larger anterior and posterior denticles.

5. Frontal clasper denticles are described in detail for the first time and an appropriate terminology is proposed. The denticles covering the frontal tenaculum of recent male chimaeroids forms a dense reticulated armament in which the scales are arranged in longitudinal and diagonal rows. Denticle bases show a complex but relatively consistent alternate overlapping arrangement. Lateral denticles in recent genera are characterised by the development of lateral processes which, together with basal processes in denticles at the front of each longitudinal row, stabilise the revetment during use. The frontal clasper denticles of *Edaphodon* sp. differ from those of extant chimaeroids and fossil myriacanthoids in several respects. Frontal clasper denticles may therefore prove useful taxonomic features at the suprafamilial level.

Histologically, the frontal clasper denticles of *Edaphodon* sp. comprise an outer compact orthodentine forming the surface of the recurved cusp and underlain by circumpulpar dentine. A central pulp cavity is filled with secondary orthodentine, and leads toward a fine central canal which extends through the cusp. There is no enameloid present on the cusp.

Addition of denticles to the longitudinal rows on the clasper cartilage takes place from behind, much as in the conveyor belt like replacement of teeth in the elasmobranch dentition.

Abbreviations

Ait	: anterior inner tritor	Llw	: left lateral wall
Amb	: anterior margin of the basal	Los	: «laminated osteodentine»
Ams	: anterior margin of the spine	Lsb	: lower surface of the base
And	: anterior denticles	Lvc	: longitudinal vascular canals
Anr	: anterior ridge	Lvf	: longitudinal row of vascular foramina
Aot	: anterior outer tritor	Mt	: median tritor
Apx	: apex	Nec	: neck
Bao	: basal opening	Ot	: outer tritor
Bas	: basal	Ot	: outer tritor
Bfma	: basal foramina	Pit	: posterior inner tritor
Bpr	: basal projections	Plm	: posterolateral margin
Cbs	: central boss	Pmb	: posterior margin of the base
Cec	: central cavity	Pmf	: posteromedial foramen
Cpd	: circum pulpar dentine	Pod	: posterior denticles
Cus	: cusp	Pot	: posterior outer tritor
Dse	: distal end	Pow	: posterior wall
Exp	: exerted portion	Pre	: proximal end
Icc	: internal central canal	Puc	: pulp cavity
Isp	: inserted portion	Rac	: radial canals
Kee	: keel	Rga	: rugae
Lar	: lateral ridge	Rlw	: right lateral wall
Lbv	: lateral blood vessels	Rvc	: radial vascular canals
Lfl	: lateral flange	Sos	: secondary osteodentine by intrusion
Lfma	: lateral foramina	St	: symphyseal tritor
Llb	: lateral lobes	Tos	: «trabecular osteodentine»
		Usb	: upper surface of the base

Acknowledgments

We are very grateful to the Belgian Geological Survey for financial assistance and to JR for much of the photography completed for this paper. The IRSNB very generously allowed use of their SEM and photographs were taken by J. CILLIS. Dr.J. HERMAN (Brussels) lent enthusiastic support for this project, made available and prepared his modern material for comparative purposes, and discussed various aspects of the work. H. VAN WAES helped with editing the final version of the manuscript. D. WARD (Orpington) critically read the manuscript, lent specimens from his private collection for comparative purposes and provided helpful discussion.

D. & M. HOVESTADT (Terneuzen, The Netherlands) kindly helped with sectioning a clasper denticle and dorsal spine fragment and made valuable critical comments on the manuscript. Dr. D. NOLF and Dr. A. DHONDT (IRSNB) kindly gave access to the collections and permission to obtain photographic facilities, in whose use we benefitted greatly from the help of W. MISEUR (IRSNB). Ir. W. FELDER (Geological Survey, The Netherlands) kindly allowed us to use his unpublished results, gave assistance in the field and discussed various aspects of the stratigraphy. W. VAN DER BRUGGHEN (The Netherlands) also engaged in discussion. Y. DUFFIN (Sutton) helped with some of the drawings. Drs. J. JAGT (NHM Maastricht), M. KUYPERS (Ittervoort, The Netherlands) and F. MAATMAN (Geldrop, The Netherlands) helped to collect the 5 tons of matrix containing *Edaphodon* sp. We are most grateful to the directors of Romontbos and E.N.C.I. quarries for allowing access and providing a bulldozer to help clear the site. P. NUYENS (Antwerp) and J. DUFFIN (Chippenham) also helped with photographic printing. During the course of this study we have examined chimaeroid remains in many Museum collections and should particularly like to thank the following custodians for access to the specimens under their care; Drs. P. FOREY (BMNH, London), P. LAMBERS (Teylers Museum, Haarlem), H. PEETERS (NHM, Maastricht), J. DE VOS (NNHM, Leiden), R. BÖTTCHER (SMNS, Stuttgart), and E. GULDER (Natura Docet).

Literature

- AGASSIZ, L. (1833-1843) : *Recherches sur les Poissons Fossiles*. - 5 vols, 1420pp and suppl.; Neuchatel.
- AVERIANOV, A.O. (1991) : Novii rod chimeroobraznik chpyyashchebich pib uz Paleotzena Kazakstana. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1991**, 116-118. Moscow [In Russian].
- AVERIANOV, A.O. (1992) : Novy urckie Chimeri Rosii. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1992(3)**, 57-62. Moscow [In Russian].
- BONAPARTE, C.L.J.L. (1832) : Selachorum tabula analytica. *Nuovi Annali delle Scienze Naturali*, **(1)2**: 195-214. Bologna.
- BUCKLAND, W. (1835) : A notice on the fossil beaks of four extinct species of fishes, referable to the genus *Chimaera*, which occur in the Oolitic and Cretaceous Formations of England. *Proceedings of the Geological Society of London*, **2**, 205-206. London.
- BUCKLAND, W. (1838) : On the discovery of fossil fishes in the Bagshot sands at Goldworth Hill, 4 miles north of Guildford. *Proceedings of the Geological Society of London*, **2**, 687-688. London.
- CASE, G.R. & HERMAN, J. (1973) : A dorsal fin spine of the Chimeroid fish, *Edaphodon* cf. *bucklandi* (AGASSIZ) from the Eocene of Morocco. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **82(3)**, 445-449. Brussels.
- CASIER, E. (1966) : *Faune ichthyologique du London Clay*. 2 vols. Text, xiv + 496pp; Atlas, 68 pls. London: British Museum (Natural History). London.
- COPE, E.D. (1869): Description of some extinct fishes previously unknown. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, **12**, 310-317. Boston.
- DEAN, B. (1906) : Chimaeroid fishes and their development. *Publications of the Carnegie Institution*, **32**, 1-194. Washington.
- DESMOND, A.J. (1975) : *The Hot-blooded Dinosaurs*. 238pp. London : Blond & Briggs.
- DUFFIN, C.J. (1992) : A myriacanthid holocephalan (Chondrichthyes) from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **132(23)** (1991), 293-308, 10 figs. Milano.
- DUFFIN, C. J. & FURRER, H. (1981): Myriacanthid holocephalan remains from the Rhaetian (Upper Triassic) and Hettangian (Lower Jurassic) of Graubunden (Switzerland). *Eclogae geologicae Helvetiae*, **74(3)**, 803-829, 6 figs., 2 pls. Basel.

- FELDER, W. M. (1975) : Lithostratigrafie van het Boven-Krijt en het Dano-Montien in Zuid-Limburg en het aangrenzende gebied. In ZAGWIJN, W.H. & STAALDUINEN, C.J. van (eds.) : *Toelichting bij Geologische overzichtskaarten van Nederland*, 63-72. Haarlem.
- FELDER, P.J. & BLESS, M.J.M. (1989) : Biostratigraphy and Ecostratigraphy of late Cretaceous deposits in the Kunrade area (South-Limburg, SE Netherlands). *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **112**(1), 31-45. Liège.
- FRANCILLON-VIEILLOT, H., BUFFRÉNIL, V. de, CASTANET, J., GÉRAUDIE, J., MEUNIER, F.J., SIRE, J.Y., ZYLBERBERG, L. & de RICQLUÉS, A. (1992) : Microstructure and Mineralisation of Vertebrate Skeletal Tissues. pp. 471-530, In CARTER, J.G. (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Volume 1. Van Nostrand Reinhold : New York.
- GARMAN, S. (1901) : Genera and families of the Chimaeroids. *Proceedings of the New England Zoological Club*, **2**: 75-77. Boston.
- HEIJDEN, A.A. van de (1990) : pp. 1-56 In t'HOUT, W., HOMBOURG, C. & IDEMA, J.: Fossielen uit de Formatie van Maastricht (Part 3). *Geode*, **23**(3). Amsterdam.
- HERMAN, J. (1973) : Contribution à la connaissance de la faune ichthyologique des Phosphates du Maroc. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **95**(2), 271-284.
- HUSSAKOF, L. (1912) : The Cretaceous chimaeroids of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **31**, 195-288, pls. 19-20. New York.
- LEES, T.A. (1986) : A new chimaeroid *Ptyktoptychion tayyo* gen. et sp. nov. (Pisces: Holocephali) from the marine Cretaceous of Queensland. *Alcheringa*, **10**: 187-193. Adelaide.
- LEIDY, J. (1856) : Notice of remains of extinct vertebrated animals of New Jersey, collected by Prof. Cook of the State Geological Survey under the direction of Dr. W. Kittell. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **8**, 220-221. Philadelphia.
- LERICHE, M. (1927) : Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (Note préliminaire). *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **27**(3), 199-299. Brussels.
- MAISEY, J.G. (1978): Growth and form of finspines in hybodont sharks. *Palaeontology*, **21**(3): 657-666, pl. 72. London.
- MAISEY, J.G. (1979) : Finspine morphogenesis in squalid and Heterodontid sharks. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **66**: 161-183, 12 figs. London.
- NEWTON, E.T. (1878) : The chimaeroid fishes of the British Cretaceous rocks. *Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom*, **4**, 1-62, 12 pls. London.
- OWEN, R. (1846) : *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons of England in 1844 and 1846*. Part 1. Fishes. 308pp. London.
- PATTERSON, C. (1965) : The phylogeny of the chimaeroids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B249**: 101-219. London.
- PATTERSON, C. (1992) : Interpretation of the toothplates of chimaeroid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **106** : 33-61, 11 figs. London.
- SCHMID, F. (1959) : Biostratigraphie du Campanien-Maastrichtien du N.E. de la Belgique sur la base de Bélemnites. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **82**: 235-256. Liège.
- STORMS (1927) : see LERICHE, M. (1927).
- WARD, D.J. & DUFFIN, C.J. (1989) : Mesozoic chimaeroids. 1. A new chimaeroid from the Early Jurassic of Gloucestershire, England. *Mesozoic Research*, **2**: 45-51. Leiden.
- WARD, D.J. & GRANDE, L. (1991) : Chimaeroid fish remains from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, **3**(3): 323-330. Cambridge.

WARD, D.J. & McNAMARA, K.J. (1977) : Associated dentition of the chimaeroid fish *Brachymylus altidens* from the Oxford Clay. *Palaeontology*, **20**(3): 589-594, pl. 66. London.

WOODWARD, A.S. (1891) : *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*, II. London: British Museum (Natural History).

WOODWARD, A.S. (1892) : On some Teeth of Chimaeroid Fishes from the Oxford and Kimmeridge Clays of England. *Annals and Magazine of Natural History*, (6)**10**: 13-16, pl. 3. London.

ZANGERL, R. (1979) : New Chondrichthyes from the Mazon Creek Fauna (Pennsylvanian) of Illinois. pp. 449-500. In: NITECKI, M.H. (ed.) *Mazon Creek Fossils*. Academy Press: New York.

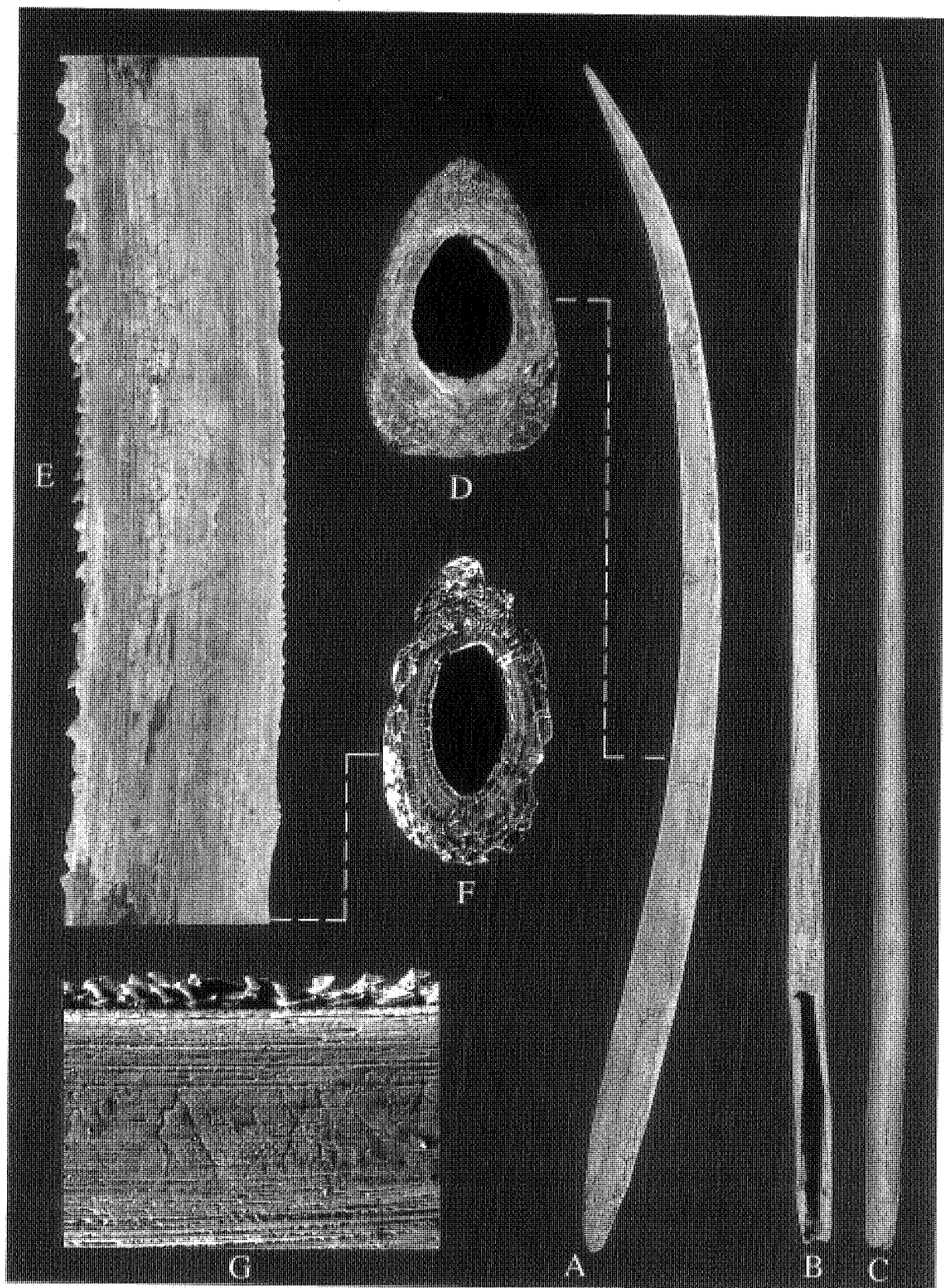


Plate 1. Dorsal fin spine fragments of *Edaphodon* sp. (Late Maastrichtian, north-east Belgium). A-D, IRSNB P.6228a, a virtually complete dorsal fin spine from the Gronsvelt Member of Romontbos Quarry. A, lateral view; B, posterior view; C, anterior view ($\times 0.38$); D, transverse section ($\times 3$). E, Dorsal fin spine fragment (IRSNB P. 6229a) from the Nekum Member, E.N.C.I. Quarry in lateral view, showing lateral blood vessel tracery ($\times 2.2$); F, another fragment of the same spine (IRSNB P. 6229b) in transverse section ($\times 3.1$); G, IRSNB 6229a showing details of the lateral blood vessels ($\times 3.2$).

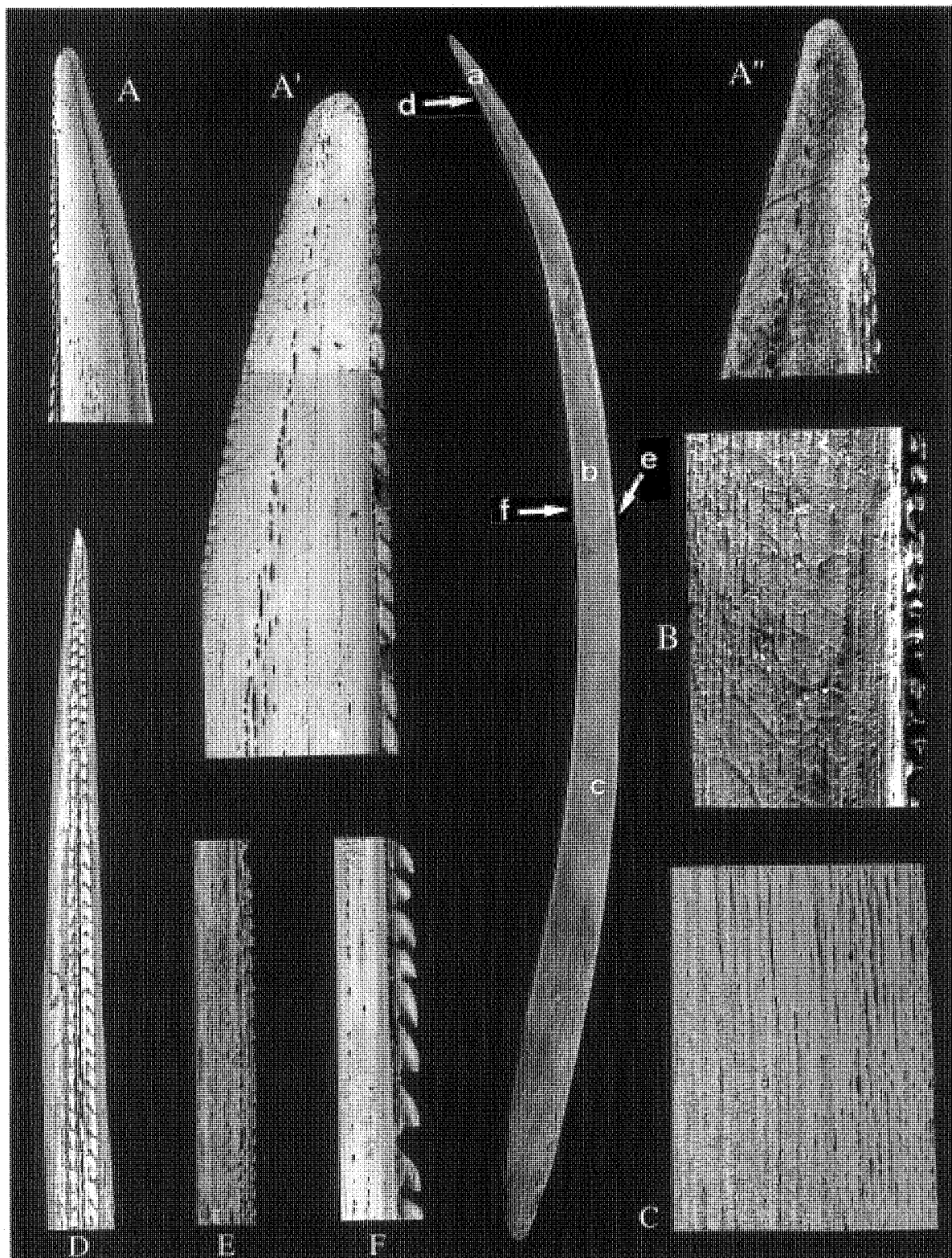


Plate 2. IRSNB P 6228a, a dorsal fin spine of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). Centrepiece - complete dorsal fin spine in lateral view. Details: A, distal end in lateral view showing the development of the keel (x 2.2); A', the distal end showing the development of denticles. Note the progressive enameloid development on posterior denticles and the eruption of anterior denticles through the outer trunk layer (x 4.7); A'', same view (x 4.7); B, lateral blood vessel tracery (x 2.5); C, the anterior part of the lateral wall showing a longitudinal row of vascular foraminae punctuating the outer "trabecular osteodentine", and the keel (on the right side of the figure), (x 9.4); D, distal end of the spine in posterior view showing an open groove and a third row of posterior denticles (x 1.8); E, fused and single anterior denticles (x 4.1); F, posterior denticles showing basal vascular foraminae (x 3.8).

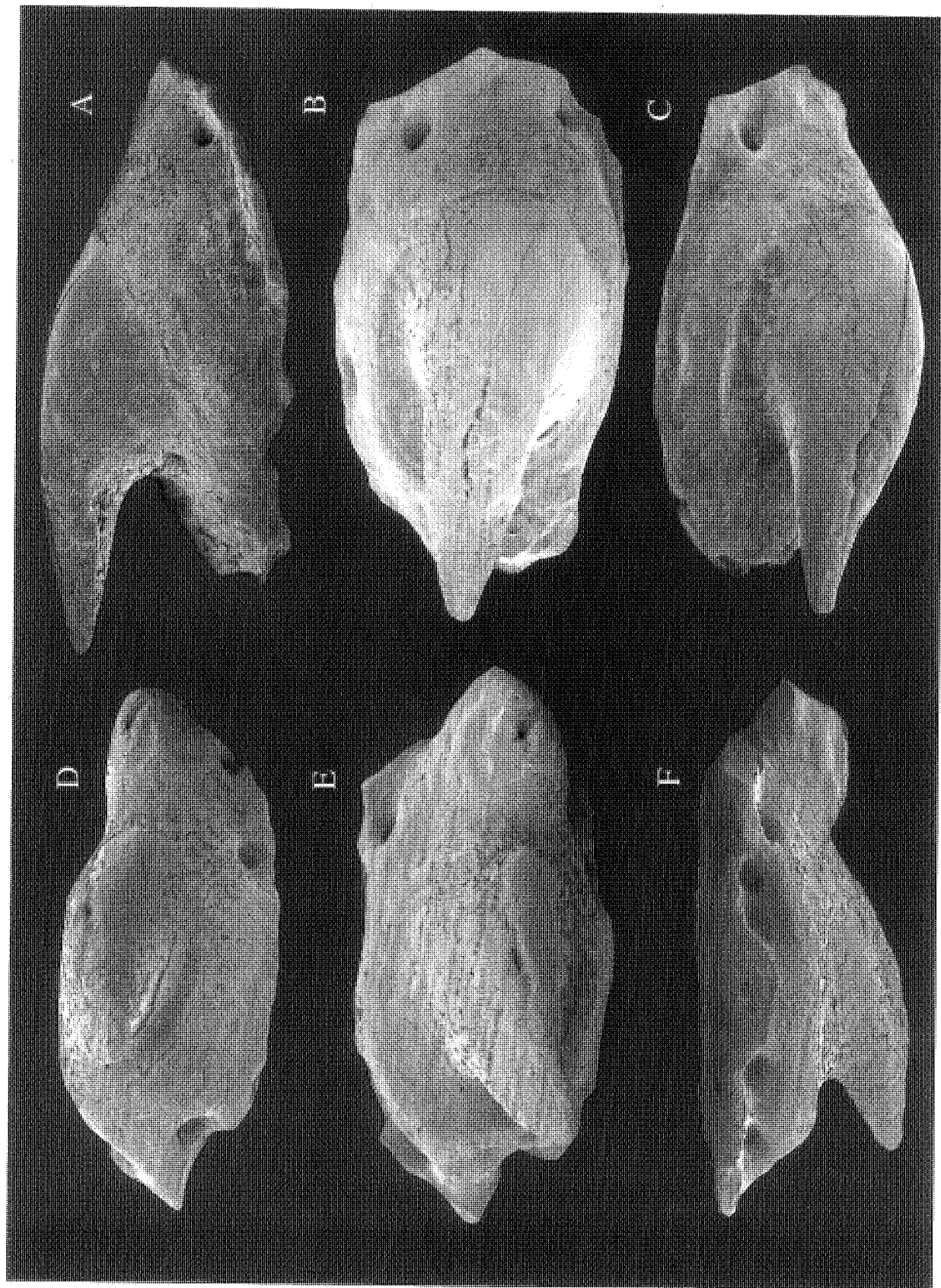


Plate 3. SEM photographs of posterior denticles removed from IRSNB P 6228a, a dorsal fin spine of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). A-C, IRSNB 6228a in A, outer lateral view; B, posterior view; C, inner lateral view. D-F, IRSNB 6228b in D, inner lateral view; E, posterior view; F, outer lateral view. Note the fusion with a second denticle base distally. All figures $\times 39$.

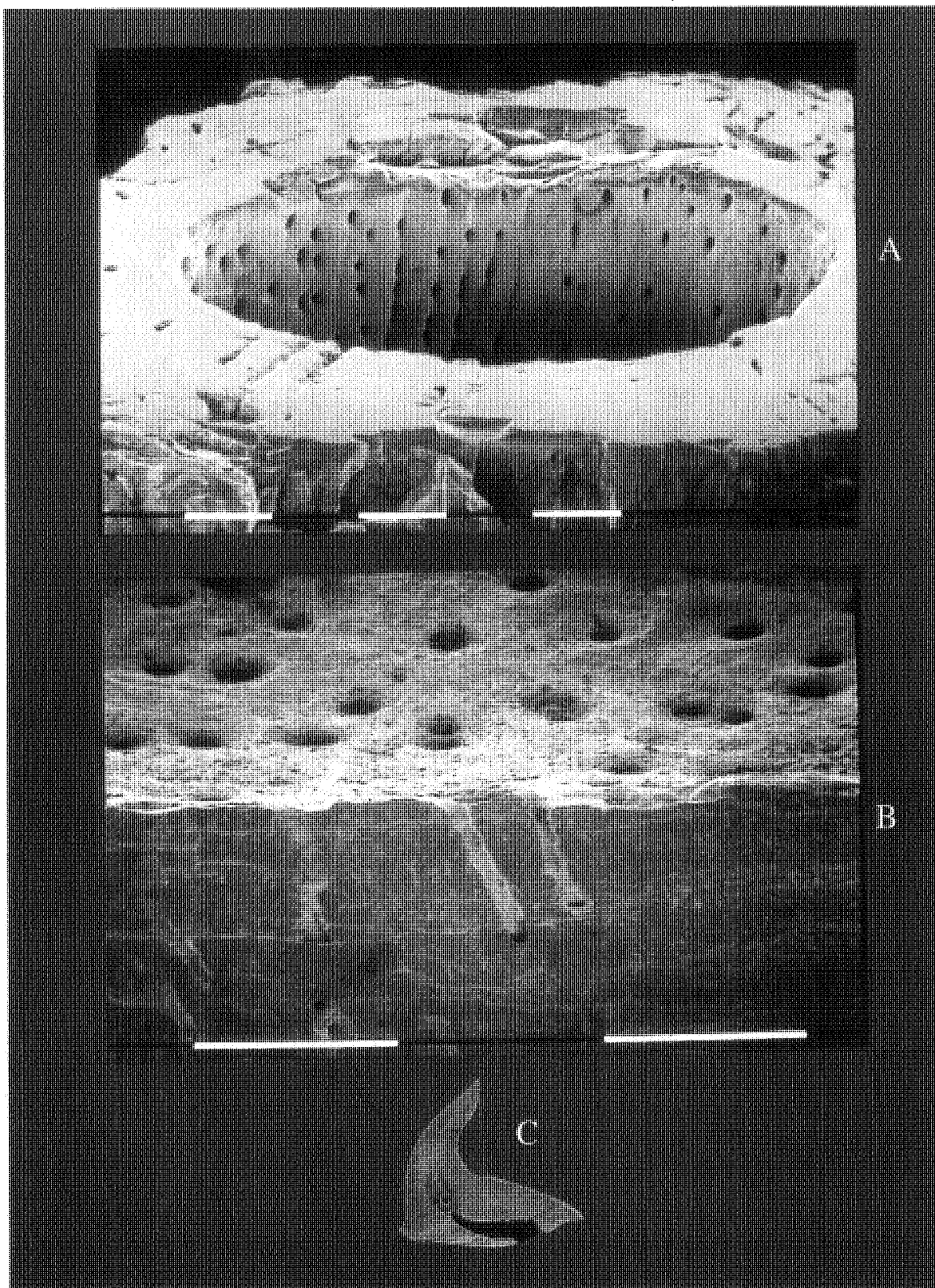


Plate 4. A-B, details of dorsal fin spine fragment IRSNB P 6229a, *Edaphodon* sp. (Nekum Member, Maastrichtian of E.N.C.I. Quarry, north-east Belgium). A, SEM photograph of a transverse section of IRSNB P 6229b showing the central cavity with radial vascular canals (scale bar = 1mm); B, SEM photograph of longitudinal section IRSNB P 6229c showing the central cavity with radial vascular canals running toward the outer wall (scale bar = 1mm). C, transverse section of a frontal clasper denticle (IRSNB P 6232 - E.N.C.I. Horizon, Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium. Note the open pulp cavity and pulp tissue destroyed by limonite (x 4.8).

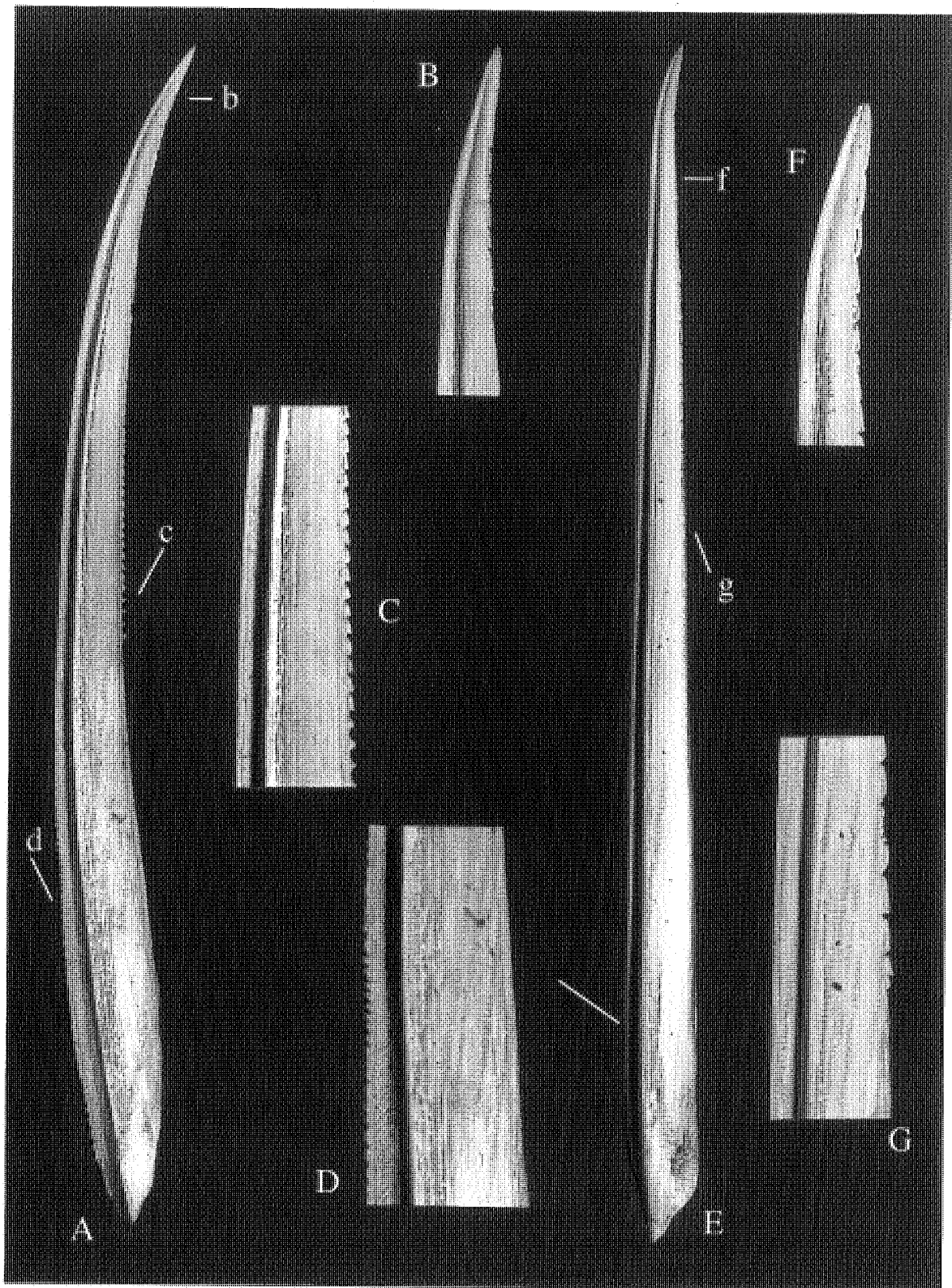


Plate 5. Details of dorsal fin spines from extant chimaeroids. A, IRSNB P 6236, a dorsal fin spine from a 72cm long female specimen of *Hydrolagus mirabilis* (COLLETT, 1904) in lateral view (x 2.4); B, same specimen, detail of distal end (x 4.8); C, same specimen, detail of posterior denticles (x 4.8); D, same specimen, detail of proximal end showing upturned anterior denticles (x 5.6); E, IRSNB P 6235a, a dorsal fin spine of a 26cm long (minus whip tail) male specimen of *Chimaera monstrosa* LINNAEUS, 1758; F, same specimen showing detail of the distal end; G, same specimen showing details of the posterior denticles. Lower case letters on the photographs indicate the locations of details illustrated in figures with equivalent upper case letters.

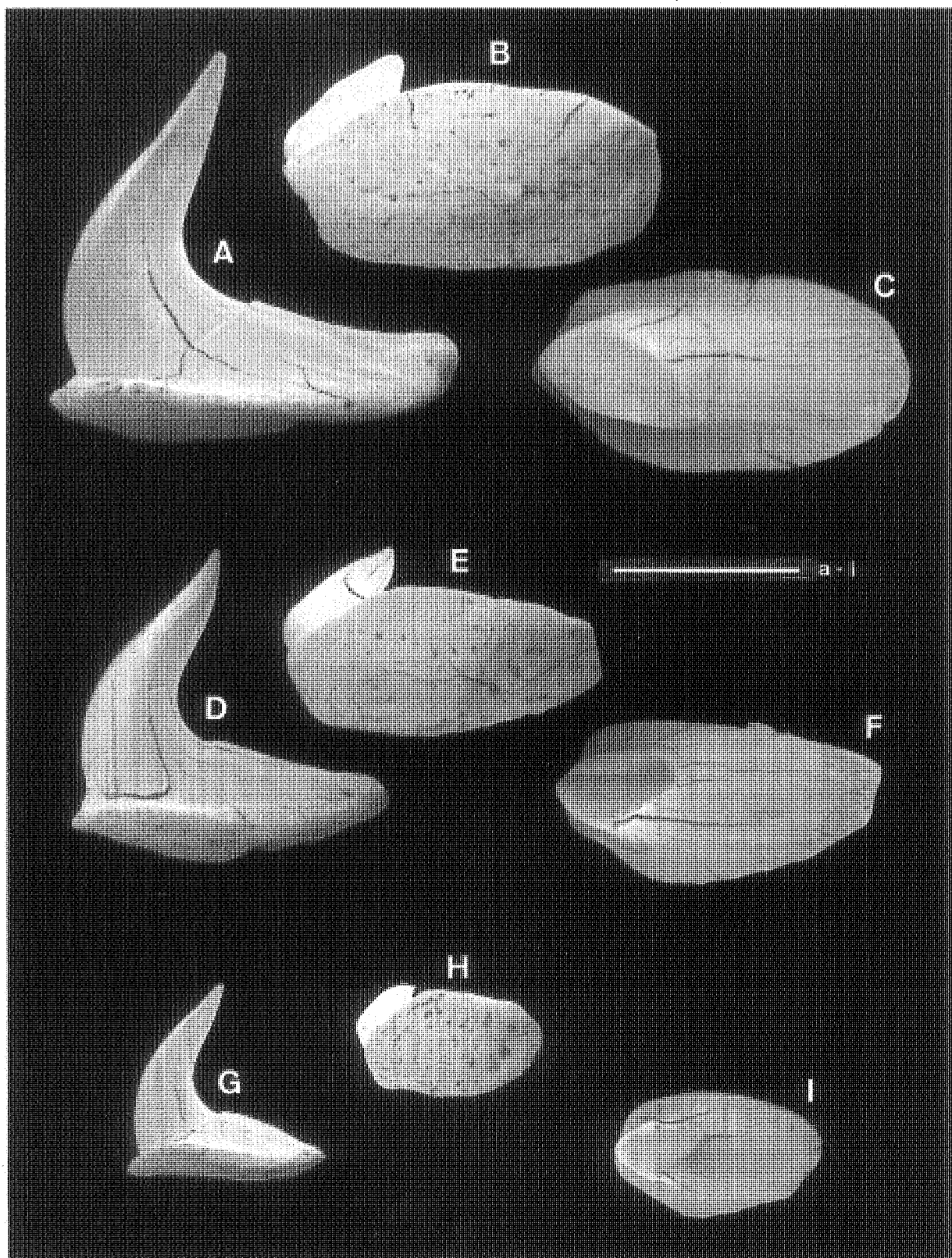


Plate 6. SEM photographs of frontal tenaculum (clasper) denticles of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). A-C, IRSNB P 6228d, a denticle near the central row; D-F, IRSNB P 6228e, a lateral row denticle; G-I, IRSNB P 6228f, a postero-lateral row denticle. A, D and G are in lateral view; B, E, H in basal view; C, F, I are in apical view. Scale bar = 5mm throughout.

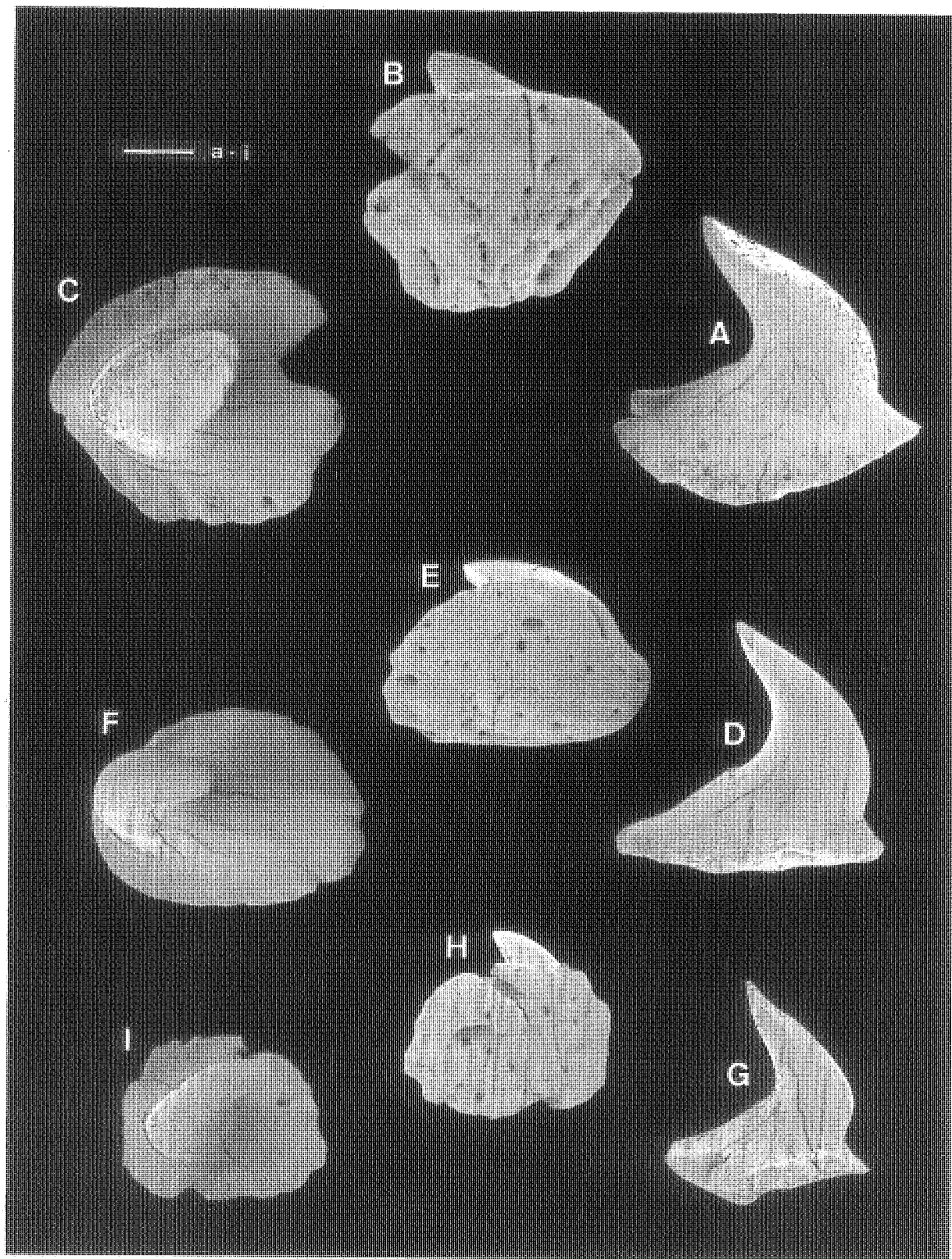


Plate 7. SEM photographs of frontal tenaculum (clasper) denticles of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). Scale bar = 1mm throughout. A-C, IRSNB P 6228g, an extreme posterior denticle; D-F, IRSNB P 6228h, an anterolateral row denticle; G-I, IRSNB P 6228i, an ? extreme lateral row denticle. A, D, G are in lateral view; B, E and H in basal view; C, F and I are in apical view.

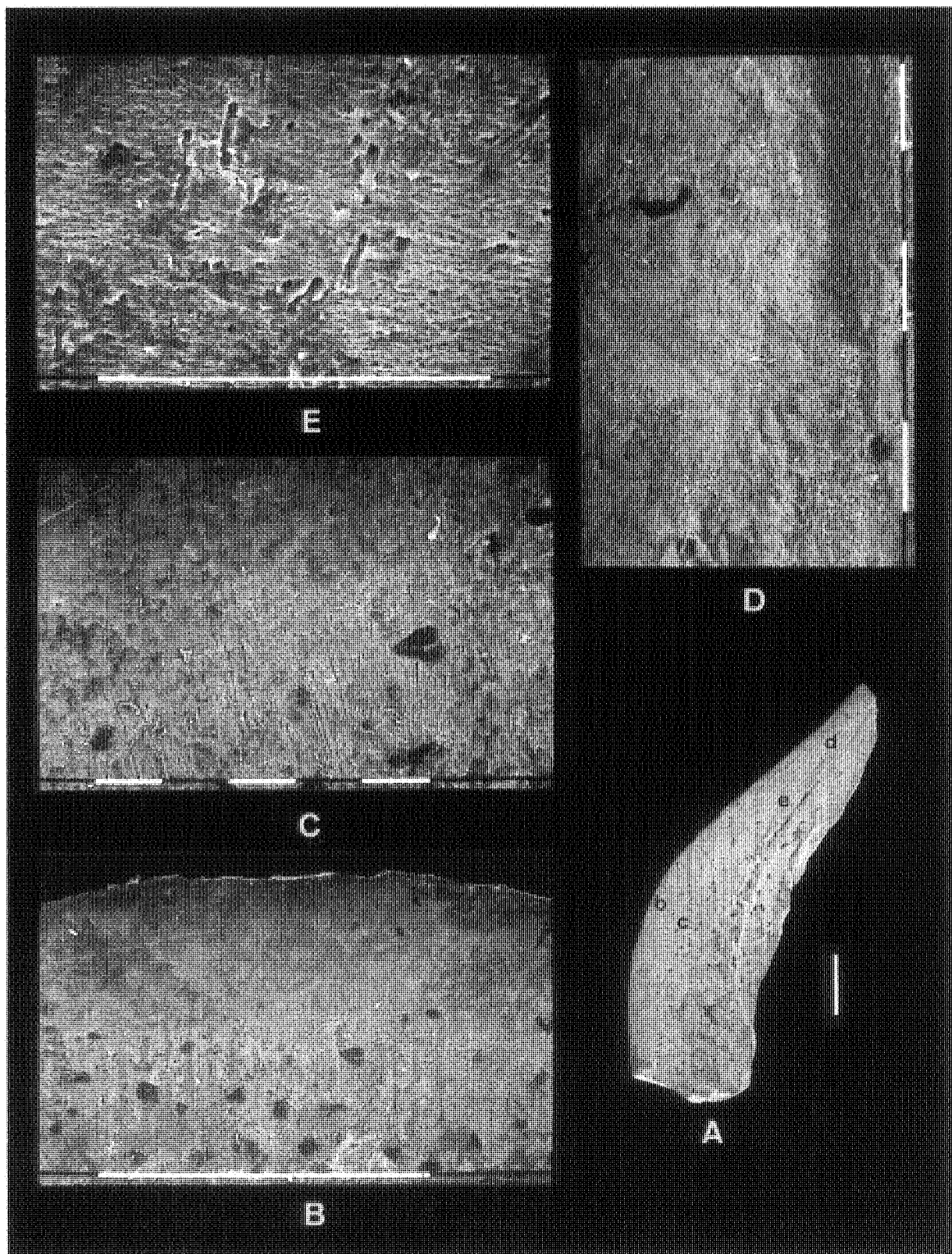


Plate 8. SEM photographs of the longitudinally broken cusp of IRSNB 6228j, a frontal clasper denticle of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). Scale bar = 1mm for A, B and 0.1mm for C-E. A, cusp in lateral view (note the internal central canal, and pulp cavity filled with secondary osteodentine); B-D, details of the vascular canals. Lower case lettering on A refers to the locations of upper case figures in the remainder of the plate.

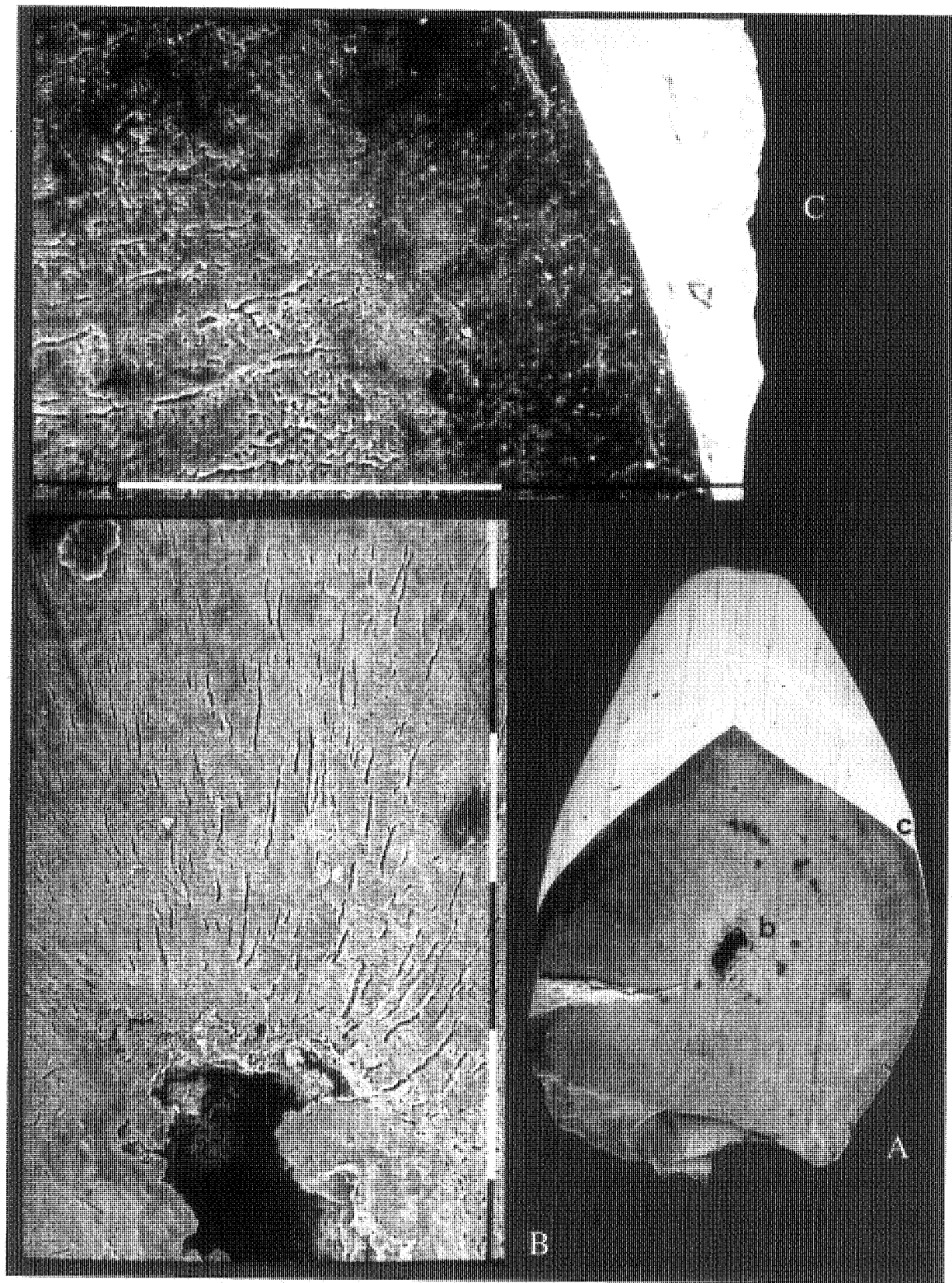


Plate 9. SEM photographs of the transversely fractured cusp of IRSNB 6228k, a frontal clasper denticle of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). Scale bar = 0.1mm. A, fracture surface showing radial vascular canals (x 35); B, detail of circumpulpar dentine. C, detail of the circumpulpar dentine. Note the undulating junction with the pallial dentine.

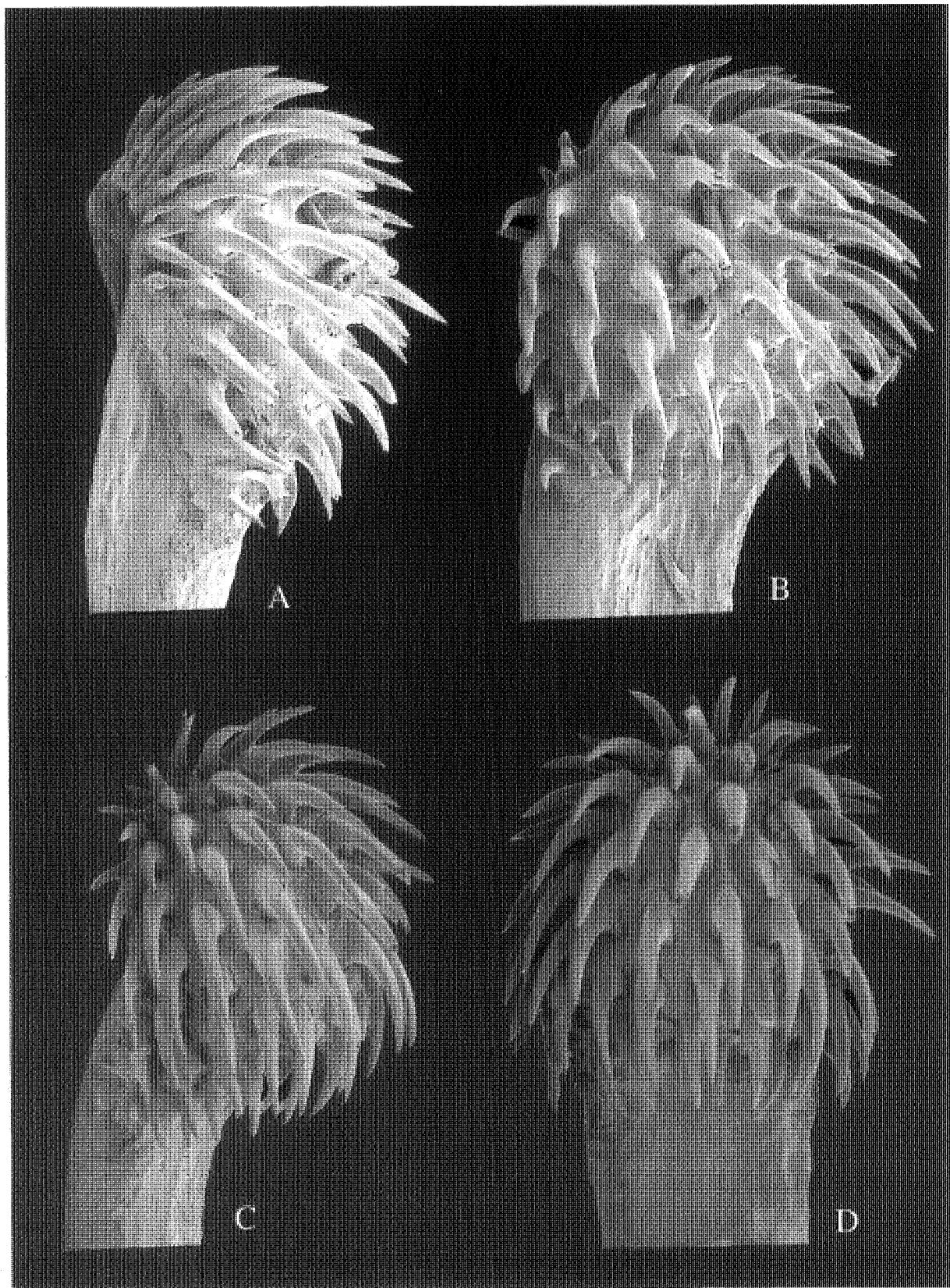


Plate 10. SEM photographs of the frontal clasper armature of male specimens of extant chimaeroids. A-B, IRSNB P 6235b, clasper from *Chimaera monstrosa* LINNAEUS, 1758 (28cm specimen minus whip tail), x 11; C-D, IRSNB P 6237, clasper from *Hydrolagus mirabilis* COLLETT, 1904 (74cm specimen without whip tail), x 12. A, C in lateral view; B, D in apical view.

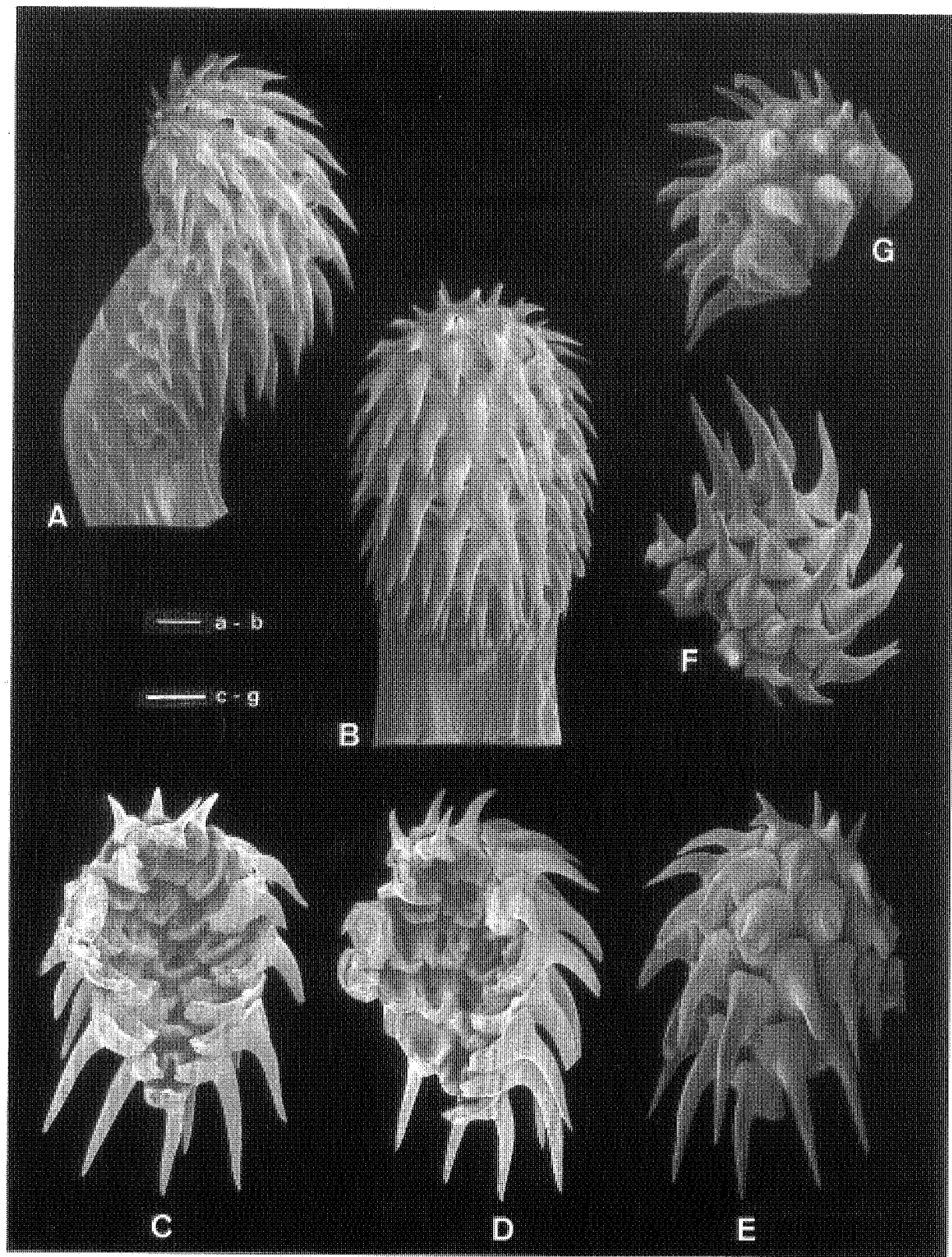


Plate 11. SEM photographs of the frontal clasper of the extant chimaeroid, *Rhinochimaera atlantica* HOLT & BYRNE, 1909. A-B, IRSNB P 6234, clasper from a 120cm long individual (without whip tail), showing the arrangement of the denticle rows. A, lateral view; B, apical view. Note the lateral lobes in denticle bases from the extreme lateral rows. Scale bar = 1mm. C-G, IRSNB P 6233a, a frontal clasper revetment from a 110cm long individual (without whip tail). C, D in basal views; E, apical view; F, anterior view; G, posterior view. Scale bar = 1mm.

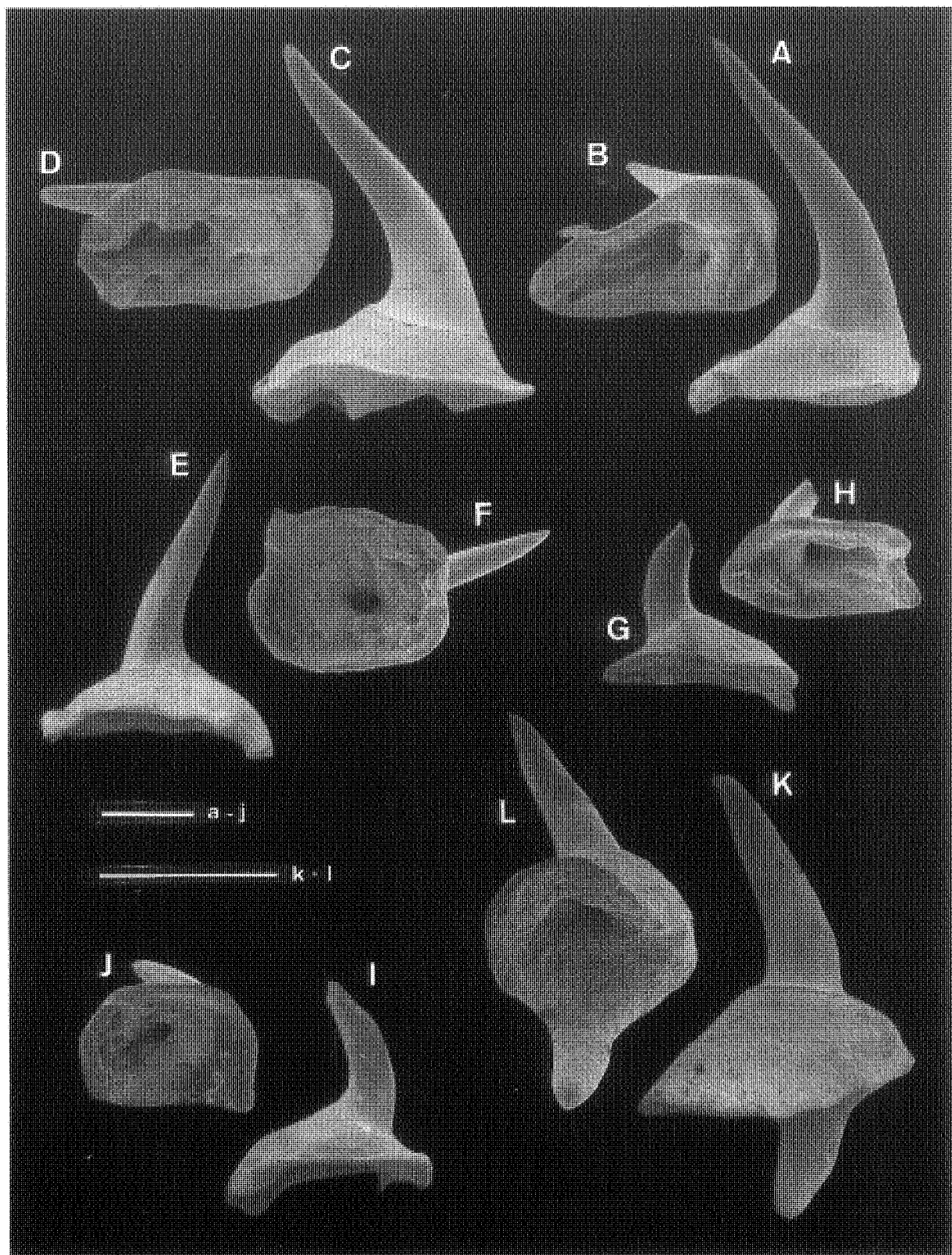


Plate 12. SEM photographs of isolated frontal clasper denticles from extant *R. atlantica* (110cm long individual, without whip tail). Scale bar for A-J = 0.5mm; scale bar for K-L = 0.5mm. A, IRSNB P 6233b, first lateral row denticle (i.e. adjacent to central row) in lateral view; B, same specimen in basal view; C, IRSNB P 6233c, a central row denticle in lateral view; D, same specimen in basal view; E, IRSNB P 6233d, a lateral row denticle in lateral view; F, same specimen in basal view; G, IRSNB P 6233e, an extreme posterior row denticle in lateral view; H, same specimen in basal view; I, IRSNB P 6233f, an extreme anterolateral denticle in lateral view; J, same specimen in basal view; K, IRSNB P 6233g, an extreme ?first row denticle in posterior view; L, same specimen in basal view.

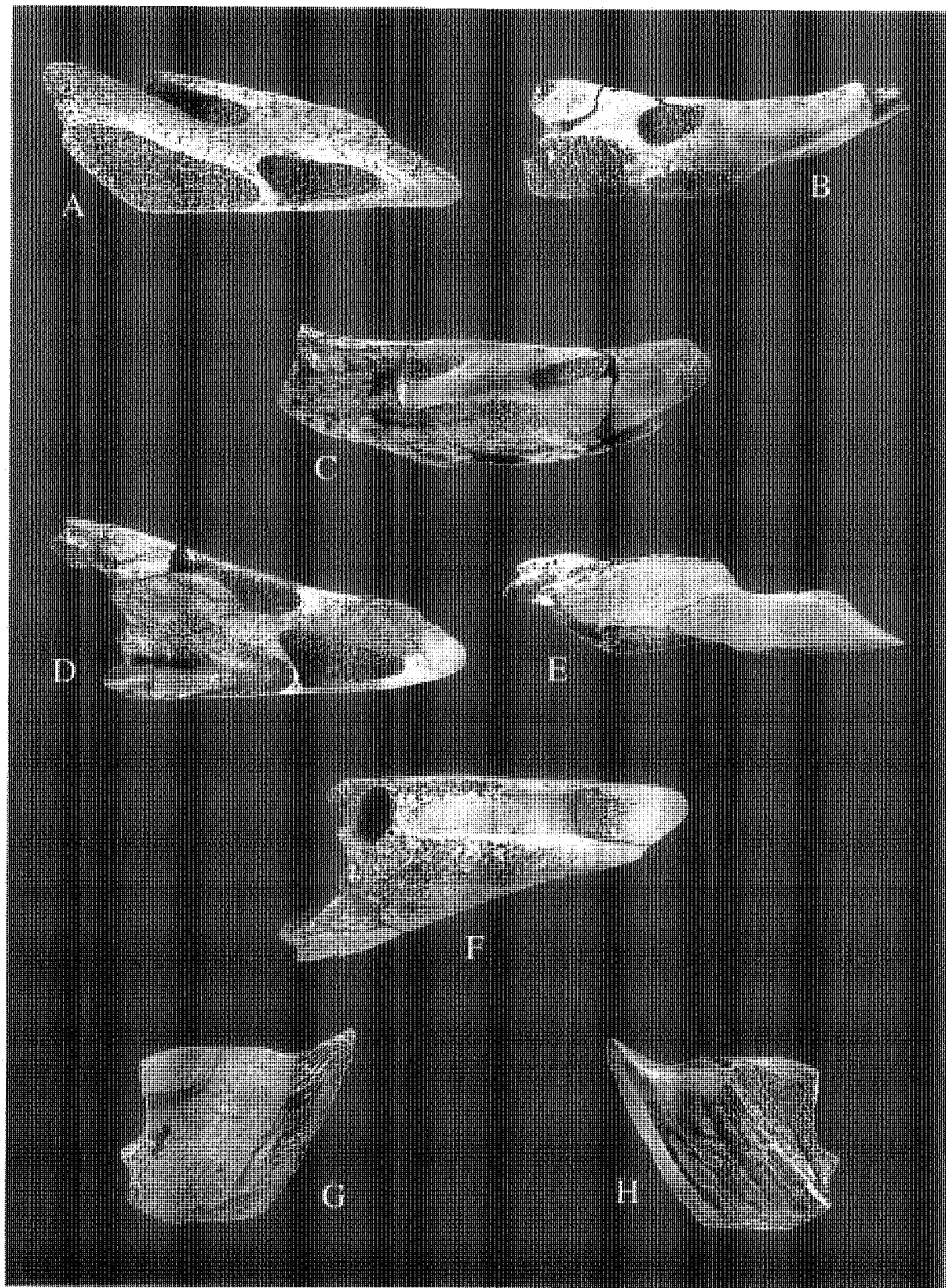


Plate 13. Toothplates of Maastrichtian chimaeroids from the Maastricht, Heerlen region, The Netherlands. See Table 2 for details of locality and stratigraphy. A-F, *Edaphodon ubaghsi* STORMS in LERICHE, 1927. A, IRSNB P 1188 (SYNTYPE), a right upper ("palatine") toothplate in occlusal view; B, IRSNB P 1187 (SYNTYPE), a left lower ("mandibular") toothplate in occlusal view; C, IRSNB P 6230, a left lower ("mandibular") toothplate in occlusal view; D, IRSNB P 6231, an upper ("palatine") toothplate in occlusal view; E, same specimen in lateral view; F, same specimen in basal view. G, IRSNB P 1189, a right lower ("mandibular") toothplate (HOLOTYPE) of *Elasmodus planus* LERICHE, 1927, in basal view; H, same specimen in occlusal view. Dimensions reduced to 70%.

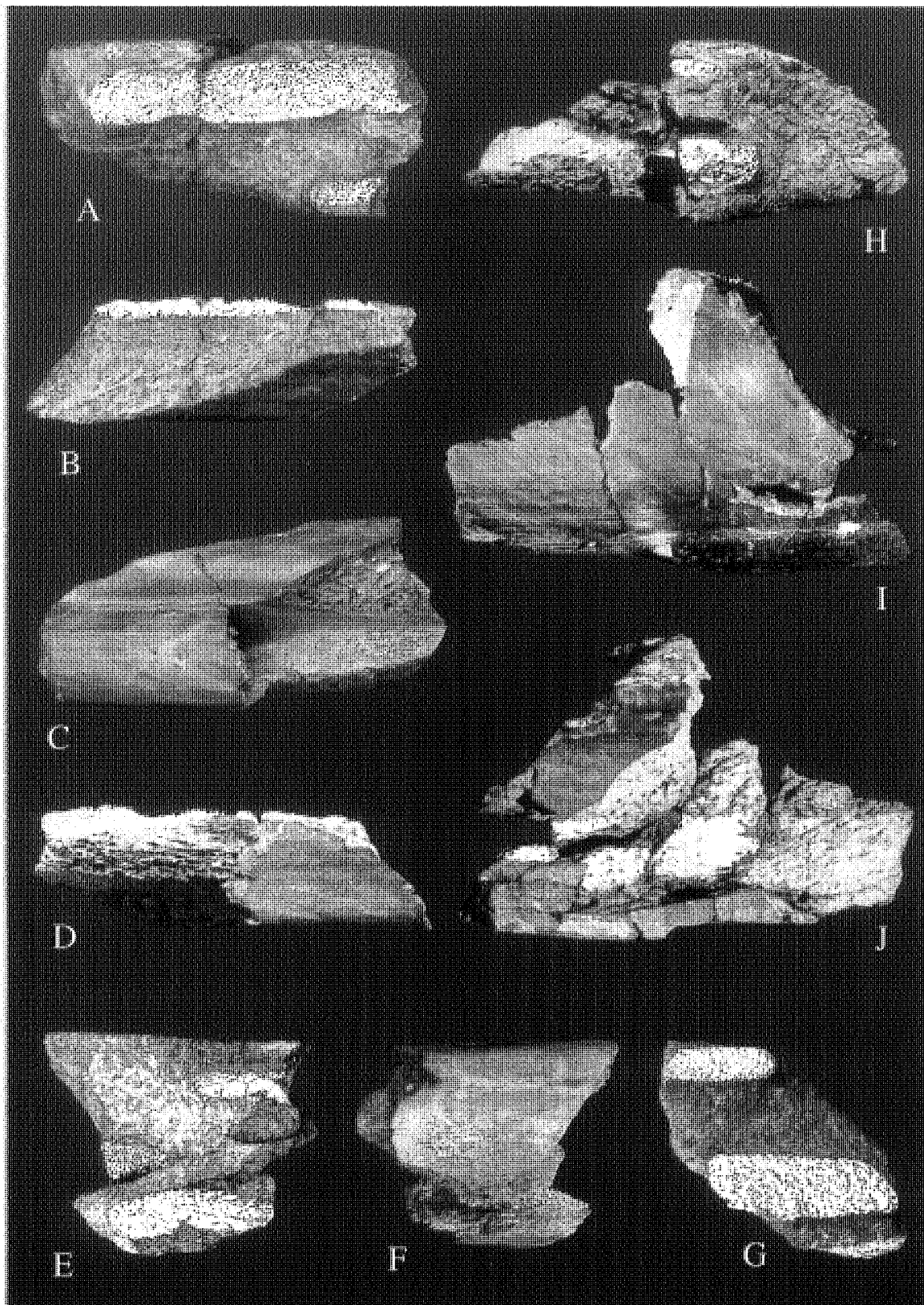


Plate 14. Toothplates of *Edaphodon* sp. (Gronsveld Member, Maastrichtian of Romontbos Quarry, north-east Belgium). Scale bar = 2cm throughout. A-D, IRSNB P 6228l, mesial fragment of a right upper ("palatine") toothplate. A, occlusal view; B, labial view; C, basal view; D, symphyseal view. E-F, IRSNB P 6228m, a fragment of a left upper ("palatine") toothplate. E, occlusal view; F, basal view; G, IRSNB P 6228n, a left lower ("mandibular") toothplate fragment in occlusal view. H-J, IRSNB P 6228o, a right lower ("mandibular") fragment. H, occlusal view; I, symphyseal view; J, labial view.

**Batoïdes nouveaux ou peu connus
(Neoselachii: Rajiformes, Myliobatiformes)
des Phosphates maastrichtiens et paléocènes
du Maroc.**

par

Abdelmajid NOUBHANI (*) & Henri CAPPETTA (*)

Résumé: La révision des batoïdes maastrichtiens et daniens des phosphates du Maroc nous a conduit à la création de plusieurs taxons génériques et spécifiques nouveaux.

Dans le Maastrichtien, l'espèce *mucronata* ARAMBOURG, 1952, précédemment attribuée au genre *Raja* est rangée dans le nouveau genre *Ixobatis*. Un Rajiforme nouveau du Maastrichtien d'Imin Tanout, *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp., est décrit.

Dans le Danien, le nouveau genre *Ishaquia* est créé pour l'espèce *globidens* ARAMBOURG, 1952, précédemment rangée dans le genre *Dasyatis*. Un nouveau Dasyatoïde, *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp. est défini dans le Danien.

L'abondant matériel recueilli a permis de faire connaître les dents latérales d'*Ixobatis* et de confirmer la répartition stratigraphique de ce genre limitée au Maastrichtien. La position systématique de certaines dents du Maastrichtien n'a pu être précisée; il s'agit d'individus juvéniles soit d'*Ixobatis* soit de *Rhombodus microdon* ARAMBOURG, 1952.

Mots-clés: Neoselachii, Rajiformes, nouveaux taxons, Maastrichtien-Paléocène, Phosphate, Maroc.

Abstract: The revision of Maastrichtian and Danian batoids from phosphatic deposits of Morocco led us to description of several new generic and specific taxa.

In the Maastrichtian, the new genus *Ixobatis* is erected for the species *mucronata* ARAMBOURG, 1952, previously assigned to the genus *Raja*. A new Rajiforme from the Maastrichtian of Imin Tanout, *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp., is described.

In the Danian, the new genus *Ishaquia* is defined for the species *globidens* ARAMBOURG, 1952, previously attributed to *Dasyatis*. A new Dasyatoïde, *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp., is described in the Danian.

The abundant material allowed to make known the lateral teeth of *Ixobatis* and to confirm the stratigraphic range of this genus restricted to the Maastrichtian. The systematic position of some teeth from the Maastrichtian could not be clarified; they probably represent young specimens of *Ixobatis* or of *Rhombodus microdon* ARAMBOURG, 1952.

Key-words: Neoselachii, Rajiformes, new taxa, Maastrichtian-Paleocene, Phosphate, Morocco.

Kurzfassung: Die Revision von Batoiden aus dem Maastrichtium und Danium von Phosphatschichten in Marokko führten zu Beschreibung mehrerer neuen Gattungen und spezifischen Taxa.

Eine neue Gattung *Ixobatis* ist errichtet im Maastrichtium für die Art *mucronata* ARAMBOURG, 1952, vorher zugeordnet zur Gattung *Raja*. Eine neue rajiformen Gattung und Art aus dem Maastrichtium von Imin Tanout, *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp. wird beschrieben.

Eine neue Gattung *Ishaquia* ist bestimmt für die Art *globidens* ARAMBOURG, 1952 aus dem Danium, vorher zugeordnet zur Gattung *Dasyatis*. Ein neuer Dasyatoïde, *Prosopodon assafai* nov. ge. nov. sp. ist beschrieben im Danium.

Das reiche Material erlaubt die lateralen Zähne von *Ixobatis* zu erkennen und bestätigt daß die stratigraphische Reichweite dieser Gattung beschränkt ist zum Maastrichtium. Die systematische Position einiger Zähne aus dem Maastrichtium konnte nicht geklärt werden; wahrscheinlich handelt es hier um Jungtiere von *Ixobatis* oder von *Rhombodus microdon* ARAMBOURG, 1952.

Schlüsselwörter: Neoselachii, Rajiformes, neue Taxa, Maastrichtian-Paleocene, Phosphat, Marokko.

* Laboratoire de Paléontologie, URA n° 327 "Institut des Sciences de l'Evolution", CC 064, Université de Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

INTRODUCTION

Les batoïdes sont particulièrement bien représentés dans la série phosphatée du Maroc, depuis la base du Maastrichtien jusqu'au sommet de l'Yprésien et ont déjà fait l'objet de nombreuses études et mises au point (ARAMBOURG: 1935, 1940, 1952; CAPPETTA: 1981-1993; NOUBHANI & CAPPETTA, sous presse). Toutefois, l'inventaire systématique de ce groupe est loin d'être achevé et de nouvelles récoltes ont permis de mettre en évidence des taxons nouveaux et de compléter le matériel pour des genres et espèces précédemment décrits. Cette note s'inscrit dans le cadre d'une révision d'ensemble de ces faunes et a pour objet de préciser les caractères dentaires de "*Raja mucronata* ARAMBOURG, 1952 ainsi que son statut générique et de décrire trois autres genres nouveaux dont un pour l'espèce *globidens* initialement attribuée par ARAMBOURG au genre *Dasyatis*.

ORIGINE DES FOSSILES

Les fossiles étudiés dans ce travail proviennent de plusieurs gisements répartis dans différents bassins: Meskala, Ganntour et Ouled Abdoun.

Bassin des Meskala

- Gisement d'Imin Tanout, niveaux P2 (IMM) et P3 (IMD): la coupe de ce gisement a déjà été décrite par l'un de nous (H.C., 1988). Située en bordure de la route Rabat-Agadir, elle montre une série phosphatée assez fortement rédressée par suite de la surrection du Haut-Atlas. Le phosphate est dans l'ensemble assez induré et de couleur brune. Sept niveaux fossilifères ont été échantillonnés. Le niveau P2, par sa composition faunique, a pu être attribué au Maastrichtien supérieur et a été corrélé, plus précisément, au sillon X des Ganntour. Le niveau P3 renferme une faune d'âge danien (CAPPETTA, 1988; NOUBHANI & CAPPETTA, à paraître). Les niveaux P4 et P5 qui lui succèdent dans la même série sont également d'âge danien.

Bassin des Ganntour

- Gisement de Youssoufia, Recette 4, exploitation souterraine (YOF): Les fossiles étudiés proviennent de couches de phosphate brun à noir, riche en matière organique et exploité en mines. La faune du niveau étudié est d'âge danien.

- Gisement de Youssoufia, Recette 4, sillon X (YOU): Le niveau fossilifère est constitué d'un phosphate meuble de couleur jaune très clair. Il est situé sous la couche 1 daniennne dont il est séparé par un stérile d'environ 1,25 m d'épaisseur; faune maastrichtienne.

- Gisement de Gada el Botma, couche 2 (GEB): La tranchée de Gada el Botma, sur le bord nord du plateau des Ganntour, recoupe l'ensemble de la série phosphatée, du Maastrichtien à la dalle à Thersités. La couche 2 est constituée d'un phosphate meuble, de couleur claire, à faune maastrichtienne.

Bassin des Ouled Abdoun

- Sidi Daoui, zone 0, niveau à faune mélangée (SDD) (sillon X maastrichtien + Danien): il s'agit d'un phosphate meuble de couleur claire, très riche en dents bien conservées. La nature et l'âge de ce niveau ont été discutés par l'un de nous (H.C., 1987).

La localisation précise de ces différents gisements est indiquée dans divers articles auxquels nous renvoyons le lecteur (CAPPETTA, 1981, 1987b, 1988; NOUBHANI & CAPPETTA, sous presse).

SYSTEMATIQUE

La systématique et la terminologie suivies sont celles de CAPPETTA, 1987.

NEOSELACHII COMPAGNO, 1977
Super-ordre: BATOMORPHII CAPPETTA, 1980
Ordre: RAJIFORMES BERG, 1940
RAJIFORMES INCERTAE FAMILIAE

Genre *Tanoutia* nov.

Espèce-type: *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp.

Diagnose: Batoïde à dents d'assez petite taille (moins de 2 mm de largeur totale), à couronne constituée d'orthodentine. Couronne plus large à sa base qu'au niveau de sa partie supérieure en vue occlusale; contour basal globalement cordiforme, avec, le plus souvent, deux concavités marginales en arrière des angles latéraux

et à bord labial avec ou sans concavité médiane. Partie supérieure de la couronne généralement globuleuse et plus ou moins comprimée labio-lingualement, séparée de sa base par une constriction bien marquée en vue linguale. Carène transverse nette et tranchante, s'arrêtant avant d'atteindre les angles latéraux. Face linguale ornée dans sa partie supérieure de nombreux plis sub-verticaux, saillants et anastomosés, avec souvent, sur les dents antérieures, une pointe médiane obtuse mais bien détachée au-dessous de la carène; visière linguale assez saillante et épaisse en vue de profil, plus ou moins anguleuse médianement et surmontée d'une nette dépression transverse reliant les deux strictures marginales. Face labiale large et abrupte en vue de profil, presque lisse en dehors de quelques plis mal individualisés à l'avant de la carène transverse.

Racine peu haute, plus étroite que la couronne et peu désaxée lingualement. Lobes de contour triangulaire, à face basilaire légèrement convexe et séparés par un large et profond sillon où s'ouvrent un petit foramen central et de petits foramens accessoires.

Dents latérales à couronne moins haute, avec une carène transverse décalée labialement et apparition, à l'arrière de celle-ci, d'un sillon étroit et assez profond la séparant de la zone ornementée.

Tanoutia iminensis nov. gen. nov. sp.

(Pl. 1, fig. 1-7 et pl. 2, fig. 1-2)

Matériel: une centaine de dents.

Localité-type: Imin Tanout, niveau P2 (bassin des Meskala).

Age: Maastrichtien supérieur.

Derivatio nominis: du nom de la localité-type.

Holotype: Pl. 1, fig. 1.

Diagnose: La même que celle du genre.

Description:

Dimensions (largeur maximum de la couronne x hauteur totale de la dent en vue linguale, exprimées en millimètres; les chiffres entre parenthèses concernent des dents abimées):

	largeur	hauteur
IMM 25	1,92	1,94
IMM 26	1,95	1,79
IMM 27	1,79	1,62
IMM 28	1,53	1,09
IMM 29	1,70	1,52
IMM 30	1,81	1,52
IMM 31	1,58	1,40
IMM 32	1,73	(1,57)
IMM 33	1,90	(1,32)

En vue occlusale (pl. 1, fig. 1), la dent de l'holotype est légèrement plus large que longue. Son contour labial est convexe dans son ensemble, avec une nette concavité médiane. Le contour lingual est beaucoup plus fortement convexe avec une lnette médiane à peine marquée. En arrière des angles latéraux qui sont obtus et émoussés, on observe une constriction bien marquée.

La couronne est haute et comprimée labio-lingualement; les faces labiale et linguale sont séparées par une carène transverse nette et tranchante s'arrêtant marginalement avant les angles latéraux. La face labiale est large, presque plate, de profil très abrupt, à peine concave. Elle est pratiquement lisse en dehors de quelques plis peu marqués perpendiculaires à la carène.

La face linguale est bombée dans sa partie supérieure, sous la carène; le bourrelet lingual est haut et assez saillant en vue de profil, avec une nette dépression transverse au-dessus. La région supérieure de la face linguale porte une forte ornementation de plis plus ou moins verticaux et anastomosés, n'atteignant pas la carène et s'arrêtant au-dessus de la dépression transverse. Médianement, sous la carène, s'individualise une pointe obtuse; en vue occlusale, cette pointe, encadrée par deux sinuosités concaves, est particulièrement nette et bien détachée. La visière labiale est assez saillante et son rebord inférieur est peu bombé mais large et très oblique en vue de profil (pl. 1, fig. 1b).

En vue labiale ou linguale, la couronne présente une nette constriction au-dessus des angles latéraux.

La racine n'est pas très élevée, nettement plus étroite que la couronne et peu désaxée lingualement. Les lobes sont de contour triangulaire et séparés par un large sillon où s'ouvrent un petit foramen central et de petits foramens accessoires. Leur face basilaire est légèrement convexe avec de petits foramens irréguliers.

Une dent de morphologie voisine (pl. 1, fig. 2) possède une cuspside linguale beaucoup plus développée et plus saillante portant sur sa partie supérieure une arête se raccordant à la carène transverse.

En vue linguale (pl. 1, fig. 2a), le contour de la partie supérieure de la couronne est régulièrement convexe, les angles latéraux sont plus saillants avec une constriction très marquée. L'ornementation du haut de la face linguale est moins accentuée et la racine est moins haute avec des lobes à face basilaire convexe en vue de profil.

Les variations observées sont peu importantes. Sur l'ensemble des dents, l'échancrure médiane du rebord de la visière labiale, en vue occlusale, diminue à mesure que l'on s'approche de la commissure.

Une dent antérieure (pl. 2, fig. 1) est plus longue que large en vue occlusale; sa couronne a été arrasée par l'usure fonctionnelle ce qui a fait disparaître toute la partie ornementée de la face linguale; son contour lingual est fortement convexe et l'échancrure médio-labiale est large mais peu profonde. La racine est haute, avec des lobes étroits, à face basilaire triangulaire, séparés par un sillon large et profond. Une dent à couronne également arrasée (pl. 2, fig. 2), est plus large, avec une échancrure médio-labiale étroite et profonde et une racine à lobes plus étalés, séparés par un sillon étroit.

Sur les dents plus latérales (pl. 1, fig. 4-7), la couronne est moins haute, la carène transverse se décale labialement en vue occlusale et la face labiale est moins haute, très abrupte et rectiligne en vue de profil; l'échancrure médio-labiale de la visière peut pratiquement disparaître; la zone ornementée du haut de la face linguale est de forme elliptique et délimitée vers le haut et les bords par une arête nette; une dépression assez large sépare cette zone de la carène.

Discussion: Il est vraisemblable que les dents à cuspside différenciée correspondent à des individus mâles. Par leur morphologie générale, et en dehors de leur taille beaucoup plus réduite, les dents de *Tanoutia* rappellent celles du genre *Ishaquia*. Leur histologie diffère toutefois totalement: celles de *Tanoutia* ont une couronne constituée d'orthodentine alors que celles d' *Ishaquia* possèdent une couronne constituée d'ostéodentine; d'autre part, les dents de *Tanoutia* possèdent pratiquement toujours une carène transverse alors que celles d' *Ishaquia* en sont dépourvues. Les deux genres n'ont donc rien à voir l'un avec l'autre si ce n'est une ressemblance morphologique dentaire superficielle. Les dents de *Tanoutia* ne ressemblent à aucune autre espèce de batoïde, Rajiforme ou Myliobatiforme, décrite jusqu'ici.

Leur appartenance familiale ne peut pour l'instant être précisée.

Répartition stratigraphique et géographique: Pour l'instant, *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp. est strictement localisée au Maastrichtien supérieur (niveau P2) d'Imin Tanout, dans le bassin des Meskala. Elle n' a pas été retrouvée dans les niveaux contemporains des Ganntour ou des Ouled Abdoun.

Ordre: MYLIOBATIFORMES COMPAGNO, 1973 DASYATOIDEA Incertae Familiae

De nombreux batoïdes, qui par leur histologie dentaire appartiennent sans aucun doute aux Myliobatiformes, sont très difficiles à classer au niveau familial sur la seule base de leur morphologie dentaire. En conséquence, nous nous contentons de les attribuer pour l'instant à la super-famille des Dasyatoidea. Il est d'ailleurs vraisemblable qu'un certain nombre de ces taxons représentent des familles actuellement disparues.

Genre *Ishaquia* nov.

Espèce-type: *Dasyatis globidens* ARAMBOURG, 1952.

Diagnose: Genre à dents de grande taille et fortement globuleuses. En vue occlusale, couronne plus large à sa base, de contour losangique, qu'au niveau de sa partie supérieure qui est globuleuse, de contour elliptique et plus ou moins comprimée labio-lingualement. Face linguale convexe en vue de profil avec à sa base une profonde dépression transversale surplombant un fort bourrelet en forme de visière et présentant une convexité médiane en forme de luette. Face labiale oblique en vue de profil et se raccordant insensiblement avec la visière labiale qui est très saillante, anguleuse médianement et à rebord inférieur assez large. Email lisse ou alvéolé surtout sur la face linguale où des sillons sub-verticaux sont présents au niveau de la dépression transverse et du bourrelet basilaire. Absence de carène transverse.

Racine basse, plus ou moins désaxée lingualement et moins large que la couronne, avec une face basilaire plate et de contour losangique divisée par un large et profond sillon médian au fond duquel s'ouvrent un à plusieurs foramens. Des foramens sont également présents sur la face labiale.

Dents très latérales dissymétriques et à couronne moins globuleuse.

Ishaquia globidens (ARAMBOURG, 1952)

(Pl. 2, fig. 3-5 et pl. 3, fig. 1-5)

1893 - *Sargus* sp. - THOMAS, p. 31, pl. 14, fig. 11.

1952 - *Dasyatis globidens* ARAMBOURG, p. 206, pl. 31, fig. 25-33 et fig. 47 dans le texte.

Matériel: une cinquantaine de dents.

Provenance: Imin Tanout, niveaux P3, P4 et P5 (bassin des Meskala).

Age: Danien.

Description:

Dimensions (largeur maximum de la couronne x hauteur totale de la dent en vue linguale, exprimées en millimètres; les chiffres entre parenthèses concernent des dents abimées):

	largeur	hauteur
IMD 67	4,66	4,67
IMD 78	7,21	6,65
IMD 79	5,16	4,69
IMD 80	5,02	(4,58)
IMD 81	6,51	5,07
IMD 82	4,82	2,65
IMD 83	3,51	2,60
IMD 84	4,08	2,50

Les dents de cette espèce atteignent de grande taille (jusqu'à plus de 7 mm de largeur totale). La couronne est très haute et plus large à sa base où elle est de contour losangique avec des angles plus ou moins marquée, qu'au niveau de sa partie supérieure qui est globuleuse, de contour elliptique et plus ou moins comprimée labio-lingualement en vue occlusale. Il n'y a pas d'arêtes nettes séparant la face linguale de la face labiale et on passe insensiblement de l'une à l'autre. Sur les dents usées (pl. 3, fig. 1), la partie globuleuse présente une facette d'usure nette, oblique à sub-horizontale en vue linguale et labiale.

Les dents antérieures et latérales (pl. 2, fig. 3-5 et pl. 3, fig. 1-2) sont symétriques et ont une couronne très haute. La face linguale est convexe dans sa partie supérieure en vue de profil et présente à sa base une forte dépression transversale assez large sur les dents antérieures (pl. 2, fig. 3), étroite sur les latérales (pl. 2, fig. 4-5). Cette face surplombe largement la racine par un bourrelet très saillant et oblique vers le bas en vue de profil. En vue linguale, le bord inférieur de ce bourrelet est rectiligne latéralement et convexe médianement, présentant une sorte de luelette à l'aplomb de l'encoche radiculaire. La face labiale est oblique dans son ensemble et passe insensiblement à la visière labiale qui est très saillante en vue de profil avec un angle médian bien marqué. Le rebord inférieur de cette visière est assez large, concave latéralement, avec une protubérance médiane bien marquée. La couronne peut être lisse ou à émail alvéolé sur sa face linguale avec, parfois, des sillons sub-verticaux au niveau de la dépression transverse et du bourrelet basal. La racine est cinq à six fois moins haute que la couronne et moins large qu'elle. De position plus linguale par rapport à l'ensemble de la couronne, elle est sub-verticale à plus ou moins désaxée lingualement en vue de profil. La face basilaire est plate et de contour losangique. Les deux lobes, de contour triangulaire à angles marginaux émoussés, sont séparés par un sillon médian assez large et profond où s'ouvrent un à plusieurs petits foramens. La face labiale porte également de nombreux foramens alignés parallèlement à la limite inférieure de la couronne.

Les dents très latérales (pl. 3, fig. 3-5) sont dissymétriques avec une couronne basse et peu globuleuse à contour tendant à devenir hexagonal. La face linguale est assez réduite, à dépression transversale étroite et à bourrelet relativement moins saillant que sur les dents précédentes. La face labiale est bien développée, assez bombée en vue de profil et passe insensiblement à la visière labiale qui est peu saillante et assez arrondie en vue occlusale. La racine est dissymétrique et partagée en deux lobes inégaux et de contour triangulaire.

Discussion: Par la morphologie générale de ses dents, *Ishaquia globidens* se rapproche beaucoup de *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp., Rajiforme du Maastrichtien d'Imin Tanout décrit plus haut et l'on pourrait être tenté de la considérer comme descendant de cette dernière espèce. Mais, comme nous l'avons vu précédemment, l'histologie de ses dents, constituées d'ostéodentine, suffit pour écarter *I. globidens* des Rajiformes qui ont généralement des dents de type orthodonte.

Par son histologie et sa morphologie dentaires, le genre *Ishaquia* ne peut être rangée que dans les Myliobatiformes au sein desquels on peut le rapprocher, en raison de sa denture de type écraseur, des Dasyatoidea. Parmi ses derniers toutefois, le genre *Ishaquia* s'éloigne de tous les genres actuels et fossiles décrits jusqu'ici.

Par ailleurs, les dents d'*I. globidens* ne sont pas sans évoquer les dents de certains Myliobatoidea comme *Rhombodus* DAMES, 1881; la racine de ses dents est en effet du même type que celle de ce genre et à ce caractère s'ajoute la présence d'un bourrelet basal sur la face linguale de la couronne. Cependant, ces caractères ne sont pas propres aux seuls représentants de cette dernière super-famille et ont pu être acquis par divers groupes phylétiquement éloignés comme certains Rajiformes (*Myledaphus* et *Parapalaebates*) et certains Dasyatoidea (*Hypolophus* et *Hypolophodon*).

Récemment, CASE (1994) a décrit un nouveau batoïde, *Meridiania convexa* de l'Yprésien (Bashi Formation) du Mississippi et a suggéré que *Dasyatis globidens* ARAMBOURG, 1952 devait être rangée dans le genre *Meridiania*. Toutefois, des différences importantes, résumées dans le tableau ci-dessous, séparent les genres *Ishaquia* nov. et *Meridiania* CASE, 1994:

<i>Ishaquia</i>	<i>Meridiania</i>
- largeur pouvant dépasser 7 mm	- largeur n'excédant pas 4 mm
- couronne de contour subelliptique en vue occlusale, à bord labial médianement anguleux et à bord lingual régulièrement convexe	- couronne de contour nettement polygonal en vue occlusale, à bords labial et lingual anguleux
- couronne pouvant être très haute et globuleuse	- couronne moyennement haute
- couronne à émail souvent alvéolé, surtout sur la face linguale	- couronne à émail peu orné
- fort bourrelet lingual surmonté d'une profonde dépression transverse	- bourrelet lingual moins saillant et souvent non surmonté d'une dépression transverse
- racine assez haute, comprimée labio-lingualement sur les dents antérieures	- racine très plate, étirée labio-lingualement sur les dents antérieures
- dents latérales toujours holaulacorhizes	- dents latérales souvent polyaulacorhizes

Répartition géographique et stratigraphique: Nous n'avons rencontré les dents d'*I. globidens* que dans le gisement d'Imin Tanout où cette espèce est cantonnée aux niveaux daniens, essentiellement dans le niveau P3. Deux dents, dont une est très usée, ont été toutefois récoltées dans la couche 2a de la Recette 4 dans les Ouled Abdoun, d'âge thanétien. Il s'agit très probablement de dents remaniées des niveaux sous-jacents si l'on en juge par leur état de conservation. La même remarque peut être formulée à propos du spécimen récolté par ARAMBOURG dans le Thanétien de la Descendrie D, dans les Ouled Abdoun.

Selon ARAMBOURG (1952), l'espèce existe également dans le Danien de Chichaoua et en Tunisie dans un niveau phosphaté suessonien (THOMAS, 1893, p. 31, pl. 14, fig. 11), mais ce dernier point demande une confirmation en ce qui concerne l'âge.

Genre *Prosopodon* nov.

Espèce-type: *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp.

Derivatio nominis: du Grec *prosopos* = masque et *odous* = dent; allusion à l'aspect des dents antérieures qui, en vue linguale, rappellent la forme d'un masque.

Diagnose: Dasyatoidea à forte hétérodonie monognathique. Dents antérieures très hautes à couronne de contour occlusal sub-losangique à angle médio-labial assez bien marqué et à bord lingual, correspondant à la carène transverse, régulièrement convexe et tranchant. Face linguale haute, lisse ou avec des plis verticaux surtout dans sa partie sommitale perpendiculairement à la carène, présentant une dépression transversale peu profonde et souvent divisée en deux fossettes par une crête médiane verticale, saillante et convexe en vue de profil. Visière linguale en V à luelette médiane nette. Face occlusale plate ou déprimée, parfois légèrement convexe et portant une ornementation de tubercules à crêtes tranchantes plus ou moins anastomosées et séparées par de profondes vallées, quelquefois lisse dans sa partie linguale. Face labiale assez haute, ornée de fortes crêtes alternant avec des sillons, à visière présentant généralement une protubérance médiane bien marquée et à rebord inférieur large et oblique en vue de profil.

Racine haute et étroite, généralement plus large à sa naissance qu'à sa base, verticale et sans faces différenciées. Lobes courts, aplatis méso-distalement, à face basilaire réduite à une lame tranchante, convexes en vue de profil et séparés par un large sillon où s'ouvrent un ou plusieurs petits foramens. Présence ou pas de foramens labiaux juste au-dessous de la couronne où la racine est assez déprimée.

Dents latérales basses d'aspect dasyatoïde; couronne à faces labiale et linguale assez réduites, surtout la labiale qui présente une visière bien tranchante. Pas de luette médiane. Racine très basse, assez désaxée lingualement avec un sillon médian relativement profond et des lobes à face basilaire réduite.

Prosopodon assafai nov. gen. nov. sp.
(Pl. 4, fig. 1-4 et pl. 5, fig. 1-2)

1989 - *Palaeodasyatis hermani* (pars), HALTER, p. 183, pl. 3, fig. a-e, non pl. 1-2.

Matériel: une vingtaine de dents

Localité-type: Youssoufia, Recette 4, exploitation souterraine (bassin des Ganntour).

Age: Danien

Derivatio nominis: Espèce dédiée à Monsieur M. ASSAFA, Géologue à l'O.C.P.

Holotype: Pl. 4, fig. 1.

Diagnose: La même que celle du genre.

Description:

Dimensions (largeur maximum de la couronne x hauteur totale de la dent en vue linguale, exprimées en millimètres):

	largeur	hauteur
YOF 4	4,16	6,39
YOF 5	3,45	4,99
YOF 6	3,41	6,03
YOF 7	4,11	3,65
YOF 8	3,11	3,67
YOF 9	2,79	2,66

Le type est une dent à couronne plus haute que la racine. En vue linguale (pl. 4, fig. 1a), la couronne est plus haute que large; la face linguale est bien développée, convexe transversalement et de profil très abrupt, également convexe; ses bords latéraux sont à peu près droits et sa limite linguale, convexe dans son ensemble, présente une luette bien différenciée. La zone située dans l'axe de la luette est bombée, en relief par rapport au reste de la face. Cette face présente, juste sous la carène transverse qui est tranchante, une zone peu haute et presque lisse, plus étroite que le reste de la face en vue linguale. Le haut de cette zone porte de petits plis verticaux naissant de la carène. En vue de profil (pl. 4, fig. 1b), cette zone est en retrait par rapport au reste de la face linguale qui est nettement convexe. Cette face est couverte de plis émaillés plus ou moins rectilignes, plus marqués dans leur partie supérieure que vers leur base où ils s'estompent d'ailleurs avant d'atteindre la limite inférieure de la face, la région où ils disparaissent étant marquée par une légère dépression transverse, de part et d'autre du bombement médian.

La face occlusale (pl. 4, fig. 1d) est de morphologie particulière: son contour lingual est convexe, tranchant, découpé par des plis perpendiculaires à la carène; les bords margino-labiaux sont rectilignes et convergent médianement en un angle tronqué, supérieur à 90°. Cette face est très plate et porte une ornementation caractéristique de tubercules à crêtes tranchantes, plus ou moins anastomosées et séparées par de profondes vallées.

La face labiale (pl. 4, fig. 1c) s'inscrit en gros dans un rectangle. Elle est de profil convexe et surplombe nettement le bord inférieur de la visière, d'abord concave puis convexe. Cette face labiale porte une ornementation formée de crêtes verticales plus ou moins anastomosées. La visière est simplement marquée par la rupture de pente. La surface de la face labiale est irrégulière et montre une alternance de rides et de sillons. En vue labiale, le contour de la visière est sinueux avec une protubérance médiane convexe et assez large.

La racine est haute et étroite, avec une dépression large et peu profonde sur tout son pourtour, juste sous la couronne; elle est bien plus large à sa naissance qu'au niveau de la face basilaire. Elle est de section elliptique, sans différence marquée entre faces labiale, linguale et marginales. Les lobes sont peu élevés (l'un est brisé), aplatis mésio-distalement et séparés par un large sillon où s'ouvrent quelques petits foramens. Leur face basilaire est pratiquement inexistante, presque tranchante et leur base est convexe en vue de profil (pl. 4, fig. 1b). De petits foramens labiaux s'ouvrent sous la couronne, au niveau de la zone déprimée de la racine.

Sur une autre dent plus étroite (pl. 4, fig. 3), la luette linguale est plus longue, plus plongeante, mieux détachée et les plis de la face linguale sont plus marqués vers sa partie inférieure; la racine, grêle, est à peu près aussi large à sa naissance qu'à sa base. Un foramen s'ouvre dans le sillon en position linguale.

Une dent (pl. 4, fig. 2) montre une luette plus pointue, avec une arête médiane bien individualisée sur la face linguale. L'ornementation linguale se limite à quelques granules et vermicules sous la carène. La face labiale est peu haute et lisse et séparée du rebord inférieur de la visière par une arête nette; ce rebord inférieur est lisse et oblique de profil. La face occlusale, affectée par l'usure fonctionnelle, est irrégulière mais son ornementation n'était probablement pas très accentuée.

Les dents que l'on peut considérer comme des latérales (pl. 4, fig. 4 et pl. 5, fig. 1-2) ont une morphologie plus classique de type dasyatoïde. Leur couronne est nettement moins haute ce qui entraîne une réduction des faces labiale et linguale, surtout de la première. La limite avec le rebord de la visière est tranchant. Il n'y a pas de luette médio-linguale différenciée. La racine est également moins haute, avec un sillon relativement plus profond; les lobes possèdent une face basilaire étroite, étirée labio-lingualement.

Sur certaines dents latérales (pl. 4, fig. 4), la racine est encore plus réduite; la face linguale de la couronne est plissée et de profil concave; le rebord inférieur de la visière est également plissé.

Sur les dents très latérales (pl. 5, fig. 1-2), la couronne s'aplatit et l'ornementation occlusale s'estompe. La face linguale devient fortement plissée avec de profondes dépressions séparant de larges plis de direction labio-linguale; il en est de même pour le rebord inférieur de la visière labiale.

Dans tous les cas, quelle que soit la position de la dent sur la mâchoire, le contour de la face occlusale demeure constant.

Discussion: Par sa morphologie dentaire très particulière, *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp. ne peut se confondre avec aucune autre espèce de batoïde des phosphates du Maroc. C'est la seule en effet, qui présente une racine aussi haute par rapport à la couronne, au moins au niveau des files antérieures et latéro-antérieures. Les dents de petite taille, de morphologie dasyatoïde, appartiennent à la même espèce; la forme et l'ornementation de la face occlusale ne laissent aucun doute à cet égard. On pourrait penser que ces dents correspondent à des individus juvéniles; toutefois, si l'on considère le contour de la face occlusale, on constate qu'elles ne sont guère plus petites que les dents à couronne haute; il est donc vraisemblable que ces dents correspondent plutôt à des éléments de files latérales.

En 1989, HALTER a décrit sous le nom de *Palaeodasyatis hermani* trois dents en provenance du Danien (Geulhem Chalk Member, Houthem Fm.) de Vroenhoven, dans le Limbourg belge. La série-type figurée est visiblement hétérogène: si l'holotype (pl. 1, fig. 1a-e) et l'un des paratypes (pl. 2, fig. 1a-e) semblent bien appartenir à une même espèce de Dasyatidae, il en va autrement pour le troisième exemplaire (pl. 3, fig. 1a-e) qui est très différent des deux autres. Cette dent, par le contour de sa face occlusale et surtout par son ornementation caractéristique, est morphologiquement très proche de l'une des dents du Maroc (pl. 5, fig. 1) et son appartenance à *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp. ne semble faire aucun doute.

Le genre *Prosopodon* représente un Dasyatoidea très spécialisé tendant à acquérir une denture de type broyeur. Le rattachement à la super-famille des Dasyatoidea est la plus vraisemblable, sur la base de la morphologie de certaines dents, en particulier celles des files latérales.

Répartition stratigraphique et géographique: Au Maroc, cette espèce est strictement localisée au Danien; on la rencontre à Imin Tanout (niveaux P3, P4 et P5) dans les Meskala, à Youssoufia et à Gada el Botma (couche 0) dans les Ganntour et à Sidi Daoui dans les Ouled Abdoun.

Elle est également présente dans le Danien de Belgique (HALTER, 1989) et de Suède: une dent incomplète mais typique, récoltée dans le Danien moyen à supérieur de la carrière de Limmham (récolte M. SIVERSON) a pu être examinée par l'un de nous (H. C.). Il s'agit donc d'une espèce particulièrement importante pour les corrélations stratigraphiques entre l'Afrique du Nord et l'Europe en raison de sa distribution strictement limitée au Danien.

Super-famille: MYLIOBATOIDEA BONAPARTE, 1838
MYLIOBATOIDEA Incertae Familiae

Genre *Ixobatis* nov.

Espèce-type: *Raja mucronata* ARAMBOURG, 1952.

Derivatio nominis: du nom du Sillon: X, dans les Ganntour, où le genre est particulièrement abondant et de *batis* = raie en Grec.

Diagnose: Denture de type agrippeur. Dents de petite taille, holaulacorhizes à couronne de type ostéodonte. En vue occlusale, couronne de contour subtrapézoïdal, échancrée labialement et montrant lingualement une cuspide médiane triangulaire prenant naissance à la base de la couronne, allongée, nettement détachée du contour lingual, plus ou moins redressée suivant la position de la dent sur la mâchoire et flanquée de deux fossettes profondes. Bord inférieur de la cuspide rectiligne à légèrement concave en vue de profil. Face occlusale plate à plus ou moins déprimée à émail alvéolé à légèrement chagriné avec une légère dépression triangulaire bien marquée dans sa partie médio-linguale et se poursuivant par une étroite rainure sur la cuspide. Faces marginales bien développées, obliques, concaves en vue linguale, se raccordant de façon insensible aux faces margino-linguales.

Racine comprimée labio-lingualement, désaxée lingualement, à face basilaire étroite, plus ou moins convexe, en continuité avec la face labiale. Sillon médian relativement large et profond avec généralement un foramen central. Des foramens, en nombre variable, s'observent sur la face labiale.

Dents très latérales à couronne basse, dissymétrique, étirée labio-lingualement, à contour en "flamme de bougie", à face occlusale déprimée avec des bords tranchants et une surface à émail alvéolé. Cuspide moins détachée du contour lingual; absence des fossettes articulaires. Racine à lobes inégaux et étirés labio-lingualement.

Ixobatis mucronata (ARAMBOURG, 1952)

(Pl. 5, fig. 3-9 et pl. 6, fig. 1-8)

1952 *Raja mucronata* ARAMBOURG, p. 179, fig. 41 et Pl. 28, fig. 60-65.

1959 *Raja mucronata* ARAMBOURG - SIGNEUX, p. 237, Pl. 9, fig. 13.

Matériel: plusieurs centaines de dents.

Provenance: divers niveaux du Maastrichtien supérieurs des bassins à phosphate du Maroc (voir plus loin).

Age: Maastrichtien supérieur.

Description:

Dimensions (largeur maximum de la couronne x hauteur totale de la dent en vue linguale, exprimées en millimètres):

	largeur	hauteur
SDD 14	2,02	2,10
SDD 15	2,02	2,00
SDD 16	2,23	2,14
SDD 17	1,24	1,21
SDD 18	1,18	1,34
SDD 19	1,10	1,22
SDD 20	1,51	1,35
YOU 60	1,31	1,76
YOU 61	1,48	1,34
YOU 62	1,24	1,43
YOU 63	1,54	1,83
YOU 64	1,21	0,99
YOU 65	1,06	1,01
YOU 66	0,85	0,98
GEB 8	1,45	1,62

Les dents antérieures et latéro-antérieures sont de taille relativement petite (jusqu'à 2,5 mm de longueur totale). La couronne, relativement massive et haute, a un contour trapézoïdal allongé ou élargi suivant la position qu'occupait la dent: les dents très antérieures (symphysaires ou parasymphysaires) sont très étirées labio-lingualement alors que les antérieures et latéro-antérieures sont plus larges que longues. La face linguale montre une cuspide médiane de forme triangulaire relativement longue et nettement détachée du contour lingual. Elle prend naissance à la base de la couronne et délimite de part et d'autre une fossette plus ou moins profonde correspondant à des fossettes articulaires où viennent s'appuyer les lobes labiaux des dents de la rangée plus interne. En vue de profil (pl. 5, fig. 3c), le bord inférieur de cette cuspide est généralement rectiligne, parfois légèrement concave. La face labiale, profondément échancrée, est constituée de deux lobes articulaires massifs à émail lisse.

La face occlusale dont l'émail est alvéolé à plus ou moins chagriné est légèrement plane labialement et creusée lingualement d'une dépression triangulaire qui se poursuit sur la cuspide par une étroite rainure. Les faces marginales, à émail lisse, sont légèrement déprimées.

La racine est moins haute que la couronne, presque verticale, parfois légèrement désaxée vers l'arrière, comprimée labio-lingualement. La face basilaire, très convexe et étroite, fait suite à la face labiale par un angle très ouvert. Les deux lobes de la racine sont séparés par un sillon médian relativement large et profond où s'ouvre labialement un foramen. La face labiale, plus haute que la linguale, porte un à trois foramens dans sa partie supérieure dont un est presque toujours présent à l'aplomb du sillon médian.

Les dents latérales présentent, globalement, les mêmes caractéristiques que les dents antérieures et latéro-antérieures sauf qu'elles sont dissymétriques et ont une face occlusale plus déprimée.

Certaines dents de grande taille (pl. 5, fig. 9), de position latéro-antérieure, possèdent une couronne beaucoup plus large au niveau de la face occlusale qu'à leur base, ce qui rend les faces marginales fortement concaves en vue linguale (pl. 5, fig. 9a).

Les dents très latérales (commissurales) sont comprimées mésio-distalement et acquièrent une couronne en "flamme de bougie" dont la face occlusale est très déprimée et porte un émail alvéolé; la cuspide est de moindre importance et moins détachée du contour lingual de la couronne; l'échancrure labiale s'atténue mais demeure toujours présente au niveau du rebord inférieur de la visière labiale; les fossettes articulaires disparaissent; la racine, enfin, est allongée avec une face basilaire plus ou moins aplatie.

Discussion: En se basant sur la morphologie superficielle des dents, ARAMBOURG avait attribué cette forme, ainsi que d'autres espèces récemment rangées dans d'autres genres (voir CAPPETTA, 1982 et 1983), au genre *Raja* LINNAEUS, 1758. Cependant un certain nombre de caractères permet de la séparer complètement de ce dernier genre.

D'un point de vue histologique, alors que tous les Rajidae actuels et fossiles connus possèdent des dents à couronne constituée d'orthodentine, celles d'*Ixobatis* ont des dents de type ostéodonte; l'émail est presque toujours lisse chez *Raja*, celui de *Ixobatis* est alvéolé à chagriné; le rebord inférieur de la visière labiale est convexe chez les *Raja* et jamais échancré comme chez *Ixobatis*; chez *Raja* enfin, la racine est souvent massive, assez haute et à face basilaire plate et jamais comprimée labio-lingualement comme chez *Ixobatis*.

Par le caractère cuspidé de ses dents et par l'aspect chagriné de l'émail de la face orale, *Ixobatis* peut évoquer, au sein des Myliobatiformes, certains Dasyatoïdea à denture de type agrippeur, en particulier les Dasyatidae. Mais par le contour sub-trapézoïdal de la couronne, par l'échancrure de sa face labiale, par la cuspide linguale bien individualisée et par la racine très comprimée labio-lingualement, il s'en éloigne complètement. De plus, le type agrippeur n'est présent chez ce groupe de batoides que chez les espèces à dimorphisme sexuel et uniquement chez les mâles.

Si l'espèce *Ixobatis mucronata* ne peut être rapprochée, au sein des Myliobatiformes, d'aucun Dasyatoïdea, elle présente cependant certaines ressemblances avec *Rhombodus microdon* ARAMBOURG, 1952 qui l'accompagne toujours dans les gisements marocains. En effet, certaines dents médianes de cette dernière espèce ont une couronne de contour occlusal sub-trapézoïdal (au lieu de rhomboïdal) par suite de la troncature des angles marginaux et l'angle médio-lingual s'hypertrophie en une pointe comparable à la cuspide des dents de *I. mucronata*. Ces dents ont, en plus, des fossettes articulaires margino-linguales profondes comme chez *I. mucronata*.

Cependant, ces deux taxons diffèrent par quelques détails importants:

- chez *I. mucronata*, la racine est très comprimée labio-lingualement avec des lobes à face basilaire réduite; il n'y a pas de bourrelet basal sur la face linguale de la couronne; le bord labial de la couronne est fortement échancré; l'ornementation de la face occlusale est chagrinée.

- chez *R. microdon* la racine est large avec des lobes à face basilaire bien développée; le bourrelet basal de la face linguale de la couronne est bien différencié; l'échancrure labiale de la couronne est faible et n'atteint jamais le bord supérieur de sa face occlusale; l'ornementation n'est jamais chagrinée mais plutôt alvéolée.

La disposition des dents sur la mâchoire, compte tenu de la forme de la cuspide linguale et de celle de la racine, peut être comparée à celle de certains Rajidae à denture de type agrippeur. Deux dispositions sont possibles. D'abord, une disposition alterne: chaque dent d'une même rangée se met simultanément en contact avec deux dents de la rangée interne; chacun des deux lobes articulaires labiaux de la dent d'une rangée vient s'insérer dans l'une des deux fossettes margino-linguales des dents de la rangée qui la précède sur la mâchoire. Cette disposition a été déjà évoquée par ARAMBOURG (1952), mais cet auteur suppose en plus que "la pointe de la pyramide (cuspide) s'engage dans l'échancrure des dents de la troisième rangée; il résulte de ces dispositifs un engrènement complet des dents des diverses rangées." Il envisage donc que la cuspide ne joue qu'un rôle d'engrènement à la manière des dentures de type broyeur et non de préhension comme chez les formes à denture de type agrippeur.

L'autre disposition envisageable est simple: les dents d'une même file sont en contact direct entre elles; chaque dent reçoit dans ses fossettes margino-linguales les deux lobes margino-labiaux de la dent de la rangée plus linguale. Cette disposition semble toutefois peu probable en raison de la forme pyramidale de la cuspidé dont le bord inférieur empêcherait toute juxtaposition étroite des dents entre elles.

Répartition stratigraphique et géographique: L'un de nous (H. C., 1987b) a déjà montré que cette espèce est exclusivement maastrichtienne et non danienne comme l'avait prétendu ARAMBOURG (1952). Au Maroc où elle est bien représentée, elle apparaît à partir de la couche 2 des Gannour et devient très abondante dans les niveaux supérieurs tels que le sillon X du même bassin, la couche 3 des Ouled Abdoun et le niveau P2 d'Imin Tanout dans les Meskala.

SIGNEUX en a figuré, en 1959, une dent du Maastrichtien des environs de Rutbah (Irak) comparable aux dents de l'espèce du Maroc.

Forme indéterminée
(*Ixobatis mucronata* ou *Rhombodus microdon* ?)
(Pl. 7, fig. 1-5)

Matériel: une cinquantaine de dents.

Provenance: divers niveaux du Maastrichtien supérieurs des bassins à phosphate du Maroc (voir plus loin).

Description:

Dimensions (largeur maximum de la couronne x hauteur totale de la dent en vue linguale, exprimées en millimètres):

	largeur	hauteur
YOU 67	1,36	1,36
YOU 68	1,17	1,36
YOU 69	1,43	1,25
YOU 70	1,11	1,23
YOU 71	1,03	1,04

Ces dents sont de petite taille (jusqu'à 2 mm de longueur totale) et plus longues que larges. La couronne est de contour cordiforme, plus ou moins allongée labio-lingualement, avec une face occlusale légèrement déprimée, surtout dans sa partie labiale et couverte d'un émail alvéolé (pl. 7, fig. 1). L'angle médio-lingual est très développé en une pointe sur laquelle se prolonge parfois la dépression occlusale. Les faces margino-linguales qui passent insensiblement sur les faces marginales en vue linguale, présentent un bourrelet basal peu saillant et relié à l'angle médio-lingual par une crête médiane plus ou moins concave en vue de profil. Celle-ci est flanquée de part et d'autre d'une dépression assez profonde qui passe latéralement sur les faces marginales. Les faces marginales sont concaves de profil à leur base et peuvent présenter des angles marginaux plus ou moins marqués. En vue occlusale, la couronne est moins large au niveau de son bord supérieur qu'au niveau du bourrelet basal. La face labiale, en continuité avec les faces marginales, porte le plus souvent de l'émail chagriné et présente vers le bas deux lobes articulaires plus ou moins lisses en vue labiale. Le rebord inférieur de la visière labiale, assez large, est convexe en vue de profil et sinueux médianement en vue basilaire. Sur certaines dents, la sinuosité médiane s'agrandit vers le haut donnant l'aspect d'une échancrure qui n'atteint jamais le bord supérieur de la couronne.

La racine est massive, aussi haute que la couronne, plus étroite à sa naissance qu'à sa base, très légèrement désaxée lingualement et en position linguale en vue de profil (pl. 7, fig. 2a). Les lobes, à face basilaire légèrement convexe et de contour triangulaire à réniforme, sont séparés par un sillon plus ou moins large où s'ouvrent médianement un à plusieurs petits foramens. La face labiale, oblique en vue de profil, porte, presque toujours à l'aplomb du sillon médian, un petit foramen souvent accompagné latéralement de deux autres foramens.

Les variations concernent le degré de symétrie des dents et le rapport longueur/largeur. Il y a, en effet, à côté des dents symétriques qui viennent d'être décrites des dents très comprimées mésio-distalement (pl. 7, fig. 2, 4), plus longues que larges et dissymétriques; la dissymétrie concerne aussi la racine qui présente souvent des lobes étirés labio-lingualement, de contour plus ou moins réniforme et décalés l'un par rapport à l'autre.

Discussion: Par le fort développement de l'angle médio-lingual en une pointe, la dépression et l'ornementation de la face occlusale, la légère échancrure labiale, le profil de la base des faces marginales et le foramen de

la face labiale de la racine, ces dents évoquent celles de *Ixobatis mucronata* qui leur sont toujours associées dans les gisements marocains. Elles en diffèrent cependant par le contour cordiforme de la face occlusale de la couronne, par le bourrelet basal de la face linguale, par l'émail chagriné de la face labiale qui est lisse chez *I. mucronata*, par les faces marginales et par la racine non comprimée labio-lingualement comme sur les dents de *I. mucronata*.

Par ailleurs, elles présentent certaines ressemblances avec les dents cuspidées de *Rhombodus microdon* qui, au Maroc, a également la même répartition stratigraphique et géographique qu'elles: à savoir, l'ornementation de la face labiale de la couronne qui consiste en de l'émail plissé, le bourrelet basal de la face linguale et la racine à lobes de contour triangulaire. Mais elles s'en éloignent par le contour de la couronne et par le profil de la base des faces marginales.

Ceci pose problème quant à leur interprétation. S'agit-il de dents d'une forme nouvelle, de dents occupant une position particulière sur la mâchoire d' *I. mucronata* ou de *R. microdon* ou de dents d'individus juvéniles de l'une de ces deux espèces? En tenant compte de leur faible nombre, des ressemblances qu'elles présentent avec les dents de ces deux dernières espèces et de leur association constante, il est difficile de se prononcer pour l'instant sur les réelles affinités de ces dents.

Répartition géographique et stratigraphique: Les dents de cette forme de batoïde ont pratiquement la même répartition géographique et stratigraphique que celles d'*Ixobatis mucronata*, mais toujours en faible nombre. On les rencontre dans les niveaux du Maastrichtien supérieur des bassins des Ouled Abdoun, des Meskala, à Imin Tanout, et des Ganntour où elle apparaissent à partir de la couche 2.

CONCLUSIONS

La révision des Batomorphii des niveaux maastrichtiens et daniens du Maroc a permis de mettre en évidence la présence de formes nouvelles et de rectifier le statut générique de certaines espèces décrites par ARAMBOURG en 1952.

Parmi les Myliobatiformes, l'espèce *mucronata*, attribuée à l'origine au genre *Raja*, est rangée dans le nouveau genre *Ixobatis*. Cette espèce n'était jusqu'ici connue que par ses dents antérieures à cuspidé fortement développée; le matériel nouveau permet de faire connaître les dents latérales et très latérales dont la morphologie, surtout en ce qui concerne ces dernières, est sensiblement différente.

L'espèce *globidens* avait été rangée dans le genre *Dasyatis*. Par sa morphologie dentaire et la taille de ses dents, cette espèce ne peut être rapprochée d'aucun genre actuel ou fossile, ce qui a nécessité la création d'un genre nouveau, *Ishaquia*.

Le genre *Prosopodon* possède une denture très dérivée, avec des dents antérieures très hautes et des dents latérales de morphologie dasyatoïde.

Parmi les Rajiformes, une espèce et un genre nouveaux sont décrits: *Tanoutia iminensis*. Il s'agit d'une espèce à dents de petite taille rappelant par leur morphologie celles du genre *Ishaquia* mais s'en distinguant surtout par leur histologie mais aussi par leur taille et leur ornementation. Ce taxon n'est pour l'instant connu que dans le Maastrichtien supérieur d'Imin Tanout.

Sur le plan stratigraphique, *Ishaquia globidens* (ARAMBOURG, 1952) et *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp. semblent strictement localisées au seul étage daniens. D'après ARAMBOURG (1952), l'espèce *mucronata* proviendrait de l'étage montien (= Danien de la présente note); les niveaux qui ont livré les fossiles étudiés par ARAMBOURG se trouvaient près d'Oued Zem, où sont localisés les gisements de Sidi Daoui. En 1987, l'un de nous (H.C.) a pu mettre en évidence, en comparant les faunes de ce secteur et celles de la région de Youssoufia, un niveau particulier renfermant un mélange d'espèces d'âges différents (Maastrichtien supérieur+Danien); à Youssoufia où la série est normale (c'est-à-dire non condensée), on distingue très bien deux strates fauniques, l'une d'âge maastrichtien supérieur, renfermant en abondance *I. mucronata*, et une autre d'âge daniens, d'où *I. mucronata* est totalement absente, séparées par environ 1,25 m de sédiments stériles. A Sidi Daoui, par suite de la condensation de la série, ces deux strates fauniques se sont télescopées, et l'on récolte ainsi dans un même niveau des taxons d'âges différents (voir CAPPETTA, 1987). C'est d'ailleurs sur la base de cette association anormale qu'ARAMBOURG avait conclu, en 1952, à la persistance de genres et d'espèces du Maastrichtien à la base du Paléocène.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement la Direction Générale de l'Office Chérifien des Phosphates, à Casablanca, qui nous a accordé toutes facilités pour effectuer des prélèvements dans l'ensemble des bassins à phosphates. Au cours de la première mission, l'un de nous (H. C.) a bénéficié sur le terrain de l'aide efficace de Messieurs

A. Dakka, J.-J. Jaeger, M. Sabatier, B. Sigé, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, P. Zennaro et R. Larive, ingénieur. Au cours de la dernière mission, Monsieur M. Dahmani, Directeur du Service Géologique du Maroc, nous a permis de travailler dans d'excellentes conditions. Les clichés de Microscopie Electronique à Balayage ont été réalisés par Monsieur L. Datas et l'un de nous (H. C.) sur le JEOL JSM 6300F de l'Université de Montpellier II. Les tirages photographiques sont de Monsieur J. Martin.

Contribution n° 93-051 de l'Institut des Sciences de l'Evolution.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG C. (1935): Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc. *Bulletin de la Société géologique de France*, 5: 413-439, 2 fig., 2 pl. Paris.
- ARAMBOURG C. (1937): Nouvelles observations sur la série phosphatée du Maroc. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, 12: 183-184. Paris.
- ARAMBOURG C. (1940): Le groupe des Ganopristinés. *Bulletin de la Société géologique de France*, 10(5): 127-147, 12 fig., 2 pl. Paris.
- ARAMBOURG C. (1952): Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires*, 92: 1-372, 62 fig., 44 pl. Rabat.
- BERG L.S. (1940): Classification of fishes, both recent and fossil. *Travaux de l'Institut de Zoologie*. 85-517, 190 fig. Berlin.
- CAPPETTA H. (1980): Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaires. *Palaeovertebrata*, 10(1): 29-42, 6 fig. Montpellier.
- CAPPETTA H. (1981): Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 1: Sur la présence des genres *Heptranchias*, *Alopias* et *Odontorhynchus* dans l'Yprésien des Ouled Abdoun. *Geobios*, 14(5): 563-575, 3 fig., 1 pl. Lyon.
- CAPPETTA H. (1983): Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 2: Révision de *Raja praealba* ARAMBOURG, 1952, espèce de l'Yprésien des Ouled Abdoun. *Tertiary Research*, 5(1): 1-8, 2 pl. Leiden.
- CAPPETTA H. (1984): Découverte du genre *Gymnura* (Batomorphii, Myliobatiformes) dans le Thanétien des Ouled Abdoun, Maroc. Observations sur la denture de quelques espèces actuelles. *Geobios*, 17(5): 631-635, 1 fig., 1 pl. Lyon.
- CAPPETTA H. (1985): Sur une nouvelle espèce de *Burnhamia* (Batomorphii, Mobulidae) dans l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc. *Tertiary Research*, 7(1): 27-33, 1 fig., 1 pl. Leiden.
- CAPPETTA H. (1986a): Sur un nouveau genre de sélacien (Batomorphii, Myliobatiformes) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc. *Geobios*, 19(5): 635-640, 1 pl. Lyon.
- CAPPETTA H. (1986b): Myliobatidae nouveaux (Neoselachii, Batomorphii) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc. *Geologica et Palaeontologica*, 20: 185-207, 9 fig., 4 pl. Marbourg.
- CAPPETTA H. (1987a): *Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II.*- (H.-P. S. Edit.), 3B: 193 p., 148 fig. Stuttgart.
- CAPPETTA H. (1987b): Extinctions et renouvellements fauniques chez les sélaciens post-jurassiques. *Mémoires de la Société géologique de France*, 150: 113-131, 11 fig. Paris.
- CAPPETTA H. (1988): Les Torpédiniformes (Neoselachii, Batomorphii) des phosphates du Maroc. Observations sur la denture des genres actuels. *Tertiary Research*, 10(1): 21-52, 7 fig., 7 pl. Leiden.

- CAPPETTA H. (1989): Sélaciens nouveaux ou peu connus du Crétacé supérieur du Maroc. *Mesozoic Research*, **2**(1): 11-23, 6 fig., 3 pl. Leiden.
- CAPPETTA H. (1992): Nouveaux Rhinobatoidei (Neoselachii, Rajiformes) à denture spécialisée du Maastrichtien du Maroc. Remarques sur l'évolution dentaire des Rajiformes et des Myliobatiformes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **187**(1): 31-52, 20 fig. Stuttgart.
- CAPPETTA H., C. DUFFIN & J. ZIDEK (1993): *Chondrichthyes* in "The Fossil Record 2" (M. J. BENTON Edit.), **34**: 593-609. Londres.
- CASE G.R. (1994): Fossil fish remains from the Late Paleocene Tuscahoma and Early Eocene Bashi Formations of Meridian, Lauderdale County, Mississippi. Part I. Selachians. *Palaeontographica, Abteilung A*, **230**(4-6): 97-138, 6 fig., 15 pl. Stuttgart.
- COMPAGNO L.J.V. (1973): Interrelationships of living elasmobranchs, in "Interrelationships of fishes". *Zoological Journal of the Linnean Society, Suppl.* **1**: 15-61, 5 fig., 2 pl. Londres.
- COMPAGNO L.J.V. (1977): Phyletic relationships of living sharks and rays. *American Zoologist*, **17**: 303-322, 15 fig. New York.
- DAMES W. (1881): Ueber zähne von *Rhombodus* aus der obersenenen Tuffkreide von Maastricht. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde*, : 1-3. Berlin.
- HALTER M.C. (1989): Additions to the fish fauna of N.W. Europe. A new dasyatid genus from the Early Palaeocene (Danian) of the Limburg area, Belgium. *Tertiary Research*, **10**(4): 179-191, 6 fig., 3 pl. Leiden.
- NOUBHANI A. & H. CAPPETTA (1992): Evolution de la taille et de la morphologie des dents dans deux lignées de sélaciens : application biostratigraphique. *Tertiary Research*, **14**(1): 1-18, 9 fig., 1 pl. Leiden.
- NOUBHANI A. & H. CAPPETTA (1994): Révision des Rhombodontidae (Neoselachii, Batomorphii) des bassins à phosphate du Maroc. *Palaeovertebrata*, **23**(1-4): 1-49, 15 fig., 6 pl. Montpellier.
- NOUBHANI A. & H. CAPPETTA (à paraître): Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien - Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes.
- SIGNEUX J. (1959): Contributions à la stratigraphie et la paléontologie du Crétacé et du Nummulitique de la marge NW de la Péninsule Arabique. b : Poissons et reptiles du Maastrichtien et de l'Eocène inférieur des environs de Rutbah (Irak), in ARAMBOURG C., DUBERTRET L., SIGNEUX J. et SORNAY J. *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient*, **7**: 235-241, pl. 7-11. Paris.
- THOMAS P. (1893): *Description de quelques fossiles nouveaux ou critiques des terrains tertiaires et secondaires de la Tunisie recueillis en 1885 et 1886*. Ministère de l'Instruction publique. Exploration scientifique de la Tunisie, : 1-46, pl. 12-14. Paris.

Planche 1

Figures 1-7: *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp. x 22,5.

Fig. 1 (IMM 25); Dent antérieure; a: vue linguale; b: profil; c: vue occlusale. HOLOTYPE.

Fig. 2 (IMM 26); Dent antérieure; a: vue linguale; b: profil; c: vue occlusale.

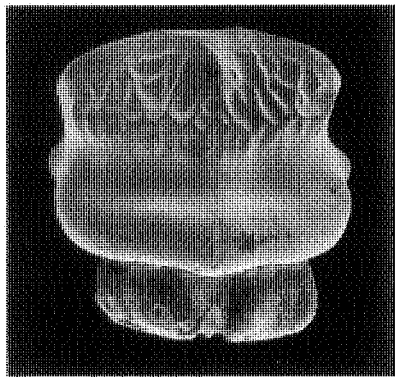
Fig. 3 (IMM 27); Dent latéro-antérieure; a: vue linguale; b: vue labiale.

Fig. 4 (IMM 28); Dent latéro-antérieure, vue occlusale.

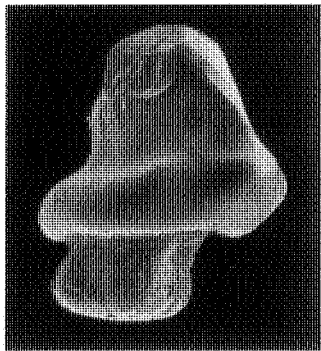
Fig. 5 (IMM 29); Dent latéro-antérieure; a: vue occlusale; b: vue labiale; c: profil.

Fig. 6 (IMM 30); Dent latérale; a: vue occlusale; b: vue basilaire.

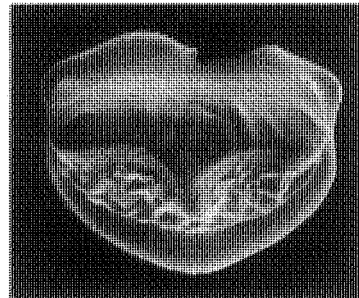
Fig. 7 (IMM 31); Dent latérale, vue occlusale.



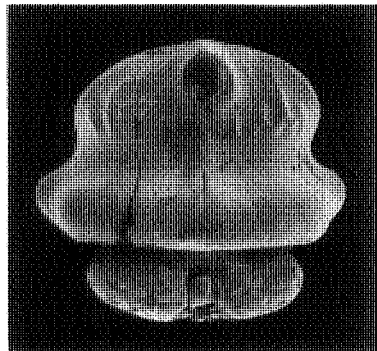
1 a



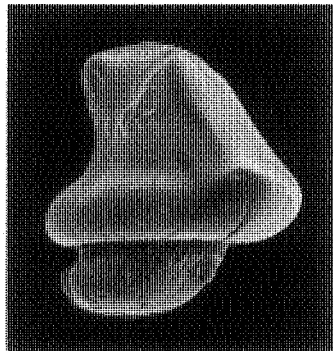
1 b



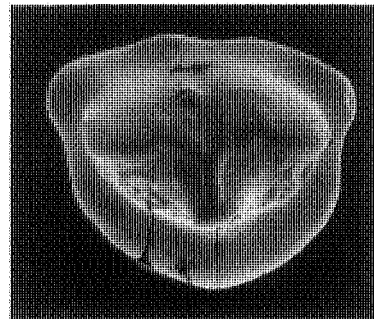
1 c



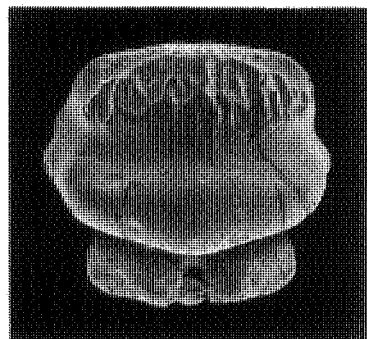
2 a



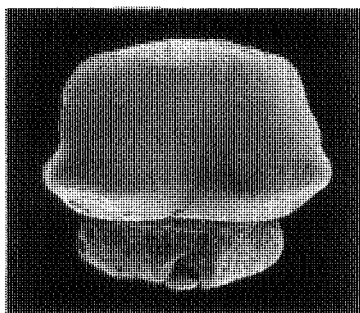
2b



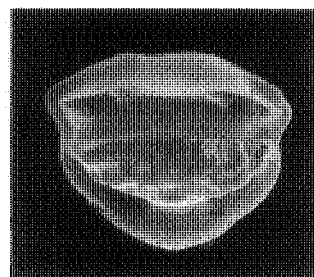
2c



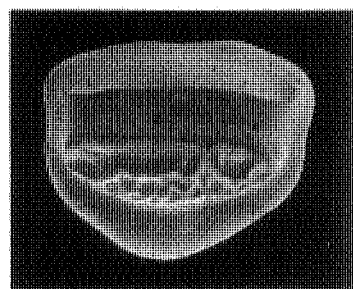
3 a



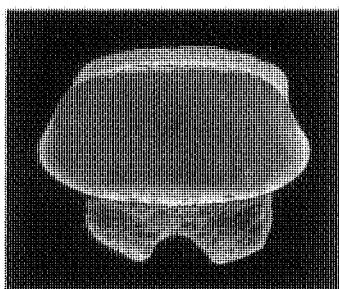
3 b



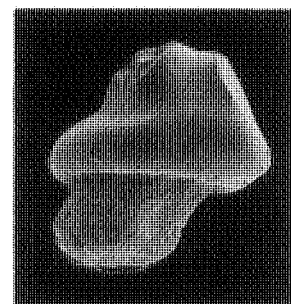
4



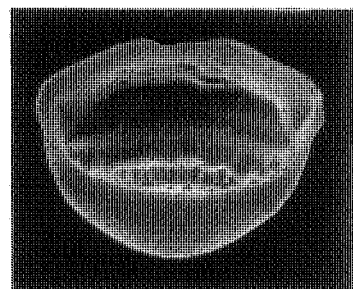
5 a



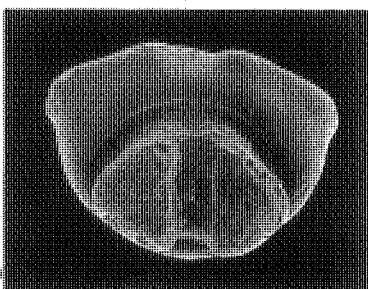
5 b



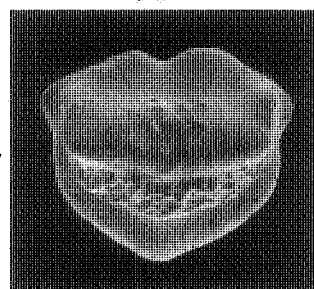
5c



6 a



6 b



7

Planche 2

Figures 1-2: *Tanoutia iminensis* nov. gen. nov. sp. x 22,5.

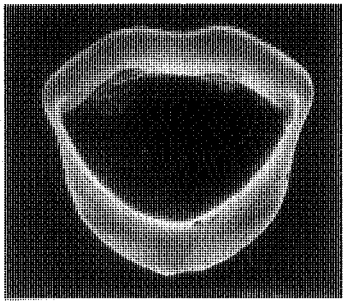
Fig. 1 (IMM 32); Dent antérieure; a: vue occlusale; b: profil; c: vue basilaire.

Fig. 2 (IMM 33); Dent latérale; a: vue occlusale; b: vue labiale. ; c: vue basilaire.

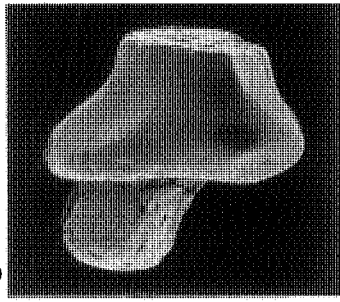
Figures 3-5: *Ishaquia globidens* (ARAMBOURG, 1952). x 6,75.

Fig. 3 (IMD 67); Dent antérieure; a: vue linguale; b: vue basilaire; c: vue labiale.

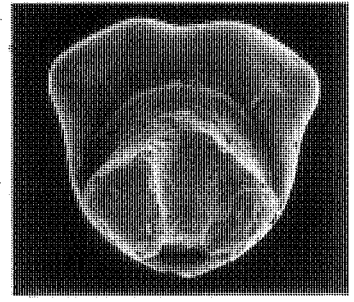
Fig. 4 (IMD 78); Dent latéro-antérieure; a: vue linguale; b: profil; c: vue occlusale. Fig. 5 (IMD 79); Dent latérale; a: vue linguale; b: profil; c: vue occlusale.



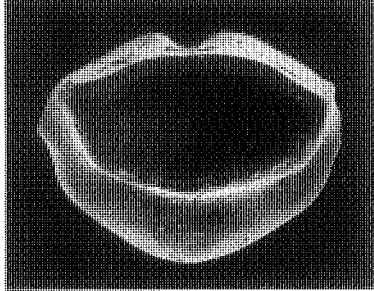
1 a



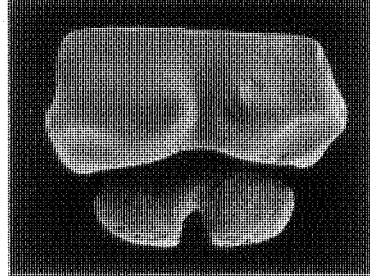
1 b



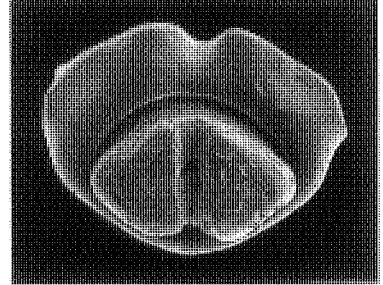
1 c



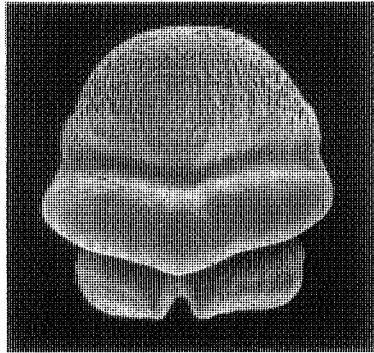
2 a



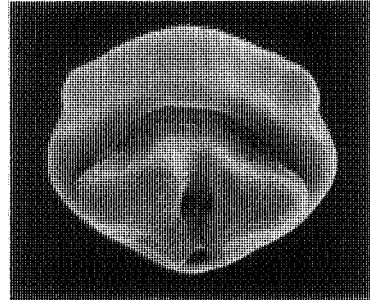
2b



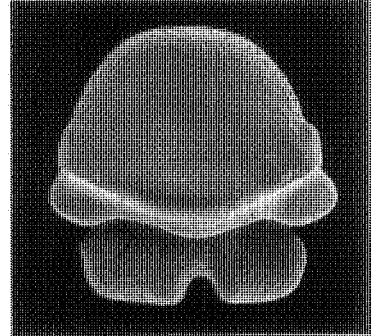
2c



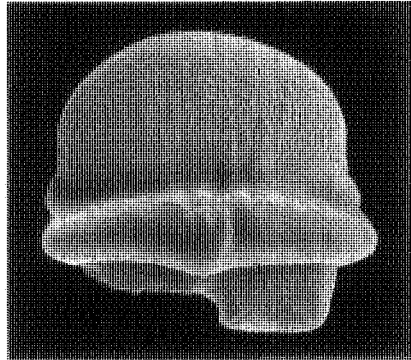
3 a



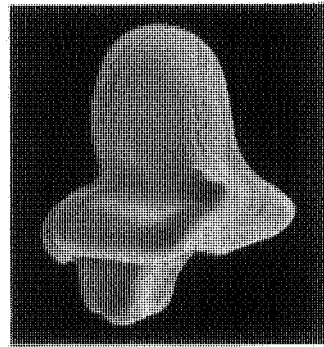
3 b



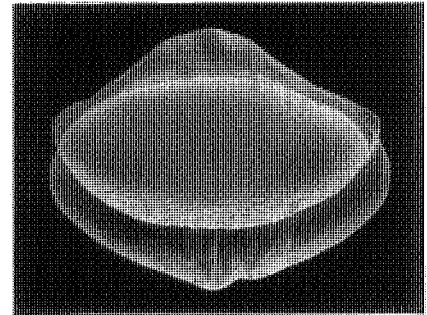
3 c



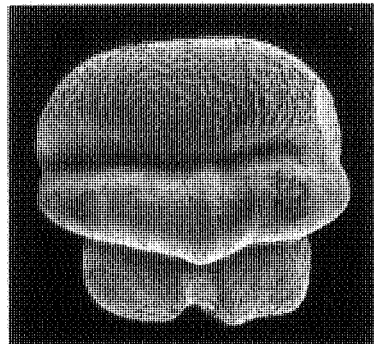
4 a



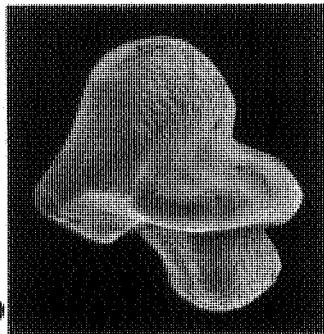
4 b



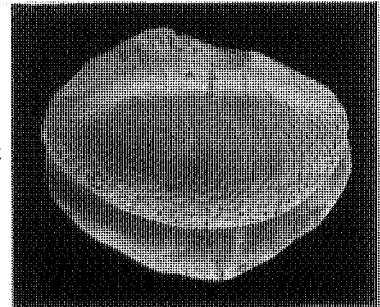
4c



5 a



5 b



5c

Planche 3

Figures 1-5: *Ishaquia globidens* (ARAMBOURG, 1952). x 6,75.

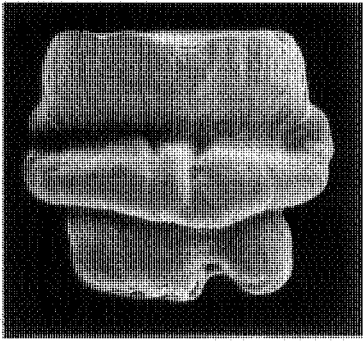
Fig. 1 (IMD 80); Dent antérieure; a: vue linguale; b: profil; c: vue occlusale.

Fig. 2 (IMD 81); Dent latérale; a: vue linguale; b: vue basilaire.

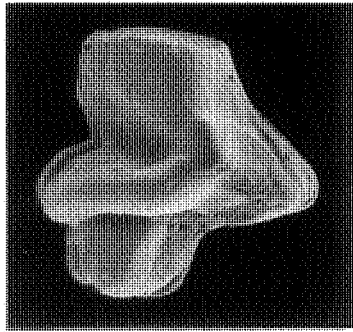
Fig. 3 (IMD 82); Dent latérale; a: vue linguale; b: vue basilaire.

Fig. 4 (IMD 83); Dent antérieure d'individu jeune; a: vue linguale; b: profil; c: vue labiale.

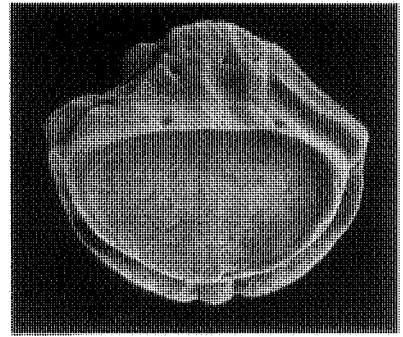
Fig. 5 (IMD 84); Dent latérale; a: vue linguale; b: vue occlusale; c: profil.



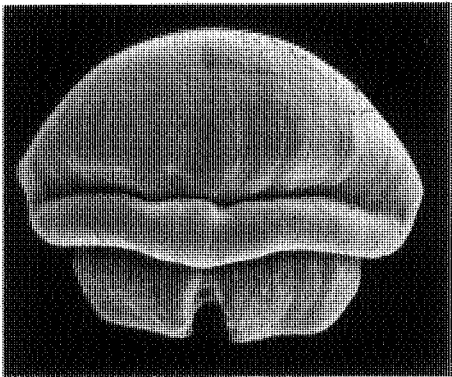
1 a



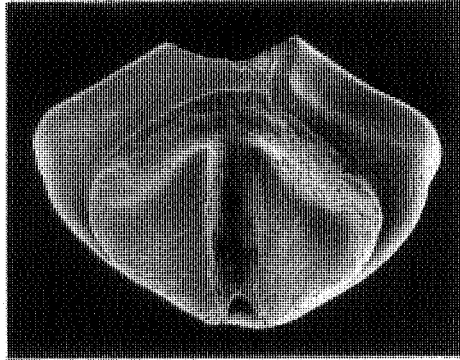
1 b



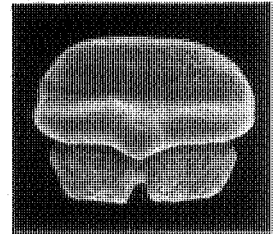
1 c



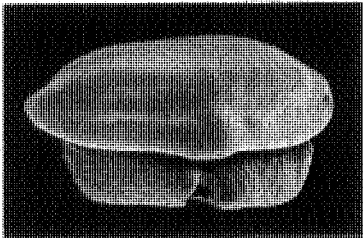
2 a



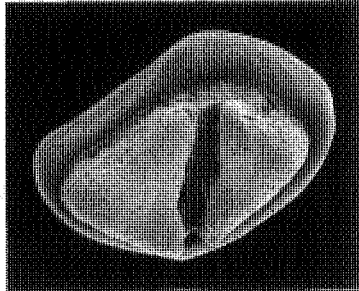
2b



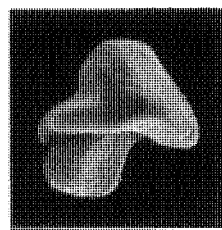
4 a



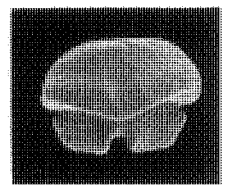
3 a



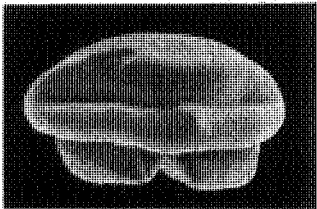
3 b



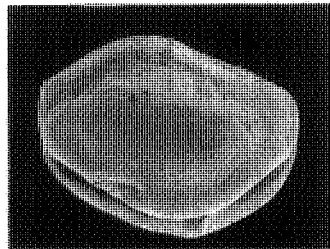
4b



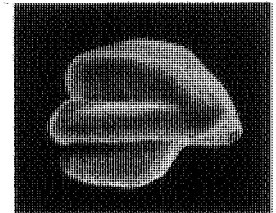
4 c



5 a



5 b



5c

Planche 4

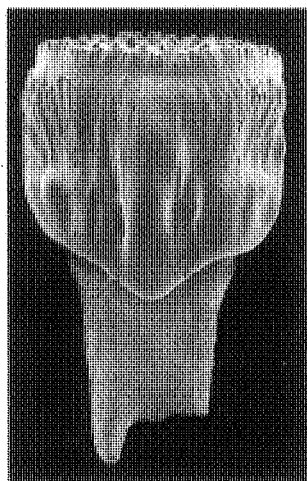
Figures 1-4: *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp. x 9,3 (sauf fig. 1e: x 22,5).

Fig. 1 (YOF 4); Dent antérieure; a: vue linguale; b: profil; c: vue labiale; d: vue occlusale; e: détail de la face occlusale, en vue labiale de trois-quarts. HOLOTYPE.

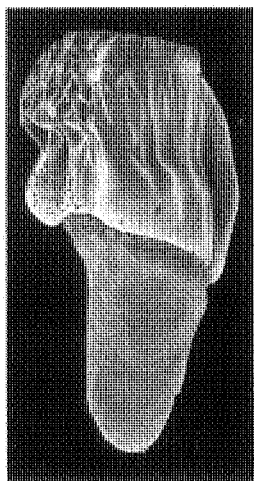
Fig. 2 (YOF 5); Dent antérieure; a: vue linguale; b: profil; c: vue labiale.

Fig. 3 (YOF 6); Dent antérieure; a: vue linguale; b: vue labiale; c: vue occlusale; d: vue basilaire.

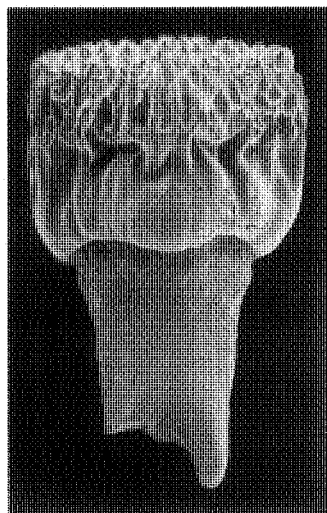
Fig. 4 (YOF 7); Dent latérale; a: vue occlusale; b: profil; c: vue labiale.



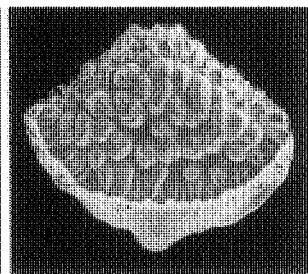
1 a



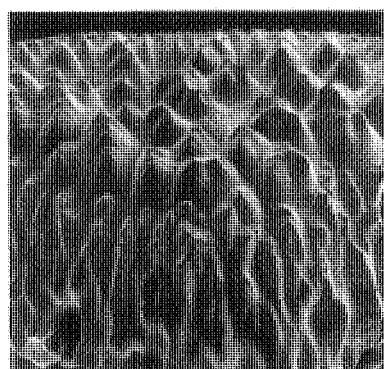
1 b



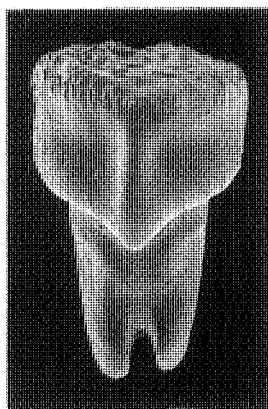
1 c



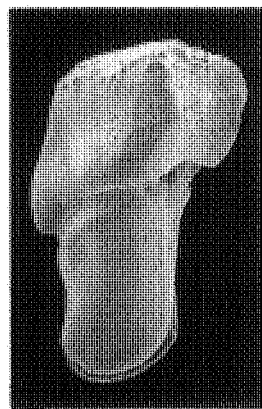
1 d



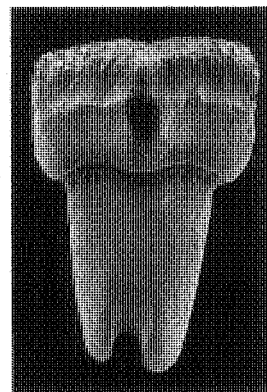
1 e



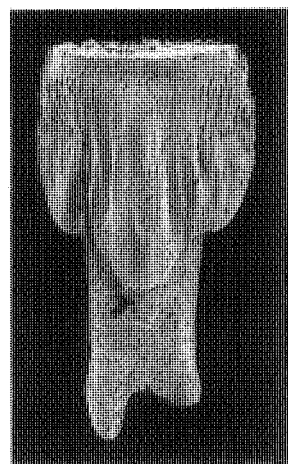
2 a



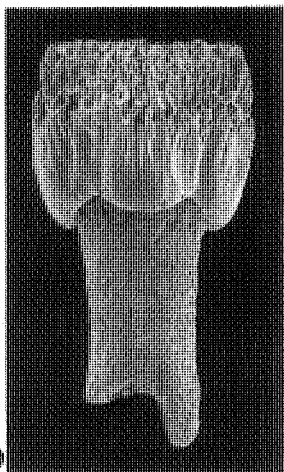
2 b



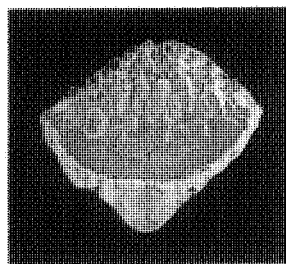
2 c



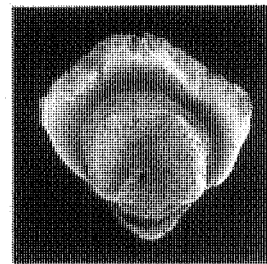
3 a



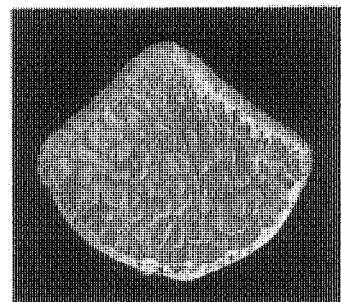
3 b



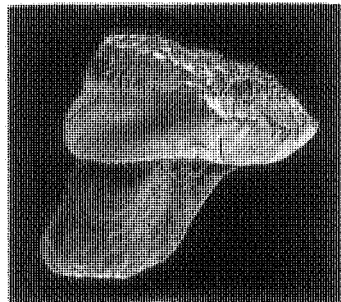
3 c



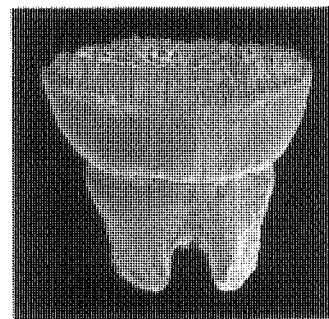
3 d



4 a



4 b



4 c

Planche 5

Figures 1-2: *Prosopodon assafai* nov. gen. nov. sp. x 9,3.

Fig. 1 (YOF 8); Dent latérale; a: vue linguale; b: vue basilaire; c: profil.

Fig. 2 (YOF 9); Dent latérale; a: vue linguale; b: vue basilaire.

Figures 3-9: *Ixobatis mucronata* (ARAMBOURG, 1952).

Fig. 3 (YOU 60); Dent antérieure; a: vue occlusale; b: vue linguale; c: profil. x 19,2.

Fig. 4 (YOU 61); Dent antérieure, vue labiale. x 19,2.

Fig. 5 (YOU 62); Dent antérieure; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 19,2.

Fig. 6 (YOU 63); Dent latéro-antérieure, vue occlusale. x 19,2.

Fig. 7 (GEB 8); Dent latéro-antérieure, vue occlusale. x 19,2.

Fig. 8 (SDD 14); Dent latérale; a: vue occlusale; b: vue basilaire; c: vue linguale. x 20.

Fig. 9 (SDD 15); Dent latérale; a: vue linguale; b: profil; c: vue occlusale. x 20.

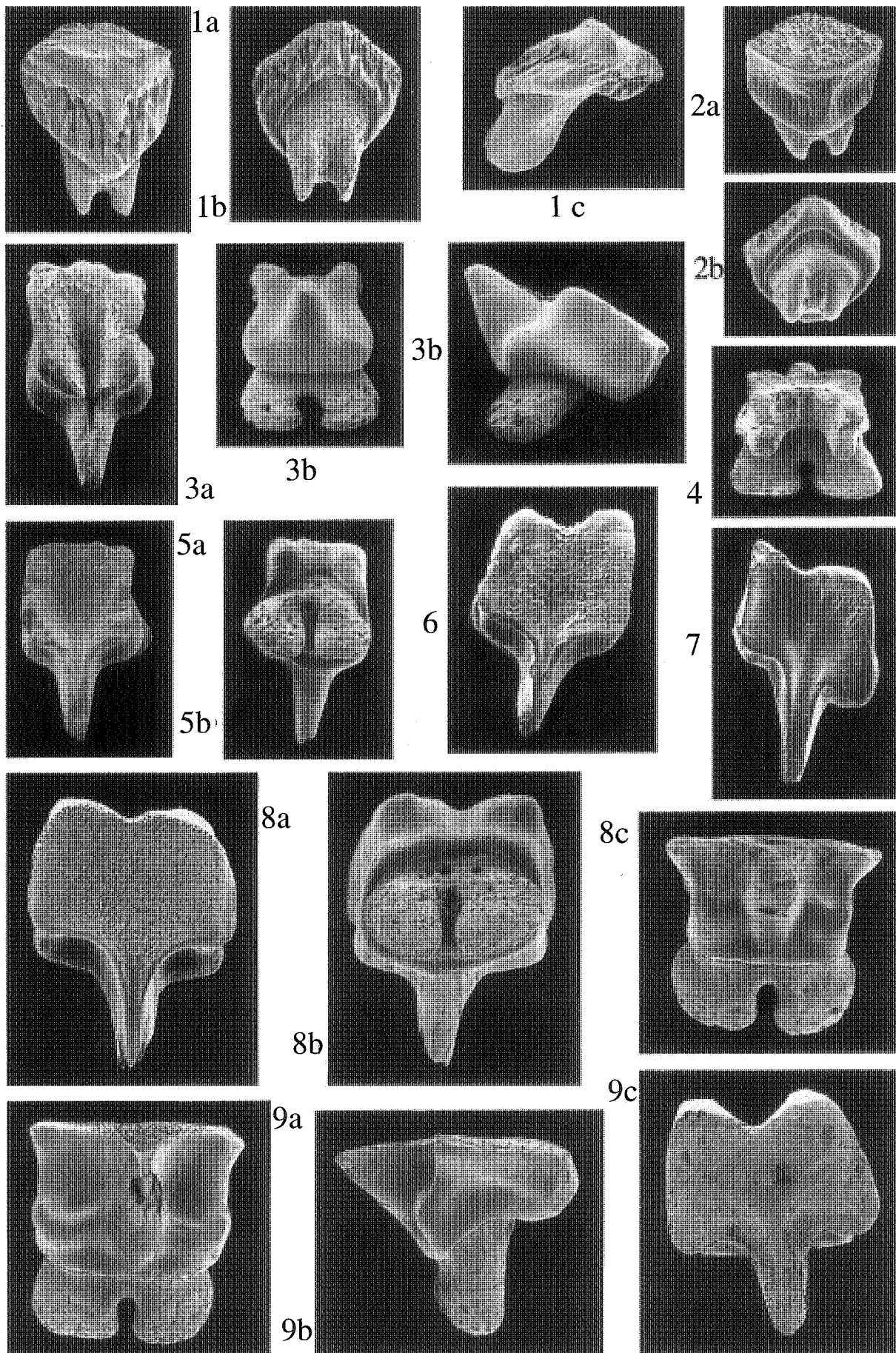


Planche 6

Figures 1-8: *Ixobatis mucronata* (ARAMBOURG, 1952).

Fig. 1 (SDD 16); Dent latérale; a: vue linguale de trois-quarts; b: vue linguale; c: vue labiale; d: vue basilaire. x 20.

Fig. 2 (SDD 17); Dent très latérale; a: vue occlusale; b: profil. x 20.

Fig. 3 (YOU 64); Dent très latérale; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 19,2.

Fig. 4 (SDD 18); Dent très latérale, profil. x 20.

Fig. 5 (SDD 19); Dent très latérale; a: vue occlusale; b: profil; c: vue linguale. x 20.

Fig. 6 (SDD 20); Dent très latérale; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 20.

Fig. 7 (YOU 65); Dent très latérale; a: profil; b: vue occlusale; x 19,2; c: détail de la face occlusale, x 72.

Fig. 8 (YOU 66); Dent très latérale; a: profil; b: vue occlusale. x 19,2.

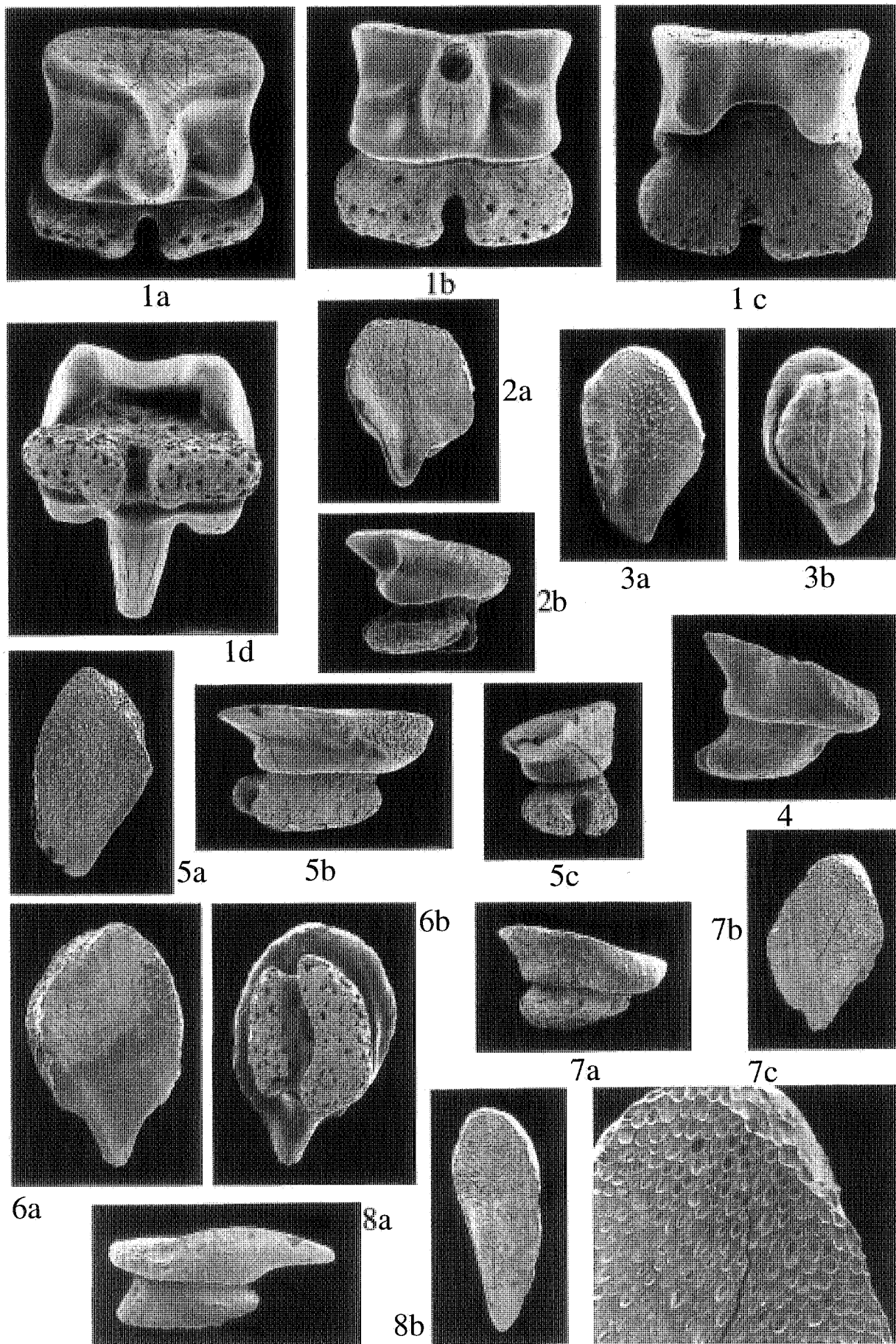


Planche 7

Figures 1-5: Forme indéterminée (*I. mucronata* ou *Rhombodus microdon* ?) x 26,4 .

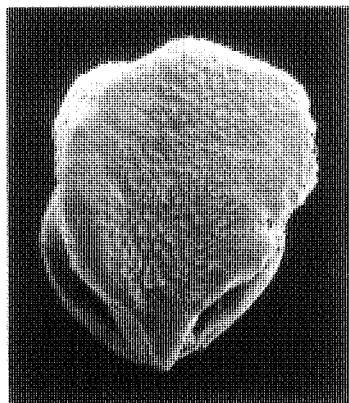
Fig. 1 (YOU 67); Dent antérieure; a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 2 (YOU 68); Dent antérieure; a: profil; b: vue linguale de trois-quarts.

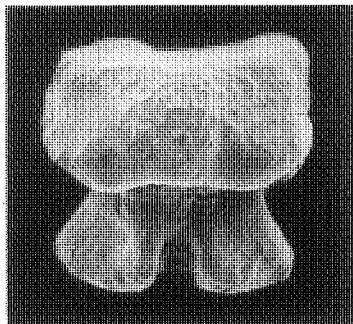
Fig. 3 (YOU 69); Dent latérale; a: vue occlusale; b: vue basilaire.

Fig. 4 (YOU 70); Dent antérieure; a: vue linguale; b: vue occlusale.

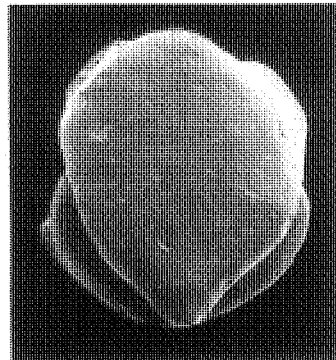
Fig. 5 (YOU 71); Dent latérale; a: vue occlusale; b: vue basilaire.



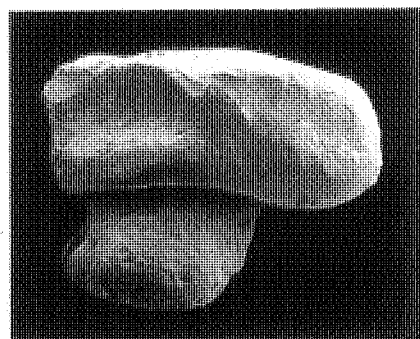
1a



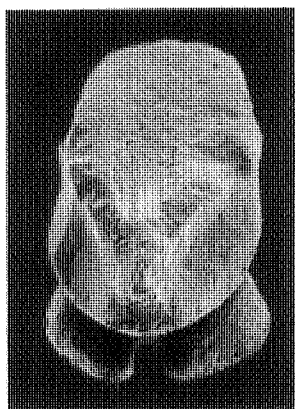
1b



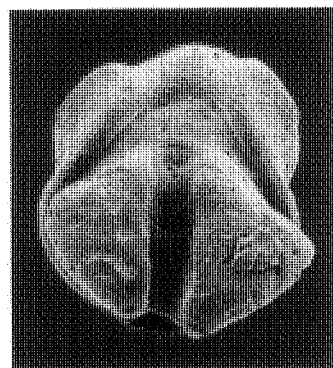
3a



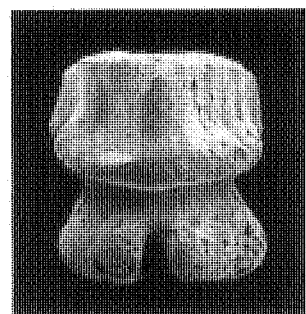
2a



2b



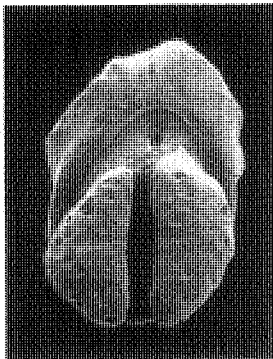
3b



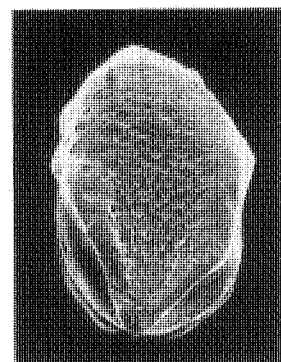
4a



4b



5a



5b

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES ELASMOBRANCHES DU THANETIEN (PALEOCENE) DU BASSIN DE PARIS

1. Découverte d'une faune d'Elasmobranches dans la partie supérieure des Sables de Bracheux (Thanétien, Paléocène du Bassin de Paris) des régions de Compiègne (Oise) et de Montdidier (Somme).

par

Jean-Paul BAUT (*) & Bertrand GENAULT (**)

Résumé : La prospection d'un niveau riche en restes de vertébrés fossiles, au sommet des Sables de Bracheux (Thanétien, Paléocène du Bassin de Paris) de la feuille géologique 1/50.000 de Montdidier, a permis la découverte d'une faune d'Elasmobranches très diversifiée. Sa description, inédite au niveau du Bassin de Paris, permet de montrer la présence de trente deux espèces, dont deux sont nouvelles : *Mustelus biddlei* nov. sp., "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp.

La description de la plupart des taxons trouvés permet d'augmenter sensiblement nos connaissances sur l'ichthyofaune du Paléocène. L'analyse biostratigraphique et paléoécologique, ainsi que la comparaison de cette faune avec celles des bassins limitrophes nordiques (Belgique, Angleterre), atlantiques (Etats-Unis) ou mésogéens (Maroc) sont effectuées. Ceci permet de préciser les affinités yprésiennes de cet assemblage faunique, et suggère l'existence, au Thanétien terminal, d'une communication du Bassin de Paris avec le domaine Atlantique et la Mésogée.

Mots-clés : Elasmobranchii, Paléocène, Thanétien supérieur, Sables de Bracheux, Bassin de Paris, France, espèces nouvelles.

Abstract : The prospection of a new rich fossil vertebrates level, at the top of the Sands of Bracheux (Thanetian, Paleocene, Paris Basin), of the Geological Sheet Montdidier (1/50.000) led to the discovery of a very diversified elasmobranch fauna. The description of this inedited fauna for the Paris Basin allows to show the presence of thirty-two species of which two are new : *Mustelus biddlei* nov. sp., "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp.

The critical description of most of the present taxa permits to increase our knowledge of the paleocene ichthyofauna. The biostratigraphical and paleoecological analysis of this fauna, as well as its comparison with the ones of the northern limitrophe basins (Belgium, England), the atlantic basin (United States) and the mesogean area (Morocco) are presented. It allows to precize the ypresian affinities of this faunistic assemblage and suggests that a connection existed between the Paris Basin, the Atlantic Ocean and the Mesogea at the last Thanetian.

Key-words : Elasmobranchii, Paleocene, Upper Thanetian, Sands of Bracheux, Paris Basin, France, new species.

Kurzfassung : Die Muster einer reichen Schicht fossieler Vertebraten des oberen Teils der Bracheux - Sände (Thanetium, Palaeozän des Pariser Beckens) (Geologische Karte 1/50.000 Montdidier) ergaben eine differenzierte Elasmobranchierfauna. Die Beschreibung, welche unbekannt ist für das Pariser Becken, zeigt zwei und dreizig Arten wovon zwei unbekannt waren : *Mustelus biddlei* nov. sp. und "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp.

Die Beschreibung der meisten Taxa verbessert unsere Kenntnis der palaeozäner Ichthyofauna. Biostratigraphische und palaeoökologische Analyse wie auch der Vergleich dieser Fauna mit denen der angrenzenden nördlichen Becken (Belgien, England) oder die Mesogea (Marokko) sind aufgeführt. Sie erlauben die Bestimmung der Affinität dieser Faunazusammenstellung mit dem Ypresian und suggerieren die Existenz einer Verbindung zwischen dem Pariser Becken, dem Atlantik und dem Mesogea Meer am Ende des Thanetiums.

Schlüsselwörter : Elasmobranchii, Palaeozän, Ober Thanetium, Bracheux - Sände, Pariser Becken, Frankreich, neue Arten.

(*) Collaborateur du Service Géologique de Belgique - 3, rue Toulouse Lautrec - 91460 Marcoussis - France

(**) Collaborateur du Service Géologique de Belgique - 10, rue Noguette - Gourville - 78660 Prunay-en-Yvelines - France

INTRODUCTION

Les faciès sableux de la phase terminale du Thanétien sont bien connus dans le Bassin de Paris (Mégny, 1980). Ils sont représentés essentiellement par les Sables de Châlons-sur-Vesles et par les Sables de Bracheux (zone III - Leriche, 1903). Les premiers correspondent à une phase de dépôt sous forte influence continentale et sont situés principalement sur la bordure Est du bassin (région de Reims). Les seconds, dont le type a été pris près de Beauvais (Butte de la Justice, commune de Bracheux) sont des sables fins, gris à ocre, et représentent les restes sédimentaires de la transgression qui a recouvert le Bassin de Paris au Thanétien supérieur.

Au Thanétien inférieur (Heersien, zone I - Leriche, 1903), le domaine marin d'influence nordique s'étendant sur le bassin belge transgresse vers le sud, en contournant l'anticlinal du pays de Bray par l'est.

On assiste alors, pendant le Thanétien supérieur, aux dépôts des Sables de Bracheux. A cette époque, le pôle d'épirogénèse négative du Bassin de Paris se situe légèrement au sud de Compiègne, à très faible distance de la zone couverte par nos recherches (Cavelier & Pomerol, 1979).

Une étude assez complète de la faune de mollusques de ces faciès, réalisée par Farchad (1936), a montré que les faunes thanétiennes du Bassin de Paris sont plus froides que celles du Dano-Montien ou du Cuisien.

L'ichthyofaune du Thanétien parisien est mal connue. Les études systématiques les plus récentes remontent au début du siècle (Priem, 1901, 1908 ; Leriche, 1908, 1922). Elles ont permis la reconnaissance d'une dizaine d'espèces d'Elasmobranches, des Lamniiformes de grande taille pour la plupart. Ces faunes proviennent principalement de la région de Reims (Sables de Châlons-sur-Vesles, Conglomérat de Cernay), c'est-à-dire de faciès marins soumis localement à d'importantes influences continentales.

Plus récemment, Cappetta (1988a) et Dutheil (1991) ont fourni une liste faunique, non documentée et non illustrée, des Elasmobranches du Cénozoïque parisien, parmi lesquelles vingt-trois espèces sont recensées dans les Sables de Bracheux.

ETUDE DE TERRAIN

La zone prospectée lors de cette étude s'étend sur une quinzaine de kilomètres, entre Montdidier (Somme) et Compiègne (Oise). Tous les sites, sauf celui de Rollot, sont situés dans la vallée du Matz (voir figure 1.).

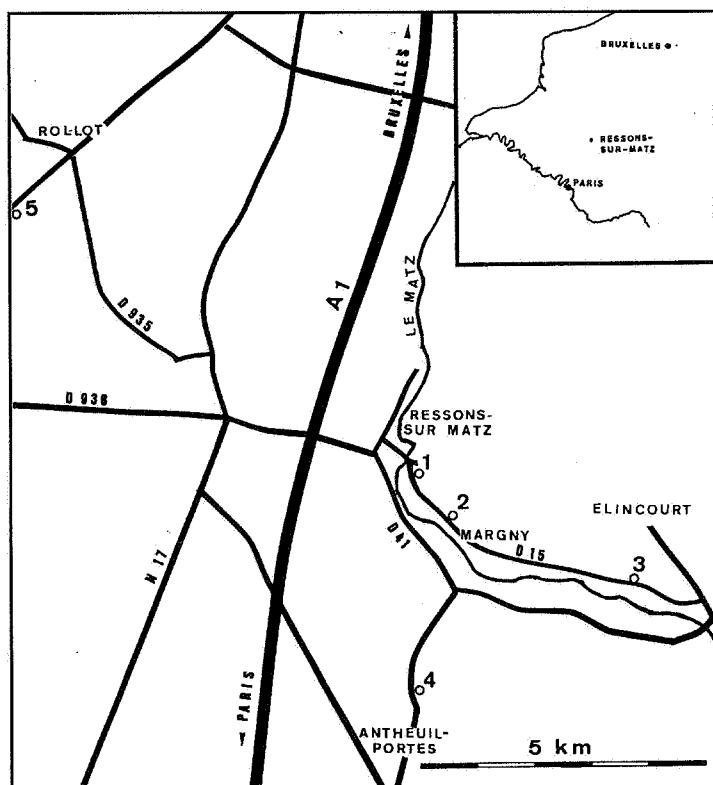


Figure 1. - Localisation des sites prospectés sur la carte régionale de la vallée du Matz, entre Compiègne et Montdidier.

1. Ressons-sur-Matz
2. Margny-sur-Matz
3. Elincourt-St- Marguerite
4. Antheuil-Portes
5. Rollot

Une dizaine de gisements ont été échantillonnés au cours d'une vingtaine de journées de fouille. Cinq localités se sont révélées particulièrement intéressantes :

-Ressons-sur-Matz - Oise (X = 630.250, Y = 203.600)

Ce site est situé sur la gauche de la route départementale D15 menant de Ressons-sur-Matz à Margny-sur-Matz, à la sortie du bourg, dans une ancienne sablière actuellement masquée par la végétation. Après rafraîchissement de la partie supérieure de la coupe, environ 6 tonnes de sédiments ont été prélevés et intégralement tamisés sur maille de 500 μ m.

-Margny-sur-Matz - Oise (X = 630.850, Y = 203.200)

Cette ancienne sablière située également au bord de la D15, à quelques centaines de mètres de la précédente, n'a été prospectée qu'une seule fois. Le prélèvement de 0,5 tonne de sédiments intégralement tamisés sur maille de 500 μ m a livré, comparativement avec Ressons-sur-Matz, une microfaune beaucoup moins riche.

-Elincourt-Ste-Marguerite - Oise (X = 636.050, Y = 201.000)

Comme les deux sablières précédentes, cette ancienne exploitation est située sur le bord de la départementale D15, entre Margny-sur-Matz et Elincourt-Ste-Marguerite. La partie inférieure de la coupe, masquée par des éboulements, n'est plus accessible. La partie supérieure, bien dégagée sur une hauteur de 4 mètres environ, présente un front d'exploitation relativement étendu.

Le prélèvement de 6 tonnes de sédiments, trié pour moitié sur maille de 500 μ m et pour moitié sur maille de 1000 μ m, a livré principalement des restes fossiles de grandes dimensions. La présence du ravinement existant, dans cette région, à la partie supérieure des Sables de Bracheux, est particulièrement bien visible dans ce site.

-Antheuil-Portes - Oise (X = 630,260, Y = 200,040)

Cette ancienne sablière est située à la sortie de Antheuil-Portes, sur la droite de la route menant à Marquéglise, un peu avant la traversée de la ligne de chemin de fer. Cette sablière, déjà signalée et étudiée par Rouvillois (1960), présente une belle coupe dans la partie supérieure des Sables de Bracheux.

Le ravinement signalé ci-dessus est nettement visible au sein des sables. Les dépressions visibles sont remplies de coquilles de mollusques (huîtres) et de galets. Elles peuvent atteindre plus de deux mètres de profondeur. Environ 1/2 tonne de sédiments a été prélevée. Leur tamisage sur maille de 500 et 1000 μ m a livré peu de restes d'Elasmobranches.

-Rollot - Somme (X = 622.650, Y = 208.750)

Cette importante sablière, située à la sortie de Rollot, sur le bord de la route D27 menant à Courcelles-Epayelles, a été remblayée en 1993. Elle présentait une belle coupe du Thanétien sur une dizaine de mètres, depuis les niveaux sableux transgressifs sur la craie, jusqu'aux niveaux calcaires supérieurs.

Connu depuis de nombreuses années, ce site a fait l'objet de plusieurs travaux : Broekman (1977), Pomerol (1968, 1974). Environ 7 tonnes de sédiments ont été prélevées et tamisées pour moitié sur maille de 500 μ m et pour moitié sur maille de 1000 μ m.

Les Elasmobranches sont principalement représentés par des restes de dimensions supérieures au millimètre, la microfaune étant beaucoup moins abondante qu'à Ressons-sur-Matz.



Figure 2 - Vue générale de la sablière de Rollot - Coupe stratigraphique complète du Thanétien, depuis la Craie constituant le sol de l'exploitation, jusqu'au Calcaire de Mortemer (Sparnacien). Le niveau fouillé lors de cette étude est situé à la partie supérieure de la coupe (repère 4).



Figure 3 - Sablière d'Elincourt-Ste-Marguerite - Partie supérieure de la coupe stratigraphique. Le ravinement signalé dans le texte est nettement visible dans cette localité. Le niveau fouillé lors de cette étude est situé au dessus de ce ravinement (repère 4).

COUPE STRATIGRAPHIQUE

La coupe stratigraphique de synthèse du Thanétien de cette région (figure 6), établie d'après les relevés effectués lors de l'étude de terrain et d'après les travaux des auteurs (Broekman, 1977 ; Pomerol, 1968, 1974 ; notice de la carte géologique BRGM), est la suivante (de haut en bas) :

-1- Terre végétale (0,5m).

-2- Calcaires de Mortemer (0,3 à 1 m), de couleur grise.

-3- Marnes de Marquéglise (0,3 à 1,5 m), de couleur verte, avec des lits d'huîtres.

-4- Partie supérieure des Sables de Bracheux (1 à 2 m) constituée de sables fins, quartzeux, glauconieux et de couleur gris-vert. Cet horizon est fossilifère : mollusques (nombreuses huîtres, dont certaines ont encore leurs valves en connexion), élasmodontes, téléostéens, holocéphales, crocodiliens, chéloniens. **C'est ce niveau qui a fourni la faune d'Elasmodontes étudiée dans le présent travail.** Une zone de ravinement, avec des cuvettes à coquilles et galets atteignant 1,5 m de profondeur, existe à la base de cet horizon (Rouvillois, 1960).

On observe localement, à Rollot et à Elincourt-Ste-Marguerite, la subdivision de ce niveau en deux horizons distincts surtout par la couleur des sédiments qu'ils livrent : sables roux à la base, avec de nombreuses dents roulées et brisées, sables gris-vert au sommet, moins fossilifères, mais avec des restes mieux conservés.

-5- Sables roux, azoïques (2 m).

-6- Sables de Bracheux (8 m), de couleur gris-vert, avec traces de bioturbations et stratifications entrecroisées à la partie supérieure. Présence d'un niveau marneux peu épais (0,1 à 0,2 m) à la partie médiane, et reconnaissance d'un niveau sableux riche en éléments grossiers et en débris de coquilles de mollusques, à la partie inférieure.

-7- Zone de contact avec la craie (0,1 m) constituée de sables roux, avec de nombreux galets de silex. Cet horizon est fossilifère et livre principalement des restes de vertébrés (élasmodontes, téléostéens, holocéphales, chéloniens, crocodiliens).

Seule la localité de Rollot permettait d'observer la coupe complète, depuis le sommet des sables jusqu'au contact avec la craie (12 à 15 m). Malheureusement, son remblaiement et sa transformation en site d'enfouissement d'ordures, en 1993/1994, nous privent d'une source unique de renseignements stratigraphiques et restreint considérablement l'observation du Thanétien dans cette région.

Plusieurs autres points de prélèvement, situés principalement dans la vallée du Matz, se sont révélés également fossilifères (Ricquebourg, Marquéglise, Vignemont, Chevincourt, Canny-sur-Matz). Il semble que la présence de restes d'Elasmodontes, au sein de la partie supérieure des Sables de Bracheux de cette région, soit un phénomène assez constant.

Le sédiment prélevé représente environ 20 tonnes de sables, qui ont été tamisées à l'eau, sur site, ou à proximité (tamis à maille de 500 μ m), puis triées au laboratoire, après une attaque à l'acide acétique et une séparation sur liquide lourd (Polytungstate de Sodium) pour les petites fractions.

L'horizon qui nous intéresse dans le cadre de cette étude correspond au niveau repère 6 (Pomerol, 1968) ou repère D (Broekman, 1977). Il appartient au Thanétien terminal et est situé juste en-dessous du Calcaire de Mortemer rattaché aujourd'hui au Sparnacien basal (Pomerol, 1973, communication personnelle), bien que cette opinion ne soit pas partagée par tous les auteurs (Crasquin-Soleau S., Damotte R., Depeche F., Guernet C. & Lethiers F., 1989).



Figure 4 - Sablière d'Elincourt-Ste-Marguerite - Détail du niveau 4 prospecté lors de cette étude. Le contact entre les deux horizons signalés ci-dessus est nettement visible à la partie médiane de cette photo. On y observe la présence de nombreux galets roulés.



Figure 5 - Sablière d'Elincourt-Ste-Marguerite - Détail du niveau 4 (partie supérieure) . Les Sables de Bracheux, très fins et de couleur gris-vert, livrent ici de nombreuses coquilles de mollusques. Il s'agit principalement de Lamellibranches dont les coquilles sont en voie de dissolution.

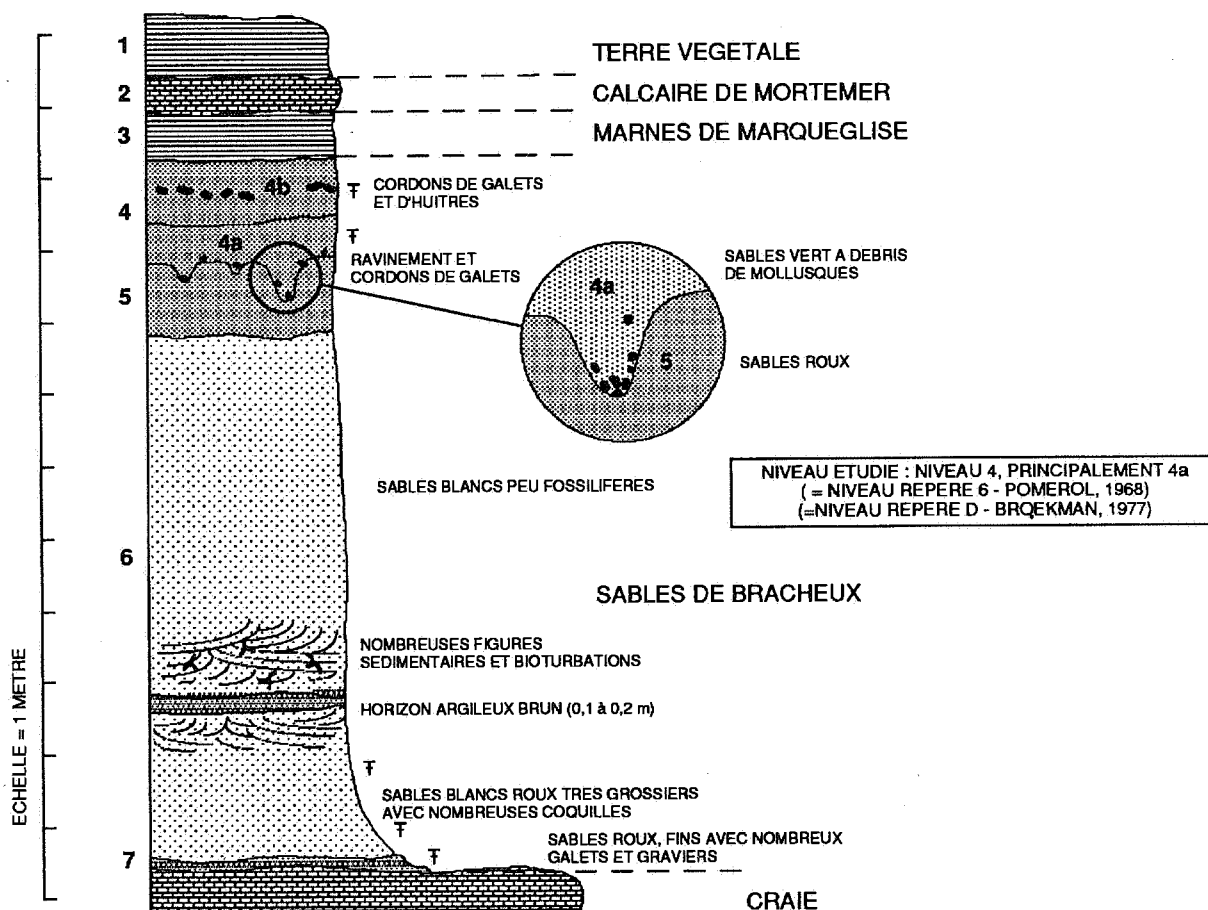


Figure 6 - Coupe stratigraphique de synthèse du Thanétien de la vallée du Matz, entre Compiègne et Montdidier, d'après les coupes fournies par Rouvillois (1960), Pomerol (1968, 1973, 1974), Broekman (1977), et complétées par les relevés de terrain effectués par les auteurs.

PALEONTOLOGIE

Les restes d'Elasmobranches, en majorité des dents, sont généralement en suffisamment bon état de conservation pour en permettre l'étude. Toutefois, les racines des dents présentent fréquemment des traces de dissolution, de fissure ou de cassure, témoignant ainsi d'une importante altération post-mortem.

Ces restes sont retrouvés de façon relativement homogène sur la totalité de la couche 4 (sur une épaisseur variant de 1 à 2 mètres), parmi les nombreuses coquilles de mollusques, principalement des huîtres, que ce niveau livre également. Il ne semble pas y avoir eu d'accumulation dans des horizons stratigraphiques bien particuliers, mais plutôt dans des zones géographiques privilégiées : ainsi, pour un même volume de sédiments prélevés, les sites de Rollot et d'Elincourt-Ste-Marguerite se sont surtout révélés riches en macrofaune (taille des restes supérieure à 5 mm) tandis que celui de Ressons-sur-Matz est surtout remarquable par sa microfaune. On observe également ces importantes variations, dans l'abondance et dans la taille des restes trouvés, entre des gîtes situés à très faible distance l'un de l'autre, comme c'est le cas pour Margny-sur-Matz et Ressons-sur-Matz par exemple.

En plus des dents, de nombreuses vertèbres, quelques boucles et de très rares aiguillons complètent ce matériel. On trouve également de nombreux restes de téléostéens (dents, vertèbres, otolithes), ainsi que quelques restes de crocodiliens et de chéloniens. Malgré le nombre important de restes fossiles mis à jour (plusieurs milliers de pièces), aucune dent de mammifère n'a été trouvée.

Le principal but de ce travail est de signaler l'existence d'une faune particulière et inédite au sein du Thanétien du Bassin de Paris. Il n'entre donc pas dans le cadre de cet article d'effectuer la révision et la revalidation systématique de tous les taxons présents dans ce matériel. Tout au plus, nous indiquerons notre point de vue sur l'état actuel de notre compréhension de la systématique des Elasmobranches, au fur et à mesure de l'inventaire des espèces.

La classification adoptée est celle proposée par Cappetta (1987) et actualisée par Cappetta, Duffin et Zidek (1993). La synonymie fournie est volontairement restreinte aux références ayant fait l'objet d'un travail spécifique, ou à celles permettant un examen iconographique critique lors de l'étude des espèces de notre matériel. Pour une synonymie plus complète, il convient de se reporter principalement aux travaux de Maurice Leriche, Edgar Casier et Jacques Herman.

Les types des espèces nouvelles et les pièces figurées (exceptée *Otodus obliquus* Agassiz, 1843) sont déposés dans les collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Section des Vertébrés Fossiles, rue Vautier à Bruxelles.

ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838
NEOSELACHII Compagno, 1977
Superordre des SQUALOMORPHII Compagno, 1973
Ordre des HEXANCHIFORMES Buen, 1926
Famille des HEXANCHIDAE Gray, 1851

Genre *Notidanodon* Cappetta, 1975

Notidanodon loozi (Vincent, 1876)

- 1902. *Notidanus loozi* Vincent, Leriche (p. 17, pl. I, fig. 23)
- 1951. *Notidanus loozi* Vincent, Leriche (p. 492, pl. XLII, fig. 3 à 6)
- 1962. *Notidanus loozi* Vincent, Gurr (p. 422, pl. 17, fig. 2 à 6)
- 1967. *Notidanus* (? *Hexanchus*) *loozi* Vincent, Casier (p. 19, pl. VI, fig. 1 & 2)
- 1977. *Notidanus* ? *loozi* Vincent, Herman (p. 99, pl. 3, fig. 8)
- 1979. *Notidanodon loozi* (Vincent), Ward (p. 122, pl. 3, fig. 8)
- 1983. *Notidanodon loozi* (Vincent), Hovestadt, Hovestadt, Smith (p. 71, pl. 1)

Matériel : Elincourt : une dent latérale incomplète (collection Fontana).

Discussion : Cette espèce de grande taille, dont le statut générique a été redéfini par Cappetta (1975), est bien connue dans le Paléocène de Belgique ou d'Angleterre. Elle est rare dans le Bassin de Paris, en particulier dans nos gisements, où elle n'est connue que par une dent incomplète. Il est vraisemblable que les conditions de vie dans la mer Thanétienne de la région de Montdidier n'étaient pas favorables au développement de ce grand squal.

Ordre des SQUALIFORMES Goodrich, 1909
Famille des SQUALIDAE Bonaparte, 1834

Genre *Megasqualus* Herman, 1982

Megasqualus orpiensis (Winkler, 1874)
(pl. 1, fig. 1 à 5)

- 1902. *Acanthias orpiensis* (Winkler), Leriche (p. 14, pl. I, fig. 1 à 8)
- 1962. *Squalus (Acanthias) orpiensis* (Winkler), Gurr (p. 431, pl. 21, fig. 4 à 12)
- 1967. *Squalus orpiensis* (Winkler), Casier (p. 21, pl. VI, fig. 6 & 7)
- 1972. *Squalus orpiensis* (Winkler), Herman (p. 193)
- 1977. *Squalus orpiensis* (Winkler), Herman (p. 137, pl. 5, fig. 8a à 8f)
- 1982b. *Megasqualus orpiensis* (Winkler), Herman (p. 2, pl. 1, fig. 6 à 6d)

Matériel : Rollot : 14 dents, Ressons : 16 dents, Elincourt : 17 dents, Antheuil-Portes : 1 dent.

Discussion : Leriche (1951), Casier (1967) et Herman (1977, 1982b) ont fourni des descriptions détaillées de la denture de ce Squalidae de grande taille, descriptions auxquelles il y a peu de choses à ajouter. Nous rappelons les principales caractéristiques de l'espèce :

- dents le plus souvent de grande taille.
- nette crénulation de la couronne, peu marquée sur le tranchant antérieur de la cuspide, plus prononcée sur le talon, et s'atténuant avec l'âge.
- les dents des individus juvéniles présentent une crénulation des tranchants et du talon plus nette que celle des adultes (Herman, 1982b).
- cuspide large, avec un tablier très développé.
- racine assez développée, avec un nombre élevé de foramens latéraux (huit ou neuf paires).

Les dents de notre matériel présentent ces caractères. Leur taille varie de quelques millimètres à plus d'un centimètre. Une dent provenant de Ressons présente une taille remarquable (12 mm de longueur pour 6 mm de hauteur). Ses caractéristiques indiquent qu'elle provient d'un individu très âgé : crénulation du tranchant antérieur pratiquement inexistante, talon fortement denticulé et nettement séparé de la cuspide par une forte encoche, protubérance médio-labiale très marquée, surplomb important de la cuspide sur la racine à la face labiale, forts plissotements à la jonction entre la couronne et la racine sur la face linguale de la cuspide, enfin, forte usure fonctionnelle de l'extrémité de la cuspide. Herman (1973) a noté la tendance au gigantisme que présente cette espèce dans les terrains du Landénien belge.

Cette espèce est bien connue dans les terrains du Landénien de Belgique, où elle présente une tendance à se raréfier en montant dans la série stratigraphique (Casier, 1967) : extrêmement commune dans le Heersien d'Orple-Grand, elle est beaucoup moins fréquente dans le Landénien de Doormal.

Elle possède une répartition paléogéographique principalement limitée à l'Europe du nord : Angleterre, Belgique (Cappetta, 1987). Bien que sa présence dans le Bassin de Paris soit déjà connue (Dutheil, 1991), sa figuration y est inédite.

Genre *Squalus* Linné, 1758

***Squalus minor* (Daimeries, 1888) (pl. 2, fig. 1 à 3)**

1902. *Acanthias minor* (Daimeries), Leriche (p. 16, pl. I, fig. 9 à 16)
1966. *Squalus minor* (Leriche), Casier (p. 62, pl. 3, fig. 13 à 16)
1972. *Squalus minor* (Daimeries), Herman (p. 193, pl. 1, fig. 3 & 4)
1977. *Squalus minor* (Leriche), Herman (p. 134, pl. 5, fig. 7)
1982b. *Squalus minor* (Leriche), Herman (p. 3, fig. 1 à 3)

Matériel : Rollot : 15 dents, Ressons : 58 dents, Elincourt : 5 dents.

Discussion : Cette espèce possède des dents de petite taille, aux tranchants et au talon antérieur toujours lisses. On retrouve l'assymétrie de la racine, l'échancrure de son bord distal et l'irrégularité prononcée de son bord mésial signalées par Casier (1966). Le talon antérieur est toujours assez haut, avec un profil supérieur relativement arrondi. L'infudibulum est assez développé.

Les dents les plus latérales présentent, du côté labial, deux expansions radiculaires très caractéristiques (symphyséale et commissurale), couramment observées sur le matériel provenant du Landénien de Belgique (Casier 1961 ; Herman, 1972).

Cette espèce est particulièrement abondante et dominante dans le Landénien belge (à Maret, elle représente plus de 50 % de la totalité des dents retrouvées). Elle se rencontre également communément dans les Sables de Bracheux de la vallée du Matz, mais n'y est jamais dominante.

La fréquence relative entre les deux espèces *Megasqualus orpiensis* et *Squalus minor* observée par Herman (1977) dans les terrains belges où la deuxième forme est de 10 à 12 fois plus abondante que la première, n'a pas été observée dans ces proportions au sein de notre matériel. En prenant comme échantillon représentatif celui de

Ressons, où la totalité du sédiment a été triée en fraction fine (500 µm), on retrouve un rapport de 1 à 5 entre les deux espèces. C'est la première fois que cette espèce est décrite et figurée dans le Bassin de Paris.

Ordre des SQUATINIFORMES Buen, 1926
Famille des SQUATINIDAE Bonaparte, 1838

Genre *Squatina* Duméril, 1806

***Squatina prima* (Winkler, 1874)**
(pl. 2, fig. 4)

- 1931. *Squatina prima* (Winkler), White (p. 68, fig. 87 à 93)
- 1946. *Squatina prima* (Winkler), Casier (p. 53, pl. I, fig. 3)
- 1962. *Squatina prima* (Winkler), Gurr (p. 431, fig. 4)
- 1967. *Squatina prima* (Winkler), Casier (p. 20, pl. VI, fig. 4 & 5)
- 1972. *Squatina prima* (Winkler), Herman (p. 193, pl. 1, fig. 10)
- 1977. *Squatina prima* (Winkler), Herman (p. 127, pl. 5, fig. 5)

Matériel : Rollot : 37 dents, Ressons : 36 dents, Elincourt : 21 dents, Antheuil-Portes : 2 dents, Margny : 4 dents.

Discussion : Les dents de cette espèce bien connue (Casier, 1966 ; Herman, 1977) atteignent une grande taille (jusqu'à 12 mm au sein de notre matériel). On note une forte hétérogénéité en ce qui concerne la dimension des dents, le petit matériel attribué à des individus juvéniles (de 1 à 3 mm) représentant la majorité des dents retrouvées. La racine est toujours très développée par rapport à la cuspide et elle présente, à la face basilaire, une forme losangique caractéristique de l'espèce (Casier, 1966).

Cette espèce est moyennement commune. Sa présence régulière dans tous les gisements visités indique des conditions de vie relativement favorable aux organismes benthiques, tant au niveau bathymétrie et nature du fond, qu'au niveau régime alimentaire (présence de nombreuses huîtres). Le genre *Squatina* Duméril présente une remarquable stabilité en ce qui concerne l'évolution de sa morphologie dentaire (Herman, 1977). Aussi, il est toujours très difficile d'individualiser les espèces les unes par rapport aux autres. L'espèce *Squatina prima* (Winkler, 1874) possède une extension stratigraphique très étendue, montant dans la série jusqu'à l'Eocène moyen (Bruxellien de Belgique, Lutétien du Bassin de Paris).

Superordre des GALEOMORPHII Compagno, 1973
Ordre des HETERODONTIFORMES Berg, 1937
Famille des HETERODONTIDAE Gray, 1851

Genre *Heterodontus* Blainville, 1816

***Heterodontus lerichei* Casier, 1943**
(pl. 2, fig. 5 & 6; pl. 3, fig. 1 à 4)

- 1943. *Heterodontus lerichei* Casier, Casier (p. 4, pl. 1, fig. 3)
- 1967. *Heterodontus lerichei* Casier, Casier (p. 18, pl. V, fig. 1 à 11)
- 1973. *Heterodontus lerichei* Casier, Herman (p. 272, pl. 1, fig. 5 & 6)
- 1977. *Heterodontus lerichei* Casier, Herman (p. 91, pl. 3, fig. 9)

Matériel : Rollot : 14 dents latérales & 3 dents antérieures, Ressons : 27 dents latérales & 11 dents antérieures, Elincourt : 3 dents latérales, Antheuil-Portes : 1 dent latérale, Margny : 2 dents latérales & 2 dents antérieures.

Description : Casier (1967) et Herman (1977), ont fourni une description complète de la denture de cette espèce. On retrouve, au sein de notre matériel, les nombreuses variations observables en fonction de la position des dents (intermédiaires, antérieures ou latérales). La terminologie utilisée est celle définie par Casier (1946) pour la forme actuelle *Heterodontus philippi* Bloch & Schneider, 1801.

Les dents antérieures atteignent une taille remarquable pour ce genre (plus de 3 mm). Elles présentent une ornementation de la région basale de la couronne très prononcée sur la face labiale, moins marquée sur la face linguale. Ces dents sont en général massives et trapues. La cuspide surplombe fortement la racine, aussi bien à la face labiale que linguale. Les dents antérieures sont aussi hautes que larges (par exemple 2 mm de hauteur et de 2,2 mm de largeur). Les cuspides latérales, une de chaque côté, sont peu développées et largement fusionnées avec la cuspide médiane. Celle-ci est nettement bombée aux deux faces et possède un sommet très arrondi.

Une dent antérieure paraissant provenir d'un individu juvénile (planche 3, figure 2), de taille sensiblement identique aux plus petites dents antérieures des individus adultes, et provenant d'Elincourt-Ste-Marguerite, est très différente de celles décrites précédemment : elle présente deux cuspides latérales de part et d'autre de la cuspide médiane. Leurs extrémités sont extrêmement arrondies et la cuspide médiane, peu développée en hauteur, se distingue toutefois nettement des cuspides latérales par sa largeur et par l'absence de fusionnement des cuspides entre elles. La face labiale de la couronne possède à sa base une zone marquée mais très peu ornementée. La face linguale n'est pas ornementée et la racine y présente un renflement assez prononcé. Malgré la faible différence de taille relevée entre cette dent d'individu juvénile et celles de certains individus adultes, à peine plus grandes, cette dent semble s'inscrire dans le schéma des stades intermédiaires de croissance décrits et figurés par Reif (1976). Par ailleurs, la morphologie globale de cette dent possède certaines ressemblances avec celle de l'espèce *Heterodontus sowasheense* figurée par Case (1994) dans l'Yprésien du Mississippi (planche 2, figures 19, 29, 30 & 33).

Les dents latéro-antérieures sont beaucoup plus étirées mésio-distalement. Leur couronne est relativement basse. Elle présente une ornementation de la région basale très prononcée en vue labiale, tout comme pour les dents antérieures. La racine est très massive, avec un net surplomb de la couronne à la face labiale. Le surplomb est peu prononcé sur la face linguale. Le tubercule médian de la couronne est peu proéminent.

Les dents latérales présentent une forme sinueuse. La face occlusale, fortement convexe et très ornementée, possède une crête peu saillante, de profil relativement régulier, avec parfois une légère tendance à se rapprocher d'un des bords de la cuspide. Les extrémités de la couronne sont légèrement arrondies. Sur les dents de grande taille, on note que le bord lingual est moins régulier, avec une nette tendance à la convexité, tandis que le bord labial est presque rectiligne.

Discussion : Au sein de notre matériel, la répartition entre dents antérieures et dents latérales est voisine d'un rapport de un pour trois. Casier (1966) note que l'examen des dentitions des représentants actuels du genre indique que ce rapport devrait normalement être équilibré. A l'examen des figures de la dentition des Hétérodontiformes actuels fournies par Reif (1976), il apparaît que ce rapport devrait plutôt être en faveur des dents antérieures.

Herman (1973) a rappelé les distinctions spécifiques entre *Heterodontus lerichei* Casier, 1943 et les autres espèces d'Hétérodontiformes décrites dans le Cénozoïque (Casier, 1946, 1966). Ce même auteur (1977), a également noté la grande stabilité que présente ce genre depuis le Crétacé supérieur, où l'on assiste progressivement à la réduction de la cuspide, surtout pour les cuspides latérales.

Dans nos contrées, cette espèce n'apparaît qu'au Thanétien supérieur. Totalement absente dans le Heersien de Maret (Herman, 1971, 1972), malgré un volume de fouille assez important (6 lentilles totalisant 11 mètres cubes), elle se retrouve couramment dans le Landénien de Doormal (Casier 1967) ainsi que dans les Sables de Bracheux. Il est possible que l'arrivée de cette espèce, au cours du Thanétien, dans nos régions soit liée au rétablissement des communications avec les bassins plus méridionaux. La description et la figuration de la dentition de cette espèce, dans les Sables de Bracheux, sont inédites.

Ordre des LAMNIFORMES Berg, 1958

Malgré un certain nombre de travaux sur le sujet, en particulier ceux de Glyckman (1964) et de Herman (1977), la systématique des représentants fossiles de cet ordre demeure toujours très controversée, particulièrement pour les familles Odontaspidae (Müller et Henle, 1841) et Lamnidae (Müller et Henle, 1841).

Nous rappelons brièvement que les Lamniformes, révisés par Glyckman en 1964, ont été subdivisés par cet auteur en quatre superfamilles. Herman (1977) a fourni une excellente explication "occidentale" de ce travail et a remodelé cette classification, particulièrement pour les formes crétacées et paléocènes. Cappetta (1987) souligne son désaccord partiel avec les vues de Glyckman et de Herman, et propose une systématique révisée, principalement en séparant

la famille des Lamnidae qui englobe dorénavant les familles Carcharodontidae et Isuridae. Il propose également la suppression de la famille des Jaekelodontidae, la séparation de celle-ci par rapport aux Odontaspidae sur la base des seuls arguments dentaires étant trop incomplète pour être valide. Nous rappelons que la classification utilisée dans cet article est celle proposée par Cappetta (1987) et qu'il ne nous appartient pas de remodeler cette classification.

Famille des ODONTASPIDIDAE Müller & Henle, 1839
(Jaekelodontidae Glyckman, 1964)

Une grande confusion règne actuellement dans la systématique des représentants fossiles de cette famille. Même pour les formes actuelles, la nomenclature reste incertaine. Ainsi, Compagno (1977, 1984) sur la base d'éléments zoologiques, reconnaît deux genres actuels : *Odontaspis* Agassiz, 1838 et *Eugomphodus* Gill, 1862. De façon récente, les espèces fossiles ont souvent été rattachées au genre *Synodontaspis* White, 1931, dont l'espèce type actuelle est *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810.

Le récent rétablissement, par l'ICZN, suite à la demande de Compagno et Follet, du genre *Carcharias* Rafinesque 1810, et son utilisation par Ward (1988) pour y placer un grand nombre d'espèces fossiles, relance le problème de la dénomination des genres d'Odontaspidae, le genre *Carcharias* ayant été utilisé pour désigner aussi bien des Lamniformes que des Carcharhiniformes.

Ce problème semble ressurgir assez régulièrement dans le débat paléontologique puisque Bertin (1939) et Arambourg (1952) ont déjà formulé la même remarque. L'un d'entre nous (Génault, 1993) a déjà eu l'occasion de commenter cette revalidation au sujet des espèces de l'Oligocène du Bassin de Paris.

Récemment, Ward (1988) a procédé au regroupement des espèces *Palaeohypotodus heinzeli* (Casier, 1967), *Hypotodus robustus* (Leriche, 1921), *Hypotodus verticalis* (Agassiz, 1843) avec *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843). Comme nous le verrons plus loin, nous ne sommes pas totalement d'accord sur le regroupement de toutes ces espèces. À l'examen des figures fournies par Ward (1988), seule *Hypotodus verticalis* (Agassiz, 1843) nous semble rattachable à *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843). Pour les autres espèces, nous estimons que l'étude mérite d'être approfondie et nous conserverons provisoirement, dans l'attente de pouvoir accéder au matériel sur lequel Ward s'est appuyé, les désignations anciennement admises.

Genre *Hypotodus* Jaekel, 1895
"*Hypotodus*" *robustus* (Leriche, 1921)
(pl. 4, fig. 1 & 2)

- 1931. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* Leriche, White (p. 62, fig. 75 à 79)
- 1946. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* Leriche, Casier (p. 68, pl. II, fig. 8)
- 1962. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* Leriche, Gurr (p. 425, pl. 19, fig. 5 à 9)
- 1966. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* Leriche, Casier (p. 71, pl. 4, fig. 9 à 11)
- 1967. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* Leriche, Casier (p. 25, pl. VI, fig. 19 à 20)
- 1994. *Carcharias robustus* (Leriche), Case (p. 111, fig. 4 dans le texte)

Matériel : Rollot : 17 dents, Ressons : 15 dents, Elincourt : 16 dents.

Discussion : La description et la figuration, par les auteurs (White, 1931 ; Casier, 1946, 1966, 1967), des dents de ce Lamniforme, sont suffisamment complètes pour qu'il ne soit pas nécessaire de procéder à leur description détaillée. Tout au plus, nous pouvons signaler que les dents retrouvées au sein de notre matériel appartiennent à des positions très diverses au sein de la mâchoire. Elles partagent un ensemble de caractères communs : couronne épaisse, parfaitement lisse et bombée sur la face labiale, limite émail-racine relativement rectiligne à la base de la face labiale, surtout pour les dents latérales, avec une racine peu élancée et épaisse, sillon médian nettement marqué, peu large mais relativement profond, surtout pour les dents antérieures, denticules latéraux peu développés. Ces caractères sont visibles aussi bien sur les dents antérieures que latérales.

Elles constituent, à ce titre, un lot relativement homogène et permettent, par leur observation, d'avoir une assez bonne idée de la denture de ce squalé. Certaines dents antérieures atteignent une taille remarquable (40 mm de hauteur, 20 mm de largeur).

Récemment, Cappetta (1987) et Ward (1988) ont formulé un certain nombre de remarques systématiques sur les Odontaspidae fossiles. Après avoir restreint, dans un premier temps, le genre *Hypotodus* Jaekel, 1895, à la seule espèce *verticalis*, récemment mise en synonymie avec *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843) par Ward (1988), ces réflexions ont en fin de compte abouti à l'invalidation de ce genre. A notre avis, en l'absence d'une figuration plus détaillée des spécimens sur lesquels Ward s'est appuyé, il nous semble que les caractères morphologiques décrivant l'espèce *Hypotodus robustus* Leriche (1921) dans sa conception d'origine demeurent valides. Ils permettent d'individualiser nettement la présence de ce Lamniforme au sein de notre matériel. Dans le respect des règles de nomenclature, nous utiliserons une désignation entre "" (puisque le genre *Hypotodus* Jaekel, a été "vidé" de son contenu), dans l'attente d'une nouvelle désignation générique, dont la discussion et la validation systématique sortent du cadre de cet article.

Genre *Jaekelotodus* Menner, 1928

Jaekelotodus heinzelini (Casier, 1967) (pl. 4, fig. 3 & 4)

1967. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *heinzelini* Casier, Casier (p. 24, pl. VI, fig. 14 à 17)

Matériel : Rollot : 10 dents, Ressons : 6 dents, Elincourt : 8 dents.

Description : Cette espèce, de description relativement récente (Casier, 1967), a été peu figurée et peu décrite. En raison de cette méconnaissance, elle est souvent passée inaperçue au sein des assemblages fauniques. En complément de la description effectuée par Casier (1967), nous indiquons, ci-après, les caractéristiques principales de quelques unes des dents de notre matériel.

Une dent latérale de grande taille (30 mm) provenant d'Elincourt-Ste-Marguerite et appartenant vraisemblablement à la mâchoire inférieure, présente une cuspide principale triangulaire, large à la base et totalement lisse. Côté labial, l'émail descend assez bas vers les expansions radiculaires. On observe une nette dépression à la base de la partie médiane de la cuspide. Vue de profil, la face labiale de la cuspide apparaît relativement droite. En vue labiale, la couronne est très faiblement bombée (en fait, seule une dépression le long des tranchants laisse l'impression d'un bombement), tandis qu'elle l'est nettement plus en vue linguale. Les denticules latéraux, au nombre d'une paire, sont peu développés, de très petite taille, pointus, relativement droits, bien séparés de la cuspide médiane. La racine est massive et épaisse, sans sillon médian. Ses branches sont relativement courtes, avec des extrémités assez larges et arrondies.

Sur d'autres dents latérales, de plus petite taille, et provenant de Ressons et de Rollot, on retrouve plus nettement les caractères propres à *Jaekelotodus heinzelini* tels que les a définis Casier en 1967 : couronne verticale vue de profil, plate à la face labiale (on retrouve tout de même cette légère dépression le long des tranchants), bombée à la face linguale, racine assez épaisse avec une nette protubérance linguale (donnant l'impression que la dent peut "s'asseoir" sur sa racine), sillon lingual profond et peu large, une paire de denticules latéraux pointus, légèrement courbés et divergents par rapport à la cuspide médiane.

Discussion : *Jaekelotodus heinzelini* (Casier, 1967) est l'une des dernières espèces de grande taille décrite parmi les Lamniformes. Le plus souvent, elle a été incluse, par méconnaissance, dans les populations de *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843). Elle s'en distingue principalement par son profil plus droit verticalement et par sa face labiale de la couronne peu ou pas bombée. Nous ne suivons pas l'avis de Ward (1988) au sujet de la fusion de cette espèce avec *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843), en particulier en raison de l'absence de figuration des profils des dents sur la planche 2 figurée par cet auteur.

Ce squalo est l'une des plus grandes espèces, avec *Notidanodon loozi* (Vincent, 1876), "*Hypotodus*" *robustus* (Leriche, 1921) et *Otodus obliquus* Agassiz (1843), des mers du Thanétien supérieur. Certaines des dents retrouvées à Ressons et Rollot atteignent presque 40 mm de hauteur.

Cette espèce, absente dans le Heersien de Belgique (jamais mise en évidence à Maret, au milieu de plusieurs milliers de dents de Lamniformes examinées), semble apparaître dans nos contrées au Thanétien supérieur. *Jaekelotodus heinzelini* (Casier, 1967) est décrite et figurée pour la première fois dans le Bassin de Paris.

Genre *Odontaspis* Agassiz, 1838

***Odontaspis winkleri* Leriche, 1905
(pl. 4, fig. 5)**

- 1905. *Odontaspis winkleri* Leriche, Leriche (p. 117, pl. VI, fig. 1 à 12)
- 1906. *Odontaspis winkleri* Leriche, Leriche (p. 207, pl. IX, fig. 1 à 12)
- 1946. *Odontaspis (Synodontaspis) winkleri* Leriche, Casier (p. 72, pl. II, fig. 6)
- 1952. *Odontaspis winkleri* Leriche, Arambourg (p. 88, pl. XI, fig. 1 à 21,
non fig. 1,2,6,8,9,16 & fig. 20-texte - voir Herman 1977)
- 1966. *Odontaspis (Synodontaspis) winkleri* Leriche, Casier (p. 72, pl. 5, fig. 1 à 4)
- 1987. *Odontaspis winkleri* Leriche, Cappetta (p. 88, fig. 79 A - D)
- 1994. *Odontaspis winkleri* Leriche, Case (p. 108, pl. 7, fig. 134 à 139)

Matériel : Rollot : 3 dents.

Description : Les dents de notre matériel sont assez caractéristiques de l'espèce, telle que Leriche (1905) et Casier (1946, 1966) l'ont décrite. Une dent antérieure provenant de Rollot, de petite taille, présente une couronne droite, peu haute, bombée aux deux faces (mais beaucoup plus du côté lingual), non ornementée, avec une très nette dépression à la base de la face labiale de la cuspid. Les tranchants sont soulignés par une sorte de dépression sur presque toute la hauteur de la couronne. Celle-ci est légèrement inclinée linguale et dans le même plan que les denticules latéraux qui sont très hauts et pointus. Par contre, ceux-ci divergent légèrement de part et d'autre de la cuspid médiane. On devine les traces de la présence d'autres denticules (dent endommagée) qui devaient être de taille beaucoup plus réduite.

Contrairement aux dents décrites par Arambourg (1952), on distingue assez nettement les tranchants des denticules latéraux. La racine possède une forte protubérance linguale, avec un sillon vertical, droit et profond, peu large, au fond duquel s'ouvre un petit foramen de section circulaire.

Discussion : Notre matériel s'inscrit bien dans la morphologie caractéristique de cette espèce, même si celle-ci semble faire l'objet d'une certaine variabilité. Ses dents ont en commun, avec celles décrites et figurées par Arambourg (1952), suivant la restriction opérée par Herman (1977), la courbure régulière de la couronne linguale. Par contre, elles s'en éloignent par la présence d'un tranchant net sur les denticules latéraux. Par rapport aux dents décrites et figurées par Casier (1946, 1966), elles s'éloignent par la présence d'une seconde paire de denticules latéraux et par l'absence de courbure sigmoïdale de la couronne qui apparaît moins gracile.

Casier (1966) considère que les dents décrites et figurées par Arambourg (1952) n'appartiennent pas à cette espèce, mais suggère l'existence d'une variété. En fait, suivant les remarques de Herman (1977), ces deux auteurs ont décrit des dents d'âge différent et il est vraisemblable que les différences relevées par Casier s'inscrivent tout simplement dans la variabilité morphologique naturelle de cette espèce.

Notre matériel semble intermédiaire entre ces deux morphologies et il apparaît que ces différences assez mineures ne justifient pas la distinction des deux formes. La description de cette espèce dans les Sables de Bracheux en fait la plus ancienne occurrence européenne connue, sa présence au Paléocène n'étant connue que d'Afrique du Nord (Arambourg, 1952) et du Sud-Est des Etats-Unis (Case, 1994).

Genre *Palaeohypotodus* Glyckman, 1964

***Palaeohypotodus rutoti* (Winkler, 1874)
(pl. 4, fig. 6 & 7)**

- 1902. *Odontaspis rutoti* (Winkler), Leriche (p. 31, pl. 1, fig. 37 à 44)
- 1931. *Odontaspis (Odontaspis) rutoti* (Winkler), White (p. 49, fig. 4 à 12)
- 1942. *Odontaspis rutoti* (Winkler), Casier (p. 2, pl. 1 & 2)
- 1951. *Odontaspis rutoti* (Winkler), Leriche (p. 496, pl. XLII, fig. 8 à 11)
- 1962. *Odontaspis (Odontaspis) rutoti* (Winkler), Gurr (p. 422, pl. 18, fig. 1 à 13)
- 1964. *Palaeohypotodus rutoti* (Winkler), Glyckman (p. 136, pl. 18, fig. 1 à 20)
- 1967. *Odontaspis (Odontaspis) rutoti* (Winkler), Casier (p. 22, pl. VI, fig. 8 & 9)

- 1971 *Odontaspis rutoti* (Winkler), Herman (p. 50, pl. VII, fig. 1 à 45)
 1972. *Odontaspis rutoti* (Winkler), Herman (p. 195, pl. 2, fig. 1 à 5)
 1973. *Odontaspis rutoti* (Winkler), Herman (p. 278, pl. 1, fig. 7 & 8)
 1977. *Palaeohypotodus rutoti* (Winkler), Herman (p. 232, pl. 10, fig. 3)

Matériel : Rollot : 31 dents, Ressons : 10 dents, Elincourt : 12 dents.

Discussion : La denture de cette espèce a été largement décrite et figurée par de nombreux auteurs parmi lesquels on peut citer White (1931), Leriche (1902, 1951), Casier (1942, 1967) et Herman (1977). Sans revenir en détail sur ces descriptions, largement suffisantes au demeurant pour bien cerner cette espèce, nous rappelons simplement les caractères principaux de ce grand Lamniforme : couronne très élancée, s'élargissant à la base sur les dents latérales, aux deux faces lisses, replis d'émail verticaux très développés à la base de la face labiale de la cuspide.

Cette ornementation n'est pas absolument toujours existante, puisque au sein de notre matériel, les dents ornementées sont les moins fréquentes (régression de l'ornementation au Thanétien terminal ?). Elle se présente sous forme de petits plis courts et verticaux, relativement proches les uns des autres. La racine est très épaisse, avec une forte protubérance linguale et deux ou trois paires de denticules latéraux. Les branches de la racine déterminent un arc de cercle net et bien marqué à la face basilaire.

Cette espèce, apparemment très commune dans le Landénien de Belgique (nombreuses dents à Dormaal (Casier, 1967), près de mille dents à Maret (Herman, 1971), apparaît beaucoup moins fréquente dans nos contrées. Il est vraisemblable que cette espèce, dont l'existence semble limitée au Landénien / Thanétien (Casier, 1967), commençait déjà à décliner au moment du dépôt de la partie supérieure des Sables de Bracheux.

Herman (1977) a souligné sa répartition principalement septentrionale et sa raréfaction dans les zones méridionales.

Genre *Striatolamia* Glyckman, 1964

***Striatolamia striata* (Winkler, 1874) (pl. 4, fig. 8 & 9)**

1931. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *macrota* (Agassiz) *praemut. striata* (Winkler), White (p. 58, fig. 45 à 74)
 1952. *Odontaspis macrota* *premut. striata* (Winkler), Arambourg (p. 62, pl. VIII, fig. 1 à 21)
 1962. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *macrota* (Agassiz), *praem. striata* (Winkler), Gurr (p. 423, pl. 19, fig. 1-4)
 1964. *Striatolamia striata* (Winkler), Glyckman (p. 121, pl. 20, fig. 35 à 37 & 39-40)
 1967. *Striatolamia striata* (Winkler), Casier (p. 25, pl. VI, fig. 12 & 13)
 1971 *Striatolamia striata* (Winkler), Herman (p. 54, pl. X, fig. 1 à 41)
 1972. *Striatolamia striata* (Winkler), Herman (p. 196, pl. 2, fig. 6 & 7)

Matériel : Rollot : plus de 430 dents, Ressons : plus de 250 dents, Elincourt : plus de 330 dents, Antheuil-Portes : plus de 50 dents, Margny : plus de 50 dents.

Discussion : Cette espèce est bien connue dans les terrains du Paléocène. Elle est principalement caractérisée par les nombreuses striations verticales que porte la face linguale de la cuspide. Nous ne reviendrons pas sur sa description, largement effectuée par les auteurs, particulièrement par White (1931).

Sa présence avait déjà été signalée par Leriche (1906) dans les sables thanétiens des localités de Margny-sur-Matz, Canny-sur-Matz et Rollot. Partout où elle est présente, cette espèce est toujours largement dominante, ce qui témoigne d'un potentiel de colonisation et d'adaptation fortement développé.

Ce trait majeur se retrouve également durant tout l'Eocène inférieur et moyen, (Yprésien et Lutétien) avec l'espèce *Striatolamia macrota* (Agassiz, 1843).

Genre *Carcharias* Rafinesque, 1810

Carcharias hopei (Agassiz, 1843)

(pl. 4, fig. 10 & 11)

- 1931. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *cuspidata* Agassiz, praemut. *hopei* Agassiz, White (p. 52, fig. 13 à 15)
- 1946. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *hopei* Agassiz, Casier (p. 64, pl. II, fig. 11a)
- 1966. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *hopei* Agassiz, Casier (p. 68, pl. 4, fig. 1 à 3)
- 1967. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *hopei* Agassiz, Casier (p. 23, pl. VI, fig. 10)
- 1971. *Odontaspis hopei* Agassiz, Herman (p. 52, pl. VIII, fig. 1 à 4)
- 1988. *Carcharias hopei* (Agassiz), Ward (p. 1, pl. 1, fig. 1 à 4)
- 1994. *Carcharias hopei* (Agassiz), Case (p. 111, pl. 4, fig. 58 à 61)
- 1994. *Carcharias hopei* (Agassiz), Case (p. 113, pl. 5, fig. 91 à 96)

Matériel : Rollet : 9 dents, Ressons : 6 dents, Elincourt : 5 dents.

Discussion : Les dents de cette espèce possèdent une couronne lisse, sans ornementation accessoire, et légèrement bombée linguale. La face labiale est à peu près plane, les denticules latéraux sont peu développés et la courbure sigmoïdale est très faiblement prononcée. Peu fréquente au Paléocène (Casier, 1967 ; Herman, 1971), cette espèce est beaucoup plus commune à l'Eocène, en particulier dans le London Clay (Casier, 1966). Elle possède une large distribution paléogéographique (Etats-Unis, Europe, Afrique) et stratigraphique (Paléocène et Eocène).

Herman (1977) a noté l'augmentation régulière de la taille des dents, qui double entre le Landénien (20 mm dans les Sables d'Orp) et le Bruxellien (plus de 40 mm dans les Sables de Bruxelles). Il semble que beaucoup d'espèces de Lamniformes ont été confondues avec *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843). A l'examen des figurations fournies par les auteurs, la définition précise de cette espèce reste d'ailleurs difficile à cerner dans l'étendue de sa variabilité.

Ward (1980, 1988) a procédé au réexamen des dents de cette espèce, principalement sur la base des dents du nodule de Sheppey qui constitue le néotype de l'espèce (Gurr, 1962 ; Casier, 1966). Il a proposé une nouvelle dénomination en rattachant cette espèce au genre *Carcharias* Rafinesque, 1810, nouvellement rétabli dans la nomenclature zoologique. Nous renvoyons le lecteur à ces travaux très bien documentés, afin de disposer d'une liste synonymique et d'une description de la denture plus complètes.

Sur la base de l'analyse des dents de ce nodule, Ward (1988) a établi un certain nombre de regroupements qui appellent les commentaires suivants : l'examen des photos des dents du nodule et des figurations du type de *Lamna verticalis* (Agassiz, 1843), montre clairement que les dents anciennement attribuées à *Hypotodus* (*Lamna*) *verticalis* (Agassiz, 1843) sont, en fait, des dents latérales de *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843). Ward note lui-même que ce regroupement ne concerne peut-être pas toutes les dents rattachées anciennement à *Hypotodus* (*Lamna*) *verticalis* (Agassiz, 1843). Nous remarquons d'ailleurs que dans notre matériel, les dents de morphologie "verticalis" sont peu fréquentes. Par contre, le regroupement d'un certain nombre d'espèces avec *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843) ne recueille pas notre assentiment comme nous avons eu déjà l'occasion de l'indiquer ci-dessus lors des discussions de "*Hypotodus*" *robustus* (Leriche, 1921) et de *Jaekelotodus heinzlini* (Casier, 1967).

Il n'entre pas dans le cadre de cet article de pousser plus loin ce débat, nous n'avons d'ailleurs pas le matériel de comparaison suffisant. Souhaitons toutefois que, dans un proche avenir, cette question puisse être débattue de façon collégiale, afin de disposer du maximum de matériel de référence, la portée de tels regroupements intéressant, par les méthodes employées, la paléontologie des Lamniformes et, par extension, celle des Elasmobranches, tout entière.

Carcharias teretidens (White, 1931)

(pl. 5, fig. 1 & 2)

- 1931. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *cuspidata* (Agassiz), mut. *teretidens* White, White (p. 53, fig. 16 à 44)
- 1946. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *teretidens* White, Casier (p. 69, pl. II, fig. 3)
- 1994. *Carcharias teretidens* (White), Case (p. 112, fig. 5 dans le texte)

Matériel : Rollot : 4 dents, Ressons : 2 dents, Elincourt : 6 dents.

Discussion : La dentition de cet Odontaspidae a été largement décrite et figurée par White (1931), lors de la définition de l'espèce. Nous y renvoyons le lecteur. Les dents sont principalement caractérisées par leur ornementation (fines stries) sur une partie de la face linguale de la couronne, ce qui permet, selon Ward (1988), de les distinguer des dents de *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843).

Les dents de notre matériel sont assez grandes et élancées, avec des denticules latéraux jamais dédoublés et peu développés. La striation de leur face linguale est relativement atténuée.

En dehors de l'Angleterre, cette espèce semble être peu fréquente : en Europe, elle paraît en effet absente dans le Landénien de Belgique, puisque ni Casier (1967), ni Herman (1971) ne la mentionnent à Dormaal ou à Maret. Seule une trentaine de dents provenant de l'Yprésien de la Belgique sont signalées par Casier (1946). On la retrouve également dans le Paléocène du Sud-Est des Etats-Unis (Case, 1994).

Il est vraisemblable que les dents de cette espèce ont été le plus souvent confondues avec celles de *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843) dont elles partagent de nombreux traits morphologiques communs. La description et la figuration de cette espèce sont inédites dans le Bassin de Paris.

***"Carcharias" vincenti* (Winkler, 1874)**
(pl. 5, fig. 3 & 4)

- 1905. *Lamna vincenti* (Winkler), Leriche (p. 125, pl. VI, fig. 36 à 51)
- 1946. *Lamna lerichei* Casier, Casier (p. 80, pl. II, fig. 7 a-b)
- 1952. *Odontaspis vincenti* (Woodward), Arambourg (p. 84, pl. XIII, fig. 19 dans le texte)
- 1966. *Lamna lerichei* Casier, Casier (p. 74, pl. 5, fig. 5 & 6)
- 1994. *Cretolamna lerichei* (Casier), Case (p. 115, pl. 4, fig. 62 à 71 & fig. 74 à 77)

Matériel : Rollot : 11 dents, Ressons : 5 dents, Elincourt : 6 dents.

Description : Les dents de ce Lamniforme sont assez caractéristiques et bien décrites par les auteurs (Leriche, 1905 ; Casier 1946, 1966). Elles sont de petite taille et possèdent une couronne large à la base, le plus souvent verticale et sans courbure vers l'intérieur de la gueule.

La face linguale de la couronne est lisse, sauf pour quelques dents latérales postérieures (avec dédoublement des denticules), où une très faible ornementation est visible à la base de la cuspidé. Toutes ces dents possèdent des denticules latéraux bien détachés de la cuspidé principale. Dans la majorité des cas, ils divergent légèrement de celle-ci. Ils sont de taille réduite, peu élancés, larges à la base et possèdent une allure triangulaire assez caractéristique. Chez les dents antérieures, ils sont nettement plus développés. Fréquemment, chez les dents latérales, on observe la présence d'une seconde paire de petits denticules latéraux labiaux.

Discussion : Les dents de notre matériel sont de plus petite taille que celles figurées par Arambourg (1952) dans l'Yprésien du Maroc. Elles semblent avoir à peu près les mêmes dimensions que celles figurées par Casier (1946) dans l'Yprésien de la Belgique. Le rattachement familial et la désignation spécifique de cette espèce apparemment commune dans les terrains du Paléocène et de l'Eocène du Maroc, ont fait l'objet de controverses parmi les auteurs. Ainsi, Casier (1946, 1966), après avoir invalidé le nom spécifique et proposé son remplacement, a estimé que ce Lamniforme devait être rattaché à la famille des Lamnidae. Arambourg (1952) y voit plutôt un Odontaspidae.

De façon récente, il semble que le problème n'ait pas été solutionné puisque Cappetta (1987) rattache cette espèce au genre *Synodontaspis* White, 1931 (mis en synonymie depuis avec *Carcharias* Rafinesque, 1810), tandis que Ward (1988) l'écarte clairement de cette désignation générique, sans indiquer toutefois s'il estime devoir la sortir des Odontaspidae.

Dans l'attente d'une nouvelle attribution, nous désignerons cette espèce par *"Carcharias" vincenti* (Winkler, 1874). Sa description et sa figuration sont, à notre connaissance, inédites dans le Paléocène d'Europe.

Famille des MITSUKURINIDAE Jordan, 1898
(Anomotodontidae Herman, 1979)

Genre *Anomotodon* Arambourg, 1952

***Anomotodon novus* (Winkler, 1874)**
(pl. 5, fig. 5 à 8)

- 1946. *Oxyrhina nova* Winkler, Casier (p. 82, pl. II, fig. 10)
- 1962. *Isurus novus* (Winkler), Gurr (p. 427, pl. 21, fig. 1 à 3)
- 1967. *Oxyrhina nova* Winkler, Casier (p. 27, pl. VII, fig. 8 & 9)
- 1976. *Anomotodon nova* (Winkler), Cappetta (p. 556)
- 1987. *Anomotodon novus* (Winkler), Cappetta (p. 91)

Matériel : Rollot : 4 dents, Ressons : 2 dents, Elincourt : 2 dents.

Description : Les dents de cette espèce sont de petite taille et dépassent très rarement dix millimètres de hauteur. Elles sont le plus souvent dépourvues de denticules latéraux, ceux-ci étant, pour les dents latérales, remplacés par des prolongements de la base de la couronne (talons émaillés). Dans de très rares cas seulement, des denticules vestigiaux sont visibles. La cuspside est élancée et très fine. Elle porte une striation sur la face linguale consistant en de petits plis verticaux. Cette ornementation est plus marquée sur les dents antérieures, où elle atteint couramment les deux tiers de la couronne, que sur les dents latérales, où elle devient progressivement moins saillante et moins nette, allant même jusqu'à s'atténuer complètement. Les tranchants de la couronne ont tendance à disparaître à la base. La racine est peu massive. Les expansions radiculaires sont assez développées pour les dents antérieures, nettement moins hautes pour les dents latérales. La limite entre la couronne et la racine est rectiligne à la face labiale, aussi bien sur les dents latérales que sur les dents antérieures. Aucun sillon n'est visible sur la face linguale de la racine, seule une faible trace incomplète subsiste parfois sur certaines dents antérieures.

Discussion : Les différentes espèces appartenant au genre *Anomotodon* Arambourg (1952) ont été très souvent rattachées à *Isurus* Rafinesque (1810), et une certaine confusion existe dans les déterminations des auteurs (Gurr, 1962; Casier, 1943, 1946, 1967). En fait, suivant les caractères indiqués par Arambourg (1952) lors de la définition du genre, les dents d'*Isurus* ne sont jamais plissées sur la face linguale de la couronne. Elles se distinguent ainsi nettement de celles de *Anomotodon*.

Cappetta (1976) a clairement rattaché *Isurus novus* (Winkler) au genre *Anomotodon* Arambourg (1952) et il en a indiqué les principales caractéristiques dentaires. Les dents de notre matériel présentent globalement ces caractères. En 1987, Cappetta a confirmé la séparation avec *Isurus*, et il a évoqué la possibilité du polyphylétisme de ce genre, plusieurs lignées de Lamniformes ayant dû produire à diverses reprises, des espèces à morphologie dentaire de type *Anomotodon*.

Anomotodon novus (Winkler, 1874) est beaucoup moins fréquente dans le Thanétien de la vallée du Matz, que dans le Landénien des bassins occupant une position plus nordique (observation des auteurs).

Famille des LAMNIDAE Müller & Henle, 1838

Genre *Isurolamna* Cappetta, 1976

***Isurolamna inflata* (Leriche, 1905)**
(pl. 6, fig. 1 à 5)

- 1946. *Lamna inflata* Leriche, Casier (p. 74, pl. II, fig. 4 & 5)
- 1962. *Lamna inflata* Leriche, Gurr (p. 426, pl. 20, fig. 2 & 3)
- 1973. *Lamna inflata* Leriche, Herman (p. 276, pl. II, fig. 10 & 11)
- 1987. *Isurolamna inflata* (Leriche), Cappetta (p. 95)

Matériel : Rollot : 20 dents, Ressons : 16 dents, Elincourt : 3 dents, Antheuil-Portes : 1 dent.

Description : Ces dents sont en général de petite taille. Seule, une dent latérale supérieure provenant d'Elincourt-Ste-Marguerite atteint une taille centimétrique (12 mm de large, 10 mm de haut) avec une allure plus élancée que les autres dents latérales. Toutes ces dents possèdent une couronne parfaitement lisse, plate à la face labiale, bombée à la face linguale et comprimée dans le sens labio-lingual.

Sur les dents antérieures, à la face labiale, les tranchants ont tendance à se rapprocher à la base de la cuspidé principale. Il n'y a pas de surplomb de la couronne sur la racine, tant du côté lingual que labial, où la limite émail-racine est relativement rectiligne. On note une légère dépression à la base de la face labiale, avec parfois quelques plis très courts à la limite émail-racine.

Le sillon médian à la face linguale est faiblement visible, quand il n'est pas absent. Les denticules latéraux, bien séparés de la cuspidé principale, sont peu élancés et ne sont fréquemment présents que d'un seul côté de la cuspidé médiane. Le plus souvent, ils sont de forme triangulaire, mais sur une dent provenant de Ressons, le denticule présent uniquement du côté mésial est pointu et élancé.

Les dents latérales possèdent une racine plus massive, avec une nette protubérance linguale. Elles présentent deux denticules latéraux triangulaires, pointus, assez développés et détachés de la cuspidé principale. Ces denticules sont toujours relativement droits, même lorsque la cuspidé principale s'incline vers les commissures. Dans ces cas extrêmes, une légère divergence de ces denticules peut exister. Parfois, une seconde paire de denticules latéraux, très peu développés et de forme triangulaire eux aussi, est visible.

Sur une dent provenant d'Elincourt-Ste-Marguerite, on observe des plis verticaux en vue labiale au niveau de cette seconde paire. Le bord basilaire de la racine est peu échancré sur les dents les plus latérales. La couronne est triangulaire, peu élancée et bombée lingualement.

Discussion : Ce genre créé par Cappetta (1976) sur des dents provenant du London Clay, ne comporte que deux espèces exclusivement cantonnées au Paléocène et à l'Eocène, et anciennement rattachées au genre *Lamna* (Casier, 1946, 1966).

L'espèce de notre matériel se distingue aisément de l'autre représentant de ce genre, *Isurolamna affinis* (Casier, 1946), par sa racine nettement moins massive et nettement moins épaisse, avec un sillon médian plus marqué. Sa taille est également beaucoup plus petite, les dents d'*Isurolamna affinis* (Casier, 1946) atteignant 20 mm de hauteur. Ses denticules latéraux sont beaucoup plus développés et plus hauts, surtout sur les dents latérales.

Cappetta (1987), sur la base de l'examen de matériel provenant du Paléocène du Maroc où cette espèce paraît commune, a clairement rattaché "*Lamna*" *inflata* Leriche (1905) au genre *Isurolamna*. C'est la première fois que *Isurolamna inflata* (Leriche, 1905) est décrit et figuré dans le Bassin de Paris.

Famille des OTODONTIDAE Glyckman, 1964

Genre *Otodus* Agassiz, 1843

Otodus obliquus Agassiz, 1843 (pl. 6, fig. 6)

- 1931. *Lamna obliqua* (Agassiz), White (p. 46, fig. 3)
- 1946. *Lamna obliqua* (Agassiz), Casier (p. 75, pl. II, fig. 1 a-i)
- 1952. *Lamna obliqua* (Agassiz), Arambourg (p. 106, pl. 18)
- 1966. *Lamna obliqua* (Agassiz), Casier (p. 76, pl. 6 à 8, fig. 1 à 11)
- 1967. *Lamna obliqua* (Agassiz), Casier (p. 26, pl. VII, fig. 1 à 6)
- 1977. *Otodus obliquus* (Agassiz), Herman (p. 225, pl. 9, fig. 8)

Matériel : 2 dents de la collection Dutheil : Rollot : 1 dent incomplète, Elincourt : 1 dent.

Discussion : Comme c'est généralement le cas pour les Lamniiformes du Paléocène et de l'Eocène, cette espèce est fort bien connue et nous ne reviendrons pas particulièrement sur sa description largement effectuée par Casier (1946, 1966, 1967) et par Herman (1977).

Elle possède une très large répartition paléogéographique (de la Russie à l'Angola), vraisemblablement en raison du mode de vie pélagique de ce squalé de grande taille. Comme le remarque Casier (1946), ce sont le plus souvent les dents des jeunes individus qui sont retrouvées dans nos dépôts de nature majoritairement néritique.

Les deux dents de ce matériel, très caractéristiques par leur racine épaisse, leurs denticules triangulaires et divergents et leur couronne massive, totalement lisse, sont de petites dimensions (moins de quinze millimètres de hauteur pour la dent complète provenant d'Elincourt-Ste-Marguerite). Elles correspondent parfaitement au stade juvénile signalé par Casier (1946, 1966, 1967) et s'éloignent, par leur petite taille, des dents des adultes qui peuvent atteindre plus de 80 mm de hauteur (Herman, 1977) sur les exemplaires de l'Yprésien du Maroc et d'Angleterre.

Lamniformes indéterminables Anomalies génétiques et pathologiques

Les comptages des dents de Lamniformes repris ci-dessus n'ont pas la prétention d'être exhaustifs. De très nombreuses dents sont en effet incomplètes : perte de la racine, des denticules latéraux ou de la cuspide principale. Il en résulte une grande abondance de cuspides isolées. Biddle (1993), après avoir remarqué que les cuspides sont plus abondantes que les racines, a formulé un certain nombre d'hypothèses pour tenter d'expliquer ce "phénomène des cuspides isolées". Nous y renvoyons le lecteur.

Ainsi, une grande partie du matériel (plus de mille dents) n'a pu trouver une attribution spécifique ou même générique. Il demeure que la grande variété et la grande abondance des restes de Lamniformes au sein de notre matériel en font l'ordre dominant.

Un nombre non négligeable de dents présente des "anomalies" (déformation des couronnes ou des denticules latéraux, réduction unilatérale des racines.). La fréquence de ces déformations, d'ordre génétique ou pathologique, témoigne de la nécessité de parfaitement appréhender l'aspect "population" d'une espèce avant d'envisager la création d'un nouveau taxon sur la seule présence d'une morphologie différente.

Ordre des CARCHARHINIFORMES Compagno, 1973 Famille des SCYLORHINIDAE Gill, 1862

Genre *Scyliorhinus* Blainville, 1816

"*Scyliorhinus*" *gilberti* Casier, 1946 (pl. 7, fig. 1 à 3)

- 1946. *Scyliorhinus gilberti* Casier, Casier (p. 59, pl. I, fig. 14)
- 1977. *Scyliorhinus gilberti* Casier, Herman (p. 256)
- 1978. *Scyliorhinus* aff. *gilberti* Casier, Taverne & Nolf (p. 129, fig. a, b, c)
- 1981. *Scyliorhinus gilberti* Casier, Cappetta & Nolf (p. 93, pl. 2, fig. 13 & 13')
- 1985. *Scyliorhinus gilberti* Casier, Bor (p. 97, pl. 4, fig. 2 à 4)
- 1994. *Scyliorhinus gilberti* Casier, Case (p. 116, pl. 7, fig. 148 à 152)

Matériel : Rollot : 2 dents, Ressons : 19 dents, Margny : 2 dents.

Description : Les dents de cette espèce sont de petite taille et n'excèdent pas 2,5 mm de hauteur. Les dents latérales présentent une cuspide principale élancée, au tranchant distal légèrement convexe. Celle-ci est étroitement flanquée, de part et d'autre, d'une paire de denticules latéraux naissant assez haut et tendant toujours au dédoublement. La couronne en face labiale surplombe nettement la racine et porte à sa base de dix à vingt plis verticaux très saillants qui s'atténuent et disparaissent, à la hauteur des denticules latéraux. La face linguale de la couronne est très convexe et présente, sur certaines dents, des plis flexueux, ténus et peu apparents, qui peuvent atteindre les deux tiers de la couronne.

La racine, holaulacorhize, présente une forte protubérance linguale séparée par un sillon médian large, profond et bien individualisé. La face basilaire sur les deux expansions radiculaires est plane, très large et de profil oblique.

Une dent en position plus postérieure montre une couronne légèrement inclinée dans le sens commissural. Une autre dent, très antérieure et de petite taille (planche 7, figure 3), attribuée avec doute à cette espèce, est beaucoup plus élancée et ses denticules latéraux proximaux sont relativement hauts. Sa face labiale ne comporte que sept plis verticaux d'aspect sinueux et sa face linguale ne possède aucune ornementation. Sa racine est très comprimée mésio-distalement, en vue linguale, et malgré une certaine altération, on distingue au niveau de la protubérance, un net foramen médio-lingual.

Discussion : Le genre *Scyliorhinus* Blainville, dans sa compréhension paléontologique, est fortement polyphylétique, principalement en raison d'une mauvaise connaissance de la denture des Scyliorhinidae actuels de la part des paléontologues. Sur ce sujet, le remarquable travail de Herman, Hovestadt-Euler et Hovestadt (1990) constitue un outil extrêmement précieux. A son examen, il nous semble bien que cette espèce ne peut être rattachée à aucun des genres actuels. En effet, *Scyliorhinus gilberti* Casier, 1946, possède des dents holaulacorhizes et se différencie donc nettement des représentants de la famille des Scyliorhinidae qui possèdent en général des dents anaulacorhizes.

En fait, nous constatons simplement qu'il existe au Cénozoïque, un stade holaulacorhize chez les Scyliorhinidae.

Il n'entre pas dans le cadre de cette étude de discuter ou de commenter la validité des attributions d'espèces fossiles au genre actuel *Scyliorhinus* Blainville. On peut tout au plus rappeler le récent point de vue de Cappetta (1992a) sur l'éventuel rattachement de *Scyliorhinus gilberti* Casier, 1946 à la sous-famille des Premontreinae. Dans l'attente d'une nouvelle attribution générique, nous désignerons le genre *Scyliorhinus* entre "" pour les dents de notre matériel. Les dents que nous attribuons à "*Scyliorhinus*" *gilberti* ne diffèrent pas de celles décrites et figurées dans l'Yprésien de la Belgique (Casier, 1946).

Cette espèce est bien connue dans les terrains de l'Eocène : Belgique (Casier 1946, 1950), Angleterre (London Clay: Ward, 1980), Hollande (Bor, 1985), Bassin de Paris (Cappetta & Nolf, 1981).

Au Paléocène "*Scyliorhinus*" *gilberti* se rencontre également en Belgique, dans le gravier de Dormaal (Herman, 1977), en Angleterre dans les Bottom Beds (Ward, 1980), dans le Nord-Est des Etats-Unis (Ward et Wiest, 1990), et dans le Sud-Est des Etats-Unis (Case, 1994). Son extension stratigraphique est importante puisqu'elle va du Thanétien jusqu'au Bartonien. En fait, il n'est pas impossible qu'une révision de l'ensemble du matériel attribué à cette espèce amène la division de celle-ci. "*Scyliorhinus*" *gilberti* n'avait jamais été figuré dans le Thanétien du Bassin de Paris.

"*Scyliorhinus*" sp.
(pl. 7, fig. 4)

Matériel : Ressons : 1 dent latérale.

Description : Cette dent est de petite taille (2 mm en vue transversale et 2 mm de hauteur) et présente un aspect scyliorhinoïde. Sa cuspide principale est élancée et inclinée dans le sens distal. Sa face linguale est plus convexe que la face labiale qui n'est que légèrement bombée. Son tranchant mésio-distal est bien marqué. Une paire de cuspides latérales est visible de part et d'autre de la cuspide principale. Elles sont faiblement élevées, assez comprimées dans le sens labio-lingual, peu individualisées et sont solidaires de la cuspide principale. La base de la couronne en vue labiale surplombe nettement la racine. Elle est recouverte d'une ornementation constituée par des replis d'émail verticaux, très marqués qui disparaissent à mi-hauteur des cuspides latérales.

La racine montre une nette protubérance linguale. La face basilaire est plane et très inclinée. Le sillon médian, avec un foramen principal à mi-hauteur, est peu visible en raison de l'état d'altération de la dent.

Discussion : Cette dent se distingue de "*Scyliorhinus*" *gilberti* Casier, 1946, par ses cuspides latérales peu élevées et par sa racine très effacée en vue labiale. Aucune autre espèce ne semble par ailleurs présenter les caractères de "*Scyliorhinus*" sp.

Il est très délicat d'attribuer cette dent à une espèce déjà connue ou de créer un nouveau taxon. Seules, de nouvelles découvertes permettront de cerner l'identité spécifique de cette dent.

Famille des TRIAKIDAE Gray, 1851

Genre *Pachygaleus* Cappetta, 1992

***Pachygaleus lefevrei* (Daimeries, 1891)
(pl. 7, fig. 5 & 6; pl. 8, fig. 1 & 2)**

1905. *Galeus lefevrei* Daimeries, Leriche (p. 77, 89, 136 et 190, pl. 8, fig. 54 à 58)
1906. *Galeus lefevrei* Daimeries, Leriche (p. 166, 227 et 300, pl. 11, fig. 54 à 58)
1946. *Eugaleus lefevrei* (Daimeries), Casier (p. 84, pl. 1, fig. 13a & 13b)
1966. *Galeorhinus lefevrei* (Daimeries), Casier (p. 86, pl. 8, fig. 4 à 6)
1967. *Galeorhinus lefevrei* (Daimeries), Casier (p. 28, pl. 7, fig. 16 & 17)
1992a. *Pachygaleus lefevrei* (Daimeries), Cappetta (p. 64)
1994. *Galeorhinus lefevrei* (Daimeries), Case (p. 117, pl. 8, Fig. 165 à 166)

Matériel : Rollot : 19 dents, Ressons : 23 dents, Elincourt : 9 dents, Antheuil : 2 dents, Margny : 6 dents.

Description : La couronne, très caractéristique, se singularise par sa forte épaisseur et son aspect robuste. Son tranchant mésial est convexe, totalement lisse jusqu'à la base de la dent où il peut présenter quelques serrulations. Le tranchant distal est court, également convexe et son profil est lisse. Le talon distal porte de trois à six denticules de taille décroissante à partir de la cuspid. En face linguale, la couronne surplombe nettement la racine, avec sur certaines dents, quelques plis émaillés verticaux s'atténuant rapidement. Les expansions radiculaires sont bien individualisées. Le sillon médian est nettement marqué. Il s'évase progressivement vers la face basilaire.

Discussion : En raison de sa morphologie dentaire très particulière, le genre *Galeorhinus* a été récemment partiellement recombinaé au genre *Pachygaleus* (Cappetta, 1992a). A l'examen, les dents provenant des Sables de Bracheux sont très semblables à celles du Landénien de Dormaal. Elles s'en distinguent seulement par une taille plus réduite (individus juvéniles ?). Cette espèce, apparue au Thanétien, semble principalement cantonnée à l'Europe occidentale (Bassin Anglo-Franco-Belge). Elle est également signalée, en faible abondance, dans le Paléocène du Sud-Est des Etats-Unis (Case, 1994). Ce taxon n'a jamais été figuré dans le Paléocène du Bassin de Paris.

Genre *Mustelus* (Linck, 1790)

***Mustelus biddlei* nov. sp.
(pl. 8, fig. 3 à 5)**

Etymologie : Cette espèce est dédiée à Monsieur Jean-Pierre Biddle, qui nous a signalé l'existence du site d'Elincourt-Ste-Marguerite, point de départ de cette étude.

Matériel : Ressons : 5 dents, Rollot : 1 dent.

Holotype : Dent médiane provenant de Ressons-sur-Matz (référence P.6405 : planche 8, figure 3).

Paratypes : Une dent médiane (référence P.6406 : planche 8, figure 4) et une dent latérale (référence P.6407 : planche 8, figure 5) provenant toutes deux de Ressons-sur-Matz. Ces trois dents sont déposées dans les collections paléontologiques de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

Autre matériel : Dans la collection des auteurs.

Age : Thanétien supérieur.

Diagnose : Cette espèce fossile est décrite sur la base de dents isolées. Ces dents ont généralement une taille plus importante que celles des autres espèces fossiles connues à ce jour. Elles présentent des plis émaillés localisés à la base de la couronne et sur la face linguale.

Description : L'holotype (réf. P.6405, pl. 8, fig. 3) est une dent médiane. Elle mesure 2,7 mm dans le sens transversal, 1,6 mm de hauteur et 1,6 mm de largeur. Elle est étirée transversalement et son aspect général est massif. La cuspidie principale et les deux paires de cuspides latérales sont peu individualisées et largement fusionnées entre elles. La face labiale, presque plane, surplombe largement la racine. Elle est développée en position médiane. Le tranchant mésio-distal est peu apparent et d'aspect émoussé. Il disparaît sur les rebords marginaux. La face linguale est convexe, presque verticale, et elle se situe en léger retrait de la racine.

L'ornementation est constituée de forts plis d'émail qui sont localisés sur le pourtour de la base de la couronne et sont plus étendus sur la face linguale. La couronne porte une usure in-vivo sur son apex et sur la partie mésiale de sa face linguale. Les extrémités mésio-distales présentent des facettes d'imbrication. La racine est peu élevée et présente un contour sub-triangulaire en vue basilaire. Le sillon médian est net et profond, avec un foramen principal visible en position antérieure. De part et d'autre de la protubérance linguale, on observe la présence de quelques pores étirés. De nombreux pores auxiliaires sont visibles sur les expansions radiculaires, surtout en vue basale.

Le paratype (réf. P.6406, pl. 8, fig. 4) est une dent médiane. Ses dimensions sont de 3 mm dans le sens transversal et 1,7 mm de hauteur. Sa morphologie générale est identique à celle de l'holotype. Elle s'en différencie par son ornementation aux plis atténués et par son tranchant mésio-distal plus émoussé. La face labiale est plus étirée à son extrémité.

Le paratype (réf. P.6407, pl. 8, fig. 5) est une dent latérale mesurant 2,3 mm dans le sens transversal et 1,3 mm de hauteur. Elle se différencie du paratype précédent par une compression plus importante dans le sens mésio-distal. Sa cuspidie principale est moins proéminente. L'ornementation de sa couronne présente des plis plus saillants.

Discussion : Le genre *Mustelus* n'est connu à l'état fossile que par trois espèces :

-*Mustelus rodgersi* décrite par Case (1994), et connue dans le Paléocène du Sud-Est des Etats-Unis (Tusahoma Formation).

-*Mustelus whitei* décrite par Cappetta (1976), et connue dans l'Yprésien de l'Essex (Burnham-on-Crouch), dans l'Eocène du London Clay (île de Sheppey, Kent) et dans l'Eocène de l'Earnley Formation (baie de Bracklesham, Sussex).

-*Mustelus vanderhoefti* décrite par Herman (1982a), et connue dans l'Eocène de Belgique (Sables de Egem).

Le genre serait également présent dans l'Oligocène des Schistes à Amphisiles d'Alsace (Théobald, 1934, *Mustelus* sp. sans figuration odontologique), le Miocène des Etats-Unis (Coll. Herman et Welton), le Miocène du sud-ouest de la France (observation des auteurs), de l'Allemagne (Lienau, 1987), ainsi que dans le Pliocène du sud de la France (Cappetta 1987, fig. 100 E). Toutes ces occurrences n'ont pas fait l'objet de détermination spécifique.

Par rapport aux trois seules espèces décrites au niveau odontologique, les dents de *Mustelus biddlei* nov. sp. se distinguent de celles de *Mustelus vanderhoefti* Herman, 1982 par leur taille légèrement plus importante, la couronne sensiblement moins élevée, avec une ornementation moins prononcée. La face linguale est également plus verticale.

Mustelus biddlei nov. sp. se singularise également de *Mustelus whitei* Cappetta, 1976 par sa taille nettement plus importante et ses cuspides latérales bien plus apparentes, et de *Mustelus rodgersi* Case (1994) par sa couronne plus haute et plus ornementée. *Mustelus biddlei* nov. sp. ne peut être confondue avec ces trois espèces. Sa plus grande taille, ses cuspides latérales plus apparentes, ainsi que son ornementation nettement visible, en font une entité spécifique bien distincte.

Depuis le Paléocène jusqu'à l'actuel, la morphologie dentaire de ce genre semble assez stable et présente peu de variation notable (Herman, Hovestadt-Euler & Hovestadt, 1988). On peut seulement remarquer une atténuation sensible de la taille des dents. La morphologie dentaire particulière du genre *Mustelus*, très différente de celles des autres genres de Triakidae, doit être très ancienne, puisqu'elle est déjà parfaitement définie dès le Thanétien. Son origine reste inconnue et seule une étude plus approfondie permettra d'établir ses relations avec les différents genres de Triakidae néocénés.

Compte-tenu de sa fréquence actuelle, la rareté étonnante de *Mustelus* dans les horizons du Cénozoïque est certainement dû au fait que les sites fossilifères ont surtout été fouillés pour leur macro-faune. Il est également possible que dans le passé, ce genre ait occupé des zones paléogéographiques inconnues ou insuffisamment exploitées à ce jour.

La découverte de *Mustelus biddlei* nov. sp. dans le Thanétien des Sables de Bracheux constitue la première description du genre dans le Paléocène d'Europe.

Genre *Palaeogaleus* Gurr, 1962

***Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888)
(pl. 9, fig. 1 & 2)**

- 1902. *Scyllium vincenti* (Daimeries), Leriche (p. 18, pl. 1, fig. 31 à 36)
- 1908. *Scyllium vincenti* (Daimeries), Leriche (p. 235, pl. 3, fig. 9 à 12)
- 1962. *Palaeogaleus vincenti* (Leriche), Gurr (p. 429, pl. 22, fig. 1 à 17)
- 1967. *Palaeogaleus vincenti* (Leriche), Casier (p. 29)
- 1971. *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries), Herman (p. 60, pl. 22, fig. 1 à 11)
- 1972. *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries), Herman (p. 196)
- 1977. *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries), Herman (p. 263, pl. 12, fig. 4)

Matériel : Rollot : 43 dents, Rissons : 19 dents, Elincourt : 19 dents, Margny : 3 dents.

Discussion : La dentition de cette espèce a été largement décrite et figurée par Herman (1972). Les dents portent à la base de la face labiale de la couronne des plissements peu élevés et serrés. De part et d'autre de la cuspidé principale, mais joints à elle, se trouvent deux à six denticules latéraux peu individualisés. La racine est en retrait de la couronne en vue labiale et présente, en vue linguale, un sillon médian nettement marqué. Notre matériel ne diffère en rien de celui provenant des bassins du Paléocène de Belgique et d'Angleterre.

Dans le Bassin de Paris, *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888) est déjà connu des Sables de Châlons-sur-Vesles, du Conglomérat de Cernay (Leriche, 1908 ; Priem 1908) et des Sables de Bracheux (Leriche, 1922). Sa répartition paléogéographique se limite aux régions septentrionales, puisqu'on retrouve cette espèce dans le Danien supérieur du Groënland (Bendix-Almgreen, 1969), dans le Danien (Brightseat formation) du Nord-Est des Etats-Unis et dans le Thanétien inférieur (Piscataway Member) des Etats-Unis (Ward et Wiest, 1990).

D'après Herman (1977), *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888) serait issu de *Palaeogaleus brivesi* (Arambourg, 1952), espèce montienne connue au Maroc, mais aussi dans le Tuffeau de Ciply en Belgique.

Famille des CARCHARHINIDAE Jordan & Evermann, 1896

Genre *Physogaleus* Cappetta, 1980

***Physogaleus secundus* (Winkler, 1874)
(pl. 9, fig. 3 & 4)**

- 1905. *Physodon secundus*, (Winkler), Leriche (p. 132, pl. 8, fig. 1 à 18)
- 1906. *Physodon secundus*, (Winkler), Leriche (p. 223, pl. 11, fig. 1 à 18)
- 1966. *Physodon secundus*, (Winkler), Casier (p. 87)
- 1964. *Physodon secundus*, (Winkler), Glyckman (pl. 22, fig. 23 et 24)
- 1967. *Physodon secundus*, (Winkler), Casier (p. 29, pl. VII, fig. 18 à 20)
- 1980. *Physodon secundus*, (Winkler), Cappetta (p. 38, fig. 5)
- 1985. *Physogaleus secundus*, (Winkler), Bor (p. 93, pl. 3, fig. 3 à 8)

Matériel : Rollot : 38 dents, Rissons : 32 dents, Elincourt : 19 dents, Margny : 1 dent.

Description : La dentition du genre *Physogaleus* Cappetta (1980) se caractérise par une forte hétérodonatie digmatique et ontogénique. Une des dents latérales (fig. 3) appartenant à une des dernières files de la mâchoire inférieure présente une couronne élancée, assez comprimée dans le sens labio-lingual et inclinée à 45°. Le talon distal, très convexe et peu développé, n'est pas séparé de la couronne. La racine en vue linguale montre une protubérance bien marquée. Sa face basilaire est plane et porte un sillon nettement marqué.

Les dents plus antérieures et de taille plus importante, présentent une couronne de plus en plus élancée, comprimée mésio-distalement. La cuspidé présente une torsion légèrement hélicoïdale. Le talon distal porte un ou deux denticules peu développés.

Les dents de la mâchoire supérieure se distinguent par leur taille légèrement plus petite. Elles sont très comprimées dans le sens labio-lingual. La couronne inclinée vers la commissure est étirée mésio-distalement à sa base. Le tranchant mésial de la couronne est peu saillant et possède un profil légèrement convexe.

Discussion : Ce genre est représenté par deux espèces au Paléogène : *Physodon secundus* (Winkler, 1874) et *Physodon tertius* (Winkler, 1874). Ces deux espèces coexistent parfois et ont une distribution paléogéographique très importante : Paléocène et Eocène du Bassin Anglo-Franco-Belge (Leriche, 1905 ; Leriche, 1922 ; Casier, 1946, 1966 ; Bor, 1985), Lutétien de l'Aude (Leriche, 1937), Thanétien et Yprésien du Maroc (Arambourg, 1952), Eocène d'Égypte (Case et Cappetta, 1990), Eocène du Sénégal (Leriche, 1913), Eocène du Bas-Congo (Darteville et Casier, 1959), Thanétien, Yprésien et Lutétien des États-Unis (Ward et Wiest, 1990 ; Case, 1994), Eocène de la plateforme russe (Glyckman, 1964).

A plusieurs reprises, certains auteurs ont souligné le fait qu'il existe seulement, entre ces deux espèces, une faible différence de taille (Arambourg, 1952 ; Casier, 1966 ; Case & Cappetta, 1990 ; Case, 1994). Cette faible différenciation peut laisser supposer que *Physodon secundus* (Winkler, 1874) n'est en réalité que la représentation des individus juvéniles de *Physodon tertius* (Winkler, 1874). Ce caractère semble d'ailleurs particulièrement visible durant le Bruxellien (Leriche, 1905).

Seule une étude basée sur un matériel plus important provenant de multiples horizons du Paléocène et de l'Eocène permettra de mettre en évidence l'existence éventuelle d'une seule espèce. Nous conserverons pour l'instant la distinction entre ces deux espèces. Compte tenu de leur petite taille, nous attribuons les dents provenant des Sables de Bracheux à *Physodon secundus* (Winkler, 1874).

Le genre *Physogaleus* est déjà bien représenté dans le Paléocène supérieur des États-Unis (Case, 1994) par *Physogaleus tertius* (Winkler, 1874) et *Physogaleus americanus* (Case, 1994). Il est également signalé, mais plus rarement, dans le Landénien de Dormaal (Casier, 1967), et dans le Thanétien des Ouled-Abdoun, au Maroc (Arambourg, 1952).

Genre *Abdounia* Cappetta, 1980

Abdounia minutissimus (Winkler, 1874) (pl. 9, fig. 5 & 6)

- 1905. *Scyllium minutissimum* (Winkler), Leriche (p. 113, pl. 5, fig. 14 à 41)
- 1922. *Scyllium minutissimum* (Winkler), Leriche (p. 182, pl. 8, fig. 6 à 7)
- 1946. *Scyliorhinus minutissimus* (Winkler), Casier (p. 55, pl. I, fig. 6)
- 1967. *Scyliorhinus minutissimus* (Winkler), Casier (p. 21, pl. VII, fig. 13)
- 1980. *Abdounia minutissimus* (Winkler), Cappetta (p. 35 à 37)
- 1985. *Scyliorhinus minutissima* (Winkler), Bor (p. 94-95, pl. 3, fig. 2)

Matériel : Rollot : 2 dents, Ressons : 6 dents, Margny : 2 dents, Elincourt : 1 dent.

Description : Les dents latérales (planche 9, figure 5) ont une cuspidé peu élancée, inclinée dans le sens commissural, et étirée à sa base dans le sens mésio-distal. Le tranchant mésial est de profil légèrement convexe tandis que le tranchant distal montre un profil légèrement concave. La couronne présente une section sub-elliptique, avec une face linguale très convexe et une face labiale presque plane. Deux cuspidés latérales, bien développées, avec une base assez étirée, s'observent de part et d'autre de la cuspidé principale. Elles s'y accrochent assez haut.

Les dents latérales plus postérieures (planche 9, figure 6) présentent un dédoublement des denticules latéraux et montrent sur leur face labio-linguale, à la base des cuspidés, de fines ornements verticales. La racine est peu développée latéralement et les branches radicaires ne dépassent pas les cuspidés latérales. La face basilaire est assez plane et partagée par un sillon médian large et peu profond, dans lequel deux forams sont visibles. Les dents plus antérieures présentent un profil symétrique. La couronne est plus élancée et les expansions radicaires sont relativement comprimées latéralement.

Discussion : Notre matériel, en dehors de sa plus petite taille, ne diffère en rien de celui décrit et figuré de l'Yprésien (Casier, 1946) ou du Bruxellien (Leriche, 1905) de Belgique. L'espèce *Abdounia africanus* (Arambourg, 1952) du Thanétien du Maroc, dont la taille et l'aspect sont sensiblement identiques à celui de *Abdounia minutissimus* (Winkler, 1874), en diffère par une cuspidé principale un peu plus élancée chez les dents latérales inférieures, et par des expansions radiculaires un peu plus comprimées dans le sens mésio-distal.

Ces particularités spécifiques, difficiles à mettre en évidence, montrent l'étroitesse des liens de parenté unissant ces deux espèces. La même remarque s'applique vis à vis de l'espèce *subulidens* décrite par Arambourg (1952) dans les phosphates du Maroc et figurée récemment par Case (1994) dans le Paléocène du Sud-Est des États-Unis. *Abdounia minutissimus* (Winkler, 1874) n'avait jamais été décrit et figuré dans le Thanétien du Bassin de Paris.

GALEOMORPHII *incertae ordinis*
Famille des PALAEOSPINACIDAE Regan, 1906

Genre *Paraorthacodus* Glyckman, 1957

Paraorthacodus eocaenus (Leriche, 1902)
(pl. 10, fig. 1 & 2)

- 1902. *Synechodus eocaenus* Leriche, Leriche (p. 29, fig. 24 à 26)
- 1906. *Synechodus eocaenus* Leriche, Leriche (p. 113, fig. 17)
- 1967. *Synechodus eocaenus* Leriche, Casier (p. 16, pl. V, fig. 12 à 23)
- 1977. *Synechodus eocaenus* Leriche, Herman (p. 38, pl. 1, fig. 11)
- 1993. *Paraorthacodus eocaenus* Leriche, Duffin & Ward (p. 61, fig. 2)

Matériel : Rollet : 9 dents, Ressons : 3 dents, Elincourt : 1 dent.

Description : Il y a peu de choses à ajouter aux descriptions fournies par Casier (1967) et par Herman (1977). Les dents que nous possédons sont toutes brisées et incomplètes. Elles présentent une racine développée et débordant largement du côté lingual, surtout pour les dents antérieures. La face basilaire est relativement plate et porte de nombreux sillons orientés dans le sens labio-lingual. Leur ouverture incomplète, du côté labial, confère un profil très caractéristique à la base de la racine.

Chez certaines dents très latérales, la racine s'étale largement dans le sens mésio-distal ; dans ce cas, les denticules latéraux sont peu développés en hauteur. La cuspidé principale est généralement assez haute. Elle déborde peu sur la racine et on observe aucun surplomb de la couronne sur la racine. L'émail descend peu sur la plaque basale (absence de surplomb à la base de la face labiale).

Les denticules latéraux, généralement au nombre de deux de part et d'autre de la cuspidé principale, sont très développés, pointus et bien individualisés. Leur base, de section circulaire, est nettement séparée de la cuspidé principale. Ils portent fréquemment quelques plis épais surtout visibles à la base de la cuspidé, du côté labial, et montant parfois jusqu'à l'extrémité de la cuspidé. Les tranchants latéraux sont nettement visibles et montent très haut vers la pointe du denticule. Fréquemment, l'émail descend beaucoup plus bas du côté labial que lingual.

Une dent incomplète provenant d'Elincourt-Ste-Marguerite, possède un denticule remarquable par sa taille importante et par sa morphologie. Il présente de nombreux plis épais et montant très haut. Ses tranchants sont bien marqués. Il est surtout caractérisé par la forte inclinaison de son denticule, aussi bien dans le sens labio-lingual que mésio-distal, et qui donne nettement l'impression de vouloir se couler sur la cuspidé principale, comme s'il voulait fusionner avec elle. Il n'est pas impossible que cette particularité soit le fait d'une anomalie génétique.

Une dent antérieure provenant de Rollet présente une racine avec une face basilaire parfaitement plate. La cuspidé, très haute, fortement couchée vers l'intérieur de la gueule, de forme circulaire, est presque lisse, tant du côté lingual que labial. Seuls quelques légers plissements visibles à la base de la couronne montent légèrement sur celle-ci.

Toutes ces dents possèdent les caractéristiques permettant de les rattacher au genre *Paraorthacodus* Glyckman, 1957, dans sa définition classique, même si celle-ci fait actuellement l'objet d'une polémique entre différents auteurs.

Discussion : La systématique des Palaeospinacidae a récemment fait l'objet de nombreux travaux, l'accord des auteurs sur la séparation des différents genres composant cette famille étant loin d'être acquis, même encore à ce jour, où de nombreuses controverses subsistent (Thies, 1991 & 1993 ; Cappetta, 1992b ; Duffin, 1993 ; Duffin & Ward, 1993). Duffin & Ward (1993) ont rappelé les caractères génériques permettant de séparer les différents genres de Palaeospinacidae.

Réfutant le point de vue de Thies (1991), qui considère le genre *Paraorthacodus* Glyckman, 1957, comme artificiel (communication personnelle) et qui regroupe l'ensemble des genres de cette famille sous le genre *Paleospinax* (Egerton, 1872), ils ont rattaché l'espèce *eocaenus* décrite par Leriche (1902) au genre *Paraorthacodus* Glyckman, 1957. De ce point de vue, le grand nombre d'espèces thanétiennes rattachées à ce genre laisse supposer que celui-ci est polyphylétique (voir Duffin & Ward, 1993, p. 61).

Il n'entre pas dans le cadre de cet article de rediscuter la systématique des Palaeospinacidae, ni de rentrer dans les polémiques parfois très animées qui opposent les auteurs entre eux. Tout au plus et dans l'état actuel des connaissances et surtout des figurations, relativement pauvres au demeurant, nous signalons que nous sommes actuellement en accord avec les vues de Duffin & Ward (1993) sur la séparation des genres entre eux.

Ces polémiques nous rappellent qu'une fois de plus, il est toujours très difficile d'effectuer le lien entre les formes décrites uniquement à partir d'éléments isolés de leur dentition, et celles connues par des restes plus complets (mâchoires, vertèbres et éléments du squelette en association).

Le genre *Paraorthacodus* Glyckman, 1957, apparaît à l'Aalénien (Jurassique moyen) pour disparaître au Thanétien. Il est surprenant qu'il se soit maintenu inchangé pendant une durée aussi longue. La comparaison iconographique exhaustive des dents de notre matériel avec celles des nombreuses espèces de ce genre décrites dans les terrains du Thanétien n'a pas été effectuée, en raison des mauvaises figurations et descriptions disponibles. On note le nombre important d'espèces décrites sur la base d'un matériel très fragmentaire. Ainsi *Synechodus* (*Paraorthacodus*) *subulatus* Leriche, 1951, du Landénien d'Orp-le-Grand, n'est décrite que sur la base d'une seule dent incomplète, et différant seulement de *Synechodus* (*Paraorthacodus*) *eocaenus* Leriche, 1902, par la morphologie de ses cônes accessoires. Il en est de même avec *Paraorthacodus clarkii* (Eastman, 1901), qui semble se rapprocher fortement de notre espèce.

Dans ces conditions, l'attribution des dents de notre matériel procède plutôt d'un raisonnement de logique stratigraphique et paléogéographique. Nous les rattachons pour ces raisons à l'espèce *Paraorthacodus eocaenus* (Leriche, 1902) usuellement utilisée pour désigner les formes présentes dans les bassins de Paris et de Belgique.

C'est la première fois qu'un Paleospinacidae est décrit dans le Paléocène du Bassin de Paris, Priem (1908) et Dutheil (1991) en ayant seulement signalé la présence.

Superordre des BATOMORPHII Cappetta, 1980
Ordre des RAJIFORMES Berg, 1940
Famille des RHINOBATIDAE Müller & Henle, 1838

Genre *Rhinobatos* Linck, 1790

***"Rhinobatos" matzensis* nov. sp.**
(pl. 10, fig. 3 à 5)

Etymologie : Selon le nom de la vallée du Matz où trois intéressants gisements fossilifères furent exploités (Ressons-sur-Matz, Margny-sur Matz, Elincourt-Ste-Marguerite).

Holotype : Dent médiane provenant de Ressons-sur-Matz (réf. P.6416, planche 10, figure 3).

Paratypes : Une dent latérale (réf. P.6417, planche 10, figure 4) et une dent médiane (réf. P.6418, planche 10, figure 5) provenant toutes deux de Ressons-sur-Matz. Ces trois dents sont déposées dans les collections paléontologiques de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

Autre matériel : dans la collection des auteurs.

Matériel : Rollot : 3 dents, Ressons : 94 dents, Margny : 3 dents.

Age : Thanétien supérieur.

Diagnose : Cette espèce fossile est décrite sur la base de dents isolées. Le profil de sa couronne en vue mésio-distale est légèrement convexe. Les luettes latérales sont larges et peu visibles.

Description : L'holotype (réf. P.6416, pl. 10, fig. 3) est une dent médiane mesurant 1,1 mm en vue mésio-distale, 1 mm en vue labio-linguale et 1 mm de hauteur. Elle présente un aspect rhinobatoïde.

Sa couronne plutôt élevée surplombe complètement la racine. Ses rebords marginaux sont convexes. La face occlusale, de profil peu convexe, est très étendue et de forme ovale. La crête transversale émoussée est peu apparente et tend à disparaître avant de rejoindre les angles marginaux. La face labiale est très réduite en hauteur. Elle est partagée par une proéminence médio-linguale, au contour assez régulier, qui s'évase et rejoint les deux faces marginales. Quelques plis d'émail peu apparents ornent la partie inférieure des faces margino-labiales. La face linguale possède une lquette massive, solidaire de la couronne et aux rebords irréguliers. Les deux luettes latérales sont très peu individualisées. Elles sont matérialisées par des bords latéraux postérieurs dont la base part en retrait de la lquette médiane et va rejoindre, avec un profil convexe et régulier, les deux angles latéraux.

La racine est haute et excentrée lingualement. Elle est composée de deux expansions radiculaires de taille inégale, séparées par un sillon médian dans lequel un foramen antérieur est bien visible. La face postérieure est oblique et évasée latéralement. De part et d'autre de la lquette médio-linguale deux foramens accessoires sont visibles. La face antérieure présente un profil concave à sa partie supérieure. Elle rejoint rapidement l'extrémité antérieure de la face basilaire qui est émoussée. La face linguale de la couronne est nettement altérée par une usure fonctionnelle.

Le paratype 1 (réf. P.6417, pl. 10, fig. 4) est une dent latérale de taille plus réduite. Elle mesure 1,2 mm en vue mésio-distale, 1 mm en vue labio-linguale et 0,8 mm de hauteur. Son aspect est plus étiré, sa couronne est légèrement moins haute et sa crête transverse est mieux soulignée. Les deux luettes latérales sont absentes.

Le paratype 2 (réf. P.6418, pl. 10, fig. 5) est une dent médiane d'individu juvénile. Elle mesure 0,7 mm en vue mésio-distale, 0,7 mm en vue labio-linguale et 0,6 mm de hauteur. Les luettes latérales sont quasi-inexistantes sur cette dent. La face occlusale, en vue de profil, est très peu convexe.

Discussion : Le genre *Rhinobatos* Linck, 1790, est connu par de nombreuses espèces fossiles, fréquemment décrites sur des restes squelettiques plus ou moins complets, où le plus souvent la description de la dentition a été négligée. La connaissance odontologique des espèces actuelles ne semble guère plus complète. Cette mauvaise connaissance de la dentition des représentants de ce genre rend difficile la compréhension des différentes lignées fossiles morphologiquement stables observables depuis le Néocrétacé.

Parmi les représentants fossiles du genre *Rhinobatos* Linck, 1790, un grand nombre appartiennent une lignée morphologiquement stable et présentent de grandes analogies avec la morphologie des espèces actuelles : couronne d'aspect très globuleux surplombant nettement la racine, luettes latérales nettement visibles et souvent développées, racine large, fortement excentrée lingualement.

De façon non exhaustive, on peut attribuer à cette lignée (dite *Rhinobatos* sensu-stricto) les espèces néocrétacées et cénozoïques suivantes :

-*Rhinobatos incertus* Cappetta, 1973, du Crétacé supérieur (Turonien et Coniacien).

-*Rhinobatos casieri* Herman, 1975, du Crétacé supérieur (Santonien et Campanien), qui se singularise par sa taille importante.

-*Rhinobatos* sp., du Paléocène du Sud-Est des Etats-Unis (Case, 1994).

-*Rhinobatos bruxellensis* (Jaekel, 1894), du Paléocène et de l'Eocène.

-*Rhinobatos steurbauti* Cappetta & Nolf, 1981, de l'Eocène supérieur.

-*Rhinobatos antunensi* (Jonet, 1968) du Miocène.

La découverte d'un important matériel au sein des Sables de Bracheux, et l'observation de la dentition d'autres espèces néocrétacées, permettent de mettre en évidence une autre lignée nettement différente de la précédente. Par commodité d'écriture, nous adopterons la désignation "*Rhinobatos*" pour caractériser les différentes espèces appartenant à cette lignée.

Les caractères génériques de cette lignée à laquelle appartient "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp. sont les suivants : profil de la couronne très légèrement convexe, racine peu développée mésio-distalement et ne dépassant pas en vue linguale la lquette médiane, luettes latérales peu développées.

De telles particularités s'observent également chez "*Rhinobatos*" *mariannae* Bor, 1983, (Maastrichtien), cette espèce ayant une taille nettement plus importante que "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp., ou chez "*Rhinobatos*" *tesselatus* von der Marck, 1864, (Campanien), récemment figurée par Müller (1989), et qui ressemble beaucoup à notre espèce. Il est possible d'établir des relations phylétiques entre ces trois espèces, "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp. étant à notre connaissance le dernier représentant de cette lignée.

Les deux lignées coexistent à la fin du Paléocène puisque *Rhinobatos bruxellensis* (Jaekel, 1894) est signalé en Belgique, dans le Landénien de Dormaal (Casier, 1967). Signalons enfin que la mise en évidence de ces deux lignées ne prétend pas à l'exhaustivité quand aux listes fauniques indiquées. A ce titre, "*Rhinobatos*" *beurleni* Silva Santos, 1968, figuré par Maisey (1991) de la formation de Santana (Brésil), semble appartenir à une lignée différente des deux précédentes. Il est vraisemblable que le genre *Rhinobatos*, dans la compréhension que nous en avons actuellement, est largement polyphylétique.

Ordre des MYLIOBATIFORMES Compagno, 1973

Famille des DASYATIDAE Jordan, 1888

Genre *Hypolophodon* Cappetta, 1980

Hypolophodon sylvestris (White, 1931) (pl. 11, fig. 1 à 4)

- 1931. *Hypolophus sylvestris* White, White (p. 70, fig. 94 à 104)
- 1946. *Platyrrhina ypresiensis* Casier, Casier (p. 95, pl. 3, fig. 5 a-v)
- 1967. *Hypolophus sylvestris* White, Casier (p. 30, pl. VII, fig. 22 & 23)
- 1977. *Hypolophus sylvestris* White, Herman (p. 281, pl. 13, fig. 6)
- 1980. *Hypolophodon sylvestris* (White), Cappetta (p. 39, fig. 6)

Matériel : Rollot : 8 dents, Ressons : 8 dents, Elincourt : 6 dents.

Description : Les dents médianes, de petite taille et d'un aspect massif, possèdent une couronne élevée, sans aucune ornementation. La face occlusale est plane et de contour sub-hexagonal. La racine bilobée, toujours en retrait de la couronne, montre un large sillon médian.

Les dents plus latérales présentent une couronne de profil irrégulier, avec une luette bien visible en vue postérieure. Les deux expansions radiculaires sont très dissymétriques. Certaines dents, de très petite taille et assez élevées (planche 11, figure 4), sont vraisemblablement attribuables à des individus juvéniles.

Discussion : Par leur aspect général, les dents provenant des Sables de Bracheux ne diffèrent pas de celles des bassins Paléocènes avoisinants (Belgique, Angleterre).

Au sein de notre matériel, ces dents peuvent atteindre une largeur de 5,5 mm, ce qui représente une taille intermédiaire entre celles provenant des Blackeath Beds d'Angleterre (White, 1931) et celles provenant du Gravier de Dormaal (Casier, 1967) ou du Tuffeau de Ciply (Herman, 1977).

Cette espèce, rare à Dormaal (présence réduite à 2 dents), semble assez commune dans le Thanétien du Bassin de Paris, puisque qu'il semble qu'on la rencontre également fréquemment dans les Sables de Châlons-sur-Vesles (observation des auteurs).

Dasyatoidea incertae familiae

Genre *Coupatezia* Cappetta, 1982

Coupatezia sp (pl. 11, fig. 5)

Matériel : Ressons : 2 dents latérales.

Description : L'une de ces deux dents latérales mesure 3 mm de largeur et 2,5 mm de hauteur. Elle provient d'un individu femelle et présente de nombreux traits caractéristiques du genre, tels que les a décrits et figurés Leriche (1905, 1906) sous le genre *Raja*, recombinaé depuis par Cappetta (1982).

Elle possède une couronne inclinée vers la face labiale et montre une section hémi-circulaire en vue occlusale. Sa face linguale présente un aplomb très développé, presque vertical, dont la partie supérieure est couronnée par une carène irrégulière s'étirant vers la partie arrière de la couronne. La face labiale est peu élevée et surplombe nettement la racine. En vue labiale, une dépression médiane bien visible sépare les deux angles latéraux qui semblent présenter une surface de contact. La face occlusale de la couronne est légèrement convexe et présente une ornementation finement vermiculée en son centre, la carène étant plus grossièrement ornementée. La racine bilobée est assez haute et excentrée vers l'arrière. Ses expansions radiculaires sont massives et dépassent la face linguale de la couronne en vue de profil. La racine en vue labiale montre au-dessus du sillon médian un foramen bien visible.

Discussion : C'est sur la base d'un important lot de dents attribuées initialement à l'espèce *duponti*, et rattachées soit au genre *Raja*, soit au genre *Dasyatis*, que Cappetta (1982) a mis en évidence l'hétérogénéité de ces désignations et en a extrait deux nouveaux genres : *Jacquehermania* et *Coupatezia*. Ce dernier, attribué dans un premier temps à la famille des Dasyatidae (Cappetta, 1982) sera rattaché ultérieurement à Dasyatoidea incertae (Cappetta, 1987). Seule l'étude d'un matériel quantitativement beaucoup plus important permettra de préciser cette désignation familiale.

Ward (1983), lors de la définition du genre *Heterotorpedo*, a souligné les particularités morphologiques permettant sa distinction odontologique avec le genre *Coupatezia* :

-Chez *Coupatezia*, la face occlusale est horizontale, les bords de la face labiale sont assez inclinés, le pourtour de la face occlusale est ornementé et la face labiale est convexe, avec habituellement une dépression médiane.

-Chez *Heterotorpedo*, la face occlusale est inclinée vers le côté labial, le pourtour de la couronne en vue occlusale ne comporte aucune ornementation et la face labiale est droite ou concave.

Les dents décrites au sein de notre matériel proviennent d'individus femelles. Elles présentent une grande analogie avec celles de l'espèce Eocène *Coupatezia woutersi* Cappetta, 1982. Elles s'en distinguent cependant par leur couronne sensiblement plus élevée et moins ornementée sur son pourtour en face occlusale.

Compte tenu, d'une part de la faible quantité de matériel dont nous disposons, et d'autre part de la mauvaise connaissance de l'agencement dentaire de ce genre, il nous semble hasardeux d'introduire une espèce nouvelle. Pour ces raisons, nous désignerons les dents de notre matériel en nomenclature ouverte.

Les espèces se rattachant à *Coupatezia* sont reconnues dès le Maastrichtien (Arambourg, 1952 ; Herman, 1977). Elles sont également présentes dans le Paléocène d'Afrique (Darteville et Casier, 1943 ; Arambourg, 1952 ; Cappetta, 1972), dans le Paléocène des Etats-Unis (Ward et Wiest, 1990 ; Case, 1994), et dans l'Eocène d'Europe occidentale (Leriche, 1905, 1906 ; Casier, 1946). C'est la première fois que ce genre est décrit et figuré dans le Thanétien européen.

Genre *Heterotorpedo* Ward 1983

Heterotorpedo sp.
(pl. 12, fig. 1 & 2)

Matériel : Ressons : 2 dents

Description : Une de ces deux dents (planche 12, figure 2), d'assez grande taille, mesure 2 mm de hauteur et 2 mm de largeur. Son état de conservation est assez médiocre. Elle possède une couronne massive, haute, bien cuspidée, sans ornementation apparente et dont l'apex est brisé. La face linguale très convexe, est pratiquement verticale en son sommet, puis s'incline et s'évase progressivement jusqu'à la base de la couronne.

Une dépression médiane, d'aspect très émoussé, est visible à sa partie inférieure. L'émail dans sa moitié inférieure est absent en raison d'une altération. La face labiale, assez plane, est de forme sub-triangulaire. Elle est limitée de part et d'autre par deux arêtes latérales saillantes et sa partie inférieure est brisée.

La racine bilobée ne dépasse pas de la couronne et ses deux lobes, étirés du côté lingual, sont assez plats en face

basale. Ils sont séparés par un sillon large et bien individualisé avec un foramen nettement visible à l'extrémité du sillon médian en vue linguale.

L'autre dent est de plus petite taille (planche 12, figure 1). Sa longueur en vue transversale et sa hauteur avoisinent 0,90 mm. Elle est également en mauvais état de conservation, l'extrémité de la cuspidé, la racine et la partie inférieure de la couronne en vue linguale étant abîmées ou manquantes.

La couronne, sans ornementation apparente, est assez haute et de contour sub-elliptique à la base. Elle présente une cuspidé assez développée et légèrement inclinée dans le sens lingual. La face linguale de profil convexe est plus grande que la face labiale. Sa partie inférieure, légèrement inclinée à sa base, devient plus abrupte à sa moitié supérieure. La face labiale est de forme sub-triangulaire et elle présente une légère convexité. Elle est séparée de la face linguale par deux carènes transverses, plus tranchantes à leur sommet qu'à leur base, qui rejoignent la base de la couronne en avant des angles latéraux.

Le rebord inférieur de la couronne en vue basale est très convexe et présente une constriction, surtout à la hauteur des angles latéraux et de la face labiale. La base de la couronne surplombe en tout point ce qu'il reste de la racine. La vue basale montre les traces de la racine, probablement bilobée, et dont les rares structures indiquent qu'elle était excentrée lingualement.

Discussion : Les différents caractères observés sur ces deux dents, malgré leur mauvais état de conservation, correspondent bien aux dents d'*Heterotorpedo* telles que Ward (1983) les a décrites. Ce genre représenté à l'Eocène par *Heterotorpedo fowleri* Ward, 1983, est assez commun en Angleterre. Il est également présent, mais par une unique dent, dans l'Eocène supérieur du Bassin de Paris (Cappetta & Nolf, 1981 in Ward, 1983).

Heterotorpedo est déjà connu dans le Dano-Montien (Cappetta, 1987) et dans le Thanétien du Maroc (Arambourg, 1952). Il nous semble tout à fait hasardeux d'établir une détermination spécifique à partir de deux dents altérées. Aussi, nous laisserons cette espèce en nomenclature ouverte. Signalons que cette découverte constitue la première occurrence de ce genre dans le Paléocène d'Europe.

Famille des MYLIOBATIDAE Bonaparte, 1838

Genre *Myliobatis* Cuvier, 1817

Myliobatis dixonii Agassiz, 1843 (pl. 12, fig. 4 & 5)

1908. *Myliobatis dixonii* Agassiz, Priem (p. 76, 93, fig. 48 & 49, p. 105, pl. 2, fig. 6)
1943. *Myliobatis dixonii* Agassiz, Darteville & Casier (p. 186, fig. 59, pl. 15, fig. 10, pl. 16, fig. 1, 2, 4)
1952. *Myliobatis dixonii* Agassiz, Arambourg (p. 219, pl. XXXII, fig. 46 & 47)
1966. *Myliobatis dixonii* Agassiz, Casier (p. 93, pl. 9, fig. 1)
1994. *Myliobatis dixonii* Agassiz, Case (p. 125, pl. 15, fig. 348 à 350)

Matériel :

Rollot : 65 dents médianes, 58 dents latérales & 345 fragments de dents médianes.
Ressons : 65 dents médianes, 74 dents latérales & 275 fragments de dents médianes.
Elincourt : 41 dents médianes, 23 dents latérales & 150 fragments de dents médianes.
Antheuil : 5 dents médianes & 1 fragment de dent médiane.
Margny : 2 dents médianes, 2 dents latérales & 1 fragment de dent médiane.

Discussion : Les dents médianes isolées de cette espèce sont suffisamment caractéristiques pour être certain de sa présence au sein de notre matériel. Les chevrons en face occlusale sont très étalés dans le sens labio-lingual (le rapport largeur / longueur est compris entre 1/4 et 1/5).

D'une façon générale, ils sont très puissants et possèdent une couronne assez élevée. Les chevrons latéraux présentent une grande variabilité morphologique, et de ce fait, ils sont difficiles à individualiser. Un très grand nombre de chevrons médians, de dimensions généralement plus réduites et, dans certains cas plus comprimés labio-lingualement, proviennent certainement d'individus juvéniles.

Un comptage effectué sur les dents médianes complètes indique que près de 90 % d'entre elles ont une longueur n'excédant pas 15 mm (54% ne dépassent pas 10 mm). Le même comptage effectué sur les dents des individus adultes du même étage indique que la moyenne de la longueur de ces dents est de 35 mm.

Il semble donc y avoir une nette prédominance des individus jeunes. Il est vraisemblable que les conditions de vie qui régnaient sur cette région, au Thanétien supérieur, étaient particulièrement propice au développement des individus juvéniles (frayère ?).

Myliobatis dixonii est une espèce très commune. Elle possède une très large répartition, tant paléogéographique (Europe, Afrique, Amérique du nord), que stratigraphique (Montien à Eocène supérieur). Il est vraisemblable qu'une telle longévité provient principalement de la mauvaise connaissance de la variabilité de la dentition de cette espèce, en raison d'un phénomène de convergence morphologique et alimentaire, et d'erreurs d'attribution spécifique.

"*Myliobatis*" *sulcidens* Darteville & Casier, 1943
(pl. 12, fig. 3)

1943. *Myliobatis sulcidens* Darteville & Casier, Darteville & Casier (p. 195, pl. XI, fig. 27, pl. XV, fig. 12, figure dans le texte)

1952. *Myliobatis sulcidens* Darteville & Casier, Arambourg (p. 222, pl. XXXII, fig. 39 à 45)

Matériel : Ressons : 1 dent médiane incomplète

Description : Cette dent de taille moyenne (4 mm dans le sens labio-lingual) possède une couronne peu élevée. L'une de ses extrémités présente une face d'articulation très étirée et presque perpendiculaire par rapport au sens mésio-distal. En vue occlusale, on observe une nette dépression transversale matérialisée par deux pans inclinés. Celui du côté labial est plus développé. L'ornementation composée de fines granulations est visible sur toute la face occlusale. La face linguale est légèrement concave à sa partie supérieure. Le bourrelet lingual, bien que très visible, est étroit et peu saillant. La face labiale qui surplombe nettement la racine, est verticale à sa partie supérieure, puis devient oblique jusqu'à sa base. La visière labiale est très saillante et sa partie inférieure est peu convexe.

La racine peu élevée est légèrement désaxée vers le côté lingual. Les lames assez comprimées dans le sens labio-lingual sont disposées régulièrement. Une légère altération de la racine, ne permet pas de décrire la face basilaire. On peut seulement observer les sillons qui sont peu profonds et quelques foramens situés irrégulièrement.

Discussion : Par son aspect général, la dent de Ressons ressemble fortement à celles de *Myliobatis sulcidens* Darteville et Casier, 1943, espèce provenant du Congo et des phosphates du Maroc (Arambourg, 1952). En fait, la morphologie très particulière de la face occlusale de ce Myliobatiforme (voir figure dans le texte) suggère une adaptation trophique de ce taxon sans rapport avec celle du genre *Myliobatis* Cuvier, 1817, au sens strict.

Il apparaît que la reconnaissance de formes aussi diverses au niveau mode d'alimentation, et leur rattachement usuel au genre *Myliobatis* Cuvier, 1817, illustre parfaitement le buissonnement important des Myliobatidae à la limite Crétacé-Tertiaire (Cappetta, 1986a), et le polyphylétisme de cette désignation. Dans l'attente d'une étude approfondie sur les affinités systématiques que présentent les Myliobatidae de cette période, nous utiliserons la dénomination générique "*Myliobatis*" pour désigner toutes ces espèces morphologiquement distinctes sur un plan trophique. Il s'agit de la première occurrence de cette espèce en Europe, sa répartition se limitant jusqu'à présent du Montien à l'Yprésien du continent africain.

"*Myliobatis*" sp.
(pl. 13, fig. 1 & 2)

Matériel : Rollot : 2 dents médianes dont l'une est incomplète.

Description : L'une de ces deux dents (planche 13, figure 1) est relativement bien conservée, mais elle est brisée à l'une de ses extrémités. Elle possède une couronne légèrement affectée par une usure fonctionnelle. Son profil général est peu élevé et assez étiré (longueur 28 mm, largeur 5 mm).

La face occlusale, habituellement plane ou convexe chez *Myliobatis* Cuvier, 1817, est ici concave, et elle prend

l'aspect d'un sillon qui s'étire sur toute la longueur de la dent. Cette différence morphologique importante justifie d'emblée la distinction générique. Ce sillon est recouvert d'un émail à aspect granuleux, conférant ainsi à la face occlusale l'allure d'une surface irrégulièrement bosselée.

Une arête non émaillée et située sur le pourtour de la face occlusale délimite sa surface. Le seul angle latéral visible, légèrement supérieur à 90°, est saillant. La face labiale, de profil concave, est légèrement oblique vers le haut. Elle s'étend jusqu'au niveau de la visière, celle-ci surplombant nettement la racine. Sa surface est également recouverte de bossellements irréguliers et émaillés. En vue linguale, au dessus du bourrelet peu saillant, une dépression bien marquée présente des rugosités en surface. La racine est peu élevée et comporte, sur cette dent incomplète, 26 lames peu développées, avec des faces basilaires effilées et peu saillantes.

L'autre dent, en moins bon état de conservation, (planche 13, figure 2) possède des caractères morphologiques également très particuliers. La vue occlusale présente une dépression transverse très marquée et montrant deux faces ornées de nombreux sillons profonds et irréguliers. Ces faces forment un angle avoisinant 90° et sont inclinées faiblement dans le sens lingual. Le pourtour de la face occlusale est délimité par une arête très sinueuse, usée en son sommet par une usure fonctionnelle peu marquée. Cette trace d'usure permet de voir en coupe une couche d'émail assez épais. La face linguale de la couronne est élevée. La racine en face basilaire montre 10 lames peu saillantes et faiblement développées dans le sens labio-lingual.

Discussion : La face occlusale très caractéristique de ces dents les différencie nettement de celles des autres espèces de *Myliobatidae* possédant également des dents avec face occlusale concave (voir figure dans le texte), telles que *Myliobatis sulcidens* Darteville et Casier, 1943, et *Myliobatis raouxi* Arambourg, 1952.

Cette particularité morphologique, déjà évoquée ci-dessus pour *Myliobatis sulcidens* Darteville et Casier, 1943, suggère l'adaptation de ces Batoïdes à un régime trophique éloigné du régime conchyliophage du genre *Myliobatis* Cuvier, 1817, avec une différenciation certainement ancienne puisqu'elle est déjà parfaitement définie dès le Thanétien.

Cette morphologie particulière de la face occlusale n'est d'ailleurs pas sans rappeler celle du genre *Burnhamia*. L'une de ces deux dents présente par ailleurs une morphologie générale assez semblable à celle provenant de l'Eocène de Grande-Bretagne (Bracklesham Group) et attribuée à tort à *Lophobatis* sp. (Kemp, Kemp & Ward, 1990).

La découverte de ce matériel constitue la première occurrence de cette morphologie au sein des *Myliobatiformes* dans les niveaux du Paléocène du Bassin de Paris.

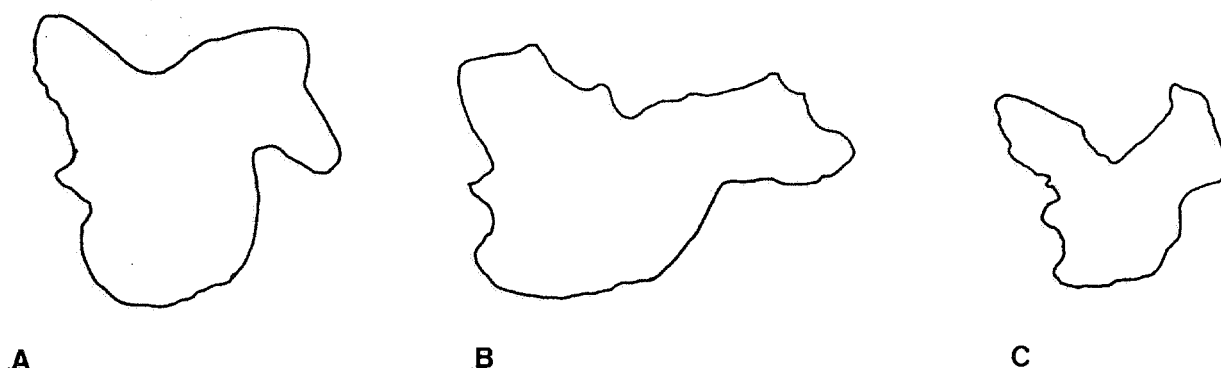


Figure 7. - A : dent vue en section labio-linguale de "*Myliobatis*" *sulcidens* - Fig. B & C : dents vues en section labio-linguale de "*Myliobatis*" sp. La face linguale de ces dents est orientée vers la gauche. Grossissement x12.

Famille des MOBULIDAE Gill, 1893

Genre *Burnhamia* Cappetta, 1976

Burnhamia sp.
(pl. 13, fig. 3 & 4)

Matériel : Rollot : 3 dents ; Ressons : 2 dents

Description : Les dents sont en vue occlusale deux fois plus longues que larges et présentent un contour hexagonal. Leurs angles latéraux sont obtus et avoisinent 100°. La couronne a une hauteur sensiblement égale à celle de la racine. La face occlusale possède une dépression marquée dont le contour en vue labiale et latéro-labiale est parallèle à celui de la couronne. Son côté lingual, en léger retrait, présente un profil onduleux.

L'émail recouvrant la couronne a un aspect légèrement granuleux. Le bourrelet lingual est sinueux, saillant et bien visible, mais il ne surplombe pas la racine. Les côtés de la couronne, surtout le côté lingual, possèdent à leur base une ornementation granuleuse assez grossière. La racine en vue basilaire est toujours en retrait de la couronne. Elle est constituée de quatre à six lames dont les latérales sont massives et les médianes assez étirées dans le sens labio-lingual. Les sillons sont larges et bien individualisés, avec au fond de chacun d'eux, quelques foramens placés du côté labial.

Discussion : Les dents de *Burnhamia* provenant des Sables de Bracheux sont peu courantes. Le matériel trouvé n'est représenté que par des dents de petite taille, peu étirées transversalement. Leur face occlusale est faiblement déprimée et montre un émail à aspect légèrement chagriné. La face basilaire présente une racine assez haute comportant de 4 à 6 lames. Sur les cinq dents découvertes, trois présentent des traces d'usures fonctionnelles ou post mortem.

Comme l'ont remarqué Arambourg (1952) et plus récemment Cappetta (1985), deux lignées semblent exister au sein de la population des représentants du genre *Burnhamia*. La première lignée, avec des dents de taille importante et bien étirées transversalement, est présente dans le domaine nord-européen (Cappetta, 1985). La seconde lignée, avec des dents de taille plus petite et présentant une couronne plus aplatie et une ornementation estompée, occupe les bords sud de la Mésogée.

Une étude récente (Noubhani et Cappetta, 1992) portant notamment sur les modifications dimensionnelles et morphologiques du genre *Burnhamia*, du Thanétien à l'Yprésien, dans les bassins phosphatés du Maroc, a permis de mettre en évidence une succession de trois stades évolutifs. Ainsi, on observe durant l'Yprésien une réduction progressive de la taille des dents ainsi qu'une régression de l'ornementation de la face occlusale.

Les dents provenant des Sables de Bracheux ne peuvent être confondues avec celles de *Burnhamia daviesi* (Woodward 1889), qui sont plus grandes et beaucoup plus étirées méso-distalement. Elles présentent par contre une analogie certaine, notamment par leur taille, leur profil et leur ornementation en vue occlusale, avec celles de *Burnhamia* sp.1 (Noubhani et Cappetta, 1992) décrites dans les phosphates du Maroc, à l'horizon intercalaire représentant la limite Thanétien / Yprésien.

A notre connaissance, les dents de ce genre considéré comme d'origine mésogéenne, n'ont jamais été décrites et figurées dans les terrains du Thanétien de l'Europe

Superordre des HOLOCEPHALII Bonaparte, 1832

Ordre des CHIMAERIFORMES Berg, 1940

Famille des CHIMAERIDAE Bonaparte, 1831

Matériel : Rollot : 2 triturateurs, Ressons : 1 triturateur, Elincourt : 1 triturateur.

Discussion : Quelques localités fouillées de façon importante ont livré des fragments de triturateurs indiquant la présence de Chiméroïdes. Ces restes, dont l'attribution systématique est très délicate particulièrement au niveau spécifique, sont assez altérés. Deux genres à la morphologie assez caractéristiques ont pu être reconnus: *Chimaera* (Linné, 1758) et *Elasmodus* (Egerton, 1843). Leur présence a déjà été signalée dans les dépôts du Paléocène de Belgique et d'Angleterre (Casier, 1966 ; Ward, 1973).

RESULTATS ET CONCLUSIONS

COMPOSITION FAUNIQUE

La partie supérieure des Sables de Bracheux de la feuille géologique de Montdidier livre une riche faune d'Elasmobranches. Le matériel étudié dans ce travail est constitué par près de trois mille dents isolées provenant principalement de trois localités : Rollet, Ressons-sur-Matz et Elincourt-Ste-Marguerite.

La liste systématique des taxons répertoriés (tableau 1) permet de constater que cette faune d'Elasmobranches est très variée. Elle comporte trente-quatre espèces (dont deux holocéphales) appartenant à vingt-neuf genres et dix-huit familles.

Les résultats systématiques mis en évidence par cette étude apportent de nombreux éléments inédits sur la connaissance des Elasmobranches du Paléocène : deux espèces sont nouvelles : *Mustelus biddlei* nov. sp. et "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp.

En Europe, les genres *Heterotorpedo*, "*Myliobatis*" et *Burnhamia* connus à ce jour seulement à partir de l'Eocène, voient leur répartition stratigraphique étendue au Paléocène.

En ce qui concerne la faune des Elasmobranches du Thanétien du bassin parisien, on constate que vingt-et-une espèces y sont décrites ou figurées pour la première fois :

Megasqualus orpiensis (Winkler, 1874), jamais figurée
Squalus minor (Leriche, 1902)
Heterodontus lerichei Casier, 1943
Jaekelotodus heinzlini (Casier, 1967)
Odontaspis winkleri Leriche, 1905
Carcharias teretidens (White, 1931)
"*Carcharias*" *vincenti* (Winkler, 1874)
Anomotodon novus (Winkler, 1874)
Isurolamna inflata (Leriche, 1905)
"*Scyliorhinus*" *gilberti*, jamais figurée
"*Scyliorhinus*" sp.
Pachygaleus lefevrei (Daimeries, 1891), jamais figurée
Mustelus biddlei nov. sp.
Abdounia minutissimus (Winkler, 1874)
Paraorthacodus eocaenus (Leriche, 1902), jamais décrite
"*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp.
Coupatezia sp.
Heterotorpedo sp.
"*Myliobatis*" *sulcidens* Darteville & Casier, 1943
"*Myliobatis*" sp.
Burnhamia sp.

*mais peut-être signalée et figurée par Priem (1908) sous la dénomination *Synechodus* sp., cette occurrence ayant été reprise en synonymie par Herman (1977).

Par rapport aux travaux de Priem (1901, 1908) et de Leriche (1908, 1922), il s'agit d'un apport particulièrement important. L'enrichissement, comparativement à la liste faunique fournie par Dutheil (1991) pour les Sables de Bracheux, est de neuf espèces.

Signalons que nous n'avons pas retrouvé, au sein de notre matériel, l'espèce *Synechodus hesbayensis* (Casier, 1943) signalée par cet auteur dans le conglomérat de Cernay.

SYSTEMATIQUE

En complément des éléments nouveaux sur la composition de la faune d'Elasmobranches du Thanétien du Bassin de Paris, cette étude permet de préciser quelques points sur la systématique et les affinités de certaines des espèces décrites.

Ainsi, l'examen des onze espèces de Lamniiformes représentées dans notre matériel nous a permis d'indiquer nos vues sur la conception de la nouvelle définition de *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843), tel que l'a envisagée Ward (1988). Le regroupement de cette espèce avec *Hypotodus verticalis* (Agassiz, 1843) nous semble acquis.

Par contre, sa fusion avec *Palaeohypotodus heinzelini* (Casier, 1967) et *Hypotodus robustus* (Leriche, 1921) n'a pas recueilli, dans l'immédiat, notre assentiment. Les dents de ces deux espèces, particulièrement celles de *Hypotodus robustus* (Leriche, 1921), constituent au sein de notre matériel des lots suffisamment homogènes pour nous inciter à maintenir, dans l'immédiat, leur individualisation.

En fait, il apparaît qu'une certaine confusion existe dans la définition exacte des relations, tant systématiques que phylogéniques, au sein des Lamniiformes. L'information est très morcellée, très largement répartie géographiquement, et relativement incomplète pour une grande partie des taxons.

Seul un travail collégial, et l'examen d'un matériel important et diversifié, surtout au niveau des provenances géographiques, permettra d'effectuer la clarification nécessaire.

Cette étude permet également de montrer que la séparation odontologique du genre *Mustelus* Linck, 1790, des autres genres de Triakidae, est intervenue soit durant le Mésozoïque, soit au tout début du Cénozoïque. En effet, cette différenciation est déjà parfaitement définie au Thanétien supérieur.

Les dents de ce genre présentent, durant tout le Cénozoïque, une remarquable stabilité morphologique.

La découverte et l'étude d'une nouvelle espèce de Rhinobatidae ("*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp.) a permis de mettre en évidence l'existence d'au moins deux lignées distinctes morphologiquement au sein du genre *Rhinobatos* Linck (1790).

Notre espèce se rattache à un groupe nettement distinct de *Rhinobatos* sensu-stricto et auquel appartiennent également "*Rhinobatos*" *mariannae* Bor, 1983, (Maastrichtien), et "*Rhinobatos*" *tesselatus* von der Marck, 1864, (Campanien). Les racines de cette lignée plongent dans le Mésozoïque et "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp. semble en être le dernier représentant, dans l'état actuel de nos connaissances.

Les Myliobatidae sont représentés par trois espèces, de morphologie dentaire très différente les unes des autres. Il semble que cette famille a connu un développement important au début du Paléocène, avec l'émergence de nombreuses ramifications.

L'examen des dents retrouvées au sein de notre matériel permet de constater que l'espèce *sulcidens*, décrite par Darteville et Casier en 1943, n'est vraisemblablement pas un *Myliobatis* au sens strict. En effet, il n'est pas possible que le genre *Myliobatis* ait pu différencier en son sein deux lignées aussi éloignées au niveau des habitudes alimentaires.

Une nouvelle réflexion sur la définition précise de ce genre, hors du cadre d'un tel article, devrait permettre d'en reconsidérer la conception systématique et de mettre en évidence son polyphylétisme.

TABLEAU 1 - Les Elasmobranches des Sables de Bracheux de la région de Montdidier (Thanétien supérieur)

FAMILLES	GENRES	ESPECES
Hexanchidae	<i>Notidanodon</i> Cappetta, 1975	<i>Notidanodon loozi</i> (Vincent, 1876)
Squalidae	<i>Megasqualus</i> Herman, 1982	<i>Megasqualus orpiensis</i> (Winkler, 1874)
	<i>Squalus</i> Linné, 1758	<i>Squalus minor</i> (Leriche, 1902)
Squatinidae	<i>Squatina</i> Duméril, 1806	<i>Squatina prima</i> (Winkler, 1874)
Heterodontidae	<i>Heterodontus</i> Blainville, 1816	<i>Heterodontus lerichei</i> Casier, 1943
Odontaspidae	<i>Hypotodus</i> Jaekel, 1895	" <i>Hypotodus</i> " <i>robustus</i> (Leriche, 1921)
	<i>Jaekelotodus</i> Menner, 1928	<i>Jaekelotodus heinzlini</i> (Casier, 1967)
	<i>Odontaspis</i> Agassiz, 1838	<i>Odontaspis winkleri</i> Leriche, 1905
	<i>Palaeohypotodus</i> Glyckman, 1964	<i>Palaeohypotodus rutoti</i> (Winkler, 1874)
	<i>Striatolamia</i> Glyckman, 1964	<i>Striatolamia striata</i> (Winkler, 1874)
	<i>Carcharias</i> Rafinesque, 1810	<i>Carcharias hopei</i> (Agassiz, 1843)
		<i>Carcharias teretidens</i> (White, 1931)
		" <i>Carcharias</i> " <i>vincenti</i> (Winkler, 1874)
Mitsukurinidae	<i>Anomotodon</i> Arambourg, 1952	<i>Anomotodon novus</i> (Winkler, 1874)
Lamnidae	<i>Isurolamna</i> Cappetta, 1976	<i>Isurolamna inflata</i> (Leriche, 1905)
Otodontidae	<i>Otodus</i> Agassiz, 1843	<i>Otodus obliquus</i> Agassiz, 1843
Scyliorhinidae	<i>Scyliorhinus</i> Blainville, 1816	" <i>Scyliorhinus</i> " <i>gilberti</i> Casier, 1946
		" <i>Scyliorhinus</i> " sp.
Triakidae	<i>Pachygaleus</i> Cappetta, 1992	<i>Pachygaleus lefevrei</i> (Daimeries, 1891)
	<i>Mustelus</i> Linck, 1790	<i>Mustelus biddlei</i> nov. sp.
	<i>Palaeogaleus</i> Gurr, 1962	<i>Palaeogaleus vincenti</i> (Daimeries, 1888)
Carcharhinidae	<i>Physogaleus</i> Cappetta, 1980	<i>Physogaleus secundus</i> (Winkler, 1874)
	<i>Abdounia</i> Cappetta, 1980	<i>Abdounia minutissimus</i> (Winkler, 1874)
Palaeospinacidae	<i>Paraorthacodus</i> Glyckman, 1957	<i>Paraorthacodus eocaenus</i> (Leriche, 1902)
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos</i> Linck, 1790	" <i>Rhinobatos</i> " <i>matzensis</i> nov. sp.
Dasyatidae	<i>Hypolophodon</i> Cappetta, 1980	<i>Hypolophodon sylvestris</i> (White, 1931)
Dasyatoidea	<i>Coupatezia</i> Cappetta, 1982	<i>Coupatezia</i> sp.
(inc. sedis)	<i>Heterororpedo</i> Ward, 1983	<i>Heterororpedo</i> sp.
Myliobatidae	<i>Myliobatis</i> Cuvier, 1817	<i>Myliobatis dixonii</i> Agassiz, 1843
		" <i>Myliobatis</i> " <i>sulcidens</i> Dartevelle & Casier, 1943
		" <i>Myliobatis</i> " sp.
Mobulidae	<i>Burnhamia</i> Cappetta, 1976	<i>Burnhamia</i> sp.
Chimaeridae	<i>Chimaera</i> Linné, 1758	<i>Chimaera</i> sp.
	<i>Elasmodus</i> Egerton, 1843	<i>Elasmodus</i> sp.

RELATIONS AVEC LES FAUNES D'ELASMOBRANCHES DU PALEOCENE

Ce tableau permet de constater la diversité des Elasmobranches de la partie supérieure des Sables de Bracheux.

La comparaison du matériel du Thanétien du Bassin de Paris (tableau 2) avec celui des faunes bien connues du Landénien de Belgique (Leriche, 1902 ; Casier, 1967 ; Herman, 1977), d'Angleterre (Gurr, 1962 ; Ward, 1980) et des Etats-Unis (Ward & Wiest, 1990 ; Case, 1994) indique qu'en fait, en l'état de nos connaissances, cette faune est l'une des plus riches et l'une des plus diversifiées des horizons prospectés dans le Paléocène.

TABEAU 2 - Liste comparative des Elasmobranches du Paléocène :

1. Bassin de Paris, d'après Dutheil (1991) et complétée par la présente étude.
2. Angleterre, d'après Gurr (1962) et Ward (1980).
- 3a. Belgique, horizon d'Orp-le-Grand d'après Herman (1971, 1972, 1977).
- 3b. Belgique, horizon de Dormaal d'après Casier (1967) et Herman (1977).
4. Façade Est des Etats-Unis (Aquia Formation), d'après Ward & Wiest (1990).
5. Sud-Est des Etats-Unis (Tusahoma Formation), d'après Case (1994).
6. Maroc (phosphates), d'après Arambourg (1952) et les récents travaux de Cappetta et Noubhani (La liste fournie ci-dessous, en raison de l'ancienneté des références, n'a pas fait l'objet d'une actualisation nomenclaturiale).

ESPECES	1	2	3a	3b	4	5	6
<i>Notidanodon loozi</i> (Vincent, 1876)	+	+	+	+			
<i>Hexanchus microdon</i> (Agassiz, 1843)							+
<i>Weltonia ancistrodon</i> (Arambourg, 1952)							+
<i>Megasqualus orpiensis</i> (Winkler, 1874)	+	+	+	+	+		
<i>Squalus minor</i> (Leriche, 1902)	+	+	+	+	+		
<i>Squalus crenatidens</i> Arambourg, 1952							+
<i>Somniosus crenulatus</i> Arambourg, 1952							+
<i>Isistius triturator</i> (Winkler, 1874)							+
<i>Squatina prima</i> (Winkler, 1874)	+	+	+	+	+		+
<i>Heterodontus lerichei</i> Casier, 1943	+	+		+	+		
<i>Mesiteia ? daimeriesi</i> Herman, 1973			+				
<i>Ginglymostoma africanum</i> Leriche, 1927					+		+
<i>Ginglymostoma subafricanum</i> Arambourg, 1952						+	
<i>Ginglymostoma maghrebianum</i> Casier, 1947							+
<i>Ginglymostoma</i> sp.	+						
<i>Nebrius thielensis</i> (Winkler, 1873)						+	
<i>Nebrius bequaerti</i> (Leriche, 1920)							+
<i>Nebrius blanckenhorni</i> (Stromer, 1905)							+
<i>Squatiscyllium</i> sp.							+
" <i>Hypotodus</i> " <i>robustus</i> (Leriche, 1921)	+	+		+		+	+
<i>Jaekelotodus heinzlini</i> (Casier, 1967)	+			+			
<i>Jaekelotodus heersensis</i> Herman, 1972			+				
<i>Jaekelotodus</i> sp.						+	
<i>Odontaspis borodini</i> Case, 1994						+	
<i>Odontaspis hynei</i> Case, 1994						+	
<i>Odontaspis speyeri</i> Darteville & Casier, 1943						+	
<i>Odontaspis substriatus</i> (Stromer, 1910)						+	+
<i>Odontaspis winkleri</i> Leriche, 1905	+			+	+	+	+
<i>Odontaspis</i> sp.						+	
<i>Pseudodontaspis lauderdalensis</i> Case, 1994						+	
<i>Pseudodontaspis mississippiensis</i> Case, 1994						+	
<i>Palaeohypotodus rutoti</i> (Winkler, 1874)	+	+	+	+	+		
<i>Striatolamia striata</i> (Winkler, 1874)	+	+	+	+	+	+	+

ESPECES	1	2	3a	3b	4	5	6
<i>Carcharias hopei</i> (Agassiz, 1843)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carcharias teretidens</i> (White, 1931)	+	+				+	
" <i>Carcharias</i> " <i>vincenti</i> (Winkler, 1874)	+				+	+	
<i>Anomotodon novus</i> (Winkler, 1874)	+			+	+		
<i>Anomotodon</i> sp.						+	
<i>Isurolamna inflata</i> (Leriche, 1905)	+	+			+		
<i>Isurus winkleri</i> (Vincent, 1876)			+	+			
<i>Cretolamna aschersoni</i> (Stromer, 1905)						+	+
<i>Palaeocarcharodon orientalis</i> (Sinzow, 1899)					+		+
<i>Otodus obliquus</i> Agassiz, 1843	+	+		+	+		+
" <i>Scyliorhinus</i> " <i>gilberti</i> Casier, 1946	+	+		+	+		
<i>Scyliorhinus brivesi</i> Arambourg, 1952					+		
" <i>Scyliorhinus</i> " sp.	+						
<i>Galeorhinus gomphoriza</i> Arambourg, 1952		+					+
<i>Galeorhinus minor</i> Agassiz, 1843						+	
<i>Galeorhinus ypresiensis</i> Casier, 1946						+	
<i>Galeorhinus formosus</i> Arambourg, 1952						+	
<i>Galeorhinus minutissimus</i> Arambourg, 1952							+
<i>Galeorhinus</i> sp.					+		
<i>Pachygaleus lefevrei</i> (Daimeries, 1891)	+			+		+	
<i>Mustelus rodgersi</i> Case, 1994						+	
<i>Mustelus biddlei</i> nov. sp.	+						
<i>Palaeogaleus vincenti</i> (Daimeries, 1888)	+	+	+	+	+		
<i>Chaenogaleus affinis</i> (Probst, 1879)						+	
<i>Physogaleus secundus</i> (Winkler, 1874)	+			+			
<i>Physogaleus americanus</i> Case, 1994						+	
<i>Physogaleus tertius</i> (Winkler, 1874)						+	
<i>Physogaleus</i> sp.						+	
<i>Abdounia minutissimus</i> (Winkler, 1874)	+			+			
<i>Abdounia beaugei</i> (Arambourg, 1935)					+	+	+
<i>Abdounia subulidens</i> (Arambourg, 1952)						+	
<i>Abdounia africanus</i> (Arambourg, 1952)							+
<i>Abdounia</i> sp.					+		
<i>Paraorthacodus eocaenus</i> (Leriche, 1902)	+	+		+			
<i>Paraorthacodus clarkii</i> (Eastman, 1901)					+		
<i>Synechodus hesbayensis</i> (Casier, 1943)	+		+				
" <i>Rhinobatos</i> " <i>matzensis</i> nov. sp.	+						
<i>Rhinobatos bruxelliensis</i> (Jaekel, 1894)				+			+

ESPECES	1	2	3a	3b	4	5	6
<i>Rhinobatos</i> sp.						+	
<i>Raja</i> sp. ?					+		
<i>Pristis lathamii</i> Galeotti, 1837							+
<i>Pristis</i> sp.	+					+	
<i>Hypolophodon sylvestris</i> (White, 1931)	+	+		+	+		
<i>Arechia arambourgi</i> Cappetta, 1983							+
<i>Coupatezia woutersi</i> (Winkler, 1874)					+	+	+
<i>Coupatezia</i> sp.	+						
<i>Heterorhynchus</i> sp.	+						+
<i>Merabatis prealba</i> (Arambourg, 1952)							+
<i>Etorpedo jaekeli</i> (White, 1934)						+	
<i>Dasyatis jaekeli</i> (Leriche, 1905)						+	
<i>Dasyatis tricuspidatus</i> Casier, 1946						+	
<i>Dasyatis tetraedra</i> Arambourg, 1952							+
<i>Gymnura delpiti</i> Cappetta, 1984							+
<i>Aetobatus irregularis</i> (Agassiz, 1843)							+
<i>Myliobatis dixonii</i> Agassiz, 1843	+	+		+	+	+	+
<i>Myliobatis</i> sp.		+			+	+	
" <i>Myliobatis</i> " <i>sulcidens</i> Darteville & Casier, 1943	+						+
<i>Myliobatis raouxi</i> Arambourg, 1952							+
" <i>Myliobatis</i> " sp.	+						
<i>Rhinoptera sherboni</i> White, 1926							+
<i>Rhinoptera</i> sp.						+	
<i>Archaeomanta priemi</i> Herman, 1979							+
<i>Burnhamia daviesi</i> (Woodward, 1889)	+				+		+
<i>Burnhamia</i> sp.	+						

Ce nombre important d'espèces (97) laisse supposer un important polyphylétisme pour de nombreux taxons. Une révision nomenclaturiale de cette liste, hors de propos de ce travail, doit permettre d'en réduire le nombre.

DISCUSSION DES AFFINITES PALEOBIOGEOGRAPHIQUES

L'analyse paléobiogéographique du tableau 2 ci-dessus, de certains horizons de référence du Paléocène, nous donne de nombreuses indications sur la composition des faunes d'Elasmobranches.

1. Les faciès du Thanétien du Bassin de Paris.

Jusqu'à ce jour, la faune d'Elasmobranches du Thanétien du Bassin de Paris s'est révélée relativement peu diversifiée. Les différents faciès régionaux ayant livré du matériel paléoichthyologique ont été le plus souvent soumis à d'importantes influences continentales (Sables de Châlons-sur-Vesles), ou estuariennes (Conglomérat de Cernay).

Priem (1908), a signalé un certain nombre d'espèces, provenant principalement de la région de Reims, et habituellement retrouvées dans le Cuisien ou dans le Lutétien : *Myliobatis acutus* (Agassiz), *Raja* sp., *Squatina gaudryi* Priem, *Oxyrhina* sp., *Carcharodon auriculatus* Blainville, *Galeocерdo latidens* Agassiz). L'attribution de ces espèces à des horizons paléocènes provient vraisemblablement d'une mauvaise prise en compte des provenances géographique et stratigraphique du matériel étudié ou d'erreurs de détermination systématique.

A la base des Sables de Bracheux, la sablière de Rollot présente un faciès transgressif à silex verdis observable au contact de la craie. Cet horizon livre également une faune d'Elasmobranches, non encore étudiée, et apparemment moins variée que celle qui nous intéresse ici. Les dents des espèces de grande taille telles que *Otodus obliquus* Agassiz, 1843, semblent plus communes que dans la partie supérieure de la coupe. Cela pourrait indiquer un milieu plus ouvert au large, assez différent de celui qui nous intéresse dans ce travail.

2. Formations des Bottom Beds et Woolwich Shell Beds (Landénien d'Angleterre).

Les études les plus récentes consacrées à ces faunes (Gurr, 1962 ; Ward, 1980) souffrent de leur manque de description et de figuration. Elles ont permis la reconnaissance d'une vingtaine d'espèces, et sur l'acceptation des déterminations de ces auteurs, nous constatons qu'elles présentent des affinités certaines avec la faune de la partie supérieure des Sables de Bracheux.

La fréquence plus importante d'espèces de grande taille telles que *Notidanodon loozi* (Vincent, 1876) ou *Otodus obliquus* Agassiz, 1843 indiquent un milieu plus ouvert au large. Ces faunes renferment un Triakidae : *Galeorhinus gomphoriza* Arambourg, 1952, inconnu à ce jour dans le Bassin de Paris.

3. Sables d'Orp-le-Grand, d'Erquelinnes et de Dormaal (Landénien de Belgique).

Ces faunes ont été bien étudiées (Leriche, 1902 ; Casier, 1967 ; Herman, 1972) et sont à l'origine de la création d'un nombre élevé de nouveaux taxons. Les espèces que l'on y retrouve sont également présentes, pour la plupart, dans la partie supérieure des Sables de Bracheux. Il convient toutefois de discerner les différents horizons reconnus au sein du Landénien :

Dans la partie inférieure de l'étage (Sables d'Orp-le-Grand, Maret) la faune est peu diversifiée (douze espèces) et on y observe la prédominance d'un petit nombre d'espèces :

- Megasqualus orpiensis* (Winkler, 1874)
- Squalus minor* (Leriche, 1902) qui représente près de 50% du matériel retrouvé
- Squatina prima* (Winkler, 1874)
- Palaeohypotodus rutoti* (Winkler, 1874)
- Striatolamia striata* (Winkler, 1874)
- Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888)

D'importantes différences existent entre la faune du Heersien de Belgique et celle du Thanétien des Sables de Bracheux : peu d'espèces mais extrêmement abondantes, absence totale des Batoïdes et dominance des Squaliformes dans le Heersien, faune beaucoup plus diversifiée avec présence de très nombreux Batoïdes dans le Thanétien du Bassin de Paris.

Ces différences soulignent clairement l'influence des biotopes où évoluent les organismes et celle des aires d'origine des espèces. Les possibilités de communication des différents bassins marins jouent également un rôle.

Au Landénien supérieur (Sables et Gravieres de Dormaal), les Squaliformes dominent toujours nettement, mais la faune apparaît plus diversifiée (deux fois plus d'espèces qu'à Maret). On note l'apparition de quelques espèces d'affinités plus "méridionales" telles que "*Scyliorhinus gilberti*" Casier, 1946, *Physogaleus secundus* (Winkler, 1874) ou *Abdounia minutissimus* (Winkler, 1874). Les Batoïdes sont rares. Ce renouvellement faunique, par rapport aux faunes du Landénien de Maret, a déjà été signalé par Herman (1972, 1977).

Presque toutes les espèces présentes à Dormaal ont été reconnues dans les Sables de Bracheux, mais les deux faunes présentent toutefois des différences notables (cf. tableau 2). On remarque la présence, très rare puisque connue par une unique dent, de *Rhinobatos bruxellensis* Jaekel, 1894. Cette occurrence non encore mise en évidence dans le Thanétien du Bassin de Paris, confirme la coexistence au Paléocène des deux lignées de Rhinobatidae signalées lors de l'étude systématique.

Signalons que certaines espèces, telles que *Physogaleus secundus* (Winkler, 1874) ou *Abdounia minutissimus* (Winkler, 1874), connaîtront un développement important dans le bassin belge à l'Yprésien.

4. La Façade Est des Etats-Unis (Aquia Formation).

La liste faunique de cette formation a été établie par Ward et Wiest (1990). Elle est presque aussi diversifiée que celle des Sables de Bracheux avec laquelle elle montre de grandes affinités, surtout au niveau générique. Les différences relevées dans la dénomination des espèces proviennent vraisemblablement d'une approche non identique de la nomenclature (exemple de *Paraorthacodus*).

Ces liens étroits (au moins dix-sept taxons sont communs) confirment la proximité paléogéographique de ces deux régions au Paléocène et indiquent que la faune ichthyologique des Sables de Bracheux a subi partiellement une influence océanique venant de l'ouest. Ce point particulier sera développé plus loin. La présence, dans le Thanétien des Etats-Unis, de genres tels que *Ginglymostoma* ou *Palaeocarcharodon* indique que cette faune possède toutefois des affinités plus mésogéennes que celle des Sables de Bracheux.

5. Sud-Est des Etats-Unis : Etat du Mississippi (Tusahoma Formation).

Cette formation, étudiée par Case (1994), a livré une ichthyofaune extrêmement riche et diversifiée, comportant trente-huit taxons répartis en dix-neuf genres. Par rapport à celle des Sables de Bracheux, on y remarque la totale absence des Hexanchidae, Squalidae, Squatinidae, Heterodontidae et Palaeospinacidae. Les espèces *Paleohypotodus rutoti* (Winkler, 1874) et *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888), généralement bien représentées dans le Paléocène d'Europe, sont également absentes dans le Thanétien du Mississippi.

L'abondance des Ginglymostomatidae, la variété des Carcharhinidae et des Batoïdes en général, ainsi que l'absence de genres habituellement retrouvés dans les bassins nordiques (*Squalus*, *Notidanodon*, *Heterodontus*, *Squatina* ...) rapprochent plutôt cette faune de celles des bassins à phosphates du Maroc. Cela suggère, pour cette région au Thanétien, un milieu de dépôt tropical, nettement plus chaud que celui du bassin de Paris. Il semble que la position méridionale de cette région au Thanétien a eu une influence essentielle dans l'origine et le développement de nombreux genres d'Elasmobranches, particulièrement pour les Batoïdes.

Signalons par ailleurs, que les genres *Ginglymostoma* et *Pristis*, fréquents dans le Thanétien de la Tusahoma Formation, sont également présents, en très faible abondance, à la base des Sables de Bracheux, à Rollot (observation des auteurs & communication Dutheil, étude à paraître).

6. Le domaine mésogéen (Maroc) et la façade atlantique de l'Afrique (Niger, Congo).

Les phosphates du Maroc (Arambourg, 1952), du Niger (Cappetta, 1972), et du Congo (Darteville et Casier, 1943) ont livré de richissimes faunes d'Elasmobranches. L'étude de celles-ci, y montre l'apparition dès le Montien ou le Thanétien inférieur, de nombreux taxons qui n'apparaîtront qu'ultérieurement en Europe. C'est le cas pour les genres *Physogaleus*, *Aetobatis*, *Myliobatis*, *Galeorhinus* ou *Ginglymostoma*.

Bien que le Bassin de Paris soit assez éloigné de ces régions, il est clair qu'un grand nombre de genres qui y sont présents sont issus de ces zones tropicales. Des mouvements migratoires importants ont dû se produire tardivement au Thanétien, vers les zones septentrionales, à la faveur d'un radoucissement généralisé et de communications entre bassins plus faciles.

RELATIONS DE CETTE FAUNE AVEC LES FAUNES DE L'YPRÉSIEN

MISE EN EVIDENCE D'UN IMPORTANT APPORT FAUNIQUE MESOGÉEN DANS LE BASSIN DE PARIS, AU THANÉTIEN SUPÉRIEUR. REPERCUSSION SUR LA CONNAISSANCE DE LA PALEOGEOGRAPHIE DU BASSIN DE PARIS AU THANÉTIEN.

Les comparaisons effectuées ci-dessus entre la faune d'Elasmobranches du Thanétien supérieur du Bassin de Paris et celles des bassins nordiques (Belgique, Angleterre), d'outre-atlantique, ou mésogéens (Maroc) livrent trois informations principales :

Par rapport aux faunes classiquement retrouvées dans le Landénien de Belgique ou d'Angleterre, la faune de la partie supérieure des Sables de Bracheux est beaucoup plus diversifiée. Elle comporte de nombreux genres qui n'apparaîtront seulement qu'à l'Yprésien dans les régions septentrionales : *Scyliorhinus*, *Mustelus*, *Physogaleus*, *Abdounia*, *Rhinobatos*, *Coupatezia*, *Heterotorpedo*, *Myliobatis* et *Burnhamia*. Elle présente ainsi un cachet relativement "moderne" (pour l'étage en question) et annonce par ses affinités les faunes de l'Eocène.

L'assemblage faunique inventorié apparaît relativement "équilibré". Il n'y a pas domination d'un faible nombre d'espèces sur l'ensemble de la faune, comme cela est le cas dans les horizons du Landénien inférieur de la Belgique (Heersien), où les Squaliformes représentent plus de 50% du matériel. Seul *Striatolamia striata* (Winkler, 1874) est très abondant, ce squalo possédant d'étonnantes facultés d'adaptation. La faune d'Elasmobranches du Thanétien supérieur du Bassin de Paris apparaît ainsi comme le résultat d'un mélange d'espèces mésogéennes et septentrionales.

La présence de nombreuses espèces d'affinité mésogéenne et non retrouvées plus au nord, accredit l'existence, au Thanétien, d'une communication directe du Bassin de Paris avec le domaine Atlantique. La similitude des faunes, tant au niveau générique que spécifique, entre le Bassin de Paris et les formations des Etats-Unis, confirme cette communication.

Mégrien (1980) et Deloffre (1989) ont déjà signalé la possibilité de l'existence de cette communication directe avec l'Océan Atlantique aux eaux plus chaudes. L'important renouvellement faunique constaté au niveau des Elasmobranches, lors de cette étude, confirme que le rétablissement des communications du Bassin de Paris avec la Mésogée s'est produit dès le Thanétien supérieur, et non pas à l'Yprésien, comme cela était couramment admis jusqu'à ce jour (Pomerol, 1973).

PALEOECOLOGIE

L'analyse paléocéologique de la faune d'Elasmobranches de la partie supérieure des Sables de Bracheux nous indique un certain nombre de données particulièrement intéressantes pour la connaissance du Thanétien du Bassin de Paris.

Cette faune comporte trente-quatre espèces (vingt-quatre requins, huit raies, deux chimères). Elle se caractérise principalement par :

La variété des organismes représentés, tant au niveau spécifique, qu'au niveau générique ou familial.

La quasi-absence des grands prédateurs nectiques tels que *Notidanodon* ou *Otodus*.

La présence de nombreux petits prédateurs côtiers tels que *Scyliorhinus*, *Pachygaleus*, *Palaeogaleus*, *Physogaleus* ou *Abdounia*.

La grande variété et l'abondance des Batoïdes (Rajiformes et Myliobatiformes), représentés par six genres.

La grande abondance des formes benthiques, vivant soit posées sur le fond, soit en pleine eau mais en étroite interaction avec le benthos : *Squalus*, *Squatina*, *Heterodontus*, *Scyliorhinus*, *Mustelus*, *Rhinobatos* et vraisemblablement la majeure partie des Myliobatiformes présents.

Il convient de noter que l'analyse des types dentaires selon les travaux de Cappetta (1986b) indique une grande variété dans les adaptations trophiques de ces formes benthiques.

Ainsi, les types suivants sont représentés : agrippeur (*Squatina*, *Scyliorhinus*), coupeur (*Squalus*), écraseur (*Mustelus*, *Rhinobatos*), broyeur (*Myliobatis*) et agrippeur-broyeur (*Heterodontus*).

L'abondance de ces organismes benthiques et la variété de leurs adaptations trophiques indiquent des conditions de milieu propices à leur existence, particulièrement en ce qui concerne la nature des fonds marins et l'abondance de la nourriture disponible (huîtres ...).

D'après Broekman (1977), la succession des sédiments observée à Rollot (Sables de Bracheux - Marnes de Marquéglise - Calcaire de Mortemer) appartient à une séquence d'origine estuarienne. Nous rappelons que les estuaires correspondent à une aire côtière semi fermée en liaison libre avec la mer ouverte (Martin, 1977), où la dilution de l'eau marine avec les apports continentaux dus à la présence de l'embouchure d'un fleuve ou d'une rivière s'effectue. L'élément principal du fonctionnement des estuaires est la marée qui effectue le brassage et le mélange des eaux marines et continentales. En raison de leur abondance en éléments nutritifs en suspension et de leur rôle de protection favorable au développement des individus juvéniles, les estuaires ont principalement une fonction biologique de nurserie.

Au niveau de la faune d'Elasmobranches, certains indices sont en accord avec cette interprétation : présence de formes juvéniles particulièrement abondantes pour *Squatina prima* et *Myliobatis dixonii*, très grande rareté des grands prédateurs nectiques vivant habituellement plus au large (*Otodus*, *Notidanodon*) et présence d'une faune abondante de petits prédateurs vivant habituellement près des fonds.

Tous ces indices, en complément de l'abondance des huîtres (organismes filtreurs utilisant les ressources en suspension) et de la faible diversité des mollusques, confortent la thèse de Broekman (1977). Toutefois, en raison des affinités nettement marines que présente cette faune d'Elasmobranches, nous supposons que cette aire de dépôt correspond vraisemblablement à la partie inférieure de l'estuaire, dans la zone où les contacts avec le milieu marin sont au maximum. Gall (1976, 1994) a d'ailleurs noté la similitude des caractères, au niveau sédimentologique, géomorphologique et biologique, que présente cette partie de l'estuaire avec la zone intertidale côtière. L'absence totale de restes de mammifères terrestres et d'éléments charriés (bois flottés), au sein de notre matériel, confirme cette hypothèse.

REMERCIEMENTS :

Nous adressons tous nos remerciements et toute notre amitié à Jean-Pierre Biddle qui nous signala le premier les gîtes de la vallée du Matz. Ses informations et ses encouragements nous furent particulièrement précieux dans la réalisation de ce travail.

Sans l'aide dévouée de Jacques Herman, tant pour ses conseils et ses prêts de documentation, que pour son aide pour l'obtention des clichés MEB, la réalisation de ce travail n'aurait pas été possible.

Nos remerciements vont également à Dirk et à Maria Hovestadt, pour leurs judicieuses remarques sur la reconnaissance de quelques taxons délicats parmi les Scyliorhinidae et les Triakidae.

Nous remercions également Detlev Thies pour nous avoir fait part de ses réflexions sur la systématique des Paleospinacidae et pour nous avoir fait parvenir ses travaux, Henri Cappetta pour son envoi de documentation sur les Paleospinacidae, Messieurs J.A. Broekman et Charles Pomerol pour leurs envois de documentation relative au site de Rollot, David Ward pour ses remarques sur les Lamniformes, et Didier Dutheil pour le prêt de matériel.

Enfin, nos remerciements vont également à Janine Baut pour la relecture et la correction de ce texte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG C. (1952). - *Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc - Algérie - Tunisie)*. Notes et Mémoires de la division des mines et de la Géologie, Paris, **92**, 1-372.
- BENDIX-ALMGREEN S.E. (1969). - *Notes on the Upper Cretaceous and Lower Tertiary fish faunas of northern West Greenland*. Medd. Dansk. G. Forenig, **19**(2), 204-217.
- BERTIN L. (1939). - *Essai de Classification et de Nomenclature des Poissons de la sous classe des Sélaciens*. Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco, **775**, 1-24.
- BIDDLE J.P. (1993). - *Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France)*. Belgian Geological Survey, Professional paper : Elasmobranches et Stratigraphie, **264**, 191-240.
- BOR T.J. (1983). - *A new species of Rhinobatos (Elasmobranchii, Batomorphii) from the upper Maastrichtian of the Netherlands and Belgium*. Geologie en Mijnbouw, **62**, 297-300.
- BOR T.J. (1985). - *Elasmobranchi teeth (Vertebrata, Pisces) from the Dongen Formation (Eocene) in The Netherlands*. Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie, **22**(2), 73-122.
- BROEKMAN J.A. (1977). - *Le milieu sédimentaire du Thanétien de Rollot (Somme). Interprétation des structures sédimentaires*. Proceeding of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Série B, **80**(3), 145-155.
- CAPPETTA H. (1972). - *Les poissons crétacés et tertiaires du Bassin des Iullemmeden (République du Niger)*. Palaeovertebrata, **5**(5), 179-251.
- CAPPETTA H. (1975). - *Sélaciens et Holocéphales du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse)*. Géologie Méditerranéenne, **2**(3), 115-134.
- CAPPETTA H. (1976). - *Sélaciens nouveaux du London Clay de l'Essex (Yprésien du Bassin de Londres)*. Géobios, **9**(5), 551-574.
- CAPPETTA H. (1980). - *Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaires*. Palaeovertebrata, **10**(1), 29-42.
- CAPPETTA H. (1982). *Révision de Cestracion duponti Winkler, 1874 (Selachii, Batomorphii) du Bruxellien de Woluwe-Saint-Lambert (Eocène moyen de Belgique)*. Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie, **19**(1), 113-125.
- CAPPETTA H. (1985). *Sur une nouvelle espèce de Burnhamia (Batomorphii, Mobulidae) de l'Yprésien des Ouled-Abdoun, Maroc*. Tertiary Research, **7**(1), 27-33.
- CAPPETTA H. (1986a). - *Myliobatidae nouveaux (Neoselachii, Batomorphii) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc*. Geologica et Paleontologica, **20**, 185-207.
- CAPPETTA H. (1986b). - *Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques*. Palaeovertebrata, **16**(2), 57-76.
- CAPPETTA H. (1987). - *Handbook of Paleoichthyology. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. volume 3 B, Gustav Fischer Verlag, 1-193.
- CAPPETTA H. (1988a). - *The shark teeth of the Paris Basin and the shark teeth of the Armorican Basin (in the Northwest European Tertiary Basin)*. Results of I.G.C.P., Geolog. Jahrb., **A(124)**, 1-390.
- CAPPETTA H. (1988b). - *Les Torpédiniformes (Neoselachii, Batomorphii) des phosphates du Maroc. Observations sur la denture des genres actuels*. Tertiary Research, **10**(1) 21-52.

- CAPPETTA H. (1992a). - *Carcharhiniformes nouveaux (Chondrichthyes, Neoselachii) de l'Yprésien du Bassin de Paris*. Géobios, note brève, **25**(5), 639-646.
- CAPPETTA H. (1992b). - *New observations on the palaeospinacid dentition (Neoselachii, Palaeospinacidae)*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **H**(9), 565-570.
- CAPPETTA H., NOLF D. (1981). - *Les sélaciens de l'Auversien de Ronquerolles (Eocène supérieur du Bassin de Paris)*. Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie, **18**(3), 87-107.
- CAPPETTA H., DUFFIN C., ZIDEK J. (1993). - *Chondrichthyes*. Fossil record 2, Chapman & Hall, 593-609.
- CASE G.R. (1994). - *Fossil fish remains from the late Paleocene Tuscahoma and early Eocene Bashi formations of Meridian, Lauderdale county, Mississippi. Part I. Selachians*. Palaeontographica, **A**(230), 97-138.
- CASE G.R., CAPPETTA H. (1990). - *The Eocene Selachian-fauna from the Fayum Depression in Egypt*. Palaeontographica, **A**(212), 1-30.
- CASIER E. (1942). - *Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. I. Sur d'importants restes d'un Odontaspidé (Odontaspis rutoti T.C. Winkler) du Landénien marin du Tournaisien*. Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, tome XVIII, **60**, 1-12.
- CASIER E. (1943). - *Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. III. Quelques espèces nouvelles ou peu connues du Landénien marin*. Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, tome XIX, **35**, 1-16.
- CASIER E. (1946). - *La faune ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique*. Mémoire du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, **104**, 1-267.
- CASIER E. (1950). - *Contribution à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. IX. La faune des formations dites "paniséliennes"*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, **27**(42), 1-52.
- CASIER E. (1961). - *Transformation des systèmes de fixation et de vascularisation dentaires dans l'évolution des Sélaciens du sous-ordre des Squaliformes*. Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 2^{ème} série, **65**, 1-61.
- CASIER E. (1966). - *Faune Ichthyologique du London Clay*. British Museum Natural History, 1-496.
- CASIER E. (1967). - *Le Landénien de Dormaal (Brabant) et sa faune ichthyologique*. Mémoire de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, **156**, 1-66.
- CAVELIER C., POMEROL C. (1979). - *Chronologie et interprétation des événements tectoniques cénozoïques dans le Bassin de Paris*. Bulletin de la Société Géologique de France, (7), tome XXI, **1**, 33-48.
- CRASQUIN-SOLEAU S., DAMOTTE R., DEPECHE F., GUERNET C., LETHIERS F. (1989). - *L'apport des Ostracodes dans l'histoire géologique du Bassin Parisien*. Géologie du Bassin Parisien, Congrès national des sociétés savantes, 241-256.
- COMPAGNO J.L.V. (1973). - *Interrelationships of living Elasmobranchs*. Zoological Journal of the Linnean Society, **53**, 1-46.
- COMPAGNO J.L.V. (1984). - *FAO species catalogues Sharks of the World, volume 4, part 1, Hexanchiformes to Lamniformes*. FAO fisheries, synopsis 125, **4**(1), 1-249.
- COMPAGNO J.L.V. (1984). - *FAO species catalogues Sharks of the World, volume 4, part 2, Carcharhiniformes*. FAO fisheries, synopsis 125, **4**(2), 250-655.
- DARTEVELLE E., CASIER E. (1943). - *Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines (Première partie)*. Annales du Musée du Congo Belge, section A, série III, tome II, **1**, 1-200.
- DARTEVELLE E., CASIER E. (1959). - *Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines (Troisième partie)*. Annales du Musée Royal du Congo Belge, section A, série III, tome II, **3**, 1-568.

- DELOFFRE R. (1989). - *Evolution des connaissances sur les Algues vertes du Tertiaire du Bassin de Paris*. Géologie du Bassin Parisien, Congrès national des sociétés savantes, 257-272.
- DUFFIN C.J. (1993). - *The Palaeospinacid shark "Synechodus" jurensis Schweizer, 1964, from the Late Jurassic of Germany*. Belgian Geological Survey, Professional paper : Elasmobranches et Stratigraphie, 264, 157-174.
- DUFFIN C.J., WARD D.J. (1993). - *The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England*. Belgian Geological Survey, Professional paper : Elasmobranches et Stratigraphie, 264, 53-102.
- DUTHEIL D. (1991). - *A checklist of Neoselachii (Pisces, Chondrichthyes) from the Palaeogene of the Paris basin, France*. Tertiary Research, 13(1), 27-36.
- FARCHARD H. (1936). - *Etude du Thanétien du Bassin de Paris*. Mémoire de la Société Géologique de France, nouvelle série, tome XIII, 30, 1-103.
- GALL J.C. (1976). - *Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie*. Doin, 1-228.
- GALL J.C. (1994). - *Paléoécologie. Paysages et Environnements disparus*. Masson, 1-239.
- GENAULT B. (1993). - *Contribution à l'étude des Elasmobranches Oligocènes du Bassin de Paris. 2. Découverte de deux horizons à Elasmobranches dans le Stampien (Sables de Fontainebleau) de la feuille géologique de Chartres. Cossmanniana, hors série numéro 2, 13-36.*
- GLYCKMAN L.S. (1964). - *Les séliaciens du Paléogène et leur signification stratigraphique*. (en langue Russe). Publ. Ak. Naut. CCCP, 1-229.
- GURR P.R. (1962). - *A new fish fauna from the Woolwich bottom bed (Sparnacian) of Herne Bay, Kent*. Proceedings of the Geologists' Association, 73(4), 419-447.
- HERMAN J. (1971). - *Les Vertébrés du Landénien inférieur (L1A ou Heersien) de Maret*. Mémoire présenté pour l'obtention du grade de Licencié en Sciences, Université libre de Bruxelles, 1-93.
- HERMAN J. (1972). - *Les Vertébrés du Landénien inférieur (L1a ou Heersien) de Maret (Hameau d'Orp-le-Grand)*. Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, 81(3-4), 191-207.
- HERMAN J. (1973). - *Contribution à la connaissance de la faune ichthyologique des phosphates du Maroc*. Annales de la Société Géologique de Belgique, tome 95, II, 271-284.
- HERMAN J. (1977). - *Les séliaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale*. Mémoire pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique, 15, 1-450.
- HERMAN J. (1982a). - *Additions to the Eocene Fish fauna of Belgium - 5. The discovery of Mustelus teeth in Ypresian, Paniselian and Wemmelian strata*. Tertiary Research, 3(4), 189-193.
- HERMAN J. (1982b). - *Additions to the fauna of Belgium - 6. Belgian Eocene Squalidae*. Tert. Research, 4(1), 1-6.
- HERMAN J., HOVESTADT-EULER M., HOVESTADT D.C. (1988). - *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part A : selachii n° 2a - Order Carcharhiniformes - Family : Triakidae*. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 58, 99-126.
- HERMAN J., HOVESTADT-EULER M., HOVESTADT D.C. (1990). - *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part A : selachii n° 2b - Order Carcharhiniformes - Family : Scyliorhinidae*. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 60, 181-230.
- HOVESTADT M., HOVESTADT D., SMITH R. (1983). - *A contribution to the fish fauna of the Belgian Palaeocene: A Review of Notidanodon loozi (Vincent, 1876)*. Tertiary Research, 5(2), 71-79.

- KEMP D. J., KEMP E. M., WARD D.J. (1990). - *An illustrated guide to the British middle Eocene vertebrates*. London, 1-59.
- LERICHE M. (1902). - *Les poissons paléocènes de la Belgique*. Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. tome II, 1-48.
- LERICHE M. (1903). - *Sur les horizons paléontologiques du Landénien marin*. Annales de la Société Géologique du Nord. tome XXXII, 239-252.
- LERICHE M. (1905). - *Les poissons tertiaires de la Belgique, 2. Les poissons éocènes*. Mémoires du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique, tome 3, 11, 49-228.
- LERICHE M. (1906). - *Contributions à l'étude des poissons fossiles du nord de la France et des régions voisines*. Thèse de doctorat, Mémoire de la société Géologique du nord, tome V, 1, 1-430.
- LERICHE M. (1908). - *Note sur les poissons paléocènes et éocènes des environs de Reims (Marne)*. Annales de la Société Géologique du Nord, tome XXXVII, 229-265.
- LERICHE M. (1913). - *Les poissons paléocènes de Landana (Congo). Les gisements de Poissons paléocènes et éocènes de la côte occidentale d'Afrique*. Annales du Musée du Congo Belge, Géologie, Paléontologie, Minéralogie, série 3, tome 1, 67-91.
- LERICHE M. (1922). - *Les poissons paléocènes et éocènes du Bassin de Paris (note additionnelle)*. Extrait du Bulletin de la Société Géologique de France, 4 ème série, tome XXII, 177-200.
- LERICHE M. (1937). - *Les Poissons du Crétacé et du Nummulitique de l'Aude*. Bulletin de la Société Géologique de France, 5 ème série, tome 6, 375-402.
- LERICHE M. (1951). - *Les poissons tertiaires de la Belgique (supplément)*. Mémoire de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 118, 1-600.
- LIENAU H.W. (1987). - *Haie und Rochen aus dem Sylter Ober-Miozän*. Ulrich von Hacht II, 19-75.
- MARTIN J.H. (1977). - *Le milieu estuarien*. La Recherche, 8(78), 425-434.
- MAISEY J.G. (1991). - *Santana fossils*. I.G.C.P. project, 242, The Cretaceous of South America, T.F.H. publ. 1-459.
- MEGNIEN C. (1980). - *Synthèse géologique du Bassin de Paris*. Mémoires B.R.G.M., 101, 102, 103.
- MÜLLER A. (1989). - *Selachier (Pisces : Neoselachii) aus dem höheren Campanium (Oberkreide) Westfalens (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland)*. Geologie und Paläontologie in Westfalen, 14, 1-161.
- NOUBHANI A., CAPPETTA H. (1992). - *Evolution de la taille et de la morphologie des dents dans deux lignées de sélaciens : application biostratigraphique*. Tertiary Research, 14(1), 1-18.
- POMEROL C. (1968). - *Colloque sur l'Eocène. Livret guide des excursions*. Mémoires du BRGM.
- POMEROL C. (1973). - *Stratigraphie et Paléogéographie, Ere Cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire)*. Doin, 1-269.
- POMEROL C. (1974). - *Guides géologiques régionaux: Bassin de Paris, Ile de France, Pays de Bray*. Masson, 1-216.
- PRIEM F. (1901). - *Sur les poissons de l'Eocène inférieur des environs de Reims*. Bulletin de la Société Géologique de France, 4 ème série, tome I, 477-504.
- PRIEM F. (1908). - *Etude des poissons fossiles du Bassin parisien*. Annales de Paléontologie, 1-144.
- REIF W.E. (1976). - *Morphogenesis, Pattern formation and Function of the Dentition of Heterodontus (Selachii)*. Zoomorphologie, tome 83, 1-47.

- ROUVILLOIS A. (1960). - *Le Thanétien du Bassin de Paris (étude hydrogéologique et micropaléontologique)*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série C, tome 8, 1-151.
- TAVERNE L., NOLF D. (1978). - *Troisième note sur les Poissons des Sables de Lede (Eocène belge) : Les fossiles autres que les otolithes*. Bulletin de la société Belge de Géologie, **87**(3), 125-152.
- THEOBALD N. (1934). - *Contribution à la Paléontologie du Bassin Oligocène du Haut-Rhin et du territoire de Belfort ; les Poissons Oligocènes*. Bulletin du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine, II, 117-162.
- THIES D. (1991). - *Palaeospinax, Synechodus and / or Paraorthacodus ? . The problem of palaeospinacid genera (Pisces, Neoselachii, Palaeospinacidae)*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **H**(9), 549-552.
- THIES D. (1993). - *Palaeospinax, Synechodus and / or Paraorthacodus. Is the problem of palaeospinacid genera (Pisces, Neoselachii) solved ?*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **H**(12), 724-732.
- WARD D.J. (1973). - *The English Palaeogene Chimaeroid Fishes*. Proceedings of the Geologists' Association, **84**(3), 315-330.
- WARD D.J. (1979). - *Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 3. A review of the Hexanchid sharks with a description of four new species*. Tertiary Research, **2**(3), 111-129.
- WARD D.J. (1980). - *The distribution of Sharks, Rays and Chimaeroids in the English Palaeogene*. Tertiary Research, **3**(1), 13-19.
- WARD D.J. (1983). - *Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 4. A new Batoid genus from the Bracklesham group of Selsea, Sussex*. Tertiary Research, **5**(2), 105-114.
- WARD D.J. (1988). - *Hypotodus verticalis (Agassiz 1843), Hypotodus robustus Leriche (1921) and Hypotodus heinzeli (Casier 1967), (Chondrichthyes, Lamniformes), junior synonyms of Carcharias hopei (Agassiz 1843)*. Tertiary Research, **10**(1), 1-12.
- WARD D.J., Wiest R.L. (1990). - *A checklist of Palaeocene and Eocene sharks and rays (Chondrichthyes) from the Pamunkey group, Maryland and Virginia, USA*. Tertiary Research, **12**(2), 81-88.
- WHITE E.I. (1931). - *The Vertebrate Faunas of the English Eocene. Volume 1. From the Thanet Sands to the basement Bed of the London Clay*. Publication of the British Museum Natural History, 1-123.

PLANCHE 1

Fig. 1 : *Megasqualus orpiensis* (Winkler, 1874), P.6358, (x9), Elincourt-Ste-Marguerite.

1a : face linguale.
1b : face labiale.

Fig. 2 : *Megasqualus orpiensis* (Winkler, 1874), P.6359, (x9), Elincourt-Ste-Marguerite.

2a : face linguale.
2b : face labiale.
2c : face basilaire.

Fig. 3 : *Megasqualus orpiensis* (Winkler, 1874), P.6360, (x9), Elincourt-Ste-Marguerite.

3a : face linguale.
3b : face labiale.
3c : face basilaire.

Fig. 4 : *Megasqualus orpiensis* (Winkler, 1874), P.6361, (x9), Ressons-sur-Matz.

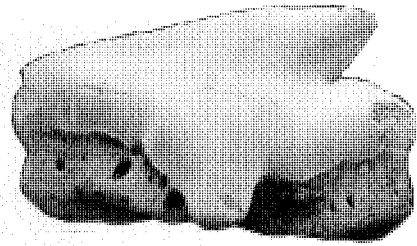
4a : face linguale.
4b : face basilaire

Fig. 5 : *Megasqualus orpiensis* (Winkler, 1874), P.6362, (x9), Elincourt-Ste-Marguerite.

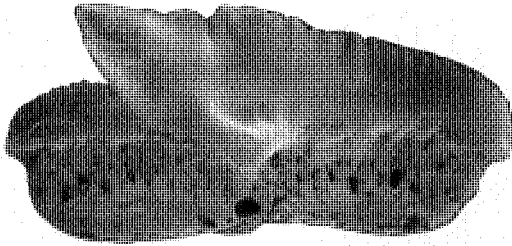
5a : face labiale.



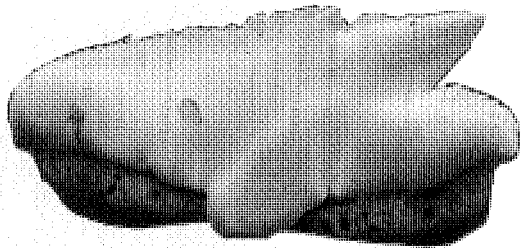
1 A



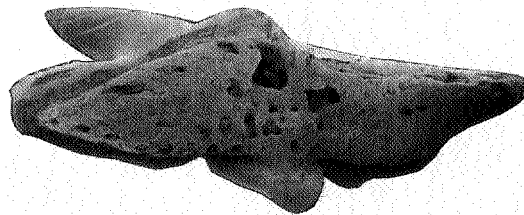
1 B



2 A



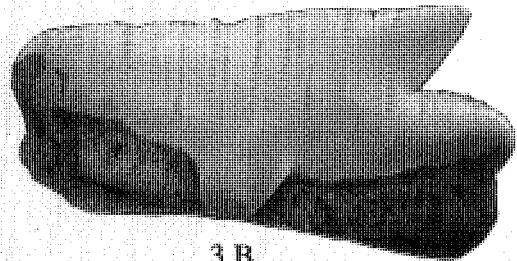
2 B



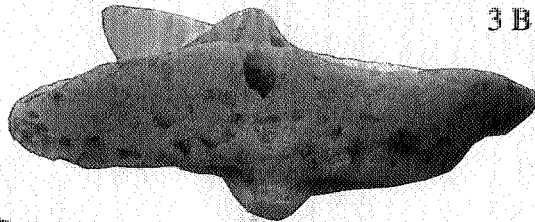
2 C



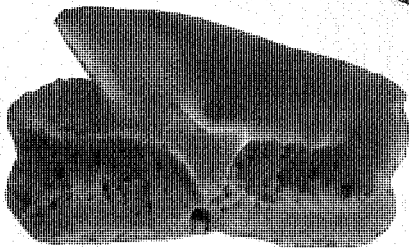
3 A



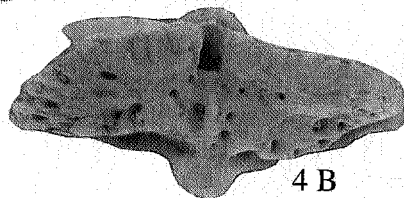
3 B



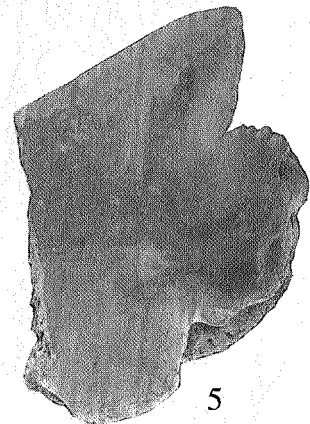
3 C



4 A



4 B



5

PLANCHE 2

Fig. 1 : *Squalus minor* (Leriche, 1902), P.6363, (x34), Ressons-sur-Matz.

1a : face linguale.
1b : face labiale.
1c : face basilaire.

Fig. 2 : *Squalus minor* (Leriche, 1902), P.6364, (x21), Ressons-sur-Matz.

2a : face linguale.
2b : face labiale.

Fig. 3 : *Squalus minor* (Leriche, 1902), P.6365, (x21), Ressons-sur-Matz.

3a : face linguale.
3b : face labiale.

Fig. 4 : *Squatina prima* (Winkler, 1874), P.6366, dent latérale (x6,8), Rollot.

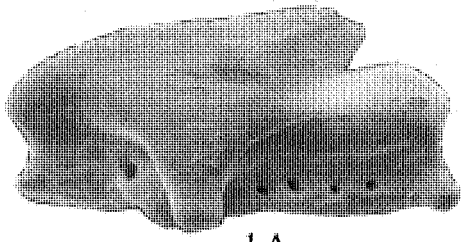
4a : face linguale.
4b : face basilaire.
4c : face labiale.

Fig. 5 : *Heterodontus lerichei* Casier, 1943, P.6367, dent latérale (x6), Rollot.

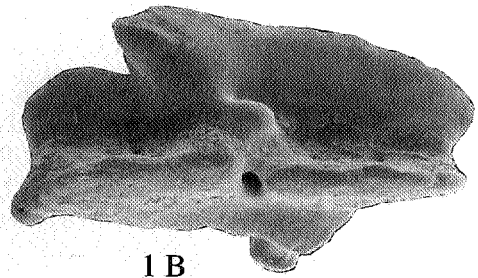
5a : face occlusale.

Fig. 6 : *Heterodontus lerichei* Casier, 1943, P.6368, dent latérale (x6), Rollot.

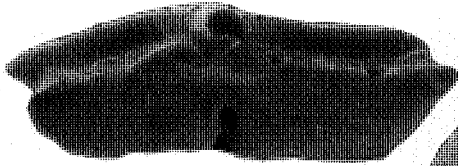
6a : face occlusale.



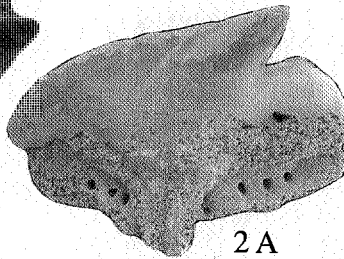
1A



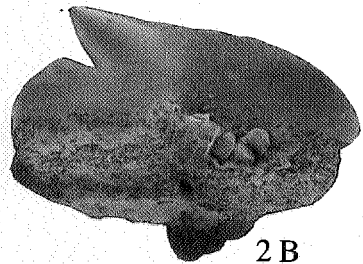
1B



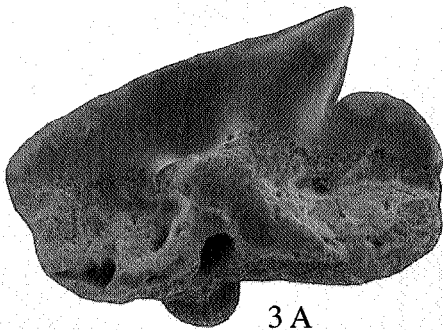
1C



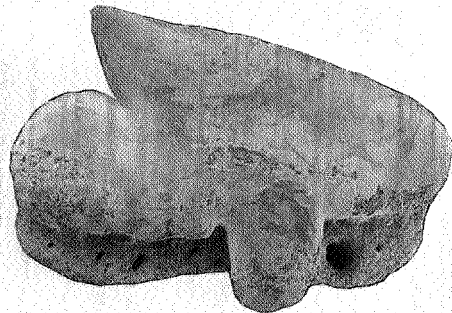
2A



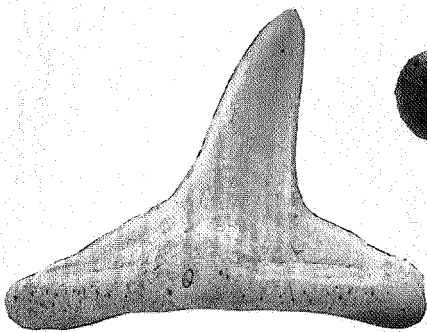
2B



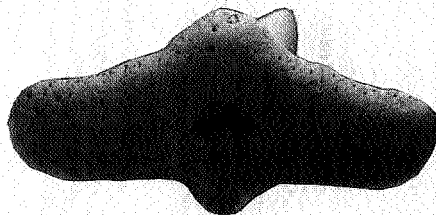
3A



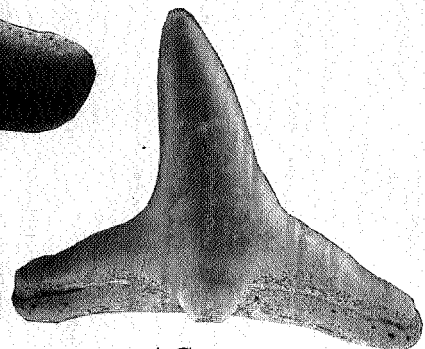
3B



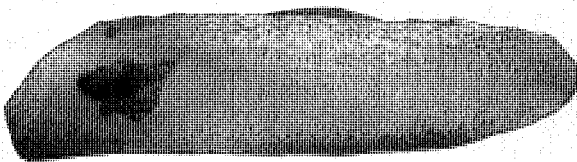
4A



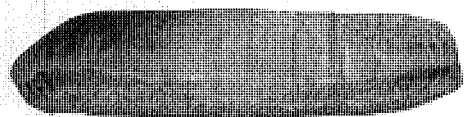
4B



4C



5



6

PLANCHE 3

Fig. 1 : *Heterodontus lerichei* Casier, 1943, P.6369, dent latéro-antérieure (x19,5), Ressons-sur-Matz.

- 1a : face linguale.
- 1b : face labiale.
- 1c : face basilaire.

Fig. 2 : *Heterodontus lerichei* Casier, 1943, P.6370, dent antérieure d'un individu juvénile (x21), Elincourt-Ste-Marguerite.

- 2a : face occlusale.
- 2b : face linguale.
- 2c : face labiale.
- 2d : face basilaire.

Fig. 3 : *Heterodontus lerichei* Casier, 1943, P.6371, dent latérale (x19,5), Ressons-sur-Matz.

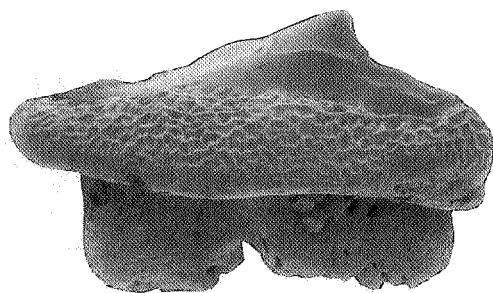
- 3a : face linguale.
- 3b : face labiale.
- 3c : face basilaire.

Fig. 4 : *Heterodontus lerichei* Casier, 1943, P.6372, dent latérale (x19,5), Ressons-sur-Matz.

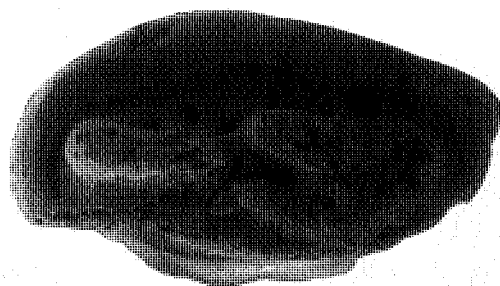
- 4a : face linguale.
- 4b : face labiale.
- 4c : face basilaire.



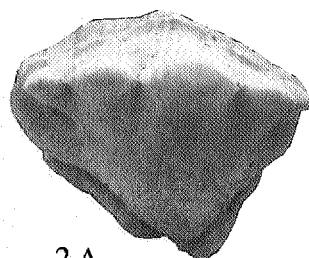
1 A



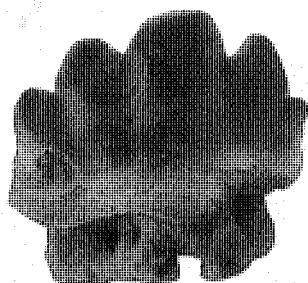
1 B



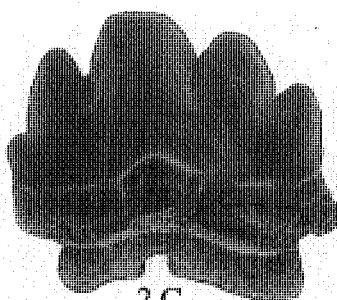
1 C



2 A



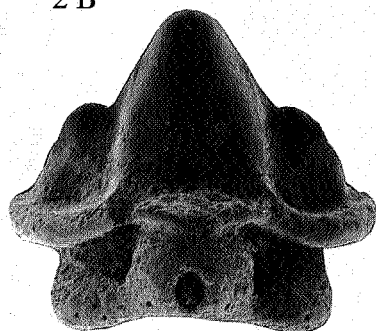
2 B



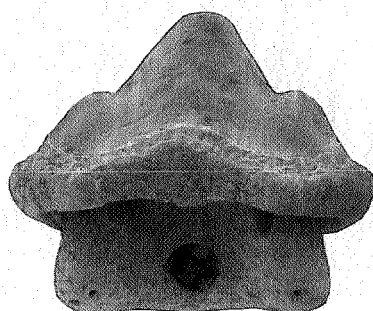
2 C



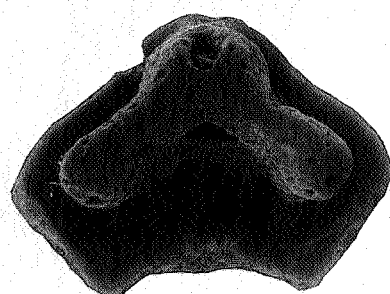
2 D



3 A



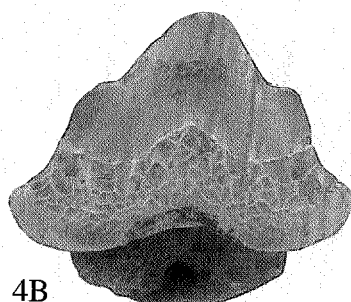
3 B



3 C



4 A



4 B



4 C

PLANCHE 4

Fig. 1 : "*Hypotodus*" *robustus* (Leriche, 1921), P.6373, (x1,9), Ressons-sur-Matz.

1a : face linguale. - 1b : face labiale.

Fig. 2 : "*Hypotodus*" *robustus* (Leriche, 1921), P.6374, (x1,3), Rollot.

2a : face linguale.

Fig. 3 : *Jaekelotodus heinzlini* (Casier, 1967), P.6375, (x1,6), Ressons-sur-Matz.

3a : face linguale. - 3b : face labiale.

Fig. 4 : *Jaekelotodus heinzlini* (Casier, 1967), P.6376, (x1,3), Elincourt-Ste-Marguerite.

4a : face linguale.

Fig. 5 : *Odontaspis winkleri* Leriche, 1905, P.6377, (x3,5), Rollot.

5a : face linguale. - 5b : face labiale.

Fig. 6 : *Palaeohypotodus rutoti* (Winkler, 1874), P.6378, (x1,8), Rollot.

6a : face linguale. - 6b : face labiale.

Fig. 7 : *Palaeohypotodus rutoti* (Winkler, 1874), P.6379, (x2,5), Ressons-sur-Matz.

7a : face linguale. - 7b : face labiale.

Fig. 8 : *Striatolamia striata* (Winkler, 1874), P.6380, (x1,8), Ressons-sur-Matz.

8a : face linguale. - 8b : face labiale.

Fig. 9 : *Striatolamia striata* (Winkler, 1874), P.6381, (x1,3), Ressons-sur-Matz.

9a : face linguale. - 9b : face labiale.

Fig. 10 : *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843), P.6382, (x2,1), Ressons-sur-Matz.

10a : face linguale. - 10b : face labiale.

Fig. 11 : *Carcharias hopei* (Agassiz, 1843), P.6383, (x.2,3), Ressons-sur-Matz.

11a : face linguale. - 11b : face labiale.

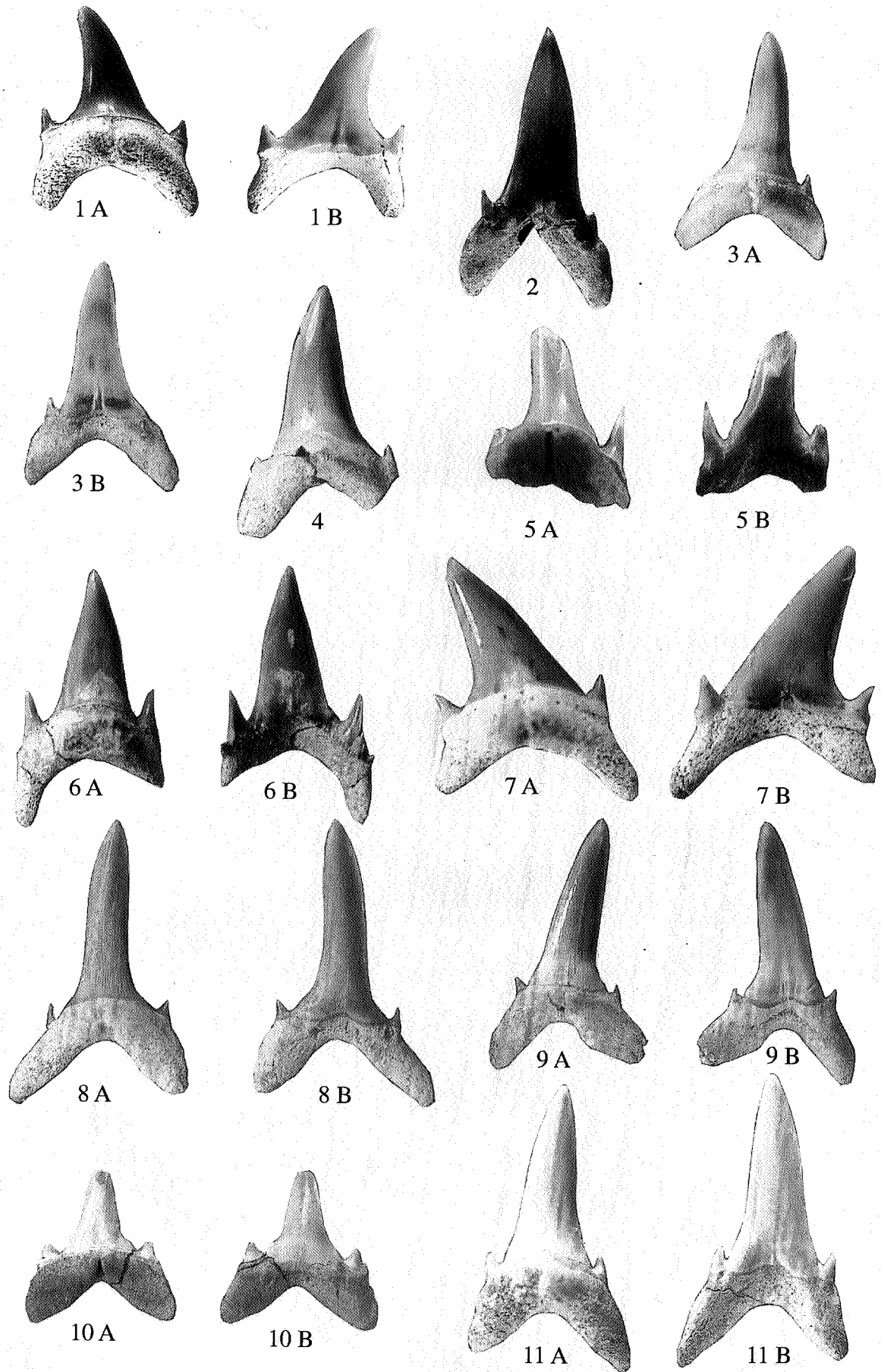


PLANCHE 5

Fig. 1 : *Carcharias teretidens* (White, 1931), P.6384, (x1,8), Ressons-sur-Matz.

1a : face linguale.

1b : face labiale.

Fig. 2 : *Carcharias teretidens* (White, 1931), P.6385, (x1,8), Rollot.

2a : face linguale.

2b : face labiale.

Fig. 3 : "*Carcharias*" *vincenti* (Winkler, 1874), P.6386, (x1,9), Elincourt-Ste-Marguerite.

3a : face linguale.

3b : face labiale.

Fig. 4 : "*Carcharias*" *vincenti* (Winkler, 1874), P.6387, (x2,3), Rollot.

4a : face linguale.

4b : face labiale.

Fig. 5 : *Anomotodon novus* (Winkler, 1874), P.6388, (x5), Ressons-sur-Matz.

5a : face linguale.

5b : face labiale.

Fig. 6 : *Anomotodon novus* (Winkler, 1874), P.6389, (x4,4), Ressons-sur-Matz.

6a : face linguale.

6b : face labiale.

Fig. 7 : *Anomotodon novus* (Winkler, 1874), P.6390, (x7,1), Ressons-sur-Matz.

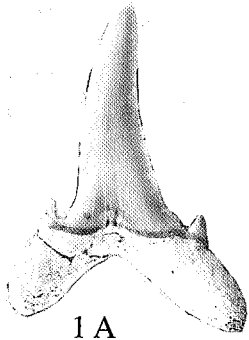
7a : face linguale.

7b : face labiale.

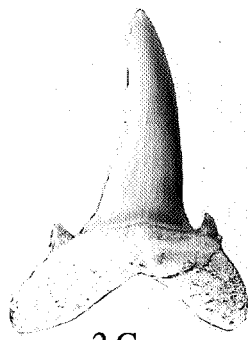
Fig. 8 : *Anomotodon novus* (Winkler, 1874), P.6391, (x7,1), Elincourt-Ste-Marguerite.

8a : face linguale.

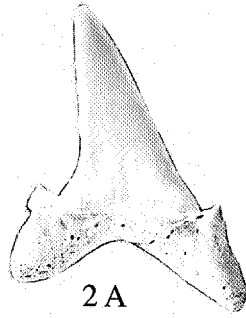
8b : face labiale.



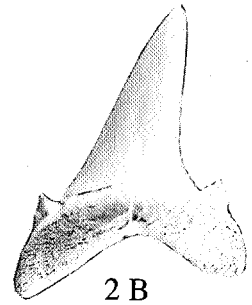
1A



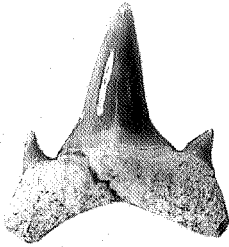
2C



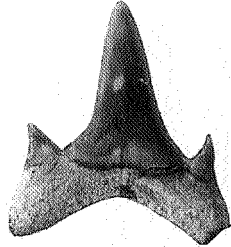
2A



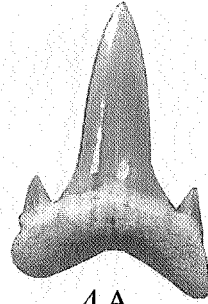
2B



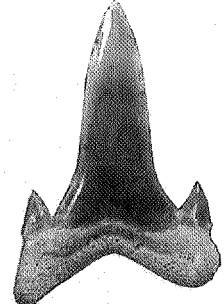
3A



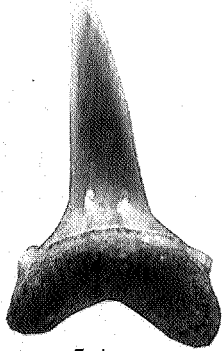
3B



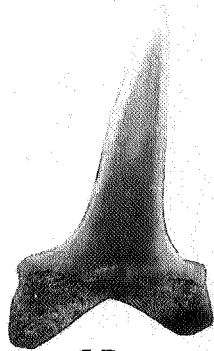
4A



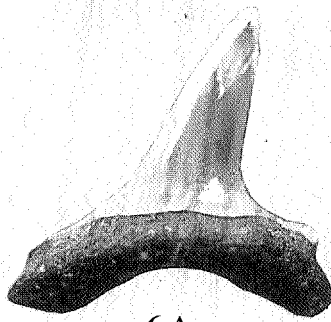
4B



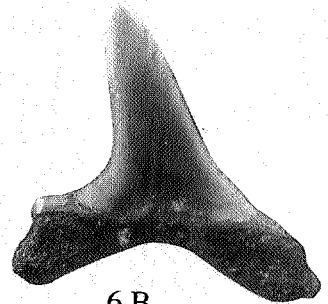
5A



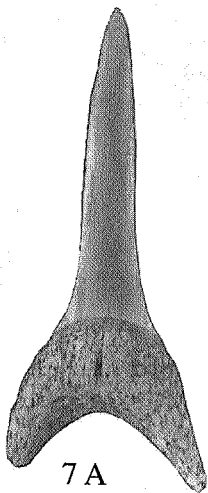
5B



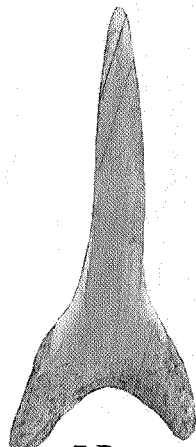
6A



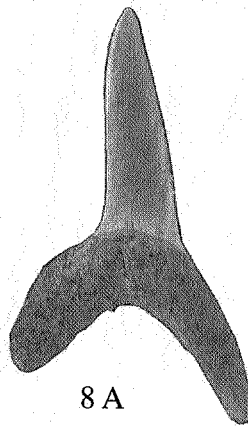
6B



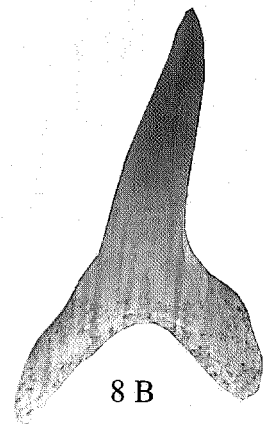
7A



7B



8A



8B

PLANCHE 6

Fig. 1 : *Isurolamna inflata* (Leriche, 1905), P.6392, dent latérale (x8,3), Rollot.

1a : face linguale.

1b : face labiale.

Fig. 2 : *Isurolamna inflata* (Leriche, 1905), P.6393, dent latérale (x8,3), Antheuil-Portes.

2a : face linguale.

2b : face labiale.

Fig. 3 : *Isurolamna inflata* (Leriche, 1905), P.6394, dent latérale supérieure (x5,5), Elincourt-Ste-Marguerite.

3a : face linguale.

3b : face labiale.

Fig. 4 : *Isurolamna inflata* (Leriche, 1905), P.6395, dent antérieure (x6,8), Ressons-sur-Matz.

4a : face linguale.

4b : face labiale.

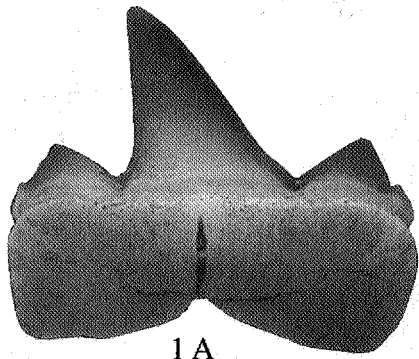
Fig. 5 : *Isurolamna inflata* (Leriche, 1905), P.6396, dent antérieure (x6,8), Ressons-sur-Matz.

5a : face linguale.

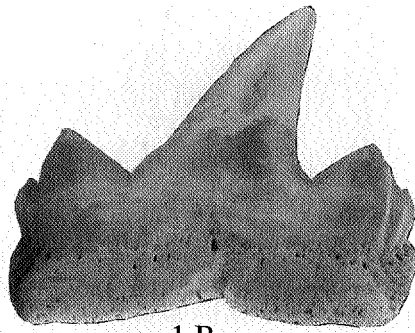
Fig. 6 : *Otodus obliquus* Agassiz, 1843, collection DUTHEIL, dent latérale d'un individu juvénile (x2,3), Ressons-sur-Matz.

6a : face linguale.

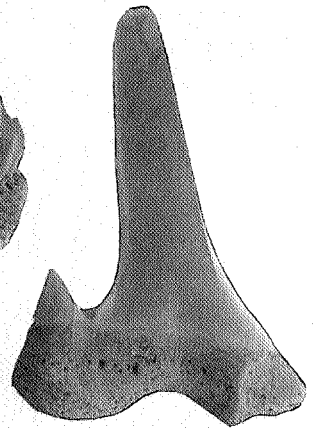
6b : face labiale.



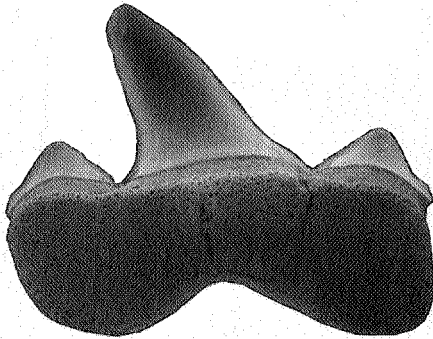
1A



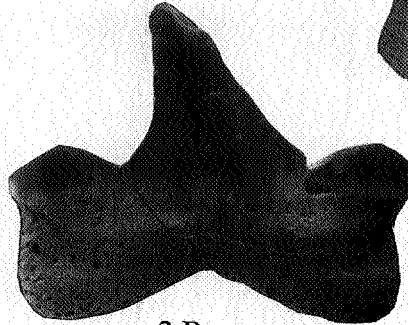
1B



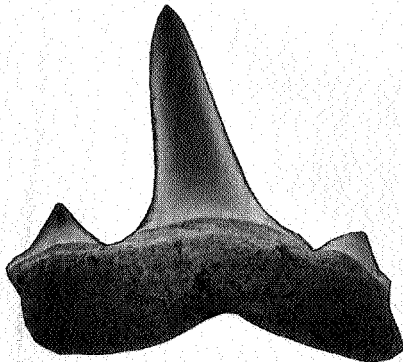
4A



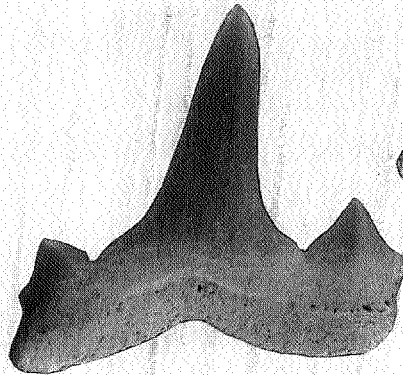
2A



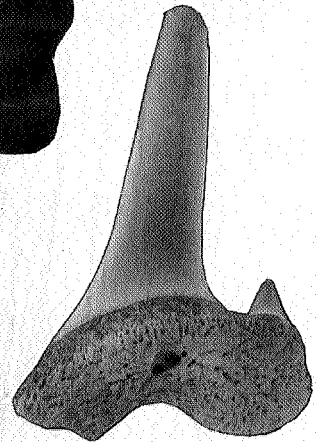
2B



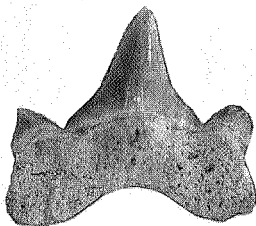
3A



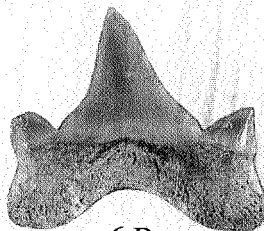
3B



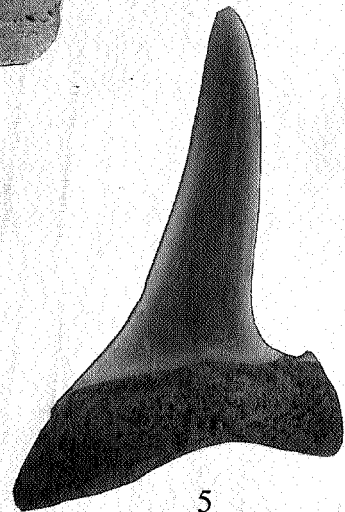
4B



6A



6B



5

PLANCHE 7

Fig. 1 : "*Scyliorhinus*" *gilberti* Casier, 1946, P.6397, dent latérale en position postérieure (x21), Ressons-sur-Matz.

1a : face linguale.

1b : face labiale.

1c : face basilaire.

Fig. 2 : "*Scyliorhinus*" *gilberti* Casier, 1946, P.6398, dent latérale (x21), Ressons-sur-Matz.

2a : face linguale.

2b : face labiale.

2c : face basilaire.

Fig. 3 : "*Scyliorhinus*" *gilberti* ? Casier, 1946, P.6399, dent très antérieure (x42), Ressons-sur-Matz.

3a : face linguale.

3b : face labiale.

Fig. 4 : "*Scyliorhinus*" sp. Casier, 1946, P.6400, dent latérale (x21), Rollot.

4a : face linguale.

4b : face labiale.

Fig. 5 : *Pachygaleus lefevrei* (Daimeries, 1891), P.6401, dent latérale (x9,7), Ressons-sur-Matz.

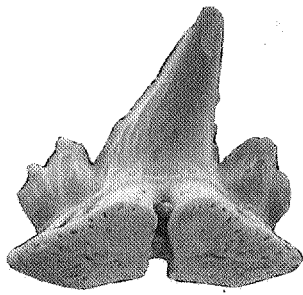
5a : face linguale.

5b : face labiale.

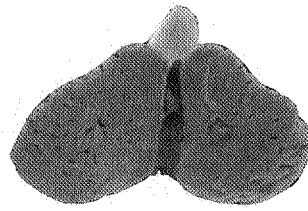
Fig. 6 : *Pachygaleus lefevrei* (Daimeries, 1891), P.6402, dent antérieure (x9,7), Rollot.

6a : face linguale.

6b : face labiale.



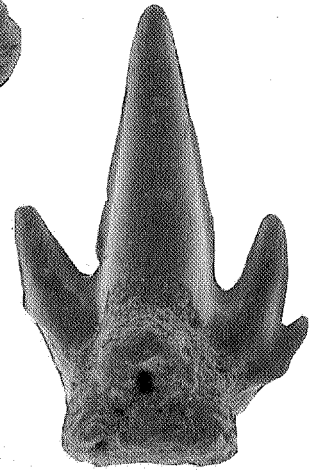
1A



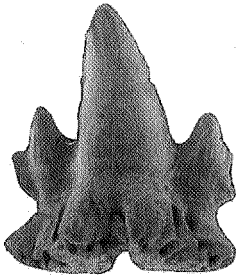
1C



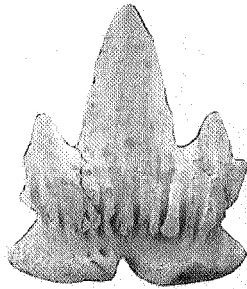
1B



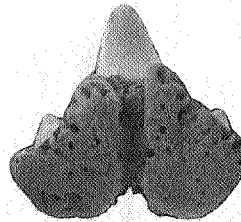
3A



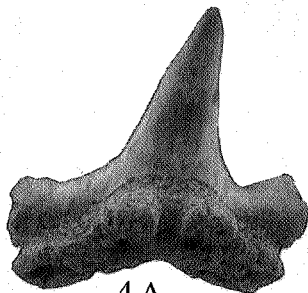
2A



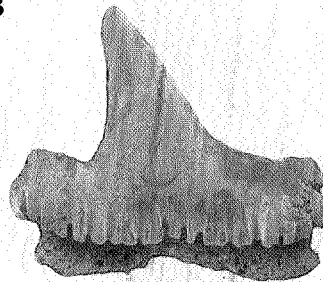
2B



2C



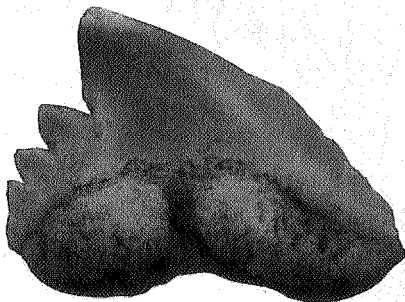
4A



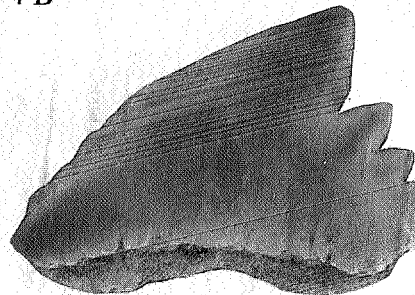
4B



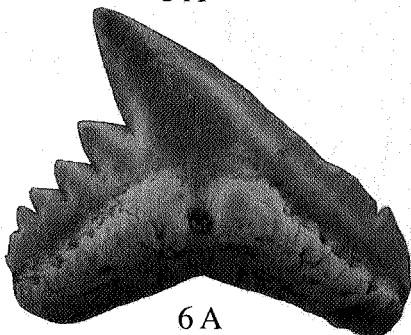
3B



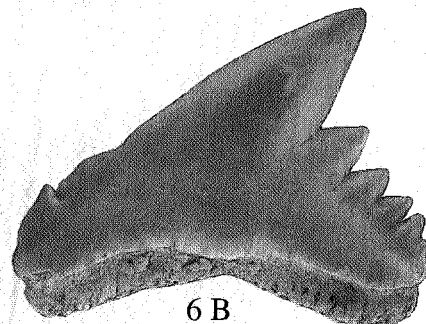
5A



5B



6A



6B

PLANCHE 8

Fig. 1 : *Pachygaleus lefevrei* (Daimeries, 1891), P.6403, dent latérale (x9,7), Margny-sur-Matz.

1a : face linguale.

1b : face labiale.

Fig. 2 : *Pachygaleus lefevrei* (Daimeries, 1891), P.6404, dent antérieure (x9,7), Elincourt-Ste-Marguerite.

2a : face linguale.

2b : face labiale.

Fig. 3 : *Mustelus biddlei* nov. sp., (Holotype), P.6405, dent médiane (x20), Ressons-sur-Matz.

3a : face occlusale.

3b : face linguale.

3c : face labiale.

3d : face basilaire.

Fig. 4 : *Mustelus biddlei* nov. sp., (Paratype), P.6406, dent médiane (x20), Ressons-sur-Matz.

4a : face linguale.

4b : face occlusale.

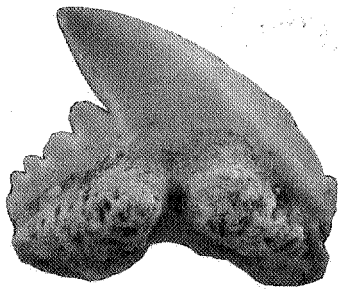
4c : face labiale.

Fig. 5 : *Mustelus biddlei* nov. sp., (Paratype), P.6407, dent latérale (x20), Ressons-sur-Matz.

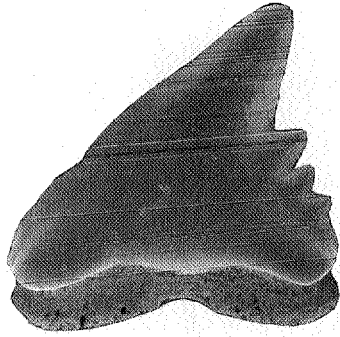
5a : face occlusale.

5b : face linguale.

5c : face labiale.



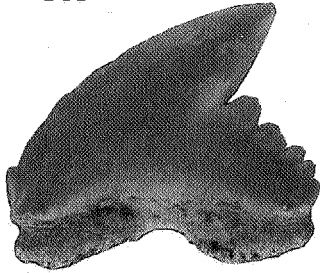
1A



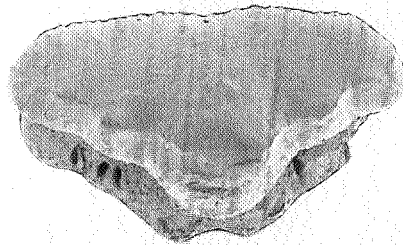
2A



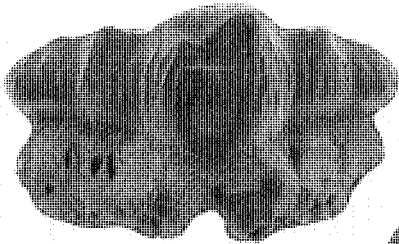
2B



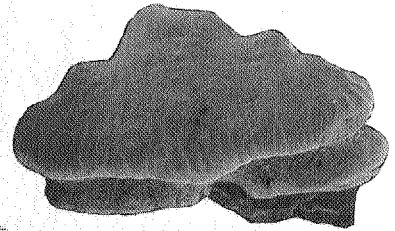
1B



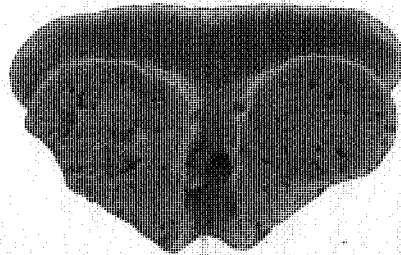
3A



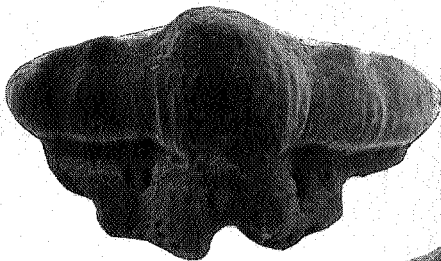
3B



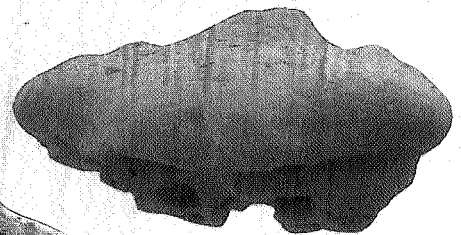
3C



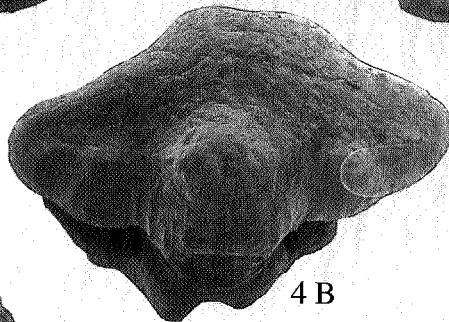
3D



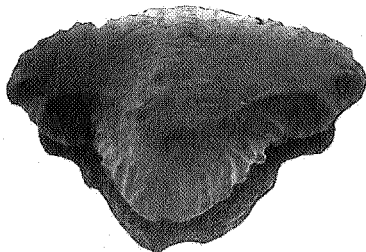
4A



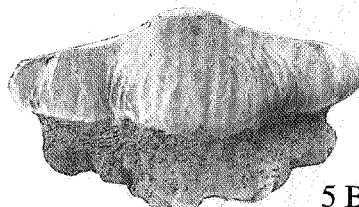
4C



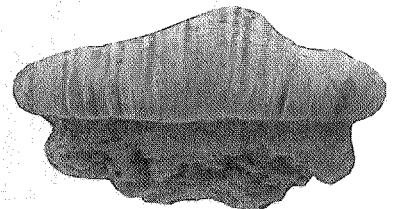
4B



5A



5B



5C

PLANCHE 9

Fig. 1 : *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888), P.6408, dent latérale (x13), Ressons-sur-Matz.

1a : face linguale.

1b : face labiale.

Fig. 2 : *Palaeogaleus vincenti* (Daimeries, 1888), P.6409, dent latérale (x6,3), Elincourt-Ste-Marguerite.

2a : face linguale.

2b : face labiale.

Fig. 3 : *Physogaleus secundus* (Winkler, 1874), P.6410, dent latérale dans les dernières files (x6,3), Rollot.

3a : face linguale.

3b : face labiale.

Fig. 4 : *Physogaleus secundus* (Winkler, 1874), P.6411, dent latérale dans les dernières files (x6,3), Elincourt-Ste-Marguerite.

4a : face linguale.

4b : face labiale.

Fig. 5: *Abdounia minutissimus* (Winkler, 1874), P.6412, dent latérale (x16,5), Ressons-sur-Matz.

5a : face linguale.

5b : face labiale.

Fig. 6: *Abdounia minutissimus* (Winkler, 1874), P.6413, dent latérale plus postérieure (x9), Ressons-sur-Matz.

6a : face linguale.

6b : face labiale.

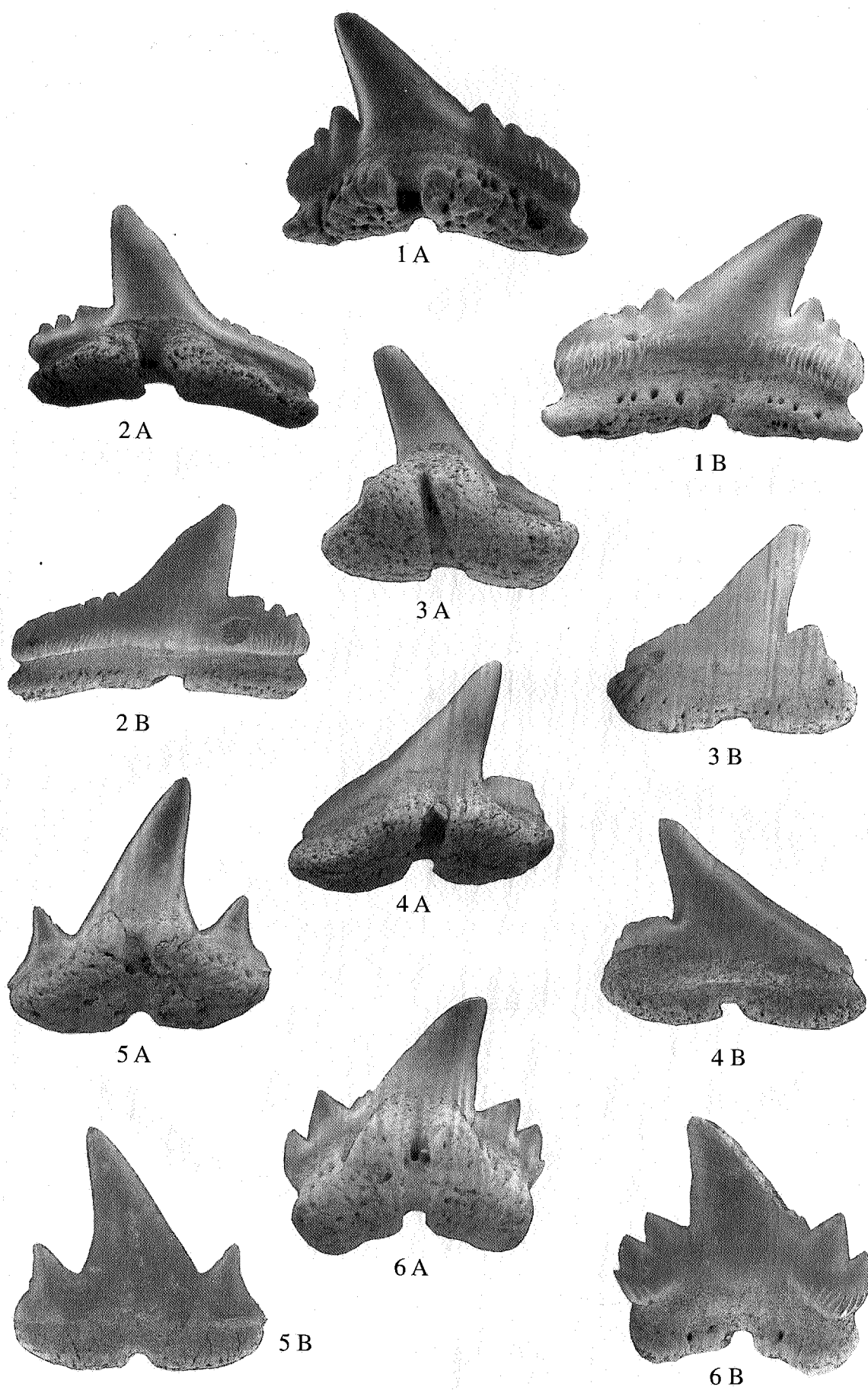


PLANCHE 10

Fig. 1 : *Paraorthacodus eocaenus* (Leriche, 1902), P.6414, (x 10), Ressons-sur-Matz.

1a : face linguale.
1b : face labiale.

Fig. 2 : *Paraorthacodus eocaenus* (Leriche, 1902), P.6415, (x 4,7), Rollot.

2a : face basilaire.
2b : face occlusale.
2b : face labiale.

Fig. 3 : "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp., (Holotype), P.6416, dent médiane (x34), Ressons-sur-Matz.

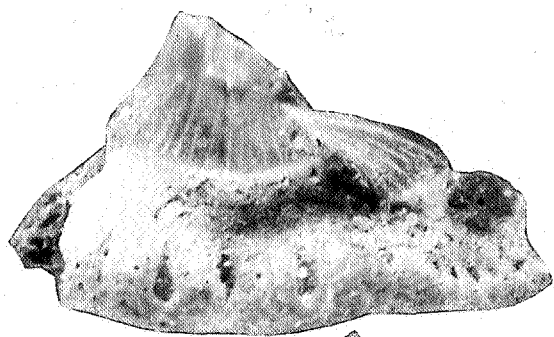
3a : face linguale.
3b : face occlusale.
3c : face labiale.
3d : face basilaire.

Fig. 4 : "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp., (Paratype), P.6417, dent latérale (x34), Ressons-sur-Matz.

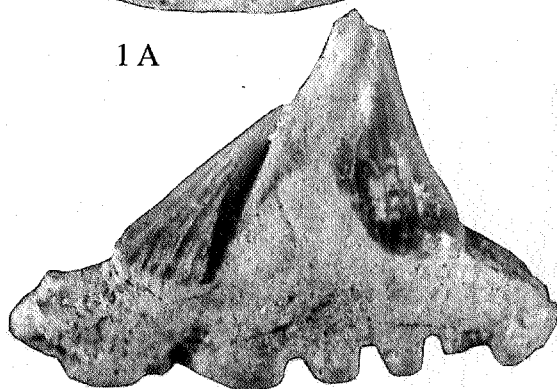
4a : face linguale.
4b : face labiale.
4c : face basilaire.

Fig. 5 : "*Rhinobatos*" *matzensis* nov. sp., (Paratype), P.6418, dent médiane d'un individu juvénile (x34), Ressons-sur-Matz.

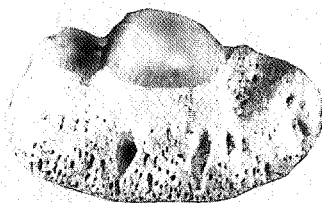
5a : face linguale.
5b : face labiale.
5c : face basilaire.



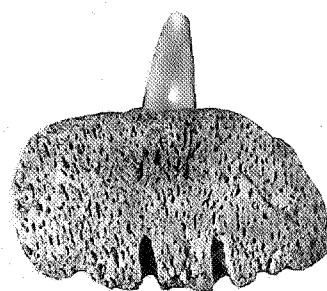
1A



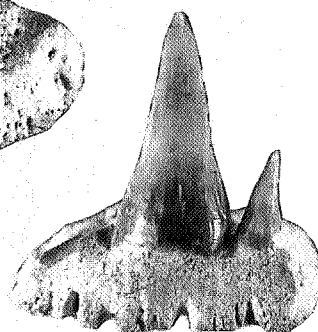
1B



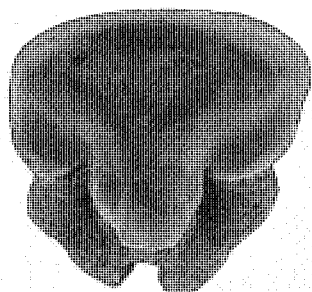
2B



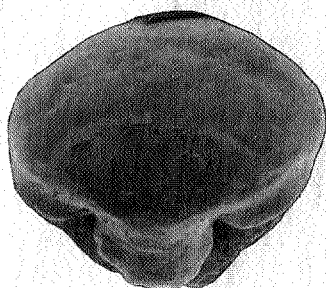
2A



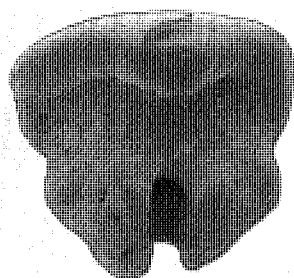
2C



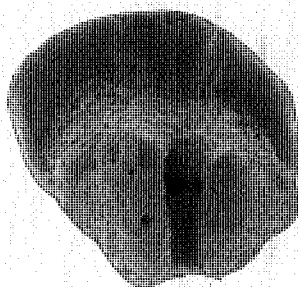
3A



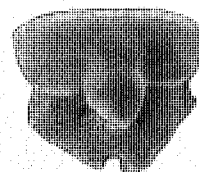
3B



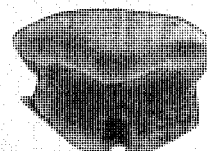
3C



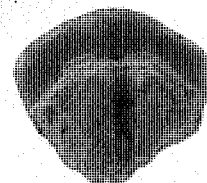
3D



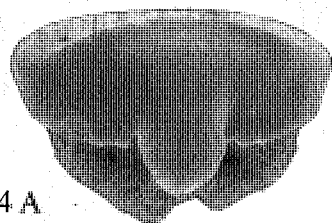
5A



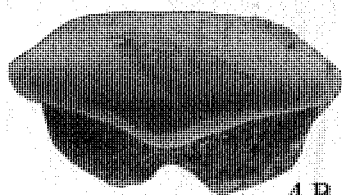
5B



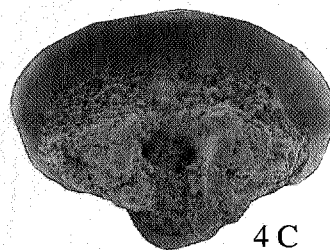
5C



4A



4B



4C

PLANCHE 11

Fig. 1 : *Hypolophodon sylvestris* (White, 1931), P.6419, dent latérale (x12,5), Rollot.

1a : face linguale.

1b : face labiale.

Fig. 2 : *Hypolophodon sylvestris* (White, 1931), P.6420, dent latérale (x12,5), Rollot.

2a : face linguale.

2b : face occlusale.

Fig. 3 : *Hypolophodon sylvestris* (White, 1931), P.6421, dent latérale (x12,5), Rollot.

3a : face basilaire.

3b : face labiale.

Fig. 4 : *Hypolophodon sylvestris* (White, 1931), P.6422, dent latérale d'individu juvénile (x19,5), Elincourt-Ste-Marguerite.

4a : face linguale.

4b : face occlusale.

4c : face labiale.

4d : face basilaire.

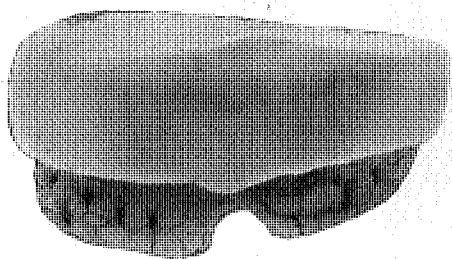
Fig. 5 : *Coupatezia* sp., P.6423, dent latérale (x19,5), Ressons-sur-Matz.

5a : face linguale.

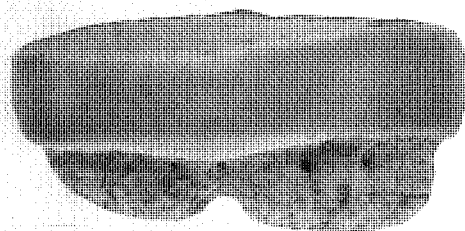
5b : face occlusale.

5c : face labiale.

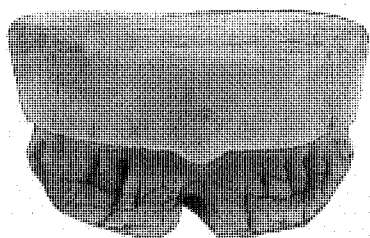
5d : face basilaire.



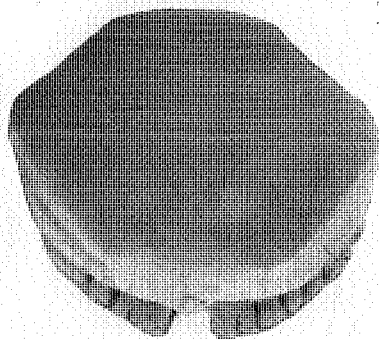
1A



1B



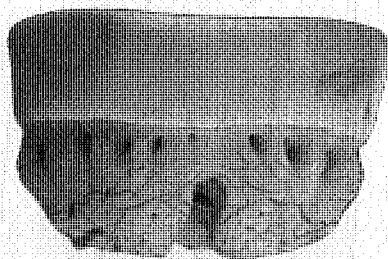
2A



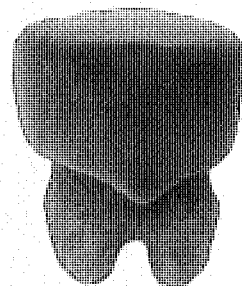
2B



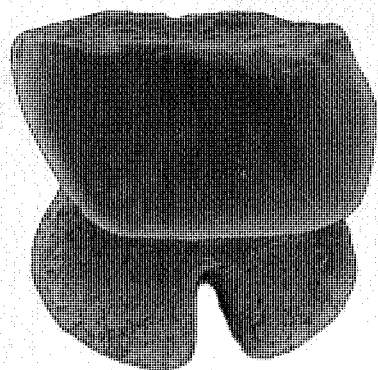
3A



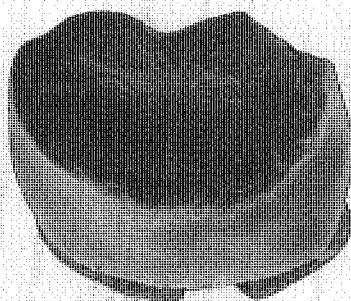
3B



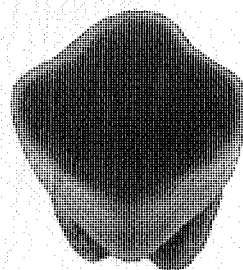
4A



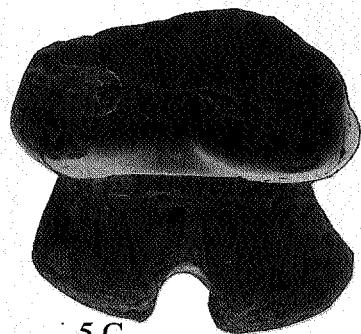
5A



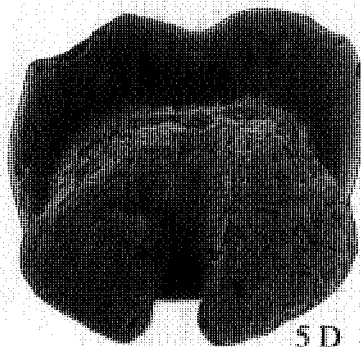
5B



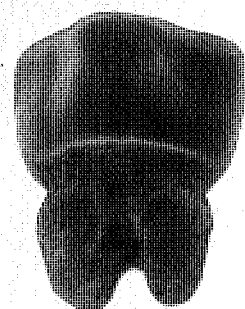
4B



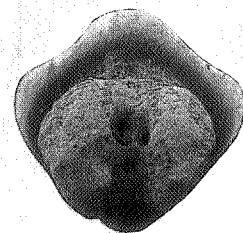
5C



5D



4C



4D

PLANCHE 12

Fig. 1 : *Heterotorpedo* sp., P.6424, dent latérale (x40), Ressons-sur-Matz.

1a : face occlusale.

1b : face linguale.

1c : face labiale.

Fig. 2 : *Heterotorpedo* sp., P.6425, dent latérale (x16), Ressons-sur-Matz.

2a : face linguale.

2b : face labiale.

Fig. 3 : "*Myliobatis*" *sulcidens* Darteville-Casier, 1943, P.6426, dent médiane (x4,4), Ressons-sur-Matz.

3a : face occlusale.

3b : face linguale.

3c : face labiale.

Fig. 4 : *Myliobatis dixonii* Agassiz, 1843, P.6427, dent médiane d'individu juvénile (x6,8), Elincourt-Ste-Marguerite.

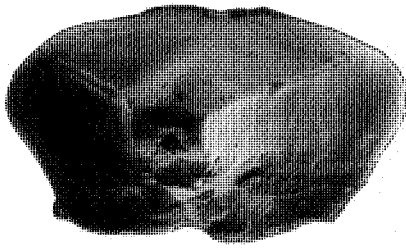
4a : face linguale. et vue partielle de la face basilaire.

4b : face linguale.

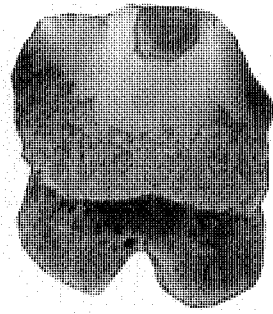
Fig. 5 : *Myliobatis dixonii* Agassiz, 1843, P.6428, dent médiane d'individu juvénile (x6,8), Rollot.

5b : face basilaire.

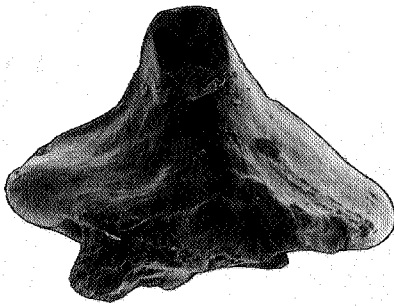
5b : face occlusale.



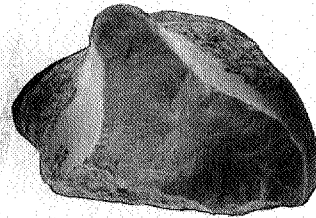
1A



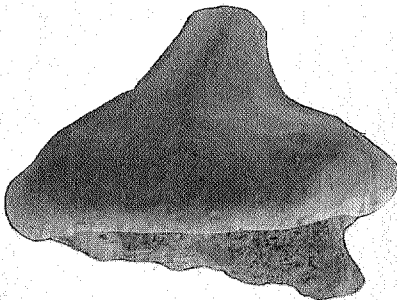
2A



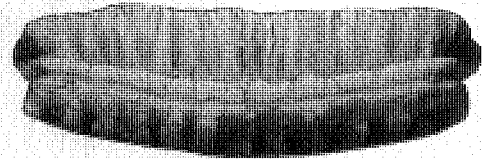
1B



2B



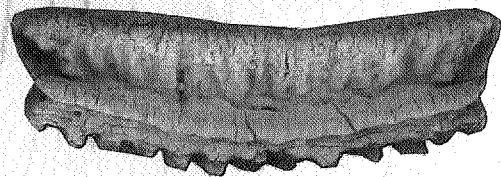
1C



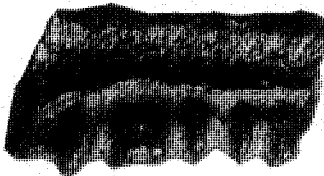
4A



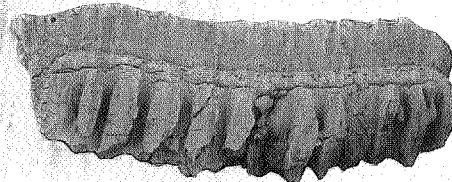
3A



4B



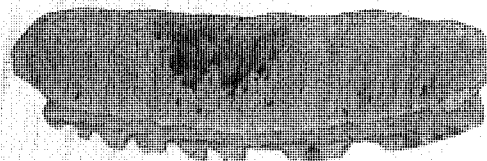
3B



5A



3C



5B

PLANCHE 13

Fig. 1 : "*Myliobatis*" sp., P.6429, dent médiane (x2,4), Rollot.

- 1a : face occlusale.
- 1b : face linguale.
- 1c : face basilaire.

Fig. 2 : "*Myliobatis*" sp., P.6430, dent médiane (x2,9), Rollot.

- 2a : face occlusale.
- 2b : face linguale.
- 2c : face labiale.
- 2d : face basilaire.

Fig. 3 : *Burnhamia* sp., P.6431, dent médiane (x6,8), Ressons-sur-Matz.

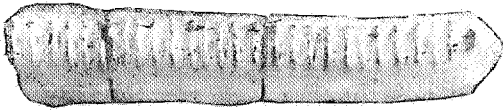
- 3a : face occlusale.
- 3b : face linguale.
- 3c : face basilaire.

Fig. 4 : *Burnhamia* sp., P.6432, dent médiane (x6,8), Rollot.

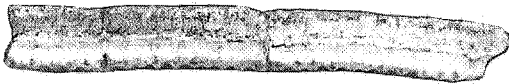
- 4a : face occlusale.
- 4b : face linguale.
- 4c : face basilaire.



1 A



1 B



1 C



2 A



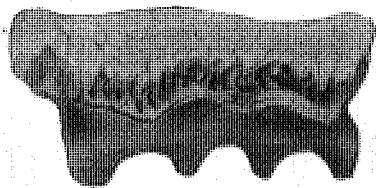
2 B



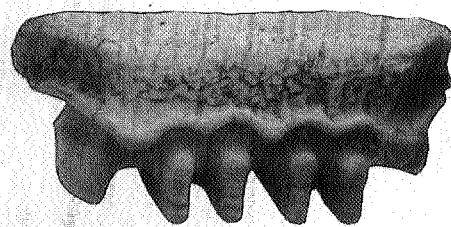
2 C



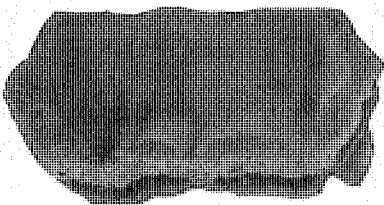
2 D



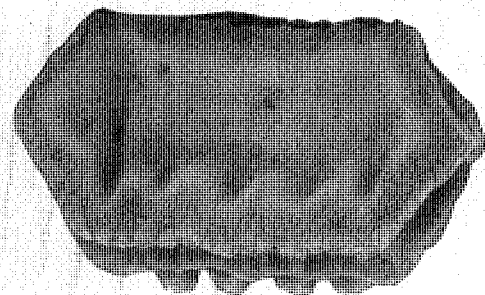
3 A



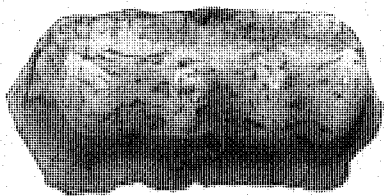
4 A



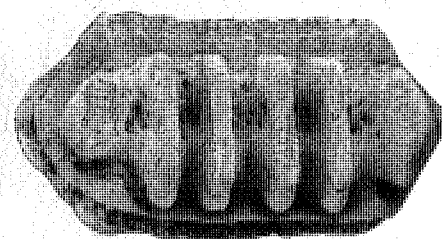
3 B



4 B



3 C



4 C

Additions to the fauna of the Boom Clay Formation of Belgium (Rupelian, Oligocene). Taxonomic adjustments on the Scyliorhinidae and Rajoidei, discovery of a dasyatid species (Pisces, Chondrichthyes) and of a curculionid species (Insecta, Coleoptera).

by

Dirk. C. Hovestadt and Maria Hovestadt-Euler (*)

Abstract: Large samples of the levels 35, 39 and 41 of the Boom Clay Formation (Rupelian, Oligocene, Belgium) were examined. Preliminary prospections (STEURBAUT & HERMAN, 1979) allowed to consider these levels as the richest ones for both teleost and chondrichthyan remains.

Despite the bulk of sediment residues sorted, faunistical enrichment is uncredibly poor.

The examination of the odontology of recent relative taxa (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT, 1990) allows to consider the subgenus *Bythaelurus* as a genus of the subfamily Pentanchinae. *Scyliorhinus* aff. *coupatezi* is attributed to the genus *Bythaelurus*, as *Bythaelurus steurbauti* nov. sp.

Oral and rostral teeth of *Pristiophorus rupeliensis* are redescribed and reillustrated.

The taxa of the Rajoidei formerly described (1979) were reexamined: *Raja terhaageniensis* and *Raja heinzlini* are synonymized with *Raja ceciliae*. The presence of a Dasyatidae is signalled.

The extraordinary frequency (circa 70% of the fauna) of *Squalus alsaticus* is confirmed and the discovery of a little curculionid insect is mentioned.

Keywords: Oligocene - Rupelian - Chondrichthyes - Scyliorhinidae - Pristiophoridae - Rajoidei - Dasyatidae - Insecta - Curculionidae.

Résumé: D'importants prélèvements des niveaux 35, 39 et 41 de la Formation de l'Argile de Boom (Rupélien, Oligocène, Belgique) ont été effectués. Des prospections préliminaires (STEURBAUT & HERMAN, 1979) avaient désignés ces niveaux comme les plus riches en restes de téléostéens et de chondrichthyens.

Malgré la masse de sédiments traités, les apports faunistiques nouveaux sont très faibles.

L'examen de la dentition des taxons récents (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT, 1990) permet d'élever le sous-genre *Bythaelurus* au niveau générique au sein de la sous-famille Pentanchinae. *Scyliorhinus* aff. *coupatezi* est attribuée au genre *Bythaelurus*, et rebaptisée *Bythaelurus steurbauti* nov.sp.

Dents orales et rostrales de *Pristiophorus rupeliensis* sont redécrites et refigurées.

Les taxons de Rajoidei précédemment décrits (1979) sont reconsidérés: *Raja terhaageniensis* et *Raja heinzlini* s'avèrent synonymes de *Raja ceciliae*. La présence d'un Dasyatidae est signalée.

L'extraordinaire abondance (circa 70% de la faune) de *Squalus alsaticus* est confirmée et la découverte d'un petit insecte curculionide est mentionnée.

Mots-clés: Oligocène - Rupélien - Chondrichthyes - Scyliorhinidae - Pristiophoridae - Rajoidei - Scyliorhinidae - Insecta - Curculionidae.

Kurzfassung: Umfangreiche Muster von den Schichten 35, 39 und 41 der Formation von Boom (Rupelium) wurden ausgegraben und ihre Chondrichthierfauna an Hand isolierten Zähne untersucht. Die Ergebnisse werden hier präsentiert und diskutiert. Der Fund einer curculioniden Spezies (Insecta, Coleoptera) wird gemeldet und illustriert. Die Rajiden Taxa der Boom Formation wurden neu beschrieben und illustriert. Vergleich mit der Odontologie und die komplexe Heterodontie rezenter rajiden Taxa führte zur synonymisierung von *Raja terhaageniensis* und *Raja heinzlini* mit *Raja ceciliae*. *Scyliorhinus* aff. *coupatezi* ist neu beschrieben als *Paleobythaelurus steurbauti*. Eine bis her unbekanntem dasyatiden Art wird beschrieben.

Ein Oral-Zahn und einen Rostralstachel von *Pristiophorus rupeliensis* werden beschrieben und illustriert.

Schlüsselwörter: Oligozän - Rupelium - Chondrichthyes - Scyliorhinidae - Pristiophoridae - Rajoidei - Dasyatidae - Insecta - Curculionidae.

*) Collaborateurs du Service Géologique de Belgique, Merwedelaan 6, NL - 4535ET Terneuzen, The Netherlands.

Introduction

In order to elucidate the variety of the chondrichthyan fauna of the Boom Clay Formation of Belgium large samples were excavated from three clay pits about 10 to 15 km. west of Antwerp at the localities Steendorp, Kruike and Schelle.

According to STEURBAUT & HERMAN (1978) the levels 35, 39 and 41 of the Boom Clay Formation were expected to yield the richest chondrichthyan faunas. These levels were selected, respectively, for collecting the samples.

Over 2800 litres of clay was processed, and gave an impression of the faunas of the Boom Clay Formation by counts of the teeth.

Although the aim of this study was restricted to chondrichthyan remains only, the discovery of the remains of an insect, a specimen of the family Curculionidae (Insecta, Coleoptera) is reported and illustrated. (Determination by K. Desender, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, dept. Entomology). Further description of the specimen should be left for specialized authors only.

The chondrichthyan macro-teeth of the Boom Clay Formation were catalogued by LERICHE (1910). STEURBAUT & HERMAN (1978) added the chondrichthyan micro-teeth of *Squalus alsaticus*, *Scyliorhinus aff. coupatezi*, four new rajids: *Raja casieri*, *Raja ceciliae*, *Raja heinzellini*, *Raja terhageniensis*, and one pristiophorid species *Pristiophorus rupeliensis*. More recently a new mobulid species, *Plinthiscus kruibekensis* was recorded (BOR, 1990).

Comparison with the tooth morphology of living taxa of the order Rajoidei revealed, that several taxa include the morphotypes of teeth of *Raja ceciliae*, *Raja heinzellini* and *Raja terhageniensis* in their sexual heterodonty and disjunct monognathic heterodonty. For example, the heterodonty of *Sympterygia bonapartei* MÜLLER & HENLE, 1847 and *Raja (Rajella) fyllea* LÜTKEN, 1888 includes the three morphotypes of *Raja ceciliae*, *Raja heinzellini* and *Raja terhageniensis*, and have a closely related tooth morphology. With the additional new details, the tooth morphology of *Raja ceciliae* is redescribed and illustrated with SEM-photographs. A differential diagnosis of their morphotypes with the tooth morphology of *Sympterygia bonapartei* MÜLLER & HENLE, 1847 (Plate 3: figs. 2a, 2b, 2c; plate 4: figs. 2a, 2b, 2c; plate 5: figs. 2a, 2b, 2c; plate 6: figs. 2a, 2b, 2c; plate 7: figs. 2a, 2b, 2c; plate 8: figs. 2a, 2b, 2c) and *Raja (Rajella) fyllea* (LÜTKEN, 1888) (Plate 3: figs. 3a, 3b, 3c; plate 4: figs. 3a, 3b, 3c; plate 5: figs. 3a, 3b, 3c; plate 6: figs. 3a, 3b; plate 7: figs. 3a, 3b; plate 8: figs. 3a, 3b) resulted in synonymizing *Raja heinzellini* and *Raja terhageniensis* with *Raja ceciliae*.

More details were discovered about the tooth morphology of *Raja casieri* and *Pristiophorus rupeliensis*, which are included in a redescription, and illustrated with SEM-photographs.

Scyliorhinus aff. coupatezi was considered to be conspecific with the pliocene *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN, 1975 (STEURBAUT & HERMAN, 1978). Comparison with the odontology of the living scyliorhinid taxa (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT, 1990 and 1991) revealed, that the tooth morphology of *Scyliorhinus coupatezi* has strong relationships with species of the living genus *Scyliorhinus*, whereas the oligocene *Scyliorhinus aff. coupatezi* is strongly related with the former living subgenus *Halaelurus* (*Bythaelurus*), which its taxonomic rank has been elevated here to a new genus of the subfamily Pentanchinae. Presently, the fossil taxa of the Scyliorhinidae of tertiary and quarternary deposits all are included into one genus, with the exception of the eocene genus *Megascyliorhinus*, distinguished from the genus *Scyliorhinus* by CAPPETTA & WARD, (1977).

However, considering the large number of living genera of the Scyliorhinidae, the low number of genera of fossil ancestors, particularly from tertiary and quarternary deposits, is rather contrastive. A full systematic revision is needed, but is beyond the scope of this issue. Therefore, we will only deal with *Scyliorhinus aff. coupatezi* of the Boom Clay Formation.

A species of the family Dasyatidae could be added to the chondrichthyan fauna of the Boom Clay Formation, which will be described and illustrated.

Method and material

The Boom Clay Formation mostly consists of heavy clay, which is used to manufacture bricks. Besides some silt holding lenses, processing the clay for collecting fossil remains is time consuming and labour-intensive. The following method for processing the clay appeared to be the most effective one:

The clay samples were broken into nodules of approximately 3cm., deeply dried, and, after being soaked in water for over an hour, passed through a sieve (0,42mm. mesh). The residues were picked from an endless belt (Hovestadt & Hovestadt, 1981), using a binocular microscope. After processing about 10% remained as residue.

Level 35 of the Boom Clay Formation was sampled in a clay pit at the locality Steendorp (42E29). About 1000 litres of the clay were sampled. The following 377 chondrichthyan remains of 14 species were found:

<i>Cetorhinus parvus</i> (oral tooth)	1	<i>Pristiophorus rupeliensis</i> (rostral spine)	2
<i>Cetorhinus parvus</i> (gillraker elements)	31	<i>Raja casieri</i>	3
<i>Chimaera gosseleti</i> (tooth plate)	1	<i>Raja ceciliae</i>	8
<i>Isurolamna vandenbroeckii</i>	2	<i>Raja heinzellini</i>	41
<i>Odontaspis</i> sp.	5	<i>Raja terhageniensis</i>	20
<i>Physogaleus latus</i>	6	<i>Scyliorhinus aff. coupatezi</i>	14
<i>Pristiophorus rupeliensis</i> (oral tooth)	1	<i>Squalus alsaticus</i>	242

Level 39 of the Boom Clay Formation was sampled in a clay pit at the locality Schelle (43E255). About 450 litres were sampled. The following 190 chondrichthyan remains of 8 species were found:

<i>Cetorhinus parvus</i> (oral tooth)	1	<i>Squalus alsaticus</i>	141
<i>Cetorhinus parvus</i> (gillraker elements)	20	<i>Raja casieri</i>	5
<i>Synodontaspis acutissima</i>	5	<i>Raja heinzelini</i>	15
<i>Pristiophorus rupeliensis</i> (oral tooth)	1	<i>Raja terhageniensis</i>	2

Level 41 of the Boom Clay Formation was sampled in a clay pit at the localities Kruibeke (28W15) and Schelle (42E255). About 700 litres of the clay were sampled at Kruibeke and 650 litres at Schelle. The following 594 chondrichthyan remains of 12 species were found:

Kruibeke

<i>Alopias exigua</i>	1	<i>Pristiophorus rupeliensis</i> (rostral tooth)	1
<i>Cetorhinus parvus</i> (gillraker elements)	8	<i>Raja casieri</i>	3
<i>Isurolamna vandenbroeckii</i>	1	<i>Raja cecillae</i>	10
<i>Lamna rupeliensis</i>	1	<i>Raja heinzelini</i>	41
<i>Synodontaspis acutissima</i>	5	<i>Raja terhageniensis</i>	18
<i>Physogaleus latus</i>	6	<i>Squalus alsaticus</i>	161

Schelle

<i>Cetorhinus parvus</i> (gillraker elements)	3	<i>Raja cecillae</i>	7
<i>Pristiophorus rupeliensis</i> (rostral spine)	1	<i>Raja heinzelini</i>	13
<i>Physogaleus latus</i>	1	<i>Raja terhageniensis</i>	9
<i>Raja casieri</i>	5	<i>Squalus alsaticus</i>	185

Level 41 at Schelle also yielded the insect remains. (Plate 11: figs.1a, 1b, 1c)

Odontological redescriptions

Order: Pristiophoriformes

Family: Pristiophoridae

The samples yielded one complete oral tooth and four rostral spines of *Pristiophorus rupeliensis*. One complete rostral spine was found, which revealed information about the root section.

Pristiophorus rupeliensis STEURBAUT & HERMAN, 1978 (Plate 1: figs.1a, 1b, 1c, 1d and 2a, 2b, 2c, 2d)

Both, the holotype (P. 2643) and the rostral spine of the paratype (P. 2644) were incomplete. However, a sample at Steendorp on level 35 yielded a complete additional oral tooth and one complete additional rostral spine. The teeth have a crown, with a well developed principal cusp, flanked by a pair of blades, that smoothly join with the mesial and distal cutting edges of the principal cusp.

The outer crown surface is slightly convex. The outer crown base has an apron, that overhangs more or less the medio-outer depression of the root. This apron is less developed on the tooth of the holotype. On both sides of the apron small, irregularly shaped costules are present on the outer crown base. The inner crown surface is strongly convex and presents a well developed uvula, which is strongly protuberated inwards. Poorly developed costules may be present at each side of the uvula on the inner crown base.

The root is anaulacorhizid, with a large flat base. On the outer face two large foramina are present in a median depression. The inner face has a median protuberation, that supports the uvula. At both sides of this protuberation three foramina are lined up along the crown-root junction.

Rostral spine

On the rostral spine of the holotype and on most of the additional ones the root is missing. One additional rostral spine, however, found at Steendorp level 35, is complete and will be described and illustrated below (plate 1: figs. 3a, 3b).

The elongated, dagger-like crown is slightly bent to the rear and is divided into an upper and lower part by smooth front and rear cutting edges. Both identical upper and lower parts are slightly convex.

Considering the enameloid covered part as the crown, the root is high and slender, gradually widening toward the base in upper and lower face and is undulated near the base margin. The base itself is more or less ovally shaped and is divided into two equal root lobes by a deep V-shaped median groove. The root lobes are long in front-rear direction but narrow in upper-lower direction. Other than in oral teeth, the median groove fits on the rostrum by its V-shape. Like dermal denticles the vascularization enters via a large aperture, situated in about the mid-section of the median groove.

Order: Myliobatiformes

Family: Dasyatidae JORDAN, 1888

General

Still very little is known about the odontology of the taxa of the Dasyatidae. After LAST & STEVENS (1994) the family comprises the seven genera: *Dasyatis*, *Himantura*, *Hypolophus*, *Pastinachus*, *Taeniura*, *Urogymnus* and *Urolophoides*. Due to the lack of information of the tooth morphology of the living genera, the fossil taxa of the Dasyatidae are mostly included into the genus *Dasyatis*, of which only the genera *Hypolophites* and *Hypolophodon* could be distinguished so far (CAPPETTA, 1987).

The species collected in the Boom Clay Formation have not any odontological relationship with the latter genera, mentioned above, and pending a revision of Dasyatidae, will be tentatively assigned to the genus *Dasyatis*.

Genus: *Dasyatis* RAFINESQUE, 1810

Dasyatis sp.

(Plate 2: figs. 2a, 2b, 2c)

Material:

The illustrated tooth (P.6357) was collected by Mr. R. Smith and a second one by Dr. J. Herman and were kindly placed at our disposal.

Depository: Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique (I.R.Sc.n.B.).

Locality and horizon: Schelle, Flanders; Boom Clay Formation, level 41.

Terminology: after CAPPETTA (1987), with labial and lingual replaced by outer and inner, respectively.

Heterodonty:

A significant sexual heterodonty is common in the genus *Dasyatis*, and is presented by a rounded, low transversal crest in females, whereas in males the transversal crest is replaced by a true principal cusp. The tooth of *Dasyatis* sp. has a transversal crest, and therefore, belongs to a female specimen.

The crown has an inwardly bent high transversal crest, which divides the crown into an inner and outer part. The edge of the crown is arched on the outer part and more or less trapezoid on inner part, joining in a mesial and distal marginal angle. The slightly convex inner part is smooth and slopes toward the rounded inner crown rim or visor. The inner part of the transversal crest is also smooth. The centro-inner ridge is poorly developed. The outer part of the transversal crest is integrated in the slightly concave surface of the outer part of the crown, which shows a large median depression. A coarse, reticulated ornamentation, consisting of numerous small depressions, is present on the whole outer surface. The basal face shows a rather, broad, slightly convex crown rim (visor) at the

outer part, gradually narrowing to half its size at the inner part. The crown-root junction lies in a shallow depression in the centre of the basilar surface.

The massive root has a more or less oval shaped cross-section, is oblique toward the rear of the tooth, and more or less gradually widening at the root base. The root base presents a broad and deep median groove, that encloses two foramina, and has rounded margins.

Order: Rajiformes

General

The supraspecific classification within the order rajiformes is still in discussion. After several revisions in the past they presently are divided into approximately 35 genera, and subgenera (McEACHRAN & MIYAKE, 1990a). However, still little is known about their tooth morphology. Therefore, the tooth morphology of over 75 species of 15 genera and subgenera, including their complex heterodonty, was examined and compared with the Rajoidei of the Boom Clay Formation. This revealed sufficient information to elucidate their relationships. The heterodonty of the living taxa examined could be divided into two main groups: Sexual heterodonty present or absent, and if present, the males had disjunct or gradient monognathic heterodonty, whereas females always are gradient monognathic heterodont.

According to the numerous genera and subgenera of the living Rajoidei, fossil records assigned to the genus *Raja* need a general taxonomic revision. However, pending stabilization of the systematic of the living Rajoidei, the fossil Rajiformes here concerned will not be further differentiated.

The distinct tooth morphology of *Raja casieri* could not be further related to *Raja ceciliae*, *Raja heinzelini* or *Raja terhageniensis*, and therefore, is possibly gradient monognathic heterodont and sexual heterodonty will be absent. Originally, *Raja terhageniensis* was compared with *Raja* (*Leucoraja*), but the latter one has an extreme narrow crown base with a rectangular apron. Although further odontological details strongly differ, several taxa of the family Rajidae basically include the morphotypes of *Raja ceciliae*, *Raja heinzelini* and *Raja terhageniensis* in their sexual heterodonty and disjunct monognathic heterodonty. The tooth morphology of *Sympterygia bonapartei* MÜLLER & HENLE, 1841 and *Raja* (*Rajella*) *fyllae* LÜTKEN, 1888 is strongly related to that of the latter ones and therefore was selected for comparing and will be illustrated additionally.

Raja casieri STEURBAUT & HERMAN, 1978 (Plate 2: figs. 1a, 1b, 1c, 1d)

The samples yielded 21 teeth, which could be referred to *Raja casieri*.

The holotype is registered as P. 2645 with nine paratypes.

The low principal cusp of the crown is upright and directed inward. Both mesial and distal cutting edges are concavely arched and smoothly join with the more or less rounded mesial and distal blades.

The outer crown surface is slightly convex. The outer basal crown rim is rounded and slightly overhangs the crown-root junction. An apron and basal ornamentation are absent.

The convex inner surface of the crown presents a large, but poorly developed uvula. A basal ornamentation is absent. The holaulacorhizid root is high and broad. The root gradually widens in all directions from the crown-root junction toward the smooth root base margin. A deep, well developed median groove divides the root into two root lobes and encloses one to three foramina. Just above the median groove one or two foramina may be present. The inner face of the root shows a slight protuberance which supports the uvula. On both sides of the protuberance a foramen may be present.

Raja ceciliae STEURBAUT & HERMAN, 1978

(Plate 3: figs. 1a, 1b, 1c, 1d; Plate 4: figs. 1a, 1b, 1c, 1d; Plate 5: figs. 1a, 1b, 1c, 1d; Plate 6: figs. 1a, 1b, 1c; Plate 7: figs. 1a, 1b, 1c; Plate 8: figs. 1a, 1b, 1c)

Synonymy

- 1978 *Raja heinzelini* nov. sp. STEURBAUT & HERMAN p.306 and 307 pl.2: fig.2a, 2b and 2c.
- 1978 *Raja terhageniensis* nov.sp. STEURBAUT & HERMAN p.307 pl.2: fig.3a, 3b and 3c.
- 1980 *Raja heinzelini* STEURBAUT & HERMAN Van den Bosch tab.1.
- 1980 *Raja terhageniensis* STEURBAUT & HERMAN Van den Bosch tab.1.
- 1984 *Raja heinzelini* STEURBAUT & HERMAN Ward p.66.

- 1984 *Raja terhageniensis* STEURBAUT & HERMAN Ward p.66.
 1985 *Raja heinzlini* STEURBAUT & HERMAN Bor, p.101 pl.5 fig.3
 1986 *Raja heinzlini* STEURBAUT & HERMAN Von der Hocht p.505 tab.1.
 1986 *Raja heinzlini* STEURBAUT & HERMAN Nolf p.36.
 1986 *Raja terhageniensis* STEURBAUT & HERMAN Nolf p.36.
 1987 *Raja heinzlini* STEURBAUT & HERMAN Cappetta p.144.
 1987 *Raja terhageniensis* STEURBAUT & HERMAN Cappetta p.144.

Material Including the former holotypes and paratypes HERMAN & STEURBAUT (1979) reported 60 teeth added with 184 teeth from the samples mentioned above, of which 25 teeth could be referred to the *Raja ceciliae*-morphotype, 110 teeth to the *Raja heinzlini*- morphotype and 49 to the *Raja terhageniensis*-morphotype.

Holotype P2648

Differential diagnosis

Males of the genus *Sympterygia bonapartei* and *Raja (Rajella) fyllea* have anterior and lateral teeth similar to the morphotype of *Raja terhageniensis* with an elongated cusp and broad holaulacorhizid root, while the posterior teeth have a flat outer surface with mesial and distal cutting edges convexly arched, corresponding with the morphotype of *Raja ceciliae*. The females have a low crown with mesial and distal cutting edges more or less concavely arched and a low root, corresponding with the morphotype of *Raja heinzlini*.

Heterodonty

Males of *Raja ceciliae* are disjunct monognathic heterodont by having anterior and antero-lateral teeth with a narrow, elongated principal cusp, whereas lateral and commissural teeth have a broad principal cusp with mesial and distal cutting edges convexly arched and a flat outer surface. Sexual heterodonty is presented by gradient monognathic heterodonty in females with teeth that have a low crown with mesial, distal cutting edges concavely arched and a more or less flat outer surface.

Anterior and antero-lateral teeth of males

The occlusal view of the crown base shows a circular to slightly oval shape. The elongated principal cusp of the crown arises from the crown base, which is strongly directed inward and sometimes moderately oblique distally. Both mesial and distal cutting edges are absent.

The outer basal crown rim is rounded, and in general, slightly overhangs the crown-root junction. An apron, uvula and basal ornamentation are absent.

The root is high and holaulacorhizid. The root gradually widens strongly in all directions from the crown-root junction toward the sometimes slightly undulated root base margin. A deep, well developed median groove divides the root into two root lobes, and encloses one or two foramina. At each side of the median groove an inner foramen may be observed.

Lateral and commissural teeth of males

The crown has a principal cusp, which is directed inward and moderately oblique distally. Both mesial and distal cutting edges are arched in a convex manner, joining at the apex of the principal cusp.

The outer crown surface is more or less flat. The outer basal crown rim is rounded, and slightly overhangs the crown-root junction. An apron and basal ornamentation are absent.

The convex inner surface of the crown presents a poorly developed uvula. A basal ornamentation is absent.

The root is high and holaulacorhizid. The root gradually widens in all directions from the crown-root junction toward the undulated root base margin. A deep, well developed median groove divides the root into two root lobes, and encloses one or two foramina. At each side of the median groove an inner foramen may be observed.

Females

The crown has a low principal cusp, which is directed inward and moderately oblique distally. Both mesial and distal cutting edges are slightly arched in a concave manner, joining at the apex of the principal cusp.

The outer crown surface is more or less flat. The outer basal crown rim is rounded, and slightly overhangs the crown-root junction. An apron and basal ornamentation are absent.

The convex inner surface of the crown presents a small uvula. A basal ornamentation is absent.

The root is low, broad and holaulacorhizid. The root gradually widens in all directions from the crown-root junction toward the slightly undulated root base margin. A deep, well developed median groove divides the root into two root lobes, and encloses one or two foramina.

At each side of the median groove an inner foramen may be observed.
At the outer face a foramen may be present just above the median groove.

Order: Carcharhiniformes

Family: Scyliorhinidae

General

The living Scyliorhinidae are divided (after COMPAGNO, 1988) into four subfamilies: Atelomycterinae with the genera *Atelomycterus* and *Aulohalaelurus*; Schroederichthyinae with the genus *Schroederichthys*; Scyliorhininae with the genera *Cephaloscyllium*, *Poroderma* and *Scyliorhinus* and Pentanchinae with two tribes: Galeini comprising *Asymbolus*, *Cephalurus*, *Galeus*, *Halaelurus*, *Haploblepharus*, *Holohalaelurus* and *Parmaturus* and Pentanchini comprising *Apristurus* and *Pentanchus*.

A comprehensive odontological study of the Carcharhinidae by HERMAN, HOVESTADT & HOVESTADT-EULER (1990 and 1991) supports more or less this classification, but also gave evidence to include the proscyllid genera *Proscyllium*, *Eridacnis*, *Gollum* and *Ctenacis* and the pseudotriakid genus *Pseudotriakis* into the Scyliorhinidae. The odontological results of this study allowed subdividing of the Scyliorhinidae into 6 groups. These groups are considered as the living results of independent evolutionary lineages and will be treated so below. Despite some differences the four subfamilies introduced by COMPAGNO (1988) comprise fairly the same taxa as four of these groups, and therefore, these subfamilies are adopted below for the concerned groups. According the results of comparing the odontological characters, the living Scyliorhinidae are subdivided into the following subfamilies: Atelomycterinae comprising the genera *Atelomycterus* and *Aulohalaelurus*.

Scyliorhininae comprising the genera *Cephaloscyllium*, *Poroderma* and *Scyliorhinus*.

Pentanchinae comprising the genera *Apristurus*, *Galeus*, *Holohalaelurus*, *Haploblepharus*, *Parmaturus*, *Asymbolus*, *Gollum*, *Ctenacis*, *Eridacnis* and *Bythaelurus*.

Schroederichthyinae comprising the genera *Halaelurus*, *Proscyllium* and *Schroederichthys*.

The genera *Cephalurus* and *Pseudotriakis* should be placed in separate subfamilies.

The genus *Halaelurus* has been subdivided by COMPAGNO into the subgenera *Halaelurus* (*Halaelurus*) and *Halaelurus* (*Bythaelurus*). However, the odontological study mentioned above has demonstrated by odontological characters, that the genus *Halaelurus* should belong to the subfamily Schroederichthyinae, *Bythaelurus* should be ranked as a genus of the subfamily Pentanchinae and the tribes Galeini and Pentanchini of the subfamily Pentanchinae were not confirmed.

The tooth morphology of the oligocene representative "*Scyliorhinus*" aff. *coupatezi* from the Boom Clay Formation of Belgium is strongly related to the living genus *Bythaelurus* of the subfamily Pentanchinae.

However, "*Scyliorhinus*" aff. *coupatezi* has no odontological affinities with the genus *Halaelurus*. This, along with the results of the odontological study mentioned above, makes it inevitable to separate *Bythaelurus* from *Halaelurus* and ranked as a new genus of the subfamily Pentanchinae as described above.

Systematics

Class: Chondrichthyes

Subclass: Elasmobranchii BONAPARTE, 1838

Cohort: Euselachii HAY, 1902

Superorder: Galeomorphii COMPAGNO, 1973

Order: Carcharhiniformes sensu COMPAGNO, 1988

Family: Scyliorhinidae GILL, 1862A

Subfamily: Pentanchinae SMITH & RADCLIFFE, 1912

Genus: *Bythaelurus* gen.nov.

Type species: *Bythaelurus canescens* (GÜNTHER, 1878)

Generic diagnosis and description

For a generic diagnosis, description and illustrations of the tooth morphology of the living *Bythaelurus* we refer to HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT (1990).

Bythaelurus steurbauti gen.nov, spec.nov.
(Plate 9: figs.1a, 1b, 2a, 2b)

Synonymy:

1978 *Scyliorhinus* aff. *coupatezi* HERMAN, 1975 Steurbaut & Herman p.304 pl.1: fig.5
1980 *Scyliorhinus* aff. *coupatezi* HERMAN, 1975 Van den Bosch tab.1.
1993 *Scyliorhinus* aff. *coupatezi* HERMAN, 1975 Génault p.18

Material:

STEURBAUT & HERMAN (1978) reported 3 teeth, added with 14 teeth from the samples mentioned above.

Derivatio nominis: In honour of Dr. E. Steurbaut, who discovered the first teeth of the species.

Specific diagnosis

The taxa of the subfamily Pentanchinae all share more or less characteristics of the tooth morphology of *Bythaelurus steurbauti*, but *Bythaelurus canescens* is most closely related to *Bythaelurus steurbauti*. Both possess a rather short principal cusp with one or two cusplets at each side and irregularly shaped, well developed outer costule-like striae. Finer, more irregularly shaped, inner striae are more developed on teeth of *Bythaelurus steurbauti*. They have similar shaped, slender root lobes, and have a holaulacorhizid to secondary hemiaulacorhizid vascularization type (see Hovestadt & Hovestadt-Euler 1993). The most significant feature on teeth of *Bythaelurus canescens* is the slight, but well perceptible, broad, outer basal depression of the crown, which is particularly presented on upper teeth, whereas on lower teeth the crown base more or less overhangs the crown-root junction. This kind of heterodonty is also presented by the teeth of *Bythaelurus steurbauti*.

Scyliorhinus coupatezi has the tooth morphological characters of the genera of the subfamily Scyliorhininae (Plate 10, fig.1a 1b, 2a, 2b, 3a, 3b, 4a and 4b). Teeth of *Bythaelurus steurbauti* can be separated from *Scyliorhinus coupatezi* HERMAN, 1975 by the absence of outer basal costules or striae on the crown of anterior teeth and short basal costules present on lateral teeth of *Scyliorhinus coupatezi* with an arched outer crown base, and arched root lobes. The principal cusp is broad and more or less triangularly shaped, which is narrow and slender in *Bythaelurus*.

The stratigraphical range of "*Scyliorhinus*" *dachiardi* (LAWLEY, 1876) has recently been extended to the Oligocene of France by GENAULT (1993). Its tooth morphology, however, resembles that of the genera of the subfamily Scyliorhininae, and widely differs from *Bythaelurus*. The bilobated root of "*Scyliorhinus*" *dachiardi* has shorter, more compact root lobes, which are divided by a deep, well developed median groove. The outer and inner faces are strongly convex. Inner striae are commonly absent and outer striae may vary between hardly perceptible to absent. The principal cusp of "*Scyliorhinus*" *dachiardi* is broader and gives a more massive impression.

The teeth of *Bythaelurus* are closely related to those of "*Scyliorhinus*" *woodwardi* CAPPETTA, 1976 from the English Ypresian (early Eocene), and they could well be congeneric. They can be separated by the following characters: Teeth of the latter species have more pronounced inner striae at the principal cusp, which reach higher than on the oligocene species, whereas the oligocene species have a slightly more slender principal cusp.

A miocene representative of *Bythaelurus* has not yet been reported.

Holotype: P.2642 (Plate 9: figs.1a, 1b)

Paratype: two paratypes

Depository: Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique (I.R.Sc.n.B.).

Type locality and horizon: Steendorp, Flanders; Boom Clay Formation, level 35.

Terminology: after HERMAN, HOVESTADT-EULER, HOVESTADT, 1992.

Heterodonty: *Bythaelurus steurbauti* is generally gradient monognathic heterodont. However, the crown of upper teeth have a weak outer basal depression near the crown-root junction, whereas in lower teeth the crown more or less overhangs the outer crown-root junction. Sexual heterodonty is not to be expected, because this was never observed in Scyliorhinidae.

Ontogenetic heterodonty is presented by more developed inner and outer striae on the crown surfaces in juveniles.

Description

The teeth of this species have a relatively short, slender principal cusp. The principal cusp is orientated vertically in anterior teeth and little oblique, in teeth toward the commissure, having two, also short mesial and distal cusplets.

The root is secondary hemiaulacorhizid, showing two relatively long and slender lobes, forming an obtuse angle at the central root base. The dimensions of the teeth are plurimillimetrical in range.

The outer face of the principal cusp and cusplets is weakly convex, presenting well developed, irregularly shaped striae at the crown base, that may run to about half the crown height on cusp and cusplets of upper teeth. A broad, basal depression is present on upper teeth, whereas the crown of lower teeth overhangs the crown-root junction. The inner face of the principal cusp and cusplets is strongly convex, presenting basal costules and poorly developed striae.

The outer face of the root is rather high, presenting a series of about three small, well developed foramina on each root lobe and one central aperture.

The inner face shows a protuberated ridge, that has about the same shape as the angle of the root lobes. It divides the inner face of the root into an upper and a lower section and its central part is strongly protuberant. A foramen is present in the centre of the ridge and some foramina may be present along the crown-root junction on each root lobe. The lower section of the inner root part (root base) may present a poorly developed, shallow median groove.

Phylogeny

Scyliorhinus dachiardi and *Scyliorhinus gilberti* have a very close related tooth morphology and could well be part of one evolutionary lineage. Their odontological morphotypes are similar to genera of the subfamily Scyliorhininae as described by HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT (1991). *Bythaelurus steurbauti* and "*Scyliorhinus*" *woodwardi* are closely related also. Their odontological morphotypes are similar and both are part of another evolutionary lineage via the subfamily Pentanchinae.

Remarks

The chondrichthyan remains of the Boom Clay Formation as described by STEURBAUT & HERMAN, 1979 showed a rather odd quantity ratio: *Squalus alsaticus* is abundant and the number of rajoid species is low. All other species are very rare, including large ones like *Isurolamna vandenbroeckii*, *Cetorhinus parvus*, *Physogaleus latus* etc.

The count of chondrichthyan species yielded by the bulk sampling residues for this study did confirm these extraordinary quantities: About 70% of the fauna was *Squalus alsaticus*, 14% were "*Raja*" *ceciliae*, 5% were gillraker elements of *Cetorhinus parvus* and all other species were presented by a few teeth. Considering that generally *Squalus acanthias* has a lower number of tooth rows than rajoid species, it must have been even more abundant. Living *Squalus*, in general, are known to form large schools. The relatively large concentration of teeth of *Squalus alsaticus* suggests, that *Squalus alsaticus* also must have lived in large schools.

Acknowledgements

We are extremely grateful to Dr. J. HERMAN, Service Géologique de Belgique, Brussels, who supported and assisted us during the field work, and also placed material at our disposal for this study. We also thank Dr. D. NOLF, Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Brussels, for permitting us to examine the holotypes, that are at his disposal, Mr. J. P. BAUT, Mr. B. GENAULT for allowing examining material of their private collections and Mr. R. SMITH, who kindly placed the dasyatid specimen at our disposal. We specially thank Ir. J. TROMMELMANS and the management of N.V. Verenigde Fabrieken Scheerders van Kerckhove, St Niklaas (Belgium), for their kind co-operation and the allowance to have the samples dried in the brick-kilns. The SEM-photographs were taken by J. CILLIS, Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Brussels, and the photographs were printed by Mr. G. BROGNET, Mr. J. DEGREEF and Mr. M. VALLE, Brussels.

References

- Bor, T. J., - 1985. Elasmobranch teeth (Vertebrata, Pisces) from the Dongen Formation (Eocene) in the Netherlands. *Contributions to the Tertiary & Quarternary Geology, Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie, Leiden*, 22(2): 73-122.
- Bor, T. J., - 1990. A new species of mobulid ray (Elasmobranchii, Mobulidae) from the Oligocene of Belgium. *Contributions to the Tertiary & Quarternary Geology, Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie, Leiden*, 27(2-3): 93-97.
- Bosch van den, M., - 1980. Elasmobranch associations in Tertiary and Quarternary deposits of the Netherlands (Vertebrata, Pisces), 2. Palaeogene of the eastern and northern part of the Netherlands, Neogene in the eastern part of the Netherlands. *Contributions to the Tertiary & Quarternary Geology, Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie, Leiden*, 17(2): 57-64.
- Cappetta, H., - 1987 Chondrichthyes II Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchs. *Gustaf Fisher Verlag, Stuttgart*, pp.193.
- Cappetta, H. & Ward, D.J., - 1977. A new Eocene shark from the London Clay of Essex. *Palaeontology, Palaeontological Association, London*, 20(1):195-202.
- Casier, E., - 1946. La faune ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique. *Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique, Mémoire* 104: 167pp.
- Compagno, L. J. V., - 1984. FAO species catalogue Vol.4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. *FAO Fishery Synopsis*, (125), 4(1): VIII + 249.
- Compagno, L. J. V., - 1988. Sharks of the order Carcharhiniformes. *Princeton University Press*, 486 pp. Princeton , New Jersey.
- Génault, B., - 1993. Contribution à l'étude des Elasmobranches Oligocènes du Bassin de Paris. 2. Découverte de deux Horizons à Elasmobranches dans le Stampien (Sables de Fontainebleau) de la feuille Géologique de Chartres. *Cossmanniana, Paris*, 2: 13-36.
- Herman, J., - 1975. Quelques restes de sélaciens récoltés dans les Sables du Kattendijk à Kallo. 1 Selachii - Euselachii. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, 83(1): 15-31.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. & Hovestadt, D.C. - 1990. Order: Carcharhiniformes - Family: Scyliorhinidae. In: Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relative ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Ed. Stehmann, M. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 60: 181-230.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. & Hovestadt, D.C. - 1991. Order: Carcharhiniformes - Families: Proscylliidae, Hemigaleidae, Pseudotriakidae, Leptochariidae and Carcharhinidae. In: Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relative ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Ed. Stehmann, M. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 61: 73-120.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. & Hovestadt, D.C. - 1993. Order: Hexanchidae - Family: Chlamydoselachidae; Order: Heterodontiformes - Family: Heterodontidae; Order: Lamniformes - Families: Cetorhinidae, Megachasmidae; addendum to the Order: Squaliformes - Family: Squalidae; addendum to the Order: Orectolobiformes - Family: Orectolobidae. In: Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relative ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Ed. Stehmann, M. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 63: 185-256.
- Hocht von der, F., - 1986. Stand der Untersuchungen an der Chondrichthyes-Fauna des nordwestdeutschen Tertiärs. *Beitrag zu der regionalen Geologie der Erde*, 18: 503-509.
- Hovestadt, D. C. & Hovestadt, M., - 1981. An endless belt for scanning fossil residues under the microscope. *Tertiary Research*, 4(1): 7-8.

- Hovestadt, D.C. & Hovestadt-Euler, M. - 1993. The vascularization system in teeth of Selachii. In: *Elasmobranches et Stratigraphie*. Eds. Herman, J. & Van Waes, H. *Service Géologique de Belgique, Professional paper 1993/6-264*: 241-258.
- Last, P. R. & Stevens, J. D., - 1994. *Sharks and Rays of Australia. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Melbourne*: 513 pp.
- Leriche, M., - 1910. Les poissons oligocènes de la Belgique. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 5(20): 229-363.
- McEachran, J. D. & Miyake, T. - 1990a. Phylogenetic Interrelationships of Skates: A Working Hypothesis (Chondrichthyes Rajoidei). In Pratt Jr., H. L. Gruber, S. H. & Taniuchi, T. (Eds.) *Elasmobranchs as living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the status of the Fisheries: Proceedings of the Second United States-Japan Workshop East-West Centre. NOAA Technical Report NMFS*. 90: 285-304.
- Nolf, D., - 1986. Fossielen van België: Haaie- en roggetanden uit het Tertiair van België. *Vermogen van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel*. pp: 170.
- Sturbaut, E. & Herman, J., 1978. Biostratigraphie et poissons fossiles de la Formation de l'Argile de Boom (Oligocène Moyen du Bassin Belge). *Geobios*, 11(3): 297-325.
- Ward, D.J., - 1984. Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 5. A new species of *Raja* from the London Clay. *Tertiary Research*, 6(2): 65-68.

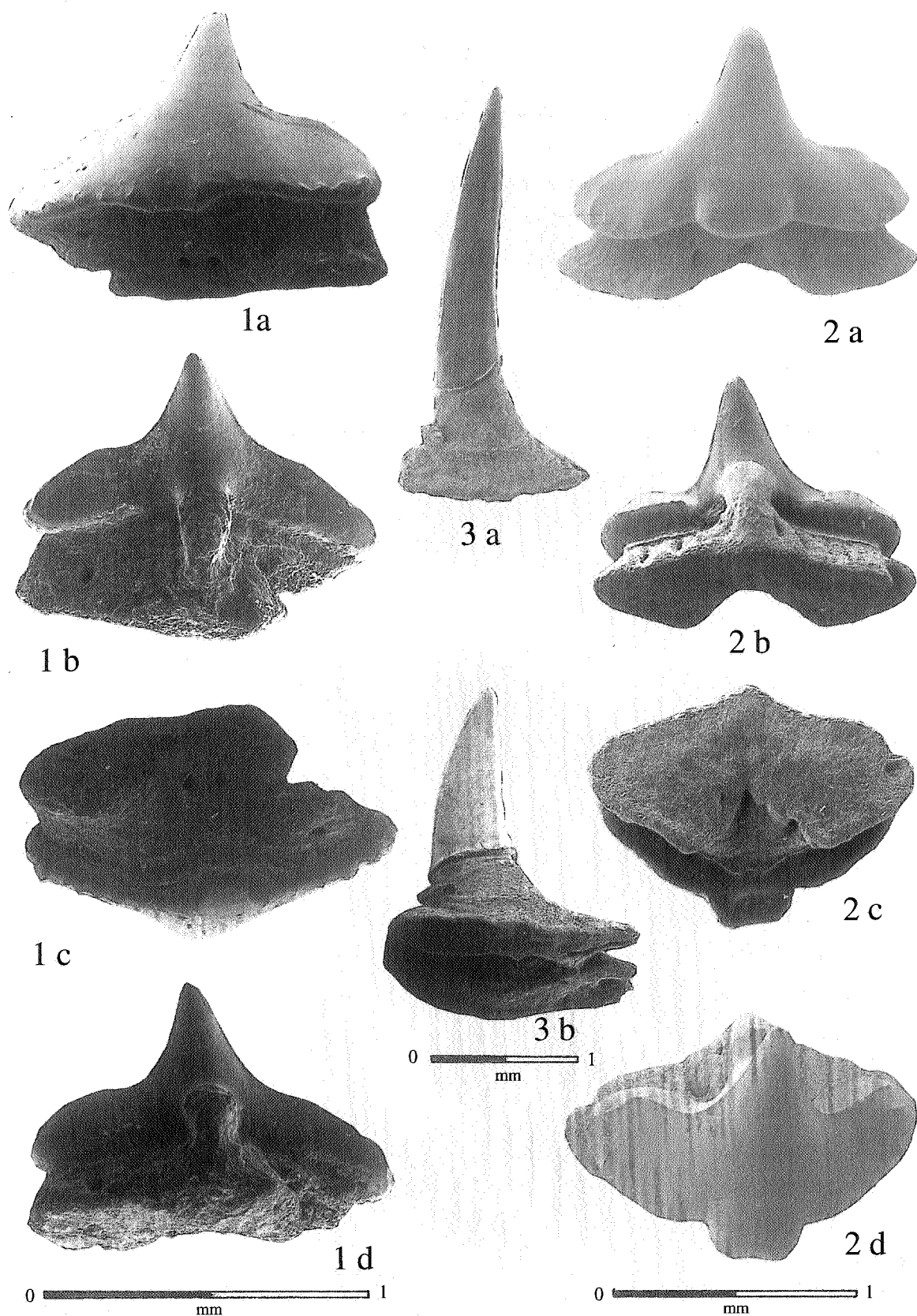
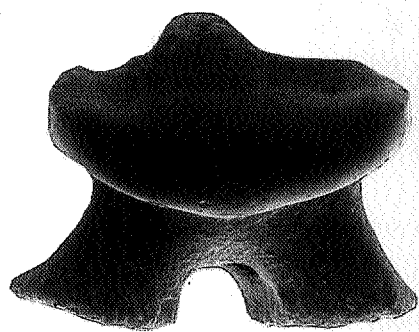
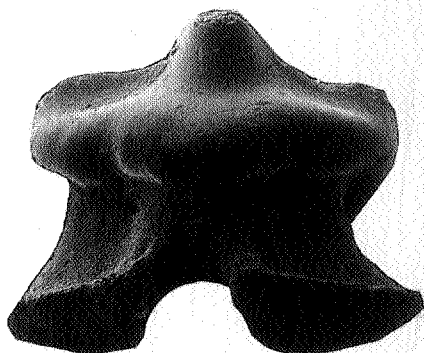


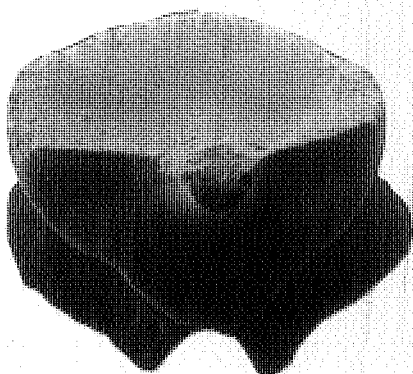
Plate 1. *Pristiophorus rupeliensis*. Oral teeth; Holotype, a: outer, b: outer-basal, c: inner and d: inner-basal views; 2. a: outer, b: occlusal, c: inner and d: basal views; 3. rostral spine, a: upper, b: basal views.



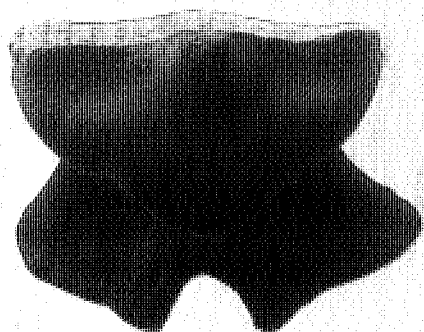
1a



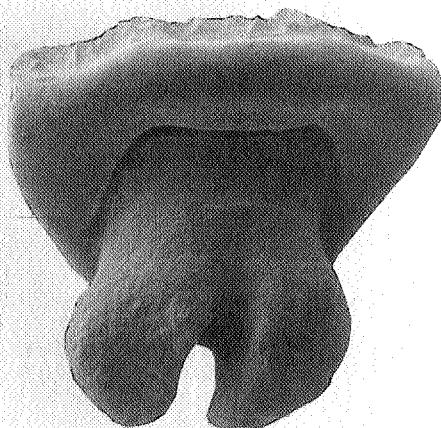
1b



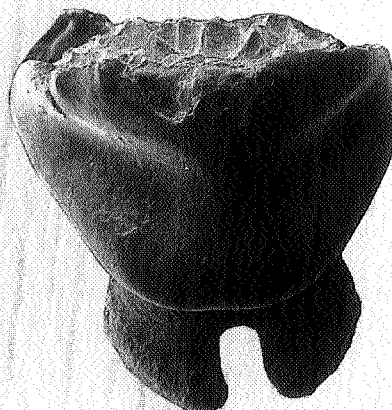
1c



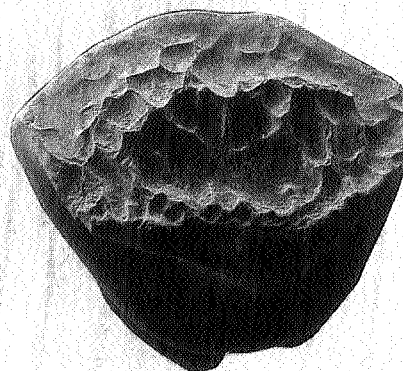
1d



2a



2b



2c



Plate 2. 1: *Raja casieri*, a: outer, b: inner, c: occlusal and d: inner-occlusal views; 2: *Dasyatis* sp., a: outer, b: inner and c: occlusal views.

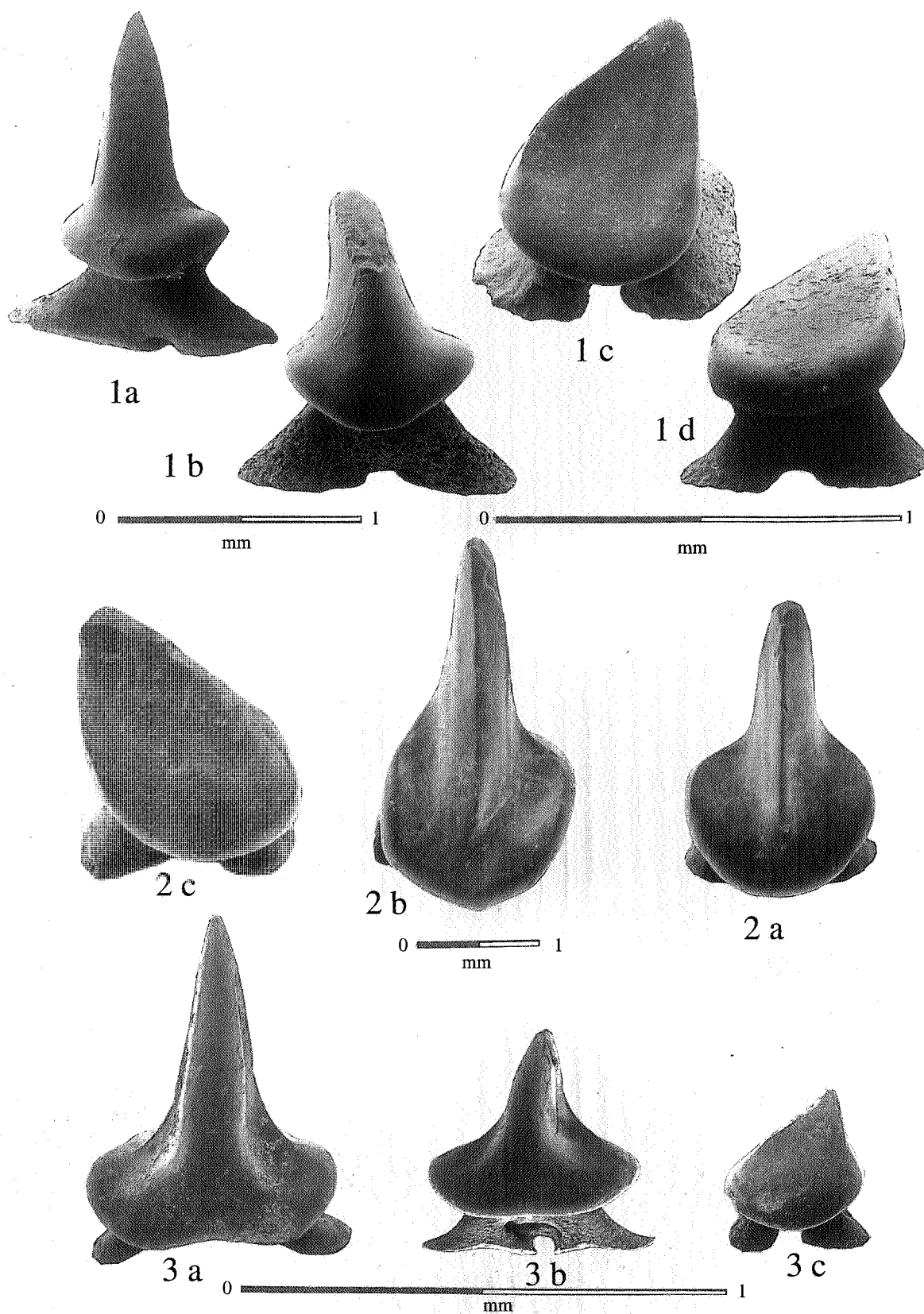


Plate 3. Outer views of teeth of 1: *Raja ceciliae* male, a: anterior (Holotype of former *R. terhageniensis*), b: anterior (former *R. terhagenensis*), c: lateral, d: posterior (Holotype); 2: *Sympterygia bonapartei* adult male, a: anterior, b: lateral, c: posterior; 3: *Raja (Rajella) fyllae* adult male, a: anterior, b: lateral, c: posterior.

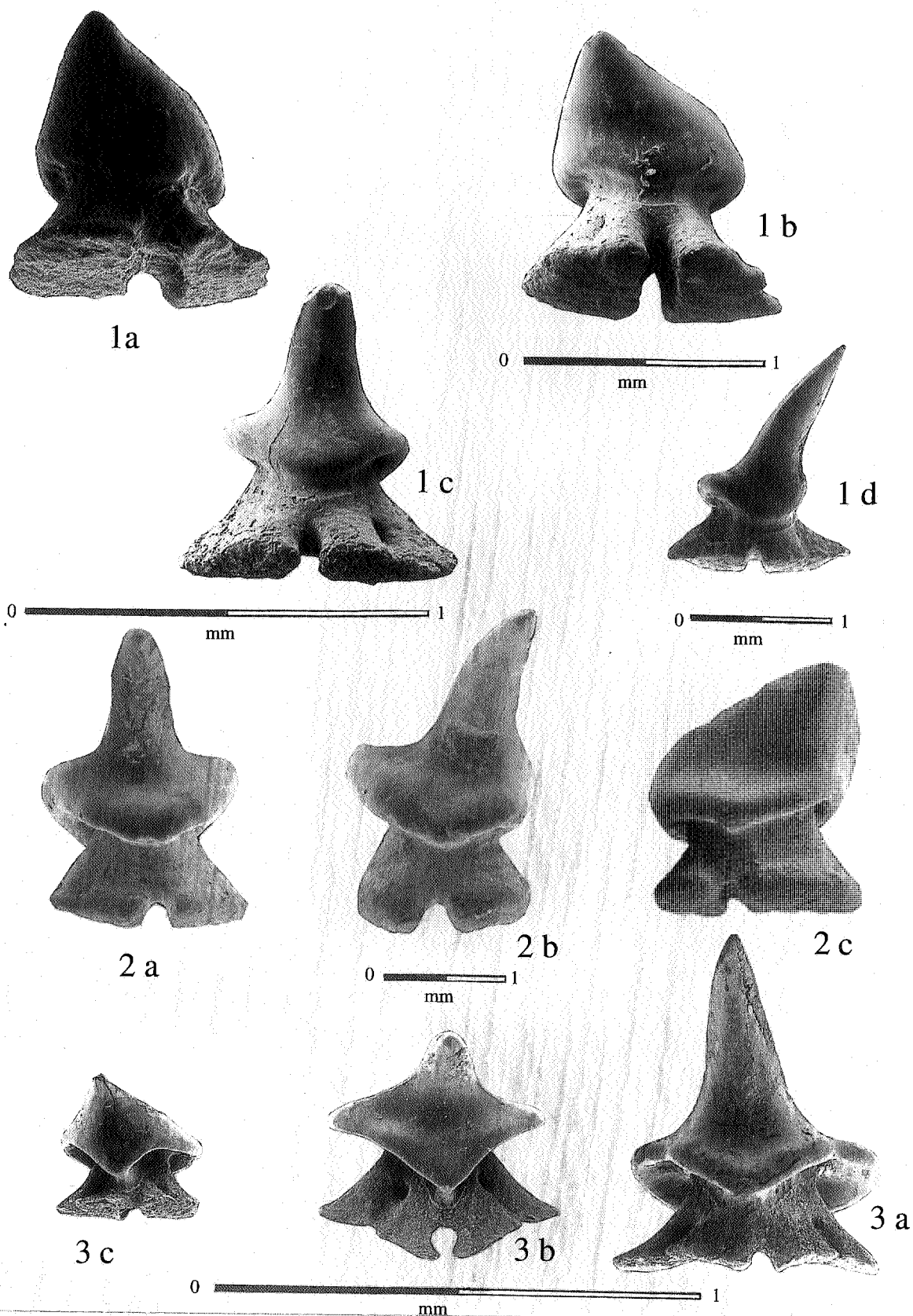


Plate 4. Inner views of teeth of 1: *Raja ceciliae* male, a: posterior (Holotype), b: lateral, c: antero-lateral and d: anterior (former, and former holotype of *R. terhageniensis*); 2: *Sympterygia bonapartei* adult male, a: posterior, b: lateral, c: anterior; 3: *Raja (Rajella) fyllae* adult male, a: posterior, b: lateral, c: anterior.

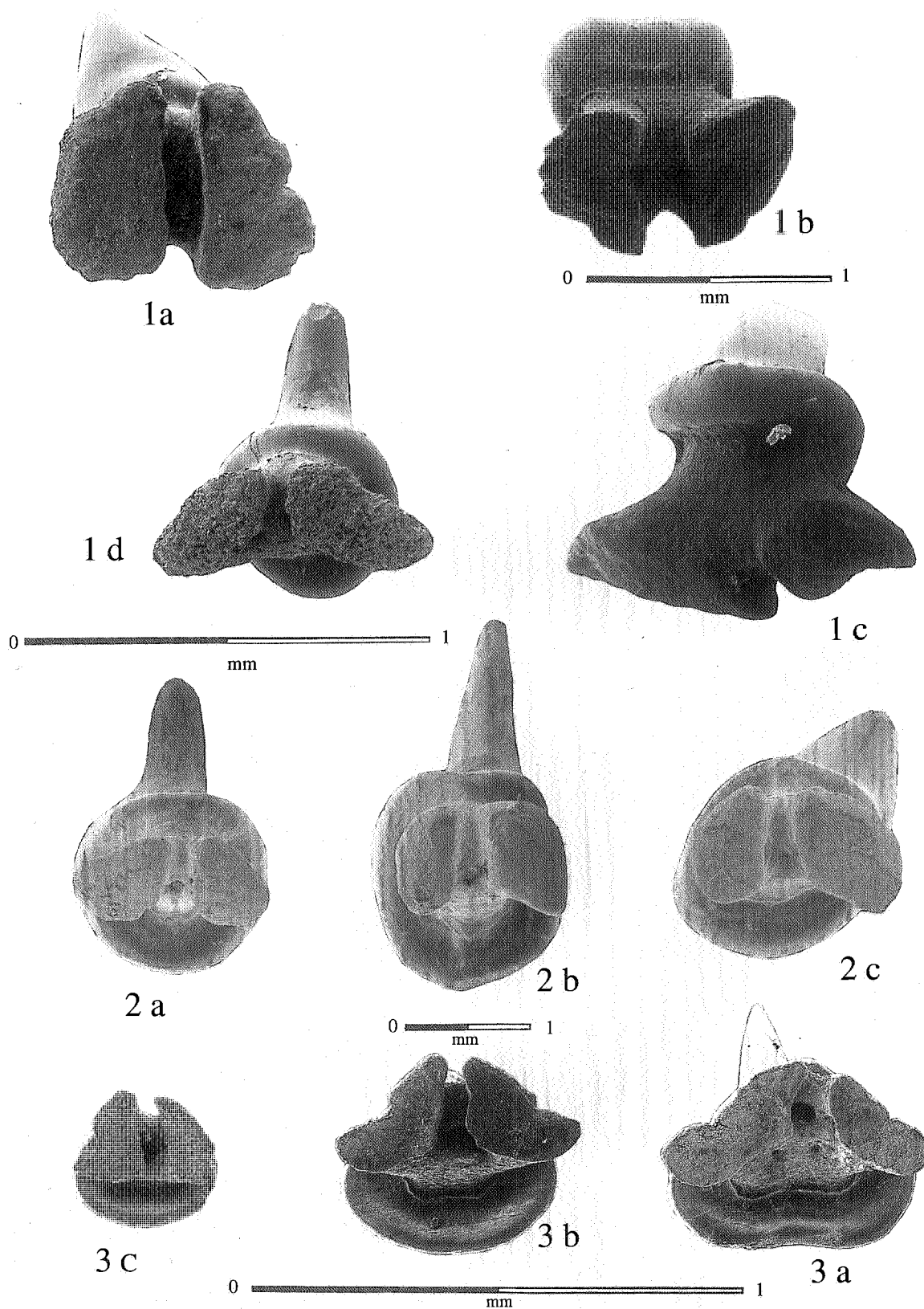


Plate 5. Basal views of teeth of 1: *Raja ceciliae* male, a: posterior (Holotype), b: lateral, c: antero-lateral and d: anterior (former, and former holotype of *R. terhageniensis*); 2: *Sympterygia bonapartei* adult male, a: posterior, b: lateral, c: anterior; 3: *Raja (Rajella) fyllae* adult male, a: posterior, b: lateral, c: anterior.

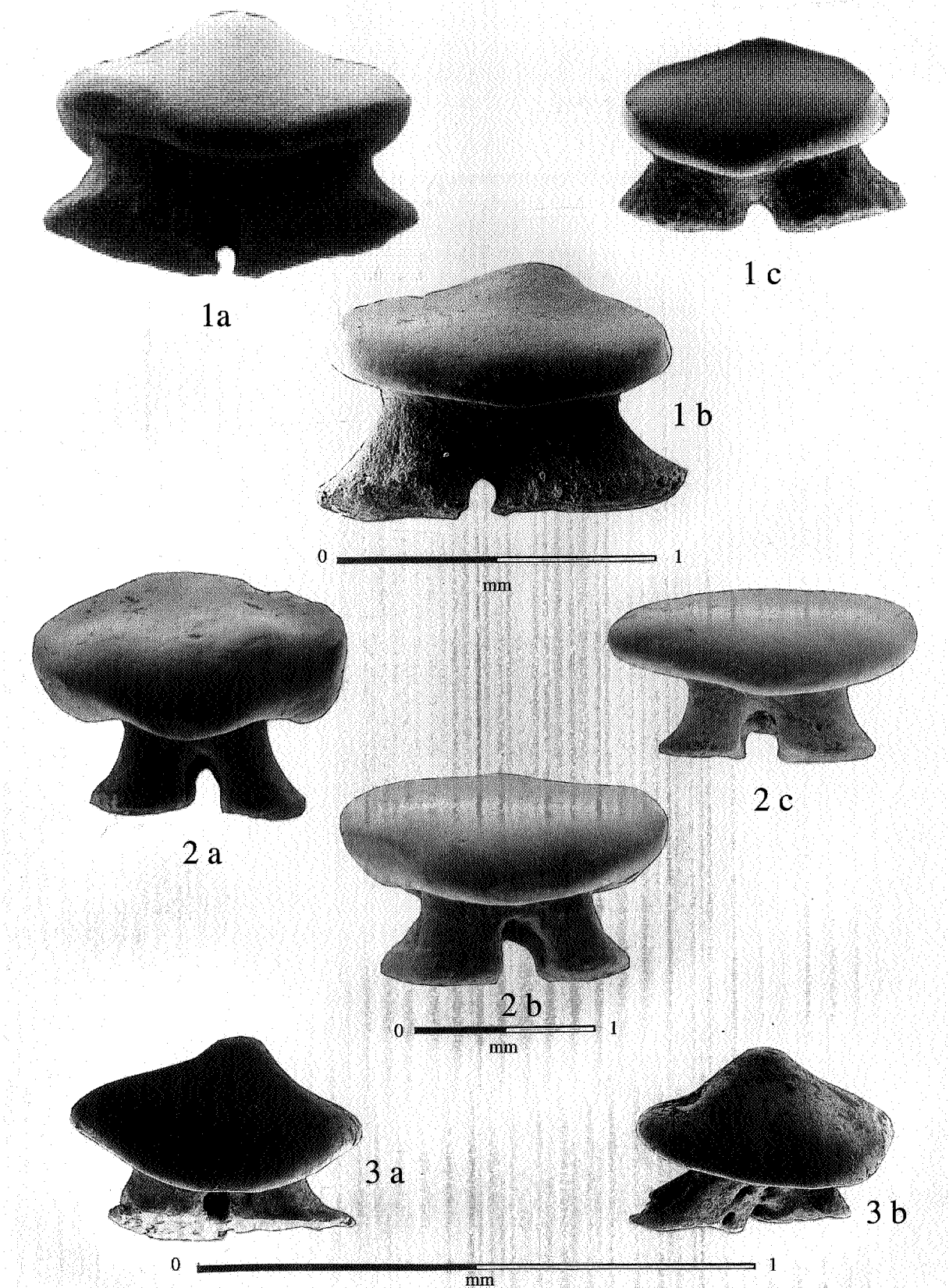
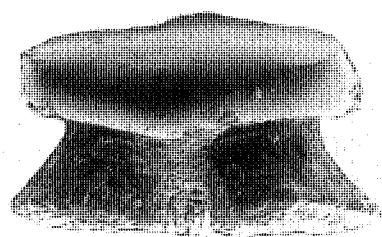
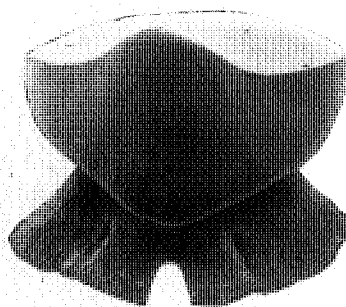


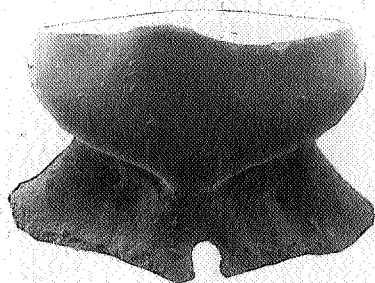
Plate 6. Outer views of teeth of 1: *Raja ceciliae* female; a: anterior (Holotype of former *R. heinzlini*); b: lateral and c: posterior (both former *R. heinzlini*); 2: *Sympterygia bonapartei* adult female, a: anterior, b: lateral, c: posterior; 3: *Raja (Rajella) fyllae* adult female, a: anterior, b: posterior.



1a



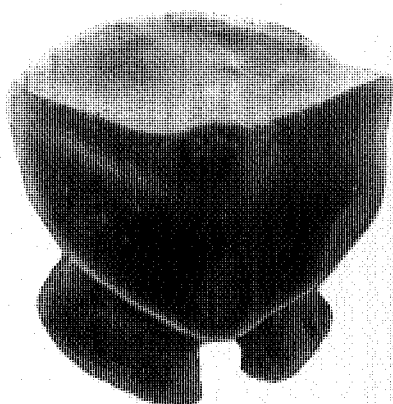
1c



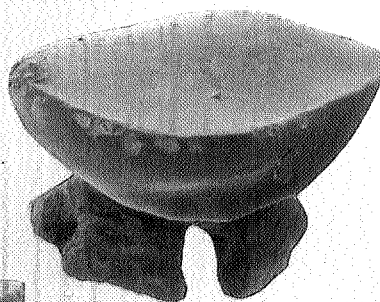
1b



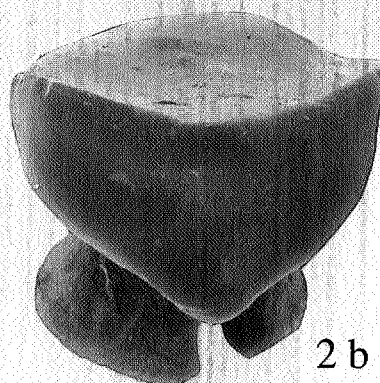
mm



2c



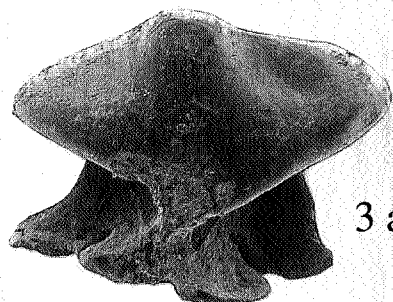
2a



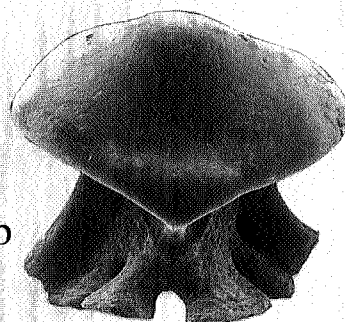
2b



mm



3a



3b



mm

Plate 7. Inner views of teeth of 1: *Raja ceciliae* female; a: posterior (former *R. heinzelini*), b: lateral (former *R. heinzelini*), c: anterior (Holotype of former *R. heinzelini*); 2: *Sympterygia bonapartei* adult female; a: posterior, b: lateral, c: anterior; 3: *Raja (Rajella) fyllae* adult female, a: posterior, b: anterior.

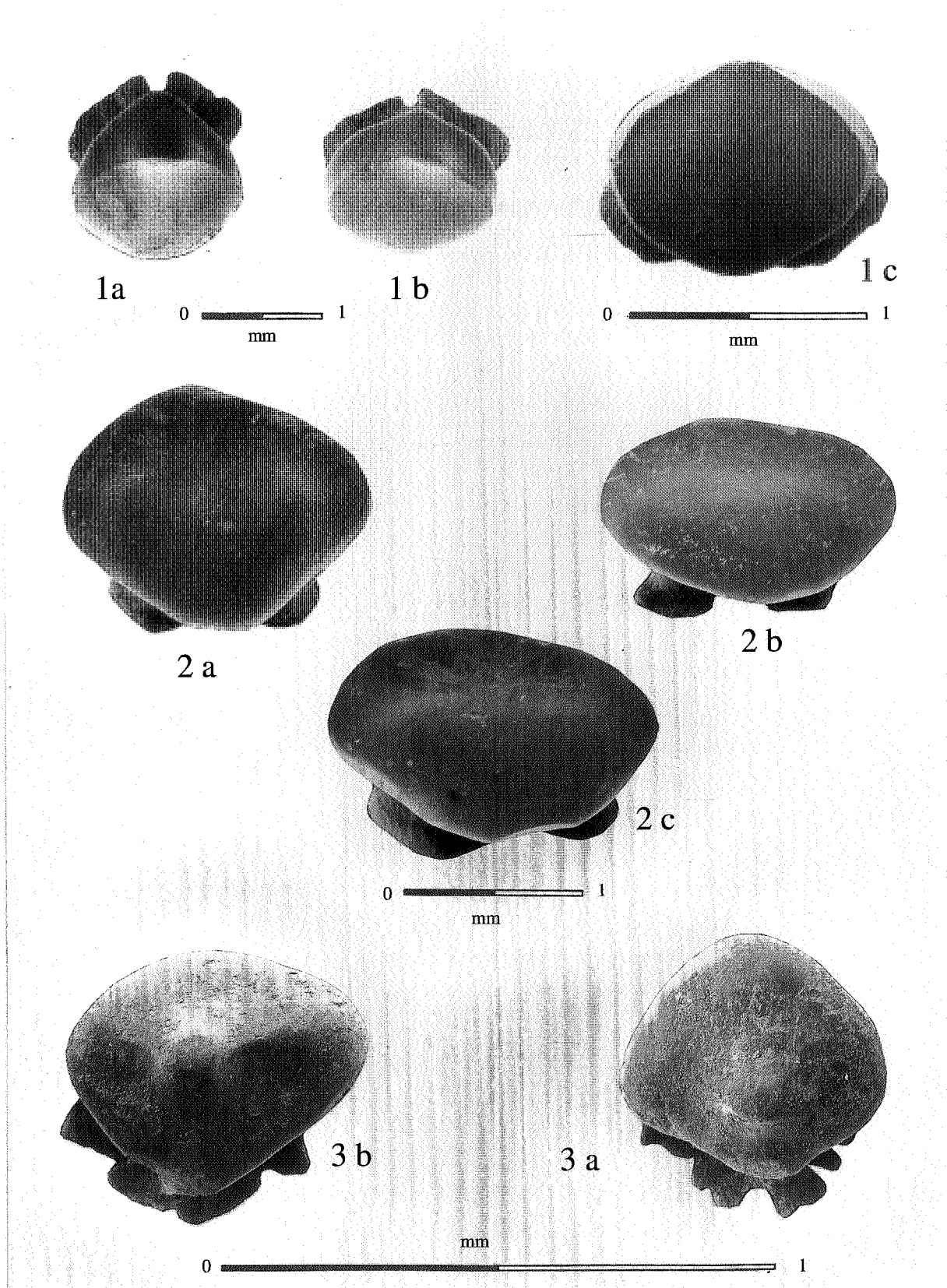


Plate 8. Occlusal views of teeth of 1: *Raja ceciliae* female; a: anterior (Holotype of former *R. heinzellini*), b: lateral (former *R. heinzellini*), c: posterior (former *R. heinzellini*); 2: *Sympterygia bonapartei* adult female; a: anterior, b: lateral, c: posterior; 3: *Raja (Rajella) fyllae* adult female; a: anterior, b: posterior.

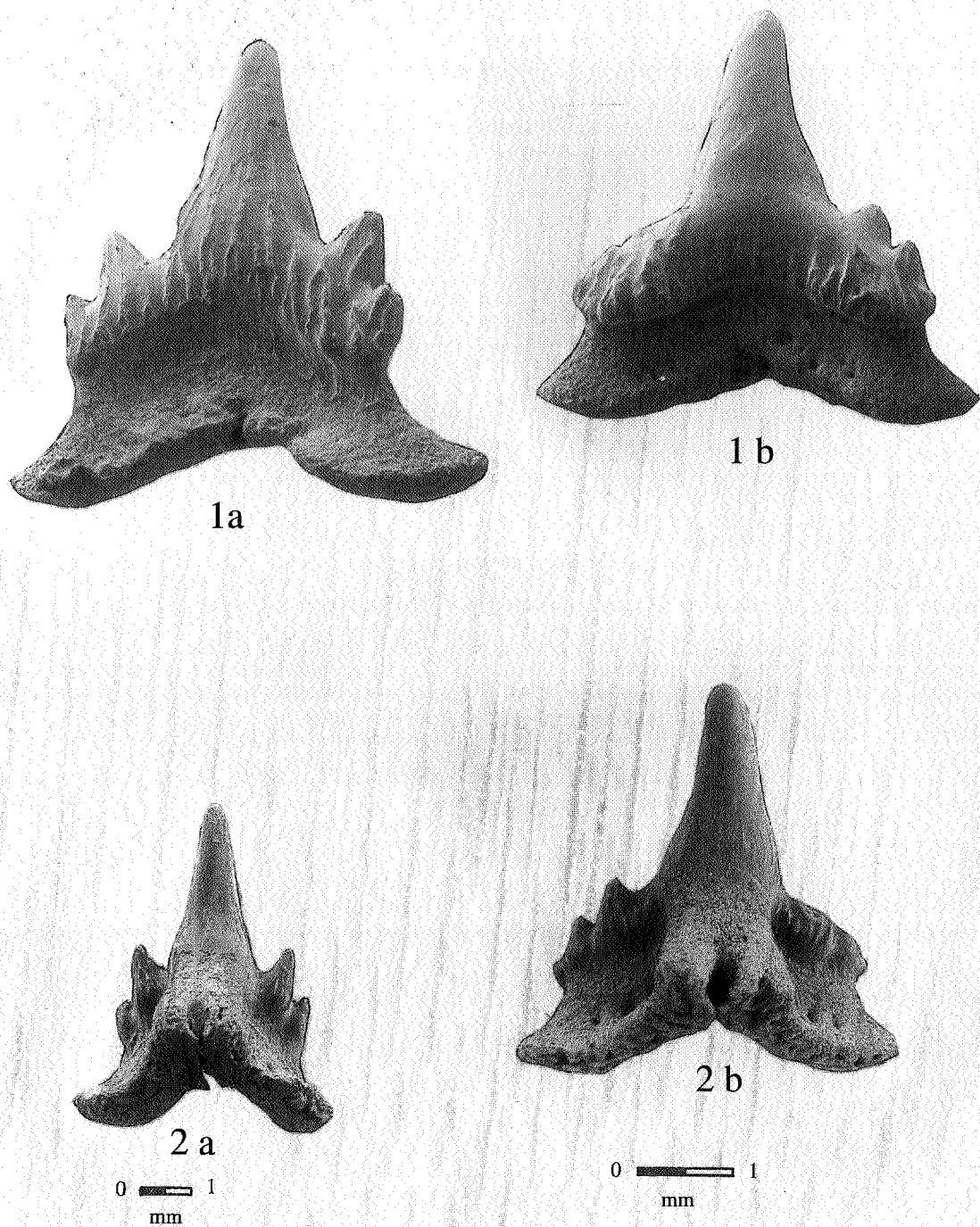


Plate 9. *Bythaelurus steurbauti* 1 (Holotype): outer (1a) and inner (1b) views ; 2 (Paratype): outer (2a) and inner (2b) views.

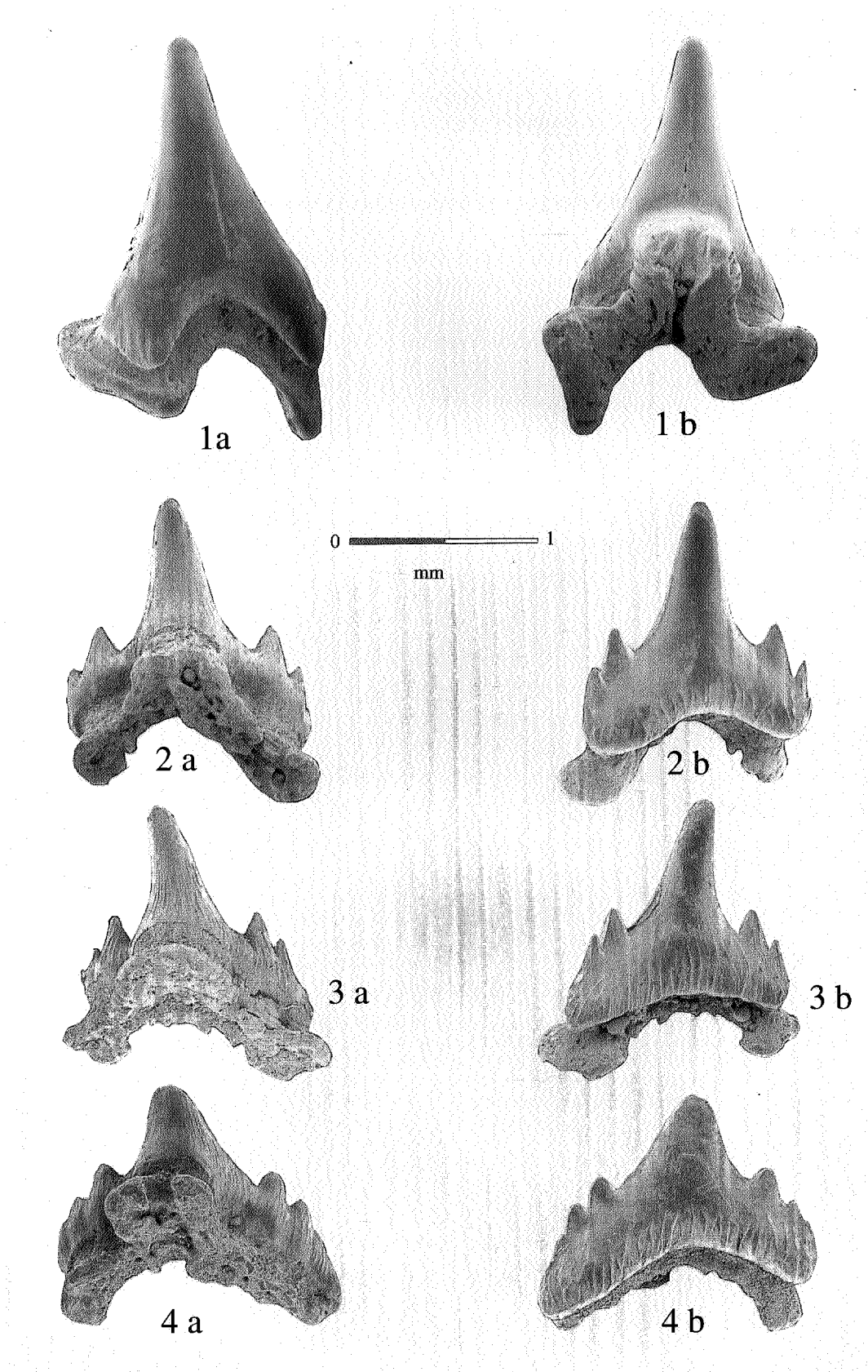
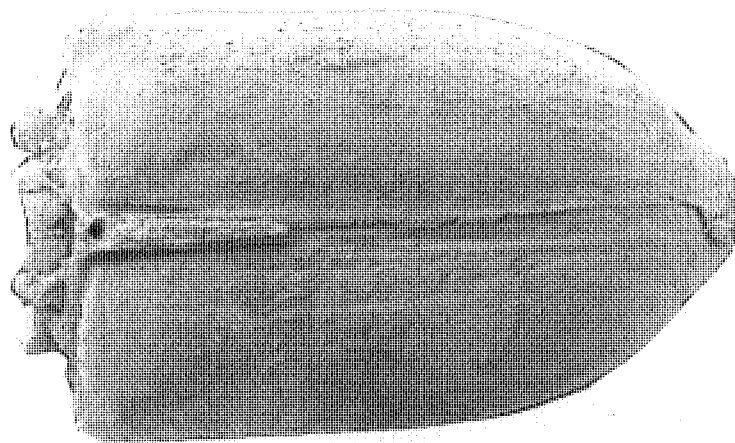
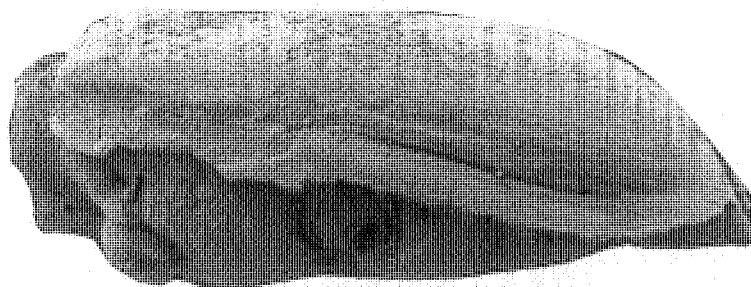


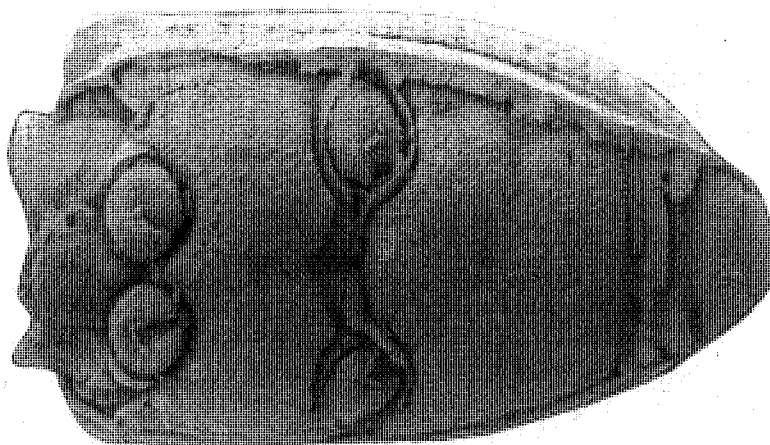
Plate 10. *Scyliorhinus coupatezi* 1 (Holotype): outer (1a) and inner views (1b); 2 (Paratype 1), 3 (Paratype 2) and 4 (Paratype 3): inner (a) and outer views (b).



a



b



c



Plate 11. Insecta, Coleoptera, undetermined Curculionid; a: dorsal view; b: side view; c: ventral view.

Remerciements des éditeurs

Les éditeurs remercient chaleureusement leurs amis Daniel Drugmand, Bertrand Génault et Martin Laloux pour les solutions apportées à divers problèmes de transfert informatique posés par la diversité des programmes utilisés.

Ils expriment également toute leur gratitude à leurs collègues ou collaborateurs , scientifiques ou amateurs, techniciens ou préparateurs, pour l'aide apportée à la récolte des matériaux étudiés, leur traitement ou dégagement éventuel, la réalisation de prises de vues macroscopiques et leur impression.

Ils rappellent que le financement de ce projet est du à l'intervention personnelle de feu leur ami le Dr. Henri Neybergh.

Ils remercient également la direction et tout le personnel de l'imprimerie du Ministère des Affaires Economiques pour leurs conseils et l'attention constante apportée à la finition de ce travail.

SOMMAIRE

Dédicace	
* Editeurs et auteurs	V
Introduction	
* J. Herman	VII
New record of the Early Jurassic myriacanthid holocephalan <i>Myriacanthus paradoxus</i> AGASSIZ, 1836 from Belgium.	
* C.J. Duffin & D. Delsate	1
Chondrichthyens mésozoïques du Grand Duché de Luxembourg.	
* D. Delsate	11
Chondrichthyens du Toarcien inférieur d' Aubange (Lorraine belge).	
* D. Delsate & P. Godefroit	23
Teeth of the fossil shark <i>Annea</i> THIES 1983 (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Toarcian of Belgium.	
* D. Delsate & D. Thies	45
Additions to the Fish Fauna of N.W. Europe.	
3. Three new species of the genus <i>Scyliorhinus</i> from the Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) of the Limburg area (Belgium and The Netherlands) with a reassignment of four additional fossil species to the genus <i>Scyliorhinus sensu stricto</i> .	
* M.C. Halter	65
A fossil Chimaeroid from the Gronsveld Member (Late Maastrichtian, Late Cretaceous) of northeast Belgium.	
* C.J. Duffin & J.P.H. Reynders	111
Batoïdes nouveaux ou peu connus (Neoselachii: Rajiformes, Myliobatiformes) des Phosphates maastrichtiens et paléocènes du Maroc.	
* A. Noubhani & H. Cappetta	157
Contribution à l'étude des Elasmobranches du Thanétien (Paléocène) du Bassin de Paris. 1. Découverte d'une faune d'Elasmobranches dans la partie supérieure des Sables de Bracheux (Thanétien, Paléocène) des régions de Compiègne (Oise) et de Montdidier (Somme).	
* J.P. Baut & B. Genault	185
Additions to the fauna of the Boom Clay Formation of Belgium (Rupelian, Oligocene). Taxonomic adjustments on the Scyliorhinidae and Rajoidei, discovery of a dasyatid species (Pisces, Chondrichthyes) and of a curculionid species (Insecta, Coleoptera).	
* D.C. Hovestadt & Maria Hovestadt-Euler	261
Remerciements des éditeurs	283