

# LES VERTEBRES DEVONIENS DE LA MONTAGNE NOIRE (SUD DE LA FRANCE) ET LEUR APPORT A LA PHYLOGENIE DES PACHYOSTEOMORPHES (PLACODERMES ARTHRODIRES)

par

Hervé LELIEVRE\*, Raimund FEIST\*\*, Daniel GOUJET\*  
et Alain BLIECK\*\*\*

## SOMMAIRE

	Page
Résumé , Abstract .....	2
Remerciements .....	2
I. Introduction .....	2
II. Localisation et stratigraphie des gisements .....	3
III. Etude paléontologique .....	6
1. <i>Melanosteus occitanus</i> gen. et sp. nov. LELIEVRE et GOUJET .....	6
Description .....	7
Analyse des caractères et essai de phylogénie des Selenosteidæ .....	15
2. Brachythoraci indet. ....	19
3. Dolichothoraci indet. ....	20
4. Ischnacanthidæ gen. et sp. indet. ....	20
5. <i>Thoralodus cabrieri</i> LEHMAN, 1952 .....	20
6. Vertebrata indet. ....	20
IV. Conclusions .....	21
Bibliographie .....	21
Légende des planches .....	23
Abréviations .....	24

\* Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie, UA 12 du CNRS, 8 rue Buffon, 75005 PARIS

\*\* U.S.T.L., Laboratoire de Paléontologie, GRECO 7 du CNRS, 34060 MONTPELLIER Cédex

\*\*\* Université des Sciences et Techniques de Lille, Sciences de la Terre, GRECO 7 du CNRS, 59655 VILLENEUVE-D'ASCQ Cédex

**Mots-clés :** Vertébrés, Placodermes, Dévonien, Montagne Noire, Phylogénie, Stratigraphie, Taxon nouveau

**Key-words :** Vertebrates, Placoderms, Devonian, Montagne Noire, Phylogeny, Stratigraphy, New Taxon

*Palaeovertebrata*, Montpellier, 17 (1) : 1-26, 7 fig., 5 pl.

(Reçu le 27 Juin 1986, accepté le 9 Août 1986, publié le 15 Mai 1987)

## RESUME

Le Dévonien de la partie sud-orientale de la Montagne Noire (Mont Peyroux, Pic de Bissous-Bissounel, écailles de Cabrières) a pour la première fois fourni plusieurs taxons différents de Vertébrés Gnathostomes. Alors que les quelques échantillons provenant du Praguien et de l'Emsien inférieur restent indéterminables, il n'en est pas de même du matériel découvert dans le Dévonien supérieur : il s'agit pour l'essentiel de Placodermes dont *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov., du Frasnien et de *Thoralodus cabrieri* LEHMAN, 1952 du "Famennien". Le bon état de conservation des pièces rapportées à *Melanosteus* permet une étude détaillée de leurs caractères anatomiques et une analyse phylogénétique des Pachyostéomorphes Selenosteieae.

## ABSTRACT

Several different taxa of jawed vertebrates are reported for the first time from the Devonian of south-eastern Montagne Noire, France. Besides some undeterminable fragments of placoderm fishes from the Pragian and Lower Emsian, the material from the Upper Devonian is mainly represented by *Melanosteus occitanus* gen. and sp. nov. (Frasnian) and *Thoralodus cabrieri* LEHMAN, 1952 ("Famennian"). The good state of preservation of *Melanosteus* allows a detailed anatomical study leading to a phylogenetic analysis of the selenosteid pachyosteomorphs.

## REMERCIEMENTS

L'essentiel du matériel présenté ici (*Melanosteus*) appartient aux collections de l'Université de Göttingen (RFA) et nous a été prêté par H. Jahnke et F. Langenstrassen que nous remercions pour leur aimable collaboration. Nous voulons aussi remercier H.-P. Schultze de l'Université du Kansas (Museum of Nat. Hist., Lawrence, USA) qui devait étudier ce matériel mais nous l'a laissé pour analyse de l'ensemble des pièces de la Montagne Noire. Par ailleurs, c'est au cours de l'excursion de la Sous-Commission de Stratigraphie du Dévonien de l'U.I.S.G. (SDS/IUGS) en Septembre 1983 que furent récoltés les spécimens du Praguien de Rocs Nègres par les Prs. D.L. Dineley et O. Walliser. Nos remerciements vont également à G. Klapper (Iowa University, Iowa city, USA) qui a vérifié la détermination des Conodontes. Enfin, les photographies sont de D. Serrette et L. Merlette (UA 12, Paris).

## I. INTRODUCTION (A.B.)

Les découvertes de Vertébrés dévoniens en France ont jusqu'à présent été rares. C'est dans le Nord Pas-de-Calais (Artois et Boulonnais) que leur présence a été surtout signalée, avec une diversité notable, depuis leur première description par Gosselet (1888). Le Dévonien de Bretagne, dont l'étude a été reprise, a permis de compléter notre information sur les ichthyofaunes de cette période (Goujet, 1976, 1980, 1981). Les affleurements de la Montagne Noire n'avaient jusqu'à présent livré que de rares éléments (Lehman, 1952). Nous présentons ici l'ensemble de ce qui a été récolté dans les couches dévoniennes de cette région du Sud de la France, c'est-à-dire principalement les restes d'un nouvel Arthrodire Pachyostéomorphe, *Melanosteus occitanus*, provenant de la colline de la Serre et représentant d'un groupe d'Arthrodirés qui n'avait été précédemment signalé, en Europe, que dans le Frasnien de Wildungen

en Allemagne de l'Ouest (Jaekel, 1906 ; Gross, 1932, 1933 ; Stensiö, 1959, 1963, 1969 a, b), ainsi que dans celui des Monts de Ste-Croix en Pologne (Kulczycki, 1956, 1957).

La préparation par dissolution à l'acide formique de la gangue a permis de recueillir, outre ce nouveau spécimen, trois plaques d'un petit Arthrodire Brachythoraci. Les autres restes, malheureusement insuffisants pour une détermination spécifique ou même générique, comportent : une mâchoire inférieure d'Acanthodien Ischnacanthidé et des fragments osseux provenant de la base du Dévonien du Mont Peyroux (carrière de Rocs Nègres) ainsi qu'une plaque d'Arthrodire provenant de l'Emsien du flanc NW du Bissounel.

Pour que cette liste soit exhaustive, il faut y adjoindre une dent de Cochliodonte décrite par Lehman (1952) ; elle provient du "Famennien" de la région de Cabrières, mais aucune indication stratigraphique plus précise ne peut être fournie à propos de cette pièce.

L'essentiel du matériel présenté ici, *Melanosteus*, a été récolté lors d'une excursion dirigée par l'un de nous (R.F.) en 1976 pour nos collègues du Laboratoire de Paléontologie de Göttingen (R.F.A.).

Les autres spécimens furent découverts au cours de la réunion de la Sous-Commission de Stratigraphie du Dévonien de l'U.I.S.G. dans la Montagne Noire en septembre 1983. La plaque d'Arthrodire du Bissounel a été trouvée par R. Feist en 1970.

## II. LOCALISATION ET STRATIGRAPHIE DES GISEMENTS (R.F.)

La désignation des localités (1B, 6, 14 : Fig. 1) est celle qui a été utilisée dans le livret-guide de la S.D.S. (Feist, 1983). Les nouveaux termes lithostratigraphiques qui y figurent viennent d'être publiés (Feist, 1985).

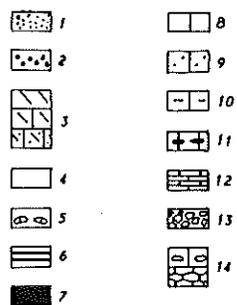
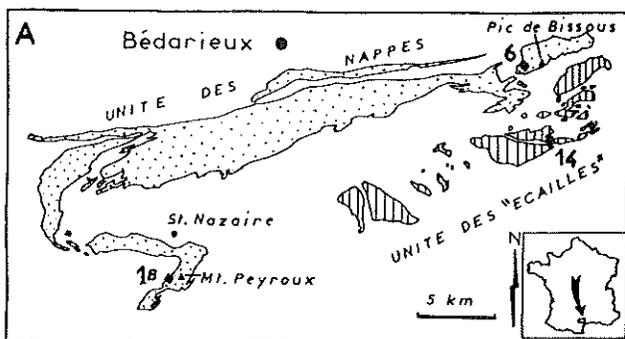
1er GISEMENT : localité 1B, carrière de Rocs Nègres à 1,2 km au SW du sommet du Mont Peyroux, vallée du Landeyran en bordure SE de la route D 136, carte IGN : St. Chinian 5-6 (Feist & Schönlaub, 1974 ; Feist, 1983, 1985).

### - Environnement sédimentaire

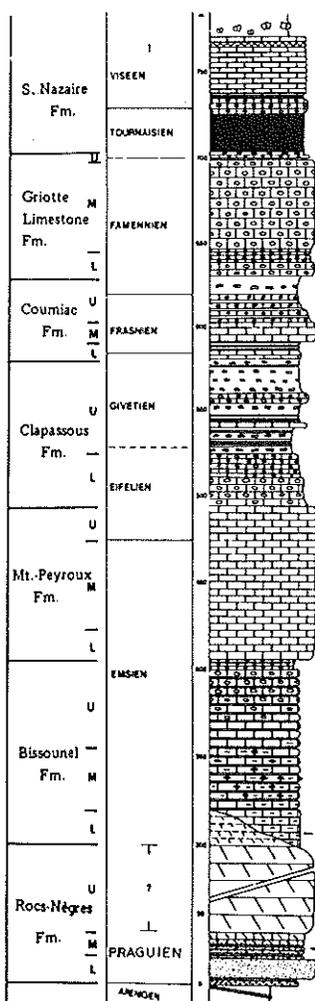
Les restes de Vertébrés ont été récoltés à la surface inférieure des bancs sub-verticaux C30 et C32 situés approximativement à 5,50 m et 5,80 m au-dessus de la base du membre moyen de la Formation de Rocs Nègres. Ces niveaux sont constitués de calcaréo-dolomies beiges, sableuses, montrant un grano-classement accentué par la concentration de galets mous et de lumachelles de restes dissociés de Brachiopodes et Crinoïdes à leur base. Ces bancs, bien lités, ne dépassant guère 10 cm d'épaisseur, alternent avec de minces lits d'argilites et siltites noires et grises, riches en matière organique, "pellets" et restes de plantes. Le milieu a été interprété comme intertidal restreint et calme en ce qui concerne les sédiments noirs (autochthones). Les bancs détritiques grano-classés, par contre, pourraient représenter des tempestites.

### - Biostratigraphie

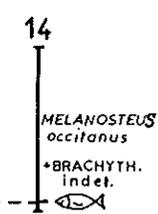
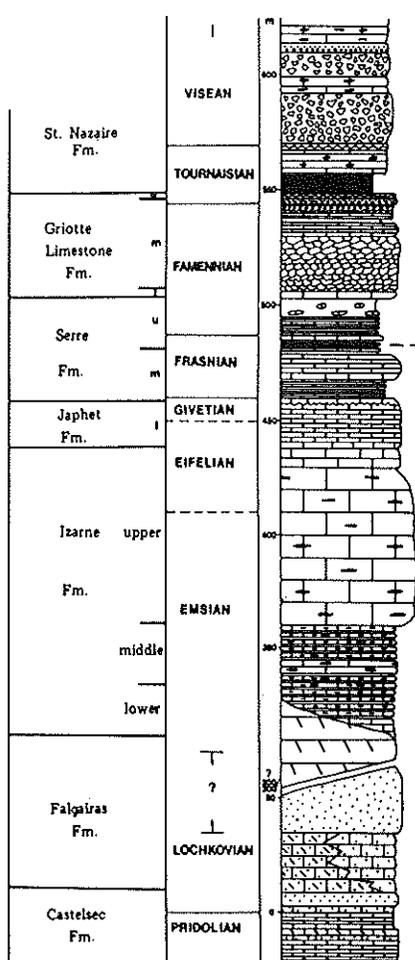
Les niveaux renfermant les restes de Vertébrés ont livré de nombreux Conodontes dont quelques formes significatives telles que : *Icriodus angustoïdes angustoïdes* CARLS & GANDL (= ex gr. *Icriodus steinachensis* AL-RAWI) et *Pelekysgnathus serratus* JENTZSCH. Cette faune a d'abord été considérée du Lochkovien-Gedinnien. Cependant, la révision par H.P. Schönlaub (*in* Chlupac *et al.*, 1985) de la répartition de ces Conodontes dans les coupes classiques de Bohême nécessite la reconsidération



**MONT PEYROUX - PIC DE BISSOUS**



**C Ecalles de CABRIERES**



de ces données : l'association indiquerait plutôt le Praguien inférieur à moyen.

2ème GISEMENT : localité 6 (Fig. 1), versant NW du Bissounel à 2,8 km au NW de Cabrières, carte IGN : Lodève 5-6 (Feist 1970, 1983, 1985).

**- Environnement sédimentaire**

Une plaque d'Arthrodire a été trouvée dans les premiers niveaux de la Formation de Bissounel qui surmontent le front de dolomitisation des dolomies de la Formation de Rocs Nègres. Il s'agit de gros bancs décimétriques de calcaires marneux compacts, gris foncé à pâtre gris clair. L'absence de stratification interne de ces roches résulte d'une forte bioturbation, matérialisée par d'innombrables terriers de type *Chondrites*. La matrice micritique comporte quelques gros bioclastes : carapaces de Trilobites souvent complètes (Phacopidés et Astéropyginés), Brachiopodes Strophoménidés, Céphalopodes orthocônes et grandes Goniatites primitives ("calcaires à *Anetoceras*"). La microfaune, parfois silicifiée, comporte des larves de Trilobites, des Tentaculites, Bryozoaires et surtout des Ostracodes (*Ctenoloculina*), Brachiopodes Acrotretidés, Conodontes et écailles de Poissons (non étudiées ici). Le microfaciès à sédimentation impure, "vaseuse", indique un milieu marin subtidal calme.

**- Biostratigraphie**

Parmi les Céphalopodes, *Anetoceras (Erbenoceras) mattei* FEIST indique l'Emsien inférieur, datation qui est confirmée par l'association des Conodontes dont *Polygnathus dehiscens*, indicateur de zone (Praguien terminal-Emsien inférieur).

3ème GISEMENT : localité 14 (Fig. 1), pente S de la colline de la Serre à 2,2 km au S de Cabrières, tranchée D à 800 m à l'Est du mas "La Rouquette", carte IGN : Pézénas 1-2 (Feist, 1983, 1985 ; House *et al.*, 1985, fig. 11).

Fig. 1. - Situation géographique (A) et stratigraphique (B-C) des gisements à vertébrés du Dévonien du sud-est de la Montagne Noire (les numéros des localités sont ceux de Feist, 1983).

A - Schéma des affleurements dévoniens en Montagne Noire sud-orientale d'après Feist (1983, fig. 1).

B - Colonne stratigraphique synthétique du Dévonien de l'Unité des Nappes (Mt. Peyroux-Pic de Bissous ; Feist, 1983, fig. 7).

C - Colonne stratigraphique synthétique du Dévonien de l'Unité des "Ecailles" de Cabrières (*ibid.*, fig. 15).

**Localités fossilifères** : 1B - Carrière de Rocs Nègres, Formation de Rocs Nègres, membre moyen (Praguien inférieur) : Ischnacanthidae indét. + Vertebrata indet. 6 - Flanc NW du Pic de Bissounel, Formation de Bissounel, membre inférieur (Emsien inférieur) : Dolichothoraci indét., 14 - Flanc sud de la colline de la Serre, tranchée C, base de la partie supérieure de la Formation de la Serre, tranchée C, base de la partie supérieure de la Formation de la Serre (Frasnien terminal) : *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov. LELIEVRE & GOUJET + Brachythoraci indét.

**Légende lithostratigraphique** : 1 - grès ; 2 - conglomérats ; 3 - dolomies ; 4 - argilites ; 5 - argilites à nodules calcaires ; 6 - argilites à nodules siliceux ; 7 - silexites ; 8 - calcaires compacts ; 9 - calcaires gréseux - 10 - marnes ; 11 - calcaires à nodules siliceux ; 12 - calcaires en plaquettes ; 13 - calcaires bréchiques ; 14 - calcaires noduleux.

N.B. A cette liste, il faut ajouter *Thoralodus* du "Famennien" de la région de Cabrières (Lehman, 1952).

### - Environnement sédimentaire

Le matériel de *Melanosteus* et les plaques de Brachythoraci ont été découverts dans une grosse miche pluridécimétrique de calcaire fin, noir, fétide, contenue dans la dernière séquence d'argilites pulvérulentes noires du membre supérieur de la Formation de la Serre. La miche contient, à côté des restes de Vertébrés, de nombreuses Goniatites à test calcaire conservé, des Orthocères, des Tentaculites (*Homoctenus*) et des Conodontes. De telles miches à lumachelles sont assez communes dans les nombreux passages d'argilites bitumineux à pyrite, comportant par ailleurs des plaquettes de calcaires et silexites noirs ("calcaires à galettes"). Ce type de sédiments, très répandu dans le Frasnien terminal en Europe moyenne et en Afrique du Nord ("Kellwasserkalk") reflète le milieu réducteur, anoxique, sans organisme benthique ou endobenthique (absence de bioturbation), des bassins confinés sapropéliques du domaine pélagique.

### - Biostratigraphie

La miche à *Melanosteus* comportait des Goniatites dont *Crickites holzapfeli* (WEDEKIND), échantillon qui a été figuré par House *et al.* (1985, pl. 3, fig. 3-4). Cette forme est indicatrice de la dernière zone du Frasnien dans l'échelle orthochronologique, c'est-à-dire la zone à *holzapfeli* (to I $\delta$ ). Elle comprend, dans l'échelle parachronologique fondée sur les Conodontes, les zones supérieure et terminale à *gigas* ainsi qu'une partie de la zone inférieure à *triangularis*. En effet, parmi les nombreux Conodontes qui s'y trouvent associés, *Palmatolepis subrecta*, *Ancyrodella curvata*, *Polygnathus webbi* et *Icriodus alternatus* sont typiques du Frasnien, ne dépassant pas la limite Frasnien-Famennien définie entre les zones inférieure et moyenne à *triangularis*.

## III. ETUDE PALEONTOLOGIQUE (H.L. & D.G.)

- 1/ Classe **PLACODERMI** Mc. COY, 1848  
 Ordre **ARTHRODIRA** WOODWARD, 1891  
 Sous Ordre **BRACHYTHORACI** GROSS, 1932  
 Famille **SELENOSTEIDAE** DEAN, 1901

### Genre *MELANOSTEUS* nov. gen. LELIEVRE & GOUJET

**Définition** : provisoirement la même que celle de l'espèce-type, le genre est monospécifique.

**Origine du nom** : Du grec melan, noir, et osteon, os.

**Espèce-type** : *Melanosteus occitanus* nov. gen., nov. sp. LELIEVRE & GOUJET

**Définition** : Brachythoraci Selenosteidae de dimensions moyennes, au toit crânien plus large que long, dont le diamètre de l'échancrure orbitaire atteint 50% de sa longueur estimée. Le bord antérieur de la plaque nuchale n'est pas anguleux. La lame infra-obstantique de la plaque latérale antérieure est un long processus qui se prolonge sous le toit crânien. Le parasphénoïde possède un long processus préhypophysaire.

**Holotype** : (spécimen GPIMG n° 353-1, Fig. 2-5, Pl. 1-4). Il comprend le toit crânien, partiellement conservé, auquel sont associés l'inférognathal gauche et le supérognathal postérieur gauche, la plaque sousorbitaire gauche, le parasphénoïde ainsi que quelques éléments de la cuirasse du tronc : les plaques dorsolatérale

antérieure gauche, latérale antérieure droite, ventrolatérale droite, et un fragment de la plaque médiane dorsale. L'ensemble de ces plaques a été dégagé du même nodule et nous considérons qu'elles appartiennent au même individu.

**Localité-type** : France, Montagne Noire, Colline de la Serre au SW de Clermont-l'Hérault (Hérault) (loc. 14, Fig. 1).

**Niveau-type** : "calcaire à galettes", base de la partie supérieure de la Formation de la Serre, Frasnien terminal, zone à *gigas*.

**Origine du nom** : forme latinisée du mot "occitan" qui désigne les pays de langue d'oc depuis le Moyen-Age.

#### DESCRIPTION

Le matériel de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov. comprend un toit crânien auquel manque une grande partie de la moitié droite (Pl. 1). La moitié gauche, mieux préservée, présente : les plaques nuchale (Nu), paranuchale (PNu), marginale (M), postorbitaire (Pto) et préorbitaire (PrO). Dans la région antérieure, la plaque pinéale (Pi) est partiellement conservée. Du côté gauche du toit crânien, une surface de recouvrement pour la plaque rostrale (sr. R) est présente mais son contour reste difficile à apprécier. Moins érodée que la face dorsale, la face ventrale du toit crânien présente plusieurs structures anatomiques. Les éléments gnathaux sont connus par l'inférognathal gauche et par le supérognathal postérieur gauche, tous deux bien conservés ; ils évoquent ces mêmes éléments chez *Rhinosteus tuberculatus* (Stensiö, 1963, fig. 119 A, B; pl. 20, fig. 1-3).

La couverture jugale est représentée par la plaque suborbitaire gauche subcomplète et par un fragment de la région moyenne de la plaque droite.

Quelques plaques du thorax, bien que mal conservées, ont pu être identifiées (Pl. 2, fig. F-G ; Pl. 4, fig. A-H) : la plaque médiane dorsale, la plaque dorsolatérale antérieure gauche, un fragment de la plaque médiane ventrale postérieure, une plaque antérolatérale gauche et une plaque ventrolatérale antérieure droite.

Le parasphénoïde quasi-complet a été dégagé. Il complète ainsi notre information sur la structure du crâne de ce groupe d'Arthroires qui réunit Rhinosteidae + Pachyosteidae (*sensu* Stensiö, 1963, 1969b) puisque le parasphénoïde n'a été décrit que chez six formes de Pachyostéomorphes (Stensiö, 1963, fig. 87A, 92A, 115 H-J ; Kulczycki, 1956).

#### a/ Le toit crânien.

Le toit crânien de *Melanosteus* est assez globuleux, relativement large et haut, avec un bord postérieur très concave (Fig. 2-5 et Pl. 1). L'orbite échancre très largement son bord latéral sur environ 50 % de sa longueur totale estimée. Une surface de recouvrement sur les plaques préorbitaires indique la présence de plaques postnasales séparées (sr. PN, Fig. 3).

- La plaque nuchale (Nu) est plus large que longue et recouvre la plaque paranuchale ; il en résulte un fort développement du processus paranuchal (pr. pnu). La région postérieure de la nuchale est mince et non pas épaisse comme c'est le cas chez les Brachythoraci tels que *Dunkleosteus*, *Golshanichthys* ou *Plourdosteus* (Heintz, 1932, fig. 35 ; Lelièvre *et al.*, 1981, fig. 1b, 8a1).

En vue interne (Fig. 3 et Pl. 1, fig. B), les dépressions infranuchales (dp. iNu), décalées vers le bord postérieur de la plaque, s'ouvrent vers l'arrière. Le processus postérieur (pr. pt) qui les sépare est large dans sa partie antérieure et se résout

postérieurement en une lamelle.

- La plaque paranuchale (PNu) dont la limite antérieure n'a pu être repérée, est en revanche bien conservée dans sa région articulaire. Le processus postnuchal (pr.pnu), bien développé, apparaît plus fort que son homologue chez *Rhinosteus parvulus* (Stensiö, 1963, fig. 101a-b).

Dans la région articulaire, la fosse articulaire (f. art.) est peu profonde et assez haute ; une crête bien individualisée délimite son bord ventral. La lame pararticulaire (lam.p.art.) peu développée, isole une fossette pararticulaire très marquée (f.p.art.).

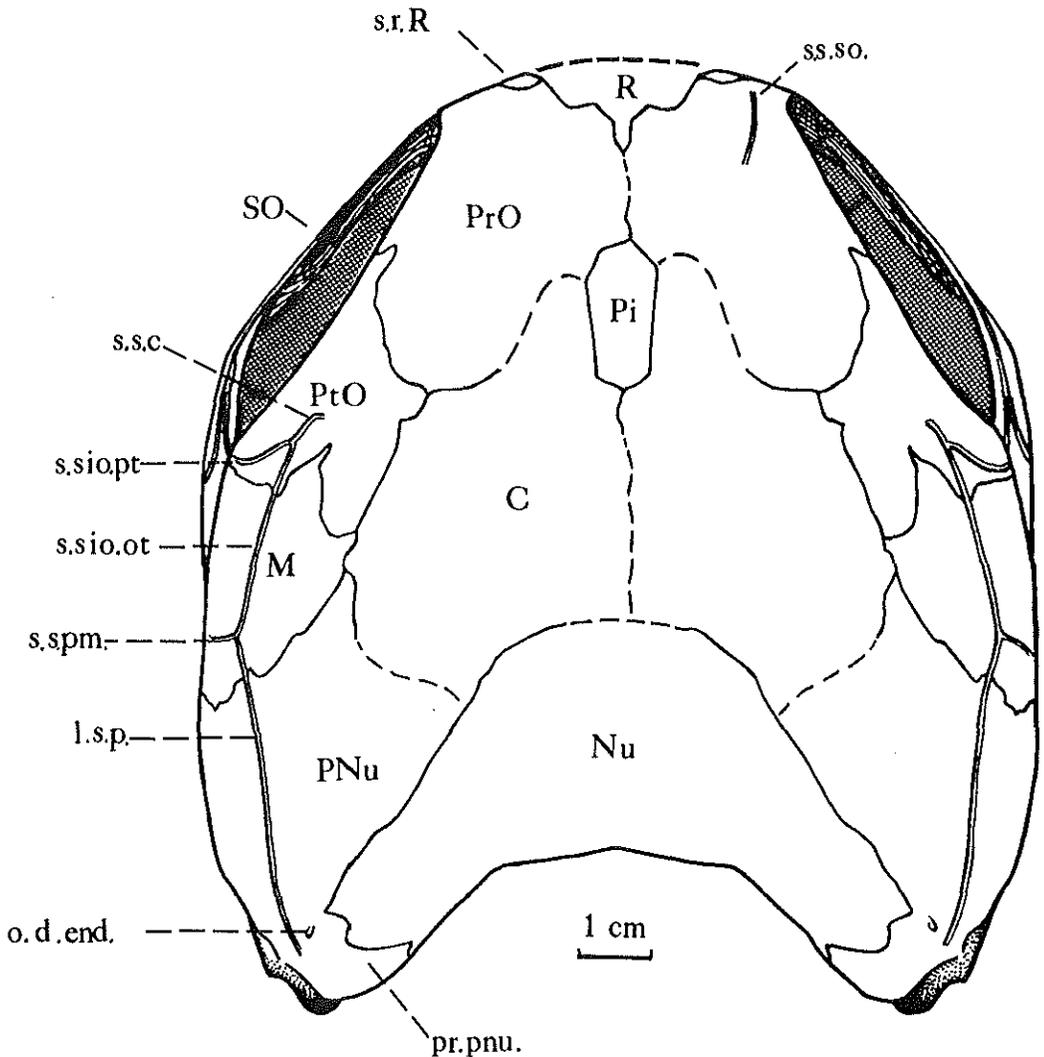


Fig. 2. - Reconstitution du toit crânien de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov., en vue dorsale.

En vue interne, la région périarticulaire est mal conservée (Fig. 3 et Pl. 1, fig. B). Le trajet intraosseux du canal endolymphatique est difficilement repérable et nous n'avons aucune trace d'un canal X comme il en existe un chez *Enseosteus* (Stensiö, 1963, fig. 113a). Cependant, une interprétation différente peut être proposée : le canal X pourrait être en fait le canal endolymphatique et ce que Stensiö appelle "canal endolymphatique" correspondrait plutôt à la fossette qui loge l'extrémité distale du processus supravagal endocrânien cartilagineux. Cette hypothèse s'accorderait mieux avec ce que l'on connaît de la morphologie de la face interne de cette région du toit crânien chez les autres formes de Brachythoraci dont Stensiö a proposé des reconstitutions (Stensiö, 1963, fig. 88a-d).

- **La plaque marginale (M)** est plus haute que longue. Dans notre reconstitution, son bord latéral ne participe pas à la formation de l'encoche orbitaire, mais entre directement en contact avec la plaque sousorbitaire. Cette disposition n'est pas celle que retiennent Stensiö (1963, fig. 101 a-b) et Gross (1932, fig. 7a-b) pour les différentes espèces de *Rhinosteus*. Pour ces deux auteurs, la plaque marginale borde la région postérieure de l'encoche orbitaire, disposition que l'on retrouve chez des formes proches de *Rhinosteus* comme *Pachyosteus* (Stensiö, 1963, fig. 99c, d), *Brachydeirus* (Stensiö, 1963, fig. 108c, d, 202c) ; *Parawalterosteus* (= *Microsteus*) (Stensiö, 1963, fig. 100e-h) ; *Enseosteus* (Stensiö, 1963, fig. 100a), *Walterosteus* (Stensiö, 1963, fig. 100d). Parmi ces différents genres, seul *Brachydeirus*, qui n'est pas un Selenosteidae (Denison, 1978 ; Rhinosteidae + Pachyosteidae et formes nord-américaines) possède la disposition discutée. Mais à l'inverse *Braunosteus schmidti*, considéré comme un Selenosteidae, ne la possède pas à l'instar des Selenosteidae nord-américains du Dévonien supérieur (*Gymnotrachelus*, *Paramylostoma*, *Selenosteus*, *Stenosteus*), même si Denison (1978) retient le caractère dans sa définition des Selenosteidae.

La participation de la plaque marginale à la marge de l'encoche orbitaire ne semble donc pas pouvoir être retenue comme un caractère dérivé de Selenosteidae, à moins d'envisager une réversion de ce caractère : d'une part chez les Selenosteidae du Dévonien supérieur des Etats-Unis, d'autre part chez certaines des formes d'Europe comme *Braunosteus*. Le cas de *Brachydeirus* est plus délicat : soit qu'on le considère comme un Selenosteidae pour ce caractère, soit que l'on considère les Brachydeiridae et le Selenosteidae (formes européennes) comme un ensemble monophylétique, dont l'une des synapomorphies serait l'incorporation de la plaque marginale au bord postérieur de l'orbite. Cette dernière possibilité est envisagée par Miles & Dennis (1979) et Dennis & Miles (1982).

En vue interne (fig. 3 et Pl. 1, fig. B), la plaque marginale porte un épaissement latéral (ep. lat.) nettement moins développé que chez les Coccosteidae et surtout plus court puisqu'il se limite à cette plaque. Antéromédialement, une légère dépression correspond à la trace du processus postorbitaire postérieur (pr. pto. pt.).

- **La plaque postorbitaire (Pto)** est en contact avec les plaques préorbitaire (Pro), centrale (C) et marginale (M). Les trajets des sillons sensoriels -sillon central (s.s.c.), partie postorbitaire du sillon sensoriel infraorbitaire (s.s.io.pt.) et partie oblique de ce sillon- , sont bien visibles. Les deux derniers sillons forment un angle très fermé, qui semble caractéristique des Selenosteidae, y compris les formes américaines. La face interne de la plaque postorbitaire est constituée par la région postérieure de la voûte orbitaire (v.o.).

- **La plaque préorbitaire (Pro)** est mal conservée ; ses régions postérieure et médiale manquent. Le sillon sensoriel supra-orbitaire (s.s.so.) n'est visible que sur le fragment de la plaque droite et son trajet est court (Fig. 4-5 et Pl. 1, fig. A).

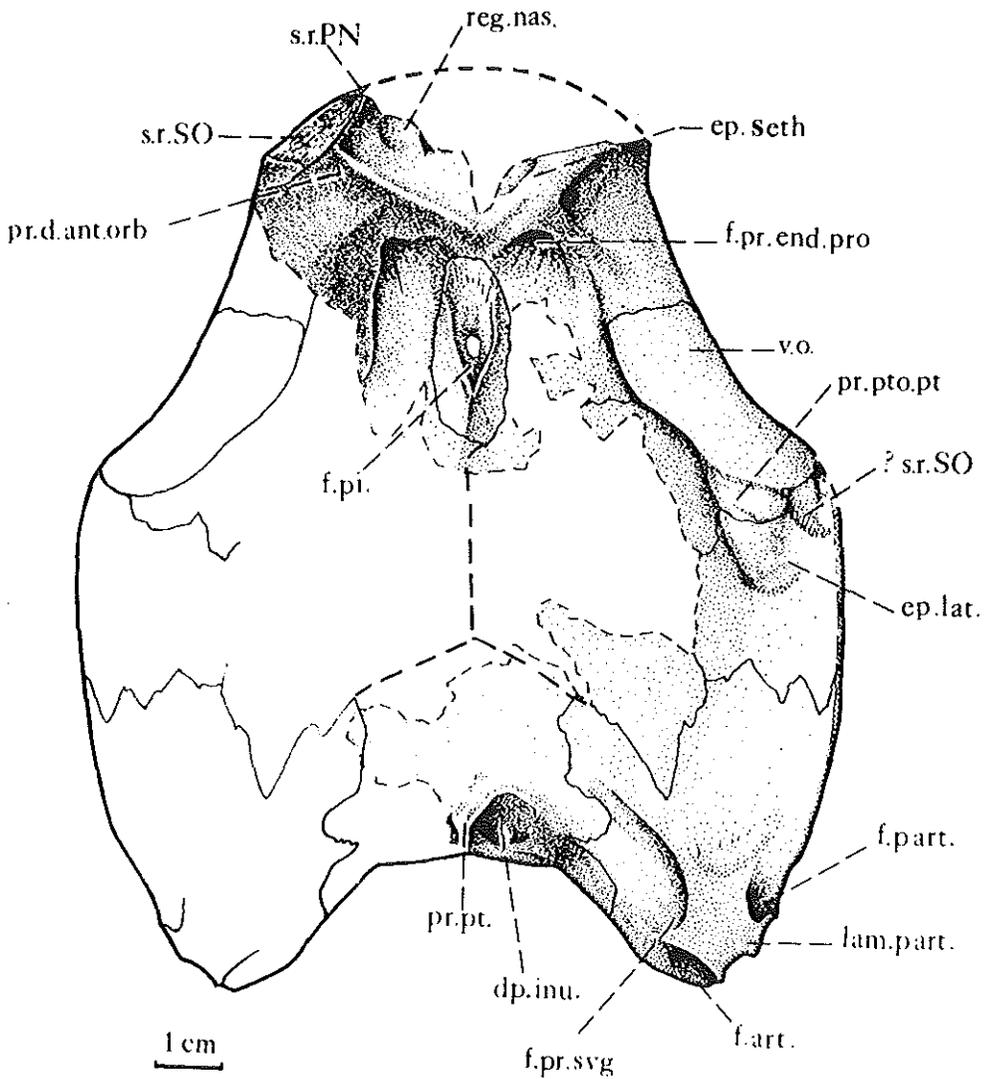


Fig. 3. - Interprétation de la face ventrale du toit crânien de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov.

Dans la région antérieure de la plaque droite, deux surfaces de recouvrement sont identifiables : la plus médiale pour la plaque rostrale (sr. R), la plus latérale pour la plaque postnasale (sr. PN) ; cette dernière occupe une position pratiquement perpendiculaire à la surface de contact pour la plaque sousorbitaire que l'on peut observer en vue ventrale (sr.so, Fig. 3). Selon cette vue, deux fosses situées dans un plan légèrement plus médial contiendraient le processus endocrânien préorbitaire (f.pr.end.pro.). Latéralement à ce processus, la face interne est épaissie en un processus dermique antéorbitaire (pr.d.ant.orb.) duquel s'isole une crête massive de

direction médiale qui rejoint sa symétrique en avant de la fosse pour le processus antérieur de l'endocrâne. Ces crêtes correspondent pour Stensiö (1963, fig. 113a-b) à l'épaississement transverse supra-ethmoïdal (ep.seth.) en avant duquel une dépression représente la région nasale proprement dite (reg.nas.).

- La **plaque pinéale** (Pi) est allongée. En vue dorsale, un foramen ouvre la fossette pinéale, mais on ne peut affirmer s'il s'agit d'une disposition naturelle ou du résultat d'une érosion superficielle de l'os. En vue ventrale, la fossette pinéale (f.pi.) est allongée et profonde, et ses bords sont marqués par des crêtes fines qui se rejoignent dans la région postérieure de la plaque.

- La **plaque sous-orbitaire** (SO, Fig. 4-5 et Pl. 2, fig. A-B) gauche est relativement bien conservée, à l'exception de la région postérieure de la lame sousorbitaire (lam.so.), ce qui pose d'ailleurs un problème pour la reconstitution de sa position par rapport au toit crânien. En effet, comme nous l'avons rappelé, Gross (1932, fig. 5 a-c) et Stensiö (1963, fig. 101b) considèrent que la plaque sous-orbitaire a un contact dorsoventral avec la plaque marginale qui amène cette dernière à fermer la région postérieure de l'encoche orbitaire. Leur reconstitution n'est cependant pas évidente pour *Rhinosteus tuberculatus* (Stensiö, 1963, Pl. 18, fig. 1), alors qu'elle semble incontestable pour les autres espèces de *Rhinosteus* et pour *Pachyosteus* (Stensiö, 1969b, Pl. 16, fig. 4).

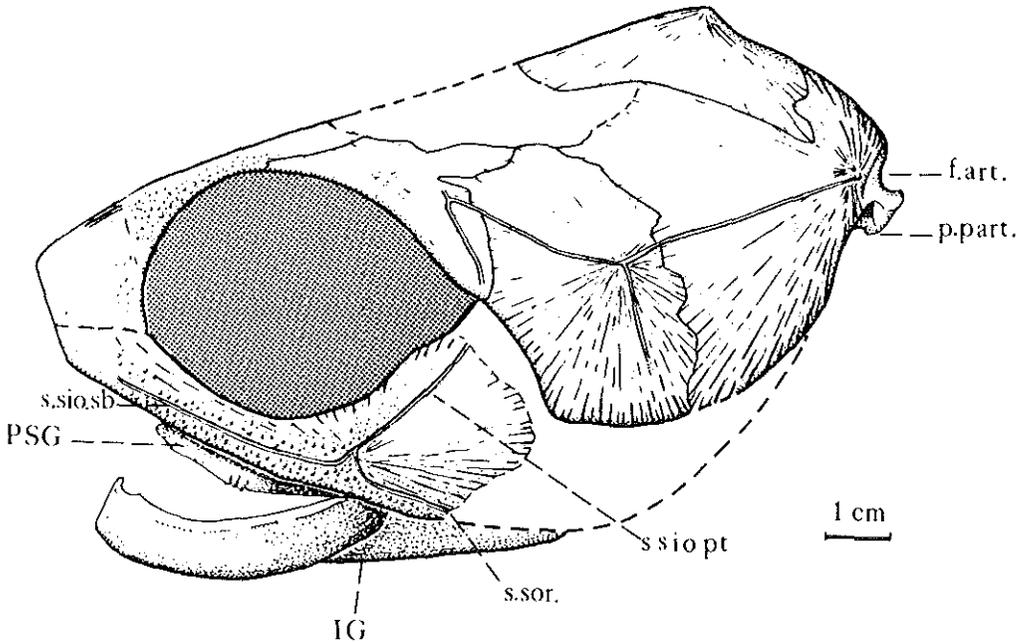


Fig. 4. - Reconstitution du toit crânien de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov., en vue latérale gauche.

Pour justifier notre reconstitution de la position de la plaque sous-orbitaire par rapport au toit crânien, nous avons tenu compte :

- du léger décrochement du bord latéral du toit crânien, au niveau de la plaque marginale, pour supposer qu'il correspondait au contact entre la lame postorbitaire (lam.pto.) de la plaque sous-orbitaire et le toit crânien. Cette reconstitution s'accorde avec la direction du trajet de la branche otique du sillon sensoriel infraorbitaire ;
- de la longueur de la lame sous-orbitaire (lam.so.) et de son contact avec la plaque préorbitaire au niveau de l'aire de recouvrement du toit crânien avec la plaque sous-orbitaire (sr.SO.).

Néanmoins, nous ne pouvons affirmer que notre reconstitution est rigoureusement exacte. En effet, le matériel ne nous permet pas d'éliminer la possibilité d'un contact dorsoventral entre les plaques marginale et sousorbitaire, qui incorporerait alors la plaque marginale au bord de l'orbite.

En vue externe, la plaque sous-orbitaire présente une ornementation tuberculée, localisée sur la lame sous-orbitaire (lam.so., Pl. 2, fig. A). Cette dernière est assez massive et traversée par la branche sous-orbitaire du sillon sensoriel infraorbitaire (s.sio.sb.) qui conflue, à proximité du centre de radiation de la plaque, avec la partie postorbitaire de ce même sillon (s.sio.pt.) et avec le sillon sensoriel supraoral (s.s.sor.). L'angle entre ces deux sillons est plus ouvert que chez *Rhinosteus parvulus* (Stensiö, 1963, fig. 101b).

En vue interne, la crête sous-orbitaire (cr.so., Pl. 2, fig. B) de la lame sous-orbitaire est bien marquée. Il n'y a pas de processus linguiforme à l'inverse de ce que l'on connaît chez d'autres Brachythoraci (*Dunkleosteus*, Heintz, 1932, fig. 21-22, ou *Pachyosteus bulla*, Stensiö, 1963, fig. 99D). L'absence de processus linguiforme se retrouve chez *Rhinosteus* et *Microsteus augusticeps* (Stensiö, 1963, fig. 100e, 101b). La surface de contact entre la plaque sous-orbitaire (sc.SO) et la plaque préorbitaire est subhorizontale.

Si l'allure générale de la plaque sous-orbitaire évoque celle de *Rhinosteus*, le problème principal qui demeure reste celui de sa position précise par rapport au toit crânien.

#### *b/ Les éléments gnathaux*

Ils évoquent, eux aussi, ceux qui ont été décrits chez *Rhinosteus tuberculatus* (Stensiö, 1963, fig. 119a, b ; pl. 20, fig. 1-3).

Le **supérogathal postérieur** (Pl. 3, fig. D-E) est un petit élément allongé, légèrement courbe et convexe vers l'extérieur. En vue labiale (Pl. 3, fig. E) sa hauteur diminue de l'avant vers l'arrière. Il n'existe pas de processus dorsal individualisé à l'opposé de celui développé sur le supérogathal postérieur d'*Ottonosteus jaekeli* (Stensiö, 1963, fig. 119 I). Le bord lingual est occupé par une lame tranchante (lam. tr.) prolongée à l'avant et à l'arrière par une arête qui porte une série de dents.

En vue linguale (Pl. 3, fig. D), une crête linguale (cr. ling.) orientée obliquement, mais qui n'atteint pas le bord tranchant, sépare la face linguale en deux fossettes dont la postérieure (f. pt.) est plus étendue que l'antérieure (f. ant.).

L'**inférogathal gauche** est subcomplet et sa morphologie est proche de celle de *Rhinosteus tuberculatus* (Ig, Pl. 3, fig. A-C ; Stensiö, 1963, fig. 119b ; Gross, 1932, fig. 7c).

En vue labiale (Pl. 3, fig. C) l'inférogathal présente deux régions : une antérieure masticatrice (lam.ant.m.) et une postérieure non masticatrice (lam.pt.nm.). La première se caractérise par sa lame tranchante (lam.tr.) qui est légèrement émoussée,

si bien que l'on ne peut pas repérer correctement de denticules nettement individualisés comme sur l'inférogathal de *Rhinosteus tuberculatus*. Par contre, la région antérieure de cette lame est plus haute que celle de l'inférogathal de cette dernière forme. Sa région médiale porte une rangée verticale de denticules, dont le plus dorsal est mieux marqué et de dimensions plus importantes.

En vue linguale (Pl. 3, fig. A) les deux régions visibles en vue labiale ne peuvent être distinguées. La face linguale de la région antérieure masticatrice est occupée par une fosse peu marquée. La face ventrale est occupée par un sillon ventral limité par deux crêtes dont la plus latérale est la plus haute. Une telle disposition semble primitive (Denison, 1958, fig. 101) et rappelle celle de *Stenosteus* cf. *glaber* du Dévonien supérieur de l'Ohio (Orvig, 1980, fig. 52, 54), et celle, dans une moindre mesure, d'*Antineosteus lehmani* LELIEVRE (1984, fig. 14b).

#### c/ *Le parasphénoïde.*

Le parasphénoïde de *Melanosteus* (Psph., Pl. 2, fig. C-E) est caractérisé principalement par l'allongement de son processus préhypophysaire (pr.p.hyp.) qui représente environ 50 % de sa longueur totale. Parmi les formes les plus proches, c'est avec le parasphénoïde de *Pachyosteus bulla* et *Trematosteus* (Stensiö, 1963, fig. 92 A ; Kulczycki, 1957, fig. 13) que des comparaisons peuvent être proposées. La différence principale, chez *Melanosteus*, réside dans l'allongement et la finesse du processus préhypophysaire du parasphénoïde dont la région antérieure de la face dorsale est parcourue par un sillon préhypophysaire (s. phyp.) de fonction inconnue. Si, dans l'ensemble, cette région du parasphénoïde évoque par son élancement celle de l'os homologue des Actinoptérygiens, le sillon préhypophysaire occupe, lui, une position ventrale et supporte le vomer (Patterson, 1970, fig. 17b ; 1965, fig. 142). Le corps du parasphénoïde est épaissi. Sur sa face dorsale, la dépression hypophysaire (dp.hyp.) comprend deux fossettes séparées antérieurement par une crête médiane hypophysaire (cr.m.hyp.).

Dans le fond de la dépression hypophysaire, ces fossettes aboutissent à deux forams hypophysaires indépendants (f.hyp.), mais qui doivent se réunir dans l'épaisseur de l'os puisqu'on observe un foramen hypophysaire unique sur la face ventrale (f.b.hyp.).

La face ventrale est en forme de cuvette peu profonde dont les bords se relèvent vers la périphérie. A l'inverse de la face dorsale, dont l'os est composé d'une spongiosa épaisse, la face ventrale présente une structure osseuse dense. Chaque bord latéral du parasphénoïde porte un court sillon vertical (s.l) que devait emprunter la carotide interne (Stensiö, 1969a, fig. 142).

#### d/ *La cuirasse du tronc.*

Cinq plaques de la cuirasse ont été dégagées, mais leur état de conservation est médiocre. Il s'agit des plaques médiane dorsale (Pl. 4, fig. A), dorsolatérale antérieure gauche (Pl. 4, fig. C-D) et antérolatérale droite (Pl. 4, fig. E-H) pour les plaques du dos, auxquelles s'ajoutent un fragment de plaque médiane ventrale postérieure (Pl. 4, fig. B) et une plaque ventrolatérale antérieure pour le plastron (Pl. 2, fig. F-G).

La plaque médiane dorsale (MD, Pl. 4, fig. A), était probablement plus longue que large. Le fragment de quille ventrale (q.v.) conservé est assez bas.

La plaque dorsolatérale antérieure (ADL, Pl. 4, fig. C-D) présente une région condylienne assez bien préservée. Le condyle articulaire (c. art.) allongé et légèrement pincé dans son milieu, est relié au corps de la plaque par une lamelle

osseuse bien développée.

**La plaque latérale antérieure (AL, Pl. 4, fig. E-H ; Cld, Stensiö, 1959, pl. 10)** est une plaque à lame dorsale (lam. d.) étroite et assez haute. La face externe n'est pas tuberculée ; son bord antérieur est marqué dans sa moitié inférieure par un processus obstantique (pr. ob.) sous lequel la lame dorsale s'amincit et se courbe légèrement vers l'avant. Du processus obstantique se détache une crête qui marque le bord dorsal de la lame postbranchiale (lam. ptbr.) dont le plan général est perpendiculaire à la lame dorsale de la plaque. La lame postbranchiale est déprimée, et à ce niveau se constitue probablement une surface de recouvrement avec la plaque intérolatérale (sc. IL).

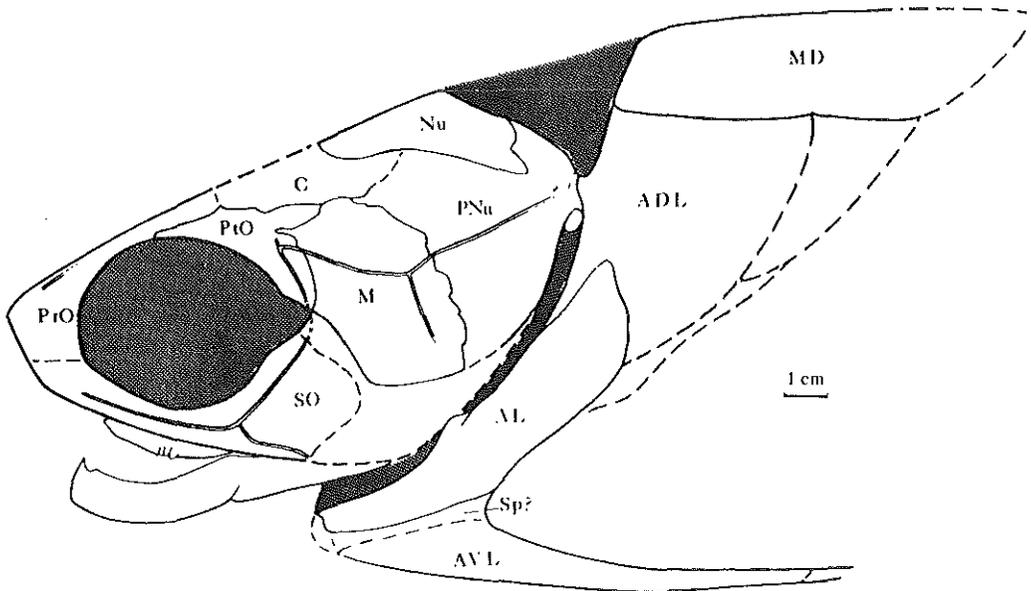


Fig. 5. - Reconstitution de l'ensemble des cuirasses dermiques de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov., en vue latérale gauche.

En vue viscérale, la lame dorsale est marquée par une crête qui s'élargit dans sa partie inférieure. Cette région représente la zone de recouvrement avec la plaque dorsolatérale antérieure (sr. ADL). Située plus ventralement, une gorge, dont les bords apparaissent bien marqués en vue postérieure (Pl. 4, fig. G) situe l'emplacement de la région antérieure du scapulocoracoïde.

Le fort développement de la lame infraobstantique (lam. iob.), ainsi que celui de la lame postbranchiale, semblent caractéristiques de *Melanosteus* et de *Rhinosteus*. Par contre, la faible largeur de la lame dorsale est un trait remarquable des Selenosteidae (*sensu* Denison, 1978).

**La plaque médiane ventrale postérieure (PMV, Pl. 4, fig. B)** n'est connue que par un fragment de sa région antérieure, où la surface de recouvrement pour la plaque médiane ventrale antérieure est visible (sr. AMV).

**La plaque ventrolatérale antérieure droite** (Pl. 2, fig. F-G) est longue, mais sa région antérieure n'est pas conservée. Le bord latéral est fortement échancré au niveau de l'ouverture pectorale qui devait être fermée ventralement par une lame infrapectorale nettement développée (lam. ipect.). Le contact avec la plaque latérale antérieure ne peut être observé : on peut néanmoins supposer qu'il était très court.

En vue viscérale, on peut repérer sur le bord médial de la plaque la surface de contact pour la plaque médiane ventrale postérieure (sr. PMV) et plus antérieurement celle pour la plaque médiane ventrale antérieure (sr. AMV).

#### ANALYSE DES CARACTERES ET ESSAI DE PHYLOGENIE DES SELENOSTEIDAE

Depuis les travaux de Gross (1932) et surtout ceux de Stensiö (1959, 1963, 1969a, b), peu d'auteurs se sont intéressés aux Arthrodires du Dévonien supérieur d'Europe. Dans ces publications, essentiellement descriptives, Stensiö a concentré son attention sur quelques formes, plus spécialement celles du Frasnien de Wildungen, à partir desquelles il a surtout cherché à reconstituer les structures primitives existant ou ayant existé chez les Arthrodires afin de reconstituer un modèle ancestral. Il n'a pas proposé de phylogénie au sens actuel du terme, c'est-à-dire construite à partir d'une analyse précise des caractères anatomiques.

Plus récemment, Denison (1975, 1978), Miles & Dennis (1979) et Dennis & Miles (1979a, b, 1981, 1982, 1983) ont abordé le problème des relations phylétiques des Pachyostéomorphes (*sensu* Stensiö, 1959, 1963) et ont, dans une certaine mesure, clarifié ce problème en réévaluant et en testant les descriptions de Stensiö.

Denison (1978 : 84-85) a retenu toute une liste de caractères qui lui permettait de considérer le sous-ordre des Pachyosteina comme monophylétique. Un examen approfondi de sa proposition montre qu'aucun des caractères n'apparaît comme véritablement exclusif du groupe. Ils sont partagés: 1/ soit par les Brachythoraci dans leur ensemble, par exemple, l'existence d'un processus postnuchal de la plaque paranuchale, la réduction postérieure de la longueur des plaques du tronc ; 2/ soit plus généralement par les Arthrodires, notamment : la position de la ligne latérale réduite à un seul sillon sur la plaque dorsolatérale antérieure, disposition présente dans l'ensemble de l'ordre à l'exception des seuls Coccosteidae que nous considérons comme monophylétiques (Lelièvre, 1982) ; 3/ enfin certains Pachyosteina ne présentent pas tous les caractères retenus dans la définition du sous-ordre par Denison, ce qui implique un certain nombre de réversions. On notera, parmi ceux-ci, le système de recouvrement des plaques de la joue contre le toit crânien ou encore la tendance à la perte de l'ornementation tuberculée des plaques dermiques.

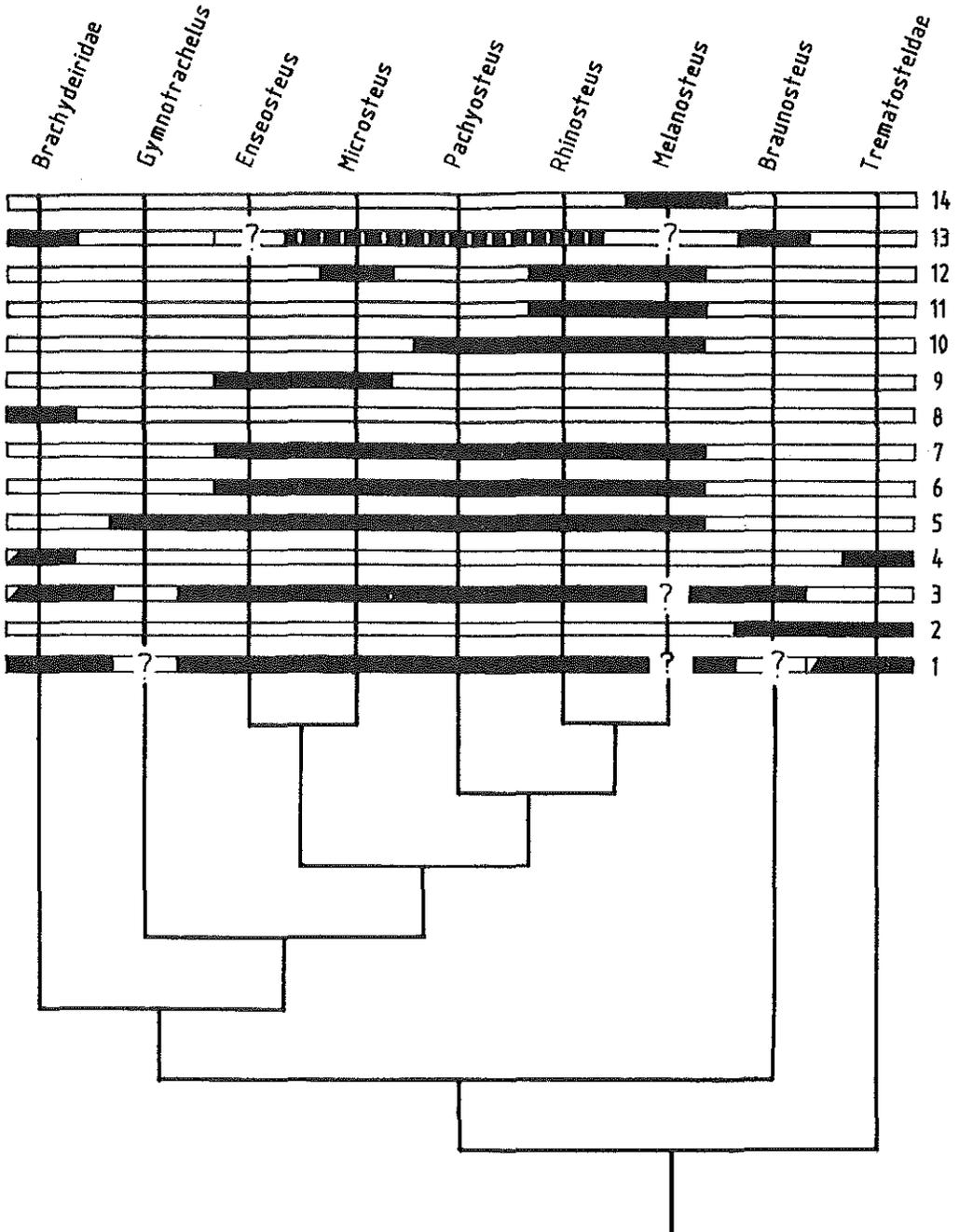
Compte-tenu du matériel décrit ici, nous limiterons la discussion au problème de la monophylie des Selenosteidae (*sensu* Denison, 1978) et aux relations phylétiques des Pachyosteidae et des Rhinosteidae (Miles & Dennis, 1979), ce deuxième aspect étant en partie un corollaire du premier.

Pour Denison, les Selenosteidae regroupent les "Pachyosteidae" et les Rhinosteidae *sensu* Miles & Dennis (1979) ; il y adjoint, avec réserves, les formes nord-américaines *Gymnotrachelus*, *Paramylostoma*, *Selenosteus*, *Stenosteus*. La définition proposée par Denison (1978 : 94) se fonde sur quatorze caractères d'inégale valeur phylogénétique qui, dans l'ensemble, ne permettent pas d'établir formellement la monophylie du groupe. Cependant, trois d'entre eux sont potentiellement importants et méritent d'être discutés. Chez les formes groupées dans l'ensemble des Selenosteidae,

on constate en effet que :

1) les plaques qui forment l'ensemble de la joue ont un contact court avec le toit crânien (caractère 6, Fig. 6) ;

2) les orbites sont longues et généralement bordées postérieurement par la plaque marginale mais parfois par les plaques post-orbitaire et sous-orbitaire (seule la première disposition est intéressante, la deuxième étant la disposition la plus fréquente chez les Brachythoraci) (caractère 3, fig. 6) ;



3) les plaques gnathales portent habituellement de petites dents (caractère 7, Fig. 6).

Bien que le premier caractère puisse être lié à l'agrandissement de l'orbite, nous le retiendrons (caractère 6, Fig. 6). Quant à la disposition des plaques autour du bord dorsal de l'orbite, c'est-à-dire la participation ou non de la plaque marginale à la formation de son bord postérieur, si elle existe chez *Rhinosteus* et les Pachyosteidae elle est également présente chez les Brachydeiridae. Il est alors plus probable, comme l'ont proposé Miles & Dennis (1979), que ce caractère définit un ensemble monophylétique regroupant Pachyosteidae, Rhinosteidae et Brachydeiridae (caractère 3, Fig. 6) à l'exception, dans ce dernier groupe, de *Leptosteus* qui ne possède pas la disposition en question.

Pachyosteidae et Rhinosteidae possèdent, à l'inverse des Brachydeiridae, un contact très court entre les os de la joue et le toit crânien, même si, parallèlement, les os de la joue semblent soudés au toit crânien (caractère 6, Fig. 6).

Fig. 6. - Hypothèse des relations phylétiques des Selenosteidae et des formes proches. La barre pleine indique l'état dérivé des caractères ; le ? indique que le caractère n'a pas pu être observé. Seul *Gymnotrachelus* représente les formes de Selenosteidae nord-américains.

**Etat dérivé des caractères :** 1. Plaque submarginale relevée et réduite. 2. Plaques postnasale et préorbitaire fusionnées. 3. Plaque marginale incluse dans l'orbite. 4. Triple point défini par le concours des sutures des plaques préorbitaire-postorbitaire-centrale, situé au niveau postérieur de l'orbite. 5. Angle formé par les branches postorbitaire et otique du sillon sensoriel infraorbitaire très fermé. 6. Plaques de la joue à contact court avec le bord latéral du toit crânien (indépendamment de l'existence d'un recouvrement entre les plaques de la joue et celles du toit crânien). 7. Inférogathal et postérogathal supérieur portant des denticules (avec la réserve que nous posons et qui concerne la croissance des plaques gnathales). 8. Perte, probable, des plaques ventrolatérale postérieure et médiane ventrale (Stensiö, 1969b ; Miles et Dennis, 1979 : 54). 9. Position plus ventrale de l'articulation dermique (Miles, 1969). 10. Pas de processus dorsal sur la plaque postérogathale supérieure. 11. Plaque latérale antérieure à lames infraobstantique et postbranchiale longues, et à lame dorsale étroite. 12. Disparition du processus linguiforme de la plaque sousorbitaire. 13. Existence d'un recouvrement entre les plaques de la joue et celles du toit crânien. 14. Parasphénoïde à processus préhypophysaire long.

**Etat plésiomorphe des caractères :** 1. Plaque submarginale allongée et en position subhorizontale. 2. Plaques postnasale et préorbitaire séparées. 3. Plaque marginale non incluse dans l'orbite. 4. Triple point situé au niveau de la moitié antérieure de l'orbite. 5. Angle formé par les branches postorbitaire et otique du sillon sensoriel infraorbitaire ouvert. 6. Plaques de la joue à contact long avec le bord latéral du toit crânien. Ce caractère est associé à l'état plésiomorphe du caractère 1. 7. Inférogathal et supérogathal postérieur pouvant être tranchant ou à bord arrondi, ce dernier étant celui de *Paramylostoma*. 8. Plastron ventral de la cuirasse thoracique formé par les plaques ventrolatérales antérieure et postérieure et médianes ventrales antérieure et postérieure. 9. Etat plésiomorphe non défini. 10. Existence d'un processus dorsal sur le supérogathal postérieur. 11. Lame infraobstantique de la plaque latérale antérieure courte. 12. Existence d'un processus linguiforme sur la plaque sousorbitaire. 13. Absence de recouvrement entre les plaques de la joue et celles du toit crânien. 14. Processus préhypophysaire du parasphénoïde réduit à une courte pointe.

Dans tous les cas, ces dispositions excluraient les formes nord-américaines, placées par Denison au sein des Selenosteidae (voir aussi Dunkle & Bungart, 1945), dont la monophylie serait alors problématique. De plus, aucune des formes nord-américaines (à l'instar de *Braunosteus*, pourtant considéré comme un Selenosteidae) ne possède de plaques gnathales à bords tranchants garnis de denticules. Il faudrait alors considérer une réversion pour ces deux caractères, étant donné que le tracé du confluent des sillons sensoriels sur la plaque marginale forme un angle fermé, caractère qui rétablit la monophylie des Selenosteidae (caractère 5, Fig. 6).

La présence de denticules et d'une lame tranchante sur l'inférogathal (caractère 7, Fig. 6) pourrait indiquer que cet os a une croissance continue, de même type que celle dont Ørvig (1980) a fait l'analyse chez *Plourdosteus canadensis*. La présence de denticules sur les plaques gnathales de *Rhinosteus* et de *Melanosteus* serait, peut-être, un caractère primitif d'Arthrodire.

La distinction entre Pachyosteidae et Rhinosteidae reste difficile à établir et les caractères retenus par Stensiö (1969b : 11) ne sont guère convaincants. Miles & Dennis (1979), Dennis & Miles (1979a, b, 1982), Dennis-Bryan & Miles (1983) réunissent les deux familles en un seul ensemble faute, semble-t-il, d'arguments pour les distinguer. Notre attitude, pour résoudre ce problème, a été de ne pas le traiter à partir des taxons de rang supérieur qui introduisent la confusion, mais d'analyser les relations phylétiques entre les espèces qui les composent (Fig. 6).

Un ensemble monophylétique regroupe *Pachyosteus*, *Rhinosteus* et *Melanosteus*. La synapomorphie retenue est la disparition du processus dorsal de la plaque gnathale postérosupérieure (caractère 10, Fig. 6). A l'intérieur de ce groupe monophylétique *Melanosteus* et *Rhinosteus* sont considérés comme des groupes-frères car ils partagent les apomorphies suivantes :

- la plaque latérale antérieure est développée en une longue lame infraorbitaire (caractère 11),

- le processus linguiforme de la plaque sous-orbitaire a disparu (caractère 12).

Notons que ce dernier caractère est également partagé par *Microsteus*.

Toutefois, la monophylie de ce groupe pourrait être remise en question, si la disposition de la plaque sous-orbitaire de *Melanosteus* par rapport au toit crânien excluait la plaque marginale du pourtour de l'orbite. Il faudrait alors admettre que *Melanosteus*, pour ce caractère, ait retrouvé l'état ancestral (ou ait acquis une nouvelle apomorphie par réversion) ; c'est aussi la disposition rencontrée chez les Selenosteidae américains (voir supra).

La position phylétique de *Braunosteus* est elle aussi délicate à préciser. En effet, comme les Trematosteidae, les Leioosteidae et les Hadrosteidae, *Braunosteus* présente une fusion entre les plaques postnasales et préorbitaires (caractère 2, Fig. 6), mais également une fenêtre postpinéale qui sépare les plaques centrales. *Braunosteus* diffère des groupes cités par une fusion des plaques de la joue au toit crânien (Stensiö, 1969b : 12). Il partage avec les Brachydeiridae et les autres formes considérées ici les caractères dérivés 13 et 3. Les relations phylétiques établies à partir de ces synapomorphies font supposer qu'il serait plus proche des Selenosteidae et des Brachydeiridae que des Trematosteidae. Mais ceci nous oblige à envisager l'existence d'un parallélisme dans l'acquisition du caractère 2, c'est-à-dire la fusion des plaques postnasales et préorbitaires chez *Braunosteus* et les Trematosteidae.

## 2/ Brachythoraci indet.

Ces pièces ont été préparées lors du dégagement de *Melanosteus* auquel elles étaient associées.

Le matériel comprend trois plaques : une paranuchale droite non tuberculée et deux plaques du thorax, une dorsolatérale postérieure droite et une autre plaque non identifiée (Pl. 4, fig. I-K).

La **plaque paranuchale** (Pl. 4, fig. I, fig. 7 A-C) est de très faibles dimensions (3 mm de longueur et 12 mm dans sa plus grande largeur). Sa face externe n'est pas ornementée, et la surface de l'os évoque celle de *Ctenurella gardineri* (Miles & Young, 1977, pl. 2, fig. C ; pl. 3, fig. b). Cette face de la plaque paranuchale porte l'ouverture du canal pour le ductus endolymphatique (o.d.end.), le sillon sensoriel principal (l.s.p.) et la pit-line postérieure (p.p.).

En vue viscérale, la surface de recouvrement pour la plaque marginale (sr. M) est disposée sur le bord médio-antérieur. En regard de cette surface deux petites dépressions, situées l'une derrière l'autre, sont interprétées respectivement comme l'ouverture viscérale du ductus endolymphatique interne (o.d. endi) à l'avant et comme la fossette pour le processus supravagal (f.pr.svg.) en arrière.

Nous ne proposons aucune détermination pour cette petite plaque paranuchale. L'absence d'ornementation n'est peut-être pas significative car il pourrait s'agir d'un individu juvénile, ce qui serait suggéré par la taille très petite et par l'absence de ligne de croissance. Comme l'indiquent Miles & Westoll (1968 : 457), chez *Coccosteus cuspidatus*, la position plus centrale du centre de radiation de la plaque et du point de convergence des sillons sensoriels sont des caractéristiques d'un état juvénile que l'on retrouve également sur notre spécimen.

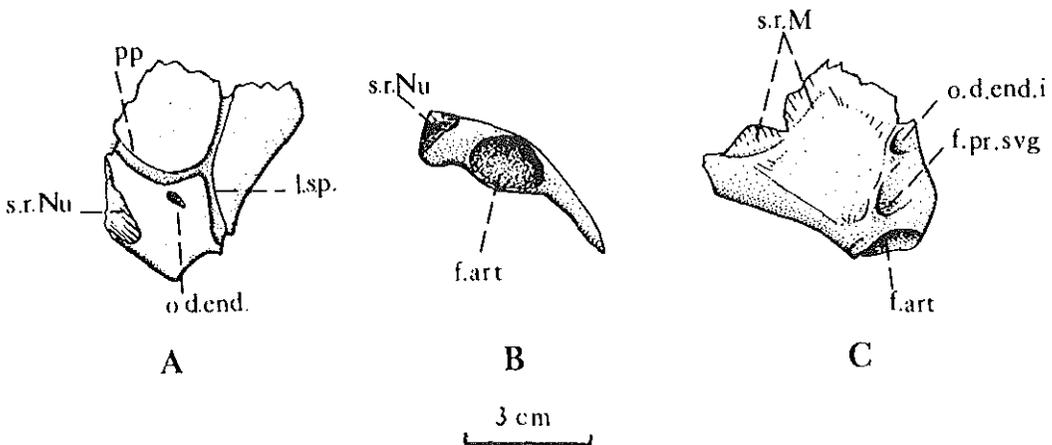


Fig. 7. - Brachythoraci indet. Plaque paranuchale ; A/ vue externe, B/ vue postérieure ; C/ vue interne (même origine que *Melanosteus*).

La plaque dorsolatérale postérieure (Pl. 4, fig. J) appartenait à un individu de taille plus importante. La surface tuberculée ne porte aucun sillon sensoriel. Trois surfaces de recouvrement sont identifiables : la plus dorsale pour la plaque médiane dorsale (s.r. MD), et, plus ventralement et orientée verticalement à la précédente, la surface de recouvrement pour la plaque dorsolatérale antérieure (sr. ADL) ; enfin, la surface de recouvrement pour la plaque latérale postérieure (s.r. PL).

3/ Dolichothoraci indet.

Une petite plaque latérale antérieure fragmentaire avait été trouvée par l'un de nous (R.F.) dans l'Emsien inférieur du pic de Bissounel. Elle est mal conservée et ne peut donc être rapportée à aucun taxon connu.

- 4/ Classe ACANTHODII OWEN, 1846  
 Ordre ISCHNACANTHIDA BERG, 1940  
 Famille ISCHNACANTHIDAE WOODWARD, 1891

Genre et espèce indéterminés

Une mandibule droite d'Acanthodien a été récoltée dans le membre moyen de la carrière des Rocs Nègres, daté du Praguien. Elle est très usée ; son allure générale et le mode de distribution des cuspides évoquent plus particulièrement les Ischnacanthidae (Pl. 5, fig. D).

- 5/ Classe HOLOCEPHALI BONAPARTE, 1832  
 Ordre CHIMAERIFORMES *incertae sedis*  
 Famille COCHLIODONTIDAE OWEN, 1867

*Thoralodus cabrieri* LEHMAN, 1952

Lehman (1952, fig. 1 ; pl. 1, fig. 3), avait créé pour une dent du "Famennien de la région de Cabrières" le genre *Thoralodus* qu'il rapportait à un Cochliodonte. Cette découverte faisait remonter la présence des Bradyodontes au Dévonien, alors qu'à l'époque de cette publication ils n'étaient reconnus en Europe que dans le Carbonifère.

En section, la structure histologique (Pl. 5, fig. B) est typiquement celle d'un Bradyodonte : la dentine est distribuée en une série de tubules verticaux, la dentine tubulaire, qui ponctuent la surface occlusale de la plaque (Pl. 5, fig. A). Ces tubules sont séparés par un tissu minéralisé. La base de la plaque présente une texture très lâche (Pl. 5, fig. C) probablement composée de dentine trabéculaire. Aucun autre tissu, notamment d'origine énaméloïde, n'est identifiable à la périphérie des tubules de dentine (voir Patterson, 1965).

6/ Vertebrata indet.

Dans la carrière de Rocs Nègres un second spécimen a été récolté : il s'agit d'un fragment d'environ 1cm<sup>2</sup> dont l'état de conservation, très altéré, ne permet aucune attribution taxonomique. Cette pièce évoque cependant un fragment de squamation (Pl. 5, fig. E-F).

## IV. CONCLUSIONS (A.B)

La faune de Poissons du Dévonien de la Montagne Noire et, plus particulièrement celle du site frasnien de la colline de la Serre, apporte des éléments nouveaux et originaux dans l'inventaire des ichthyofaunes de France mais n'augure cependant pas d'une richesse comparable à celle que l'on connaît par exemple pour le gisement contemporain de Wildungen, en Allemagne.

D'autres gisements d'âge frasnien ou famennien de France ont été signalés en Bretagne occidentale, où le gisement famennien de Porsguen (Goujet *in* Babin *et al.*, 1976) a livré un fragment de Placoderme et un squelette de nageoire caudale de Paléoniscide indéterminé.

Dans le Boulonnais, alors que l'ichthyofaune est abondante et relativement diversifiée pendant le Givétien, le Frasnien de la carrière La Parisienne dans les environs de Ferques (Lelièvre *et al.*, à paraître) est assez pauvre puisque l'on n'y connaît qu'une plaque d'un nouvel Holonématidé. On remarquera toutefois que dans cette région le matériel ne comprend pour l'instant que des plaques ou éléments isolés.

Dans ce cadre, les gisements frasnien et famennien de la Montagne Noire semblent plus prometteurs que leurs contemporains de Bretagne et du Boulonnais. Le matériel est plus complet et a permis, tout au moins pour les Arthrodires, d'aborder des problèmes de fond comme la phylogénie des Brachythoraci "avancés". Cette hypothèse de phylogénie constitue une première approche du problème et sera complétée et testée par l'étude du nouveau matériel du Famennien du Maroc (Lelièvre, en cours).

## BIBLIOGRAPHIE

- BABIN, C., GOUJET, D., LARDEUX, H., LEJAL-NICOL, A., LETHIERS, F., MORZADEC, P., PLUSQUELLEC, Y., WEYANT, M., 1976. - La Formation des Schistes de Porsguen (Dévonien supérieur de la Rade de Brest, Massif Armoricain). Lithologie, flore, faune. *Ann. Soc. géol. Nord*, 96 (4) : 333-346.
- CHLUPAC, I., LUKES, P., PARIS, F., SCHÖNLAUB, H.P., 1985. - The Lochkovian-Pragian Boundary in the Lower Devonian of the Barrandian Area (Czechoslovakia). *Jb. Geol. Bund. Anst.*, Wien, 128 (1) : 9-41.
- DENISON, R.H., 1958. - Early Devonian fishes from Utah., part 3 : Arthrodira. *Fieldiana : Geol.*, 11 (9) : 553-615.
- DENISON, R.H., 1975. - Evolution and Classification of Placoderm fishes. *Breviora*, 432 : 1-23.
- DENISON, R.H., 1978. - Placodermi. *In* SCHULTZE, H.P. ed. Handbook of Paleoichthyology, 2, G. Fischer publ., Stuttgart, 128 pp., 94 figs.
- DENNIS, K., & MILES, R.S., 1979a - A second eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *Jl. Linn. Soc. (Zool)*. London, 67 : 1-29.
- DENNIS, K., & MILES, R.S., 1979b - Eubrachythoracid arthrodires with tubular rostral plates from Gogo, Western Australia. *Jl. Linn. Soc. (Zool)*. London, 67 : 297-328.
- DENNIS, K., & MILES, R.S., 1981. - A pachyosteoromorph arthrodire from Gogo, Western Australia. *Jl. Linn. Soc. (Zool)*. London, 73 : 213-258.
- DENNIS, K., & MILES, R.S., 1982. - An eubrachythoracid arthrodire with a snubnose from Gogo, Western Australia. *Jl. Linn. Soc. (Zool)*. London, 75 : 153-166.
- DENNIS-BRYAN, K. & MILES, R.S., 1983. - Further eubrachythoracid arthrodires from Gogo, Western Australia. *Jl. Linn. Soc. (Zool)*. London, 77 : 145-173.

- DUNKLE, D.H. & BUNGART, P.A., 1945. - A new arthrodiran fish from the Upper Devonian of Ohio Shales. *Scientif. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist.*, 8 (8) : 85-95.
- FEIST, R., 1970. - Mise en évidence de l'Emsien inférieur dans la Montagne Noire. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, 6 : 199.
- FEIST, R., 1983. - The Devonian of the eastern Montagne Noire (France). I.U.G.S. Subc. Devon. Stratigr. Guidebook Fieldmeet. (Sept. 1983), U.S.T.L. publ., Montpellier, 62 pp.
- FEIST, R., 1985. - Devonian stratigraphy of the southeastern Montagne Noire (France). In W. Ziegler & R. Werner, Eds. Devonian Series Boundaries. Results of worldwide studies. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 75, 30 pp.
- FEIST, R., SCHÖNLAUB, H.P., 1974. - Zur Silur-Devon Grenze in der östlichen Montagne Noire Südfrankreichs. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 4 : 200-219.
- GOSSELET, J., 1888. - Sur une plaque osseuse rapportée à un bouclier céphalique de *Pterichthys* dans le poudingue givétien de Caffiers. *Ann. Soc. géol. Nord.*, 15 : 162.
- GOUJET, D., 1976. - Les Poissons. In LARDEUX, H. coord.. Les schistes et calcaires éodévonien de Saint Cénére (Massif Armoricaïn, France) : sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. *Mém. Soc. géol. minéral. Bret.*, 19 : 313-323.
- GOUJET, D., 1980. - Les Poissons. In PLUSQUELLEC, Y., coord., les Schistes et calcaires de l'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricaïn). Sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. *Mém. Soc. géol. minéral. Bret.*, 23 : 309-315.
- GOUJET, D., 1981. - Les Poissons. In MORZADEC, P., PARIS, F., & RACHEBOEUF, P. Coord. La Tranchée de la Lézaïs, Emsien supérieur du Massif Armoricaïn. Sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. *Mém. Soc. géol. minéral. Bret.*, 24 : 305-308.
- GROSS, W., 1932. - Die Arthrodira Wildungens. *Geol. Paläont. Abhandl.*, 19 : 5-61.
- GROSS, W., 1933. - Die Wirbeltiere des Rheinischen Devons. *Abh. Preuss. Geol. Landesanst. N.F.*, 154, 83 pp.
- HEINTZ, A., 1932. - The structure of *Dinichthys*. A contribution to our knowledge of the Arthrodira. In GUDGER, E.W., ed. Bashford Dean Mem. Vol. Archaic Fishes, *Tr. Amer. Mus. nat. hist.* 4 : 113-224.
- HOUSE, M.R., KIRCHGASSER, W.T., PRICE, J.D., WADE, G., 1985. - Goniatites from Frasnian (Upper Devonian) and adjacent strata of the Montagne Noire. *Hercynica* 1 (1) : 1-21.
- JAEKEL, O., 1906. - Neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. *Sitzungsber. Gesellsch. Naturforsch. Freund.*, 1 : 1-32.
- KULCZYCKI, J., 1956. - On the parasphenoïd of the Brachythoraci. *Acta Paleont.-Polon.*, 1 (2) : 103-111.
- KULCZYCKI, J., 1957. - Upper Devonian fishes from the Holy Cross Mountains (Poland). *Acta Paleont. Polon.*, 2 (4) : 285-380.
- LEHMAN, J-P., 1952. - Notes paléoichthyologiques. *Ann. Paléont.*, 38 : 59-67.
- LELIEVRE, H., 1982. - *Ardennosteus ubaghsi* n.g., n.sp. Brachythoraci primitif (Vertébrés, Placoderme) du Famennien d'Esneux (Belgique). *Ann. Soc. géol. Belg.*, 105 (1) : 1-7.
- LELIEVRE, H., 1984. - *Antineosteus lehmani* n. gen., n. sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien. Remarques sur la paléobiogéographie des Homostéïdes de l'Emsien. *Ann. Paléont.*, 70 (2) : 115-158.
- LELIEVRE, H., GOUJET, D., BLIECK, A. & JANVIER, P., à paraître. - Poissons du Dévonien du Boulonnais (France). In BRICE, D., ed., Le Dévonien de Ferques, Bas-Boulonnais (N. France). Paléontologie, sédimentologie, stratigraphie, tectonique, mise à jour des connaissances. Univ. Bret. Occid. publ., Brest, Coll. Biostr. Paléoz.
- LELIEVRE, H., JANVIER, P. & GOUJET, D., 1981. - Les Vertébrés dévonien de l'Iran central, IV : Arthrodirés et Ptyctodontes. *Geobios*, 14 (6) : 677-709.
- MILES, R.S., 1969. - Features of Placoderm diversification and the evolution of the arthrodire feeding

- mechanism. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 68 (6) : 123-170.
- MILES, R.S., & DENNIS, K., 1979. - A primitive eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *Jl. Linn. Soc. (Zool)*, London, 66 : 31-62.
- MILES, R.S., & WESTOLL, T.S., 1968. - The Placoderm fish *Coccosteus cuspidatus* Miller ex Ag., from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 67 : 374-476.
- MILES, R.S., & YOUNG, G.C., 1977. - Placoderm interrelationships reconsidered in the light of new ptyctodontids from Gogo, Western Australia. In ANDREWS, S.M., MILES, R.S. & WALKER, A.D. eds., Problems in Vertebrate Evolution, *Linn. Soc. Symp. Ser.*, 4 : 123-198.
- ØRVIG, T., 1980. - Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. *Zool. Scripta*, 9 : 141-159.
- PATTERSON, C., 1965. - The Phylogeny of the Chimaeroids. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, 249 : 102-219.
- PATTERSON, C., 1970. - Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from Lebanon. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 19 (5) : 207-296.
- STENSIÖ, E., 1959. - On the pectoral fin and shoulder girdle of the Arthrodira. *K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, 4 (8) : 1-229.
- STENSIÖ, E., 1963. - Anatomical studies on the Arthrodiran head. Part. 1. *K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, 4 (9) : 1-419.
- STENSIÖ, E., 1969a. - Arthrodires. In PIVETEAU, J, ed., *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, 4 (2) : 71-692.
- STENSIÖ, E., 1969b. - Anatomie des Arthrodires dans leur cadre systématique. *Ann. Paléont. (Vert.)*, 55 (2) : 149-192.

## LEGENDE DES PLANCHES

### PLANCHE 1

*Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov., GPIMG n° 353-1, holotype, Colline de la Serre, Frasnien : Toit crânien ; A : vue latérale gauche, B : vue interne, C : vue externe, D : anneau sclérotique, E : bord latéral de l'anneau sclérotique.

### PLANCHE 2

Fig. A-B - Plaque sous-orbitaire gauche de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov. A : vue externe, B : vue interne.

Fig. C-E - Parasphénoïde de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov. C : vue ventrale, D : vue latérale, E : vue dorsale.

Fig. F-G - Plaque ventrolatérale antérieure de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov. F : vue externe, G : vue interne.

## PLANCHE 3

Plaques gnathales de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov., Inférogathal gauche ; A : vue linguale, B : vue supérieure, C : vue labiale. Supérogathal postérieur gauche ; D : vue interne, E : vue labiale.

## PLANCHE 4

Fig. A-B - Plaques de la cuirasse thoracique de *Melanosteus occitanus* gen. et sp. nov.; A : plaque médiane dorsale en vue interne, B : plaque médiane ventrale postérieure en vue externe.

Fig. C-D - Plaque dorsolatérale antérieure gauche ; C : vue antérieure, D : vue externe.

Fig. E-H - Plaque latérale antérieure gauche ; E : vue externe, F : vue antérieure, G : vue postérieure, H : vue interne.

Fig. I-K - Brachythoraci indet. (même origine que *Melanosteus*) ; I : plaque paranuchale droite en vue externe, J : plaque dorsolatérale postérieure droite en vue externe, K : plaque indéterminée en vue externe.

## PLANCHE 5

Fig. A-C - *Thoralodus cabrieri* (LEHMAN, 1952), "Famennien" de la région de Cabrières. Plaque dentaire M.N.H.N.P. n° DSF 4 ; A : vue coronale, B : vue latérale, C : vue basale.

Fig. D - Acanthodii, Ischnacanthidae indet. Praguien inférieur de la Carrière de Rocs Nègres, MNHNP n° DSF 2 ; Mâchoire inférieure en vue supérieure.

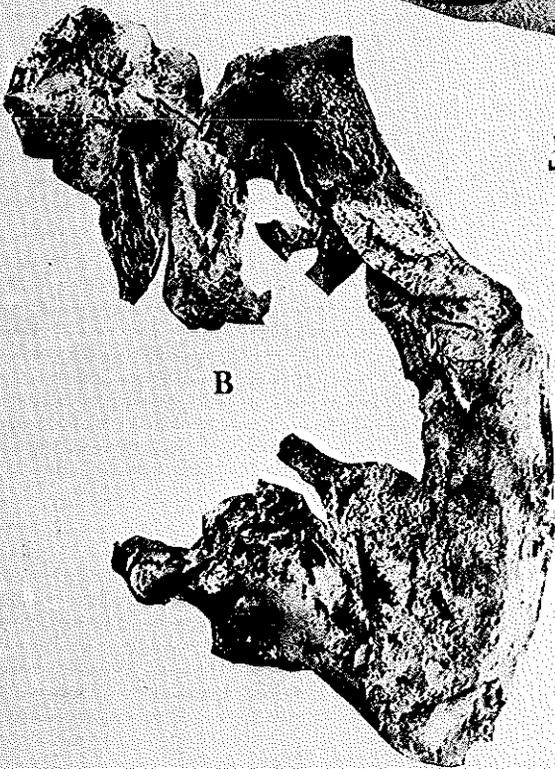
Fig. E-F - Vertébré indéterminé, Praguien inférieur de la Carrière de Rocs Nègres, MNHNP n° DSF 1 ; fragment dermique en vue externe.

## ABREVIATIONS

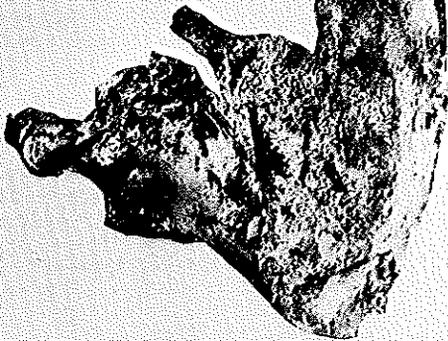
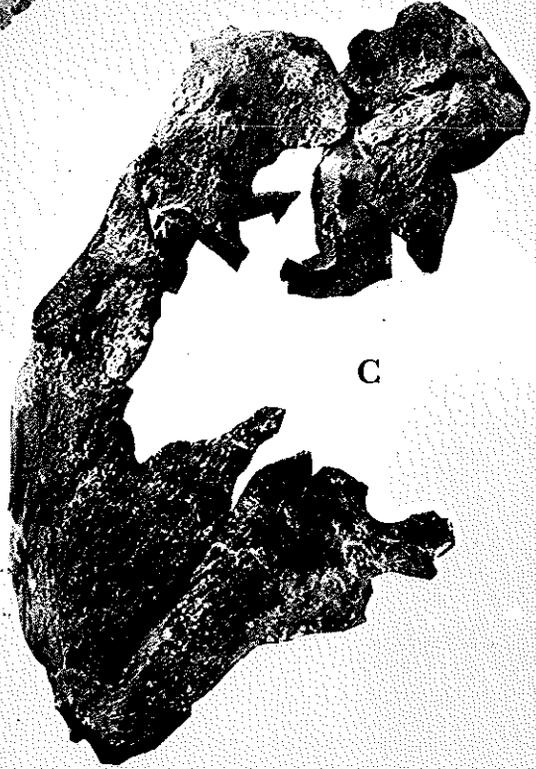
ADL	Plaque dorsolatérale antérieure
AL	Plaque latérale antérieure
AVL	Plaque ventrolatérale antérieure
C	Plaque centrale
c.art	Condyle articulaire
cr.ling	Crête linguale du supérogathal postérieur
cr.m.hyp	Crête médiane hypophysaire
cr.so	Crête sousorbitaire
dp. hyp	Dépression hypophysaire
dp.inu	Dépressions infranuchales
ep.lat	Epaississement latéral
ep.seth	Epaississement supraethmoïdal
f.ant	Fosse antérieure
f.art	Fosse articulaire
f.b.hyp	Foramen basihypophysaire
f.hyp	Fosse hypophysaire

f.p.art	Fossette pararticulaire
f.pi	Fosse pinéale
f.pr.end.pro	Fosse pour le processus endocrânien préorbitaire
f.pr.svg	Fosse pour le processus supravagal
f.pt	Fosse postérieure
g.sc	Gorge pour le scapulo-coracoïde
Ig	Inférognastral
lam.ant.m	Lame antérieure masticatrice
lam.d	Lame dorsale de la plaque latérale antérieure
lam.iob	Lame infraobstantique
lam.ipect	Lame infrapectorale
lam.p.art	Lame pararticulaire
lam.ptbr	Lame postbranchiale
lam.pt.nm.	Lame postérieure non masticatrice
lam.pto	Lame postorbitaire
lam.so	Lame sousorbitaire
lam.tr	Lame tranchante
l.s.p.	Ligne sensorielle principale
M	Plaque marginale
MD	Plaque médiane dorsale
Nu	Plaque nuchale
o.d.end	Ouverture pour le ductus endolymphatique
o.d.endi	Ouverture pour le ductus endolymphatique interne
Pi	Plaque pinéale
PMV	Plaque médiane ventrale postérieure
PNu	Plaque paranuchale
p.p	Pit-ligne postérieure
p.part.	Processus pararticulaire
pr.d.ant.orb	Processus dermique anté-orbitaire
PrO	Plaque préorbitaire
pr.ob	Processus obstantique
pr.p.hyp	Processus préhypophysaire
pr.pnu	Processus postnuchal
pr.pt	Processus postérieur de la plaque nuchale
pr.pto.pt	Processus postorbitaire postérieur de l'endocrâne
PSG	Postérognastral supérieur
PtO	Plaque postorbitaire
q.v	Quille ventrale de la plaque médiane dorsale
R	Plaque rostrale
reg.nas	Région nasale
s.c.II	Surface de contact de la plaque intéro-latérale
s.l	Sillon latéral pour la carotide interne
SO	Plaque sousorbitaire
Sp	Plaque spinale
s.phyp	Sillon préhypophysaire
s.r.ADL	Surface de contact de la plaque dorsolatérale antérieure
sr.AMV	Surface recouverte par la plaque médiane ventrale antérieure
s.r.M	Surface recouverte par la plaque marginale
s.r.MD	Surface recouverte par la plaque médiane dorsale

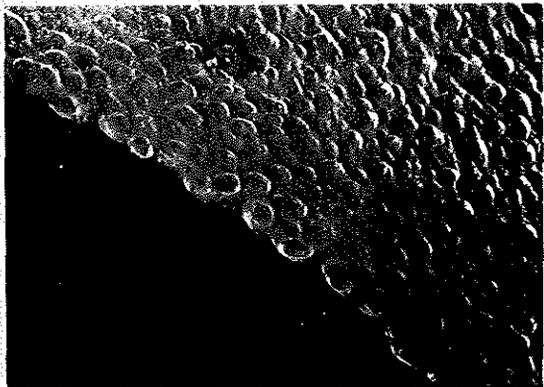
s.r.Nu	Surface recouverte par la plaque nuchale
s.r.PL	Surface recouverte par la plaque latérale postérieure
s.r.PMV	Surface recouverte par la plaque médiane ventrale postérieure
s.r.PN	Surface recouverte par la plaque postnasale
s.r.R	Surface de recouvrement pour la plaque rostrale
s.r.SO	Surface recouverte par la plaque sousorbitaire
s.s.c	Sillon sensoriel central
s.sio.ot.	Sillon sensoriel infraorbitaire, partie otique
s.s.io.pt	Sillon sensoriel infraorbitaire, partie postorbitaire
s.sio.sb	Sillon sensoriel infraorbitaire, partie suborbitaire
s.sor.	Sillon sensoriel supraoral
s.s.pm	Sillon sensoriel postmarginal
s.s.so	Sillon sensoriel supraorbitaire
v.o	Voûte orbitaire
GPIMG	Geologisch. Paläontologisches Institut und Museum der Georg-August Universität, Göttingen (RFA).
MNHNP	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paléontologie, Paris.

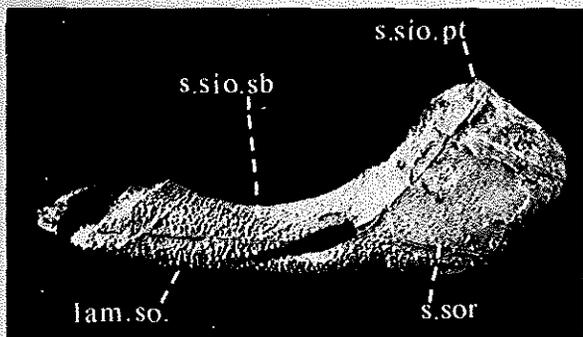


1 cm

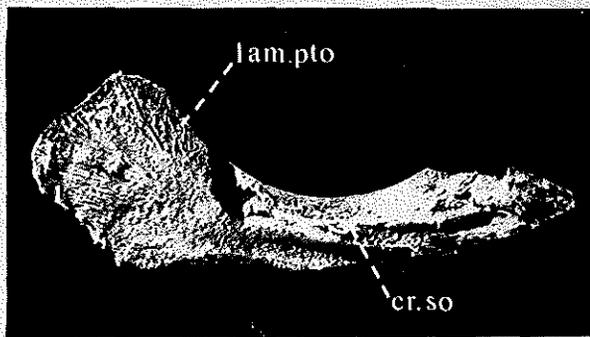


[ 1cm 1mm ]



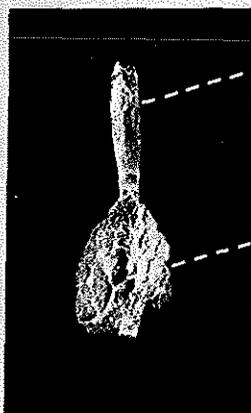


A



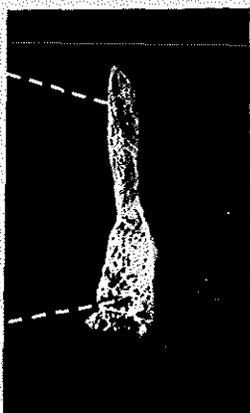
B

1 cm

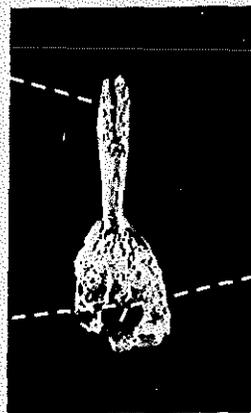


C

4 cm



D

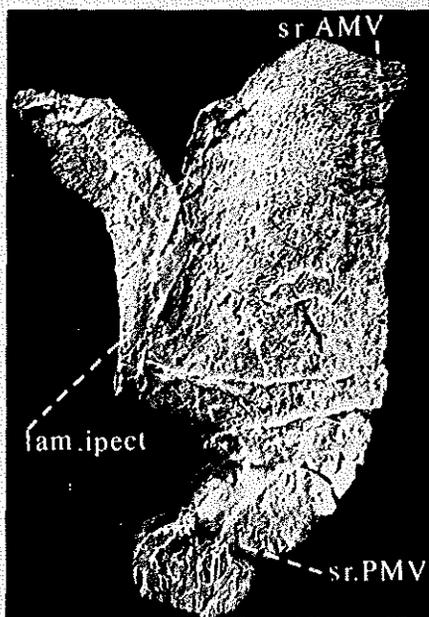


E

cr.m hyp



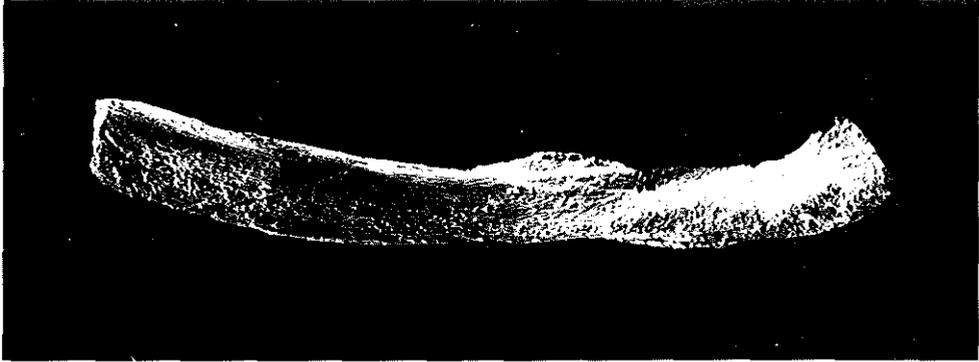
F



G

1 cm

A

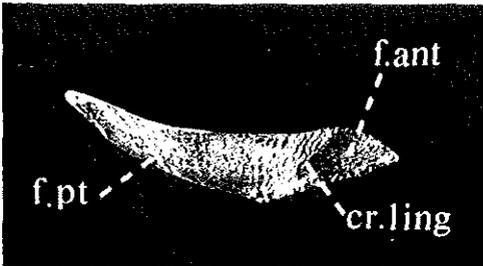
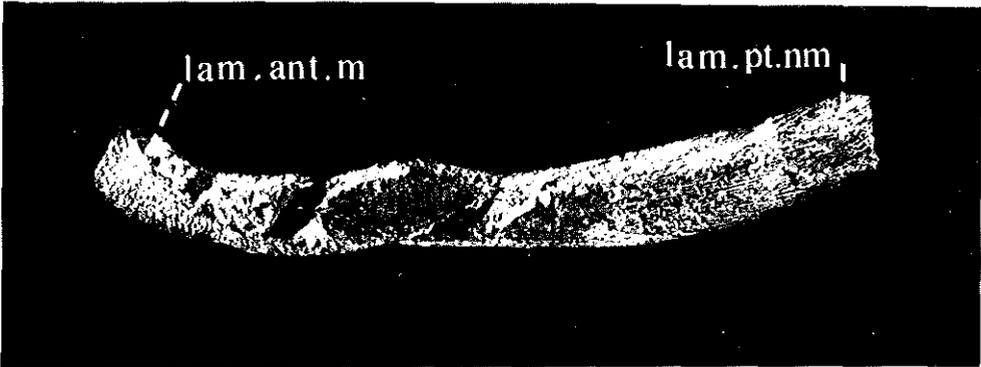


B

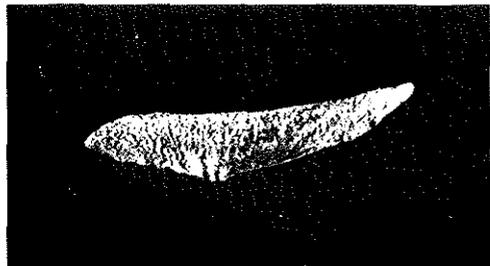


1cm

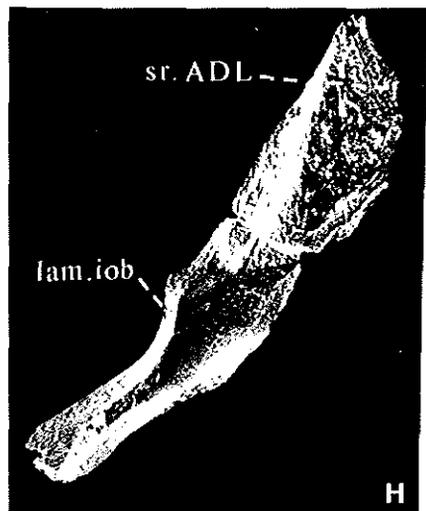
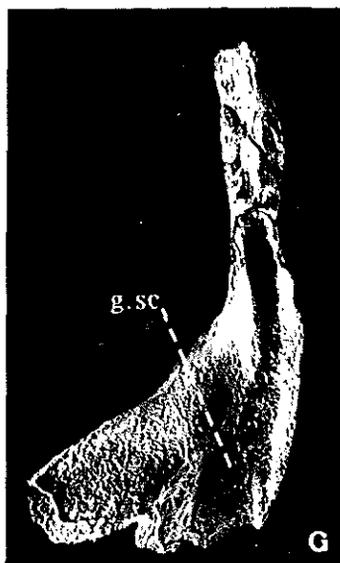
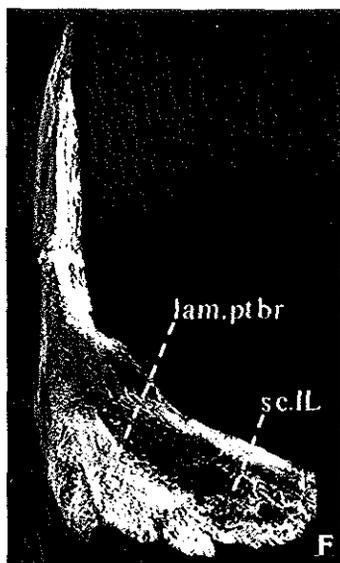
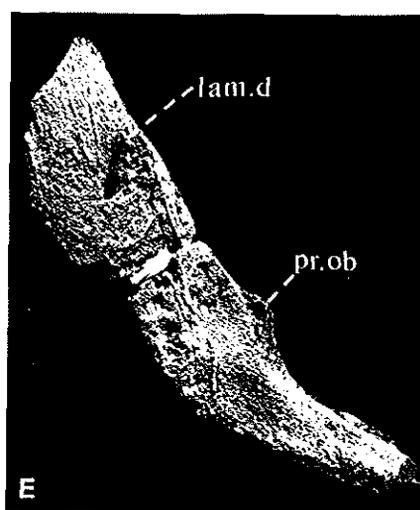
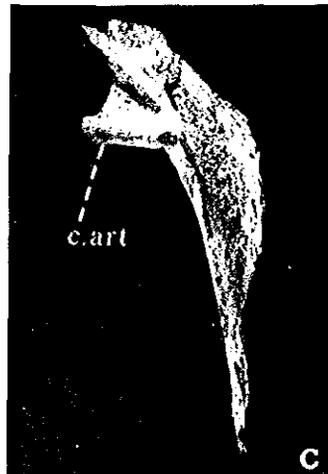
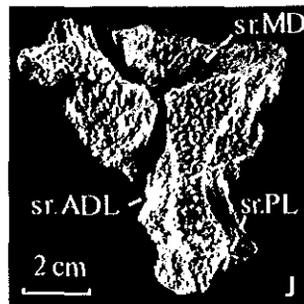
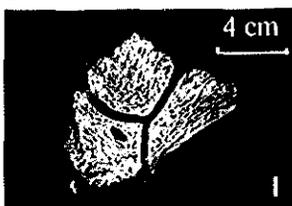
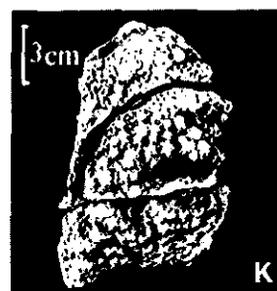
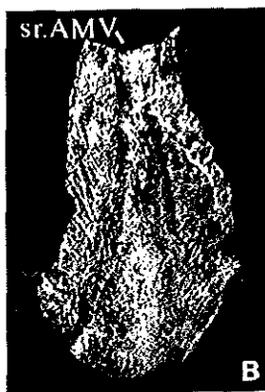
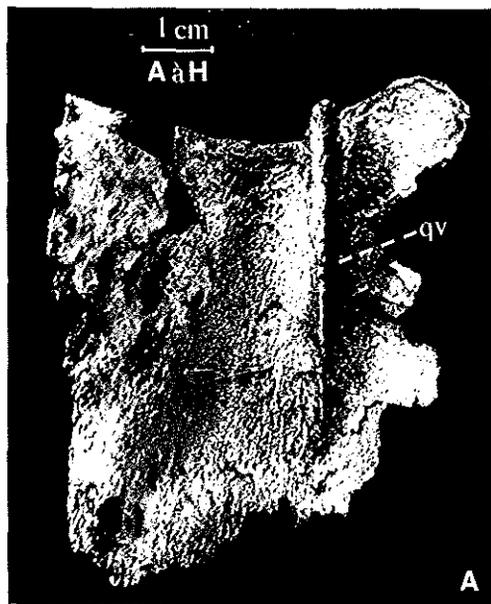
C



D

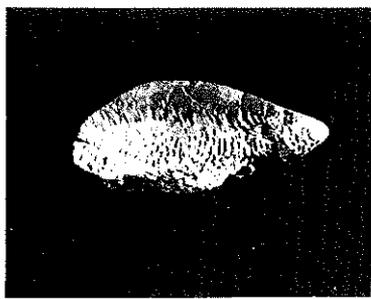


E

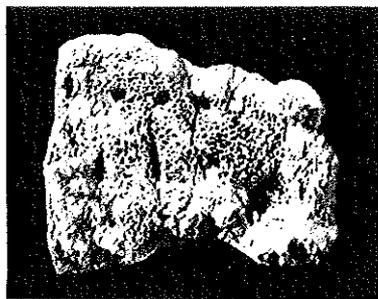




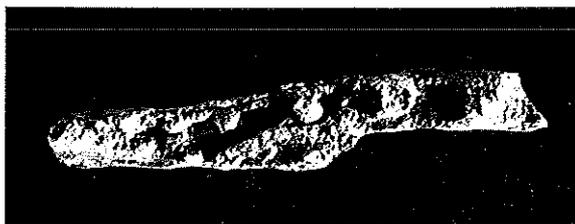
A



B



C



D

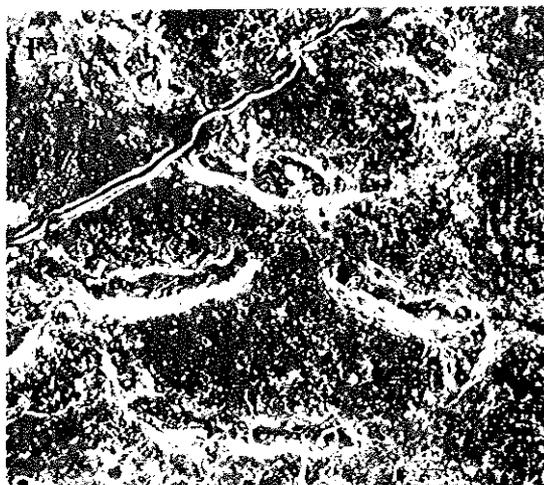
A, B, C

1 cm

D



1mm



1mm