

UNE NOUVELLE FAUNE DE POISSONS ET REQUINS TOARCIENS DU SUD DU LUXEMBOURG (DUDELANGE) ET DE L'ALLEMAGNE (SCHÖMBERG)

NEW SHARKS AND FISHES FAUNAS FROM THE SOUTH OF GERMANY (SCHÖMBERG) AND THE GRAND DUCHY OF LUXEMBOURG (DUDELANGE) TOARCIAN

Dominique DELSATE

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

RESUME

Les listes faunistiques de deux gisements toarciens à microvertébrés sont présentées. La diversité et l'abondance des Galéomorphes et des Squalea donne à la faune du Toarcien moyen d'Allemagne du Sud (Schömberg) un cachet très moderne, semblable à ce qui est connu en Lorraine dans les couches à Crassum, alors que la faune du Toarcien supérieur de Dudelange (L), marquée par la présence de deux Hybodontiformes (dont une nouvelle espèce de *Lissodus*) et de Batomorphes, donc des prédateurs à dentition broyeuse, reflète probablement un écosystème différent. Les deux faunes ont en commun un élément hautement sécant, placé dans un genre nouveau, *Microtoxodus*, basé sur des dents en pointe de flèche, évoquant celles du requin actuel *Isistius*.

Mots-clés: Actinoptérygiens, Chondrichthyens, Toarcien, Luxembourg, Allemagne, *Lissodus guenneguesi* n. sp, *Microtoxodus gylakmani* nov. gen., nov. sp.

SUMMARY

This paper introduces the faunal lists of 2 new Toarcian microvertebrates localities. Particular specimens are highlighted. The Middle Toarcian faunas have a modern look, because of the prominent Galeomorphii and Squalea diversity; such is the Schömberg (D) fauna, very near to the Lorraine synchronous list, but the Upper Toarcian Dudelange (L) fauna keeps "an ancient look" with 2 Hybodontid components (of which a new species of *Lissodus*), probably due to a different ecosystem, leading the predators to a crushing type

diet, confirmed by the abundant batomorphs, but associated to a very modern functional highly secant morphotype, for which a new genus, *Microtoxodus*, is created, based on arrow-head teeth evoking the cookie-cutter *Isistius*' teeth.

Key-words: Actinopterygii, Chondrichthyes, Toarcian, Luxembourg, Germany, *Lissodus guenneguesi* n. sp., *Microtoxodus gülakmani* nov. gen., nov. sp.

INTRODUCTION

Dans le Jurassique inférieur, les squelettes de poissons ou de requins pouvant permettre une reconstitution anatomique sont rares. On comprend pourquoi on a procédé au tri microscopique des sédiments pour répertorier leurs occurrences sur base de dents isolées; la morphologie de ces dents est décrite à partir des images observées au microscope électronique à balayage.

Les nouveaux résultats présentés proviennent des sédiments de deux gisements (l'un au Sud du Grand Duché de Luxembourg, l'autre au Sud de l'Allemagne) et permettent une comparaison avec les faunes toarciennes déjà connues de Lorraine. Dans le Toarcien moyen de Schömberg (Dotternhausen, Allemagne) la faune est très proche de celle des couches du Toarcien moyen de Lorraine (Couches à Crassum : Delsate *et al.* 1989, Delsate 1990, Delsate et Lepage 1990), avec une association d'allure très moderne (Galeomorphii, Squalea, Batomorphii). Par contre, dans le Toarcien supérieur de Ginzeberg (Grand Duché de Luxembourg) les poissons sont majoritairement broyeur, ce qui diffère fort de la faune des couches à Crassum. Les deux nouvelles faunes ont en commun un surprenant nouveau genre à fonction hautement sécante.

LOCALISATION DES SITES : Fig. 1.

Une datation biostratigraphique des sédiments est d'abord tentée, sur base des ammonites ou des pollens. Ensuite, les sédiments marneux de Schömberg sont lavés en solution savonneuse chaude, dégrossis par l'acide acétique à 10 % puis tamisés sur bas nylon. Les sédiments de Ginzeberg sont plus lithifiés, quoique facilement friables, ils sont d'abord concassés et broyés, déshydratés, saturés en hydrocarbure, puis plongés dans l'eau bouillante. Le résidu est lavé à l'eau savonneuse, les sédiments libérés subissent un tamisage granulométrique, puis une attaque par l'acide acétique ou formique à 10 %. Ils sont à nouveau tamisés puis filtrés sur bas nylon, enfin déshydratés. La composante phosphatée (os, écailles, denticules, dents) est séparée du résidu de tamisage par liqueur lourde (bromoforme sous hotte ou polytungstate). Tout le matériel figuré et discuté dans ce travail est déposé au MNHN Luxembourg, où il porte le n° générique T0198.

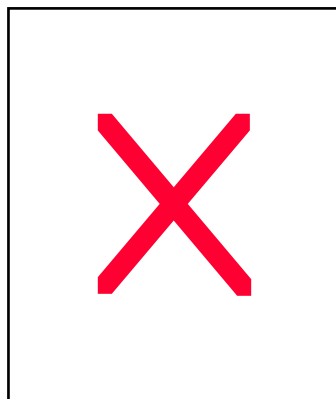


Fig. 1 : Localisation des sites (cc : un point des Couches à Crassum, B : Belgique, Luxbg : Luxembourg).

DESCRIPTION GEOLOGIQUE ET PALEONTOLOGIQUE

1° DUDELANGE - GINZEBIERG (GZB, Gintzenberg) (GDL)

Localité : Talus de chemin forestier en contrebas de l'émetteur de radio-télévision.

Lithologie : marnes feuilletées lumachelliques au sommet du Grès supraliasique (Toarcien sommital).

Biostratigraphie : l'expertise palynologique (Dr M. Roche) évoque la limite Lias-Dogger (limite Toarcien-Aalénien), marquée par la présence de *Callialasporites dampieri* (Balme 1957) Sukh & Dev 1961. Les dinoflagellés et les acritarches bien diversifiés permettent de conjecturer un milieu marin franc : *Micrhystridium* sp (Deflandre 1937) Downie & Sarjeant 1963, *Nannoceratopsis* sp. Deflandre 1937, *Nannoceratopsis gracilis* Alberti, 1961, *Cerebropollenites macroverrucosus* (Thiergart) Schulz 1967, *Heliosporites reissingeri* (Harris) Muir & Van Konijnenburg-Van Cittert 1970, *Spheripollenites* sp, pollens bisaccates, *Retitriletes clavatoides* (Couper) Döring, Krutzsch, Mai & Schulz 1963, *Callialasporites dampieri* (Balme) Sukh Dev 1961, *Leptolepidites argenteaformis* (Bolchovitina) Morbey 1975, cf. *Mancodinium semitabulatum* Morgenroth, 1970, *Chasmatosporites magnolioides* (Erdtman) Nilsson 1958. L'ammonite *Pleydellia subcompta* (Branco 1879) date plus précisément les sédiments de la sous-zone à Aalensis (sommet de la Zone à Levesquei).

Macrofaune : l'abondance des bivalves (*Gryphaea calceola* Zieten 1833, *Gresslya* sp. Agassiz 1843, *Trigonia* sp. Bruguière 1789, *Gervilleia* sp. DeFrance 1820, bivalves indéterminés millimétriques, dont Ostreidae) et de leurs fragments est impressionnante et détermina le choix de ce niveau à la recherche des vertébrés prédateurs. Les céphalopodes comptent *Mesotheuthis rhenana*

Oppel 1856 et *Brevibelus breviformis* Voltz 1830. Notons aussi des pinces de crustacés, des articles de crinoïdes, des scaphopodes et de nombreux gastéropodes millimétriques.

Faune de poissons et requins

Remarque : Nous tenterons de suivre la classification cladistique de Shirai 1996, modulée par celles de Compagno 1973 et de Carvalho 1996.

Chondrichthyes Huxley, 1880
Elasmobranchii Bonaparte, 1838
Euselachii Hay, 1902
Hybodontoida Zangerl, 1981

Denticules dermiques :

Hybodontidae Owen, 1846

Pl.8 Fig. 3b

- Spécimen GZB21b : morphotype à couronne inclinée, ornée de forts plis, évoquant les denticules de type 2, groupe b, attribuables à *Hybodus reticulatus* (voir Delsate *et al.* 2002). Axe: 1,8 mm.

Pl.8 Fig. 3a

Hybodontidae Owen, 1846

Hybodus sp

vel

Polyacrodontidae Glückman 1964

Lissodus sp

- GZB21a : morphotype en bouton, à couronne basse ornée de nombreux plis radiaires et plaque basale plate; c'est le type 2, groupe a (voir Delsate *et al.* 2002): l'attribution est Hybodonte, sans pouvoir préciser *Hybodus* ou *Lissodus*. Diamètre: 1 mm.

Acrodontidae Casier, 1959

Asteracanthus Agassiz, 1837

Asteracanthus sp.

Pl. 1 Fig. 1-3

Matériel : 3 fragments très probablement d'une même dent latérale, dont GZB01 et GZB15, d'une largeur labio-linguale de 1,75 mm.

Description : La couronne, très basse, devait être allongée. Elle est ornée de plis et bosselures délimitant des alvéoles ou des cuvettes ovales.

Discussion

Les alvéoles ovales évoquent ceux des Hybodontiformes *Palaeobates* ou *Bdellodus*, et surtout *Asteracanthus*, genre orné d'alvéoles plus grossiers et ovales sur les plus petites de ses dents, juvéniles probables ; la morphologie broyeuse évoque aussi le profil occlusal d'*Acrodus*, genre écarté facilement car son ornementation ne consiste qu'en plis (délimitant parfois des dépressions en zone occlusale: *Acrodus mutteri*). L'attribution à *Asteracanthus* pourrait être mise en doute par 2 observations :

D'une part, les dents du genre *Asteracanthus* ont des dimensions habituellement plus importantes. Cependant Kriwet *et al.* 1997 décrivent et figurent un petit *Asteracanthus* sp du Jurassique moyen du Sud de la France. Ce spécimen mesure 4 mm de longueur mésio-distale pour 1,9 mm de largeur labio-linguale, très proche du matériel du Toarcien supérieur luxembourgeois; il ne possède pas non plus de crête longitudinale mésio-distale, et est orné d'un système de plis réticulés créant des cavités nombreuses. La dent GZB 01+15 présente des cavités certes moins nombreuses, plus larges, mais également sans crête longitudinale.

D'autre part, on peut imaginer dans la faune de GZB un « dimorphe hétérodontiforme » constitué de dents antérieures (spécimens GZB18, GZB08 (01-02-03-04), voir plus loin) et de dents postéro-latérales broyeuses (GZB01, GZB15) ornées d'alvéoles. Néanmoins le genre *Heterodontobatis* est pour le moins douteux, et nous allons voir que les molariformes d'*Heterodontus* diffèrent du matériel GZB par les détails de l'ornementation.

- *Heterodontobatis* Landemaine 1991, est connu uniquement du Crétacé de France (Landemaine) et du Maroc (L. Candoni, communication écrite), et basé sur l'association supposée des deux morphotypes évoqués. Landemaine 1991 imagine une lignée *Heterodontus* - *Heterodontobatis* - *Parapalaeobates*, qui ne nous semble pas réaliste car les *Parapalaeobatidae* dérivent du stock *Ptychotrygon* (Cappetta 1992) Jaekel 1894 ; *Heterodontobatis* est probablement un *Heterodontus* sans crête occlusale des dents latérales, ce qui ne suffit peut-être pas à le séparer alors génériquement de *Heterodontus*.

- *Heterodontus* : par exemple *Heterodontus semirugosus* : les dents latérales (6 à 13 mm de longueur, 2 à 3,5 mm de largeur) sont du type broyeur «acrodontiforme», avec profil rectiligne ou arqué, une extrémité occlusale, anguleuse ou arrondie, avec une crête longitudinale occlusale, des faibles plis linguaux et des petites cavités labiales arrondies ou ovales. Le bord lingual peut être incisé par un sillon longitudinal pour l'imbrication interdentaire. Une section histologique permet aussi la différenciation d'*Acrodus*. On peut aussi se référer à *Heterodontus woodwardi*, *Heterodontus* sp et *Heterodontus vincenti* (Eocène de Sheppey) pour comparaisons : ces spécimens montrent une crête médiane longitudinale, des plis perpendiculaires paramédians, des fosses latérales réticulaires. Woodward (1889), Batchelor et Ward (1990) figurent *Heterodontus sulcatus* : P64217 est une dent latérale avec une carène longitudinale et une

surface supérieure grossière perforée de nombreuses petites cuvettes circulaires, et avec une plaque basale élevée.

Le matériel GZB01 et GZB15 a malheureusement perdu la plaque basale. Sur GZB 01 et 15, les cuvettes sont larges et ovales, plutôt que circulaires, et il n'y a pas de crête longitudinale.

Si GZB 01-15 était un Hétérodontiforme, il représenterait la première apparition de la différenciation molariforme broyeuse pour les dents postérieures. Il se rapprocherait plutôt d'*Heterodontus* que de *Paracestracion*, quoique *Paracestracion* adulte de grande dimension puisse développer cette morphologie fonctionnelle, avant le Kimméridgien (même commentaire par Delsate & Lepage, 1990, Batchelor & Ward, 1990, et par Landemaine, 1991).

Conclusion

L'attribution *Asteracanthus* est la plus réaliste. La plus ancienne occurrence d'*Asteracanthus* est le Trias moyen, le genre est surtout jurassique et crétacé. *Asteracanthus* réputé marin n'est pas lié à une profondeur stricte : on le trouve aussi bien dans des dépôts relativement profonds que plus littoraux, il évoque de nombreux sélaciens actuels occupant successivement les différents milieux marins et fluviatiles au cours de leur vie.

Lonchidiidae Herman, 1977
Lissodus Brough 1935 (Pl. 2)
Lissodus guenneguesi nov. sp.
Pl.2 Figs 3-10

Matériel : une dizaine de fragments

Holotype : le spécimen GZB5-01

Derivatio nominis : en l'honneur de Serge Guennègues (Evry, F), en reconnaissance de ses travaux sur les élasmobranches mésozoïques du Bassin de Paris.

Stratum typicum : Toarcien supérieur, sous-zone à Aalensis

Locus typicus : Dudelange, forêt Ginzebiérg

Description et diagnose

Les portions mésiale et distale de la couronne ont une forme de sandale (GZB06-03, GZB06-07), la crête occlusale mésio-distale est tranchante, les faces linguale et labiale de la couronne sont concaves (GZB05, 06, 07), la surface de la couronne est lisse (GZB05, GZB06-02, GZB07) mais peut être creusée de larges alvéoles ovales (GZB06-01, GZB06-03). Il n'y a pas de cuspide latérale ni accessoire. La protubérance labiale, perpendiculaire à la crête mésio-distale, est de forme triangulaire sur les dents antérolatérales, et rectangulaire sur les dents postéro-latérales. Le profil coronal présente une incurvation franche. Un bourrelet net marque le bord de la couronne tant à son pourtour labial que

lingual. Les racines ne sont pas connues. Les dents sont plurimillimétriques (estimation d'environ 0,7 à 1 mm labio-lingual x 1,6 à 2,5 mm mésio-distal).

Variations

L'hotype GZB5-01 est amputé de ses extrémités mésiale et distale, il possède une crête occlusale mésio-distale mousse, avec une cuspide principale usée, des faces labiale et linguale concaves. La surface de la couronne est totalement lisse ; le profil coronal est peu élevé mais d'incurvation typique, la longueur mésio-distale conservée est de 1,25 mm, la largeur labio-linguale est de 0,8 mm.

Le paratype GZB6-02 est un fragment de couronne allongée, lisse, possédant une nette crête occlusale mésio-distale, une crête labiale brève mais nette, perpendiculaire à la crête mésio-distale. Une extrémité, mésiale ou distale, est conservée en une bonne partie, le bord d'amputation de l'autre extrémité semble avoir subi un émoussement (transport ?). La longueur mésio-distale conservée atteint 1,7 mm.

Le paratype GZB07 (01-02-03) est un spécimen avec une nette crête mésio-distale occlusale, des faces labiale et linguale concaves, et un léger rebord labial et lingual. La largeur labio-linguale est de 0,7 mm x 0,85 mm de longueur mésio-distale conservée.

Le paratype GZB 06 (01-03) porte une crête mésio-distale basse, et un rebord cingulaire creusé d'alvéoles d'orientation oblique. Une crête labiale perpendiculaire est conservée près du bord de fracture. La largeur labio-linguale est de 1 mm. La longueur mésio-distale conservée est de 1,6 mm.

Discussion

On écarte les genres *Lonchidion* Estes 1964, *Vectiselachos* Rees & Underwood 2002 et *Parvodus* Rees & Underwood 2002: soit leur morphologie est plus gracile, soit l'importance de leur apophyse labiale, de leurs cuspides latérales ou de leur ornementation sont différentes (voir Duffin 2001, Rees & Underwood 2002). Ce matériel GZB présente de fortes ressemblances avec *Lissodus angulatus* du Trias inférieur, dont les faces sont aussi très concaves, l'apophyse labiale modérée, et le rebord périphérique marqué par un bourrelet. Les alvéoles évoquent ceux développés chez *Acrodus mutteri* Delsate & Duffin 1999 du Muschelkalk grand-ducal, tout comme certaines couronnes avec apophyse labiale assez large. Néanmoins, la crête occlusale bien marquée, et l'incurvation nette du profil des spécimens GZB décrits ici, suffisent à écarter *Acrodus*.

L'association des caractères suivants différencie cette espèce des autres espèces de *Lissodus*: la concavité des faces en section transversale, l'ornementation très faible de la couronne, l'existence de cuvettes obliques, la crête occlusale mésio-distale nette, et le rebord cingulaire bien marqué.

DELSATE D.

Lissodus sp.
Pl.2 Fig. 1-2

Matériel et description : GZB04 (01-02-03) est un spécimen fragmentaire globuleux, de profil assez haut et peu incurvé, à protubérance labiale large apparemment décentrée, à plis radiaux présents mais peu marqués. Il peut s'agir d'une position dentaire postéro-latérale de l'espèce ci-dessus, mais aussi d'une espèce différente, le critère de concavité des faces ne s'appliquant pas ici.

Neoselachii Haswell 1884
Galea Shirai 1996
(Galeomorphii Compagno 1973)
Orectolobiformes Applegate 1972
Hemiscylliidae Gill 1862
cfr *Chiloscyllium* Müller & Henle 1837
Pl. 3 Fig. 1

Matériel : plusieurs dents millimétriques (dont GZB1101, 18, 19, 21, 22) avec un apron et une racine cordiforme hémiaulacorhize.

Galea Shirai 1996
(Galeomorphii Compagno 1973)
Heterodontiformes Berg 1937
Heterodontidae Gray 1851
? *Heterodontus* Blainville 1816

Des fragments (GZB150) sont attribuables avec doute aux Heterodontidae.

Le spécimen GZB230 porte une cuspide triangulaire haute avec un «cingulum» lingual: un résidu d'uvula rejoignant la racine usée écarte une attribution aux synéchodontiformes ou aux hybodontiformes. Malheureusement, la base de la face labiale de la couronne n'est pas conservée. *Agaleus* ne possédant pas d'uvula, il pourrait s'agir d'un Heterodontiforme.

Galea Shirai 1996
(Galeomorphii Compagno 1973)
Incertae ordinis
Agaleidae Rees 2000
? *Agaleus* Duffin & Ward 1983
vel
Hemiscylliidae indéterminé
Pl. 8 Fig. 7

Une couronne est centrée par une cuspidé brisée, montrant une section subovale asymétrique (la portion labiale est moins étendue que la portion linguale). La cuspidé présentait une inclinaison linguale, elle laisse autour d'elle une large zone de couronne, plus étendue en zone labiale qu'en zone linguale. Le résidu de couronne en vue occlusale correspond parfaitement à ce qu'on aurait en usant une couronne d'*Agaleus*. Il est néanmoins difficile d'être affirmatif sur un simple fragment. La couronne abrasée peut aussi appartenir à un Hemiscyllidae indéterminé, comme celui figuré par Batchelor & Ward 1990 (p. 193, Pl. 3 fig. 2b), avec uvula bien développée, et différent des genres connus de cette famille par une cuspidé centrale "en relief" par rapport à la base de la couronne, un peu comme *Agaleus*.

Squalea Shirai, 1996
Synechodontiformes Duffin & Ward, 1993
«*Rhomphaiodon*» sp.
Pl. 8 Fig. 1, 2, 4, 5, 6

Matériel : une vingtaine de cuspidés principales et latérales, isolées ou en connexion, dont les spécimens GZB02 et GZB03. Le spécimen GZB22 a conservé sa racine.

Dimensions : la couronne présente une hauteur de 2 à 5 mm.
La hauteur du spécimen GZB22 atteint, racine comprise, 3,5 mm.

Discussion

Les cuspidés sont hautes, lisses (GZB22) ou ornées de plis verticaux peu marqués (GZB02-01, GZB02-02, GZB02-03, GZB03-01), la cavité pulpaire est fine, la racine (GZB22) se projette lingualement ; cette morphologie évoque *Rhomphaiodon nicolensis* Duffin 1993 ou *Rhomphaiodon* « *Hybodus* » *minor*. Ces espèces d'abord décrites au Trias supérieur ont déjà attiré notre attention par la présence d'*Hybodus minor* à la base du Toarcien d'Aubange (Delsate & Godefroit, 1995). Les travaux sur l'ultrastructure de l'émail par Cuny & Benton, 1999, et Cuny 2002 permettent de ranger l'espèce *minor* dans le genre *Rhomphaiodon* (Duffin 1993) au sein des Neoselachii synechodontiformes, plutôt que dans le genre *Hybodus* au sein des Euselachii.

Squalea Shirai, 1996
Hypnosqualea Carvalho & Maisey, 1996
Protospinacidae Woodward, 1919
Protospinax Woodward, 1919
Protospinax sp

Le spécimen GZB17 est attribuable par sa couronne basse et fine à ce genre.

Squalea Shirai, 1996
Squalea incertae sedis

Microtoxodus nov. gen.

Pl. 4-5-6

Matériel : GZB18 (Pl.4 Fig.1-2, Pl.5 Fig. 1-2), GZB25 (Pl.4 Fig.5-6), GZB29 (Pl.4 Fig.3-4), GZB08 (Pl.6 Fig. 1-3), GZB09 (Pl.4 Fig.7, Pl.5 Fig. 3-6), GZB1601 (Pl.6 Fig.5), SCHO801 (Pl.6 Fig.4)

Diagnose générique

Taxon connu uniquement par des dents isolées. Les couronnes sont des lames très minces, de base et hauteur périmillimétriques, de la forme d'un triangle isocèle, d'un bouclier subtriangulaire avec visière labiale convexe, ou d'une pointe de flèche triangulaire avec apron labial; leurs bords mésial et distal sont transparents et très tranchants. Il n'y a pas de cuspide latérale. Il n'y a pas d'uvula.

Derivatio nominis : μ : petit, : flèche, : dent : dent en forme de petite flèche.

Holotype : GZB18, sous-Zone à Aalensis, Toarcien supérieur de Dudelange (Ginzebiere), Grand-Duché de Luxembourg.

Description et variations

Les couronnes, millimétriques, sont des lames triangulaires peu épaisses (GZB08-03) de dentine, à bords transparents généralement très tranchants (GZB18, GZB25, GZB29), très pincés, parfois légèrement moins tranchants (GZB08). La couronne porte parfois un apron nettement délimité (GZB18 et spécimen des Asturies), subrectangulaire ou arrondi, conférant à la couronne un aspect de pointe de flèche, ou bien un tablier convexe sans apron délimité (GZB29, GZB25), d'autres couronnes ont une morphologie plus basse et arrondie, de hauteur plus (GZB25, GZB29) ou moins (GZB18, GZB09) importante, et une inclinaison plus forte (GZB09), alors avec un rebord coronal lingual sus radicaire et une base de couronne plus épaisse (GZB09). Aucune uvula n'est observée sur le matériel disponible actuellement. Ces dents sont probablement des positions antérieures et latérales d'un seul genre faiblement hétérodonte. Malheureusement aucune dent ne porte de plaque basale conservée, mais la racine devait être placée obliquement ou perpendiculairement sur la face linguale, vu la cicatrice présente à la base de cette face. Une dent du Toarcien supérieur des Asturies (SP) est pourvue du même type de couronne en pointe de flèche, avec un apron rectangulaire bien délimité du bord labial de la couronne (Bernardez, 1993). Elle possède une plaque basale cordiforme holaulacorhize, décrite mais malheureusement non figurée; nous avons cependant eu la possibilité d'en examiner des clichés obtenus au microscope à balayage, et en présentons ici une reconstitution.

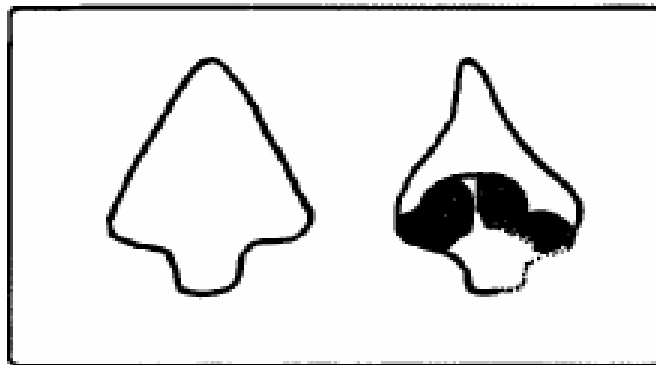


Fig. 2 : *Microtoxodus*, spécimen du Toarcien supérieur des Asturies : reconstitution. Vue labiale et vue linguale.

Espèce-type : *Microtoxodus gülakmani* nov. sp.

Microtoxodus gülakmani nov. sp.

Pl. 4-5-6

Diagnose spécifique : la même que pour le genre, actuellement monospécifique.

Derivatio nominis : en l'honneur de mon épouse, Madame Gül Akman, en remerciement pour sa précieuse et charmante collaboration dans mes travaux.

Holotype: GZB18 (Pl.4, Fig. 1-2, Pl. 5 fig. 1-2).

Description de l'holotype : (voir diagnose générique) couronne en lame triangulaire isocèle mince, avec apron de profil rectangulaire, bien différencié du bord basal de la visière labiale. Les bords mésial et distal sont très tranchants et transparents. Il n'y a pas de cuspide latérale. La face linguale porte la cicatrice de la racine, le bord apical de cette cicatrice est une hyperbole. Il n'y a pas de trace d'uvula.

Dimensions de l'holotype : 1,2 x 1,2 mm.

Stratum typicum : Toarcien supérieur, sous-Zone à Aalensis.

Locus typicus : Dudelange, forêt Ginzebiert.

Paratypes: GZB08 (Pl. 6, fig. 1-3: photos GZB02-03-04) : 0,9 mm de longueur mésio-distale conservée pour 0,9 mm de hauteur conservée de couronne, GZB09 (1,2 x 0,9 mm de hauteur), GZB25, GZB29 (1,2 mm x 1,5 mm), GZB1020b sur gangue.

Paratopotype : SCHO801 : 0,8 mm de longueur mésio-distale, 1 mm de hauteur conservée de couronne.

Matériel référencé : spécimens décrits mais non figurés, des Asturies (Bernardez, 1993).

Discussion

Variation et hétérodonie

Il n'est pas simple de proposer une position plus ou moins antérieure ou latérale : ni l'inclinaison des couronnes (elles sont toutes droites), ni leur hauteur plus ou moins importante, ni la visière labiale (bord basal convexe avec ou sans différenciation d'un apron rectangulaire) ne sont des critères péremptoirs. Tout au plus peut-on estimer que les dents à couronne moins élevée et base plus épaisse (GZB09, GZB1020b) sont probablement plus postéro-latérales.

Anatomie fonctionnelle

Fonctionnellement, ces couronnes sont purement sécantes ; un tel niveau fonctionnel avait été quasi atteint au Carbonifère par *Edestus* et à un moindre degré par *Petalodus*, mais aussi par *Pseudodalatias* au Rhétien. Au Lias, les Hexanchiformes présents dès le Sinémurien, et *Welcommia terencei* de la base du Toarcien, ont une fonction sécante, mais avec une épaisseur de couronne nettement supérieure à celle du taxon discuté ici.

Les bords tranchants translucides sous la loupe stéréomicroscopique sont la couche de vitrodentine (voir par exemple sur le site Internet elasmoco.com les dents d'*Isistius brasiliensis* Quoy & Gaimard 1824). L'orthodentine sous-jacente (et préalable ontogénétiquement à la vitrodentine) est visible par transparence et montre bien les canaliculi (contenant les fibres protoplasmiques de Tomes, d'origine pulpaire) (Nolf, 1988). *Isistius triturator* Winkler 1873 est une espèce éocène connue par de petites dents de la mâchoire inférieure, à couronne triangulaire translucide également.

Position systématique de *Microtoxodus*

La forme en pointe de flèche est très spéciale. Il s'agit de la première apparition d'une telle structure dentaire en lame aussi fine et tranchante, et à bords lisses. Cette morphologie avait été identifiée par Bernardez (1993) en Espagne (Asturies), également dans le Toarcien supérieur (Formation Rodiles). Bernardez 1993 décrit sans figuration des dents correspondant totalement aux spécimens de GZB. Leur couronne est une simple lame triangulaire symétrique à forte compression labio-linguale, sans cuspide latérale, et dépourvue d'uvula, morphologie rappelant le Squaliforme *Isistius*. La présence d'un apron mène Bernardez à proposer l'origine des Squaliformes au sein des Orectolobiformes ; la racine est cordiforme à protubérance médio-linguale, et holaulacorhize. Bernardez attribue à des positions latérales de la même espèce des dents asymétriques, pourvues également d'un apron, évoquant *Protosqualus*; les deux morphotypes décrits sont orientés par Bernardez vers un Squaliforme ancestral. Bernardez conçoit une hétérodonie progressive d'un type "flèche droite à apron" à un type "squaliforme cfr *Protosqualus*, à cuspide principale inclinée". Une

telle progression est certes possible mais n'est pas prouvée. Ce rassemblement demeure hypothétique, ne fût-ce que sur base de l'absence d'une telle hétérodonie chez les Squaliformes connus.

L'absence d'uvula et d'apron est un critère de Galéomorphe Lamniforme et Carcharhiniforme. Dans la matrice de Shirai (1996), le critère 98 « apron présent sur les faces linguale et labiale » n'accepte que présence (1) ou absence (0), ce qui manque de nuance pour l'analyse présente.

Une racine au stade hémiaulacorhize existe chez les Squatiniformes, les Orectolobiformes, les Heterodontidae, quelques Carcharhiniformes comme les Scyliorhinidae, et certains Rajiformes.

Une racine au stade holaulacorhize est typique des Lamniformes et Carcharhiniformes, et de certains Rajiformes.

Rappelons cependant que le stade héli ou holaulacorhize de la racine peut varier dans un même genre selon son stade évolutif ontogénétique ou son âge géologique.

a) ***Microtoxodus* et l'Hybodontoida incertae familiae *Doratodus* Schmid 1861 :**

Une certaine similitude existe avec *Doratodus* du Trias, mais la couronne de ce dernier présente un rebord à la périphérie de la base labiale très étendue de sa couronne (formant un cingulum en profil), sa face linguale est très différente, sa forme générale s'éloigne plus de celle de pointe de flèche, sa racine semble très fine.

b) **Attribuer *Microtoxodus* aux Galea Orectolobiformes est une hypothèse envisageable sur base de :**

- l'apron labial
- l'existence d'Orectolobiformes à couronne également comprimée labio-lingualement. Parmi les groupes avec couronne de morphologie voisine, ce matériel de GZB se différencie des Orectolobiformes *Rhincodon* (Tertiaire à récent) dont la couronne est plus épaisse labio-lingualement, et moins large mésiodistalement, avec parfois 2 minuscules cuspides latérales et sans apron différencié, ou *Squatiscyllium* (Thanétien) à couronne avec apron mais plus épaisse en profil labio-lingual, et qui est orné de plis verticaux en face labiale.
- la racine évoquée sur le matériel des Asturies, ou devinée par sa cicatrice à la base de la face linguale des couronnes de GZB, au stade holaulacorhize ou au moins hémiaulacorhize, compatible avec les Orectolobiformes, mais certainement pas du type squaliforme.

Néanmoins, certains critères écartent nettement *Microtoxodus* des Galea Orectolobiformes :

- l'absence d'uvula sur ce matériel GZB, quoiqu'on puisse imaginer aisément que la compression de l'angle lingual entre l'axe de la couronne et celui de la racine va fonctionnellement de pair avec la différenciation sécante redressée de la couronne, et mène à la réduction ou disparition secondaire de l'uvula, phénomène observable par exemple chez les Orectolobiformes (Cappetta 1987, fig. 69, p. 77) Parascylliidae *Pararhincodon* Herman 1976 (par ailleurs holaulacorhize ou hémiaulacorhize selon les espèces (Cappetta, 1987)) ou chez les Orectolobiformes Rhincodontidae *Rhincodon* Smith 1829 (racine holaulacorhize).

- L'absence de cuspides latérales chez *Microtoxodus*, toujours présentes chez les Orectolobiformes (ou au moins rudimentaires, comme chez *Palaorhincodon* Herman 1974).

c) *Microtoxodus* et les Galea Hétérodontiformes :

Le diagnostic différentiel se pose avec des dents antérieures de *Heterodontus*. Contrairement à celui des dents de *Heterodontus* adulte, ici le bord basal de la couronne n'est pas concave. Aucun *Heterodontus* ne développe d'apron, tout au plus peut-on observer sur les dents de juvéniles un tablier convexe. Par exemple, *Paracestracion* (Voir Underwood 2002) (*Heterodontus*) *sarstedtensis* (Thies 1983) de l'Aalénien supérieur de Moorberg et du Toarcien moyen de Halanzy (Delsate *et al.* 1989, 1990, 1991) : absence d'apron, nombreuses cuspides. Chez les dents antérieures d'*Heterodontus semirugosus* Plieninger 1847 du Jurassique supérieur de Schnaitheim et Kelheim, les dents antérieures mesurent 8 à 14 mm ; la couronne des dents antérieures est une lame triangulaire, avec uniquement 2 minuscules cuspides latérales (principalement sur les dents des spécimens juvéniles) ; elle est souvent arrondie ou détruite, ou encore absente sur les dents plus hautes, remplacée alors par une simple bord tranchant. La base de la face labiale de la couronne est incisée (imbrication interdentaire) profondément ou légèrement en 2 ailerons (ceci est typique des Heterodontidae) et aucun apron n'est distingué sur les spécimens figurés (ce qui n'implique pas que la condition chez les juvéniles était pareille). La surface linguale de la couronne près des cuspides latérales porte de fins plis. Une uvula peu marquée marque la base linguale de la couronne et surplombe la racine (rappelons l'absence d'uvula sur le matériel attribué à *Microtoxodus*). La plaque basale est circulaire ou en V (plus étroite que la couronne) avec un large foramen médian.

Sur les dents antérieures d'*Heterodontobatis* Landemaine 1991 du Crétacé, le bord basal de la couronne est concave et forme donc 2 ailes typiques d'*Heterodontus* adulte. Des rides ornent la base de la face labiale. Globalement, les dents antérieures d'*Heterodontus* et *Heterodontobatis* sont plus massives que les spécimens de *Microtoxodus*.

d) *Microtoxodus* et les Galea Lamniformes et Carcharhiniformes, dépourvus d'apron et d'uvula :

Microtoxodus GZB09 est proche des couronnes des dents IGPH 1995-I-1 et 1995-I-2, *Corysodon* sp, de Thies & Candoni 1998. *Corysodon* est un Galea Carcharhiniforme d'affinité familiale incertaine, connu du Kimméridgien (Jurassique supérieur) d'Allemagne et de France. *Corysodon* possède des dents à couronne triangulaire tranchante, à forte compression labio-linguale, et sans cuspidé latérale ni uvula, comme chez *Microtoxodus*, mais avec une ride nette horizontale de la face labiale de la couronne, divisant celle-ci en 2 aires dont la basale est en relief par rapport à l'apicale. Cette ride horizontale mésio-distale et l'absence d'apron différencient *Corysodon* de *Microtoxodus*. La racine de *Corysodon* est au stade hémiaulacorhize, comme chez les Caracharhiniformes Scyliorhinidae.

Microtoxodus ne peut pas être facilement rapproché de *Palaeoscyllium*. *Palaeoscyllium minus* a été synonymisé avec l'Orectolobiforme *Phorcynis catulina* Thiollière 1854 par Cappetta (1987). L'holotype de *Palaeoscyllium formosum* Wagner 1857 est dépourvu de tête, mais un spécimen de *P. formosum* (BSPHB Munich AS I 589b) possède (en plus d'écailles placoides semblables à celle de l'holotype et générotipe *P. formosum*) des dents identiques à *Parasymbolus octevillensis* Candoni (1993), de morphologie scyliorhinide (carcharhiniforme) à couronne multicuspide fortement ornementée de plis, donc très différente de celle de *Microtoxodus*.

Palaeocarcharias de Beaumont 1960 est un Galea (Lamniforme ?) du Kimméridgien de Bavière, dépourvu d'apron et d'uvula, mais avec une couronne très haute et pointue, unicuspidé, qui le différencie de *Microtoxodus* (en plus de sa racine au stade holaulacorhize nettement bifide). Pour Duffin (1988), *Palaeocarcharias* peut être un Lamniforme basal, proche de la lignée Orectolobiforme (par ses caractères de morphologie générale du corps). Les Lamniformes ont une couronne pointue au triangulaire, avec ou sans cuspidé latérale, et une racine bifide.

e) *Microtoxodus* peut être un *Squalea Shirai*, 1996 :

e1) Mais il se différencie des *Squalea* Echinorhiniformes, Dalatiiformes, Centrophoriformes et Squaliformes :

- Les racines manquent sur le matériel GZB, mais en tout cas, leur « cicatrice » n'évoque pas la morphologie d'une racine de type « squaliforme », plate et droite dans le prolongement de la couronne.

- *Microtoxodus* diffère des *Squalea* Echinorhiniformes Echinorhinidae, dépourvus d'apron et d'uvula, mais pourvus d'une racine haute et plate et d'une couronne plus étalée mésio-distalement. Il diffère des dents inférieures de Dalatiiformes Etmopteridae à couronne plate et de grande hauteur

(principalement constituée des apron et uvula hypertrophiés) pourvue d'une cuspide très inclinée distalement au-dessus d'un talon ; il diffère des Dalatiiformes Somniosidae à dents inférieures à cuspide principale oblique inclinée sur une cuspide distale, et haute racine plate ; il diffère des Dalatiiformes Oxynotidae à haute racine, couronne unicuspidé triangulaire (inclinée, sur les positions latérales), et processus labial et lingual très développés ; il diffère des Dalatiiformes Dalatiidae comme *Dalantias* dont les bords sont crénelés et qui portent 1 à 2 cuspides latérales, ou d'*Isistius* (à couronne en lame très plate semblable à celle de *Microtoxodus*, mais sans apron) dont la racine est droite, haute et aplatie labio-lingualement, des Centrophoriformes à cuspide principale inclinée et talon distal, apron bien développé, uvula nette sauf chez *Centrophoroides*, des Squaliformes par l'inclinaison distale importante de la cuspide principale de ces derniers et par l'absence d'uvula sur le matériel toarcien.

e2) *Microtoxodus* évoque néanmoins les dents supérieures parasymphysaires ou antéro-latérales des Squalea Centrophoriformes *Centrophorus* et *Deania*, Oxynotidae et Somniosidae, à dents unicuspidés et ne présentant généralement pas d'uvula (les dents supérieures des Etmopteridae ressemblent au type carcharhiniforme scyliorhinide). Mais il est peu probable que *Microtoxodus* ne soit représenté que par des positions supérieures dans nos tris.

e3) *Microtoxodus* et le Squalea Hypnosqualea *Protospinax* :

Protospinax présente certaines similitudes avec *Microtoxodus* : absence de cuspide latérale, racine hémiaulacorhize, mais chez *Protospinax* l'uvula est nettement développée et il n'y a pas de formation d'apron.

e4) *Microtoxodus* et les autres Squalea Hypnosqualea :

Les Pristiophoriformes conservent l'uvula et peuvent développer un apron différencié ; la couronne est élevée, ses bords latéraux sont étalés à leur base, elle n'a pas l'aspect de lame ; il n'y a pas de cuspide latérale, et la racine est hémiaulacorhize. Les Squatiniformes possèdent un apron nettement différencié, et une uvula de développement variable, la couronne est haute, les bases mésiale et distale de la cuspide unique s'étalent largement, il n'y a pas de cuspide latérale, la racine est au stade hémiaulacorhize. Les Rajiformes se différencient nettement de *Microtoxodus*.

Conclusion sur la position systématique présumée de *Microtoxodus*

Surtout par élimination, et en demeurant très humblement limité à la morphologie de dents isolées fragmentaires, il est tentant d'inclure *Microtoxodus* dans le Superordre des Squalea Shirai 1996, y paraissant « intermédiaire » entre les Squalea Hypnosqualea (*Protospinax*, *Squatina*, Pristiophoriformes, Rajiformes) et les autres Squalea (Squaliformes, Centrophoriformes,

Dalatiiformes, Echinorhiniformes, Hexanchiformes et Chlamydoselachiformes), avec des traits néanmoins de Galea (couronne évoquant le Carcharhiniforme *Corysodon* et les Lamniformes, apron évoquant les Orectolobiformes), peut-être par le jeu complexe des homologies et convergences (voir la situation des Etmopteridae à dents inférieures de type Squalea, et supérieures de type Galea schyliorhiniforme...).

Remarques écologiques sur l'espèce actuelle *Isistius brasiliensis*, dont la proximité de morphologie coronale avec *Microtoxodus* pourrait être indicative de l'écologie de ce dernier: grâce à sa puissante bouche suceuse, ce requin pélagique d'une cinquantaine de centimètres se nourrit d'organismes d'eaux profondes, comme des crustacés, des calmars, mais aussi de grands actinoptérygiens, des cétacés et même de grands requins. L'habitat est tropical, en zone littorale mais aussi de pleine mer.

Squalea Shirai, 1996
Rajiformes Berg, 1940
Archaeobatidae Delsate & Candoni, 2001
Doliobatis weisi Delsate & Candoni, 2001
Pl.3, Fig.2-5

Les 3 morphotypes de l'espèce *Doliobatis weisi* Delsate & Candoni 2001: des dents à forte compression labio-linguale, des dents proches de *Cristabatis* (Pl.3 fig.2), et des dents à forte compression « occluso-basale », correspondant à différentes positions sur les mâchoires (hétérodontie). On présente ici des vues de l'émail au microscope électronique à balayage, après attaque à l'acide chlorhydrique pendant quelques secondes (Pl.3, fig.3). Seules sont présentes les couches SLE (Shiny Layer Enameloid: Pl.3, fig.5) et TFE (Tangled Fiber Enameloid: Pl.3, fig.4), sans PFE (Parallel Fiber Enameloid) typique des Néosélaciens non batomorphes.

Osteichthyes Huxley, 1880
Actinopterygii Klein, 1885
Neopterygii Regan, 1923

- Pycnodontes ? : dents globuleuses à émail lisse ou ponctué de cuvettes; ceci complète la liste des broyeurs de cette localité, ce qui répond bien à la nature lumachellique des dépôts.
- Actinoptérygiens broyeurs de type *Lepidotes*, avec apex lisse et base plissée.
- Actinoptérygiens carnivores cf Pachycormiformes ?
- Ecailles ganoïdes lisses, non ornementées, cf Sémionotiformes vu l'épaisseur (ou Pholidophoriformes, plus minces).

- Coprolithes phosphatés attribuables à des Actinoptérygiens (présents aussi dans la Minette du Toarcien supérieur de Halanzy (Belgique)) cfr *Leptolepis* vu la taille; cependant, aucun otolithe de *Leptolepis* (biais de conservation ?) n'a été trouvé ; il pourrait s'agir également de coprolithes de crustacés.

Conclusions pour Dudelage Ginzeberg

Les Hybodontiformes sont nombreux (*Lissodus*, *Asteracanthus*, boutons dermiques), les synéchodontiformes (*Rhomphaiodon-Synechodus*) et les Batomorphii sont abondants. La majorité des sélaciens (Hybodontiformes, Batomorphii) et un groupe d'Actinoptérygiens (Pycnodontes et probables Sémionotiformes) présentent une spécialisation alimentaire à fonction broyeuse. Une composante originale à dentition très tranchante (*Microtoxodus gülakmani*, nov. gen. nov. sp.) est néanmoins bien représentée. *Rhomphaiodon*, forme typique du Trias supérieur, est reconnu ici aussi, après le Toarcien basal d'Aubange (Belgique). Malgré un matériel très roulé, témoignant d'un transport important par les courants, ou d'un remaniement de sédiments plus anciens, il semble évident que l'écosystème de Ginzeberg implique une abondance de proies à coquille dure, appelant des prédateurs à dentition broyeuse (*Asteracanthus*, *Lissodus*, *Batomorphii*, pycnodontes).

Remarque

La faune de la formation Rodiles (Asturies, Espagne) a donc livré un matériel référé à *Microtoxodus gülakmani* nov. gen. nov. sp. Elle est datée, comme Ginzeberg, de la sous-Zone à Aalensis, et contient également (communication personnelle de J. Herman) :

Lissodus

Synechodontiformes

Sphenodus

Orectolobiformes: cf *Palaeobrachaelurus*, cf *Orectoloboides*, cf *Chiloscyllium*

Batomorphii Archaeobatidae cf *Toarcibatis*

? *Squatina*

? *Protospinax*.

2° SCHÖMBERG (SCHO)

Localisation : Sud de l'Allemagne, Württemberg, près de Dotternhausen (Rottweil).

Biostratigraphie : du sommet de la Zone à Bifrons à la Zone à Thouarsense.

Nous sommes stratigraphiquement très proches de la faune et de la lithologie du niveau à Crassum de Halanzy et de Lorraine en général (voir

Delsate *et al.*, 1989, Delsate, 1990, Delsate & Lepage, 1990, 1991), niveau de condensation résultant probablement de courants marins redistributeurs. Malheureusement les niveaux à Crassum de la carrière-cimenterie Rohrbach à Dotternhausen (célèbre par son musée exposant invertébrés, reptiles marins et poissons du Toarcien) ont été décapés au début des années 1990. Cependant, des fondations de maisons à Schömberg ont livré des sédiments entre les Posidonia Shales et les « Kalkbank » « Limestone » à *Lytoceras jurensense*, sauvegardés par le Dr Jaeger et confiés à nos soins. Les mêmes sédiments ont été triés aussi pour les Serpulides et les Echinodermes.

La stratigraphie des niveaux exposés à Schömberg est quasi semblable à celle décrite par Riegraf *et al.* (1984) pour Dotternhausen. La seule différence est qu'au-dessus de la couche de calcaire perforé (Fucoïdenbank à *Bositra buchi*) des Posidonia shales, il n'y avait pas les 5 cm de Tonmergelschiefer, mais directement les 5 cm de Tonmergelstein, « bone-bed ». Ce niveau est de puissance variable, de 0 à 10 cm. Aucune ammonite n'a été récoltée avec les sédiments, mais vers 1990, 100 m plus loin, le même niveau a livré une faune d'ammonites remaniées et phosphatées de la moitié supérieure de Zone à Bifrons : *Hildoceras bifrons* (rare) et *Peronoceras* (plus fréquente). Les mêmes espèces d'ammonites en même état phosphaté ou remanié sont parfois fixées à la face inférieure de la couche calcaire nodulaire des couches à *Jurensense* du milieu du Toarcien supérieur. Comme dans de nombreuses zones du Sud Ouest de l'Allemagne, aucun fossile-indice de la base du Toarcien supérieur (Zone à *Haugia variabilis*) n'a été trouvé à Schömberg. La couche calcaire à nodules à *Jurensense* (10 cm de banc calcaire, avec nodules, très irrégulier, avec brèches) change d'épaisseur également. Son âge est sans aucun doute de la zone à *Thouarsense*. C'est une roche très caractéristique avec de nombreux spécimens de *Lytoceras jurensense* et de *Grammoceras thouarsense*. Ces espèces ont été également trouvées dans les fondations livrant les sédiments étudiés ici. Avec les *Hildoceras* et *Peronoceras* des travaux antérieurs à proximité des fondations de 2002, les ammonites *Esericeras eseri*, *Polyplectus discoides*, *Grammoceras* sp. ont également été trouvées.

Environ 50 cm au-dessus de la couche calcaire à *Jurensense*, il y a un autre niveau calcaire à nodules, avec des fragments d'une très grande ammonite, peut-être *Alocolytoceras wrighti*, du sommet du Toarcien supérieur.

Chondrichthyes Huxley, 1880
Neoselachii Haswell, 1884
Galea Shirai 1996
(Galeomorphii Compagno 1973)
Orectolobiformes Applegate 1972
Palaeobrachaelurus Thies 1983.
Pl.7, Fig.1-2

Matériel : quelques dents.

Description de SCHO09 : cuspide principale basse, abrasée, quelques plis obliques en face linguale, face labiale lisse sans carène, apron rectangulaire net, 2 cuspides latérales très robustes.

Discussion

L'absence de carène en face labiale écarte l'Orectolobiforme *Annea*. Cette dent évoque aussi le Neoselachii incertae sedis *Jurobatos*, identification non retenue car chez *Jurobatos* l'apron est peu marqué et les cuspides sont beaucoup moins élevées.

Annea Thies 1983

Deux dents incomplètes de ce genre, avec carène médiane typique.

? *Mesiteia* Kramberger, 1885

? *Mesiteia* sp.

Pl.7, Fig. 3

SCHO08 est une haute dent orectolobiforme (une cuspide, des cuspides latérales, un apron, une uvula) évoquant le spécimen BGR064 fig. 11 de Thies (1989). La partie basale de la couronne est très étendue, et porte une haute cuspide pointue et 2 petites cuspides latérales fines ; la base de la face labiale est un apron convexe plutôt effilé, sans délimiter d'apophyse différenciée par des angles de jonction. La partie basale de la couronne de la dent figurée par Thies (1989) est un tablier hypertrophié plus convexe, linguiforme, également sans délimitation d'un apron du tablier. Un tel tablier labial hypertrophié n'existe guère que chez *Mesiteia*.

? *Chiloscyllium* Müller & Henle, 1837

Pl.7, Fig. 4-5

Matériel et description : plusieurs dents de type *Chiloscyllium*, avec tablier convexe, avec ou sans apron différencié net. La dent SCHO06 présente une inclinaison distale nette, avec des bords tranchants; son aile distale est conservée et porte une petite cuspide basse, l'apron est présent mais peu marqué; sa racine est du type hémiaulacorhize. La dent SCHO1201 présente une forte inclinaison distale, avec des bords tranchants et une aile latérale conservée, sans cuspide apparente; l'apron est présent mais peu marqué.

Discussion

Cette morphologie évoque aussi l'Hypnosqualea *Protospinax* dont certaines formes à cuspides fort développées et inclinées ont été décrites et

figurées par Thies (1983), Planche 5 fig 1. et Planche 6 fig. 1-2, attribuées à *Protospinax muftius* et Planche 7 fig. 6-7-8 attribuées à *Heterodontus duffini*, mais qui pour nous seraient toutes des Orectolobiformes cf *Chiloscyllium*.

Squalea Shirai, 1996
Synéchodontiformes Duffin & Ward, 1993
Synechodus vel *Rhomphaiodon* sp.
Pl.9, Fig. 1-3

Matériel : dents très abondantes, mais de mauvaise conservation, sans racine.

Description

La cuspide principale SCHO3 n'est pas très haute, elle présente une inclinaison linguale importante, et montre une large cavité pulpaire, elle est ornée de plis forts déterminant des concavités dans la couronne, ces plis atteignent l'apex, alors que des plis intermédiaires plus brefs, ne l'atteignent pas. A leur base, les plis se rejoignent en feston, du même type que celui observé sur la dent latérale SCHO13.

Il existe de nombreuses dents latérales, comme SCHO13 avec crête occlusale mésio-distale, apex de la cuspide principale basse abrasé, et ornementation en feston à la base des plis, surmontant des alvéoles pentagonaux à subcirculaires.

Discussion

Certains spécimens évoquent les Hybodontiformes de Arratia *et al.* (2002, p. 214, fig. 3), mais les sections de spécimens SCHO ne seraient pas aussi creuses, quoique celles de *Rhomphaiodon*, synéchodontiforme, sont étroites aussi. Le feston rejoignant la base des plis est assez typique de *Synechodus*. Le bord basal des cuspides conservées est concave vers l'apex, ce qui évoque aussi nettement les synéchodontiformes.

De nombreux denticules dermiques sont du type synéchodontiforme, avec couronne en feuille, et racine étroite (voir Duffin & Ward 1993).

Squalea Shirai, 1996
Squalea incertae sedis
Microtoxodus gülakmani gen. nov., sp. nov.
Pl.6, Fig.4

SCHO 801: cuspide triangulaire à très forte compression labio-linguale; la face linguale montre l'emplacement de la racine disparue.

Squalea Shirai, 1996

Hynosqualea Carvalho & Maisey, 1996
Protospinacidae Woodward, 1919
Protospinax Woodward 1919
Protospinax sp

Matériel : quelques dents.

Dents avec cuspide principale à peine détachée de la couronne, avec souvent une cuspide accessoire distale, et parfois une cuspide latérale mésiale, très basses. Les couronnes sont lisses, sans ornementation.

Rajiformes Berg, 1940
Archaeobatidae Delsate & Candoni, 2002
cfr *Toarcibatis* Delsate & Candoni, 2002

Matériel et description

Une dizaine de dents allongées mésio-distalement ou plus globuleuses. L'uvula est brève, la barre horizontale de surplomb, typique du profil uvulaire de *Toarcibatis* du Toarcien des Couches à Crassum de Lorraine est moins marquée, mais le bombement de l'uvula en profil n'atteint pas celui de *Cristabatis*.

Osteichthyes Huxley, 1880
Actinopterygii Klein, 1885
Pl.9, Fig.4-6

- Dents de *Dapedium* : dents bicuspidées en mitre, relativement hautes, ou polycuspides asymétriques : SCHO 10, SCHO1101 (Pl. 9, fig. 4 et 5).
- des dents bicuspidées en mitre, petites et basses pourraient néanmoins appartenir aussi à *Tetragonolepis*.
- Dents de type Sémionotiforme, possible *Lepidotes* : SCHO701 (Pl. 9, fig. 6), rappelant aussi le « Perléidiforme aff *Platysiagum*» de l'Hettangien de Fontenoille (Delsate *et al.* 2002).
- dents acuminées, de type carnivore cf Pachycormiformes, Eugnathidae ou Caturidae ?
- Résidus de Pholidophoriformes (écailles ganoïdes lisses) et de Leptolepiformes, cf Dentalospléniaux, Quadratum et Hyomandibulaires.
- Remarque : Absence d'otolithes de type *Leptolepis*
- Lépidotriches indéterminés.

Conclusion pour Schömburg

Les Synéchodontiformes et les Batomorphii sont abondants, les Orectolobiformes très variés mais moins nombreux qu'en Lorraine ; on note la présence du nouveau taxon *Microtoxodus güllakmani*.

CONCLUSION

Les deux localités représentent deux divisions du Toarcien, dont les différences de faune reflètent plus les différences d'écosystèmes (proies / prédateurs) que deux 2 stades évolutifs ou paléogéographiquement dissociés. Schömberg est marqué par l'abondance des poissons actinoptégyiens, et Dudelange par l'abondance de petits bivalves et gastéropodes.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement le Dr Simone Guerin-Franiatte (Nancy, F), Mr Robi Weis (MNHN, L), le Dr Manfred Jaeger (Musée de Paléontologie de Rohrbach Zement, Dotternhausen, D), le Dr Marc Roche (ULg, Liège, B) et le Dr J. Herman (S.G.B., Bruxelles, B) pour leur participation à notre projet.

TAXON	CRASSUM	SCHOMBERG	GZBIERG	ASTURIAS
Hybodus			?	
Asteracanthus			+	
Lissodus			+	+
Rhomphaoidon/Synechodus	+	+++	++	+
Sphenodus	+			+
Protospinax	++	+	+	?+
Agaleus			+ ?	
Palaeobrachaelurus	+++	+	+	+
Chiloscyllium	+++	+	+	+
Orectoloboides	+			+
Annea	++	+		
Phorcynis	+			
Mesiteia		+		
Squatina	+			?+
Jurobato	++			
Microtoxodus nov. gen.		+	+	+
Heterodontus	++	+ ?	+ ?	
Batomorphii	++	++	++	+
Leptolepis	++	+	?	
Carnivores (pachycormif.)	++	++	+	
Pycnodontes			+	
Dapedium	++	+		

Fig. 3 : Tableau récapitulatif des faunes du Toarcien de Lorraine (« Crassum », Ginzeberg), d'Allemagne du Sud (Schomberg) et du Nord de l'Espagne (Asturies). Le nombre de + indique l'abondance relative.

BIBLIOGRAPHIE

- ARRATIA, G., KRIWET, J., HEINRICH W.D., 2002 - Selachians and actinopterygians from the Upper Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl.*, Geowiss. Reihe, **5**, 207-230.
- BATCHELOR, T.J., WARD D.J., 1990 - Fish remains from a temporary exposure of Hythe Beds (Aptian-Lower Cretaceous) near Godstone, Surrey. *Mesozoic research*, **2** (4), 181-203.
- BERNARDEZ, E., 1993 - Selaceos del Jurásico de Asturias. *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*, 34-35, Madrid.
- CANDONI, L., 1993 - Découverte de *Parasymbolus octevillensis* gen. et sp. nov. (Scyliorhinidae, Elasmobranchii) dans le Kimméridgien de Normandie, France. Belgian Geological Survey, Professional Paper 264, 147-156.
- CAPPETTA, H., 1987 - Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii : 1-193. In H.-P. Schultze (ed.) Handbook of Palaeoichthyology, Vol.3b, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- CARVALHO, M.R. de, J.G. MAISEY J.G., 1996 - The phylogenetic relationship of the Late Jurassic shark *Protospinax* Woodward 1919 (Chondrichthyes, Elasmobranchii). In : Mesozoic Fishes-Systematics and Palaeoecology, Proceedings of the International meeting Eichstätt, 1993, eds. G. Arratia & G. Viohl, Verlag F. Pfeil. 9-46.
- CARVALHO, M.R. de, 1996 - Higher-level Elasmobranch Phylogeny, Basal Squalians, and Paraphyly. 35-62 In : Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R. & G.D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes, Academic Press, San Diego, 575 p.
- CUNY, G., 2002 - Les requins sont-ils des fossiles vivants ? L'évolution des poissons cartilagineux. EDP Sciences, 205 p.
- CUNY, G., J. BENTON M., 1999 - Early radiation of the neoselachian shark in western Europe. *Geobios*, **32** (2), 193-204.
- 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 1990-1*, **242**, 53 p. Bruxelles.
- DELSATE, D., 1999 - L'Ichthyofaune du Toarcien luxembourgeois. Cadre général et Catalogue statistique. *Travaux scientifiques du M.N.H.N.Luxembourg*, **30**, 1-101.
- DELSATE, D., GODEFROIT P., 1995 - Chondrichthyens du Toarcien inférieur d'Aubange (Lorraine belge). - In : Herman, J. and Van Waes, H. (eds.). *Elasmobranchs et stratigraphie. Professional Paper*, **278**, 23-43 ; Brussels (Belgian Geological Survey).
- DELSATE, D., HERMAN, J., LEPAGE J.C., 1989 - Nouvelles faunes d'Elasmobranchs du Toarcien de la Lorraine belge. *Bull. Soc. belge Géologie*, **98** (1), 77-80.

- DELSATE, D., LEPAGE J.C., 1990 - Découverte d'une faune originale d'Elasmobranches dans les phosphates du Toarcien lorrain (couches à *Coeloceras crassum*). *Bull. Acad. Soc. Lor. Sc.*, **29** (3), 153-161.
- DELSATE, D., LEPAGE J.C., 1991 - Requins et Raies en Lorraine. *Geolor Magazine*, **3**, 6-9.
- DELSATE, D., CANDONI L., 2001 - Description de nouveaux morphotypes dentaires de Batomorphii toarciens (Jurassique inférieur) du Bassin de Paris : Archaeobatidae nov. fam. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.* **102**, 131-143.
- DELSATE, D., CANDONI L., 2003 - Les premières raies (Chondrichthyes-Elasmobranchii) au Jurassique Inférieur en Lorraine (Luxembourg, Belgique, France) et dans le Bassin de Paris. *Bull. Acad. Lor. Sc.*, **41**, 93-104.
- DELSATE, D., DUFFIN C., 1999 - A new fish fauna from the Middle Triassic (Upper Muschelkalk) of Moersdorf (Grand Duchy of Luxembourg). *Trav. Sci. Mus. Nat. hist. Nat. Lux.*, **32**, 5-53.
- DELSATE, D., THIES D., 1995 - Teeth of the fossil shark *Annea* THIES 1983 (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Toarcian of Belgium. J. Herman & H. Van Waes, éditeurs. *Service Géologique de Belgique, Professional Paper*, **278**, 45-64.
- DELSATE, D., DUFFIN, C.J., WEIS R., 2002 - A new microvertebrate fauna from the Middle Hettangian (Early Jurassic) of Fontenoille (Province of Luxembourg, south Belgium). *Memoirs of the Geological Survey of Belgium*, **48**, 83 p.
- DUFFIN, C.J., 1988 - The Upper Jurassic selachian *Palaeocarcharias* de Beaumont (1960). *Zool. J. Linnean Soc.*, **94**, 271-286.
- DUFFIN, C.J., 1993 - Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-port (north-east France). J. Herman & H. Van Waes, éditeurs. *Service Géologique de Belgique, Professional Paper*, **264**, 7-32.
- DUFFIN, C. J., 2001 - Synopsis of the selachian genus *Lissodus* Brough 1935. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **221** (2), 145-218.
- DUFFIN, C.J., WARD D., 1993 - The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. Elasmobranches et Stratigraphie. J. Herman & H. Van Waes, éditeurs. *Service Géologique de Belgique, Professional Paper*, **264**, 53-102.
- HERMAN, J., HOVESTADT-EULER, M., HOVESTADT D.C., 1989 - Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Editor: M. Stehmann. Part A: Selachii : N° 3 : Order Squaliformes. Families: Echinorhinidae, Oxynotidae and Squalidae. *Bull. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique. Biologie*, **59**, 101-157.
- KRIWET, J., RAUHUT, W.M., GLOY U., 1997 - Microvertebrate remains, (Pisces, Archosauria) from the Middle Jurassic (Bathonian) of southern France. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **226** (1), 1-28.

- LANDEMAINE, O., 1991 - Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du sud-ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmobranches. *Soc. Amicale Géologues Amateurs*, **1**, 1-45.
- NOLF, D., 1988 - Dents de requins et de raies du Tertiaire de la Belgique. Int. Roy. Sc. Nat. Belg. Fossiles de Belgique, 184 p.
- REES, J., UNDERWOOD C., 2002 - The status of the shark genus *Lissodus* Brough 1936, and the position of the nominal *Lissodus* species within the Hybodontoida (Selachii). *J. Vertebrate Palaeont.*, **22** (3), 471-479.
- RIEGRAF, W., WERNER, G., LÖRCHER F., 1984 - Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias epsilon). Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 195 p.
- SHIRAI, S., 1996 - Phylogenetic interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii), 9-34. In : Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R. & G.D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes, Academic Press, San Diego, 575 p.
- THIES, D., 1983 - Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **58**, 1-116.
- THIES, D., 1989 - Some problematical sharks teeth (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Early and Middle Jurassic of Germany. *Paläont. Z.*, **63** (1-2), 103-117.
- THIES, D., 1993 - New evidence of *Annea* and *Jurobatos*, two rare neoselachians (Pisces, Chondrichthyes) from the Jurassic of Europe. J. Herman & H. Van Waes, éditeurs. *Service Géologique de Belgique, Professional Paper*, **264**, 137-146.
- THIES, D., CANDONI L., 1998 - *Corysodon* Saint-Seine 1949, a valid genus of Mesozoic Neoselachian shark. *Geologica Palaeontographica*, **32**, 221-233.
- UNDERWOOD, C.J., 2002 - Sharks, rays and a chimaeroid from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Ringstead, southern England. *Palaeontology*, **45** (2), 297-325.
- WOODWARD A.S., 1889 - Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). 1. Elasmobranchii. xlv + 474 p. London.

PLANCHES

Planche 1

Fig. 1 : GZB01, *Asteracanthus* sp., vue occlusale oblique ; Fig. 2 : GZB15, *Asteracanthus* sp., vue occlusale ; Fig. 3: GZB15, *Asteracanthus* sp., section et vue occlusale oblique.

Planche 2

Fig. 1 : GZB04, *Lissodus* sp., vue occlusale ; Fig.2 : GZB04, *Lissodus* sp., vue labiale ; Fig. 3 : GZB07, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., vue occlusale oblique ; Fig. 4 : GZB06, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., profil ; Fig. 5 :

GZB06, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., vue occlusale ; Fig.6 : GZB07, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., vue occlusale ; Fig. 7 : GZB07, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., vue occlusale oblique ; Fig. 8 : GZB05, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., profil ; Fig. 9 : GZB05, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., vue occlusale ; Fig. 10 : GZB05, *Lissodus guenneguesi* nov. sp., profil latéral.

Planche 3

Fig. 1 : GZB1101, cf *Chiloscyllium*, vue labiale ; Fig. 2 : GZB23, *Doliobatis weisi*, vue occlusale ; Fig. 3 : *Doliobatis weisi*, ultrastructure de l'énameloïde, couche SLE sur TFE ; Fig. 4 : *Doliobatis weisi*, ultrastructure de l'énameloïde, couche TFE ; Fig. 5 : *Doliobatis weisi*, ultrastructure de l'énameloïde, couche SLE.

Planche 4

Fig. 1 : GZB18, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., holotype en vue labiale ; Fig. 2 : GZB18, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., holotype en vue linguale ; Fig. 3 : GZB29, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue labiale ; Fig. 4 : GZB29, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue linguale ; Fig. 5 : GZB25, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue labiale ; Fig. 6 : GZB25, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue linguale ; Fig. 7 : GZB09, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue labiale.

Planche 5

Fig. 1 : GZB18, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue labiale ; Fig. 2 : GZB18, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue linguale ; Fig. 3 : *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue occlusale linguale ; Fig. 4 : GZB09, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue occlusale labiale ; Fig. 5 : GZB09, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue occlusale labiale ; Fig. 6 : *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue occlusale labiale.

Planche 6

Fig. 1 : GZB08, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue labiale ; Fig. 2 : GZB08, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue de profil ; Fig. 3 : GZB08, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue linguale ; Fig. 4 : SCHO801, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue linguale ; Fig. 5 : GZB16, *Microtoxodus gülakmani* nov. sp., vue linguale.

Planche 7

Fig. 1 : SCHO09, *Palaeobrachaelurus* sp., vue labiale ; Fig. 2 : vue occlusale oblique ; Fig. 3 : SCHO08, ? *Mesiteia*, vue labiale ; Fig. 4 : SCHO06, ? *Chiloscyllium*, vue linguale ; Fig. 5 : SCHO06, ? *Chiloscyllium*, vue labiale.

Planche 8

Fig. 1 : GZB22, cf *Rhomphaiodon* sp., vue linguale ; Fig. 2 : GZB22, *Rhomphaiodon* sp., profil ; Fig. 3a : GZB21a, denticule dermique Hybodontidae ou Polyacrodontidae, vue externe ; Fig. 3b : GZB21b, denticule dermique, Hybodontidae, vue externe ; Fig. 4 : GZB02, cf *Rhomphaiodon* sp., vue labiale ; Fig. 5 : GZB02, cfr *Rhomphaiodon* sp.,

vue occlusale labiale ; Fig. 6 : GZB02, cf *Rhomphaiodon* sp., profil ;
Fig. 7 : GZB20a, *Agaleus* ou Hemiscylliidae indéterminé, vue occlusale.

Planche 9

Fig. 1 : SCHO13, *Synechodus* ou *Rhomphaiodon*, dent postéro-latérale, vue oblique ; Fig. 2 : SCHO03, *Synechodus* ou *Rhomphaiodon*, cuspide principale de dent antérieure, profil ; Fig. 3 : SCHO013, *Synechodus* ou *Rhomphaiodon*, cuspide principale de dent antérieure, vue labiale ; Fig. 4 : SCHO1101, *Dapedium*, vue occlusale oblique ; Fig. 5 : SCHO10, *Dapedium*, vue occlusale latérale ; Fig. 6 : SCHO701, Sémionotiforme cf *Lepidotes* ?, profil.