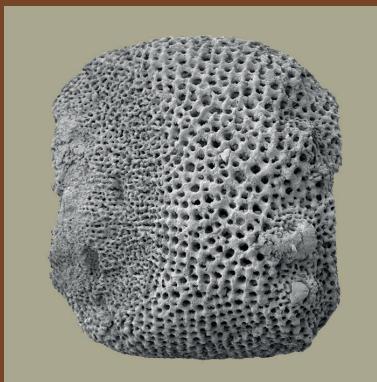




Le Jurassique au Luxembourg (1)



Vertébrés, échinodermes et céphalopodes du Bajocien



Robert Weis &
Ben Thuy
(éditeurs)

71 2015

Travaux scientifiques
du Musée national
d'histoire naturelle
Luxembourg



Ferrantia est une revue publiée à intervalles non réguliers par le Musée national d'histoire naturelle à Luxembourg. Elle fait suite, avec la même tonaison, aux TRAVAUX SCIENTIFIQUES DU MUSÉE NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE DE LUXEMBOURG parus entre 1981 et 1999.

Comité de rédaction:

Eric Buttini
Guy Colling
Edmée Engel
Thierry Helminger

Mise en page:

Romain Bei

Design:

Thierry Helminger

Prix du volume: 15 €

Rédaction:

Musée national d'histoire naturelle
Rédaction Ferrantia
25, rue Münster
L-2160 Luxembourg

Tél +352 46 22 33 - 1
Fax +352 46 38 48

Internet: <http://www.mnhn.lu/ferrantia/>
email: ferrantia@mnhn.lu

Échange:

Exchange MNHN
c/o Musée national d'histoire naturelle
25, rue Münster
L-2160 Luxembourg

Tél +352 46 22 33 - 1
Fax +352 46 38 48

Internet: <http://www.mnhn.lu/ferrantia/exchange>
email: exchange@mnhn.lu

Page de couverture:

1. *Synechodus cf. duffini* (MnhnL BM661), dent antéro-latérale. Vue labiale.
2. *Hyperlioceras desori*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS408).
3. *Enakomusium ferrugineum* (Boehm), BU 313, Longwy Formation, Laeviuscula Zone, early Bajocian, Middle Jurassic of Longwy, France. Median LAP in external view.

Citation:

Robert Weis & Ben Thuy (éditeurs) 2015. - Le Jurassique au Luxembourg (1) - Vertébrés, échinodermes et céphalopodes du Bajocien. Ferrantia 71, Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg, 112 p.

Date de publication:

24 août 2015
(réception du manuscrit: 10.12.2014)

Impression:
Imprimerie Faber, Mersch



Ferrantia

71

Le Jurassique au Luxembourg (1)

Vertébrés, échinodermes et céphalopodes du Bajocien

Robert Weis & Ben Thuy (éditeurs)

Luxembourg, 2015

Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle Luxembourg

Robert Weis & Ben Thuy (éditeurs)

Le Jurassique au Luxembourg (1)

Vertébrés, échinodermes et céphalopodes du Bajocien

Table des matières

Robert Weis & Ben Thuy

Biodiversité et paléontologie

5-7

Biodiversity and palaeontology

7

Dominique Delsate & Roland Felten

Chondrichthyens et Actinoptérygiens du Bajocien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg et des régions frontalières

9-38

Introduction

9

Cadre géologique et stratigraphique

10

Matériel et méthodes

11

La faune de Longwy (Bajocien inférieur, Zone à Laeviuscula)

12

La faune de Rumelange-Ottange (Bajocien inférieur, Zone à Humphriesianum)

14

Comparaisons des faunes du Toarcien au Bathonien (Jurassique inférieur-moyen)

31

Remerciements

33

Références

34

Lea D. Numberger-Thuy & Ben Thuy

An unusual echinoderm assemblage from the earliest Bajocian (middle Jurassic) of Luxembourg, with special emphasis on the ophiuroids (Echinodermata, Ophiuroidea)

39-52

Introduction

40

Geological context

40

Material and methods

41

Results

43

Systematic palaeontology

45

Discussion

50

Acknowledgments

51

References

51

Driss Sadki, Robert Weis, Robert Haas

Ammonites et bélémnites des "Couches à Sonninia" (Bajocien inférieur) du Grand-duché de Luxembourg

53-86

Introduction

54

Cadre géologique et stratigraphique

55

Matériel et méthodes	55
Descriptions systématiques	58
Remarques stratigraphiques	64
Conclusions	65
Remerciements	65
Références	65
Ben Thuy	
A peri-reefal brittle-star (<i>Echinodermata, Ophiuroidea</i>) assemblage from the Middle Jurassic of the northeast Paris Basin	87-106
Introduction	88
Geological context	89
Material and methods	90
Systematic palaeontology	90
Discussion	102
Acknowledgments	103
References	103

Biodiversité et paléontologie

Robert Weis & Ben Thuy

Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, section paléontologie
25 rue Münster, L-2160 Luxembourg
rweis@mnhn.lu.; ben.thuy@mnhn.lu

Les couches du Bajocien inférieur (Jurassique moyen : environ 170 millions d'années) constituent les plus jeunes dépôts marins aujourd'hui présents sur le territoire luxembourgeois. Les fossiles trouvés dans ces couches sédimentaires témoignent d'un milieu de vie varié, avec une faune riche en vertébrés et invertébrés. La mise en place d'une plateforme carbonatée, comparable aux Bahamas actuels, est le théâtre d'importants bouleversements de paléo-biodiversité dans le contexte global des changements évolutifs. Des exemples d'un tel changement sont mis en évidence chez les céphalopodes, comme les ammonites, chez lesquels la famille des Graphoceratidés est relayée notamment par les Sonninidés et Stephanoceratidés. La taxonomie des ammonites de la partie inférieure du Bajocien grand-ducal ainsi que leur répartition stratigraphique sont détaillées ici pour la première fois dans la contribution de D. Sadki, R. Weis et R. Haas. L'étude de dents millimétriques de poissons osseux et cartilagineux, récupérées par lavage et tamisage de sédiments, permet de retracer la présence de requins modernes et de groupes dont l'évolution est très peu connue, comme les chimères. Le catalogue des taxons découverts au cours des dernières années, par D. Delsate et R. Felten, constitue un premier grand pas pour l'étude de ces faunes qui sont encore loin d'avoir livré tous leurs secrets. Les échinodermes sont un groupe généralement peu connu du grand public, mais sont d'une importance capitale pour la reconstruction des environnements anciens. Leur histoire évolutive est également d'un grand intérêt puisque certains des groupes présents au Jurassique existent encore dans les mers d'aujourd'hui. C'est dans ce contexte que se situent les contributions de B. Thuy et de L. Numberger-Thuy et B. Thuy sur les échinodermes, et plus particulièrement les ophiures.



Fig. 1: Scientific volunteers excavating the "Conglomérat à Sonnina" beds at Rollesberg section, Differdange, in 1984. - Collaborateurs scientifiques bénévoles fouillant les niveaux des "Couches à Sonnina" au site du Rollesberg, Differdange, en 1984. Photo MnhnL.

L'étude paléontologique des faunes du Bajocien grand-ducal est également un bon exemple pour l'excellente collaboration qui s'est instaurée entre professionnels et amateurs lors des dernières décennies. Une grande partie du matériel publié dans ce volume, et notamment les céphalopodes et dents de requins, a été découverte et mise à disposition par des collaborateurs scientifiques bénévoles du MnhnL, notamment dans le cadre des fouilles de 1984 au Rollesberg, près de Differdange



Fig. 2: Members of amateur geologist associations Géolor and A.G.M.P . studying the Bajocian beds at the Rumelange-Ottange quarry, under the supervision of B. Lathuilière from Lorraine University (May 2004). - Membres des associations de géologues-amateurs Géolor et A.G.M.P, étudiant les couches du Bajocien dans la carrière de Rumelange-Ottange, sous la supervision de B. Lathuilière de l'Université de Lorraine (Mai 2004). Photo Morgan Meyer/MnhnL.

(Fig. 1). Cette collaboration entre paléontologues-amateurs et scientifiques avait d'ailleurs déjà porté ses fruits en 2005 avec la publication de l'inventaire paléontologique et minéralogique du Bajocien de la carrière de Rumelange-Ottange (Fig. 2).

Dans cette optique, le présent volume constitue une étape supplémentaire de la recherche sur le patrimoine paléontologique du Luxembourg, dans le contexte de l'étude globale de la biodiversité et des environnements au Jurassique.

Robert Weis
Chercheur, Section Paléontologie

Ben Thuy
Conservateur, Section Paléontologie

Biodiversity and palaeontology

The Lower Bajocian (Middle Jurassic: approximately 170 million years) strata are the youngest marine deposits exposed on the Luxembourg territory. The fossils recovered from these strata document diversified palaeo-habitats including rich vertebrate and invertebrate faunas. The development of a Bahama-type carbonate platform witnessed important turnovers in palaeo-biodiversity within the global framework of evolutionary changes. Examples are found within the cephalopod record, with the ammonite family Graphoceratidae superseded by the Sonninidae and Stephanoceratidae. The ammonite record and stratigraphic distribution in the lower part of the Early Bajocian of Luxembourg is outlined for the first time in the study by D. Sadki, R. Weis and R. Haas. Microscopic teeth of bony and cartilaginous fish retrieved from sediment sieving residues reveal the presence of modern-type sharks and of groups with a yet poorly understood geological history (e.g. Chimaeras). The faunal spectrum presented in the study by D. Delsate and R. Felten is a first major step towards a better understanding of these fish assemblages which are yet to unveil many of their secrets. Echinoderms, although not at the focus of public awareness, are

of outstanding importance for the exploration of ancient marine environments. Their evolutionary history is a promising playground for further-reaching studies, especially since many of the groups known from the Jurassic still occur in present-day oceans. New insights in this respect are provided by the contributions of B. Thuy and L. Numberger-Thuy and B. Thuy on echinoderms and in particular ophiuroids.

The study of Lower Bajocian fossils from Luxembourg furthermore exemplifies the outstanding collaboration between professional and amateur scientists that arose in the course of the last few decades. Most of the specimens studied in the present volume were discovered and provided by scientific volunteers of the MnhnL, in particular during the 1984 field work campaign at the Rollesberg section near Differdange (Fig. 1). Among the most notable outcomes of this collaboration was the palaeontological and mineralogical compendium of the Bajocian strata exposed in the Rumelange-Ottange quarry, published in 2005 (Fig. 2).

In this respect, the present volume is yet another step in the exploration of the Luxembourg palaeontological heritage as part of the global research on Jurassic biodiversity and ecosystems.

Robert Weis
Researcher, Department of Palaeontology

Ben Thuy
Curator, Department of Palaeontology

Chondrichthyens et Actinoptérygiens du Bajocien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg et des régions frontalières

Dominique Delsate & Roland Felten

Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, section paléontologie

25 rue Münster, L-2160 Luxembourg

dominique.delsate@mnhn.lu; roland.felten@education.lu

Schlüsselwörter: Mittlerer Jura, Unteres Bajocium, Laeviuscula Zone, Humphriesianum Zone, Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali, Actinopterygii, Longwy, Ottange-Rumelange, Pariser Becken.

Zusammenfassung

Wir beschreiben die Faunen von Elasmobranchien, Holocephalen und Actinopterygien, welche in den Ablagerungen des unteren Bajociums von nordöstlichen Pariser Becken gesammelt wurden. Sie erweitern die

biostratigraphischen Profile des regionalen Toarciums und werden mit Faunen aus dem englischen Bathonium verglichen, mit denen es viele Gemeinsamkeiten gibt.

Keywords: Middle Jurassic, Lower Bajocian, Laeviuscula Zone, Humphriesianum Zone, Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali, Actinopterygii, Longwy, Ottange-Rumelange, Paris Basin.

Abstract

We present here the fauna of elasmobranchs, holocephali and actinopterygians collected in the sediments of the lower Bajocian of the north-eastern Paris Basin. They

extend the biostratigraphic charts of regional Toarcian, and are compared to those of the English Bathonian, with whom they share many elements.

Mots-clés : Jurassique Moyen, Bajocien inférieur, Zone à Laeviuscula, Zone à Humphriesianum, Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali, Actinopterygii, Longwy, Ottange-Rumelange, Bassin de Paris.

Résumé

On présente ici les faunes des Elasmobranches, Holocéphales et Actinoptérygiens recueillies dans les sédiments du Bajocien inférieur du Nord-Est du Bassin de Paris. Elles prolongent les tableaux biostratigra-

phiques du Toarcien régional, et sont comparées à celles du Bathonien anglais, avec lesquelles elles présentent de nombreux éléments communs.

Introduction

Le but de cette note n'est pas l'exposé exhaustif des espèces et la description de nouveaux taxons, mais un catalogue faunique basé sur les collections du Musée national d'histoire naturelle du Luxembourg (MNHN) et des collections privées de ses collaborateurs scientifiques (Roland Felten, Jean-Paul Fayard).

Le lavage-tamisage-tri systématique de sédiments du Bajocien inférieur sur les frontières franco-belge et franco-luxembourgeoise (Fig. 1) a déjà fourni quelques résultats : la présentation d'une faunule de la Zone à Laeviuscula de Longwy (Delsate 1993b), et un exposé préliminaire des Chondrichthyens et Actinoptérygiens de la Carrière d'Ottange-Rumelange (Delsate & Felten 2005). Le présent travail fournit des informations et illustrations complémentaires sur ces deux faunes.

Cadre géologique et stratigraphique

Longwy

Le Bajocien inférieur (Zone à *Laeviuscula*) de la tranchée du Viaduc de contournement de Longwy à Mont-Saint-Martin/Piedmont (profil : voir Delsate 1993b), à la frontière franco-belge, a livré des dents isolées de *Protospinax* cf. *P. carvalhoi*, d'Orectolobiformes indéterminés, de *Synechodontiformes* et de Batomorphes indéterminés.

Ottange-Rumelange

Bintz et al. (1973) ont fourni le profil lithostratigraphique de la carrière Weisskaufl à Rumelange, sur la frontière franco-luxembourgeoise. L'actuelle carrière d'Ottange-Rumelange (anciennement "Intermoselle") exploitée par le Groupe Ciments Luxembourgeois se situe dans le prolongement de la carrière Weisskaufl aujourd'hui désaffectée. Le profil lithostratigraphique de cet affleurement fourni par Lathuilière (2005) est reproduit ici (Fig. 2A).

Les unités lithologiques étudiées dans ce travail sont le Calcaire et les Marnes sableuses d'Audun-le-Tiche. Les sédiments sont datés par l'ammonite de zone *Stephanoceras humphriesianum*. Les marnes sous-jacentes, entre les corps récifaux du Calcaire d'Audun-le-Tiche, ont livré une faune plutôt pauvre de *Synechodus*, *Protospinax*, Orectolobiformes et Actinoptérygiens (?Pachycormiformes et Pycnodontiformes). Les alternances marnocalcaires (Marnes sableuses d'Audun-le-Tiche) recouvrant les corps récifaux livrent une faune plus abondante et diversifiée. La couche marneuse IV/12 recouvrant le calcaire lumachellique (brèche coquillière) IV/11 est la plus productive (Fig. 2B), avec des Actinoptérygiens (sémionotiformes Macrosemiidae, Pycnodontiformes, probables Pachycormiformes et Furidae), des Chondrichthyens comprenant des Hybodontiformes (?*Hybodus*, *Acodus*, *Lissodus*, "*Polyacodus*") ainsi que des Néosélaciens représentés par des Hexanchoidei (*Paraorthacodus*, *Pseudonotidanus*, et *Sphenodus* cf. *S. longidens*), des Protospinacidae (*Protospinax magnus* et *P. bilobatus*), des *Synechodontiformes* (*Synechodus levis* et *Synechodus* cf. *S. duffini*), des Heterodontiformes (*Paracestracion* sp.) ainsi qu'un Orectolobiforme nouveau. Les Holocephali Chimaeriformes sont représentés par une plaque dentaire de *Callorhynchidae*.

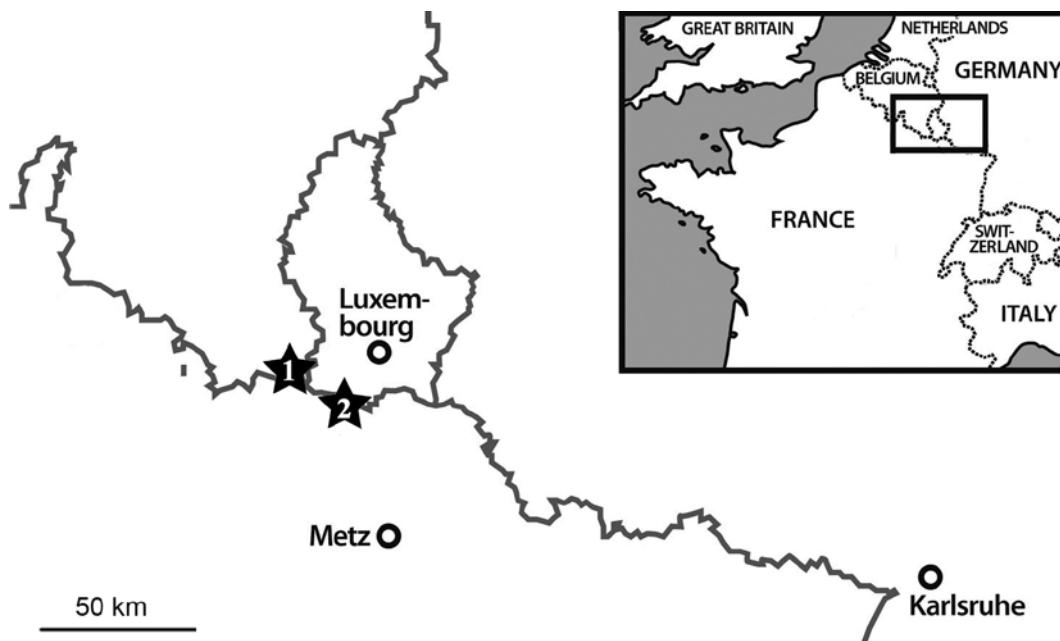


Fig. 1: Carte des localités (marquées par une étoile) : (1) Longwy Piedmont ; (2) Carrière d'Ottange-Rumelange.

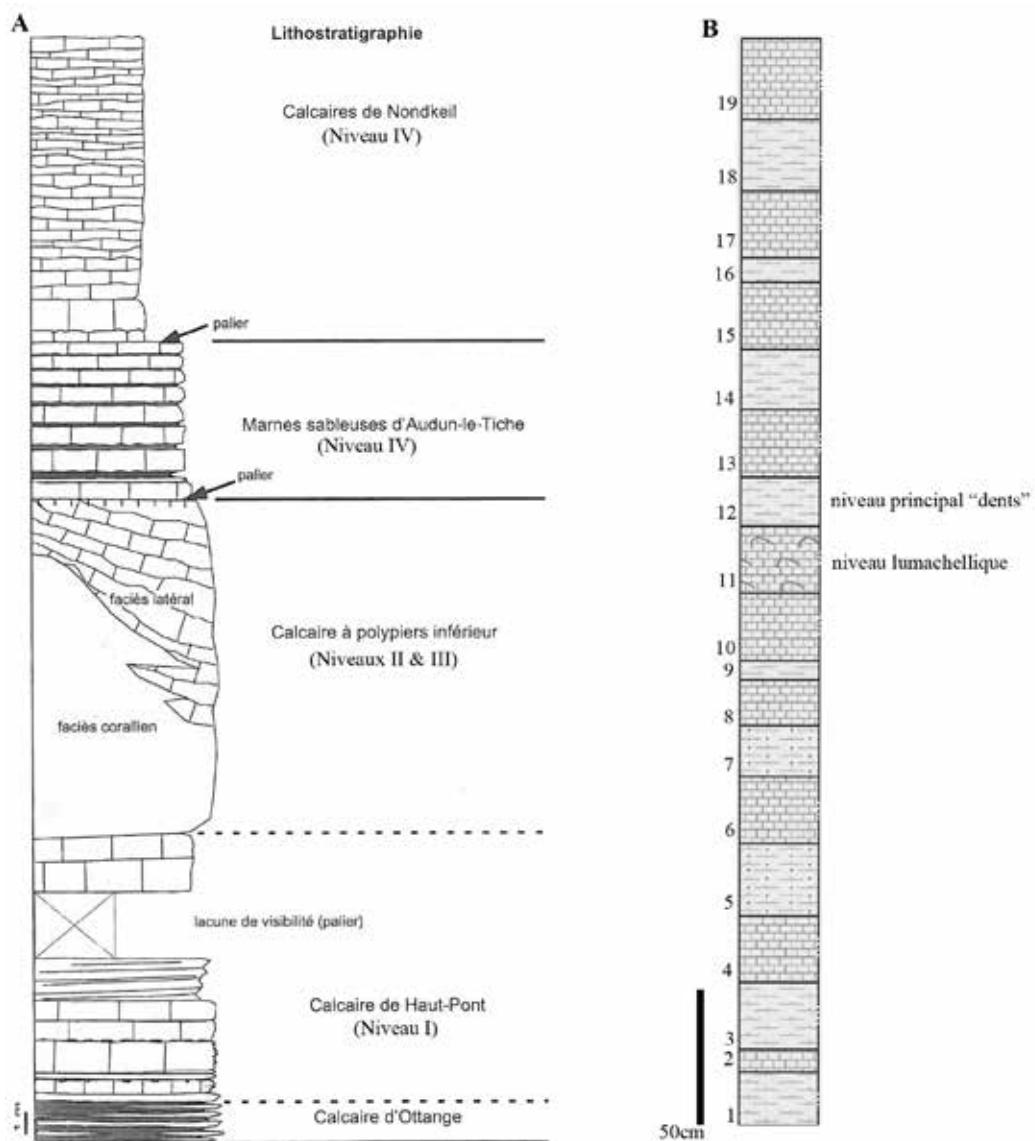


Fig. 2: - A. Colonne stratigraphique de la carrière d'Ottange-Rumelange (coupe suivant Lathuilière 2005). - B. Détail du niveau IV : séquence marno-calcaire des Marnes sableuses d'Audun-le-Tiche avec numérotation des bancs, suivant le relevé de terrain Weis & Bornain 2005 (non-publié).

Matériel et méthodes

Le matériel de Longwy (numéros de collection BM393-LGW) est conservé dans les collections du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg. La microfaune a été recueillie sous microscope stéréoscopique, à partir de sédiments

inférieurs à 1,5 mm traités à l'acide acétique à 10%, lavés sur bas nylon puis séchés..

Le matériel d'Ottange-Rumelange figuré dans ce travail est conservé dans les collections du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg (MnhnL : codes BM, BM-RUMA) ; du matériel d'étude supplémentaire est conservé dans les

collections privées de Roland et Gilles Felten (Dudelange), de Marcelline Haas (Steinsel) et de Jean-Paul Fayard (Thionville). Les spécimens macroscopiques ont été délicatement retirés des marnes et du refus de tamis de 1,5 mm, tandis que la microfaune a été recueillie sous microscope stéréoscopique, à partir de sédiments inférieurs à 1,5 mm traités à l'acide acétique à 10%, lavés sur bas nylon puis séchés. Le procédé de séparation par densité sur liqueur lourde (bromoforme) a également été utilisé pour séparer et concentrer la fraction phosphatée contenant les restes de Vertébrés.

Nous avons fait le choix de suivre la classification des Chondrichthyes de Cappetta (2012) plutôt que celle de Klug (2010). Nous avons aussi choisi, contrairement à Capetta (2012), de mettre le genre *Polyacrodus* dont la validité est très contestée (Rees, 2008; Koot, 2014) entre guillemets ainsi que d'utiliser le Superordre Selachimorpha (Nelson, 1984) plutôt que Squalomorphii (Compagno, 1973) car l'appartenance de certains taxons comme les Protospinacidae à ce groupe phylogénétique est contestée par de récents travaux (Adolfsson & Ward, 2014).

La faune de Longwy (Bajocien inférieur, Zone à *Laeviuscula*)

Classe Chondrichthyes Huxley, 1880

Sous-classe Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Subcohorte Neoselachii Compagno 1977

Superordre Selachimorpha Nelson, 1984

Famille Protospinacidae Woodward, 1918

Genre *Protospinax* Woodward, 1918

Protospinax cf. *carvalhoi* Underwood & Ward 2004

Figs. 3A, 3C

1993b *Protospinax* sp. – Delsate : fig. 3a, 3b.

Matériel : Deux spécimens (LGW101, LGW40).

Fig. 3: Chondrichthyens de la zone à *Laeviuscula* de Longwy. A. *Protospinax* cf. *carvalhoi*. (MnhnL LGW10), vue basale (A) - B. Orectolobiforme indet. (MnhnL LGW20), vue labiale (B). - C. *Protospinax* cf. *carvalhoi*. (MnhnL LGW40). Vue labiale (C1) et apicale oblique (C2). - D. Batomorphii indet. Vues de profil (D1), labiale (D2), apicale (D3). (MnhnL LGW50). - E. Batomorphii indet. (MnhnL LGW30). Vue apico-linguale.

Description : En vue orale, la couronne est de contour rhomboïdal chez les dents antérieures (Fig. 3A) et étirée mésio-distalement chez les dents latérales (Figs. 3C1-2); elle porte une cuspide très basse. La face labiale est plate et lisse. La face linguale montre une luette triangulaire brève. La racine est bilobée (Fig. 3A), mais encore au stade hémiaulacorhize (ses 2 lobes sont imparfaitement séparés par un canal partiellement ouvert à ses extrémités linguale et labiale).

Superordre Galeomorphii Compagno, 1973

Ordre Orectolobiformes Applegate, 1972

Famille Brachaeluridae Applegate, 1972

Brachaeluridae indet.

Fig. 3B

1993b Orectolobiforme indéterminé – Delsate : fig. 4.

Matériel : Un spécimen (LGW20-1).

Description : La couronne brisée est trapue et lisse et conserve une cuspide principale triangulaire et une cuspide latérale triangulaire basse.

Ordre Synechodontiformes Duffin & Ward, 1993

Famille Palaeospinacidae Regan, 1906

Palaeospinacidae indet.

Les tris n'ont livré que des cuspides dépourvues de racines et indéterminables au niveau générique (voir Delsate 1993b: figs 8-9, 10a, 10b).

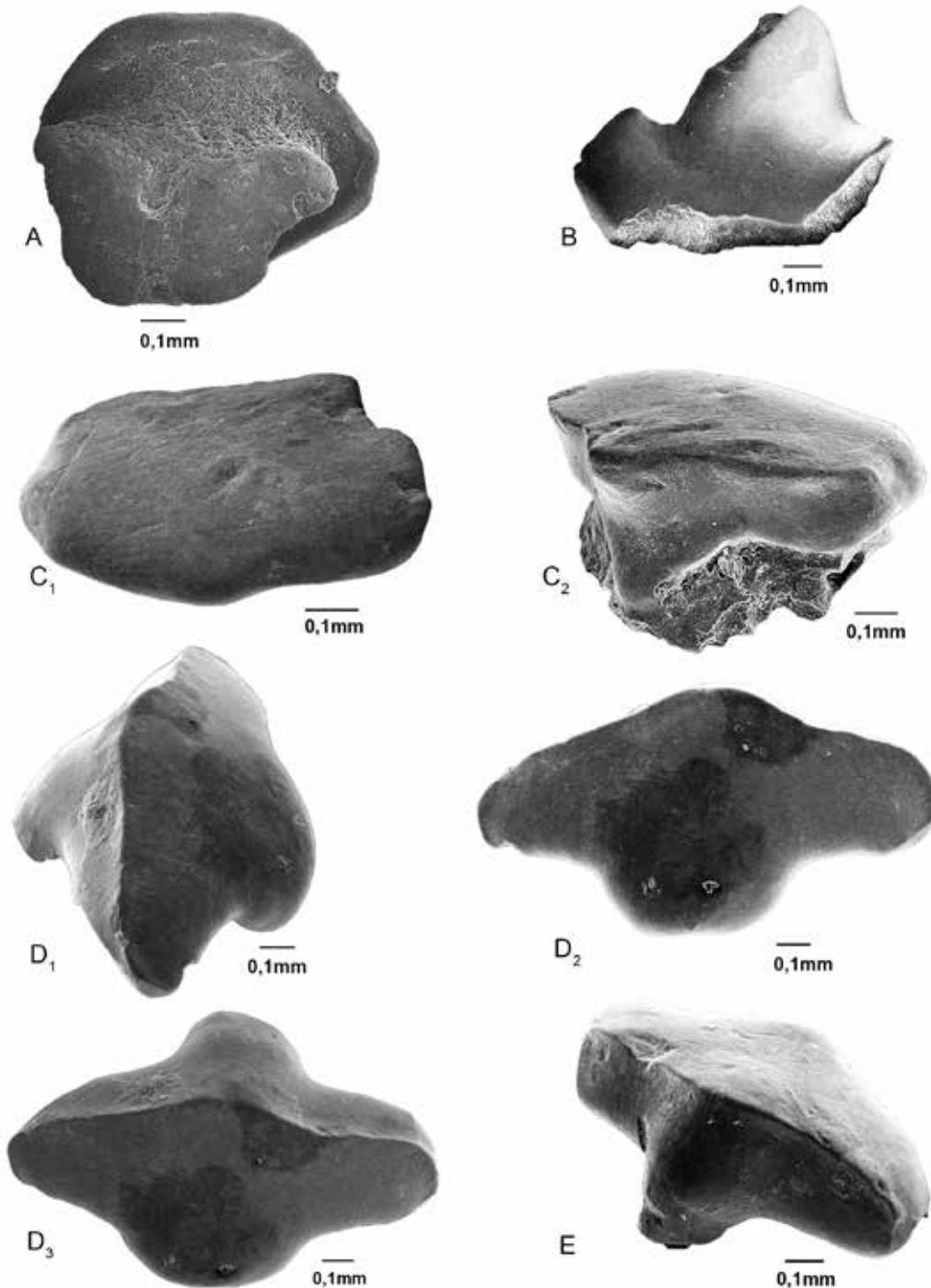
Superordre Batomorphii Cappetta, 1980

Famille Archaeobatidae Delsate & Candoni, 2001

? Archaeobatidae indet.

Figs. 3D1-3, 3E

Les tris ont livré plusieurs couronnes (Delsate 1993b: figs 6-7 ; "Spathobatis") montrant un tablier de contour triangulaire (Fig. 3E) ou rectangulaire (Figs. 3D2-3) et une luette dont la morphologie évoque celle de *Cristabatis* Delsate & Candoni, 2001.



Sous-classe **Actinopterygii** Cope, 1887

Infra-classe **Neopterygii** Regan, 1923

Division **Halecostomi** Regan, 1923 (*sensu* Patterson 1973)

Ordre **incertae sedis** (non Semionotiformes sensu Lopez-Arbarello, 2012)

Famille **Dapediidae** Lehman, 1966

Dapediidae indet.

Matériel : Une dent (Figs. 4A1-3).

Description : La couronne est formée de 6 portions en rayons, chaque rayon portant 2 ou 4 cuspides en bosses basses. Cette couronne est attribuée à un Dapediidae sur base de la comparaison au matériel du Toarcien inférieur (Delsate 1999 : 26, fig. 9b), reproduit ici pour information (Fig. 10G). En effet les vomers (dentition supérieure) et les préarticulaires (mandibule, face interne) de *Dapedium* portent des dents multicuspidées (Delsate 1999; Mudroch et al. 1999; Delsate 2005).

Division **Halecomorphi** Cope, 1872

Halecomorphi indet.

Figs. 4B, 4C1-2, 4D1-2

Matériel : 3 dents (MnhnL LGW70, LGW80, LGW90).

Description : Dents peu hautes, à apex pincé, tranchant et incurvé, formé d'une cuspide principale et flanqué de 2 cuspides plus basses, en oreilles (voir Delsate et al. 2002b).

La faune de Rumelange-Ottange (Bajocien inférieur, Zone à *Humphriesianum*)

Classe **Chondrichthyes** Huxley, 1880

Sous-classe **Elasmobranchii** Bonaparte, 1838

Cohorte **Euselachii** Hay, 1902

Ordre **Hybodontiformes** Maisey, 1975

Superfamille **Hybodontoidea** Owen, 1846

Famille **Hybodontidae** Owen, 1846

? Genre **Hybodus** Agassiz, 1837

? **Hybodus** sp.

Figs. 5A-B

Matériel : plusieurs spécimens dans les collections Felten et MnhnL (BM679-680).

Description : Les dents sont robustes, les plis ornant la face labiale de la couronne sont bien marqués, avec souvent une nodosité à leur base. Les dents latérales et postérieures sont basses. Le type dentaire est mixte, agrippeur et broyeur.

Répartition stratigraphique : Le genre *Hybodus* est présent du Permien jusqu'à la fin du Crétacé.

Famille **Acrodontidae** Casier, 1959

Genre **Acrodus** Agassiz, 1838

Acrodus sp.

Fig. 5C

Matériel : Une dent (MnhnL BM385) et plusieurs fragments dans la collection MnhnL et Felten.

Description : La longueur mésio-distale de la couronne dépasse le centimètre ; elle est basse, ornée de très nombreux plis qui naissent à partir de la crête occlusale et s'étendent sur les faces labiale et linguale. La morphologie broyeuse est très proche de celle des espèces du Jurassique inférieur (Casier 1959).

Répartition stratigraphique : *Acrodus* est connu depuis le Trias inférieur et surtout abondant dans la partie inférieure du Jurassique inférieur (Delsate & Duffin 1993, Casier 1959), mais ce genre est encore bien représenté au Jurassique moyen (exemple, *Acrodus* de l'Aalénien de la région du Mans; Biddle 1993), et atteint la partie moyenne du Crétacé (Dalinkevicius 1935, Cappetta 2012).

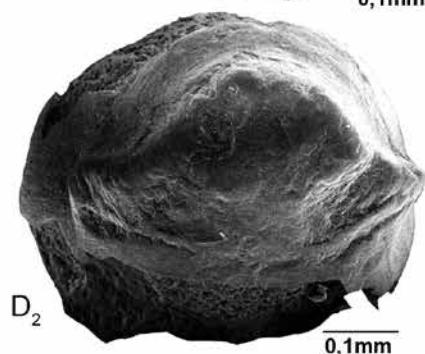
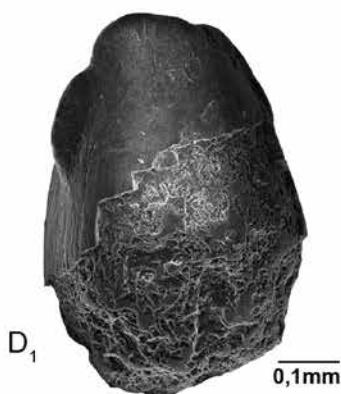
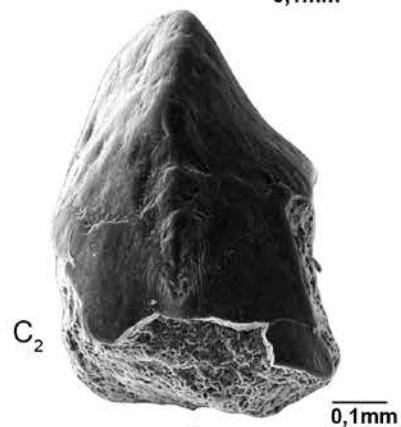
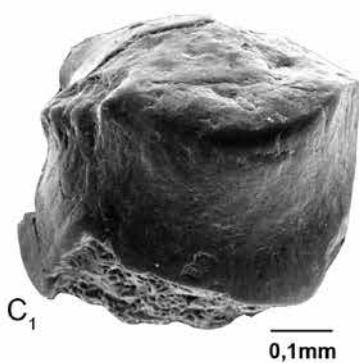
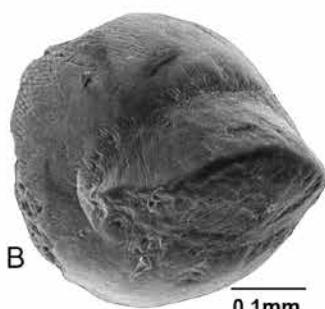
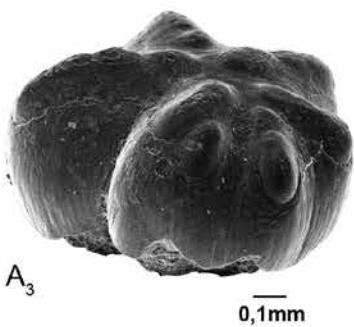
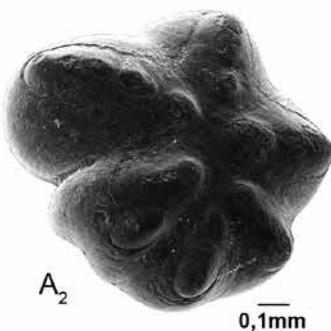
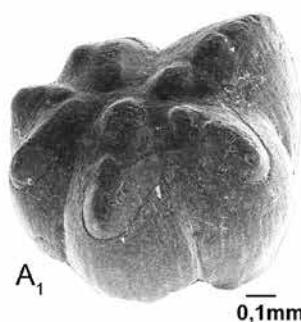
Hybodontiformes incertae familiae

Genre "**Polyacrodus**" "**Polyacrodus**" sp.

Fig. 5D

Matériel : Un spécimen de la collection MnhnL (BM681).

Fig. 4: Actinoptérygiens de la zone à *Laeviuscula* de Longwy. A. Dapediidae indet., dent vomérienne ou préarticulaire (MnhnL LGW60), vues apicale oblique (A1), apicale (A2), et de profil (A3). - B. Halecomorphi indet. (MnhnL LGW90), vue apicale (B) - C. Halecomorphi indet. (MnhnL LGW70). Vues apicale (C1) et de profil (C2) - D. Halecomorphi indet. (MnhnL LGW80). Vue de face (D1) et apicale (D2).



Description : Cuspides latérales isolées, pyramidales, ornées de plis très puissants avec nodosités à leur base.

Répartition stratigraphique : Du Trias inférieur au Crétacé supérieur, Europe, Russie, Groenland. Des spécimens en connexion anatomique sont connus du Trias inférieur du Groenland.

Famille **Lonchidiidae** Herman, 1977

Genre **Lissodus** Brough, 1935

Ce genre fossile est connu par des squelettes partiels et des dents isolées.

Lissodus sp.

Fig. 5E

Matériel : Une dent (BM682).

Description : Cette forme globuleuse est lisse mais creusée de cuvettes, elle évoque *Lissodus guenneguesi* Delsate, 2004 du Toarcien supérieur de Ginzebierg (Dudelange, Luxembourg).

Répartition stratigraphique : *Lissodus* est connu du Trias inférieur au Crétacé supérieur.

Des spécimens en connexion anatomique ont été découverts dans le Trias inférieur africain.

Subcohorte **Neoselachii** Compagno, 1977

Les Néosélaciens (Cuny, 2013) comprennent les Selachimorphes (tous les requins actuels en sont), les Batomorphes (toutes les raies actuelles en sont) ainsi que certains genres de requins paléozoïques d'affinité incertaine comme *Cooleyyella* ou *Mcmurdodus* (Ginter, 2010; Andreev & Cuny, 2012). A la différence des Euselachii, l'émailloïde des Néosélaciens Selachimorphes est organisé en plusieurs couches (3 chez les Selachimorphes les plus évolués) dont une, diagnostique du groupe, qui possède des cristaux s'amalgamant en faisceaux parallèles à l'axe de la surface de la dent (Andreev & Cuny, 2012; Cuny, 2013). Toutefois, de récents travaux (Guinot & al., 2013) ont montré que cette couche a été

reconnue chez un Ctenacanthiformes du Permien d'Arizona, ce qui en fait maintenant un caractère taxonomique discutable. Pour un état des lieux complet des recherches actuelles sur l'émailloïde des requins, voir Enault & al., 2015. Ces couches de faisceaux de cristaux, d'orientations différentes et constituant l'émailloïde, accroissent la résistance des dents des Selachimorphes.

Superordre **Selachimorpha** Nelson, 1984

Ordre **Hexanchiformes** Buen, 1926

Sous-ordre **Hexanchoidei** Garman, 1913a

Famille **Orthacodontidae** Glikman, 1957

Genre **Sphenodus** Agassiz, 1843

Ce genre dominant au Bajocien inférieur de la carrière d'Ottange-Rumelange est représenté par des dents hautes, fines et pointues munies de bords tranchants, parfaitement adaptés pour transpercer ou dilacerer les proies. Il évoque les Lamniformes du Tertiaire par convergence morphologique. Le matériel est représenté par plusieurs dizaines de dents dans les collections Felten, Fayard et MnhnL .

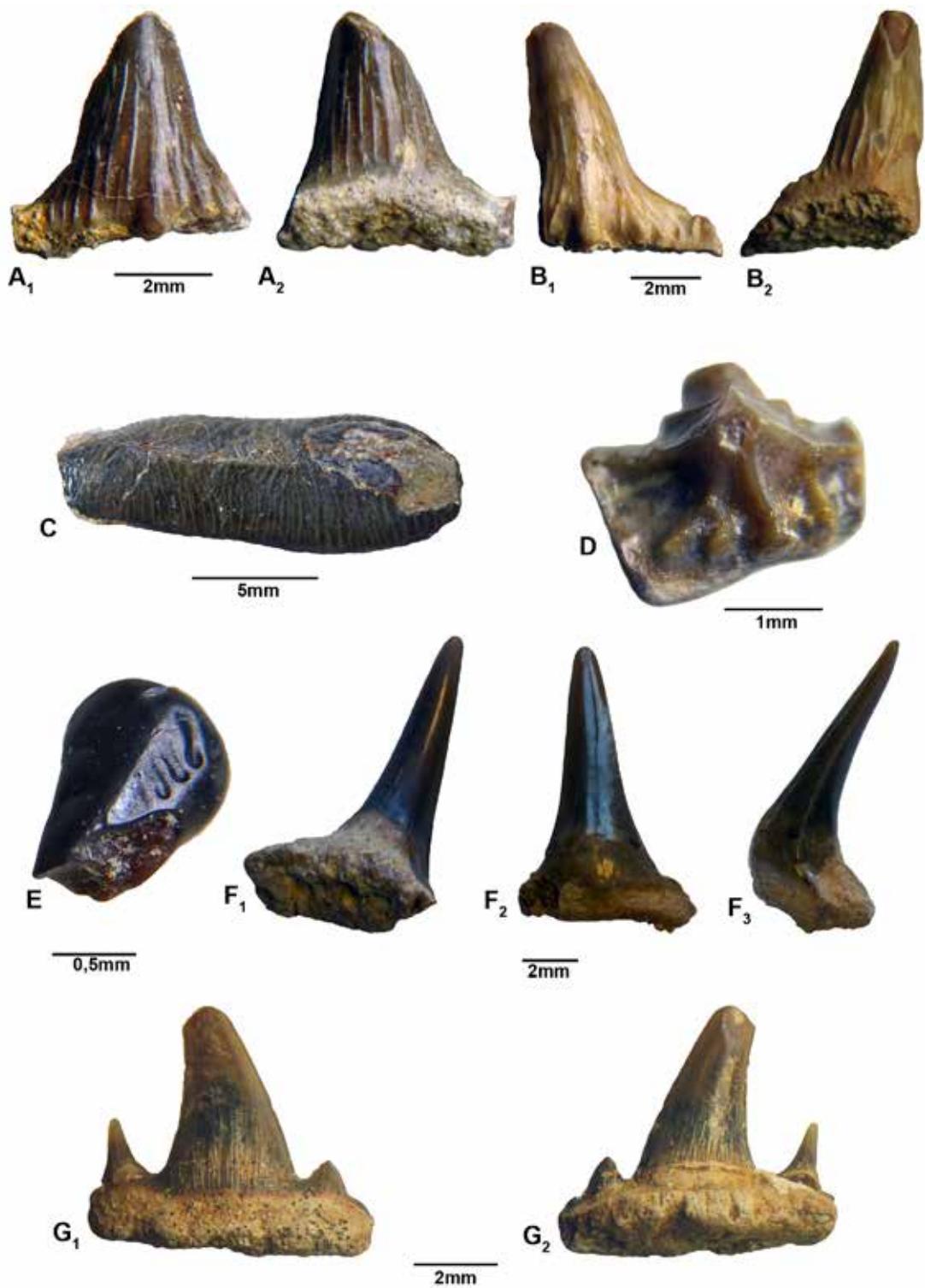
Sphenodus cf. *S. longidens* Agassiz, 1843

Fig. 5F

Matériel : Une dent (MnhnL BM683).

Description: *Sphenodus* cf. *S. longidens*, très fréquent à Ottange-Rumelange, est représenté par des dents millimétriques à centimétriques et à couronne haute et tranchante, de profil souvent sigmoïde (en S). Des plis brefs ornent la base de la face linguale de la couronne. La base de la face labiale présente une fréquente dépression verticale. Les spécimens possédant des cuspides latérales sont très rares (positions dentaires latérales ou postérieures). La racine, plus rarement conservée, est robuste, rectangulaire, subovale ou légèrement triangulaire, avec une projection de direction linguale constante, et traversée de canaux nutritifs bien marqués. La ligne de jonction couronne-racine en face linguale présente une courbure typique convexe vers l'apex.

Fig. 5: Chondrichthyens de la zone à *Humphriesianum* d'Ottange-Rumelange. A. *Hybodus* sp. (MnhnL BM679), vues labiale (A1) et linguale (A2). - B. *Hybodus* sp. (MnhnL BM680), vues labiale (B1) et linguale (B2). - C. *Acrodus* sp. (MnhnL BM385). - D. " *Polyacrodus* " sp. (MnhnL BM681). - E. *Lissodus* sp. (MnhnL BM682). - F. *Sphenodus* cf. *S. longidens* (MnhnL BM683), vues linguale (F1), labiale (F2) et de profil (F3). - G. *Paraorthacodus* sp. (MnhnL BM684), vues labiale (G1) et linguale (G2).



Répartition stratigraphique : *Sphenodus* est connu du Sinémurien jusqu'à la base du Cénozoïque (Danien), avec une morphologie des couronnes très conservatrice, d'aspect Lamniforme. En Lorraine, *Sphenodus* est également présent dans le Toarcien et l'Aalénien.

Famille Paraorthacodontidae Glikman, 1958

Genre *Paraorthacodus* Glikman, 1957

Paraorthacodus sp.

Figs. 5G, 6A

Matériel : Deux dents (BM684-685).

Description : Ce genre se distingue parfois difficilement de *Synechodus* [voir les discussions animées entre Thies et Cappetta à ce sujet]. Sa couronne est également nettement moins haute que celle de *Sphenodus*, et porte généralement des plis bien marqués. La cuspide principale est haute par rapport aux cuspides latérales, basses et très nettement séparées de la cuspide principale. Les cuspides latérales sont souvent au nombre de plusieurs paires. Les dents latérales et postérieures demeurent pointues (acuminées). La racine est de contour réniforme en vue basale sur les dents antérieures et droite sur les dents postérieures.

Répartition stratigraphique : le genre est présent au Jurassique inférieur avec *Paraorthacodus* sp. du Carixien de Bornholm (Rees 1998) et du Domérien de Suède (Rees 2000). *Paraorthacodus arduennae* du Carixien des Ardennes françaises (Delsate, 2001), *Paraorthacodus* cf. *P. kruckowi* du Domérien du Mans (Biddle, 1993), *Paraorthacodus kruckowi* de l'Aalénien de Moorberg (Allemagne septentrionale) (Thies, 1983) et persiste jusqu'au Paléocène: *Paraorthacodus eocaenus* (Leriche 1902).

Famille Pseudonotidanidae Underwood & Ward, 2004

Genre *Pseudonotidanus* Underwood & Ward, 2004

Pseudonotidanus sp.

Fig. 6B

Matériel : Une dent (MnhnL BM686).

Description : La couronne de BM686 est lisse et ornée de plis brefs restreints à la partie inférieure de ses faces labiale et linguale; l'axe de la cuspide principale présente une torsion (de sens non déterminable sur un spécimen incomplet), qui se superpose à son inclinaison distale; la couronne porte également une cuspide latérale très basse.

Discussion : Cette morphologie est compatible avec celle de *Pseudonotidanus* dont la couronne est néanmoins le plus souvent lisse ou très peu ornée.

Répartition stratigraphique : La famille des Pseudonotidanidae comprend les genres *Pseudonotidanus* (Underwood & Ward, 2004), connu du Toarcien avec *P. politus* (Thies, 1992) et *P. terencei* (Delsate & Godefroit, 1995), du Bathonien avec *P. semirugosus* (Underwood & Ward, 2004), ainsi que *Welcommia* connu du Bathonien inférieur ou moyen de Normandie (Cuny & Tabouelle 2014), de l'Oxfordien moyen d'Allemagne (Klug & Kriwet 2010) au Crétacé inférieur (Valanginien) du sud de la France (Cappetta 1990, 2012). Klug (2010) considère que la famille des Pseudonotidanidae appartiennent à l'Ordre des Synechodontiformes.

Superordre Selachimorpha Nelson, 1984

Famille Protospinacidae Woodward, 1918

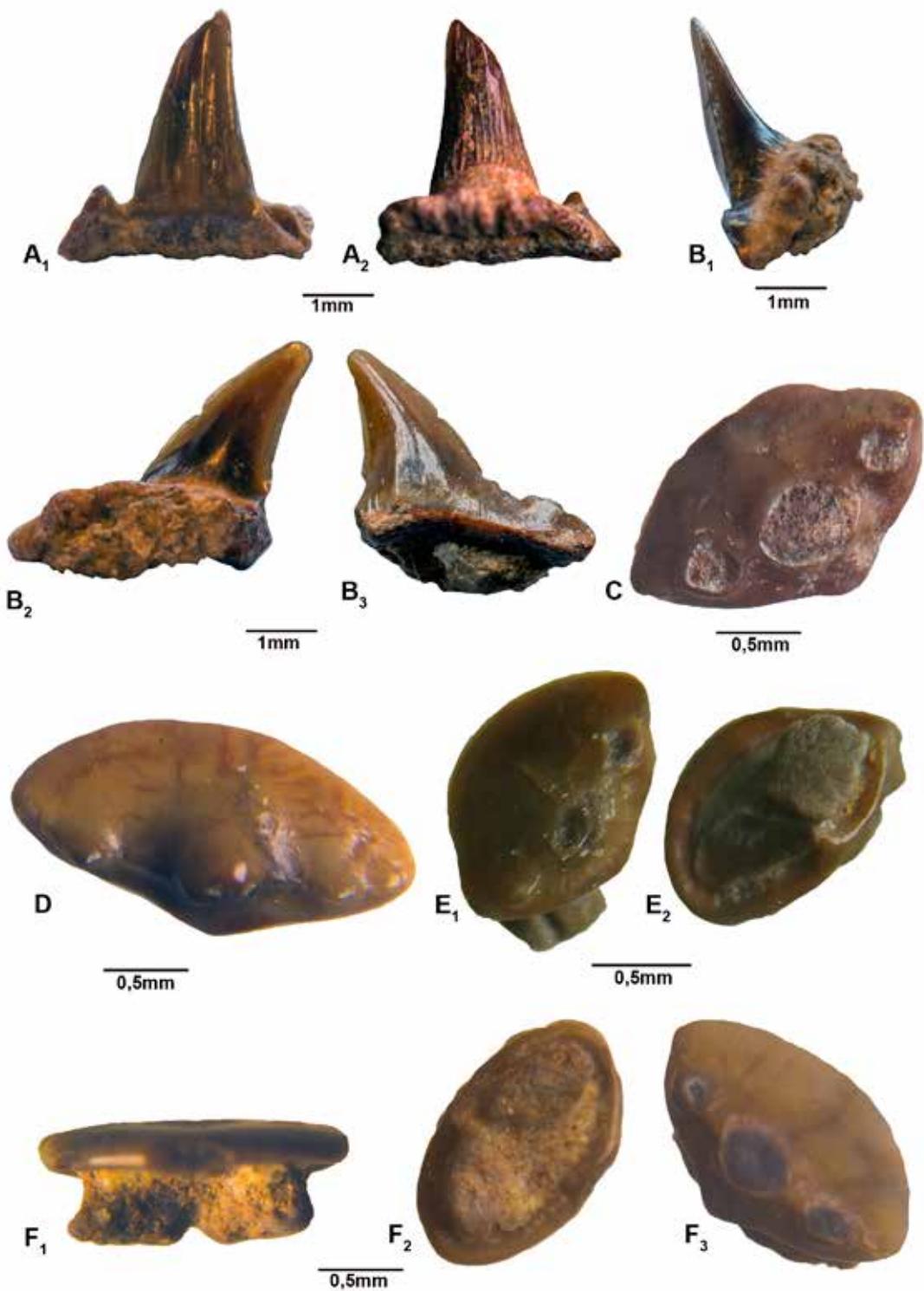
Genre *Protospinax* Woodward, 1918

Les dents attribuées à *Protospinax* sont les secondes en abondance, dans le Jurassique moyen de la carrière d'Ottange-Rumelange, après *Sphenodus*.

Kriwet 2003 (à condition de corriger la figure 3: 3I est BGR12508 *Protospinax* sp 2, et 3J est BGR12059 *Squalogaleus*) fournit des caractères de distinction entre *Protospinax* de *Squalogaleus*:

- La partie supérieure de la face labiale de la couronne est concave chez *Protospinax*; elle est convexe ou rectiligne chez *Squalogaleus*;
- La visière labiale (tablier) est modérée chez *Protospinax*, elle est forte et allongée chez *Squalogaleus*,

Fig. 6: Chondrichthyens de la zone à *Humphriesianum* d'Ottange-Rumelange. A. *Paraorthacodus* sp. (MnhnL BM685), vues labiale (A1) et linguale (A2). - B. *Pseudonotidanus* sp. (MnhnL BM686), vues de profil (B1), linguale (B2) et labiale (B3). - C. *Protospinax magnus* (MnhnL BM688b), dent antéro-latérale. - D. *Protospinax magnus* (MnhnL BM687a), dent latérale ou postérieure, cuspide principale peu usée. - E. *Protospinax bilobatus* (MnhnL BM689), vues apicale (E1) et basale (E2). - F. *Protospinax bilobatus* (MnhnL BM690). Vue de profil basal (F1), basale (F2) et apicale (F3).



- Le bord labial du tablier est concave chez *Protospinax*, mais convexe et formant presque une protubérance chez *Squalogaleus*
- L'uvula (luette) est triangulaire et allongée chez *Protospinax*, elle est pointue et modérément développée chez *Squalogaleus*.
- La face linguale de la couronne de *Squalogaleus* est concave en profil; Duffin 1993 insiste sur le profil convexe et en bosse de la face linguale de la couronne de *Protospinax*, mais Kriwet 2003 signale que ce caractère semble présenter une variation selon la position sur la mâchoire et que la face linguale de la couronne est concave sur les spécimens de *Protospinax* du Jurassique de Pologne (Kleby), de même que les spécimens de *P. Annectans* de Thies 1983.

Les caractères de *Protospinax* se retrouvent sur nos spécimens, quoique le bord du tablier puisse être légèrement convexe plutôt que concave. La concavité du bord labial n'apparaît pas vraiment sur les spécimens que nous figurons ici. A noter que *Protospinax* porte une luette, mais que le tablier labio-basal ne porte aucune apophyse ou autre structure particulière.

Remarque : Les représentants du genre *Protospinax*, les Heterodontiformes et les Orectolobiformes ne dépassaient probablement pas le mètre, et devaient parcourir les fonds marins bien oxygénés, à la recherche de petits poissons ou d'invertébrés. Ils n'ont jusqu'à présent pas été identifiés avant le Toarcien, et forment un ensemble caractérisé par la possession de structures dentaires particulières: une racine fine, arquée [en forme de "V"], indivise ou divisée plus ou moins profondément en 2 lobes, une couronne très fine et dotée de caractères comme la luette et le tablier ou visière, avec, du moins chez les Orectolobiformes et les Batomorphes, (déjà connus au Toarcien mais jusqu'à présent non retrouvés à la carrière d'Ottange-Rumelange) une apophyse qui s'individualise du tablier.

Répartition stratigraphique : *Protospinax* (*sensu* Cappetta 2012 *contra sensu* Cappetta 1987) est connu à partir du Toarcien (par exemple, Lorraine, Normandie et Nivernais), au Bajocien inférieur (Longwy : *P. carvalhoi*), du Bathonien au Callovien anglais, du Toarcien au Tithonien d'Allemagne.

Protospinax magnus Underwood & Ward, 2004

Figs. 6C-D

Matériel : une dizaine de dents en collection Felten et collection MnhnL (BM687, 688 et plateau MEB n° BM393, dont RUMA05).

Description : Il est parfois difficile de différencier les positions antérieures et antéro-latérales de *Protospinax* de celles des Orectolobiformes, morphologiquement proches par l'agencement des cuspides, et le fait que la cuspide principale peut être aussi haute chez *Protospinax* que chez les Orectolobiformes. Les critères utilisés ici sont : 1° absence (chez *Protospinax*) ou présence (chez les Orectolobiformes) d'une apophyse marquée à la base du tablier labio-basal de la couronne; le corollaire de la présence d'une apophyse du tablier est l'existence de 2 concavités de la couronne sous la base des cuspides latérales (Landemaine 1991); 2° l'usure fonctionnelle des cuspides, absente ou minime chez les Orectolobiformes, mais très marquée (et souvent sur les 3 cuspides) chez *Protospinax*. D'autres critères moins exclusifs sont utilisables, comme la section fort convexe de la cuspide principale et de son prolongement vers le tablier chez les Orectolobiformes, cette section étant à peine convexe chez *Protospinax*, la forme de la racine, l'index de "Cupidie" (hauteur de la cuspide principale (au-dessus du plus grand axe labial médio-distal / hauteur totale de la couronne), l'index de "Basalité" (hauteur du tablier basal (sous le plus grand axe labial médio-distal) / hauteur totale de la couronne).

L'hétérodontie de *Protospinax*, de l'avant de la bouche vers l'arrière, s'exprime par la réduction puis disparition des cuspides latérales et de la principale qui se confond au bord tranchant (voir *Protospinax annectans* Woodward 1918 (Planche 3 de Thies 1983), *Protospinax lochensteinensis* Thies 1983 (Planche 4), différente de l'hétérodontie des Orectolobiformes (réduction asymétrique des cuspides latérales, réduction de la cuspide principale qui s'incline distalement mais persiste nettement sur les positions postérieures : voir par exemple *Palaeobrachaelurus bedfordensis* Thies 1983 (Planche 9), *Palaeobrachaelurus alisonae* Thies 1983 (Planche 10), *Annea maubeugei* Delsate & Thies 1995), et un accroissement relativement plus important de la longueur médio-distale de la couronne chez *Protospinax*.

Les dents de *Protospinax* ont une couronne plate et lisse, dont la longueur médio-distale est nettement supérieure à la hauteur totale de la couronne (cela est nettement moins évident chez les dents les plus antérieures). L'état d'abrasion des cuspides semble correspondre à la durée de fonctionnalité des dents plutôt que corrélé à la position des dents sur une même demi mâchoire. Les dents des positions antéro-latérales portent une cuspide principale et deux cuspides latérales bien marquées ; le tablier basal de la couronne est convexe, il présente un replat ou même une concavité brisant cette convexité, il n'y a pas d'apophyse individualisée sur cette convexité. La luette, bien différenciée, est triangulaire. Les dents des positions latérales ou postérieures sont plus étirées médio-distalement, et présentent une cuspide principale plus basse et inclinée distalement, avec ou sans cuspides latérales (très basses lorsqu'elles sont présentes) ; la luette se réduit jusqu'à être quasi imperceptible sur les dents les plus distales.

Discussion : L'aspect étiré aux bords arrondis de la couronne écarte l'espèce *carvalhoi*, à couronne d'aspect rhombique. La plupart des racines des spécimens considérés ci-dessus sont mal conservées et ne permettent pas de distinguer nettement *P. magnus* de *P. bilobatus*. Néanmoins, certains spécimens mieux conservés portent une racine au stade hémiaulacorhize et sont donc attribués à *P. magnus*; en l'absence de racine, les spécimens sont attribués à *P. cf. magnus* par défaut.

Protospinax bilobatus Underwood & Ward, 2004

Figs. 6E-F

Matériel : MnhnL BM690, un spécimen avec racine au stade holaulacorhize; MnhnL BM689, dont les résidus de la racine montrent que le canal était ouvert et les branches de la racine séparées (stade holaulacorhize).

Description : La cuspide principale de BM689 et de BM690 est usée; l'usure est présente sur les 2 cuspides latérales de BM690 mais seule une des deux cuspides de BM689; le tablier de la couronne est régulièrement convexe, sans apophyse individualisée. La racine est très nettement séparée (par un sillon médian) en 2 lobes dont l'un est brisé.

Discussion : La racine nettement divisée en 2 lobes (stade holaulacorhizie) est caractéristique de l'espèce (voir Underwood & Ward 2004a).

Superordre **Galeomorphii** Compagno, 1973

Ordre **Heterodontiformes** Berg, 1937

Famille **Heterodontidae** Gray, 1851

La couronne des dents (non broyeuses) des Heterodontiformes est fine et plate, elle montre une face linguale réduite à un bourrelet, dont se détache une très fine luette; les cuspides sont de tailles comparables et bien séparées les unes des autres, la racine est basse et massive par rapport à la couronne.

Genre **Paracestracion** Koken in Zittel, 1911

Paracestracion sp.

Figs. 7A-B

Matériel : Quelques couronnes fragmentaires dans la collection Felten et celle du MnhnL (BM691-692).

Description : Le tablier basal de la couronne est parfaitement convexe, sans individualisation d'une apophyse. Les cuspides sont acuminées, individualisées à leur base par une nette incision, elles peuvent être de tailles comparables ou présenter une cuspide principale de taille plus importante et bordée de cuspides latérales de hauteurs décroissantes vers les extrémités distales et médiales. Les dents latérales portent des cuspides moins hautes mais plus nombreuses. A la base des faces linguales des cuspides, la couronne est réduite à un rebord, comme chez les positions antérolatérales et postérieures de *Protospinax*. L'usure fonctionnelle des cuspides est importante.

Discussion : Les premiers Heterodontiformes apparaissent au Toarcien, avec *Paracestracion sarstedtensis* du Toarcien et du Jurassique moyen (Thies, 1983), *Paracestracion* cf. *P. sarstedtensis* du Toarcien de Lorraine (Delsate & Lepage 1990), *Paracestracion bellis* du Bathonien anglais (Underwood & Ward, 2004).

Les dents postérieures broyeuses molariformes typiques des Heterodontiformes ne sont connues qu'à partir du Kimméridgien chez le genre *Heterodontus* (Cappetta 2012: 150-151) mais chez *Paracestracion*, elles ne sont mises en évidence que chez les spécimens les plus âgés et les plus grands de

Paracestracion falcifer du Tithonien inférieur de Solnhofen (Bavière, Allemagne) (Cappetta 2012: 152). La base des couronnes des dents adultes chez *Heterodontus* présente une incision que l'on ne trouve pas non plus sur *Paracestracion*. Les dents postérieures de *Paracestracion* se distinguent de celles de *Protospinax*, également très étirées médiо-distalement, par le nombre de cuspides qui demeure élevé chez *Paracestracion* et se réduit à une seule chez *Protospinax*.

Ordre **Orectolobiformes** Applegate, 1972

Famille **Brachaeluridae** Applegate, 1972

Brachaeluridae indet. (aff. *Palaeobrachaelurus* Thies, 1983)

Fig. 7C

Matériel : Une dent (MnhnL BM693).

Description : La couronne de BM693 porte 2 paires de cuspides latérales. Elle est étirée médiо-distalement, plus longue que haute ; la cuspide principale est légèrement inclinée distalement, modérément élevée, les tranchants des cuspides latérales (deux médiales et deux distales) sont en continuité avec le tranchant de la cuspide principale; la luette est large; le tablier basal de la couronne est haut, il est large et de contour arrondi ou légèrement triangulaire. Ces dents sont attribuées à des positions antéro-latérales, par la faible inclinaison de direction distale de leur cuspide principale.

Discussion : Ce morphotype attribué à des dents antéro-latérales se rapproche du genre *Palaeobrachaelurus* (Cappetta 2012: 166, fig. 153), également des dents latérales du Brachaeluridae *Eostegostoma* (Cappetta 2012: 166, fig. 153) ainsi que d'un Orectolobiforme nouveau des couches à Crassum de Dudelange-Zoufftgen (Delsate & Weis 2010: pl. 6, fig. 10) dont il se distingue par la hauteur importante du tablier labio-basal de la couronne et la présence de deux cuspides latérales distales et médiales. Par la possession de cuspides latérales et d'une cuspide principale plus haute et plus large, il se distingue de

Protospinax et de *Pseudospinax* (synonyme de *Protospinax* selon Cappetta 2012: 149).

Répartition stratigraphique : Carrière d'Ottange-Rumelange, Marnes sableuses d'Audun-le-Tiche.

Orectolobiforme indet.

aff. *Palaeobrachaelurus mussetti* Underwood & Ward, 2004

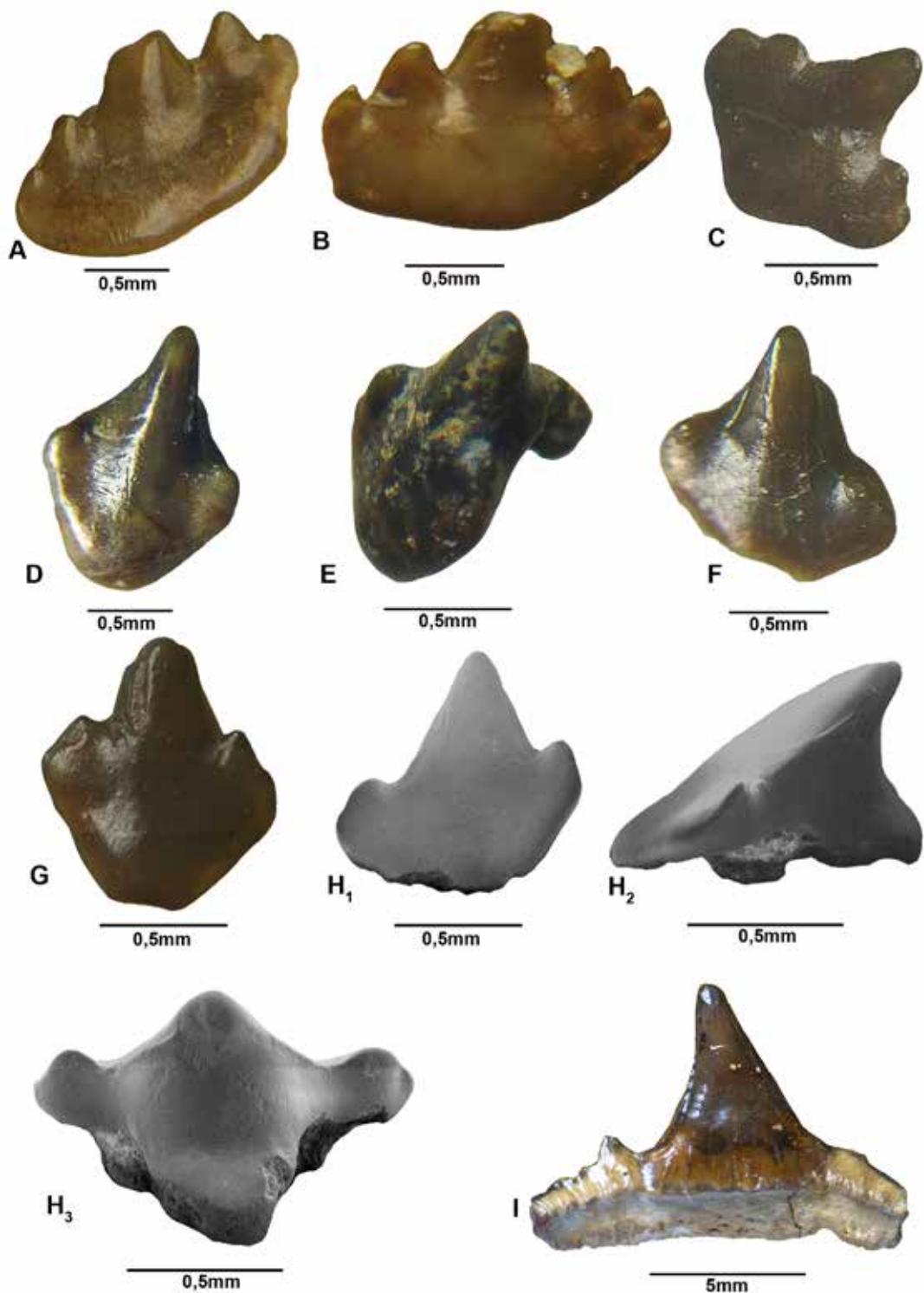
Figs. 7D-H

Matériel : Deux dents antérieures (MnhnL BM655, 657); trois dents antéro-latérales

(BM656, 658 et BM393-RUMA06 ; ce dernier spécimen provenant des marnes sous-jacentes aux Marnes Sableuses d'Audun-le-Tiche, entre les récifs du Calcaire d'Audun-le-Tiche).

Discussion générale : Ces dents millimétriques portent une cuspide principale haute flanquée de deux cuspides latérales. Elles se distinguent des Brachaeluridae de type *Palaeobrachaelurus* par la faible individualisation des expansions latérales de la couronne portant les cuspides latérales, ainsi que par l'existence d'un angle entre le plan de la cuspide principale et celui formé par les cuspides latérales. Nous les attribuons à un seul taxon, avec la reconstitution hypothétique suivante du gradient d'hétérodontie, en partant de la symphyse (point de jonction antérieur des rameaux des deux arcs mandibulaires) vers les commissures (région distale des rameaux des deux arcs mandibulaires) de la mâchoire: accroissement progressif de la longueur médiо-distale de la couronne, réduction progressive de la hauteur de la cuspide principale, inclinaison progressive de la cuspide principale vers la commissure, réduction progressive de la hauteur du tablier basal de la couronne, individualisation et écartement progressif des cuspides latérales par rapport à la principale, apparition d'un décalage en hauteur de la position des cuspides latérales par rapport à la principale. Ce gradient s'observe dans la suite BM655>BM657>BM656>BM393. La cuspide principale demeure importante même chez les

Fig. 7: Chondrichthyens de la zone à *Humphriesianum* d'Ottange-Rumelange. A. *Paracestracion* sp. (MnhnL BM691). Vue labiale. - B. *Paracestracion* sp. (MnhnL BM692). Vue labiale. - C. Brachaeluridae indet. aff. *Palaeobrachaelurus* (MnhnL BM693). Vue labiale. - D. aff. *Palaeobrachaelurus mussetti* (MnhnL BM655), dent antérieure. Vue labiale. - E. aff. *Palaeobrachaelurus mussetti* (MnhnL BM657), dent antérieure. Profil. - F. aff. *Palaeobrachaelurus mussetti* (MnhnL BM656), dent antéro-latérale. Vue labiale oblique. - G. aff. *Palaeobrachaelurus mussetti* (MnhnL BM658), dent antéro-latérale. Vue labiale. - H. aff. *Palaeobrachaelurus mussetti* (MnhnL BM393-RUMA06), vues labiale (H1), de profil (H2) et linguale (H3), (photo MEB). - I. *Synechodus levii* (MnhnL BM285), vue labiale.



dents latérales. Le tablier labial est très haut sur les dents antérieures; une apophyse (large, arrondie ou légèrement triangulaire) s'individualise à peine du tablier labial de la couronne. La couronne est lisse, la luette est courte mais large, de contour triangulaire à arrondi, la racine est hémiaulacorhize et présente 2 lobes, prenant la forme d'un cœur.

Description des dents antérieures : La couronne de BM655 et de BM657 a la forme d'une "selle de vélo"; la cuspide principale est haute, droite et robuste; ce morphotype possède une tablier basal très haut par rapport à la hauteur totale de la couronne; ce tablier est large et son bord est convexe; la section transversale de la cuspide principale et de son prolongement sur la couronne jusqu'à la base du tablier est convexe.

Description des dents antéro-latérales : La hauteur de la couronne est supérieure à sa longueur médio-distale, la cuspide principale est haute, la section labiale de la cuspide principale est convexe ; la luette est très large et de contour arrondi ou subrectangulaire; les 2 cuspides latérales sont basses, leur position est souvent décalée ; la racine, rarement conservée, est formée de 2 lobes.

Discussion : Ce morphotype est proche de *Palaeobrachaelurus mussetti* (Underwood & Ward 2004), mais

- sa taille atteint le double de celle de *P. mussetti*,
- l'épaisseur labio-linguale de la couronne est supérieure à celle de *P. mussetti*,
- ses cuspides latérales sont nettement moins individualisées de la couronne que celles de *P. mussetti*, qui sont mieux isolées dès les positions antérieures,
- la divergence entre le plan des cuspides latérales et celui de la cuspide principale est plus marquée que chez *P. mussetti*.

La différence avec les autres espèces attribuées au genre *Palaeobrachaelurus* s'exprime surtout dans la hauteur importante du tablier et les moindres développement et individualisation des cuspides

latérales. Il diffère aussi des Orectolobiformes *incertae familiae* du Bathonien anglais: de *Dorsetoscyllium*, par la présence de cuspides latérales (absentes ou vestigiales chez *Dorsetoscyllium*), d'*Ornatoscyllium*, par l'absence d'ornementation et la structure différente des expansions médiales et distales de la couronne portant les cuspides latérales, de *Heterophorcyrus microdon* (Underwood & Ward, 2004), par un plus forte extension méso-distale des dents latérales et le plus important développement des cuspides latérales et la moindre hauteur de la partie basale de la couronne. Le tablier basal très haut de la couronne évoque *Mesiteia*, un Orectolobiformes Hemiscylliidae du Crétacé du Liban (Gorjanovic-Kramberger, 1885 in Cappetta, 2012: 158). La présence de cuspides latérales bien développées et la taille plus importante du tablier le distinguent de *Protospinax*, ainsi que de *Pseudospinax* (Müller & Diedrich, 1991 et Kriwet, 2003), dont la cuspide principale est de structure plus fine, plus acuminée et plus basse. Les cuspides montrent très peu d'usure fonctionnelle par rapport à celles observées chez *Protospinax* dont certains morphotypes (surtout les dents antérieures) sont proches des dents d'Orectolobiformes.

Un morphotype voisin de BM656, avec deux cuspides latérales, est également présent dans les niveaux à *Crassum* du Toarcien de Dudelange-Zoufftgen (Delsate & Weis, 2010: pl. 6, fig. 10), mais la partie basale de la surface labiale de la couronne est nettement plus importante chez la forme du Bajocien présentée ici, et la forme du Toarcien de Dudelange-Zoufftgen est nettement plus élargie médio-distalement.

Ordre **Synechodontiformes** Duffin & Ward, 1993

Famille **Palaeospinacidae** Regan, 1906

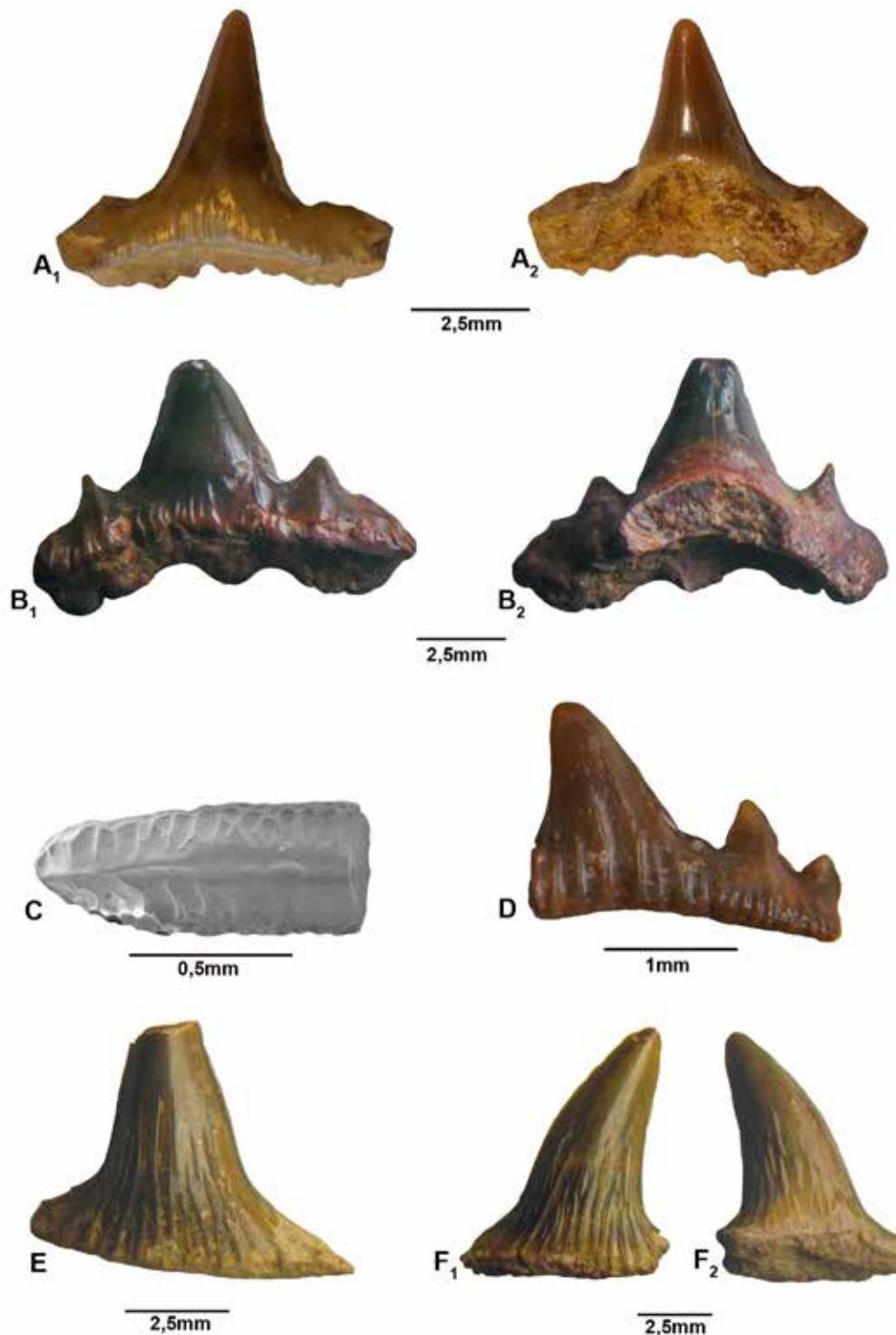
Genre **Synechodus** Woodward, 1888

Synechodus levis (Woodward, 1889)

Figs. 7I, 8A-B

Matériel : Le matériel attribué à *Synechodus levis* comprend BM285 et plusieurs fragments ou dents incomplètes dans les collections Felten et

Fig. 8: Chondrichthyens de la zone à *Humphriesianum* d'Ottange-Rumelange. A. *Synechodus levis* (MnhnL BM659), vues labiale (A1) et linguale (A2). - B. *Synechodus levis* (MnhnL BM660), vues labiale (B1) et linguale (B2). - C. *Synechodus cf. duffini* (MnhnL BM393-RUMA11), dent postérieure, photo MEB. - D. *Synechodus cf. duffini* (MnhnL BM661), dent antéro-latérale. Vue labiale. - E. Synechodontiformes indet. (MnhnL BM662), vue labiale. - F. Synechodontiformes indet. (MnhnL BM663), vues labiale (F1) et linguale (F2).



MnhnL (BM659-660). Le spécimen BM263 figuré par Delsate, 1995 (Pl. 1, fig. 5a) et attribué à *Sphenodus*, entre plutôt, par sa cuspide latérale bien développée, dans la diagnose de *Synechodus levis*.

Description : Les dents de la partie antérieure de la mâchoire (BM285, BM659, BM660) possèdent des cuspides élevées, tranchantes, triangulaires, ornées de fins plis peu élevés; la cuspide principale très large est entourée de petites cuspides latérales. Les dents en position latérale possèdent des cuspides basses et inclinées. Les racines (ou plaques basales) ne sont pas conservées.

Synechodus cf. *S. duffini* Underwood & Ward, 2004

Figs. 8C-D

Matériel : Deux spécimens (MnhnL BM393-RUMA11).

Description : Sur la dent de position antérieure, la cuspide principale est droite, ornée de côtes fortes et montant haut vers l'apex. Sur la dent postérieure ou commissurale, les plis sont également fort marqués. Les faibles dimensions font opter pour *S. duffini* plutôt que pour *S. levis*, forme plus grande. Les racines (ou plaques basales) ne sont pas conservées.

Remarque : Moins fréquente et plus petite que *Synechodus levis*. La dent antérieure évoque également *Synechodus riegrafi* de l'Oxfordien de Buchsteige (Sud Allemagne) (Thies, 1983).

Synechodontiformes indet.

Figs. 8E-F

Matériel : Deux spécimens de la collection MnhnL (BM662-663).

Description : La cuspide principale est droite sur la dent antérieure (BM662), ou inclinée distalement sur la dent antéro-latérale (BM663). La forme évasée de la cuspide principale, à base nettement élargie, l'ornementation labiale par des plis verticaux

bien marqués et élargis à leur base, et des rides "flottantes" (n'atteignant ni la base ni l'apex de la couronne) sont les caractères communs aux deux spécimens. Les racines (ou plaques basales) et les cuspides latérales ne sont pas conservées.

Discussion : Il est difficile de proposer une identification précise en l'absence de cuspides latérales et de racines. Les dimensions et la structure de la cuspide principale aux bords tranchants translucides et fins évoquent les Synechodontiformes, mais également le genre *Pseudonotidanus*. Néanmoins l'ornementation forte des spécimens BM662-663 s'écarte de celle de *Pseudonotidanus politus* (Thies, 1992), *Pseudonotidanus terencei* (Delsate & Godefroit, 1995), à ornementation très faible ou absente, ainsi que de celle de *Pseudonotidanus semirugosus* (Underwood & Ward, 2004) qui possède de nombreux plis plus brefs à la base des faces labiale et linguale de la couronne. La couronne de *Paranotidanus* (Hexanchiformes) est lisse et ce genre est donc également écarté (voir Underwood & Ward, 2004: pl. 8).

Ecailles placoides (denticules dermiques) de requins

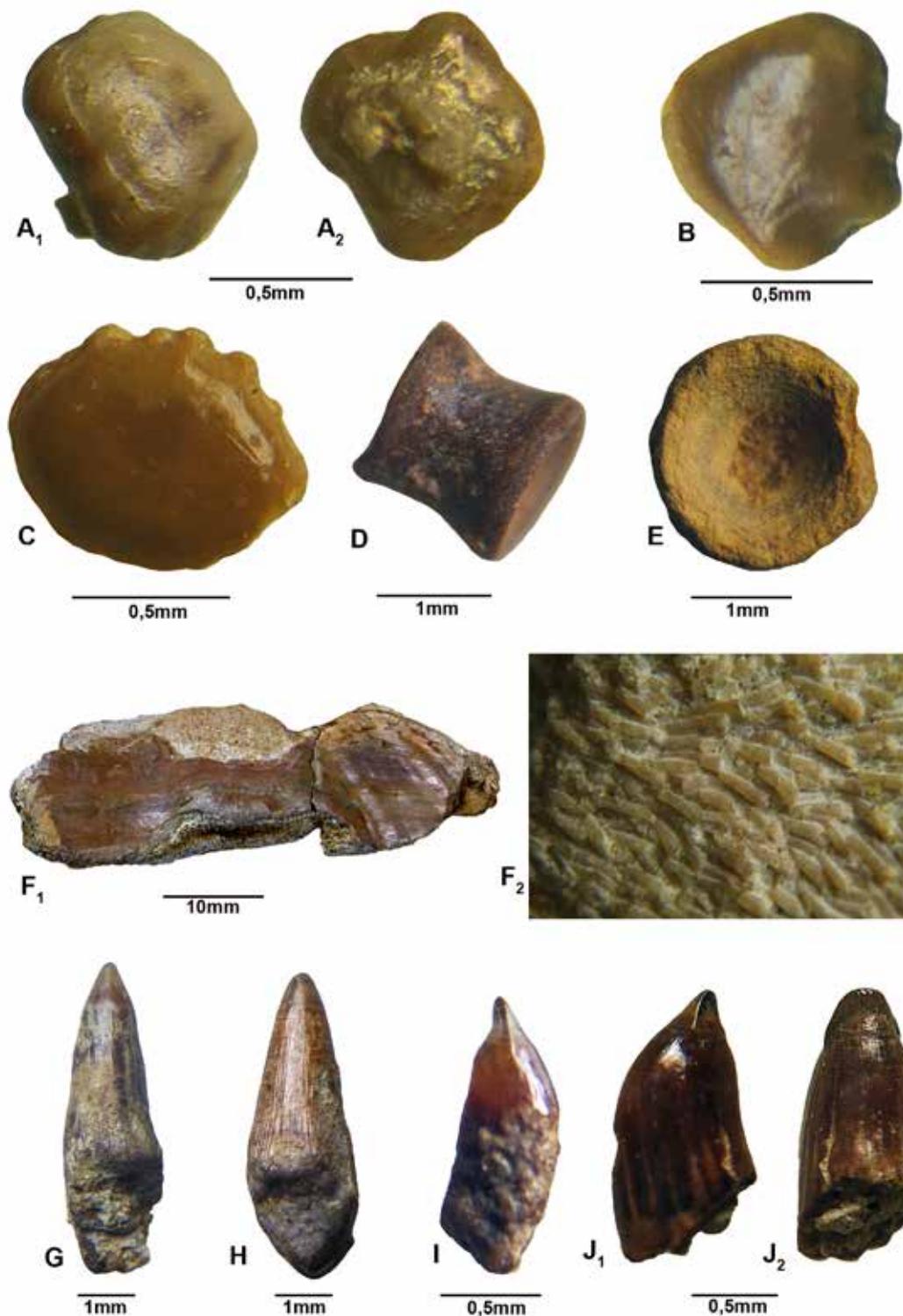
Figs. 9A-C

Matériel : Plusieurs spécimens dans la collection Felten et MnhnL (BM664-666).

Description : Les denticules dermiques des requins sont, comme les dents, formés d'une couronne portée par une racine (ou plaque basale). Leur structure varie fortement non seulement selon les familles mais aussi selon la position sur le corps (voir par exemple Cappetta 2012 : 39, fig. 26). Le spécimen BM665 (Fig. 9B) évoque le morphotype 7 du type placoidé de Thies 1995 (voir aussi Leidner & Thies 1999), attribué à *Synechodus*: il a la forme d'une pointe de flèche, aux angles émoussés, avec une apophyse antérieure légèrement bifide.

La couronne de BM664 est aplatie, losangique et tabulaire. Ses bords sont convexes, avec quelques rides ou bourrelets verticaux. Le pédicule basal, ou

Fig. 9: Chondrichthyens et actinoptérygiens de la zone à *Humphriesianum* d'Ottange- Rumelange. A. Denticule dermique de requin (MnhnL BM664), vues externe (A1) et basale (A2). - B. Denticule dermique de requin (MnhnL BM665). Vue externe. - C. Denticule dermique de requin (MnhnL BM666). Vue externe. - D. Vertèbre de requin (MnhnL BM667), centrum, vue de profil. - E. Vertèbre de requin (MnhnL BM668), centrum, vue d'enfilade. - F. Callorhinchidae indet. (MnhnL BM485), plaque dentaire, vue de face (F1) et détail de la structure (F2). - G. Dent d'actinoptérygien, Halecomorphi ou Halecostomi (MnhnL BM669a). - H. Dent d'actinoptérygien, Halecomorphi ou Halecostomi (MnhnL BM669b). - I. Dent d'actinoptérygien, Halecomorphi (MnhnL BM670). - J. Dent d'actinoptérygien, Halecomorphi (MnhnL BM671), vues de profil (J1) et de face (J2).



"racine", est partiellement conservé; il est mince, de forme circulaire, et porte un foramen central. La couronne du spécimen BM666 est également tabulaire, hexagonale, avec des rides marginales et encoches antérieures. Ces deux spécimens évoquent le morphotype placoïde 11 de Thies 1995 (Fig. 6), attribué à des Galeomorphii ou Squatinomorphii indéterminés. Le premier intercalaire marno-sableux du niveau IV de la carrière d'Ottange-Rumelange (niveau IV-2 ; Fig. 2) livre également des denticules plus fins, avec des plis obliques sur la surface de la couronne (morphotypes placoïdes 8-9 de Thies 1995) ils appartiennent très probablement aux Synechodontiformes.

Vertèbres de requin

Figs. 9D-E

Matériel : Le matériel comprend plusieurs spécimens dans la collection Felten et MnhnL (BM667-668).

Description : Il s'agit de vertèbres cyclospondyles, en forme de diabolo, sans ornementation, semblables aux vertèbres de Synechodontiformes du Sinémurien, figurées par Duffin & Ward, 1993.

Classe Chondrichthyes Huxley, 1880

Sous-Classe Holocephali Bonaparte, 1832-1841

Par rapport aux requins et raies, chez les chimaères, les fentes branchiales sont protégées par un repli operculaire, et la denture consiste en quelques (au moins 2 + 4 = 6) plaques broyeuses dont les triturateurs montrent par abrasion les tubules de pléromine.

Ordre Chimaeriformes Obruchev, 1953

Sous-ordre Chimaeroidei Patterson, 1965

Superfamille Callorhinchoidea Didier, 1901

Famille Callorhinchidae Garman, 1901

Callorhinchidae indet.

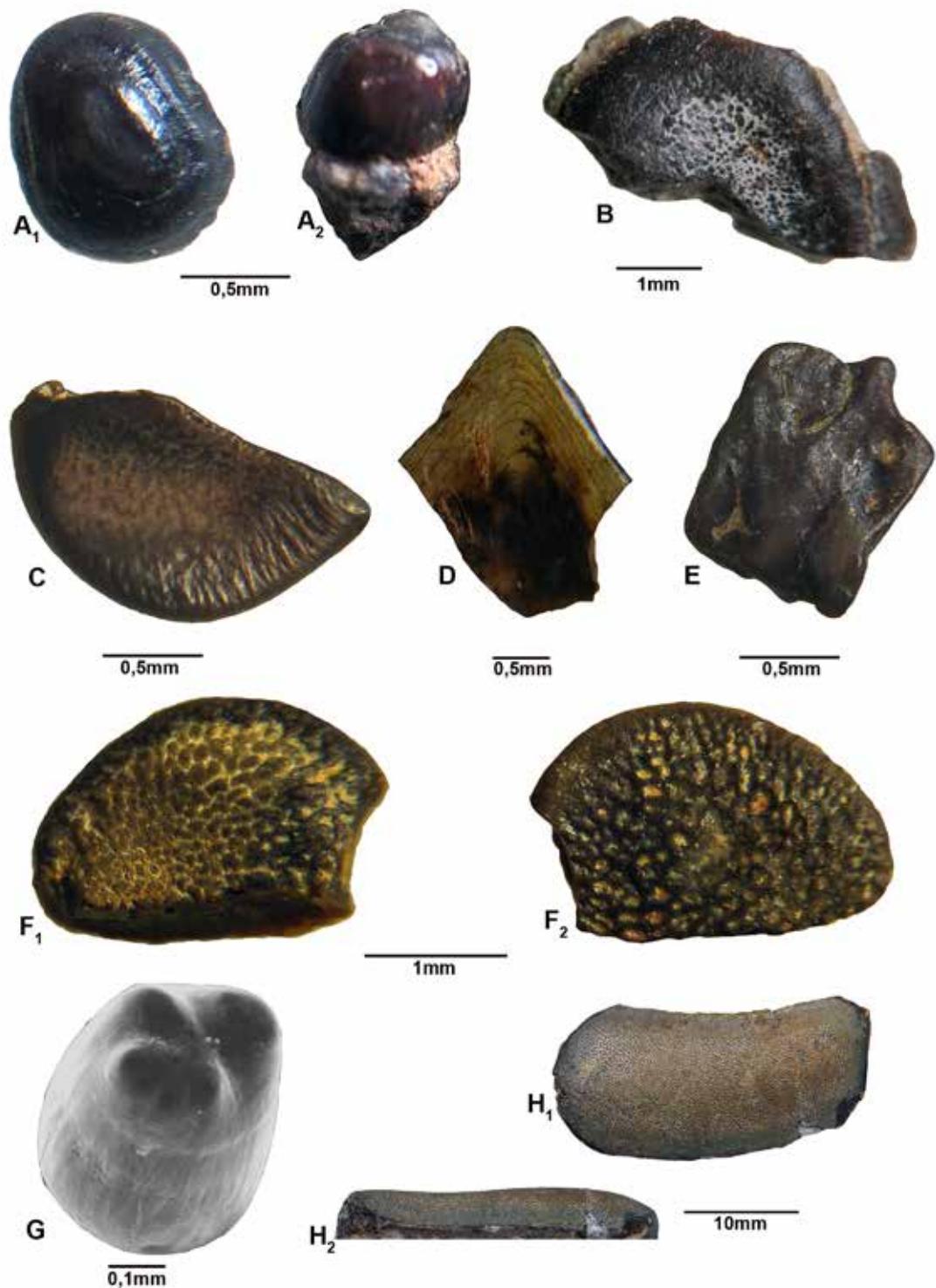
Fig. 9F

Matériel : Un seul exemplaire (MnhnL BM485).

Description: Cette plaque dentaire de 50 mm de longueur, probablement mandibulaire (ou plaque inférieure postérieure), porte 3 triturateurs, alignés sur le bord médial ou interne, formant la surface fonctionnelle broyeuse de la face orale. Les tubules caractéristiques de pléromine sont bien exposés au niveau des triturateurs. Le triturateur antérieur est rectangulaire et dirigé obliquement, le triturateur médian est ovoïde, c'est le plus étendu, il est contigu au triturateur postérieur, qui est interrompu par une cassure. Dans le prolongement externe des triturateurs, une lame brillante présente des stries longitudinales de croissance, et quelques plis faibles qui convergent vers le bord postéro-interne; c'est la lame descendante, séparant le bord labial (externe) et la face symphysaire (en contact avec son homologue), formant la surface non abrasée, non utilisée dans le processus occlusal, et recouverte sur le vivant par des tissus mous. La zone médiane de la lame brillante est surélevée par rapport au plan des zones antérieure et postérieure. La face basale est creuse.

Discussion : Il s'agit probablement d'un Chimaeroidei plutôt qu'un Myriacanthoidei (Trias et Jurassique) ou qu'un Squalorajoidei (Jurassique inférieur) (Patterson 1965, 1995, Casier 1959, Duffin & Delsate 1993). La lame brillante descendante et séparant la face labiale de la face symphysaire existe chez les Chimaeroidei Callorhinchidae *Callorhynchus*, *Brachytheristes* (Toarcien de Ohmden, Allemagne), *Brachymylus* (Pliensbachien d'Allemagne, Callovien et Oxfordien de Grande Bretagne, Jurassique supérieur de Russie), *Pachymylus* (Callovien de Grande Bretagne), et l'Edaphodontidae *Ischyodus* (parfois classé dans les Callorhinchidae, Bajocien à Eocène d'Europe et

Fig. 10: Actinoptérygiens de la zone à *Humphriesianum* d'Ottange-Rumelange. A. Dent d'actinoptérygien, Sémi-onctiformes, Macrosemiidae (MnhnL BM672). Vues apicale (A1) et de profil (A2). - B. Dent d'actinoptérygien, pycnodontiforme indéterminé aff. *Macromesodon* (MnhnL BM673). Vue occlusale. - C. Dent d'actinoptérygien, pycnodontiforme indéterminé aff. *Macromesodon* (MnhnL BM674). Vue occlusale. - D. Ecaille ganoïde d'actinoptérygien (MNHN BM676). - E. Ecaille ganoïde d'actinoptérygien (MnhnL BM677). - F. Dent d'actinoptérygien, pycnodontiforme indéterminé aff. *Macromesodon* (MnhnL BM675). Vue occlusale (F1) et vue basale de la couronne (F2). **Matériel complémentaire du Toarcien-Aalénien :** G. *Dapedium* sp., dent multicuspide, vue apicale oblique, photo MEB (TU985). Toarcien, Couches à *Crassum*, Halanzy (B) - H. *Asteracanthus magnus*, dent latérale, vue occlusale (H1) et vue de profil (H2) (MnhnL HU240). Aalénien, Marnes de Ternel, Zone à *Concavum*, Rumelange-Hutberg (L).



d'Amérique du Nord, Miocène à Pliocène d'Australie). On peut penser à *Ischyodus* considérant sa présence bien documentée au Bajocien, mais il semble plus réaliste d'envisager une attribution à une plaque mandibulaire, par comparaison aux plaques des Callorhinchidae. Les restes d'Holocéphales sont rares parmi les ichthyofaunes. C'est ici le second signalement de chimères dans le Jurassique du Luxembourg: le seul autre Chimaerifome connu du Luxembourg est *Halomedon luxemburgensis* (Duffin & Delsate 1993), de la Zone à Angulata (Hettangien supérieur) de Brouch. Le spécimen, identifié comme *Myriacanthoidei* par Delsate & Felten 2005:116, n'appartient pas à un poisson (étude en cours).

Le spécimen BM485 sera décrit en détail par Popov et al. (en préparation).

Classe Osteichthyes Huxley, 1880

Sous-classe Actinopterygii Klein, 1885

Dans le Bajocien inférieur de Rumelange, les poissons sont représentés par des dents et des écailles. Il n'y a pas de spécimen en connexion.

Dents d'Actinoptérygiens

Figs. 9G-J et 10A-C, F

Les formes dentaires attribuées aux actinoptérygiens sont variées et de dimensions généralement millimétriques. Elles ont nombreuses dans les collections MnhnL et Felten. Les formes hautes et à section circulaire sont attribuées à des carnivores (prédateurs de petits poissons, d'invertébrés à corps mou), elles sont très communes chez les Actinoptérygiens de diverses époques; les dents globuleuses ou plates sont typiques des broyeurs durophages (mollusques, arthropodes).

Matériel : Nombreux spécimens dans la collection Felten et MnhnL (BM669-675).

Description : Des dents pointues millimétriques ou plurimillimétriques, possèdent une base légèrement ou profondément striée et un capuchon apical circulaire et lisse (BM669); la hauteur respective de ces deux structures prenant des proportions variables: elles sont attribuables ici à des Halécomorphes (Caturidae ou Ionoscopidae *Furo* (*Eugnathus*) ou *Ionoscopus*) ou à des Halécostomes Pachycormiformes (apparus au Toarcien) comme *Sauropsis*.

Des dents hautes (BM670) ou plus globuleuses (BM671), à apex pincé formant une lame apicale, sont attribuables à des Halécomorphes non *Eugnathus*: des Caturidae ou des Ionoscopidae cf. *Ionoscopus* (Mudroch & Thies 1996: pl. 2, figs 7-10; Kriwet 1998; Delsate et al. 2002b).

Les formes globuleuses (BM672) sont circulaires, subovales ou allongées, leur base est ornée de fines stries verticales, leur apex est translucide et présente des formes variées: un large cône émoussé, un dôme, une coupole; il peut aussi être étiré longitudinalement. Ces dents globuleuses qui évoquent les Lépisosteiformes du type *Lepidotes* (genre connu du Sinémurien au Toarcien) sont ici attribuées à des Séminotiformes Macrosemiidae, des broyeurs de mollusques ou d'oursins, connus du Trias au Cénomanien (voir Lopez-Arbarello, 2012) . Les formes plates, subcirculaires ou subovales, à surface légèrement concave (BM673, BM674 & BM675), montrent une histologie homogène, avec à leur base de fins orifices prolongés par des tubules qui s'étalent en surface. La base de ces dents manque souvent. Ces types morphologiques évoquent les dents du requin *Asteracanthus*, mais les différentes positions dentaires de ce genre ont une couronne nettement convexe, à la surface souvent ornée de perforations, de cuvettes ou de petits plis; par contre, les spécimens BM673, BM674 et BM675 sont plats ou légèrement concaves, et correspondent plutôt à un Actinoptérygien Pycnodonte, comme *Macromesodon* (voir Mudroch & Thies 1996; Kriwet et al. 1997: fig. 6abc) ou *Proscinetes* (voir Mudroch & Thies 1996). Chez *Macromesodon*, les dents du type 1 et sous-type 1 sont circulaires à semi-circulaires ou subovales; celles du type 2 sont étendues latéralement. Leur largeur maximale atteint 4 mm, avec une moyenne de 2.8 mm, leurs bords sont arrondis ou angulaires; en vue apicale, elles sont asymétriques ou prennent la forme d'un haricot; leur couronne est cependant lisse, sans ornementation, leur surface est légèrement concave en profil latéral. Des spécimens semblables à ceux du Bajocien de Rumelange existent dans les couches à *Crassum* du Toarcien belge (Halanzy) et dans le Toarcien supérieur (Z. Thouarsense-Bonarelli) du seuil du Poitou (site de Champeau-Champdeniers, inédit) où ils sont accompagnés de dents en forme de "pelle" bifide (Kriwet et al. 1997, figs 6abcd): ce sont les dents antérieures, incisiformes, caractéristiques des Pycnodontiformes, confirmant ce groupe dans la faune en question.

Ecailles ganoïdes d'Actinoptérygiens

Figs. 10D-E

Matériel : Plusieurs spécimens dans la collection MnhnL (BM676-78).

Description : Des écailles carrées, rectangulaires ou losangiques, recouverte d'une couche brillante épaisse, la ganoïne, peuvent appartenir à des Ginglymodes (Sémionotiformes ou Lépisostéiformes; Lopez-Arbarello, 2012), des Furidae, des Pholidophoriformes, etc. Certaines de ces écailles présentent une apophyse dorsale triangulaire typique des articulations "peg and socket" entre les écailles de ces groupes (BM678).

Comparaisons des faunes du Toarcien au Bathonien (Jurassique inférieur-moyen)

Dans le Toarcien de la bordure nord-est du Bassin de Paris (Lorraine française et belge, Grand-duché de Luxembourg), les zones à Falcifer et à Bifrons, à fond hypoxique à anoxique (Hermoso et al, 2014), n'ont livré que *Hybodus hauffianus*, et de rares Synechodontiformes, malgré l'abondance et la diversité des Actinoptérygiens (Delsate 1999; Delsate & Maubeuge 2000). Dès la fin de l'épisode

Tableau 1 : Répartition des taxa de chondrichthyens à Halanzy, Dudelange-Zoufftgen et Ginzebierg.

HALANZY (B)	DUDELANGE-ZOUFFTGEN (L)	DUDELANGE-ZOUFFTGEN (L)	GINZEBIERG (L)
Crassum	ZOUFFTGEN (L) Crassum-Variabilis	ZOUFFTGEN (L) Thouarsense-Bingmanni	Levesquei
		Hybodontidae indet	<i>Lissodus, Asteracanthus</i>
<i>Synechodus cf. duffini</i>	<i>Synechodus cf. duffini</i>	<i>Synechodus cf. duffini</i>	<i>Rhomphaiodon/Synechodus</i>
<i>Protospinax magnus</i>	<i>Protospinax magnus</i>	<i>Protospinax magnus</i>	? <i>Protospinax</i>
<i>Paracestracion sarstedtensis</i>	<i>Paracestracion sarstedtensis</i>	<i>Paracestracion sarstedtensis</i>	<i>Paracestracion sp.</i>
" <i>Heterodontus</i> " <i>duffini</i>	" <i>Heterodontus</i> " <i>duffini</i>	" <i>Heterodontus</i> " <i>duffini</i>	
		Orectolobiforme gen. & sp. nov.	
<i>Palaeobrachaelurus alisonae</i>	<i>Palaeobrachaelurus alisonae</i>	<i>Palaeobrachaelurus alisonae + P. aperizostus</i>	<i>Palaeobrachaelurus sp.</i>
<i>Annea maubeugei</i>		<i>Annea maubeugei</i>	
aff. <i>Ornatoscyllium</i>		aff. <i>Ornatoscyllium</i>	
<i>Jurobatos cappettai</i>	<i>Jurobatos cappettai</i>		
			<i>Microtoxodus</i>
<i>Toarcibatis Cristabatis</i>	<i>Toarcibatis, Cristabatis</i>	<i>Toarcibatis, Cristabatis</i>	<i>Doliobatis</i>
<i>Pseudorhina acanthoderma</i>		<i>Pseudorhina alifera</i>	
<i>Phorcynis</i> sp			
aff. <i>Corysodon</i>			

anoxique-hypoxique des schistes cartons et des marnes pyriteuses à Bifrons, soit dès les couches à Crassum (Delsate et al. 1989; Delsate & Lepage 1990; Delsate 1992, 1993a, 1995, 1997; Delsate & Thies 1995; Delsate & Candoni 2001, 2002; Delsate & Weis 2010), la faune de Chondrichthyens est d'emblée abondante et diversifiée en genres, avec plusieurs taxons de Batomorphes et d'Orectolobiformes.

Ainsi, au sommet de la zone à Bifrons, le niveau à Crassum (marne lumachellique à bélémmites, ammonites, faunules de bivalves et gastéropodes) livre une faune "innovante", avec *Protospinax*, l'Hétérodontiforme *Paracestracion*, des raies abondantes et déjà variées (Archaeobatidae), le Squatiniforme *Pseudorhina*, et le groupe déjà très diversifié des Orectolobiformes, avec *Palaeobrachaelurus alisonae* et *P. aperizostus*, *Annea maubeugei*, *Ornatoscyllium* sp., "*Heterodontus*" *duffini* (à notre avis plutôt un Orectolobiforme) et *Jurobatos cappettai*. *Corysodon* et *Phorcynis* du Jurassique supérieur sont représentés chacun par un spécimen de Halanzy (Aubange, Belgique).

La zone à Thouarsense de Dudelange-Zoufftgen (Luxembourg) livre les mêmes groupes et un nouvel Orectolobiformes (Delsate & Weis, 2010).

Les marnes lumachelliennes grossières à gros débris coquilliers (donc en environnement différent de celui des couches à Crassum) de la sous-Zone à Mactra, Zone à Aalensis du Toarcien supérieur de Dudelange-Ginzeberg (Delsate, 2004), situé à quelques km de Dudelange-Zoufftgen, livrent une faune différente, principalement constituée de broyeurs, où les Hybodontiformes (*Lissodus*, *Asteracanthus*) sont à nouveau présents et où les dents d'Orectolobiformes sont minoritaires, ce groupe contenant cependant une forme à couronne tranchante, *Microtoxodus* Delsate 2003 (ce genre est mis en attente par Cappetta 2012, il pourrait être un synonyme plus récent de *Folipistrix* Kriwet 2003; Pour Landemaine (communication personnelle), *Microtoxodus* et *Folipistrix* représenteraient respectivement les dents supérieures et inférieures d'un même taxon, présent du Toarcien moyen de France (zone à Variabilis) au Bajocien supérieur de France (zone à Parkinsoni), ainsi que sa forme ancestrale dans la zone à Bifrons). Des Batomorphes (*Dolobatis*) sont également présents.

Le Toarcien de Normandie (Feuguerolles-sur-Orne, travail en cours par Delsate & Chesnier) livre Synechodontiformes et *Sphenodus* dès la Zone

à *Tenuicostatum*, des Batomorphes (*Toarcibatis*), *Protospinax*, *aff. Squalogaleus*, *Orectolobiformes* et *Paracestracion* dès la Zone à Serpentinum; dans la Sarthe, le gisement de La Vègre près de Chassillé (Delsate & Candoni, 2001) offre des Batomorphes Archaeobatidae *Toarcibatis multicristata* dès la Zone à *Tenuicostatum*, alors que le site de Chaumiton de la Zone à Serpentinum renferme *Toarcibatis brevicristata*.

Ainsi sont mis en place dès le Toarcien la plupart des groupes actuels de requins, avec deux groupes particulièrement diversifiés, les raies Archaeobatidae et les Orectolobiformes. Les comparaisons fauniques (Delsate, en cours) avec l'Alsace, le Nivernais, la Normandie, la Sarthe, offrent en plus la preuve que la faune présente dans le Nord-Est du Bassin de Paris au sommet de la Zone à Bifrons est déjà en place dans le Nord-Ouest (Sarthe, Normandie) dès la Zone à Falciferum (Province Nord-Ouest Européenne), en sédimentation oxygénée plus favorable. Les variations de la température de l'eau de mer (réchauffements nets au Toarcien basal et au milieu de la zone à Bifrons) ne sont pas étrangères à ces bouleversements fauniques (Dera et al, 2009). A noter que les recherches dans le Toarcien de Grande Bretagne demeurent non productives: le Toarcien anglais consistant en argilites indurées, sables marins peu profonds épais, ou calcaires nodulaires très condensés. Il en est de même pour l'Aalénien et le Bajocien, si bien qu'un important hiatus existe là entre le Pliensbachien inférieur (Palaeospinacidae peu diversifiés, *Agaleus*) et la faune du Bathonien (Underwood, 2004; Underwood & Ward, 2004).

L'Aalénien luxembourgeois ("Couches à *Concavus*"), a livré une dent antérieure (voir Cappetta 2012: 64, fig. 49c) et une latérale (voir Cappetta 2012: 64, fig. 49i) d'*Asteracanthus magnus* (Fig. 10H).

L'Aalénien du Sud-Ouest de l'Allemagne (Kriwet 2003) a livré un Orectolobiforme à dentition tranchante, *Folipistrix* (cfr supra, voir remarque taxonomique). Dans l'Aalénien du Nord-Ouest de la France, le site de Tessé (Sarthe) a livré *Acrodon* (Biddle, 1993), mais contient aussi (faune inédite) des Synechodontiformes, Orectolobiformes (*Palaeobrachaelurus* abondant, *Microtoxodus*), de rares Batomorphes, (selon Landemaine, communication personnelle, il est possible que ces faunes soient remaniées de niveaux correspondants au moins à la zone à Variabilis) à côté d'Actinoptérygiens dont le Pycnodontiformes *Coelodus* (cfr Kriwet et al, 1997), alors qu'en Normandie,

Feuguerolles (Z. Opalinum) livre surtout des *Synechodus* et *Sphenodus*.

Le Bajocien inférieur de Longwy (Delsate, 1993b) au Viaduc de Mont-Saint-Martin/Piedmont (Zone à *Laeviuscula*) a livré des cuspides de Synechodontiformes, *Protospinax* cf. *carvalhoi*, des Orectolobiformes indéterminables, des dents de raies indéterminables (spécimens LGW30, LGW50) évoquant les Archaeobatidae.

Le Bajocien inférieur d'Ottange-Rumelange livre des Hybodontiformes (*Hybodus*, *Acrodus*, "Polyacrodus" et *Lissodus*) et des Néosélaciens: des Synéchodontiformes comme *Synechodus levis* et *Synechodus* cf. *S. duffini*, des Hexanchiformes comme *Pseudonotidanus* et *Sphenodus* cf. *S. longidens* (genre absent du Bathonien anglais), des Protospinacidae comme *Protospinax magnus* et *P. bilobatus* (comme dans le Bathonien anglais), un Hétérodontiformes (*Paracestracion* sp.), des Orectolobiformes dont un Brachaeluridae cf. *Palaeobrachaelurus*, et un Orectolobiforme nouveau, proche de *Palaeobrachaelurus mussetti* du Bathonien anglais et de *Heterophorcyrus*; une chimère Callorhynchidae est également présente. Cette faune diverse et abondante est dans la lignée de la diversification intense observée au Toarcien mais modulée par un environnement particulier: le biotope est une mer ouverte avec fond oxygéné, proximité de récif. Elle est très proche de celle du Bathonien anglais, mais avec abondance de *Sphenodus* et absence de Batomorphii - alors que ces derniers sont pourtant bien diversifiés déjà au Toarcien, et présents en Zone à *Laeviuscula* de Longwy - et de Carcharhiniformes.

Le Bathonien anglais (Underwood, 2004; Underwood et Ward, 2004) livre des Hybodontes: *Asteracanthus* (plusieurs espèces, uniquement en faciès marin ouvert), *Hybodus* s.l. (particulièrement un type "Meristodon" (synonyme plus récent de *Hybodus*) en faciès marin ouvert, *H. grossiconus* en mer peu profonde, et plusieurs autres genres en faciès marin peu profond et lagunaire, *Lissodus* (mer peu profonde), *Lonchidion* (rare, uniquement en lagons de faible salinité), *Parvodus* (littoral et lagons) et *Acrodus* (un spécimen de faciès marin, et de nombreux spécimens de lagon d'eau douce, proche morphologiquement des petites espèces lagunaires du Trias). En outre on note une riche variété de Néosélaciens, dont des Carcharhiniformes *Eypea leesi*, *Palaeoscylleum tenuidens*, *Praeproscyllium oxoniensis*, des Hétérodontiformes *Paracestracion bellis*, *Proheterodontus sylvestris*, les Protospinacidae *Protospinax magnus*, *P. bilobatus* et *P. carvalhoi*, les

Synechodontiformes *Synechodus levis*, *Synechodus duffini*, *Pseudonotidanus semirugosus*, les Orectolobiformes *Palaeobrachaelurus mussetti*, *Dorsetoscyllium terraefullonicum*, *Heterophorcyrus microdon*, *Ornatoscyllium freemani*, les Batomorphes *Spathobatis* et *Belemnobatis*, ainsi qu'une chimère.

Les listes fauniques de Néosélaciens du Bajocien franco-belgo-luxembourgeois et du Bathonien anglais sont donc très proches, mais il ne faut pas oublier que le Toarcien de Lorraine, du Nivernais et de Normandie montrent déjà plusieurs taxons communs, évoquant le jeu de la paléogéographie, des climats (voir Dera et al., 2009) et des apports fauniques. Le sommet du Jurassique inférieur et la base du Jurassique moyen sont à la croisée des chemins, à la base de la diversification des Néosélaciens modernes (Rees 1998, 2000; Kriwet et al. 2009), et à ce niveau il est souvent difficile à partir de dents isolées de préciser dans quel grand groupe, défini *a posteriori*, nous nous trouvons.

Pour les Holocéphales, un Chimaeroidei Callo-rhinchidae est identifié.

Pour les Actinoptérygiens, le Bajocien lorrain s'enrichit de l'identification de dent multicuspide de Dapediidae et de pavés de Pycnodontiforme aff. *Macromesodon*.

Remerciements

Nous remercions les rapporteurs Olivier Landemaine et Emmanuel Chenal pour leurs remarques judicieuses et compléments appréciés. Nous remercions Serge Guennèges, Jean-Pierre Biddle, Laurent Candoni & Hervé Châtelier (matériel de Champeaux et de Tessé), Marc Chesnier (matériel de Feuguerolles), Evgeny Popov (Université de Saratov, Chimères), Alain Faber, Roby Weis et Ben Thuy (MnhnL), Jean-Paul Fayard (Bajocien de Lorraine), Marcelline Haas (Aalénien luxembourgeois) et le regretté Daniel Watrinelle (Toarcien-Bajocien luxembourgeois) pour leur aide sur le terrain, les discussions et le don de spécimens au MnhnL, ainsi que Romain Bei, Paul Braun et Guy Marson (MnhnL) pour leur aide dans la mise en page des figures et pour les macrophotographies supplémentaires de quelques dents.

Références

- Adolfsson J. S. & Ward D. J., 2014. - Crossing the boundary : an elasmobranch fauna from Stevns Klint, Denmark. *Palaeontology*, Vol. 57, Part 3, 2014, pp. 591–629.
- Agassiz L. 1832. - Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias-Formation. *Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie und Petrefaktenkunde* 3: 139-149.
- Andreev, P. S. & Cuny, G. (2012): New Triassic stem selachimorphs (Chondrichthyes, Elasmobranchii) and their bearing on the evolution of dental enameloid in Neoselachii, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32:2, 255-266
- Applegate S.P. 1974. - A revision of the higher taxa of orectolobids. *Journal of Marine Biologists Association, India*, 14, 743-751.
- Berg L. S. 1937. - A classification of fish-like vertebrates. *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS* 4:1277
- Biddle, J.P., 1993. - Découverte du genre *Acrodus* Agassiz, 1837 (Elasmobranchii, Hybodontoidea) dans l'Aalénien (Jurassique moyen) de la région du Mans (Sarthe, France). *Cossmanniana*, HS2 : 59-60, 1 fig. Paris.
- Bintz, J., Harry, A. & A. Muller, 1973. - Luxembourg, p. 135-188. In : Guides géologiques régionaux. Ardenne-Luxembourg. Masson, Paris. 205 p.
- Bonaparte C.L. 1838. - *Selachorum tabula analytica*. Nuovi Annali della Scienze Naturali, Bologna, (1) 2:195-214.
- Böttcher, R. & C.J. Duffin, 2000. - The neoselachian shark *Sphenodus* from the Late Kimmeridgian (Late Jurassic) of Nusplingen and Egesheim (Baden-Württemberg, Germany). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)*. 283, 31 pp, 2 pls., 18 figs., 1 tab., Stuttgart.
- Cappetta, H., 1987. - Chondrichthyes II. Mesozoic and cenozoic Elasmobranchii: 193 p., H.-P. Schulze (ed.) *Handbook of Palaeoichthyology*, Vol.3b, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Cappetta, H., 1990. - Hexanchiformes nouveaux (Neoselachii) du Crétacé inférieur du Sud de la France. *Palaeovertebrata* 20, 22-54.
- Cappetta, H., 2012 . - Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. 513 p., H.-P. Schulze (ed.) *Handbook of Palaeoichthyology*, Vol.3E, Verlag Dr Friedrich Pfeil, München.
- Casier, E., 1959. - Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. XII- Sélaciens et Holocéphales sinémuriens de la Province de Luxembourg. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 35 (8): 1-27.
- Compagno L.J.V. 1973. - Interrelationships of living elasmobranchs. In: Greenwood, P.H., Miles, R.S. & C. Patterson (eds.): *Interrelationships of Fishes*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 53 (supplement): 14-61.
- Compagno L.J.V. 1977. - Phyletic Relationships of Living Sharks and Rays. *American Zoologist*, 17 : 303-322.
- Cuny, G., 2013. - Requins, de la préhistoire à nos jours. Éditions Belin.
- Cuny, G. & J. Tabouelle, 2014. - First mention of the family Pseudonotidanidae (Chondrichthyes: Neoselachii) in the Jurassic of Normandy. *Bulletin Sciences et Géologie Normande*, 7: 21-28
- Dalinkevicius, J.A., 1935. - On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk. I. Selachii. *Mémoires de la Faculté des Sciences de l'Université de Vytautas le Grand*, 9, p. 243-305.
- Delsate, D., 1992. - Chondrichthyens mésozoïques du Luxembourg. Note préliminaire. *Société des Naturalistes luxembourgeois*, 93, pp. 181-193, Luxembourg.
- Delsate, D., 1993a. - Synthèse des faunes d'Elasmobranches du Trias et du Jurassique de Lorraine. *Cossmanniana*. Hors-série, N°2, pp.52-55. Paris.
- Delsate, D., 1993b. - Elasmobranches du Bajocien inférieur de Longwy (Meurthe-et-Moselle). *Cossmanniana* Hors-série, n° 2: 56-58. Paris.
- Delsate, D., 1995. - Chondrichthyens mésozoïques du Luxembourg. Professional Paper 278 : Elasmobranches et Stratigraphie, édité par J. Herman et H. van Waes, pp. 11-22, Bruxelles.
- Delsate, D., 1997. - Chondrichthyens mésozoïques du Luxembourg. Compléments. In : Notes paléontologiques et biostratigraphiques sur le

- Grand-Duché de Luxembourg et les régions voisines. Par Maubeuge P.L. & D. Delsate. Travaux scientifiques du Musée d'Histoire naturelle de Luxembourg, N° 27. pp. 53-79, Luxembourg.
- Delsate D. 1999. - L'Ichthyofaune du Toarcien luxembourgeois. Cadre général et Catalogue statistique. Travaux scientifiques du Musée National d'histoire Naturelle de Luxembourg, 30: 1-101.
- Delsate, D., 2001. - L'ichthyofaune du Pliensbachien de Lorraine et des Ardennes : premiers résultats. Bull. Acad. Lorraine des Sciences, Nancy. 40 (1-2): 47-69.
- Delsate, D., 2004. - Une nouvelle faune de poissons et requins toarciens du Sud du Luxembourg (Dudelange) et de l'Allemagne (Schömberg). Bulletin de l'Académie Lorraine des Sciences, 42 (1-4):13-49.
- Delsate, D., 2005. - Vertébrés de l'Hettangien inférieur du Grand-Duché et de la Province belge de Luxembourg. Memoirs of the Geological Survey of Belgium n. 51 – 2005: 59-93
- Delsate, D. & C.J.Duffin, 1993. - Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique. In . Elasmobranches et Stratigraphie, Professional Paper, 264, 103-136. Belgian Geological Survey. Brussels.
- Delsate, D. & J.C. Lepage, 1990. - Découverte d'une faune originale d'Elasmobranches dans les phosphates du Toarcien lorrain (Couches à *Coeloceras crassum*). Bulletin des Académie et Société Lorraines des Sciences, 29 (3):153-161.
- Delsate, D. & D. Thies, 1995. - Teeth of the fossil shark *Annea* Thies 1983 (Elasmobranchii-Neoselachii) from the Toarcian of Belgium. Belgian Geological Survey. Professional Paper , 278 : Elasmobranches et Stratigraphie (1994). pp. 45-64, Bruxelles.
- Delsate, D. & P. Godefroit, 1995. - Chondrichthyens du Toarcien inférieur d'Aubange (Lorraine belge). Belgian Geological Survey. Professional Paper , 278 : Elasmobranches et Stratigraphie (1994). pp.23-44, Bruxelles.
- Delsate D. & Maubeuge P.L. 2000. - Le Toarcien inférieur des régions de Bascharage et de Bettembourg (Grand-Duché de Luxembourg). A propos d'une soi-disant émersion fugitive, ou d'environnements restreints proches de l'émergence : Archives de l'Institut grand-ducal de Luxembourg, Section des Sciences naturelles, physiques, mathématiques, Nouvelle Série 43: 55-71.
- Delsate, D. & L. Candoni, 2001. - Description de nouveaux morphotypes dentaires de Batomorphii toarciens (Jurassique inférieur) du Bassin de Paris: Archaeobatidae nov. fam. Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois, 102 (2001): 131-143.
- Delsate, D. & L. Candoni, 2002. - Les premières raies (Chondrichthyes-Elasmobranchii) au Jurassique inférieur en Lorraine (Luxembourg, Belgique, France) et dans le Bassin de Paris. Bulletin de l'Académie Lorraine des Sciences, 41 (3-4): 93-103.
- Delsate, D., Duffin, C., & R. Weis, 2002. - A new microvertebrate fauna from the Middle Hettangian (early Jurassic) of Fontenoille (Province of Luxembourg, south Belgium). Royal Institute of Natural Sciences, Memoirs of the Geological Survey of Belgium, 48 : 83 p.
- Delsate, D., Herman, J & J.C. Lepage, 1989. - Nouvelles faunes d'Elasmobranches du Toarcien de la Lorraine belge. Bulletin de la Société belge de Géologie, 98 (1):77-80.
- Delsate, D. & R. Felten, 2005. - Les Poissons. In : Fayard, J.P., Gross, N., Lajounade, J.B., Lathuilière, B., Vailly, G. & R. Weis, (coordinateurs) 2005. Fossiles et minéraux de la carrière d'Ottange-Rumelange. Geolor & AGMP, éditeurs, p. 101-116.
- Delsate, D. & R. Weis, 2010. - La Couche à Crassium (Toarcien moyen) au Luxembourg : stratigraphie et faunes de la coupe de Dudelange-Zoufftgen Ferrantia 62 : 35-62.
- Dera G., Pucéat E., Pellenard P., Neige P., Delsate D., Joachimski M.M., Reisberg L. & Martinez M., 2009. Water mass exchange and variations in seawater temperature in the NW Tethys during the Early Jurassic: evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. Earth and Planetary Science Letters, 286, (1-2): 198-207.
- Duffin, C.J., 1993. - New records of Late Jurassic sharks teeth from Southern Germany. Stuttgarter Beiträge Naturkunde, B 193:1-13

- Duffin C. J. & Ward D. J. 1993. - The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. In: Herman, J. & H. Van Waes (eds). *Elasmobranches et Stratigraphie*. Geological Survey of Belgium, Professional Paper 264 : 53-102.
- Duffin, C.J., & D. Delsate, 1993. - A new Myriacanthid Holocephalan (Chondrichthyes) from the Early Jurassic of Luxembourg. *N. Jb. Geol. Palaont. Mh.* 11 : 669-680. Stuttgart.
- Enault, S., Guinot, G., Koot, M. B. and Cuny, G. (2015), Chondrichthyan tooth enameloid: past, present, and future. *Zoological Journal of the Linnean Society*. doi: 10.1111/zoj.12244
- Ginter, M., Hampe, O. & Duffin, C. J. 2010. - Chondrichthyes (Paleozoic Elasmobranchii: teeth). *Handbook of Paleichthyology*. Volume 3D. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 165 pp.
- Gray J.E. 1851. - List of the specimens of fish in the collections of the British Museum. Part I. *Chondropterygii*. London, x + 160 pp.
- Guinot G, Adnet S, Cavin L, Cappetta H. (2013). - Cretaceous stem chondrichthyans survived the end-Permian mass extinction. *Nature Communications* 4: 2669.
- Hay O.P. 1902. - Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. *Bulletin of the United States Geological Survey* 179: 1-868.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. & D.C. Hovestadt, 1992. - A: Selachii. 4: Order Orectolobiformes-Families: Brachaeluridae, Gingymostomidae, Hemiscylliidae, Orectolobidae, Parascylliidae, Rhiniodontidae, Stegostomidae. Order: Pristiophoriformes-Family:Pristiophoridae. Order: Squatiniformes-Family Squatinidae. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*. 65:193-254.
- Hermono, M., Delsate, D., Baudin, F., Le Callonnec, L., Minoletti, F., Renard, M. & A. Faber, 2014. - Record of Early Toarcian carbon cycle perturbations in a nearshore environment: the Bascharage section (easternmost Paris Basin). *Solid Earth*, 5, 793–804, 2014 www.solid-earth.net/5/793/2014/ doi:10.5194/se-5-793-2014.
- Huxley T.H. 1880. - On the Application of the Laws of Evolution to the Arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia.
- Proceedings of the Zoological Society of London, 1880: 649-662.
- Klein, E.F., 1885. - Beiträge zur Bildung des Schädel der Knochenfische, ii. Jahreshefte Vereins vaterländische Naturkunde in Württembergs, 61 : 107-261.
- Klug, S. (2010). Monophyly, phylogeny and systematic position of the †*Synechodontiformes* (Chondrichthyes, Neoselachii). — *Zoologica Scripta*, 39, 37–49.
- Klug, S. & Kriwet, J., 2010. - A new Late Jurassic species of the rare synechodontiform shark, *Welcommia* (Chondrichthyes, Neoselachii). *Palaeontologische Zeitschrift*. doi: 10.1007/s12542-010-0058-9 (online first).
- Koken E. in Zittel K.A. von 1911. - Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) von Karl A. von Zittel. i-vii+1-142., Oldeburg, München & Leipzig.
- Koot, M. B. & al., 2014.-New hybodontiform and neoselachian sharks from the Lower Triassic of Oman, *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI:10.1080/14772019.2014.963179
- Kriwet, J., 1998. - Late Jurassic Elasmobranch and Actinopterygian fishes from Portugal and Spain. *Cuadernos de Geología Iberica*, 24:241-260.
- Kriwet, J., 2003. - Neoselachian remains (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Middle Jurassic of SW Germany and NW Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 48 (4): 583-594.
- Kriwet, J., Rauhut W.M. & U. Gloy, 1997. - Microvertebrate remains (Pisces, Archosauria) from the Middle Jurassic (Bathonian) of Southern France. *Neues Jahrbuch Paläont. Abhandlungen* 206 (1):1-28.
- Kriwet, J., Kiessling, W. & S. Klug, 2009. - Diversification trajectories and evolutionary lifehistory traits in early sharks and batoids. *Proc. R. Soc. B* (2009) 276, 945–951. doi: 10.1098/rspb.2008.1441. Published online 2 December 2008.
- Landemaine, O., 1991. - Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du Sud-Ouest de la France. Quelques apports à la Systématique des Elasmobranches. *SAGA Information*, n° 1 Hors Série, Mars 1991. Paris.

- Lathuilière, B. 2005. - Introduction géologique à la carrière d'Ottange-Rumelange. In : Fossiles et minéraux de la carrière d'Ottange-Rumelange, Fayard, J.-P., Gross, N., Lajournade, J.-B., Lathuilière, B., Vailly, G. & Weis, R. (coordinateurs), p. 15-26.
- Lecointre, G. & H. Le Guyader, 2001. - Classification phylogénétique du vivant. Editions Belin, 543 p.
- Leidner, A. & D. Thies, 1999. - Placoid scales and oral teeth of late Jurassic elasmobranchs from Europe. In : Mesozoic Fishes 2- Systematics and Fossil Record, G. Arratia & H. P. Schultz (eds.), p. 29-40. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München.
- Lebrun, P., 2001. - Requins, raies et autres Chondrichthyes fossiles. Tome 1: Diversité, classification et phylogénie des requins et autres chondrichthyes. Minéraux et fossiles, Hors-série 42: 112 p.
- Lopez-Arbarello A., 2012 - Phylogenetic Interrelationships of Gingymodians Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). PLoS ONE 7(7): e39370. doi:10.1371/journal.pone.0039370
- Maisey, J.G., 1976. - The Jurassic selachian fish *Protospinax* Woodward. Palaeontology, 19: 733-747, London.
- Martyll, D. M. & J. D. Hudson, 1991. - Fossils of the Oxford Clay. The Palaeontological Association, 286 p.
- Mudroch, A. & D. Thies, 1996. - "Knochenfischzähne (Osteichthyes, Actinopterygii) aus dem Oberjura (Kimmeridgium) des Langenberges bei Oker (Norddeutschland)". Geologica et Palaeontologica, 30:239-265.
- Mudroch, A., Delsate, D. & A. Herzog, 1999 :On the dentition of *Dapedium* LEACH 1822 (Actinopterygii, Semionotiformes). IV European Workshop on Vertebrate palaeontology, Albaracin, Spain. Abstracts book : 74.
- Patterson, C., 1965. - The Phylogeny of the chimaeroids. Phil. Transactions of the Royal Society of London, (B) 249: 101-219, London.
- Patterson, C., 1992. - Interpretation of the tooth-plates of Chimaeroid fishes. Zool Journal of the Linnean Society, 106 (1): 33-61, London
- Popov, E., 2003.-: A New Genus of Elephant Fishes (Holocephali: Callorhinchidae) from the Upper Callovian of the Volga Region near Saratov, Russia. Paleontological Journal, Vol. 37, No. 5, 2003, pp. 507-513. Translated from Paleontologicheskii Zhurnal, No. 5, 2003, pp. 59-66.
- Popov, E., Delsate, D. & R. Felten (in prep.) - Callorhinchid tooth plate (Holocephali, Chimaeroidae) from the Lower Bajocian of Rumelange, Luxembourg-France Border.
- Rees, J., 1998. - Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. Acta palaeontologica polonica 43 (3):439-452.
- Rees, J., 2000. - A new Pliensbachian (Early Jurassic) neoselachian shark fauna from Southern Sweden. Acta palaeontologica polonica 45 (4): 407-424.
- Rees, J. 2008. Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology - preliminary results. Acta Geologica Polonica, 58 (2), 217-221. Warszawa.
- Regan C.T. 1906. - A classification of the selachian fishes. Proceedings of the Zoological Society of London, 1906: 722-758.
- Stahl, B., 1999. - Chondrichthyes Holocephali. In : H.-P. Schultz (ed.) Handbook of Palaeoichthyology, vol. 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 164 p.
- Thies, D., 1983. - Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England. Courrier Forschung Institut, Senckenberg 58:88-116.
- Thies, D., 1989. - Some problematical shark teeth (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Early and Middle Jurassic of Germany. Paläont. Z., 63 (1/2) 103-117.
- Thies, D., 1995. - Placoid scales (Chondrichthyes : Elasmobranchii) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Northern Germany. Journal of Vertebrate Palaeontology 15 (3):463-481.
- Thies, D. & A. Mudroch, 1993. - Actinopterygian teeth from the late Jurassic (Kimmeridgian) of N Germany. In: Mesozoic Fishes- Systematics and Paleoecology, G. Arratia & G. Viohl (eds.): 105-114. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Underwood, C., 2002. - Sharks, Rays and a Chimaeroid from the Kimmeridgian (late Jurassic) of Ringstead, Southern England). Palaeontology, 45 (2):297-325.

- Underwood, C., 2004. - Environmental controls on the distribution of neoselachian sharks and rays within the British Bathonian (Middle Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203:107-126.
- Underwood, C. & D. Ward, 2004. - Neoselachian sharks and rays from the British Bathonian (Middle Jurassic). *Palaeontology*, 47 (3):447-501, 15 pls.
- Ward, D. J. & K. J. Macnamara, 1977. - Associated dentition of the chimaeroid fish *Brachymylus altidens* from the Oxford clay. *Palaeontology*, 20 (3) : 589-591.
- Woodward A.S. 1888. - Guide to the collection of fossil fishes in the department of Geology and Palaeontology. British Museum (Natural History).
- Woodward A.S.1890. - A synopsis of the fossil fishes of the English Lower Oolites. *Proceedings of the Geologists' Association*, 11, 285–306.
- Woodward A.S. 1919. - The Fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. *Monograph of the Palaeontographical Society*, 1-148.
- Zittel K. A. von 1911. - Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). II. Abteilung. Vertebrata [Fundamentals of Paleontology (Paleozoology). Section II. Vertebrata]. Druck und Verlag von R. Oldenbourg, München 1-598 [M. Carrano/M. Carrano/P. Wagner].

An unusual echinoderm assemblage from the earliest Bajocian (middle Jurassic) of Luxembourg, with special emphasis on the ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea)

Lea D. Numberger-Thuy^{1, 2} & Ben Thuy¹

¹Musée national d'histoire naturelle du Luxembourg, section paléontologie,
25, rue Münster, L-2160 Luxembourg
²lnumberger@gmx.de

Zusammenfassung

Die Mehrheit der Stachelhäutervergesellschaftungen aus dem Bajocium wurden aus Ablagerungen von Karbonatplattformen beschrieben. Im Nordwesten der Tethys haben diese Ablagerungen außergewöhnlich häufige Funde von artikulierten Resten geliefert, was eine starke Habitat-bezogene Verzerrung des Fossilberichts der Stachelhäuter im Bajocium bewirkt. Siliziklastische Ablagerungen hingegen haben bisher wesentlich weniger Beachtung bezüglich ihrer möglichen Echinodermenfunde erhalten. In der vorliegenden Arbeit wird eine Vergesellschaftung von Echinodermen aus einer dünnen, lateral begrenzten Schicht aus sandigem Ton mit Phosphoritknollen beschrieben, die in Rumelange, Luxemburg, am nordöstlichen Rand der jungen Burgund Plattform aufgeschlossen sind und auf das früheste Bajocium datiert wird. Die Vergesellschaftung umfasst den rätselhaften *Cyclocrinus*, den Isocriniden

Balanocrinus, ein *Balanocidaris*-artiger Psychocidaride, und benthopectinide und korethrasteride/pterasteride Seesterne, welche allesamt in Karbonatplattform-sedimenten des nordwestlichen Tethysrandes entweder ganz fehlen oder nur sehr selten vorkommen. Im Gegenzug deuten sie auf einen stärkeren offen-ozeanischen Einfluss hin. Die Schlangensternreste, hier ausführlich beschrieben, umfassen fünf Arten, wovon eine als neu (*Lapidaster hellersi* sp. nov.) beschrieben wird. Letztere gehört zu einer ophiacanthiden Gattung, die im Bajocium bisher nur aus Tiefwasserablagerungen der westlichen Tethys bekannt war und somit die offen-ozeanischen Affinitäten der restlichen Echinodermen untermauert. Die vorliegende Arbeit bekräftigt das Beachten von Ablagerungsräumen bei Untersuchungen der Paläobiodiversität, die ungewöhnlich oder Lagerstätten gegenüber weniger attraktiv erscheinen.

Abstract

The vast majority of Bajocian echinoderm assemblages have been reported from carbonate platform settings. In the northwestern Tethys, these deposits have produced exceptionally abundant articulated remains, thus introducing a strong palaeo-habitat bias in the Bajocian echinoderm fossil record. Siliciclastic deposits, in contrast, have received surprisingly little attention with respect to their potential echinoderm content. Here, we describe an echinoderm fauna from a thin, laterally discontinuous sandy clay bed rich in phosphorite nodules exposed in Rumelange, Luxembourg, on the northeast margin of the incipient Burgundy Platform, and dated to the earliest Bajocian. The assemblage includes the enigmatic *Cyclocrinus*, the isocrinid *Balanocrinus*, a *Balanocidaris*-like psychocidarid, and benth-

pectinid and korethrasterid/pterasterid asteroids, which lack from or only very rarely occur in Bajocian carbonate platform deposits of the northwestern Tethys margin. Instead, they point to a more open ocean affinity. The ophiuroid assemblage, described in detail, includes five species, one of which is formally described as new (*Lapidaster hellersi* sp. nov.). The latter belongs to the ophiacanthid genus *Lapidaster* which is known only from deep-water deposits of the western Tethys in the Bajocian, thus corroborating the open ocean affinities of the other echinoderms. Our study endorses the inclusion in palaeo-biodiversity surveys of depositional settings which might seem unusual or less promising than Lagerstätten.

Résumé

La majorité des collections d'échinodermes du Bajocien proviennent de sédiments de plateformes carbonatées. Au nord-ouest de la Téthys, les gisements en question

ont fourni des fossiles d'échinodermes articulés exceptionnellement abondants, ce qui a créé un fort biais dans le registre fossile bajocien des échinodermes pour les

types d'habitats correspondants. Les gisements siliciclastiques par contre n'ont reçu que peu d'attention quant au potentiel de fournir des fossiles d'échinodermes. Dans le présent travail, une collection d'échinodermes provenant d'une couche lenticulaire d'argile sableuse de faible épaisseur riche en concrétions phosphoritiques, exposée à Rumelange, Luxembourg, sur la bordure nord-est de la plateforme de Bourgogne naissante et datée du Bajocien basal. La collection inclut le crinoïde énigmatique *Cyclocrinus*, l'isocrinide *Balanocrinus*, un psychocidaride proche de *Balanocidaris* ainsi que des astérides benthoplectinides et korethrasterides/pterasterides, qui ne sont pas ou que

très rarement trouvés dans les gisements bajociens de plateforme carbonatée de la bordure nord-ouest de la Téthys. Les ophiures, décrites en détail, comprennent un total de cinq espèces, dont une nouvelle (*Lapidaster hellersi* sp. nov.) appartenant au genre ophiacanthide *Lapidaster* qui n'est connu au Bajocien que de sédiments de mer profonde de la Téthys de l'Ouest. Cette observation corrobore le caractère plutôt océanique des autres groupes d'échinodermes de la collection. Le présent travail met l'accent sur l'inclusion dans les analyses de paléo-biodiversité de gisements qui, à première vue, semblent moins prometteurs que les Lagerstätten.

Introduction

The Bajocian is among the stages that have produced outstandingly well known and diverse echinoderm remains. Most noteworthy are the exceptionally preserved and abundant, intact layers of echinoderms on the Bahama-type Burgundy carbonate platform deposits such as the widespread Hauptrogenstein Formation, including remains of all five extant classes (Hess 1972; Hess & Holenweg 1985; Hess & Meyer 2008; Thuy & Meyer 2012). Echinoderms are only preserved intact under certain sedimentological and taphonomic conditions (Ausich 2001). Therefore, although these articulated assemblages gained a lot of interest in the past, they represent just a small part of the total echinoderm diversity during the Bajocian.

The exceptionally preserved echinoderm assemblages from the Burgundy Platform Lagerstätten originate from a limited number of depositional settings (Hess & Meyer 2008). In fact, almost all published records in this respect originate from oolithic to detrital sand wave obrution deposits (Hess 1972; Hess & Meyer 2008). The abundance and exceptional preservation of the echinoderm fossils in question makes them particularly attractive for both collectors and researchers, and thus introduces a strong bias in the Bajocian echinoderm fossil record towards shallow-water, high energy carbonate platform assemblages. Reefal, peri-reefal and, in particular, siliciclastic settings are heavily underrepresented, at least for the non-echinoid echinoderms.

In the particular case of the ophiuroids, it is noteworthy that, until recently, only species based on articulated skeletons were known from the

Bajocian (Thuy, this volume), which is well in line with the general trend observed in the survey of Bajocian echinoderms. Dissociated ophiuroid lateral arm plates, which are known to allow for much more exhaustive palaeobiodiversity assessments than the patchy record of articulated skeletons, have only recently come into the focus of taxonomic surveys (Thuy 2013; Thuy this volume).

Here, we present a new echinoderm assemblage, comprising disarticulated remains of crinoids, echinoids, asteroids and ophiuroids, retrieved from sieving residues of a sandy clay bed rich in phosphorite nodules exposed on the northeast margin of the incipient Burgundy Platform. The aim is to contribute to a more complete picture of shallow-water echinoderm biodiversity during the Bajocian by focusing on siliciclastic depositional settings which, compared to carbonate platform deposits, are strongly undersampled. The faunal spectrum is highly unusual, comprising echinoderm taxa which are only very rarely, if at all, found in the coeval and later carbonate platform settings. We provide a very brief general overview on the echinoid, crinoid and asteroid taxa with the aim to spark more detailed investigations, and provide a detailed assessment of the ophiuroid assemblage.

Geological context

The here described assemblage was predominantly retrieved from sieving residues of a 0.10 m thin, laterally discontinuous bed of grey sandy clay with pea- to walnut-sized phosphorite nodules and numerous abraded and encrusted belemnite

rostra, approximately 1 m above the base of the Micaceous Marls. The sand size fraction of the sandy clay predominantly consists of quartz grains and iron ooids. The bed was dated to the earliest Bajocian *Discites* Zone (*Walkeri* Subzone) based on ammonite evidence (Guérin-Franiatte & Weis 2010). It is exposed on the shores of a pond on an artificial plateau in the former "Hutberg" opencast mine in Rumelange, Luxembourg.

The nodule bed is highly fossiliferous, in contrast to the over- and underlying marls, and yields, apart from the here described echinoderms, abundant cephalopod remains (mainly belemnite rostra, occasional ammonites), bivalves, gastropods, millimeter-sized brachiopods, solitary corals, sponges and bryozoans. The micaceous marl succession including, at its base, the sandy clay bed yielding the here-described echinoderms, was deposited under falling sea-level conditions at, or shortly before, the onset of the Burgundy Platform formation (Boulvain et al. 2001; Brigaud et al. 2009, 2013). The general geological context of the area suggests deposition in a shallow to mid-shelf setting, at or slightly below storm wave base (Pienkowski et al. 2008).

Material and methods

More than 200 echinoderm plates and spines, assignable to echinoids, asteroids, crinoids and ophiuroids, were examined in the present study. Some of the larger remains were picked in the field from the weathered surface of the sandy claybed. The vast majority of the specimens, however, was retrieved from sieving residues. The coarse (>5 mm) fraction was screen-washed and picked directly in the field, taking advantage of the nearby pond. The smaller fraction was screen-washed in a laboratory sink. No chemical treatment was necessary. Specimens from the smaller residue fractions were picked under a dissecting microscope. Selected specimens were cleaned in an ultrasonic bath, then either photographed using a VEHO USB camera, or mounted on aluminium stubs and gold-coated for scanning electron microscopy (SEM) using a JEOL Neoscope JMC-5000.

In the particular case of the ophiuroids, identifications, if possible to species level, were exclusively based on the lateral arm plates (abbreviated in the descriptions as LAPs), following the terminology and recommendations of Thuy and Stöhr (2011). Higher-level classification follows Smith et al.

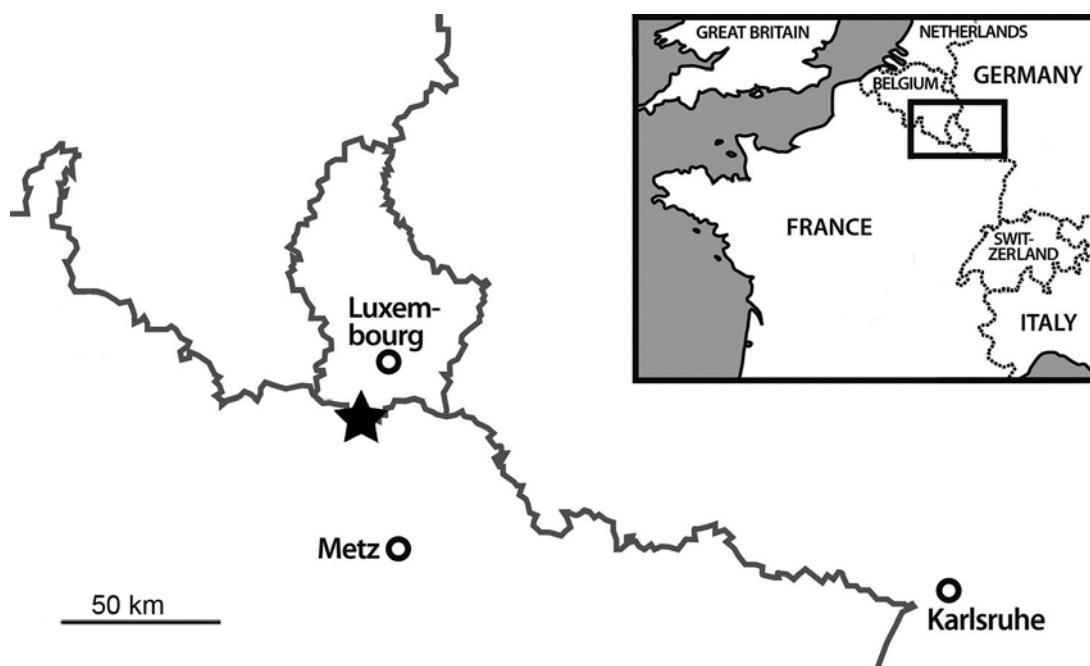


Fig. 1: Locality map showing the position of the studied site (marked by a star).

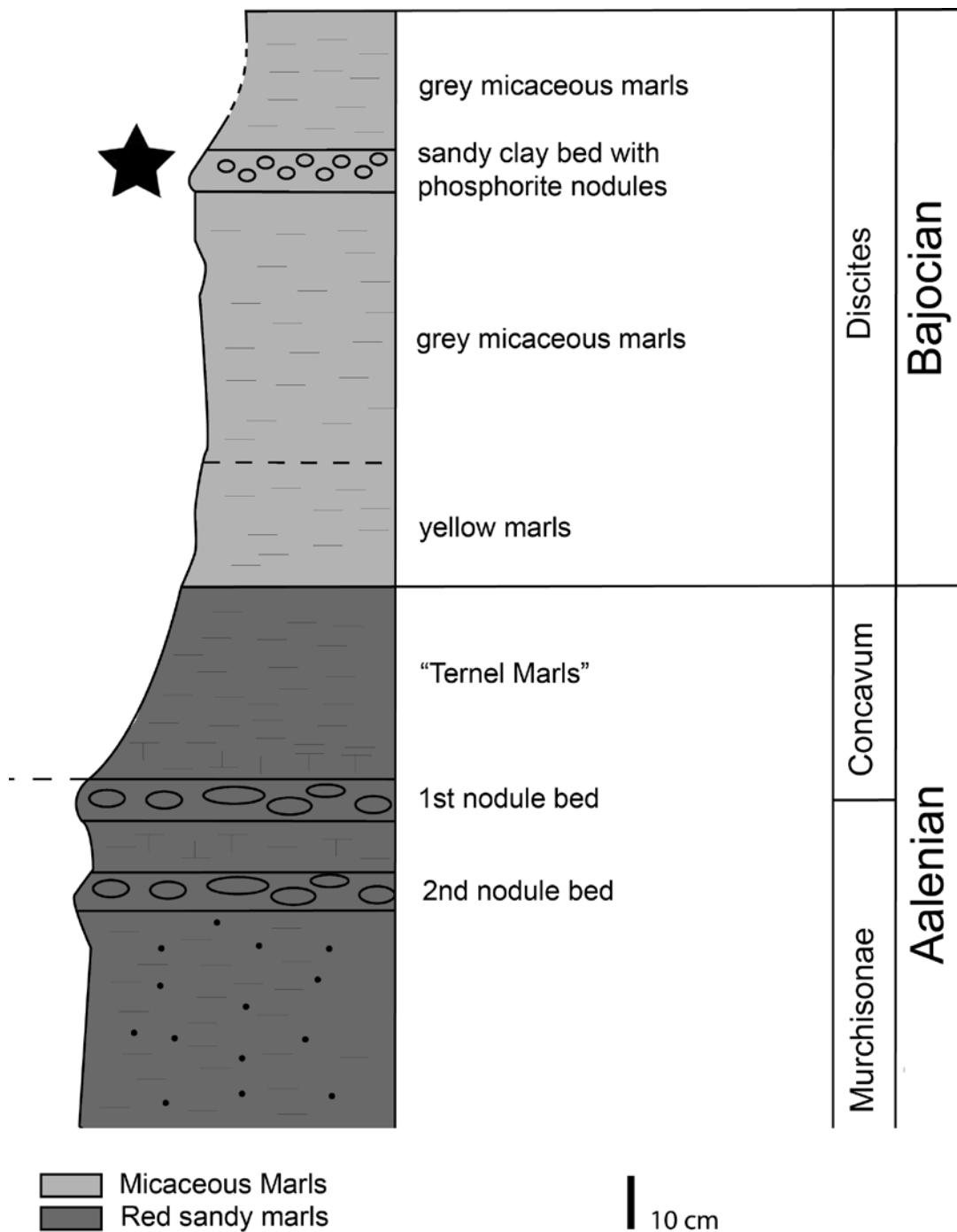


Fig. 2: Stratigraphic log with the position of the sandy clay bed (marked by a star) that yielded the here described echinoderm assemblage, modified from Weis and Guérin-Franiatte (2010).

(1995). All type, figured and additional specimens were deposited in the collection of the Natural History Museum Luxembourg (MnhnL), under series number BU.

Results

The crinoids

The echinoderm assemblage studied herein is markedly dominated by the conspicuous columnals of *Cyclocrinus rugosus* (d'Orbigny, 1841) (Fig. 3 a-d). Hess (2008) recently revised the genus *Cyclocrinus* and summarised its currently known occurrences. In spite of more than two decades of research, not a single cup plate has been identified so far, precluding any robust conclusions on the higher taxonomic classification of the genus. The here presented specimens fail to add to the debate as they exclusively consist of columnals. The material is nevertheless noteworthy as it ranks among the very few Bajocian occurrences of the genus. It might even be the oldest known record of *Cyclocrinus*.

Almost all other crinoid remains from the here described assemblage are assignable to the isocrinid genus *Balanocrinus* (Fig. 3 e-f). In a recent revision of the taxonomic concept and fossil record of *Balanocrinus*, Hess (2013) highlighted the abundance of the genus in Lower and Upper Jurassic mudstones. Middle Jurassic occurrences of the genus, and even more Bajocian ones, are less common and predominantly found in areas of the northwester Tethys margin which are closer to the open ocean (e.g. Hess & Pugin 1983; Hess 2012). Almost all Middle Jurassic peri-Tethyan assemblages, in particular those of the carbonate platforms, are dominated by other isocrinids (*Chariocrinus*, *Hispidocrinus* and *Pentacrinites*) (e.g. Hess 1972; Thuy & Meyer 2012).

The asteroids

Asteroid fossils are surprisingly abundant in the here presented assemblage. The most conspicuous remains are large, dissociated goniasterid marginals, which are complemented by the excep-

tional find of an articulated arm fragment. Goniasterids are commonly found in Middle Jurassic echinoderm assemblages of the peri-Tethys, including those from carbonate platform settings (e.g. Hess 1972). The most remarkable asteroid remains, however, are much smaller marginals and ambulacrals which are assignable to the Benthopectinidae (Fig. 3 g), as well as adambulacrals which show clear korethrasterid-grade pterasterid affinities (Fig. 3 h). The presence of these two asteroid groups is noteworthy because their remains have only recently been shown to occur in Jurassic sediments on the basis of robust, unambiguous morphological evidence based on dissociated plates (Gale 2011). The here presented benthopectinid and pterasterid records are among the oldest of the groups and significantly add to their yet very sparse fossil record.

The echinoids

Various test and spine fragments have been recorded but one type of primary spines is particularly noteworthy (Fig. 3 i-j), first because it is the most common echinoid remain in the assemblage, and second because it is not or only rarely found in Bajocian carbonate platform deposits. The spines in question are small, stout, short, glandiform with a rounded, blunt distal tip and a shaft ornamented with beaded ribs developing into an irregular granulation towards the distal tip of the spine. The distinctive spine morphology suggests assignment to the Psychocidaridae. Although *Caenocidaris* is the typical Middle Jurassic representative of the family (e.g. Vadet 1991), similarities of the here described material are greater with the spines of the late Jurassic *Balanocidaris*, in particular with respect to the blunt distal tip and the fine ornamentation of the shaft (Smith & Kroh 2010).

Typical *Caenocidaris* commonly occurs in Bajocian carbonate platform settings (e.g. Vadet & Slowik 2001; Thuy 2003). The more *Balanocidaris*-like spine type presented herein, in contrast, has not been reported previously, except for the spine figured by Thuy (2010) from the earliest Bajocian of Differdange, Luxembourg (Plate 2, fig. h) which was found in stratigraphically and sedimentologically comparable settings.

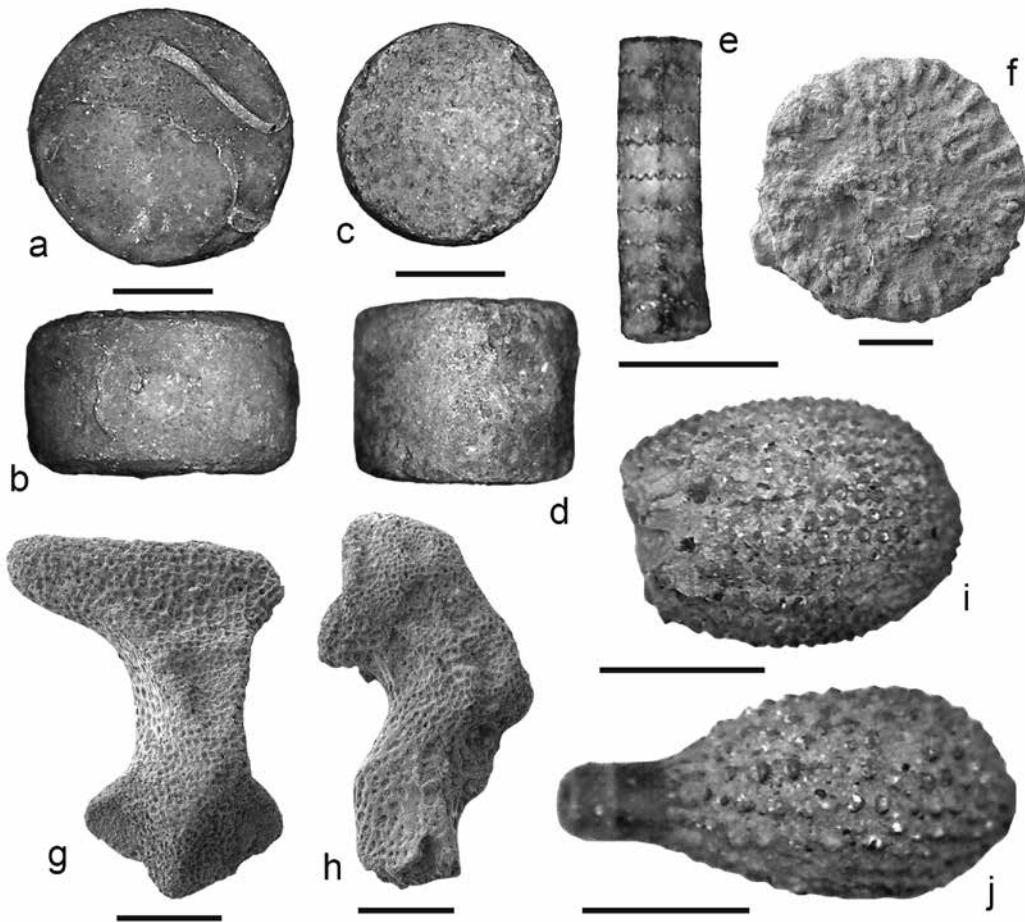


Fig. 3: Echinoderm remains from a sandy clay bed with phosphorite nodules approximately 1 m above the base of the micaceous marls, Discites Zone, Walkeri Subzone, earliest Bajocian, Middle Jurassic, of Rumelange, Luxembourg. *Cyclocrinus rugosus* (d'Orbigny, 1841), a-d: HU 306, columns in facet (a, c) and lateral (b, d) views; *Balanocrinid* sp., e: HU 322 pluricolumnal in lateral view; f: BU 337, columnal facet; Benthopectinid asteroid, g: BU 338, ambulacral; Korethrasterid/Pterasterid asteroid, h: adambulacral; Psychocidaroid echinoid, i-j: HU 321, primary spines. Scale bars equal 5 mm in a-e and i-j; 500 µm in f, and 250 µm in g-h.

The ophiuroids

Our study includes the first exhaustively described ophiuroid assemblage from non-carbonate platform deposits for the Bajocian. Although the diversity is low, with only five species identified, the composition of the ophiuroid assemblage is rather unusual for the Bajocian. It shares the ophiacanthid *Alternacantha* and the ophiolepidid *Enakomusium* with coeval ophiuroid assemblages from carbonate platform settings, where these

taxa are among the most abundant (e.g. Thuy & Meyer 2012; Thuy this volume). The ophiidermatid *Ophiotitanos* is reported for the first time from Bajocian deposits by Thuy (this volume) and seems to be a rather common component of coeval carbonate platform deposits, judging from unpublished preliminary survey based on dissociated LAPs. The occurrence of the ophiacanthid *Lapidaster*, in contrast, is unusual since the genus is only known from deep-water sediments of the western Tethys in the Bajocian (Thuy 2013).

Systematic palaeontology

Class Ophiuroidea Gray, 1840

Order Ophiurida Müller & Troschel, 1840

Family Ophiacanthidae Ljungman, 1867

Genus *Lapidaster* Thuy, 2013

Type species: *Lapidaster hystricarboris* Thuy, 2013

Lapidaster hellersi sp. nov.

Fig. 4a-f

Derivation of name: Species named in honour of our step father (in law) Marcel Hellers, for his friendship and his companionship during fieldwork, and in recognition of his contributions to invertebrate zoology.

Types: BU 321 (holotype); BU 322, BU 323 (paratypes)

Other material: BU 324 (12 dissociated LAPs)

Type locality: Pond shore on artificial plateau, former "Hutbierg" opencast mine in Rumelange, Luxembourg.

Type horizon: Sandy clay bed with phosphorite nodules approximately 1 m above the base of the micaceous marls, Discites Zone, Walkeri Subzone, earliest Bajocian, Middle Jurassic.

Diagnosis: Species of *Lapidaster* with very small, horizontally elongate LAPs; outer surface with very coarsely meshed stereom transformed into a weakly to moderately well developed, irregular vertical striation near the spine articulations; very weakly developed, oblique spur on the outer proximal and inner distal edges of the LAP; three spine articulations; inner side of LAPs with narrow, well defined ridge with dorsalwards tapering dorsal portion.

Description of holotype: BU 321 is a very small proximal LAP; slightly wider than high; dorsal edge fragmented but originally weakly convex or straight; proximal edge strongly concave, with very weakly defined, poorly prominent and non-protruding, oblique spur between ventral and median third of proximal edge; ventral third of LAP strongly ventro-proximalwards protruding, with concave ventro-proximal edge; ventro-distal tip of LAP weakly protruding ventrally; very large, deeply concave tentacle notch. Outer surface with very coarsely meshed stereom, with trabecular intersections merged into irregular, vertical ridges

near the row of spine articulations; narrow band of much more finely meshed stereom lining proximal edge of LAP. Three medium-sized, free-standing spine articulations on distal edge of LAP; clear dorsalward increase in size of spine articulations and of gaps separating them; spine articulations ear-shaped, composed of thin dorsal and ventral lobes, proximally separated by a shallow notch and distally connected by a sigmoidal fold; spine articulations separated from distal edge of LAP by a gap narrower than half a spine articulation.

Inner side of LAP with well defined, thin, arcuate ridge, with oblique, dorso-proximalwards pointing and dorsalwards tapering dorsal part, and shorter, wider ventro-proximalwards pointing ventral part merged with ventral portion of LAP; dorsal and ventral parts of ridge connected by rounded kink. Poorly defined, weakly prominent, oblique spur on inner distal edge, composed of more densely meshed stereom. Very large, deeply concave tentacle notch, bordered by thickened ventral edge of the LAP and with horizontally stretched stereom. No perforations discernible.

Paratype supplements and variation: BU 322 is a very small proximal to median LAP, almost 1.5 times wider than high; dorsal edge gently convex; ventro-proximalwards pointing ventral portion of LAP smaller than in holotype and with weakly convex ventro-proximal edge; proximal edge strongly concave, with kink in ventral half; no spurs on outer proximal edge. Outer surface with very coarsely meshed stereom, with no vertical stripes. Three spine articulations as in holotype separated from distal edge of LAP by a gap as wide as half a spine articulation.

Inner side of LAP as in holotype.

BU 323 is a very small distal LAP, almost two times wider than high; dorsal edge straight; ventral quarter strongly ventro-proximalwards pointing, with very weakly concave ventral and ventro-proximal edges. Outer surface as in holotype but with shorter vertical stripes. Three spine articulations as in holotype but separated from distal edge by gap as wide as half a spine articulation.

Inner side with moderately well defined, short ridge, with wide ventral basis and narrow, dorso-proximalwards pointing, dorsal extension.

Remarks: The genus *Lapidaster* was introduced by Thuy (2013) to accommodate dissociated

ophiuroid LAPs which are essentially similar to those of extant *Ophiogimus* but differ in displaying spurs on the outer proximal and inner distal edges. The here described LAPs comply with the diagnosis of *Lapidaster* in particular with respect to the strongly ventro-proximalwards pointing ventral portion of the LAP, the spur on the outer proximal and inner distal edges, the large tentacle notches, the ear-shaped spine articulations which are neither on an elevated ridge nor sunken into depressions of the distal edge, and the shape of the ridge on the inner side.

Within this genus, similarities are greatest with the LAPs of *Lapidaster fasciatus* (Kutschner & Villier, 2003) from the Toarcian-Aalenian of Germany and France, and *L. varuna* Thuy, 2013 from the Callovian of India. The here described material differs in the smaller size of the LAPs, lower number of spine articulations (three rather than four), the lower height/width ratio, the weakly developed vertical striation on the outer surface, and the dorsalwards tapering dorsal part of the ridge on the inner side of the LAPs. In particular the latter character is not related to size or ontogenetic stage (Thuy & Stöhr 2011), which prompts us to consider the here described LAPs as belonging to a new species.

The new species adds to the sparse middle Jurassic fossil record of the genus, closing a gap in the shallow-water record between the earliest Aalenian *Lapidaster fasciatus* and the Callovian *L. varuna* (Thuy 2013). The only other middle Jurassic species of the genus is *Lapidaster wolfii* Thuy, 2013 from Bajocian-Bathonian bathyal sediments of France.

Genus *Alternacantha* Thuy & Meyer, 2012

Type species: *Alternacantha occulta* Thuy & Meyer, 2012, by original designation.

Alternacantha cf. occulta Thuy & Meyer, 2012

Fig. 4h-i

Material examined: BU 325, and BU 326 (4 dissociated LAPs in total).

Description: Large dissociated median to distal LAPs, as high as wide or slightly wider; with strongly concave dorsal edge as a result of a strong constriction; proximal edge weakly concave, with up to four poorly to moderately well defined, slightly prominent and protruding spurs; ventral third very large and strongly protruding ventro-proximalwards; ventro-distal tip of LAP tongue-shaped,

protruding ventralwards.. Outer surface with well developed, vertical striation, with stripes largest in dorso-distal part of outer surface, disintegrating into coarsely meshed stereom towards ventral and distal edges of LAP; narrow band of finely meshed stereom lining proximal edge. Three large, ear-shaped, nearly equidistant spine articulations in shallow notches of distal edge, moderately deeply incising outer surface stereom; median spine articulation largest.

Inner side of LAPs with well defined, prominent, simple, arcuate ridge, with very weakly widened, blunt, well defined dorsal and ventral tips. Two to three well defined, horizontally elongate, prominent spurs on inner distal edge. Small but very deep tentacle notch. One to two small, irregular perforations dorsally bordering inner side of tentacle notch.

Remarks: *Alternacantha occulta* was amply described on the basis of articulated skeletons (Thuy & Meyer 2012) and dissociated LAPs (Thuy 2013). The examined specimens are all from median to distal arm positions. A reliable assessment of the full set of diagnostic characters is ideally based on proximal LAPs (Thuy & Stöhr 2011). This is particularly the case in the *Alternacantha-Dermocoma* group, species of which commonly have indistinguishable median to distal LAPs (Thuy 2013). Therefore, in spite of the strong similarities with the median LAPs of *Alternacantha occulta* figured by Thuy and Meyer (2012) and Thuy (2012), we consider the species-level assignment as tentative.

Family Ophiidermatidae Ljungman, 1867

Genus *Ophiotitanos* Spencer, 1907

Type species: *Ophiotitanos tenuis* Spencer, 1907, by original designation.

Ophiotitanos sp.

Fig. 4g

Material examined: BU 335, and BU 336 (2 dissociated LAPs).

Description: Median to distal LAPs, as high as wide to almost 1.5 times wider than high; with ventro-proximalwards protruding ventral fifth in median LAPs to rounded rectangular in outline in distal ones; ventral and distal edges weakly convex; dorsal edge gently convex in median LAPs, straight in distal ones; proximal edge irregularly concave, tapered, with two large, poorly developed and weakly prominent spurs on the ventro-distal and dorso-distal tips; outer

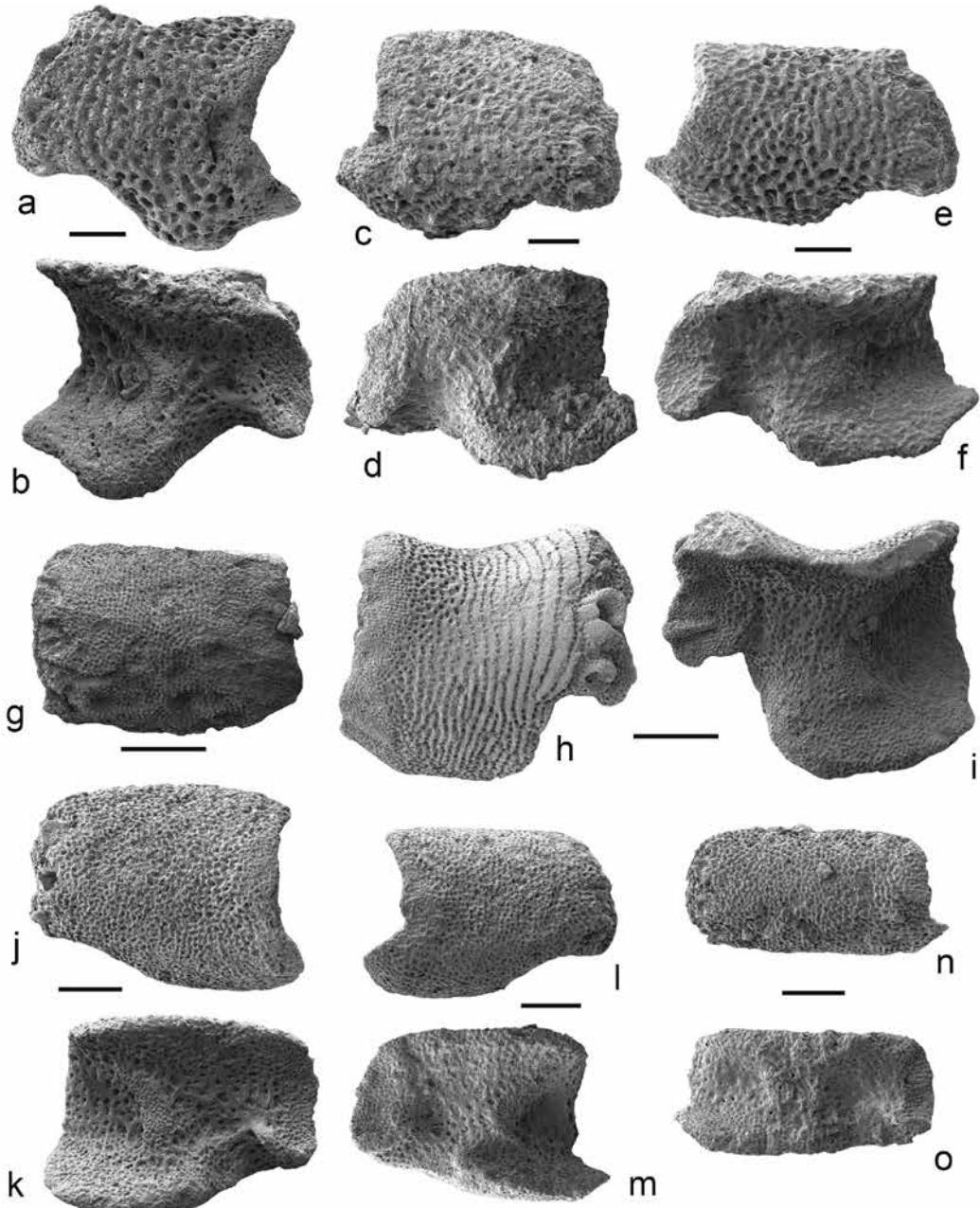


Fig. 4: Dissociated ophiuroid lateral arm plates (LAPs) from a sandy clay bed with phosphorite nodules approximately 1 m above the base of the micaceous marls, Discites Zone, Walkeri Subzone, earliest Bajocian, Middle Jurassic, of Rumelange, Luxembourg. *Lapidaster hellersi* sp. nov., a-b: BU 321 (holotype), proximal LAP in external (a) and internal (b) views; c-d: BU 322 (paratype), median LAP in external (c) and internal (d) views; e-f: BU 323 (paratype), distal LAP in external (e) and internal (f) views; *Ophiotitanos* sp., g: BU 335, median to distal LAP in external view and with detail of spine articulation (l). *Alternacantha* cf. *occulta* Thuy & Meyer, 2012, h-i: BU 325, distal LAP in external (h) and internal (i) views. *Eozonella* sp. nov., j-k: BU 327, proximal LAP in external (j) and internal (k) views; l-m: BU 328, median LAP in external (l) and internal (m) views; n-o: BU 329, distal LAP in external (n) and internal (o) views. Scale bars equal 250 µm.

surface with finely meshed stereom, with trabecular intersections transformed into small, inconspicuous tubercles. Four to five nearly equal-sized spine articulations sunken in shallow notches of the distal LAP edge, with weak dorsalward increase in size of gaps separating the spine articulations; notches of the spine articulations tightly encompassed by outer surface stereom and separated by distalward projections of the latter; spine articulations composed of a large, crescent-shaped dorsal lobe and a smaller ventral lobe; lobes proximally merged by a thin ridge.

Inner side of median LAPs unknown due to poor preservation; distal LAPs with large, conspicuous contact surfaces with opposite LAP; small, inconspicuous, well defined ridge with proximalwards bent, pointed dorsal tip; two moderately large, poorly defined and hardly prominent spurs composed of slightly more densely meshed stereom on inner distal edge. Large, round tentacle perforation between the distal and middle third of the inner side, proximally bordering the ventral spur. No other perforation or furrow discernible.

Remarks: The available material is very limited both in terms of abundance and preservation. To make matters worse, only median to distal LAPs are available. This is unfortunate considering that the analysis of Thuy and Stöhr (2011) clearly showed that identifications of dissociated LAPs should be based on adult, proximal plates. The here proposed identification is thus to be considered as preliminary.

The above described LAPs share striking similarities with the median and distal LAPs described by Thuy (this volume) as the new species *Ophiotitanos aschmannicor*. The spine articulation morphology of the LAPs at hand, however poorly preserved, corroborates assignment to the Ophiidermatidae. Awaiting the discovery of more complete material, and in particular of well preserved proximal LAPs, and in the light of the similarities with the LAPs of near-coeval *Ophiotitanos aschmannicor*, we thus consider the above described material as undetermined record of *Ophiotitanos*.

Family Ophiolepididae Ljungman, 1867

Genus *Eozonella* Thuy, Marty & Comment, 2013

Type species: *Eozonella bergeri* Thuy, Marty & Comment, 2013, by original designation

Eozonella sp. nov.
Figs. 4j-p

Material examined: BU 327, BU 328, BU 329; and BU 330 (20 dissociated LAPs)

Description: Very small, fragile dissociated LAPs, elongate, 1.5 (proximal LAPs) to 2.5 (distal LAPs) wider than high, rounded outline, with convex dorsal, distal and ventral edges; ventral quarter of proximal and median LAPs protruding ventro-proximalwards; proximal edge concave, with two poorly defined, slightly prominent and protruding spurs composed of slightly more densely meshed stereom, one in the middle of the proximal edge, the second in the middle of the ventral half of the proximal edge. Outer surface of LAPs with moderately coarsely meshed stereom devoid of any conspicuous ornamentation; narrow band of slightly more finely meshed stereom lining proximal edge of LAPs. Three (proximal and median LAPs) to two (distal ones) small, equal-sized and equidistant spine articulations sunken into and tightly surrounded by outer surface stereom at distal edge of LAPs; spine articulations composed of horizontal, nearly parallel dorsal and ventral lobes composed densely meshed stereom, proximally separated by two to three very small, irregular knobs.

Inner side of LAPs with sharply defined, prominent ridge composed of more finely meshed stereom, with round, ventrally pointing ventral portion not merged with ventral part of LAP, and slightly tapering dorso-proximalwards pointing dorsal portion. Well defined, elongate, strongly oblique, prominent spur on the ventro-distal tip of the inner side of the LAP. Large, deep tentacle notch on all LAPs, bordered by slightly thickened edges of ventral portion of LAP. No perforations or furrow discernible.

Remarks: The LAPs described above are unambiguously assignable to the group of ophiolepidids comprising extant *Ophiozonella* Matsumoto, 1915 and its morphologically very similar extinct relative *Eozonella* Thuy, Marty & Comment, 2013, on account of the outline of the LAPs, the ventro-proximalwards protruding ventral portion, the spurs on the outer proximal and inner distal edges, the shape of the ridge on the inner side, and the shape and position of the spine articulations. When introducing the new genus *Eozonella* to accommodate extinct *Ophionella*-like ophiuroids, Thuy et al. (2013) worked out clear-cut differences between the two in terms of general skeletal morphology. They stressed, however, that both share very

similar LAP morphologies. A LAP-based diagnosis of *Eozonella* is yet to be put forward. The shape and position of the spurs on the outer proximal and inner distal edges as well as the absence of a fine horizontal striation lining the outer proximal edge of the LAPs suggest assignment of the here described specimens to *Eozonella* rather than *Ophiozonella*, at least when referring to the type species *Ophiozonella longispina* (Clark, 1908).

Three species have been assigned to *Eozonella* so far, namely the type species *E. bergeri*, the Oxfordian *E. oertlii* (Hess, 1965) and the Bajocian/Bathonian *E. bathonica* (Hess, 1964). All three display much larger and stouter LAPs with a higher number of spine articulations than the here described specimens. We nevertheless refrain from formally introducing a new species as there are some more named records of Middle Jurassic *Ophiozonella*-like ophiuroids based on articulated skeletons, which are at present insufficiently known, especially with respect to their LAP morphology, and which thus cannot be satisfactorily compared with the material at hand. The records in question are *Ophioria tinuriensis* Valette, 1929 from the Aalenian of France, *Ophiopeza ferrugineum* (Boehm, 1889) from the Bajocian/Bathonian of Germany and France, and *Ophiopeza portei* Guillaume, 1926 from the Bathonian of France, which Hess and Meyer (2008) assigned to the ophioleucin genus *Sinosura* on the basis of very limited morphological evidence. Pending a detailed re-assessment of the type specimens of these species, we treat the material at hand as an unknown, most probably new species of *Eozonella*.

Family unnamed (see O'Hara et al. 2014)

Genus *Enakomusium* Thuy, this volume

Type species: *Ophioderma weymouthiense* Damon, 1880, by original designation.

***Enakomusium cf. ferrugineum* (Boehm, 1889)**

Fig. 5

Material examined: BU 331, BU 332, BU 333; and BU 334 (42 dissociated LAPs)

Description: Medium-sized dissociated LAPs, proximal ones nearly as high as wide, distal ones 1.5 wider than high, all of rounded rectangular outline, with convex dorsal, distal and ventral edges; proximal edge weakly concave, with two to three, weakly prominent and protruding, poorly defined (proximal LAPs) to almost indiscernible

(median to distal LAPs) spurs composed of slightly more densely meshed stereom; proximal edge paralleled by a deep, conspicuous furrow. Outer surface with coarsely meshed stereom, with irregularly angular, pointed trabecular intersections; outer surface stereom mesh size strongly decreasing towards furrow paralleling proximal edge. Four (proximal LAPs) to two (distal LAPs) small, prominent but poorly discernible spine articulations integrated into and tightly surrounded by outer surface stereom; spine articulations separated from distal edge by a gap as wide as the spine articulations or slightly narrower; dorsalward increase in size of spine articulations and of gaps separating them; large gap between dorsalmost spine articulation and dorsal edge in proximal LAP; spine articulations composed of a small muscle opening ventro-proximally tightly encompassed by a coarsely rugose semi-circular ridge, and distally separated from a slightly smaller nerve opening by a short, vertical, rugose ridge; distal LAPs with conspicuously enlarged, lip-shaped ridge separating muscle and nerve openings.

Inner side of LAP with large contact surfaces with opposite LAP; small, sharply defined, prominent ridge with tongue shaped, proximalwards bent and tapering dorsal tip in proximal LAPs, and small, poorly defined triangular ridge in median to distal ones. Deep, narrow but sharply defined, ventralwards pointing tentacle notch in proximal to median and sometimes even distal LAPs; large, round tentacle perforations in median to distal LAPs. Two poorly defined, non-prominent spurs on inner distal edge, composed of more densely meshed stereom. No perforation discernible.

Remarks: The above described LAPs display the combination of characters typically found in the genus *Enakomusium*, introduced by Thuy (this volume) to accommodate ophiuroids which are superficially similar to extant *Ophiomusium* but which differ in a higher number of between-plate tentacle openings (in contrast to within-plate tentacle perforations) per arm, a generally rounder outline of the LAPs, and a deep furrow paralleling the proximal LAP edge. The LAPs at hand share striking similarities with those assigned by Thuy (this volume) to *Enakomusium ferrugineum* from the early Bajocian of nearby Longwy, France. Minor differences pertain to a smaller size, a lower height/width ratio, a coarser outer surface

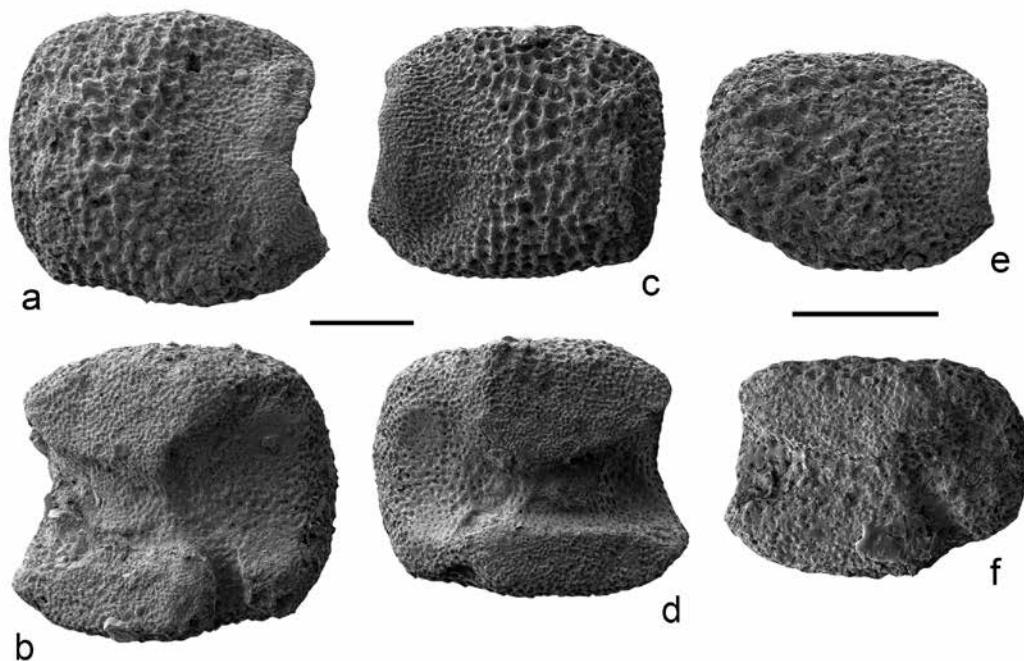


Fig. 5: Dissociated lateral arm plates (LAPs) of *Enakomusium ferrugineum* (Boehm) from a sandy clay bed with phosphorite nodules approximately 1 m above the base of the micaceous marls, Discites Zone, Walkeri Subzone, earliest Bajocian, Middle Jurassic, of Rumelange, Luxembourg. a-b: BU 331, proximal to median LAP in external (a) and internal (b) views; c-d: BU 332, median LAP in external (c) and internal (d) views; e-f: BU 333, distal LAP in external (e) and internal (f) views. Scale bars equal 250 µm.

stereom and a higher number of arm segments with between-plate perforations.

Chances thus are that the here described LAPs belong to a new species. It must be reminded, however, that the assignment of the material described by Thuy (this volume) to *E. ferrugineum* is based on comparison with non-type articulated skeletons. Considering that currently known species of *Enakomusium* show highly similar LAP morphologies, and pending a detailed re-examination of the holotype of *E. ferrugineum*, in particular with respect to its LAP morphology, we refrain from introducing a new species here.

Discussion

The echinoderm assemblage described herein is among the first from the Bajocian of the north-western Tethys to be recovered from purely siliciclastic sediments. The most striking difference to

coeval echinoderm assemblages from carbonate platform deposits is the composition of the crinoid fauna. The enigmatic *Cyclocrinus* is reasonably common in siliciclastic settings of Bathonian to Oxfordian age but Bajocian occurrences are exceedingly rare (Hess 2008). The second common crinoid of the here described assemblage is a species of *Balanocrinus*, an isocrinid which, in contrast to its relatives such as *Chariocrinus*, *Hispidocrinus* and *Pentacrinites*, generally lacks from the north-western Tethyan carbonate platform settings and instead more commonly occurs in siliciclastic deposits, especially those closer to the open ocean of the Tethys (Hess & Pugin 1983; Hess 2012). The asteroids and ophiuroids of the assemblage at hand corroborate a more open ocean or more Tethyan affinity of the assemblage, as they include extant deep-water taxa (Benthopectinidae and Korethrasteridae/Pterasteridae) and the extinct *Lapidaster* which have not yet been reported from coeval carbonate platform settings.

Altogether, the echinoderm fauna described in this study seems to document a stronger Tethyan affinity than coeval and slightly younger carbonate platform equivalents. Our study endorses the inclusion in palaeo-biodiversity surveys of depositional settings which might seem unusual or less attractive than those producing more abundant and/or articulated remains. As shown here, such settings are likely to yield taxa which would otherwise pass unnoticed.

Acknowledgments

We are grateful to Jean-Michel Guinet (Luxembourg, L) for granting access to the Scanning Electron Microscope facilities of the Natural History Museum in Luxembourg, to Roby Weis (Luxembourg, L) for inciting submission of the present contribution to *Ferrantia*, to Marcelline Haas (Steinsel, L) who collected some of the specimens and donated them to the Natural History Museum Luxembourg, and an anonymous reviewer whose comments greatly improved an earlier version of the manuscript.

References

- Ausich, W.I., 2001. - Echinoderm taphonomy, in: Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Echinoderm studies 6*. Balkema, Rotterdam: 171-227.
- Boehm, G. 1889. - Ein Beitrag zur Kenntnis fossiler Ophiuren. Bericht der naturforschenden Gesellschaft Freiburg. Breslau 4: 232-287.
- Boulvain, F., Belanger, I., Delsate, D., Ghysel, P., Godefroit, P., Laloux, M., Monteyne, R., Roche, M. 2001. - Triassic and jurassic lithostratigraphic unites (Belgian Lorraine). *Geologica Belgica* 4(1-2): 113-119.
- Brigaud, B., Durlet, C., Deconinck, J.-F., Vincent, B., Pucéat, E., Thierry, J. & Trouiller, A. 2009. - Facies and climate/environmental changes recorded on a carbonate ramp: A sedimentological and geochemical approach on Middle Jurassic carbonates (Paris Basin, France). *Sedimentary Geology* 222: 181-206.
- Brigaud, B., Vincent, B., Carpentier, C., Robin, C., Guillocheau, F., Yven, B. & Huret, E. 2013. - Growth and demise of the Jurassic carbonate platform in the intracratonic Paris Basin (France): Interplay of climate change, eustasy and tectonics. *Marine and Petroleum Geology*, doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2013.09.008>.
- Clark, H.L. 1908. - Some Japanese and East Indian Echinoderms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 51(11): 279-311.
- Damon, R. 1880. - Supplement to the Geology of Weymouth and the Isle of Portland. 2nd edition. London.
- Gale, A. S. 2010. - The phylogeny of post-Palaeozoic Asteroidea (Neoasteroidea, Echinodermata). *Special Papers in Palaeontology* 85: 1-112.
- Guérin-Franiatte, S. & Weis, R. 2010. - Le passage Aalénien-Bajocien près de Rumelange: la série biostratigraphique dans le Bassin d'Esch-sur-Alzette (Grand-Duché de Luxembourg). *Ferrantia* 62 : 73-96.
- Guillaume, L. 1926. - *Ophiopeza portei*, Ophiure nouvelle du Bathonien supérieur de Ranville (Calvados). *Compte Rendu Sommaire et Bulletin de la Société Géologique de France* 4(26): 117-127.
- Hess H. 1964. - Die Ophiuren des englischen Jura. *Eclogae geologicae Helvetiae* 57: 756-801.
- Hess H. 1965. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren IV: Die Ophiuren aus dem Renggeri-Ton (Unter-Oxford) von Chapois (Jura) und Longecombe (Ain). *Eclogae geologicae Helvetiae* 58: 1059-1082.
- Hess, H. 1972. - Eine Echinodermenfauna aus dem mittleren Dogger des Aargauer Juras. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 92: 1-87.
- Hess, H. 2008. - *Cyclocrinus*, an enigmatic Jurassic-Cretaceous crinoid. *Swiss Journal of Geosciences* 101: 465-481.
- Hess, H. 2012. - Crinoids from the Middle Jurassic (Bajocian-Lower Callovian) of Ardèche, France. *Swiss Journal of Palaeontology* 131: 211 - 253.
- Hess, H. 2013. - *Balanocrinus* (Crinoidea) from the Jurassic: species concept, reconstruction, ontogeny, taphonomy and ecology. *Swiss Journal of Palaeontology*. <http://dx.doi.org/10.1007/s13358-013-0062-2>.

- Hess, H. & Holenweg, H. 1985. - Die Begleitfauna auf den Seelilienbänken im mittleren Dogger des Schweizer Juras. Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland 33: 141–177.
- Hess, H. & Meyer, C.A. 2008. - A new ophiuroid (*Geocoma schoentalensis* sp. nov.) from the Middle Jurassic of north-western Switzerland and remarks on the family Aplocomidae Hess, 1965. Swiss Journal of Geosciences 101: 29–40.
- Hess, H. & Pugin, L. 1983. - *Balanocrinus berchteni* n.sp., un nouveau crinoïde bajocien des Préalpes médianes fribourgeoises. Eclogae geologicae Helvetiae 76: 691–700.
- Kutscher, M. & Villier, L. 2003. - Ophiuroid remains from the Toarcian of Sainte-Verge (Deux-Sèvres, France): paleobiological perspectives. Geobios 36: 179–194.
- Matsumoto, H. 1915. - A new classification of the Ophiuroidea: with description of new genera and species. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 68: 43–92.
- O'Hara, T.D., Hugall, A.F., Thuy, B. & Moussalli, A. 2014. - Phylogenomic Resolution of the Class Ophiuroidea Unlocks a Global Microfossil Record. Current Biology 24: 1–6.
- Orbigny, A. d' (1840–41). - Histoire naturelle, générale et particulière, des Crinoïdes, vivants et fossiles, comprenant la description géologique et zoologique de ces animaux. Livr. 1, 1–32 (1840); livres 2–3, 33–98 (1841) (republished 1858), published by the author. Paris.
- Pieńkowski G., Schudack M.E., Bosák P., Enay R., Feldman-Olszewska A., Golonka J., Gutowski J., Herngreen G.F.W., Jordan P., Krobicki M., Lathuilière B., Leinfelder R.R., Michalik J., Mönnig E., Noe-Nygaard N., Pálfy J., Pint A., Rasser M.W., Reisdorf A.G., Schmid D.U., Schweigert G., Surlyk F., Wetzel A. & Wong T.E. 2008. Jurassic. In: McCann T. (ed.) The geology of central Europe 2: Mesozoic and Cenozoic: 823–922. The Geological Society, London.
- Smith, A. B. & Kroh, A. 2011. - The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory> [accessed 23.01.2014].
- Smith, A. B., Paterson, G. L. J. & Lafay, B. 1995. - Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. Zoological Journal of the Linnean Society 114: 213–243.
- Spencer, W.K. 1907: A Monograph of the British Fossil Echinodermata from the Cretaceous formations. Volume second: The Asteroidea and Ophiuroidea. Paleontographical Society Monographs 2(4): 91–132.
- Thuy, B. 2003. - Les échinides du Bajocien de Rumelange (Grand-Duché de Luxembourg). Ferrantia 36: 79–123.
- Thuy, B. 2010. - An early Bajocian echinoid fauna from Differdange and Pétrange (Luxembourg), including a new Rhabdocidaroid species. Ferrantia 62: 97–114.
- Thuy, B. 2013. - Temporary expansion to shelf depths rather than an onshore-offshore trend: the shallow-water rise and demise of the modern deep-sea brittle star family Ophiacanthidae (Echinodermata: Ophiuroidea). European Journal of Taxonomy 48: 1–242.
- Thuy, B. this volume. - A peri-reefal brittle-star (Echinodermata : Ophiuroidea) assemblage from the Middle Jurassic of the northeast Paris Basin. Ferrantia.
- Thuy, B., Marty, D. & Comment, G. 2013. - A remarkable example of a Late Jurassic shallow-water ophiuroid assemblage from the Swiss Jura Mountains. Swiss Journal of Geosciences 106: 409–426.
- Thuy, B. & Meyer, C.A. 2012. - The pitfalls of extrapolating present-day depth ranges to fossil communities: new insights from brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Middle Jurassic of Switzerland. Swiss Journal of Palaeontology 132: 5–21.
- Thuy, B., Stöhr, S. 2011. - Lateral arm plate morphology in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): new perspectives for ophiuroid micropalaeontology and classification. Zootaxa 3013: 1–47.
- Vadet, A. 1991. - Revision des "Cidaris" du Lias et du Dogger Européens. Mémoires de la Société du Boulonnais 10 : 1–167, pls 1–9.
- Vadet, A. & Slowik, D. 2001. - Les oursins du Bajocien de Liocourt. Mémoires de la Société Académique du Boulonnais. Serie Histoire Naturelle 22 : 1–48.
- Valette, A. 1929. - Note sur quelques stellerides jurassiques du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 16, 1–62.

Ammonites et bélémnites des "Couches à Sonninia" (Bajocien inférieur) du Grand-duché de Luxembourg

Driss Sadki

Université Moulay Ismail, Faculté des Sciences, Département de Géologie
BP. 11201 Zitoune, Meknès, Maroc
driss.sadki@gmail.com

Robert Weis

Musée national d'histoire naturelle, section paléontologie
25 rue Münster, L-2160 Luxembourg
rweis@mnhn.lu

Robert Haas

Collaborateur scientifique, Musée national d'histoire naturelle, section paléontologie
25 rue Münster, L-2160 Luxembourg
roberthaas@pt.lu

Schlüsselwörter: Mittlerer Jura, Ammoniten, Belemniten, Sonninen-Schichten, Hohebrückner Kalk, Glimmermergel, Stratigraphie, Systematik, Bajocium, Differdingen, Rümelingen, Luxemburg.

Zusammenfassung

Die Ausgrabungen in den Sonninen-Schichten (Bajocium, Mittlerer Jura) in Süd-Luxemburg während den Jahren 1984 und 2010, durch die Paläontologische Abteilung des National Museums für Naturgeschichte (Luxemburg) und wissenschaftliche Mitarbeiter, haben zahlreiche gut erhaltene Ammoniten ans Licht gebracht. Die hier erstmals beschriebenen Funde werden zu den Gattungen *Hyperioceras*, *Euhoploceras*, *Fissilobiceras*,

Nannoceras, *Pseudoshirbuirnia*, *Shirbuirnia*, und *Emileia* gestellt. Zusätzlich zu den Ammoniten werden auch neue Belemnitenfunde der Gattungen *Eocylindroteuthis* und *Brevibelus* beschrieben, sowie deren stratigraphisches Vorkommen präzisiert. Die paläontologische Analyse erlaubt eine genauere Einordnung einzelner lithologischer Einheiten des unteren Bajocium Luxemburgs in die biostratigrafische Skala.

Keywords: Middle Jurassic, ammonites, belemnites, 'Couches à Sonninia', 'Calcaire de Haut-Pont', 'Marnes micacées', stratigraphy, systematics, Bajocian, Differdange, Rumelange, Luxembourg.

Abstract

The field work carried on by the Palaeontological section of the National Museum for Natural History (Luxembourg) and collaborators in the 'Couches à Sonninia' (Bajocian, Middle Jurassic) of southern Luxembourg, during 1984 and 2010, yielded numerous well preserved ammonites. The specimens are referred to the genera *Hyperioceras*, *Euhoploceras*, *Fissilobiceras*, *Nannoceras*, *Pseudoshirbuirnia*, *Shirbuirnia*, *Emileia* and are herein

described for the first time from Luxembourg. As a complement to ammonites, new specimens of belemnites referred to the genera *Eocylindroteuthis* and *Brevibelus* are reported herein, with comments on their stratigraphic position. The palaeontological analysis of the ammonite assemblage provides further biostratigraphic details for the lithological units of the lower Bajocian in Luxembourg.

Mots-clés: Jurassique moyen, ammonites, bélemnites, Couches à Sonninia, Calcaire de Haut-Pont, Marnes micacées, stratigraphie, systématique, Bajocien, Differdange, Rumelange, Luxembourg.

Résumé

Les fouilles dans les Couches à Sonninia (Bajocien, Jurassique moyen) au sud du Luxembourg, menées en 1984 et 2010 par la section Paléontologie du Musée national d'histoire naturelle (Luxembourg) et ses collaborateurs scientifiques, ont permis de récolter de nombreuses ammonites bien conservées. Ces spécimens sont rapportés aux genres *Hyperioceras*, *Euhoploceras*, *Fissilobiceras*, *Nannoceras*, *Pseudoshirbuirnia*, *Shirbuirnia*, *Emileia*

et décrits ici pour la première fois du Grand-duché. En complément aux ammonites, de nouveaux spécimens de bélemnites des genres *Eocylindroteuthis* et *Brevibelus* sont présentés et leur position stratigraphique précisée. L'analyse paléontologique permet finalement de préciser en partie le cadre biostratigraphique pour les unités lithologiques du Bajocien inférieur luxembourgeois.

Introduction

Les couches du Bajocien inférieur représentent les plus jeunes sédiments marins qui subsistent actuellement sur le territoire luxembourgeois, affleurant sur une large bande tout au long de la frontière française (Fig. 1). Le Bajocien grand-ducal a fait l'objet d'un certain nombre d'études paléontologiques et stratigraphiques au cours des dernières années (Bintz 2001, Thuy 2003, 2010, Fayard et al. 2005, Gründel 2012, Monari & Gatto 2013, Gatto et al. 2013), dont certaines contiennent

des descriptions systématiques de céphalopodes (Maubeuge 1994, Weis 2006, Weis & Mariotti 2008). En 2010 notamment, S. Guérin-Franiatte et R. Weis ont présenté un travail consacré au passage Aalénien-Bajocien près de Rumelange (Bassin d'Esch-sur-Alzette), et en dressent le cadre biostratigraphique. Pour compléter cette monographie, nous présentons ici l'étude systématique des faunes d'ammonites et de bélemnites des niveaux sus-jacents appartenant au Bajocien inférieur, zones à Discites-Propinquans (pars). Ces faunes proviennent des unités lithologiques

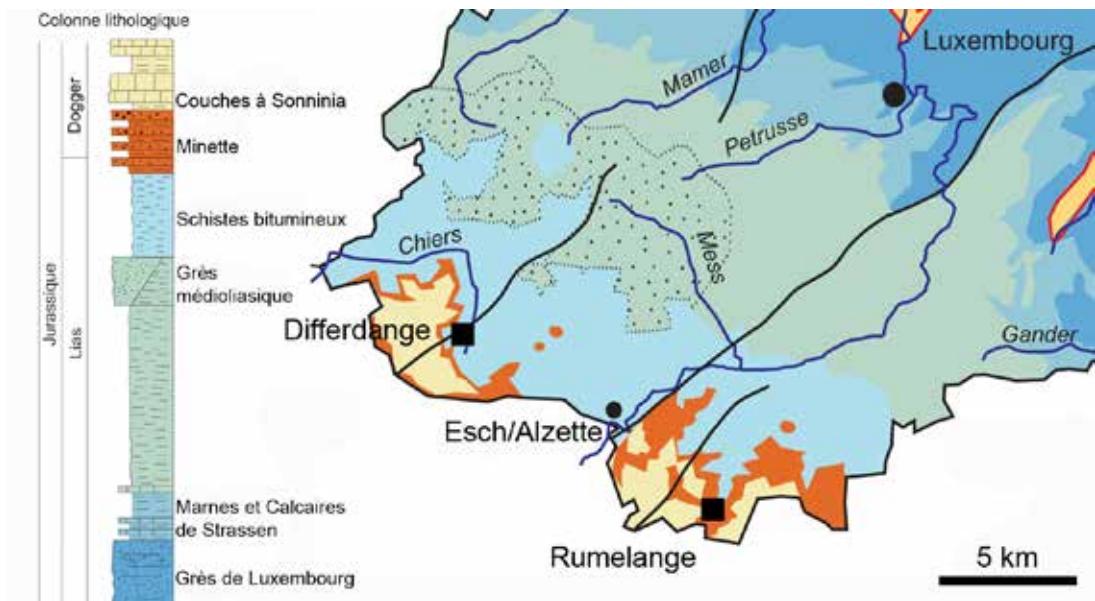


Fig. 1: Situation géologique de la partie sud-ouest du Grand-duché de Luxembourg et position des localités fossilières (Differdange, Rumelange). Extrait et adapté de la carte géologique du Grand-duché de Luxembourg (© 1998 Service géologique, Luxembourg).

des Couches à Sonninia, pour la plupart d'entre eux, ainsi que du Calcaire de Haut-Pont (1 échantillon). L'analyse de la distribution des ammonites dans les différents niveaux permet ainsi la mise à jour partielle du cadre biostratigraphique de ces unités du Bajocien inférieur.

Cadre géologique et stratigraphique

Les gisements dont proviennent les ammonites étudiées se situent en bordure nord-est du Bassin de Paris, dans les séries jurassiques de la partie sud-ouest du Luxembourg (Fig.1). Les échantillons proviennent essentiellement de deux sites situés sur le territoire de la commune de Differdange (Giele Botter et Rollesberg : Fig. 2), ainsi que d'un troisième site près de Rumelange (Hutberg : voir Guérin-Franiatte & Weis 2010 pour de plus amples détails). Le cadre sédimentologique et lithostratigraphique de ces sites a été étudié par Lucius (1945) et Köwijs (1977) et les coupes ci-présentées (Fig. 2) font référence à ce dernier travail. La proposition de Köwijs (1977), qui suggère de considérer le "conglomérat à Sonninia" comme base lithologique des Couches à Sonninia est acceptée ici, vu que ce niveau présente aussi une césure paléontologique et stratigraphique (disparition des *Hyperlioceras*; limite entre sous-zones à Discites et à Ovalis).

Les trois unités lithologiques suivantes (de bas en haut) sont donc présentes sur les coupes étudiées:

Les **Marnes micacées** (dom¹), argilite grise micacée, puissantes de 8 à 12 m, et pauvres en fossiles, si ce n'est vers la base, au niveau de plusieurs minces niveaux à concrétions phosphoritiques comprenant, à Rumelange, des Graphoceratidés remaniés, dont des *Toxolioceras*, *Hyperlioceras*, *Graphoceras* et *Reynesella* (Guérin-Franiatte & Weis 2010). Cette unité se termine par les premiers niveaux calcaires anticipant le "conglomérat à Sonninia" (Lucius 1945), qui constitue déjà la base de l'unité suivante.

Les **Couches à Sonninia** (dom²), sont constituées d'un calcaire jaune avec des intercalations d'une marne grise qui diminuent vers le haut de la coupe; ils peuvent atteindre une puissance de 20 m. Les banc inférieurs surtout sont riches en traces

sédimentaires (*Zoophycos*), les macrofossiles sont plutôt rares, excepté pour la base du "conglomérat à Sonninia", qui outre les ammonites et bélémnites décrites dans cette note, a livré une faune exceptionnelle de gastéropodes (Monari & Gatto 2013) et d'échinides (Thuy 2010) outre de nombreux coraux. Ce niveau, qui est témoin d'un ancien hardground (Köwijs 1977), peut localement se subdiviser en deux parties (Fig. 3a). Un autre niveau lumachellique présent au sommet des Couches à Sonninia sur le site du Giele Botter (Fig. 3b) est encore mal exploré au niveau paléontologique. Il a livré cependant un grand exemplaire de *Shirburiinia* sp. cf. *platymorpha* (Buckman), à côté de nombreuses coquilles de bélémnites et de bivalves (Trigoniidés).

Le **Calcaire de Haut-Pont** (dom³), suite compacte (15-25 m) de calcaire gréseux, ayant livré de rares ammonites du genre *Emileia* (Lucius 1945, Maubeuge 1951, Gross & Weis 2005).

Matériel et méthodes

Le matériel étudié se présente en très bon état de conservation. Il est déposé dans la collection paléontologique du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg (MnhnL). Parmi ce matériel figurent aussi des exemplaires qui ont été décrits par P.L. Maubeuge en 1994 et pour lesquels nous réactualisons la nomenclature et reprenons la description. La majeure partie des ammonites a été trouvée lors des fouilles organisées par le MnhnL au site du Rollesberg près de Differdange, en 1984, d'autres spécimens proviennent d'acquisitions ponctuelles et de fouilles récentes du MnhnL sur le site du Giele Botter en 2010. Quelques spécimens trouvés à Rumelange proviennent de collectes récentes des collaborateurs scientifiques bénévoles du MnhnL (notamment R. Haas, J. Simon et M. Haas). Si les bélémnites des Couches à Sonninia ont fait l'objet d'une étude récente détaillée (Weis & Mariotti 2008), les nouvelles trouvailles lors des fouilles en 2010 sont reportées ici en complément.

Les subdivisions biostratigraphiques utilisées (Fig. 4) sont celles proposées par Rioult et al. (1997). Les unités lithologiques reposent sur la carte géologique du Luxembourg, feuille Esch-sur-Alzette, éditée par le Service géologique du Luxembourg.

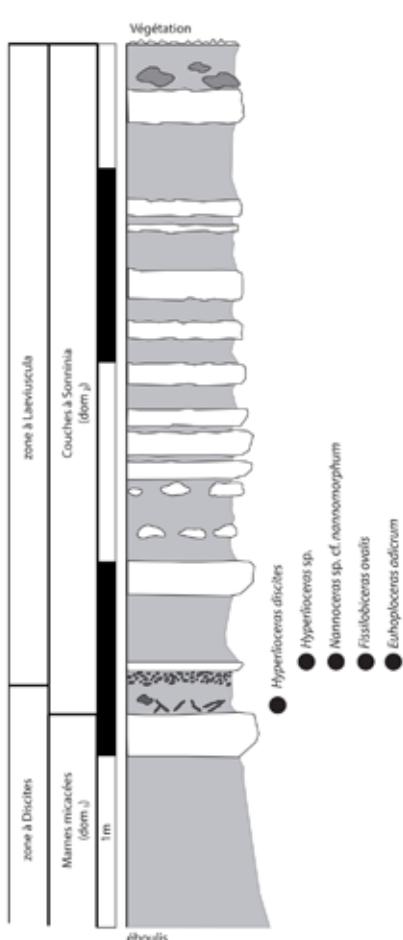
Mensurations des ammonites:

- D: diamètre de la coquille (en mm).
 H: hauteur du tour au diamètre D (en mm).
 E: épaisseur du tour au diamètre D (en mm).
 O: diamètre de l'ombilic (en mm).
 N/2: nombre de côtes par demi-tour de spire
 au diamètre D.

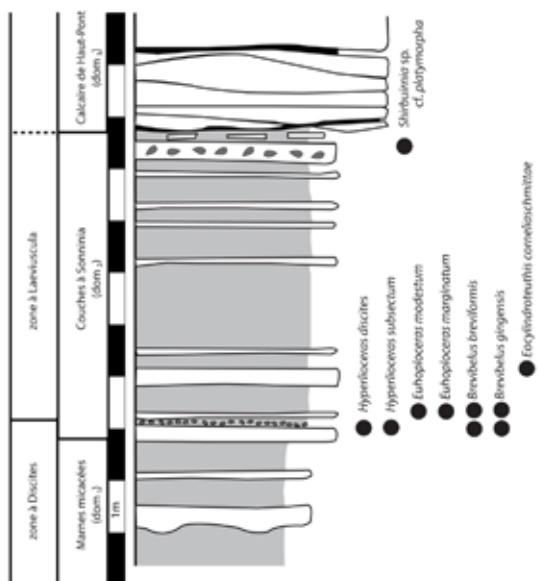
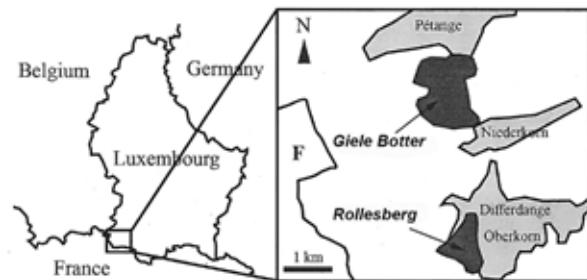
H/D (%): hauteur relative du tour par rapport au diamètre, exprimée en pourcentage.

E/D (%): épaisseur relative du tour par rapport au diamètre, exprimée en pourcentage.

O/D (%): indice d'évolution de la coquille ou diamètre relatif de l'ombilic, exprimé en pourcentage.



Coupe Rollesberg



Coupe Giele Botter

Fig. 2: Profils géologiques des sites Giele Botter et Rollesberg (commune de Differdange). Répartition des ammonites et bélémnites selon rapport des fouilles 1984 (Rolleberg) et 2010 (Giele Botter). Uniquement les spécimens trouvés lors de ces fouilles sont positionnés, voir fig. 5 pour une vue d'ensemble de toutes les espèces traitées. Données géographiques et lithostratigraphiques d'après Thuy (2010), Köwius (1977) et rapport de fouilles interne du MnHNL.

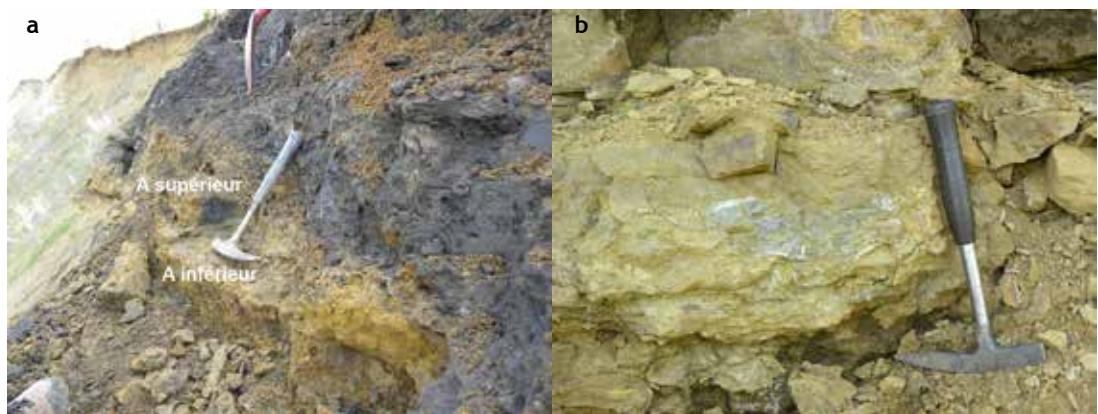


Fig. 3: Détails du profil Giele Botter (Differdange). a) "Conglomérat à Sonninia" in situ (niveau A de la figure 5). On distingue les deux bancs, correspondant au niveaux inférieur et supérieur respectivement. b) niveau lumachellique au sommet des Couches à Sonninia (niveau B de la figure 5).

Rioult&al., 1997 Jurassic NW European and Mediterranean			Dietze&al., 2009				
Zone	Subzone	Horizon	Zone	Subzone	Horizon Southern Germany	Horizon Southern England Chandler &al., 2006	
RPROPINQUANS	Hebridica	Pinguis	SAUZEI	macrum	Stephanoceras rhytum ; Bj-12	Southern England Chandler &al., 2006	
	Propinquans	Propinquans					
	Patella	Patella					
	LAEVIUSCULA	Laeviuscula		pseudocontrahens	Nannina evoluta ; Bj-11b		
		Jugifera					
		Trigonalis					
		Connata	LAEVIUSCULA	? delatus	Stephanoceras kalum ; Bj-11a		
		Fissilobatum					
DISCITES	Trigonalis	Ovalis	OVALE	glauca	Witchellia micracanthica ; Bj-10b	Southern England Chandler &al., 2006	
	Ovalis						
	Subsectum	spinifera		Witchellia spinifera ; Bj-10a			
	Dominans Subsectum						Rudidiscites
	Walkeri Acanthodes	Walkeri - Contorta Mundum - Aspera Incisum - Rotabilis	DISCITES	Stephani	Witchellia rubra ; Bj-9		
				adicerca β	Shirbuirnia trigonalis ; Bj-8b		
				adicerca α	Euhoploceras nodatipingue ; Bj-8a		
				macer	Witchellia pseudoromanoides ; Bi-7b		
				oehslei	Witchellia gelasina ; Bj-7a		
				Ovale	Witchellia pseudoromani MS ; Bj-6b		
				Ovale	Shirbuirnia gingensis ; Bj-6b		
				Hyperlioceras subsectum ; Bj-3	Euhoploceras zugophorum ; Bj-6a		
				Hyperlioceras rudiscites ; Bj-2b	Witchellia romanoides ; Bj-5		
				Hyperlioceras walkeri ; Bj-2a	Bradfordia inclusa ; Bj-4		
				Hyperlioceras politum ; Bj-1	Hyperlioceras walkeri ; Bj-2a		

Fig. 4: Zonation du Bajocien inférieur (pars.) des provinces Nord-Ouest européennes et méditerranéennes (Rioult et al. 1997) et corrélation avec le Sud de l'Allemagne (Dietze et al. 2009) et le Sud de l'Angleterre (Chandler et al. 2006).

Descriptions systématiques

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884

Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889

Super-famille Hildocerataceae Hyatt, 1867

Famille Graphceratidae Buckman, 1905

Sous-famille Graphceratinae Buckman, 1905

Genre *Hyperlioceras* Buckman, 1889

Espèce-type : *Ammonites discites* Waagen, 1867.

Hyperlioceras discites (Waagen, 1867)

Pl. 2, fig. C

1867 *Ammonites discites* - Waagen, p. 97, fig. 2 a-b, pl. 28 (V).

1889 *Hyperlioceras discites* (Waagen) – Buckman, Taf 17, Fig. 3-4, Taf. 18, Fig. 3-5.

Matériel : 4 exemplaires de Differdange-Rollesberg et Differdange-Giele Botter (MnhnL ZS427, ZS303, RB307, ZS467). Base des Couches à Sonninia ("conglomérat à Sonninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS427	60	32	-	9	53,3	-	15

Description : Nous présentons ici un exemplaire de taille moyenne (ZS427), assez semblable au type de Waagen, et surtout aux figures données par S. Buckman. C'est un spécimen de forme discoïde, à ombilic réduit et à paroi verticale. Les flancs des tours se plissent brusquement vers le bord externe aplati en formant une arête émoussée. Ces flancs sont ornés de côtes falciformes, larges et plates. Sur le bord externe, s'élève une carène haute.

Position stratigraphique : *H. discites* constitue l'espèce indice de la zone à Discites.

Hyperlioceras desori (Moesch, 1867)

Pl. 1, fig. A-B ; Pl. 2, fig. A-B ; Pl. 3, fig. A-B

1867 *Ammonites desori* - Moesch, p. 295, Tab. I, fig. 8 a, b.

1888 *Hyperlioceras desori* – Buckman, Inf. Ool., p. 97, pl. XVII, fig. 6-7.

1904 *Hyperlioceras desori* - Buckman, Inf. ool. Amm. Suppl. p. cxxii, fig. 89 in text; fig. 89, p. clxv.

1994 *Hyperlioceras desori* - Maubeuge, p. 366, Fig. 1.

Matériel : 5 échantillons de Differdange-Rollesberg et Differdange-Giele Botter (MnhnL ZS108 [figuré par Maubeuge, 1994], RB303, ZS408, ZS277, ZS288).

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS108	144	80	24	10	55,5	16,5	7
ZS408	105	60	22	9	57	21	8,5
RB303	70	38	14	8	54	20	11,5

Description : Nous reprenons la description de l'exemplaire (ZS108) figuré par Maubeuge (1994) ainsi que deux autres spécimens de taille plus petite. Ce sont des formes discoïdes comprimées, portant une carène large haute et distincte. L'ombilic est réduit et profond. Le grand échantillon (ZS108) est presque lisse, montrant en lumière rasante une costulation fine à tracé falciforme. En revanche, le petit échantillon (RB303), montre des côtes visibles surtout sur le tiers supérieur des flancs avec un tracé concave, parfois groupées par deux ou trois. *H. desori* montre des ressemblances avec *H. discites* (Waagen) dont il se distingue par son ombilic plus réduit.

Position stratigraphique : *H. desori* caractérise également la zone à Discites.

Hyperlioceras subsectum (Buckman, 1889)

Pl. 4, fig. A-C

1889 *Hyperlioceras discoidum* - BUCKMAN, Inf. Ool. pl. XIX, fig. 3-4.

1902 *Deltoceras subsectum* - BUCKMAN, emend. Amm. Nom., p. 3.

1904 *Deltoceras subsectum* - BUCKMAN, Inf. ool. Amm. Suppl. p. cxxi, fig. 86, p. clxv.

Matériel : 3 échantillons de Differdange-Giele Botter (MnhnL ZS392, ZS484, ZS491). Base des Couches à Sonninia ("conglomérat à Sonninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS484	92	48	23	10	52	25	11
Z491	111	56	-	18	50,5	-	16

Description : Forme triangulaire, aiguë, bords intérieurs des tours surplombant l'ombilic, section de spire aiguë et triangulaire, mur ombilical en saillie.

Position stratigraphique : *H. subsectum* est une espèce très caractéristique de la partie supérieure de la zone à Discites.

***Hyperlioceras* sp.**

Pl. 5, fig. A-B

1994 *Hyperlioceras* cf. *discites* (Waagen) - Maubeuge, pp. 367-368, Fig. 2.

Matériel : 1 échantillon (MnhnL ZS182), figuré par Maubeuge (1994) comme *Hyperlioceras* cf. *discites*.

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS182	160	85	24	19	53	15	12

Description : C'est un spécimen qui montre une forme involute, une section discoïde, des flancs presque plats, un ombilic étroit à paroi abrupte et un bord ventral bordé de deux méplats.

Famille Sonniniidae Buckman, 1892

La famille des Sonniniidés comprend une grande variété de formes toujours carénées, mais à sections diverses, généralement ornées de côtes et de tubercules au moins à un stade de leur développement. Elle montre une série de genres avec formes macroconques et microconques qui se succèdent dans le temps depuis l'Aalénien supérieur (zone à Concavum) jusqu'au Bajocien inférieur (zone à Humphriesianum) (Sadki 2010).

Genre *Euhoploceras* Buckman, 1913

Espèce-type : *Sonninia acanthodes* Buckman, 1889.

***Euhoploceras marginatum* (Buckman, 1892)**

Pl. 6, fig. A-B

1892 *Sonninia marginata* Buckman, p. 321, pl. 62; pl. 63, fig. 2; pl. 64; pl. 65, figs. 1-2; pl. 96, fig. 6.

Matériel : 1 échantillon de Differdange-Giele Botter (MnhnL ZS275). Base des Couches à Sonninia ("conglomérat à Sonninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS275	210	80	46	66	30	22	31,5

Description : Exemplaire de grande taille, relativement évolue, à section comprimée et ovale dans les tours internes, puis subrectangulaire compressée sur les tours intermédiaires et externes. Bord ombilical arrondi et légèrement convexe. Mur ombilical subvertical. Bord ventral arrondi sur les spires intérieures, devenant subtabulaire sur les tours externes. Côtes relativement fortes visibles sur les tours internes dont certaines ont tendance à se rassembler près du bord ombilical. Sur les tours externes, l'ornementation se compose de côtes peu marquées, simples et espacées.

Position stratigraphique : D'après Sandoval & Chandler (2000), *E. marginatum* présente une large répartition géographique en Europe et en Afrique du Nord au sommet de l'Aalénien (Sous-zone à Limitatum) et à la base du Bajocien inférieur (Sous-zone à Ovalis).

***Euhoploceras modestum* (Buckman, 1892)**

Pl. 7, fig. A-B ; pl. 8 ; pl. 9, fig. A-C ; pl. 10

1892 *Sonninia modesta* Buckman, p. 325, pl. 68; pl. 70, fig. 5.

Matériel : 5 échantillons de Differdange-Giele Botter et Differdange-Rollesberg (MnhnL ZS266, ZS281, RB203, RB274, RB360). Base des Couches à Sonninia ("conglomérat à Sonninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS266	145	62	37	38	42,5	25,5	26
ZS281	150	62	-	41	41,5	-	27
RB023	56	35	16	28	62,5	28,5	50
RB360	220	83	46	68	38	21	31
RB274	110	45	29	37	41	26	33,5

Description : Cinq exemplaires caractérisés par leur ornementation peu marquée dans les tours internes, avec des côtes parfois légèrement tuberculées (RB274), devenant lisses ou légèrement ornées dans les tours externes. Section subrectangulaire, comprimée, paroi verticale près de l'ombilic qui présente un bord ombilical brusquement arrondi, flancs très légèrement convexes et bord ventral plutôt arrondi.

Position stratigraphique : *E. modestum* caractérise la zone à Discites, mais de rares exemplaires sont signalés dans certaines régions d'Europe aussi bien dans la zone à Concavum que dans la zone à Laeviuscula.

***Euhoploceras* sp. cf. *E. acanthodes* (Buckman, 1889)**

Pl. 9, fig. D-E

cf. 1889 *Sonninia acanthodes* - Buckman, p. 658.

cf. 1892 *Sonninia acanthodes* - Buckman, p. 319, pls. 58-60; pl. 63, Fig. 1.

Matériel : 1 échantillon de Differdange-Rollesberg (MhnL RB283). Base des Couches à Sonnninia ("conglomérat à Sonnninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)	N/2
RB 283	46	19	15	21	41	32,5	45,5	15

Description : Exemplaire qui rappelle *Euhoploceras acanthodes* (Buckman). Il possède une section épaisse, subquadratique et à bord ventral subtabulaire et possédant une faible carène. Les tours

internes possèdent des côtes primaires avec des tubercules bien développés. Sur le tour externe, les tubercules deviennent distants ; il y a entre deux tubercules consécutifs une, deux ou trois côtes, elles-mêmes parfois inégales en hauteur.

Position stratigraphique : *E. acanthodes* présente une large répartition, étant connu dans les zones à Concavum (sous-zone à Limitatum) et à Discites.

***Euhoploceras* gr. *adicrum* (Waagen, 1867)**

Pls. 11, 12 ; pl. 14., fig. D

1867 *Ammonites adicrus* n. sp. - Waagen, p. 591, pl. XXV, Fig. 1 [HT].

1935 *Sonninia adicra* (Waagen) - Dorn, p. 37, text-Fig. III, Fig. 1-2; pl. 10, Fig 7 [HT refiguré].

1985 *Sonninia adicra* (Waagen) - Schlegelmilch, p. 60, pl. 17, Fig. 1 [HT refiguré].

Matériel : 3 échantillons de Differdange-Giele Botter et Differdange-Rollesberg (MhnL ZS105, ZS280, RB357). Base des Couches à Sonnninia ("conglomérat à Sonnninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)	N/2
ZS105	200	76	47	62	38	23,5	31	-
Z280	180	64	44	65	35,5	24,5	36	14
RB357	106	40	32	39	37,5	30	36,5	16

Description : Formes à ombilic très large, à section subrectangulaire et à bord ventral ovale et possédant une forte quille. Mur ombilical bas, abrupt et rebord ombilical arrondi. Les côtes sont simples, fortes, non bifurquées et légèrement tuberculées dans les tours internes et se transforment en plis espacés, inégalement saillants et légèrement falciformes sur les tours externes. Comme la plupart des Sonniniidés, *Euhoploceras adicrum* présente une grande variabilité de costulation (Westermann 1966). L'exemplaire ZS105, illustre cette caractéristique avec des côtes peu marquées sur le dernier tour.

Position stratigraphique : D'après Dietze *et al.* (2005), le type de *E. adicrum* provient de la zone à Laeviuscula (Sous-zone à Trigonialis).

Genre *Nannoceras* Buckman, 1923

Espèce-type : *Nannoceras nannomorphum* Buckman, 1923

Nannoceras sp. cf. *N. nannomorphum* Buckman, 1923
Pl. 14, fig. C

cf. 1923 *Nannoceras nannomorphum* - Buckman, TA 5, pl. 445.

Matériel : 1 échantillon de Differdange-Rollesberg (MnhnL ZS116). Base des Couches à Sonninia ("conglomérat à Sonninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)	N/2
ZS116	14	8	7	10	57	50	71,5	19

Description : Forme microconque qui rappelle *N. nannomorphum* Buckman. Elle montre un enroulement modérément évolute, une section subovale déprimée dans les tours internes et subrectangulaire et comprimée dans les tours externes. Côtes simples retroverses.

Position stratigraphique : Les *Nannoceras* qu'on retrouve à côté des *Euhoploceras* dont ils représentent la forme dimorphe sont connus dans les zones à Concavum et à Discites.

Genre *Fissilobiceras* Buckman, 1919

Espèce-type : *Ammonites fissilobatus* Waagen, 1867.

Fissilobiceras ovalis (Quenstedt, 1886)

Pl. 13, fig. A-B ; pl. 14, fig. A-B ; pl. 15, fig. A-B

1886 *Ammonites sowerbyi* - Quenstedt, p. 496, pl. 62, Fig. 1 [LT].

1958 *Sonninia ovalis* (Quenstedt) - Oechsle, p. 93, pl. 12, Fig. 1-4, pl. 17, Fig. 1-2.

1994 *Sonninia* sp. - Maubeuge, p. 369, Fig. 4.

Matériel : 3 échantillons de Differdange-Rollesberg (MnhnL ZS115 [figuré comme *Sonninia* sp. par Maubeuge 1994], ZS107, RB294). Base des Couches à Sonninia ("conglomérat à Sonninia").

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS107	205	95	48	41	46	23,5	20
ZS115	165	77	41	35	46,5	25	21
RB294	140	64	38	32	45,5	27	23

Description : Nous reprenons ici l'exemplaire (ZS115) figuré en tant que *Sonninia* sp. par Maubeuge (1994) ainsi que deux autres spécimens conformes à l'espèce *F. ovalis*. Ils se caractérisent par une section subovale comprimée, à région ventrale arrondie, à bords ventro latéraux à peine différenciés, à ombilic moyennement étroit et à flancs couverts de plis radiaux rares et à peine visibles.

Position stratigraphique : *F. ovalis* est caractéristique de la partie inférieure de la zone à Laeviuscula et représente donc l'espèce indice de la sous-zone à Ovalis.

Genre *Pseudoshirbuirnia* Dietze and al., 2005

Espèce-type : *Amaltheus?* *stephani* Buckman, 1883.

Pseudoshirbuirnia stephani (Buckman, 1883)

Pl. 16, fig. A-B

1883 *Amaltheus?* *stephani* - Buckman, p. 138, pl. 1, fig. 1 [LT].

1893 "*Sonninia*" *stephani* - Buckman, p. 494.

2005 *Pseudoshirbuirnia* cf. *stephani* (Buckman) - Dietze and al., p. 48, Figs. 27-29, 30b.

Matériel : 2 échantillons de Rumelange-Hutberg (MnhnL HU433, HU437). Couches à Sonninia.

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
HU433	162	76	38	25	47	23,5	15,5
HU437	102	51	-	20	50	-	19,5

Description : Ces deux spécimens rappellent les formes décrites par Dietze et al. (2005). Elles montrent toutefois un ombilic un peu plus ouvert. Ce sont des formes comprimées à section de tour discoïde et

ovale. Elles possèdent des côtes faibles sur les tours internes qui s'estompent rapidement dans les tours intermédiaires et externes qui sont lisses.

Position stratigraphique : Les formes de *Pseudoshirbuirnia stephani* décrites par Dietze et al. (2005) proviennent de la zone à *Laeviuscula* (sous zone à *Trigonalis*) du Sud de l'Allemagne et de l'Angleterre.

Genre *Shirbuirnia* Buckman, 1910

Espèce-type : *Shirbuirnia trigonalis* Buckman, 1910.

Shirbuirnia sp.

Pl. 18, fig. A-B

Matériel : 1 échantillon de Rumelange-Hutberg (MnhnL BU302, anc. Coll. R. Haas). Couches à Sonnninia.

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
BU302	122	64	33	19	52,5	27	15,5

Description : L'exemplaire BU302 présente des affinités avec la figure 16b de Dietze et al. (2005) décrite comme *Sonninia (Euhoploceras) oviformis* (Dorn), var. *trigonata* ex Quenstedt.

Position stratigraphique : Les espèces du genre *Shirbuirnia* sont connues dans la zone à *Laeviuscula*.

Shirbuirnia sp. cf. *S. platymorpha* (Buckman, 1925)

Pl. 17, fig. A-B

cf. 1925 *Witchellia platymorpha* - Buckman, TA-6, Pl. DLXXX.

Matériel : 1 échantillon de Differdange-Giele Botter (MnhnL BU303, anc. Coll. R. Haas). Lumachelle au top des Couches à Sonnninia.

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
BU303	270	160	42	60	59	15,5	22

Description : Pour ce spécimen nous adoptons la proposition de Parsons (1974, 1979) et Callomon & Chandler (1990) qui suggèrent d'attribuer

"*Witchellia*" *platymorpha* Buckman au genre *Shirbuirnia*. Notre exemplaire montre une coquille de grande taille, discoïde avec un enroulement modérément involute. La section est subrectangulaire, avec des flancs légèrement convexes. L'épaisseur maximale du tour est située à la moitié de la hauteur des flancs. Le mur ombilical est presque vertical, le bord ombilical est arrondi. La région ventrale est relativement étroite portant une carène faible et émoussée.

Position stratigraphique : D'après plusieurs auteurs (Parsons 1974, 1979 ; Fernandez-Lopez 1985 ; Callomon & Chandler 1990) "*Pseudoshirbuirnia*" *platymorpha* (Buckman) constitue une espèce caractéristique de la Zone à *Laeviuscula* (Sous-zone à *Laeviuscula*).

Super-famille Stephanocerataceae Neumayer, 1875

Famille Otoitidae Maschke, 1907

Genre *Emileia* Buckman, 1898

Espèce-type : *Ammonites brocchii* Sowerby, 1818.

Emileia brocchii (Sowerby, 1818)

Pl. 18, fig. C

1818 *Ammonites brocchii* - Sowerby, vol. II, p. 233, pl. 208.

1927 *Emileia brocchii* (Sowerby) - Buckman, T.A. – VI, pl. DCCX.

Matériel : 1 échantillon de Differdange-Giele Botter (MnhnL ZS180). Limite supérieure des Couches à Sonnninia ou Calcaire de Haut-Pont.

Dimensions :

N°	D (mm)	H (mm)	E (mm)	O (mm)	H/D (%)	E/D (%)	O/D (%)
ZS180	115	49	50	31	42,5	43,5	27
Z491	111	56	-	18	50,5	-	16

Description : Cet exemplaire montre une section comprimée, à bord externe circulaire et des flancs courbés. Les tours internes sont à moitié cachés ; portant des côtes émoussées. Les côtes primaires occupent presque la moitié du flanc, le reste étant couvert de côtes secondaires pas très saillantes, arrondies et beaucoup plus nombreuses.

Position stratigraphique: *E. brocchii* est une espèce largement représentée dans la zone à Propinquans.

Ordre Belemnitida Zittel, 1895

Sous-ordre Belemnitina Zittel, 1895

Famille Megateuthididae Sachs & Nalnjaeva, 1967

Genre *Brevibelus* Doyle, 1992

***Brevibelus breviformis* (Voltz, 1830)**

Pl. 19, fig. C-D

1992 *Brevibelus breviformis* (Voltz) – Doyle, p. 62, pl. 23, figs. 6, 10-11 ; pl. 24, figs. 1-2.

1998 *Brevibelus breviformis* (Voltz) – Schlegelmilch, p. 68, pl. 13, figs. 5-6.

2008 *Brevibelus breviformis* (Voltz) – Weis & Mariotti, p. 158, pl. 3, figs. 3-4, 7.

Matériel: 1 échantillon de Differdange-Gielebotter (MnhnL ZS595). Base des Couches à Sonninia ("Conglomérat à Sonninia").

Description: Rostre cylindronique et allongé, de petite taille (longueur 55 mm). L'apex mucroné ne porte pas de sillons. L'alvéole pénètre environ un tiers du rostre. La section du rostre est légèrement comprimée.

Position stratigraphique: Espèce à distribution stratigraphique très large, du Toarcien supérieur au Bajocien (Doyle 1992, Weis & Mariotti 2008)

***Brevibelus gingensis* (Oppel, 1857)**

Pl. 19, fig. E-F

1998 *Brevibelus gingensis* (Oppel) – Schlegelmilch, p. 69, pl. 13, figs. 7-8.

2006 *Brevibelus gingensis* (Oppel) – Weis, p. 157, fig. 11.

2008 *Brevibelus gingensis* (Oppel) – Weis & Mariotti, p. 160, pl. 3, figs. 5-6.

Matériel: 1 échantillon de Differdange-Gielebotter (MnhnL ZS594). Base des Couches à Sonninia ("Conglomérat à Sonninia").

Description: Rostre conique et robuste, de petite taille (longueur 51 mm). L'apex est pointu et sans sillons. L'alvéole pénètre un peu plus de la moitié

du rostre et la section au niveau de l'alvéole est subquadратique.

Position stratigraphique: Selon Riegraf (1980), Doyle (1992) et Weis & Mariotti (2008), *B. gingensis* est connu de l'Aalénien supérieur au Bajocien inférieur. L'espèce est particulièrement caractéristique pour les zones à Discites et Laeviuscula d'Allemagne du Sud et du Luxembourg.

***Eocylindroteuthis corneliaschmittae* Riegraf, 1980**

Pl. 19, fig. A-B

1980 *Eocylindroteuthis corneliaschmittae* n.sp. – Riegraf, p. 159, text-figs. 143-145.

2006 *Eocylindroteuthis corneliaschmittae* Riegraf – Weis, p. 159, fig. 11.

2008 *Eocylindroteuthis corneliaschmittae* Riegraf – Weis & Mariotti, p. 154, pl. 1 figs. 1-3; pl. 2, figs 1-2 ; pl. 3, fig.1.

Matériel: 1 exemplaire de Differdange-Gielebotter (ZS596). Couches à Sonninia.

Description: Rostre robuste de grande taille (longueur 170 mm, diamètre maximal 27 mm) et de profil cylindronique. L'apex se rajeunit assez brusquement et porte un court sillon irrégulier légèrement asymétrique du côté ventral, accompagné d'un aplatissement à peine perceptible. De fines stries sont présentes sur les premiers millimètres de la région apicale. Le rostre est fortement comprimé latéralement.

Remarques: Le spécimen ZS595 est similaire à celui figuré par Weis & Mariotti en 2008 (pl. 1, fig.1). Il s'agit d'un exemplaire adulte typique. Le court sillon apical est interprété comme un caractère atavique, qui indique l'origine phylogénétique du genre *Eocylindroteuthis*, dérivé du genre *Acrocoelites* du Toarcien-Aalénien inférieur.

Position stratigraphique: *E. corneliaschmittae* a été reporté du Bajocien inférieur (zones à Discites-Humphriesianum) d'Allemagne du Sud-ouest (Riegraf 1980) et de la partie nord-ouest du Bassin de Paris (Luxembourg et Lorraine; Weis & Mariotti 2008).

Remarques stratigraphiques

Les ammonites étudiées ici sont caractérisées par des spécimens de grande taille et en bon état de conservation. Elles proviennent d'au moins quatre horizons distincts (Fig. 5) :

A : "Conglomérat à Sonninia"

Le **niveau inférieur** renferme essentiellement des *Hyperioceras* de la zone à Discites. Le **niveau supérieur** renferme aussi des *Hyperioceras* auxquels il faut ajouter les *Euhoploceras* (*E. marginatum*, *E. modestum* et *E. cf. acanthodes*) ainsi que les premiers *Fissilobiceras* (*F. ovalis*). Cet assemblage indique un mélange de faunes de la zone à Discites et de la zone à Laeviuscula, sous-zone à Ovalis.

B : Couche à Sonninia

Ces niveaux ont livré *Pseudoshirbuirnia* et *Shirbuirnia* de la zone à *Laeviuscula*, sous-zone à Trigonalis. Un niveau lumachellique au sommet des Couches à Sonninia à livré *Shirbuirnia* sp. cf. *S. platymorpha*, qui indique la présence de la sous-zone à *Laeviuscula*.

C : Calcaire de Haut-Pont

C'est de ces niveaux que proviennent les *E. brocchi* de la zone à Propinquans. Lucius (1945) cite "*Sphaeroceras polyschides*" et "*Sphaeroceras sauzei*" du Calcaire de Haut-Pont. Gross & Weis (2005) reportent ?*Emileia catamorpha* de Rumelange-Ottange. Des faunes à *Emileia* ont été également citées dans les niveaux analogues de la proche région frontalière franco-belge par Maubeuge (1951).

A inf.	A sup.	B		C	Unités lithologiques	
—•—	—•—				<i>Hyperioceras discites</i>	AMMONITES
—•—	—•—				<i>H. desori</i>	
—•—	—•—				<i>H. subsectum</i>	
—•—	—•—				<i>Hyperioceras</i> sp.	
	—•—				<i>Euhoploceras marginatum</i>	
	—•—				<i>E. modestum</i>	
	—•—				<i>E. sp. cf. E. acanthodes</i>	
		—•—			<i>E. gr. adicum</i>	
	—•—				<i>Nannoceras</i> sp. cf. <i>N. nannomorphum</i>	
		—•—			<i>Fissilobiceras ovalis</i>	
			—•—		<i>Pseudoshirbuirnia stephani</i>	
			—•—		<i>Shirbuirnia</i> sp	
				—•—	<i>Shirbuirnia</i> cf. <i>S. platymorpha</i>	
—•—	—•—	—•—		—•—	<i>Emileia brocchii</i>	BELEMNITES
—•—	—•—	—•—		—•—	<i>Brevibulus breviformis</i>	
—•—	—•—	—•—		—•—	<i>Brevibulus gingensis</i>	
—•—	—•—	—•—	—•—	—•—	<i>Eocylindroteuthis corneliaschmittae</i>	
	Ovalis	Trigonalis	Laevius.		Sous Zones	
Discites		Laeviuscula		Propinq.	Zones	

Fig. 5 - Répartition des ammonites et des bélemnites du Bajocien inférieur (pars.) du Grand-Duché de Luxembourg. A: Conglomérat à Sonninia ; B: Couche à Sonninia ; C : Calcaire de Haut-Pont. La répartition des bélemnites prend également en compte les données de Weis & Mariotti (2008).

Conclusions

L'analyse paléontologique de la faune d'ammonites des Couches à Sonninia (Bajocien inférieur) des collections du Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg a permis de répertorier quatorze espèces d'ammonites dont dix sont citées pour la première fois au Grand-duché. Ces espèces sont réparties dans les différentes unités qui constituent les Couches à Sonninia et le Calcaire de Haut-Pont sus-jacent (pars) et dont l'âge s'étend de la zone à Discites à la zone à Propinquans (pars) du Bajocien inférieur. Niveau repère par excellence, le "conglomérat à Sonninia", bien représenté dans la région de Differdange, à livré des faunes mélangées (zone à Discites et sous-zone à Ovalis). Les bancs calcaires surmontant le niveau du conglomérat ont donné, à Rumelange, des ammonites des genres *Pseudoshirbuirnia* et *Shirbuirnia*, typiques des sous-zones à Trigonalis et à Laeviuscula de la zone à Laeviuscula. Le Calcaire de Haut-Pont reste mal daté, vu la rareté d'ammonites bien conservées. Toutefois, la présence des *Emileia* indique que cette unité date au moins partiellement de la zone à Propinquans.

A côté des ammonites, trois espèces de bélémnites sont présentes dans les mêmes niveaux. Il s'agit de *Brevibelus breviformis* qui montre une distribution stratigraphique très large, du Toarcien supérieur au Bajocien, de *Brevibelus gingensis* qui est connu dans l'Aalénien supérieur et le Bajocien inférieur, et de *Eocylindroteuthis corneliaeschmittae* dont la répartition est connue dans tout le Bajocien inférieur (zones à Discites-Humphriesianum).

Ces données apportent donc, en plus des données paléontologiques, une contribution à la connaissance de la répartition conjointe des ammonites et des bélémnites du Bajocien inférieur du Grand-duché de Luxembourg et de la bordure nord-est du Bassin de Paris en général.

Remerciements

Nous remercions tous les collaborateurs scientifiques du MnhnL, qui par leurs dons ou leur aide sur le terrain ont contribué à cette étude: Jo Simon (Kayl), Marcelline Haas (Steinsel), Roland Felten (Dudelange). L'Administration de la Nature et

des Forêts (Ministère de l'Environnement), nous a généreusement accordé l'autorisation d'une fouille de prospection sur le territoire de la réserve naturelle du Giele Botter (commune de Differdange). Alain Faber (Directeur du MnhnL) a mis à notre disposition les moyens nécessaires pour le bon déroulement de l'étude des collections; nous le remercions également pour ses suggestions et la relecture d'une première version du manuscrit. Nous remercions le rapporteur Louis Rulleau pour ses remarques enrichissantes qui ont contribué de façon essentielle à l'amélioration du manuscrit. Finalement, nous avons bénéficié de l'aide de Simone Backes et Isabelle Keller (Service muséologique du MnhnL) pour la partie graphique.

Références

- Bintz J. 2001. - Les faciès du Bajocien moyen sur le plateau du Katzenberg. Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeoise 102: 145-148.
- Buckman S. S. 1887-1907. - A monograph of the ammonites of the "Inferior Oolite Series". Monographs of the Palaeontographical Society, London, 456 + 103 pp. (1887-1894); supplement 24 + 262 pp. (1898-1907).
- Buckman S. S. 1909-1930. - Yorkshire Type ammonites. Wheldon and Wesley, London. Vols 1-7, 790 pls. Reprint (1972-1976), Historia Naturalis Classica, 93 (1). Cramer Verlag and Wheldon and Wesley, Lehre and Codicote.
- Callomon J.H. & Chandler R.B. 1990. - A review of the ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian stages in the Middle Jurassic of Southern England. In Cresta S. & Pavia G. (eds), Memorie per la Descrizione della Carta Geologica d'Italia 40: 85-112.
- Chandler R. B., Callomon J. H., King A., Jeffreys K., Varah M. & Bentley A. 2006. - The stratigraphy of the Inferior Oolite at South Main Road Quarry, Dundry, Avon. Proceedings of the Geologists' Association 117 (4): 345-375.
- Dietze V., Callomon J. H., Schweigert G. & Chandler R. B. 2005. - The ammonite fauna and biostratigraphy of the Lower Bajocian (Ovale and Laeviuscula zones) of E Swabia (S Germany).

- Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B 353: 1-84.
- Dietze V., Kutz M., Franz M. & Bosch K. 2009. - Stratigraphy of the Kahlenberg near Ringsheim (Upper Rhine Valley, SW Germany) with emphasis on the Laeviuscula and Sauzei zones (Lower Bajocian, Middle Jurassic). *Palaeodiversity* 2: 19-65.
- Dorn P. 1935. - Die Hammatoceraten, Sonninien, Ludwigien, Dorsetensien und Witchellien des Süddeutschen, insbesondere Fränkischen Doggers. *Palaeontographica, Abteilung A*, 82: 1-124.
- Doyle P. 1992. - The British Toarcian (Lower Jurassic) belemnites. Part 2. Monograph of the Palaeontographical Society 145 (1991): 50-79.
- Fayard J.-P., Gross N., Lajournade J.-B., Lathuilière B., Vailly G. & Weis R. (coord.). - Fossiles et minéraux de la carrière d'Ottange-Rumelange. Geolor (Thionville) et AGMP (Bascharage). 152 pp.
- Fernandez-Lopez S.R. 1985. - El Bajocense en la Cordillera Iberica. Facultad de Ciencias Geológicas, Depart. de Paleontología, Universidad Complutense, Madrid. 800 p. (thèse de doctorat).
- Gatto R., Monari S., Szabo J. & Conti M.A. 2013. - The Jurassic pleurotomarioidean gastropod *Laevitomaria* and its palaeobiogeographical history. *Acta Paleontologica Polonica*. (available online 25 Jul 2013 doi: <http://dx.doi.org/10.4202/app.2013.0012>)
- Gross N. & Weis R. 2005. - Les ammonites, 59-65, in Fayard J.-P., Gross N., Lajournade J.-B., Lathuilière B., Vailly G. & Weis R. (coord.). Fossiles et minéraux de la carrière d'Ottange-Rumelange. Geolor (Thionville) et AGMP (Bascharage). 152 p.
- Gründel J. 2012. - Beschreibung einiger Gastropoden aus dem unteren und mittleren Jura des Grossherzogtum Luxemburgs. *Revue de Paléobiologie* 31 (1): 115-125.
- Guérin-Franiatte S. & Weis R. 2010. - Le passage Aalénien-Bajocien près de Rumelange: la série biostratigraphique dans le Bassin d'Esch-sur-Alzette (Grand-Duché de Luxembourg), 73-95, in Weis R. & Guérin-Franiatte S. (eds.), *Le Jurassique inférieur et moyen au Luxembourg - Nouvelles données paléontologiques et biostratigraphiques*. Ferrantia 62, Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg.
- Hyatt A. 1867. - The fossil Cephalopoda of the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 5: 71-102.
- Köwius B. 1977. - Sedimentologisch-stratigraphische Untersuchungen im unteren und mittleren Bajocien Luxemburgs. Thèse non-publiée, Friedrich-Wilhelms Universität Bonn, 93 p.
- Lucius M. 1945. - Die Luxemburger Minetteformation und die jüngeren Eisenerzbildungen unseres Landes. Beiträge zur Geologie von Luxemburg. Service Carte géologique de Luxembourg, 4, 347 p.
- Maschke E. 1907. - Die Stephanoceras-Verwandten in den Coronaten-Schichten von Norddeutschland. Inaug. Dissert. Univ. Göttingen, pp. 1-38.
- Maubeuge P. L. 1994. - Sur quelques *Hyperlioceras* et autres ammonites bajociennes du Musée National d'histoire naturelle de Luxembourg. *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* 95: 365-371.
- Maubeuge P. L. 1951. - Les ammonites du Bajocien de la région frontière franco-belge (bord septentrional du bassin de Paris). Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, (2), 42, 104 p.
- Moesch C. 1867. - Geologische Beschreibung des Aargauer-Jura und der Nördlichen Gebiete des Kantons Zürich. Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz (4) iii-xv: 1-319.
- Monari S. & Gatto R. 2013. - *Pleurotomaria Defrance*, 1826 (Gastropoda, Mollusca) from the Lower Bajocian (Middle Jurassic) sediments of Luxembourg, with considerations on its systematics, evolution and paleobiogeographical history. *Palaeontology* 56(4): 751-781.
- Neumayer M. 1875. - Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 27: 854-942.
- Oechsle E. 1958. - Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonninien-Schichten des Filsgebiets unter besonderer Berücksichtigung der Sowerbyi-Zone (Mittlerer Dogger, Württemberg). *Palaeontographica, Abteilung A*, 111 (1-4): 47-129.

- Oppel A. 1856–1858. - Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. Verlag von Ebner & Seubert. Stuttgart. p. 439–586 (1857).
- Parsons C.F. 1974. - The *sauzei* and "so called" *sowerbyi* Zones of the Lower Bajocian. Newsletter of Stratigraphy (3): 152-179.
- Parsons C. F. 1979. - A stratigraphic revision of the Inferior Oolite of Dundry Hill, Bristol. Proceedings of the Geological Association 90 (3): 133-151.
- Quenstedt F. A. 1886-1887. - Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. II. Band. Der Braune Jura. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch), Stuttgart.
- Riegraf W. 1980. - Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 7. Palaeontographica, Abteilung A, 169: 128-206.
- Rioult M., Contini D., Elmi S. & Gabilly J., avec la participation de Mouterde R. 1997. – Bajocien, 41-53, in Cariou E. & Hantzpergue P. (coord.), Groupe Français d'Etude du Jurassique (1997) - Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Bulletin du Centre de Recherches Elf Exploration et Production, Mémoire 17: 41-53.
- Sachs V.N. & Nalnjaeva T.I. 1967. - О выделении надсемейства Passaloteuthaceae в подотряде Belemnoidea (Cephalopoda, Dibranchia, Decapoda) [Recognition of the superfamily Passaloteuthaceae in the suborder Belemnoidea (Cephalopoda, Dibranchia, Decapoda)]. Doklady Akademii nauk SSSR 173 (2): 438-441.
- Sadki D. 2010. - The Sonniniidae (Ammonitina) from the Laeviuscula Zone (Lower Bajocian, Middle Jurassic) of Moroccan Central High Atlas. 8th International Symposium on Jurassic System, Shehong, China. Earth Science Frontiers 17, Special Issue (Aug. 2010): 202-203.
- Sandoval J. & Chandler R. B. 2000. - The Sonniniid ammonite *Euhoploceras* from the Middle Jurassic of south-west England and southern Spain. Palaeontology 43: 495-532.
- Schlegelmilch R. 1985. - Die Ammoniten des Süddeutschen Dogger. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 284 p.
- Schlegelmilch R. 1998. - Die Belemniten des süddeutschen Jura. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 151 p.
- Sowerby J. 1812-1846. - The mineral conchology of Great Britain; Meredith, London, vol. 1-7, 648 pp.
- Thuy B. 2003. - Les échinides du Bajocien de Rumelange (Grand-Duché de Luxembourg). Ferrantia, Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, 36: 79-123.
- Thuy B. 2010. - An early Bajocian echinoid fauna from Differdange and Pétange (Luxembourg), including a new Rhabdocidaroid species, 97-114, in Weis R. & Guérin-Franiatte S. (eds.), Le Jurassique inférieur et moyen au Luxembourg - Nouvelles données paléontologiques et biostratigraphiques. Ferrantia 62, Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg.
- Voltz P. 1830. - Observations sur les Bélemnites. Mémoire de la Société d'histoire naturelle, Strasbourg 1: 1-70.
- Waagen W. 1867. - Über die Zone des Ammonites Sowerbyi. Geognostisch-Paläontologische Beiträge 1: 507-668.
- Weis R. 2006. - Bélemnites (Cephalopoda, Coleoidea) du Bajocien de Rumelange (Luxembourg). Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois 106: 151-165.
- Weis R. & Mariotti N. 2008. - A belemnite fauna from the Aalenian-Bajocian boundary beds of the Grand Duchy of Luxembourg (NE Paris Basin). Bollettino della Società Paleontologica Italiana 46(2-3), 2007: 149-174.
- Westermann G.E.G. 1966. - Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Sonninia adicra* (Waagen). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 124: 289-312.
- Zittel K. A. von 1884. - Handbuch der Paläontologie, vol. 1, no. 2. R. Oldenbourg, München and Leipzig. 893 p. Cephalopoden, p. 329–522.
- Zittel K.A. von 1895. - Grundzüge der Paläontologie (Palaeozoologie), 7: 971 pp.; München & Leipzig (Oldenbourg).

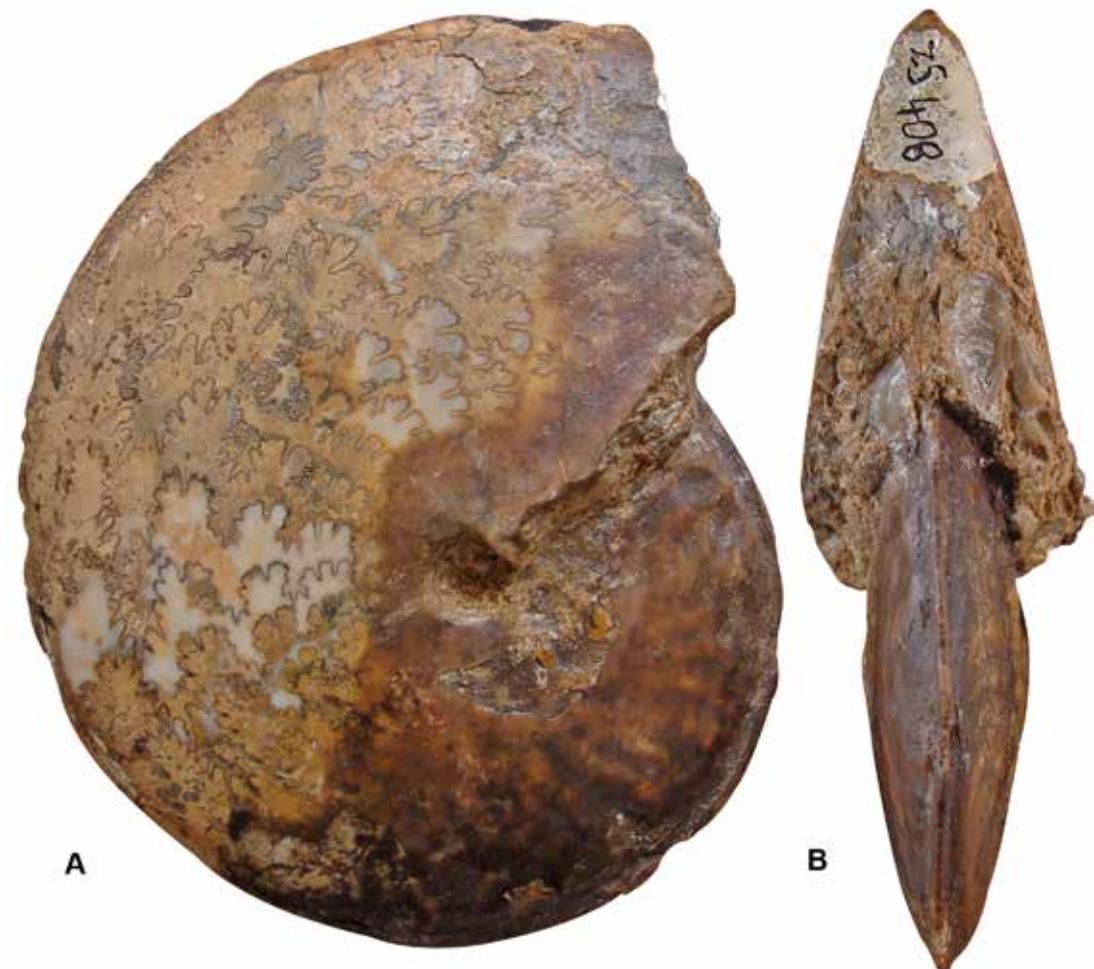


Planche 1: A-B. *Hyperlioceras desori*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS408); x 1.

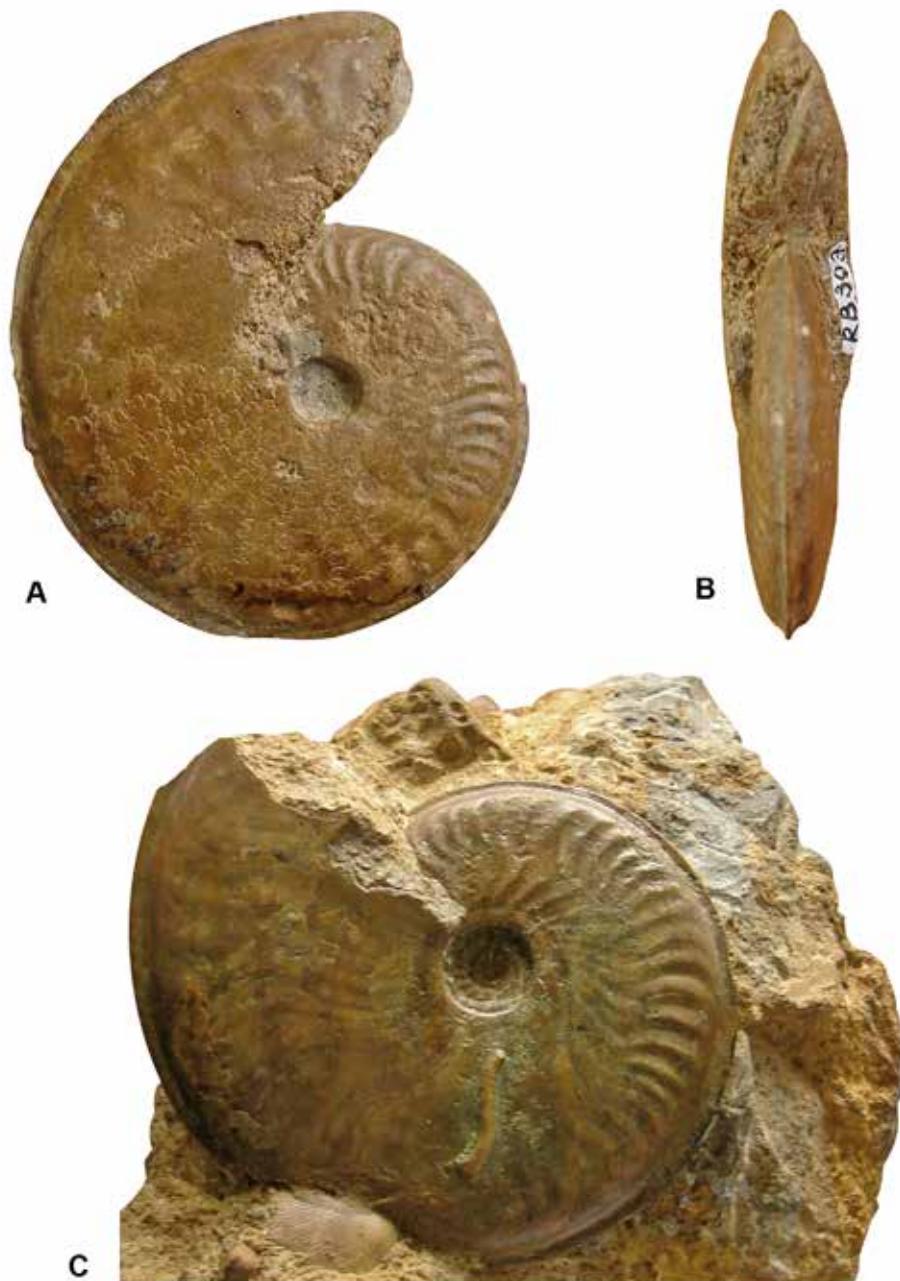


Planche 2: - A-B. *Hyperioceras desori*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB303); x 1. - C. *Hyperioceras discites*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS427); x 1.

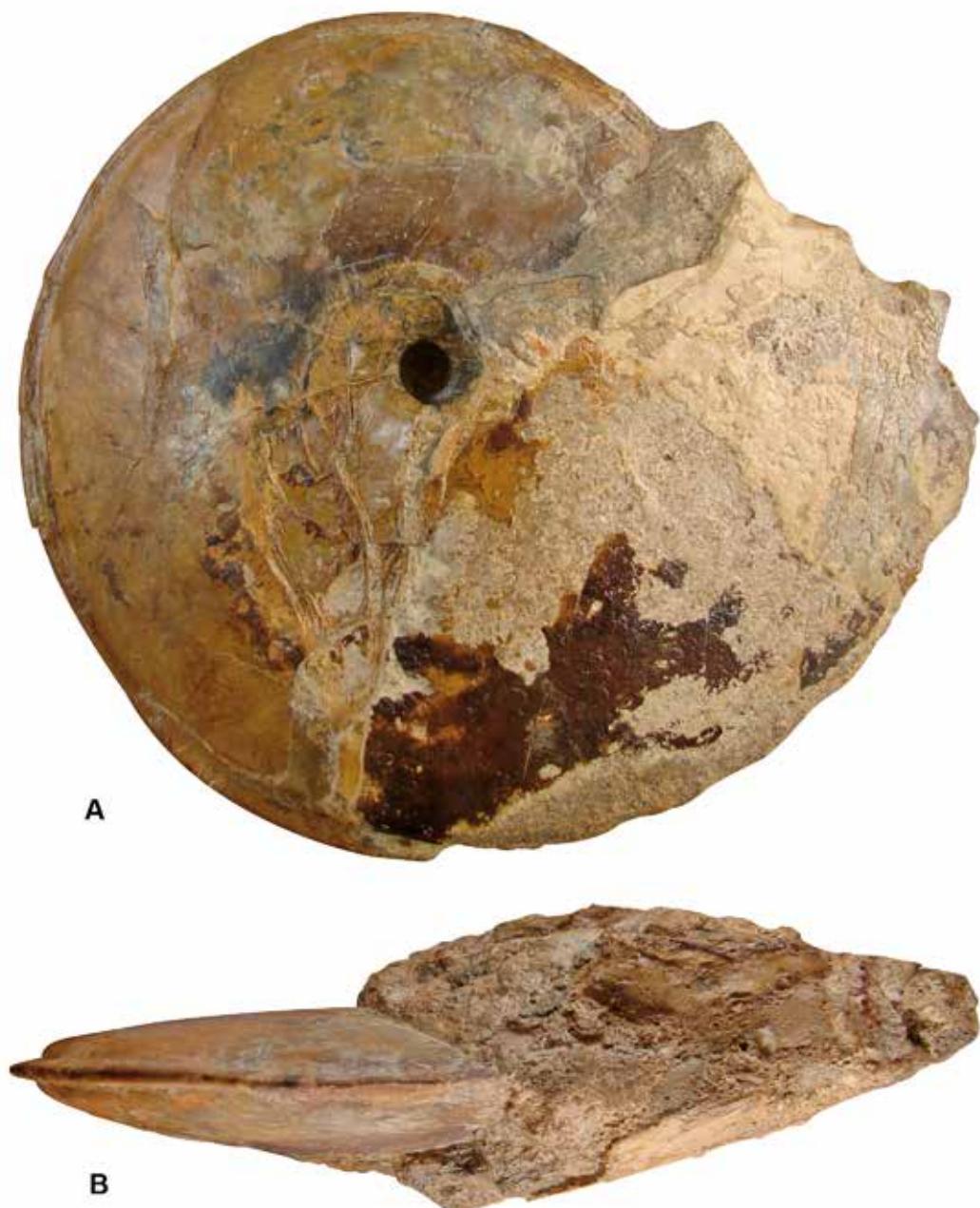


Planche 3: A-B. *Hyperlioceras desori*, conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS108); x 0,75.

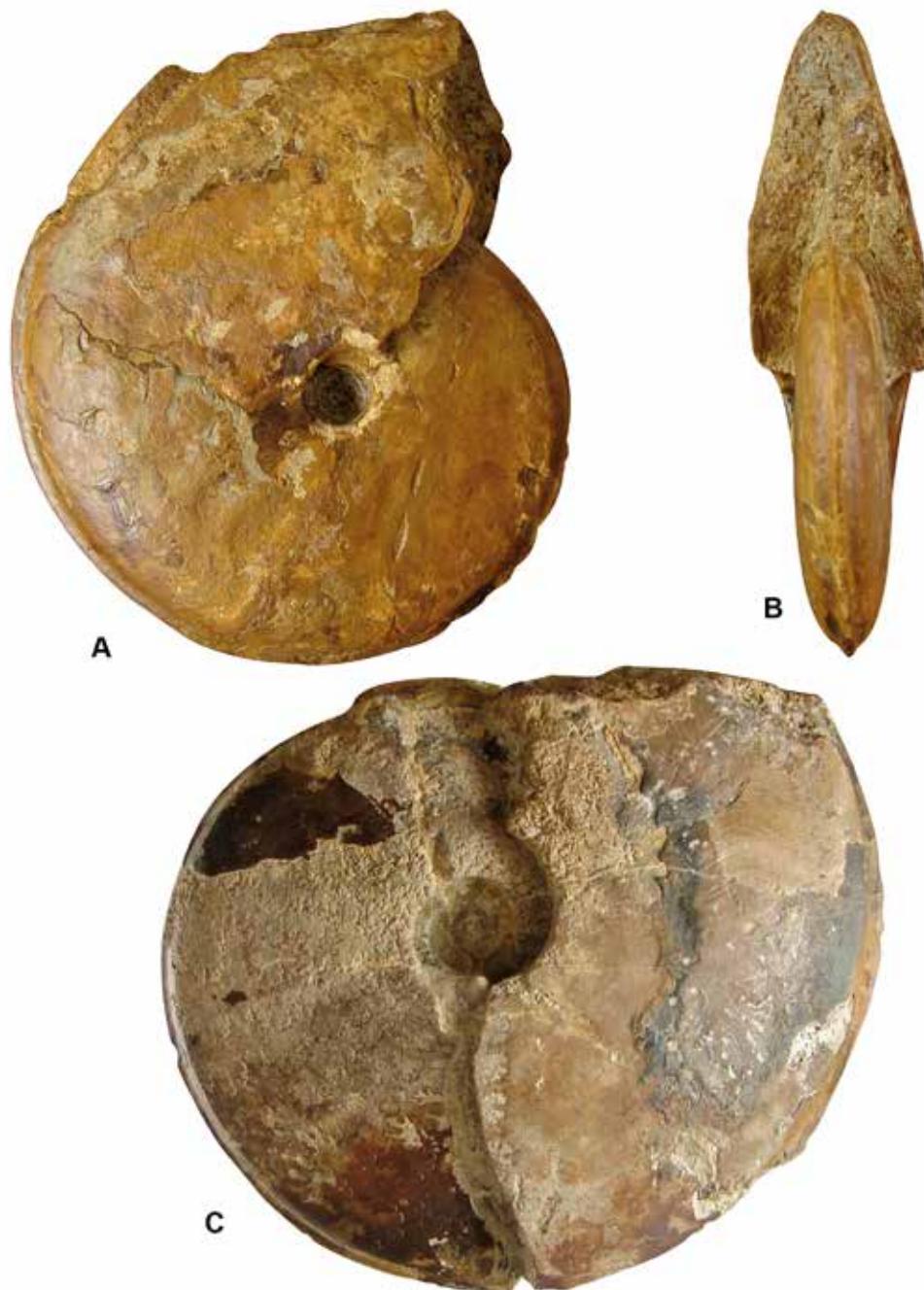


Planche 4: A-B. *Hyperlioceras subsectum*, conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MhnL ZS484); x 1.
- C. *Hyperlioceras subsectum*, conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MhnL ZS491); x 0,75.

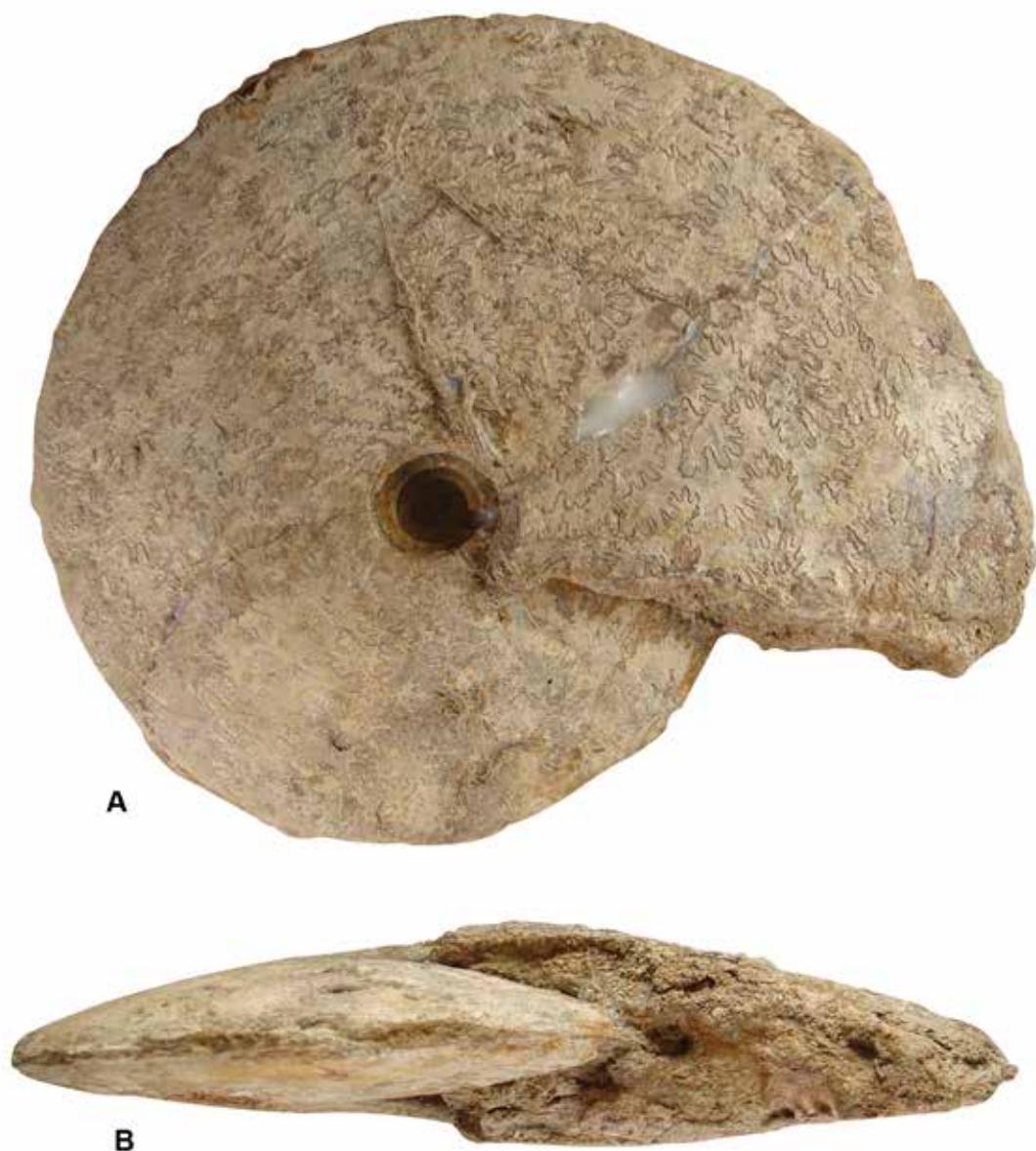


Planche 5: A-B. *Hyperlioceras* sp., Bajocien inférieur, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS182); x 0,75.

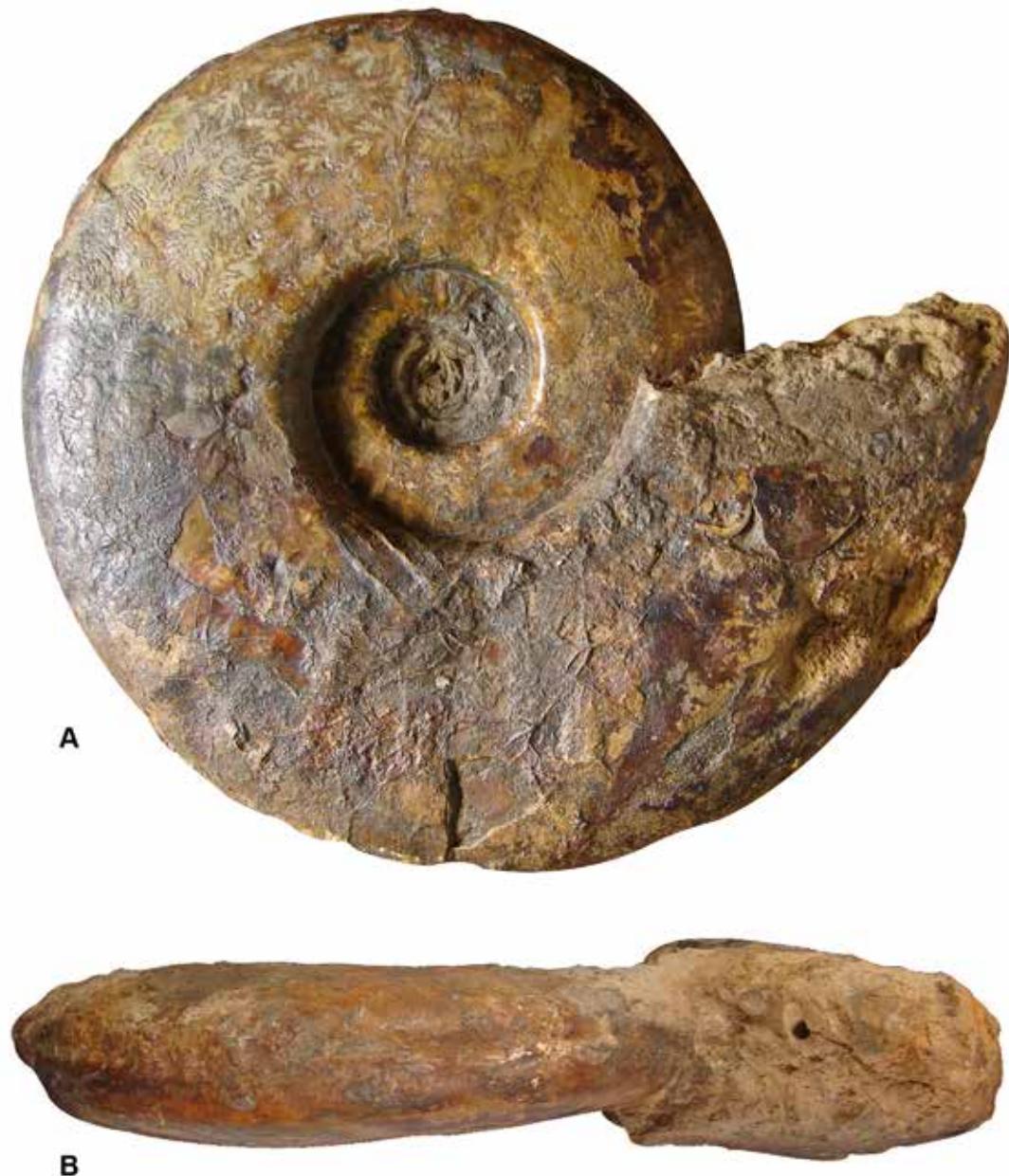


Planche 6: A-B. *Euhoploceras marginatum*, partie supérieure du conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS275); x 1.

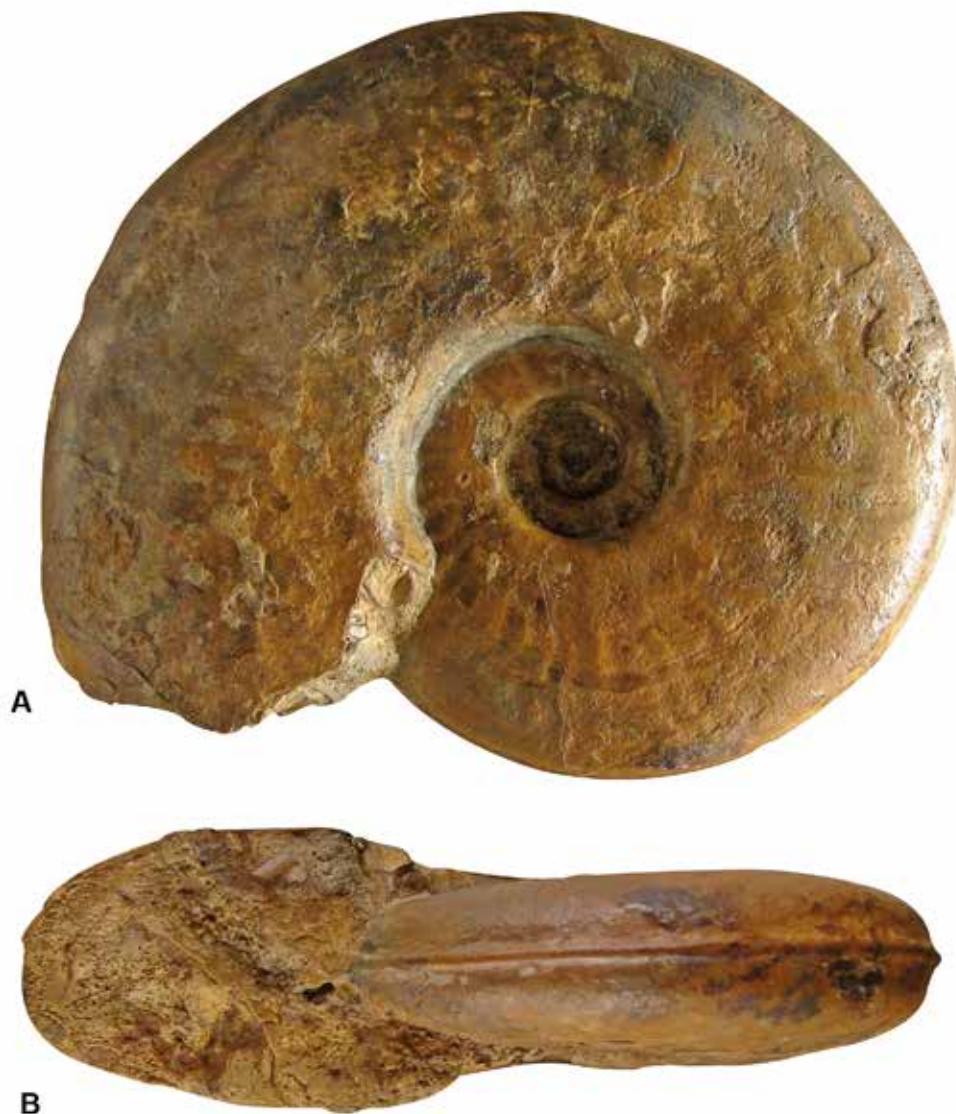


Planche 7: A-B. *Euhoploceras modestum*, partie supérieure du conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS266); x 0,75.



Planche 8: *Euhoploceras modestum*, partie supérieure du conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS281); x 1.

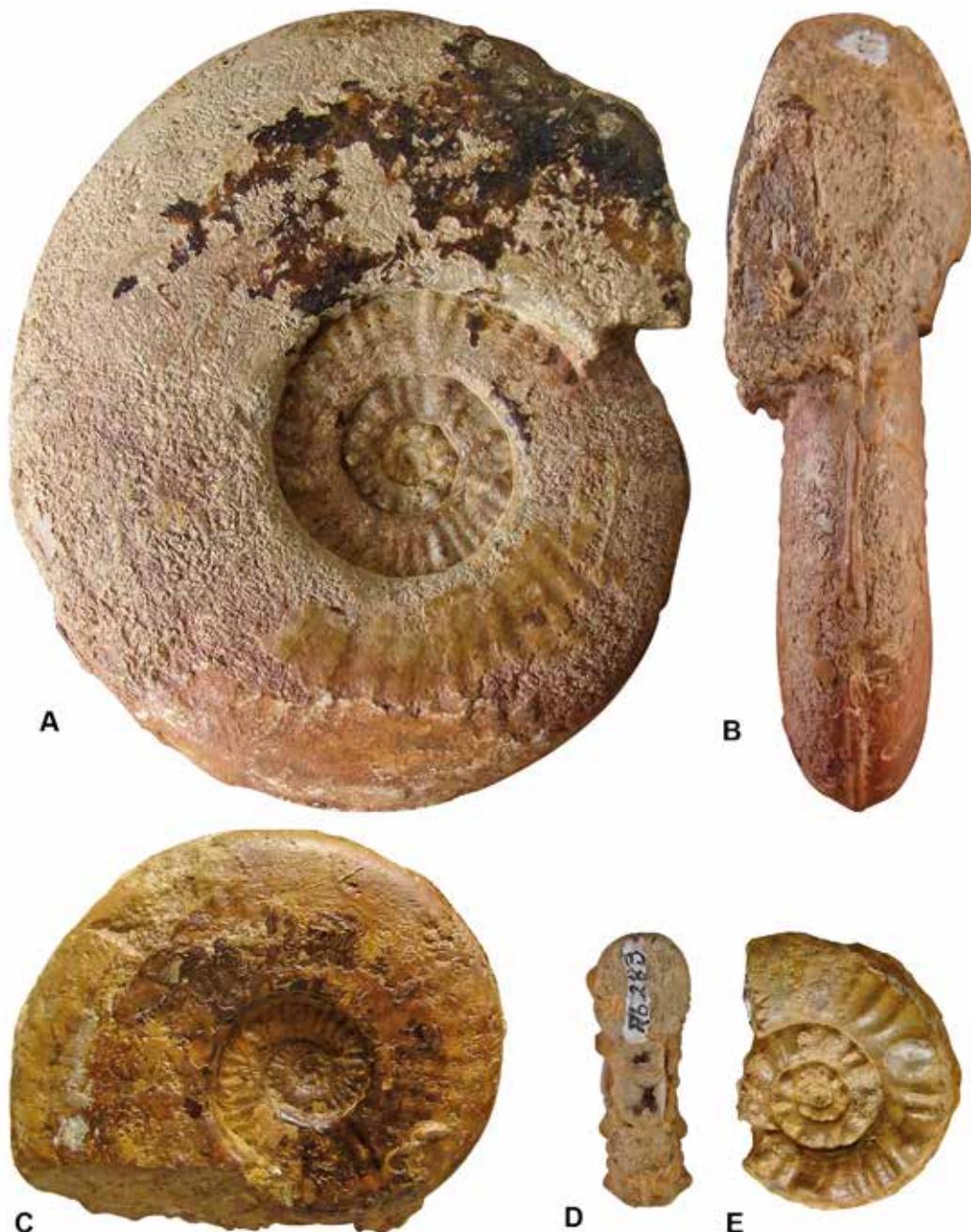


Planche 9: A-B. *Euhoploceras modestum*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB274); x 1.
- C. *Euhoploceras modestum*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB023); x 1. D-E. *Euhoploceras* sp. cf. *E. acanthodes*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB283); x 1.



Planche 10: *Euhoploceras modestum*, Bajocien inférieur, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB360); x 0,75.



Planche 11: *Euhoploceras adicum*, partie supérieure du conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS105); x 0,6.

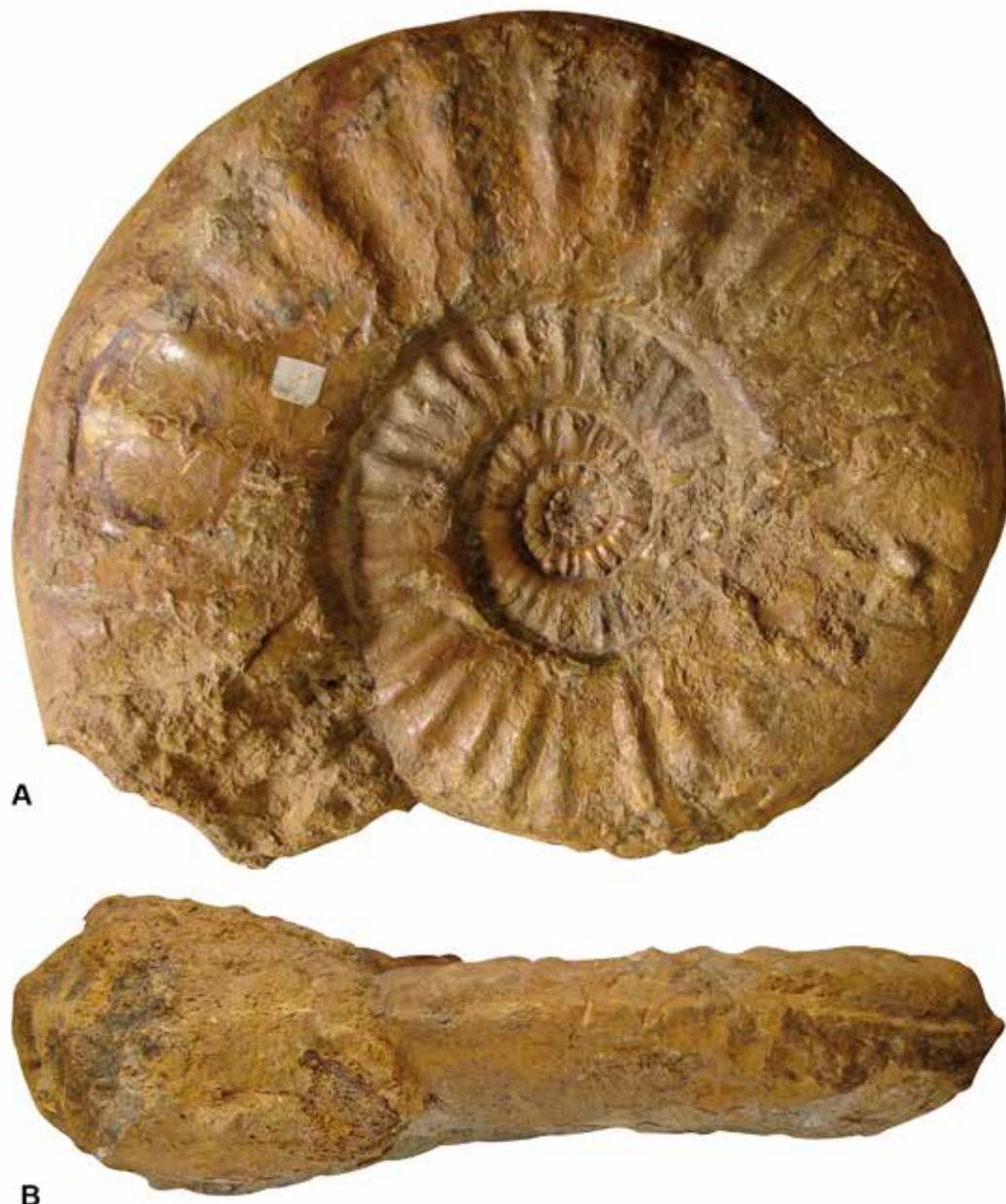


Planche 12: *Euhoploceras adicum*, partie supérieure du conglomérat à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS280); x 0,75.

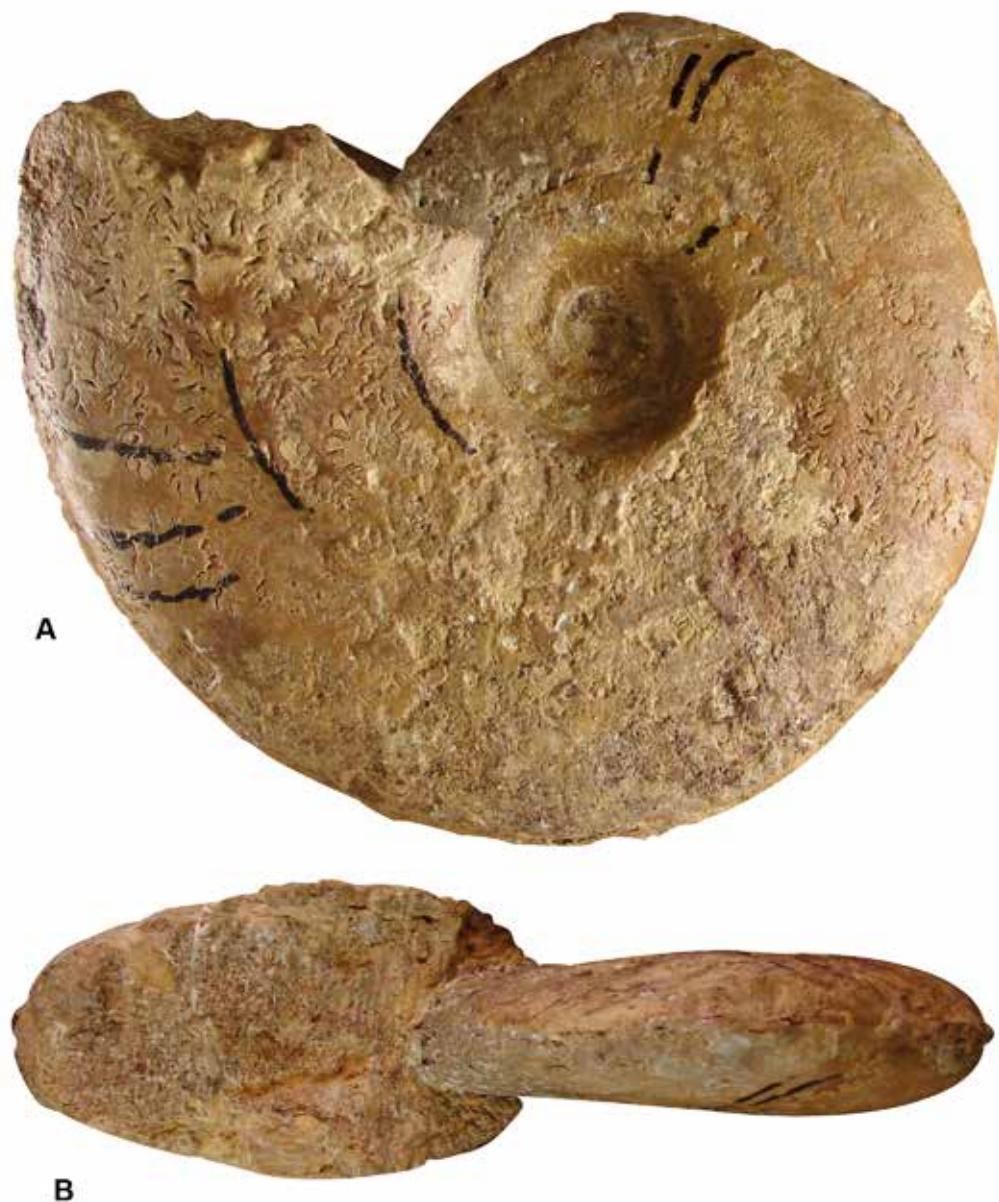


Planche 13: A-B. *Fissilobiceras ovalis*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS115); x 0,75.

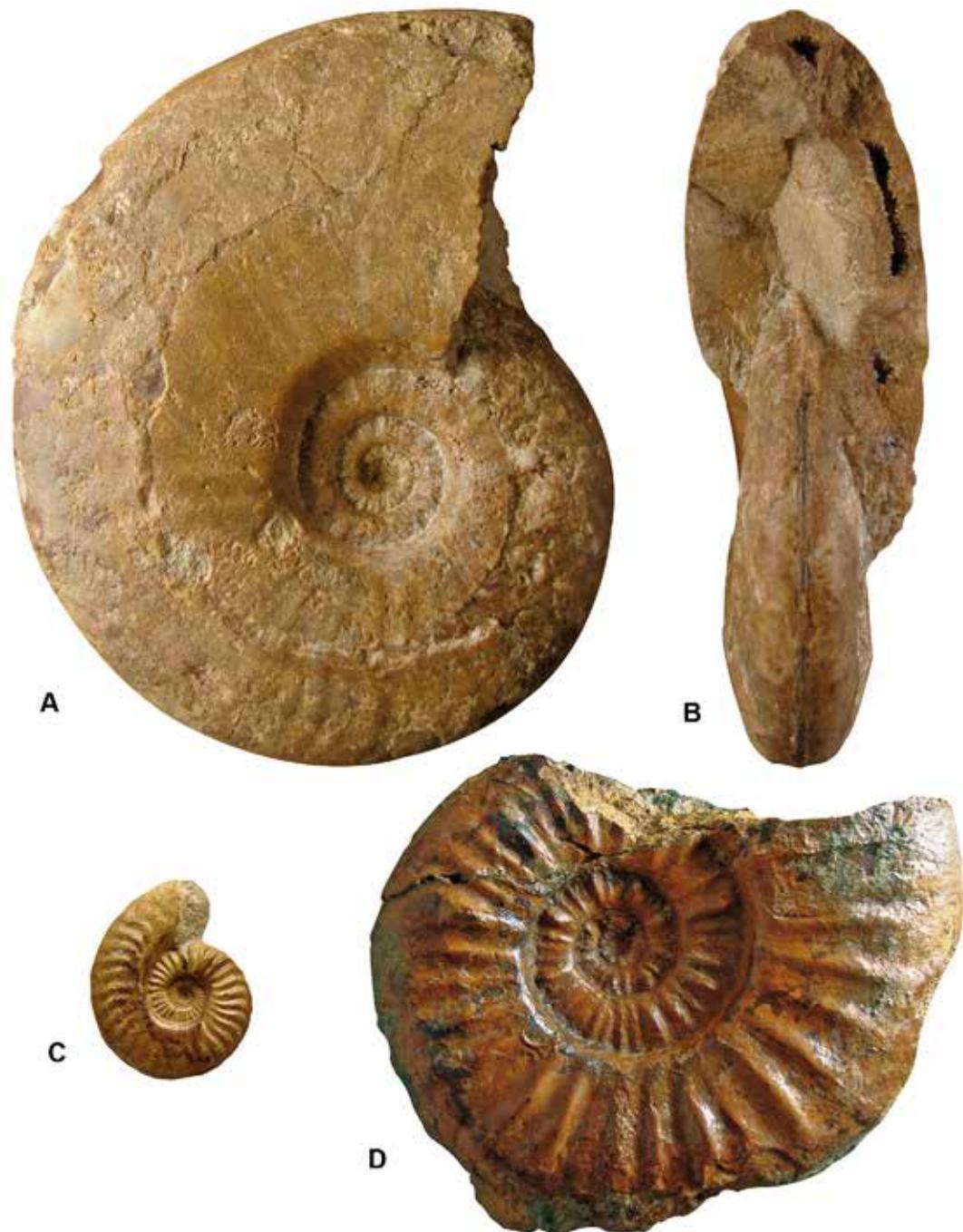
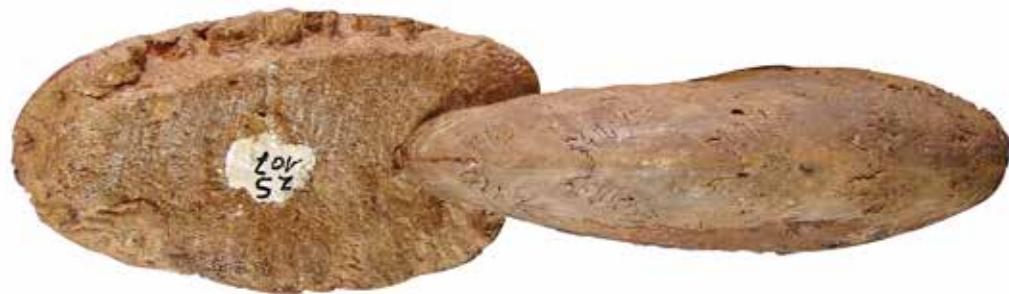


Planche 14: A-B. *Fissilobiceras ovalis*, Bajocien inférieur, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB294); x 0,75. - C. *Nanoceras* sp. cf. *N. nannomorphum*, partie supérieure du conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS116); x 1. - D. *Euhoploceras adicum*, Bajocien inférieur, Rollesberg, Differdange (MnhnL RB357); x 0,75.



A



B

Planche 15: A-B. *Fissilobiceras ovalis*, conglomérat à Sonninia, Rollesberg, Differdange (MnhnL ZS107); x 0,6.



Planche 16: A-B. *Pseudosirbuirnia stephani*, Couches à Sonninia, Hutberg, Rumelange (MnhnL HU433); x 0,75.



Planche 17: A-B. *Shirbuirnia* sp. cf. *S. platymorpha*, partie supérieure des Couches à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL BU303); x 0,5.

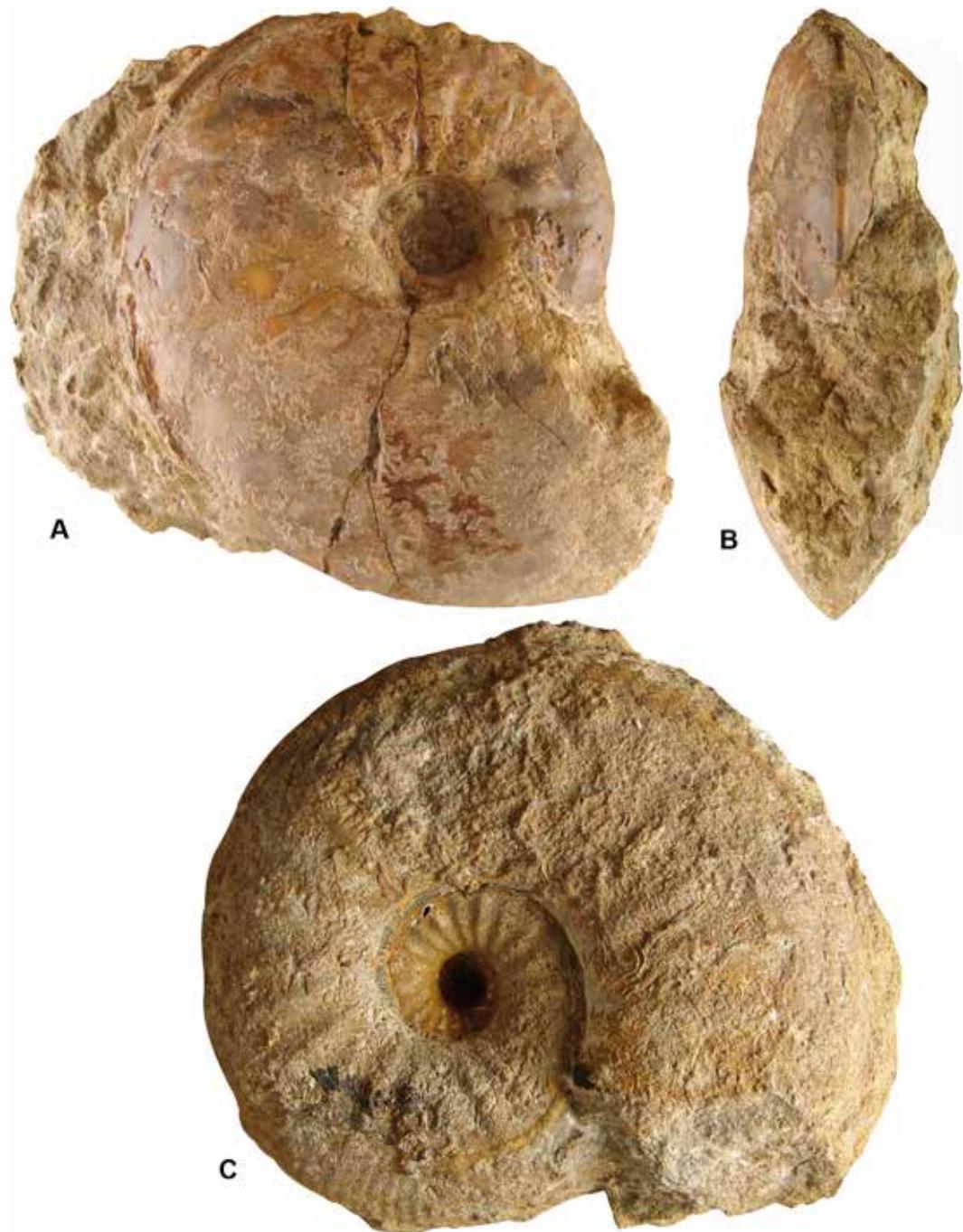


Planche 18: A-B. *Shirbuirnia* sp., Couches à Sonninia, Hutberg, Rumelange (MnhnL BU302); x 0,75. - C. *Emileia brocchii*, limite supérieure des Couches à Sonninia ou Calcaire de Haut-Pont, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS180); x 0,75.



Planche 19: A-B. *Eocylindroteuthis corneliaschmittae*, avec fissure ventrale anormale (pathologique?), Couches à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS596); x 1. - C-D. *Brevibelus breviformis*, base des Couches à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS495); x 1. - E-F. *Brevibelus gingensis*, base des Couches à Sonninia, Giele Botter, Differdange (MnhnL ZS594); x 1.

A peri-reefal brittle-star (Echinodermata, Ophiuroidea) assemblage from the Middle Jurassic of the northeast Paris Basin

Ben Thuy

Musée national d'Histoire naturelle du Luxembourg, section paléontologie
25 rue Münster, L-2160 Luxembourg
ben.thuy@mnhn.lu

Zusammenfassung

Disartikulierte Lateralplatten von Schlangensternen liefern, wie bereits mehrfach gezeigt wurde, ein viel vollständigeres Bild der Paläobiodiversität der Gruppe als die seltenen Funde von komplett erhaltenen Skeletten. Nichtsdestotrotz haben Vergesellschaftungen in Form von disartikulierten Lateralplatten bisher nur wenig Beachtung gefunden. Die vorliegende Arbeit stellt die erste umfassende Bearbeitung einer Schlangensternvergesellschaftung aus dem Bajocium (Mittleren Jura) dar, die vollständig auf disartikulierten Lateralplatten basiert. Das untersuchte Material entstammt Schlammresten von zwei Mergelschichten, die an einem Strassenaufschluss nahe Longwy, Frankreich, am nordöstlichen Rand des Pariser Beckens anstehen. Die Mergelschichten werden zur *Laeviuscula* Zone (unteres Bajocium) gestellt und werden als flachmarine, riffnahe Ablagerungen interpretiert. Es wurden insgesamt sieben Arten identifiziert, zwei davon als neu beschrieben: *Ophiotitanos aschmannicor* sp. nov. und *Ophiodoris reconciliator* sp. nov.

Abstract

Dissociated lateral arm plates of ophiuroids have been shown to produce a much more complete picture of the palaeobiodiversity of the group than the assessment of the exceptional finds of articulated skeletons. Yet, ophiuroid assemblages preserved as dissociated lateral arm plates have received only limited attention so far. Here, the first exhaustive survey of an ophiuroid assemblage entirely based on dissociated lateral arm plates is presented for the Bajocian (Middle Jurassic). The studied specimens were retrieved from sieving residues of two marl beds exposed at a roadcut site near Longwy, France, on the northeast margin of the Paris Basin. The marl beds are dated to the Early Bajocian *Laeviuscula* Zone and are interpreted as shallow-water peri-reefal deposits. A total of seven species were identified, two of which are described here as new: *Ophiotitanos aschmannicor* sp. nov.

ciliator sp. nov. Letztere stellt den bisher ältesten Vertreter der wiedervereinigten Ophionereididae-Ophiochitonidae Gruppe dar. Eine dritte Art wird als neu erfasst, bleibt jedoch unbenannt. Die neue Gattung *Enakomusium* wird für mehrheitlich mesozoische Arten eingeführt, die eine gewisse Ähnlichkeit mit dem heute noch lebenden *Ophiomusium* vorweisen, jedoch die Grenzen der Gattungsdiagnose sprengen. Es wird gezeigt, dass sich die mitteljurassische Vergesellschaftung fundamental auf Familien- und noch stärker auf Gattungsebene von heutigen flachmarinen, riffnahen Äquivalenten unterscheidet. In der Tat wird sie von typischen modernen Tiefseegruppen oder Tiefseevertretern von Flachwassergruppen dominiert. Die hier beschriebene Vergesellschaftung bekräftigt somit die Beobachtung, dass sich flachmarine Schlangensternvergesellschaftungen seit dem Mesozoikum stark in ihrer Zusammensetzung verändert haben müssen.

and *Ophiodoris reconciliator* sp. nov. The latter is the oldest record of the re-united Ophionereididae-Ophiochitonidae group. A third species is recorded as new but left unnamed. The new genus *Enakomusium* gen. nov. is introduced to accommodate mainly Mesozoic species which are superficially similar to extant *Ophiomusium* but fail to match the diagnosis of the latter. The Bajocian ophiuroid assemblage is shown to differ fundamentally from modern shallow-water peri-reefal equivalents on family and, even more, genus level, being dominated by typical extant deep-sea taxa or deep-sea members of otherwise shallow-water groups. The assemblage presented herein thus adds to the growing evidence that shallow-water ophiuroid communities have undergone dramatic changes in composition since the Mesozoic.

Résumé

Les plaques brachiales latérales dissociées d'ophiures, comme l'a été montré à plusieurs reprises, fournissent un aperçu beaucoup plus complet de la paléobiodiversité du groupe que les rares trouvailles de squelettes intacts. Néanmoins les associations d'ophiures conservées sous forme de plaques brachiales latérales dissociées n'ont reçu que peu d'attention jusqu'à présent. La présente contribution fournit la première étude exhaustive d'une population d'ophiures entièrement basée sur des plaques brachiales dissociées pour le Bajocien (Jurassique Moyen). Les spécimens examinés ont été extraits de résidus de tamisage de deux couches marneuses qui affleurent dans un talus près de Longwy, France, à la bordure nord-est du Bassin de Paris. Les couches marneuses sont datées de la zone à *Laeviuscula* (Bajocien inférieur) et ont été déposées dans un milieu peu profond à proximité de récifs de coraux. Au total sept espèces ont été identifiées, dont deux nouvelles: *Ophiotitanos aschmannicor* sp. nov. et *Ophiodoris reconciliator*

sp. nov.. La dernière représente le plus ancien membre du groupe réunifié Ophionereididae-Ophiochitonidae. Une troisième espèce est décrite comme nouvelle mais reste sans nom formel. Le nouveau genre *Enakomusium* est introduit pour les espèces majoritairement mésozoïques qui ressemblent superficiellement à l'*Ophiomusium* actuel mais qui ne se conforment pas à la diagnose de ce dernier. Il est montré que la population bajocienne diffère fondamentalement des populations actuelles équivalentes au niveau des familles et, surtout, au niveau des genres. En effet, la population comporte principalement des groupes typiques des mers profondes actuelles ou des membres vivant actuellement en mer profonde de groupes majoritairement trouvés dans les mers peu profondes. Ainsi, la présente étude consolide l'hypothèse selon laquelle les populations d'ophiures des mers peu profondes auraient subi de profonds changements au niveau de leur composition depuis le Mésozoïque.

Introduction

Brittle stars (ophiuroids) are a major component of benthic communities in the modern oceans, abundantly occurring at all latitudes and depths, from the poles to the tropics and from the intertidal to the hadal trenches (Stöhr et al. 2012). Their importance as fossils, however, has long been underestimated. In fact, articulated ophiuroid skeletons, only exceptionally preserved as fossils (Ausich 2001), were commonly considered the only reliable source of evidence for species identifications. Recent systematic morphological analyses of previously neglected ophiuroid skeletal characters, in particular those pertinent to the spine-bearing lateral arm plates (Martynov 2010; Thuy & Stöhr 2011), however, have set a robust fundament to include disarticulated skeletal plates, abundantly occurring as microfossils in most marine sediments, as a promising new source of evidence to explore the fossil record of the group.

As a result, the assessment of ophiuroid palaeobiodiversity is currently witnessing a remarkable ascent, with more than one fifth of the accepted fossil ophiuroid species added during the last three years on the basis of dissociated lateral arm plates (Stöhr & O'Hara 2013). In addition, contributions of a more general scope have begun to explore the potential of ophiuroids as a model organism for

palaeoecological and macroevolutionary studies (e.g. Thuy et al. 2012; Thuy & Meyer 2012; Thuy 2013; Thuy et al. 2013).

Nevertheless, and in spite of fairly numerous taxonomic studies (e.g. Hess 1962, 1963, 1964, 1965a, 1965b, 1966, 1972, 1975a, 1975b; Hess & Meyer 2008; Kutscher & Hary 1991; Kutscher 1996; Kutscher & Jagt 2000; Kutscher & Villier 2003; Thuy 2005; Thuy 2011; Thuy & Kroh 2011; Thuy 2013; Thuy et al. 2013), the ophiuroid fossil record is still only patchily known. For some stages, only very few ophiuroid species have been reported so far. This is particularly the case when no exhaustive survey based on dissociated lateral arm plates is available for a given stage. In fact, inclusion of lateral arm plate evidence has been shown to dramatically expand knowledge on the fossil record of the group (e.g. Thuy 2005, 2013).

The Bajocian is one of these insufficiently explored parts of the ophiuroid fossil records, with, until recently, nine species known on the basis of articulated skeletons (Hess 1964; Thuy & Meyer 2012). In a recent survey of the family Ophiacanthidae, another three species and an unnamed record were added on the basis of dissociated lateral arm plates (Thuy 2013).

This study provides the first exhaustive survey of an ophiuroid assemblage entirely based on dissociated lateral arm plates for the Bajocian,

along with the study by Numberger-Thuy and Thuy in the present volume. The aim of the study is to contribute to a more complete picture of ophiuroid palaeobiodiversity, specifically targeting the species not known from articulated fossils, and thus to expand the alpha-taxonomical basis for further-reaching applications. The study furthermore attempts a comparison with modern equivalents, discussing possible implications for the evolutionary history of shallow-water ophiuroid communities.

Geological context

The ophiuroid remains described herein were extracted from bulk sediment samples from a roadcut exposure near the southwestern end of the motorway bridge in Piedmont, Longwy, France. The site exposes ferruginous oolithes at its base, assigned to the youngest part of the Mont-Saint-Martin-Formation and dated to the earliest Bajocian *Discites* Zone (Boulvain et al. 2001). The oolithes are conformably overlain by a succession of marly to sandy limestones, rich in skeletal debris, assignable to the Longwy

Formation and dated to the early Bajocian *Laeviuscula* Zone (Boulvain et al. 2001). The lower part of the limestone succession includes two distinct beds of grey (freshly exposed) to brownish-yellow (weathered), clayey, unconsolidated marls, each approximately 0,4 m in thickness, separated by 1,5 m of coarsely-bedded limestone. The samples yielding the here-described ophiuroid remains were taken from the two marl beds in question.

These marl beds are highly fossiliferous, as evidenced by the abundant fragments of thick-shelled, strongly ribbed limoid and ostreoid bivalves, rhynchonellid and terebratulid brachiopods, cidaroid spines and isocrinid columnals on the weathered surfaces of the marls. Delsate (1993) briefly described elasmobranch teeth retrieved from sieving residues of the two marl beds and highlighted the micropalaeontological potential of the latter. A recent re-assessment of the ophiacanthid fossil record included two species from the assemblage (Thuy 2013) which is now exhaustively described herein.

The marl beds that yielded the ophiuroids were deposited during the early phase of formation of the Burgundy Platform (Boulvain et al. 2001; Brigaud et al. 2009, 2013). This large Bahama-type

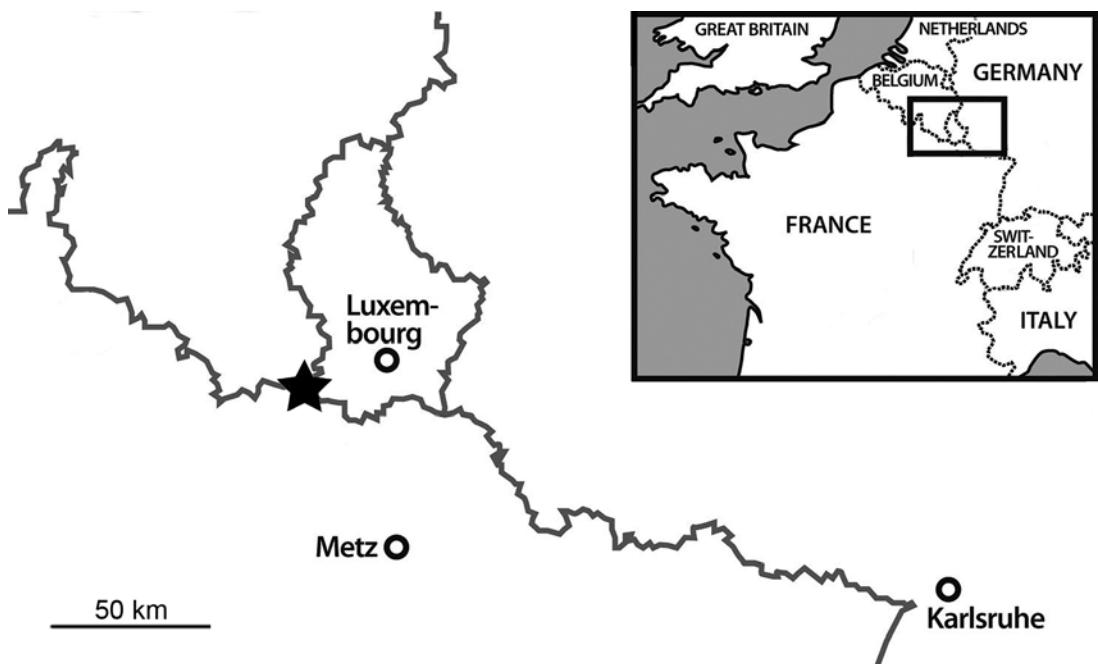


Fig. 1: Locality map showing the position of the studied site (marked by a star).

carbonate platform, at the northeastern margin of which the section was situated, supported widespread hermatypic coral patch reefs during its later development (in particular during the early Bajocian *Humpriesianum* Zone) (Lathuilière 2000). Although reef growth acme postdates the here-described ophiuroid assemblage by one or two ammonite zones, individual patch reefs of the same age as the ophiuroid assemblage are known from nearby sites such as the patch reef exposed between Grandcourt and Tellancourt on the French-Belgian border (Delsate, pers. comm. 2013; Thuy, previously unpublished). The immediate vicinity of coral build-ups therefore qualifies the here-described ophiuroid assemblage as peri-reefal. Sedimentological features of the marl beds, in particular the high clay content and low abrasion grade together with the high disarticulation of the fossils, suggest deposition at or slightly below storm wave base.

Material and methods

The ophiuroid remains described herein were extracted from the sieving residues of screen-washed bulk sediment samples. No chemical treatment was necessary. The ophiuroid skeletal plates were picked from the > 250 µm residue fraction under a dissecting microscope. A total of 410 dissociated lateral arm plates were extracted. Selected specimens were cleaned in an ultrasonic bath and then mounted on aluminium stubs and gold-coated for scanning electron microscopy (SEM) using a JEOL Neoscope JMC-5000. Lateral arm plates of modern ophiuroids, used for morphological comparison, were extracted from complete specimens using household bleach (NaOCl), as described by Thuy and Stöhr (2011). Identifications, to species level, if possible, were exclusively based on the lateral arm plates (abbreviated in the descriptions as LAPs), following the terminology and guidelines of Thuy and Stöhr (2011). Higher-level classification follows Smith et al. (1995).

All type, figured and additional specimens were deposited in the collection of the Natural History Museum Luxembourg (MnhnL), under series number BU. Specimens previously described and figured by Thuy (2013) are housed at the Geoscientific Museum of the Georg-August-University Göttingen, Germany (GZG.INV.).

Systematic palaeontology

Class Ophiuroidea Gray, 1840

Order Ophiurida Müller & Troschel, 1840

Family Ophiacanthidae Ljungman, 1867

Genus *Dermocoma* Hess, 1964

Type species: *Dermocoma wrighti* Hess, 1964, by original designation.

Dermocoma longwyensis Thuy, 2013

*2013 *Dermocoma longwyensis* Thuy, p. 147, figs. 26: 9-11.

Material examined: GZG.INV.78679; GZG. INV.78680; GZG.INV.78681 and GZG.INV.78682 (94 dissociated LAPs in total).

Diagnosis: Species of *Dermocoma* with relatively small LAPs displaying a well-developed, slightly undulose vertical striation; no discernible spurs on outer proximal edge in proximal LAPs; up to two, large, very poorly defined spurs on proximal edge in median to distal LAPs; single moderately well-defined spur on inner distal edge of proximal LAPs, two in median and distal LAPs; up to six large spine articulations; ventral lobe connected with distalwards projecting tip of outer surface stereom separating notches; ridge on inner side long, slender, devoid of thickened dorsal part.

Remarks: This species was described and figured in detail by Thuy (2013) on the basis of specimens which are part of the assemblage described herein.

Genus *Alternacantha* Thuy & Meyer, 2013

Type species: *Alternacantha occulta* Thuy & Meyer, 2013, by original designation.

Alternacantha occulta Thuy & Meyer, 2013

*2012 *Alternacantha occulta* Thuy & Meyer, p. 16, figs. 5-6.

2013 *Alternacantha occulta* Thuy, p. 127, figs. 22: 7-8.

Material examined: GZG.INV.78648; GZG. INV.78649 and GZG.INV.78650 (50 dissociated LAPs in total).

Diagnosis (for LAPs): Species of *Alternacantha* with large LAPs displaying a pointed to tongue-shaped, relatively narrow dorsal edge; outer

surface with a well-developed vertical striation; up to four moderately well-developed spurs on the outer proximal and inner distal edges; up to five spine articulations; distal edge of ventral arm plates evenly convex; distal edge of dorsal arm plates parabolic.

Remarks: This species was described and figured in detail by Thuy and Meyer (2013) and complemented by Thuy (2013) on the basis of dissociated LAPs which are part of the assemblage described herein.

Family Ophiidermatidae Ljungman, 1867

Genus *Ophiotitanos* Spencer, 1907

Type species: *Ophiotitanos tenuis* Spencer, 1907, by original designation.

Ophiotitanos aschmannicor sp. nov.

Fig. 2h-i

Derivation of name: Species named in honour of my longtime friends Nick ("‐ni‐") and Corinne ("‐cor‐") Aschman.

Types: BU 302 (holotype); BU 303, BU 304, BU 304 (paratypes)

Other material: BU 306 (79 dissociated LAPs)

Type locality: Roadcut at the southwestern end of the motorway bridge in Piedmont, Longwy, France (49° 32' 33.8274" N, 5° 45' 56.3574 E).

Type horizon: Marl beds in the lower part of the Longwy Formation, *Laeviuscula* Zone, early Bajocian, Middle Jurassic.

Diagnosis: Species of *Ophiotitanos* with large, stout LAPs displaying two well defined, prominent but only weakly, if, protruding spurs on the outer proximal edge, paralleled by two faintly prominent spurs on the inner distal edge; outer surface with finely meshed stereom and trabecular intersections developed into small tubercles; weak horizontal striation around the distal tips of the spurs of the outer proximal edge; five (proximal LAPs) to four (median to distal LAPs) small spine articulations in distinct notches of the distal edge, with strong dorsalward increase in size of the gaps separating the spine articulations. Proximal LAPs with small, prominent knob on inner side of ventro-proximal tip.

Description of holotype: BU 302 is a large, dissociated proximal LAP, almost 1.5 times higher than wide; convex dorsal and distal edges; evenly concave proximal edge; two large, prominent, horizontally elongate spurs, with poorly defined distal tip composed of slightly more densely meshed stereom, and sharply defined, pointed proximal tip composed of nearly massive (non-perforate) stereom; dorsal spur non-protruding and located in the centre of the proximal edge, ventral one slightly protruding, more slender than the dorsal one and located in the middle of the ventral half of the proximal edge; ventral seventh of LAP protruding ventro-proximalwards. Outer surface of LAP with finely meshed stereom, with trabecular intersections developed into small tubercles very weakly increasing in size towards the distal edge of the LAP; poorly defined area of slightly more finely meshed stereom encompassing spurs of proximal edge of LAP, with very weak horizontal striation between the distal tips of the spurs and above the distal tip of the dorsal spur. Five small, nearly equal-sized spine articulations sunken in shallow notches of the distal LAP edge, with strong dorsalward increase in size of gap separating the spine articulations, and dorsalmost gap conspicuously larger than remaining ones; notches of the spine articulations tightly encompassed by outer surface stereom and separated by distalward projections of the latter; spine articulations composed of a large, crescent-shaped dorsal lobe and a much smaller ventral lobe mirroring the dorsal one in shape; lobes composed of coarsely meshed stereom and proximally merged by a thin, irregularly denticulate ridge; muscle opening round and slightly larger than nerve opening, separated from the latter by a short, straight to slightly bent ridge.

Inner side of LAP with a large, conspicuous, oblique, prominent and sharply defined ridge, composed of more finely meshed stereom, widest between its dorsal and middle third; dorsal tip of ridge tongue-shaped, not reaching dorsal edge of LAP; ventral tip of ridge slightly less sharply defined but not merged with ventral portion of LAP; small, rounded, protruding knob composed of more densely meshed stereom near the ventro-proximal tip of the LAP. Inner side of distal edge with two large, well defined, weakly prominent, oval spurs composed of very densely meshed stereom; dorsal spur two times as high as ventral one. Ventral edge of LAP

with large, ventralwards to slightly ventro-distalwards pointing tentacle notch, sharply bordered distally and proximally by dorsalwards converging edges. Very weakly defined, shallow vertical furrow dorsalwards projecting from tentacle notch, but no perforations discernible.

Paratype supplements and variation: BU 303 is a large dissociated, proximal LAP; generally well in agreement with holotype; more than 1.5 times higher than wide; spurs on outer proximal edge closer to the ventral edge of the LAP; horizontal striation at dorsal edge of dorsal spur more clearly developed; gap between dorsalmost and second dorsalmost spine articulations conspicuously larger than remaining gaps.

Inner side as in holotype, except for less well defined and/or well preserved knob near ventro-proximal tip of LAP; vertical furrow dorsalwards projecting from tentacle notch with very faint, almost indiscernible perforations.

BU 304 is a dissociated median LAP; slightly wider than high; ventral portion only very weakly protruding ventro-proximalwards; irregularly concave proximal edge with two weakly defined, horizontally elongate, prominent but non-protruding ridge composed of slightly more densely meshed stereom than remaining outer surface. Four spine articulations, similar in shape and position to those of holotype; dorsalward increase in size of gaps separating spine articulations but dorsalmost gap not unproportionally larger than remaining ones.

Inner side of LAP with small, sharply defined ridge composed of more finely meshed stereom and with dorso-proximalwards pointing tip. Spurs on inner distal edge slightly less well defined than in holotype. Tentacle notch pointing ventro-distalwards rather than ventralwards. No knob discernible on ventral edge. Single, irregular perforation dorsally bordering tentacle notch, no furrow discernible.

BU 305 is a dissociated distal LAP, almost 1.5 times wider than high, rectangular in outline; dorsal, ventral and distal edges nearly straight; proximal edge irregularly concave, tapered, with two large, hardly recognisable and very weakly prominent spurs on the ventro-distal and dorso-distal tips; outer surface ornamentation as in holotype, including weak horizontal striation between spurs. Four spine articulations of same

shape and position as in holotype but without dorsalward increase in size of gaps between them; ventralmost spine articulation at some distance from distal edge; ventro-distally bordered by perforation.

Inner side with large, conspicuous contact surfaces with opposite LAP; very small, inconspicuous but sharply defined ridge, claw-shaped, with proximalwards bent, pointed dorsal tip; two moderately large, poorly defined and hardly prominent spurs composed of slightly more densely meshed stereom on inner distal edge. Large, round tentacle perforation between the distal and middle third of the inner side, proximally bordering the ventral spur. No other perforation or furrow discernible.

Remarks: The above described specimens belong to a LAP type which is commonly found in Mesozoic ophiuroid assemblages and generally placed in the Ophiidermatidae. Formally named types are *Ophiiderma? waliabadiensis* Kristan-Tollmann, Tollmann & Hamedani, 1979 from the Rhaetian of Iran, *Ophiiderma? delsatei* Thuy, 2005 from the Hettangian of Belgium, *Ophiiderma? dentata* Kutscher, 1988 from the Pliensbachian of Germany, *Ophiarachna? liasica* Kutscher, 1996 from the Toarcian/Aalenian of Germany, *Ophiiderma? spectabilis* Hess, 1965 from the Oxfordian of France, and the Cretaceous species assigned to *Ophiotitanos* (e.g. Spencer 1907; Hess 1960b; Jagt 2000; Thuy & Kroh 2011). LAPs of the type in question share a relatively large size, stout architecture, conspicuous spurs on the outer proximal and inner distal edges, small to medium-sized spine articulations sunken in notches of the distal edge and a single, conspicuous, generally tongue-shaped ridge on the inner side.

The here described LAPs differ from *Ophiiderma? waliabadiensis*, *Ophiiderma? delsatei* and *Ophiiderma? dentata* in displaying only two spurs on the outer proximal and inner distal edges. *Ophiiderma? spectabilis* and the *Ophiotitanos* species lack the knob on the inner side of the ventro-proximal tip and have more numerous spine articulations and a weaker dorsalward increase in size of gaps separating the spine articulations. Closest similarities are shared with *Ophiarachna? liasica*, in particular in terms of number and arrangement of spine articulations. LAPs of the latter, however, differ from the here described specimens in a less strongly ventro-proximalwards protruding ventral portion and a vertical striation on the outer surface.

Another fossil ophiuroid worth mentioning here is an articulated skeleton from the Aalenian of France described as *Ophiuricoma mazenoti* Valette, 1929. Unfortunately, neither the illustrations nor the description provide sufficient details for a robust taxonomic assessment of the specimen in question. The arm skeleton, however, suggests closeness to the Cretaceous *Ophiotitanos* species and allied LAP types. Of relevance here is that the arms of *O. mazenoti*, exposing the ventral side, display four arm spines, which implies a higher number of arm spines than in the here-described LAPs in which the ventral half displays three spine articulations at most.

The above described LAPs are incompatible with any known ophiuroid species and are thus best accommodated in a new species. The highly characteristic spine articulation morphology leaves no doubt as to the ophiidermatid affinities of the new species. On genus level, however, matters are less clear-cut. Previous Mesozoic ophiidermatid records were either preliminarily assigned to extant genera (in particular *Ophiderma*) or placed in the extinct genus *Ophiotitanos*. The ophiidermatid affinities of the latter were recently re-affirmed by Thuy et al. (2013) on the basis of LAP morphology. It should be stressed, however, that a decisive higher taxonomic assignment of *Ophiotitanos* can only be made on the basis of a detailed re-assessment of *O. tenuis*, the type species of the genus.

The LAP morphologies of extant ophiidermatid genera have received only little attention so far, apart from the analysis of Thuy and Stöhr (2011) including three species of *Ophiderma*. Preliminary previously unpublished observations on macerated LAPs, however, suggest that the here described fossil LAPs differ from small-spined modern ophiidermatids in displaying a low number of spine articulations with a strong dorsalward increase in size of the gaps separating them. Since these features are also found in the LAPs of *Ophiotitanos tenuis* (Thuy, previously unpublished), the here described LAPs thus seem best accommodated in this genus, extending its fossil to the Middle Jurassic.

Family Ophiuridae Müller & Troschel, 1840

Subfamily Ophioleucinae Matsumoto, 1915

Genus *Sinosura* Hess, 1964

Type species: *Acoura brodiei* Wright, 1866, by original designation.

***Sinosura* sp. nov.**

Fig. 2j-l

Material: BU 307, a single dissociated LAP.

Description: BU 307 is a medium-sized, dissociated median LAP, almost 1.5 times wider than high; dorsal edge nearly straight; distal edge incompletely preserved, probably straight originally; proximal edge irregularly concave, bordered by a broad band of horizontally striated stereom and with two small, poorly defined, horizontally elongate, non-protruding and weakly prominent spurs, one in the middle of the dorsal portion of the proximal edge and the other at the kink between the ventral and dorsal portions of the proximal edge; ventral third of LAP strongly protruding ventro-proximalwards; ventro-distal tip of LAP protruding ventralwards. Outer surface with small, distalwards projecting scale-like tubercles, merged to vertical striation in central and dorsal areas of outer surface. Three moderately large spine articulations near distal edge, integrated to and tightly surrounded by outer surface stereom, with dorsalward increase in size of spine articulations and, to a lesser extent, of the gaps separating them; spine articulations distally bordered by thin projection almost as wide as the spine articulations and composed of densely meshed stereom; spine articulations composed of thin ventral and dorsal lobes merged into oval to slightly rhombic structure encircling round muscle opening and ventro-distally bordered by slightly smaller nerve opening; dorsal and ventral lobes composed of densely meshed stereom.

Inner side of LAP with large, conspicuous, sharply defined and strongly prominent ridge composed of densely meshed stereom, with tongue shaped, proximalwards bent dorsal portion and slightly narrower ventral portion pointing ventralwards and not merged with ventral edge of LAP. Sharply defined, prominent, lens-shaped spur on ventro-distal tip of inner side, composed of densely meshed stereom. Very large, deep tentacle notch pointing ventralwards to slightly ventro-distalwards, with the ventro-proximal edge paralleled by a narrow ridge. No perforations or furrow discernible.

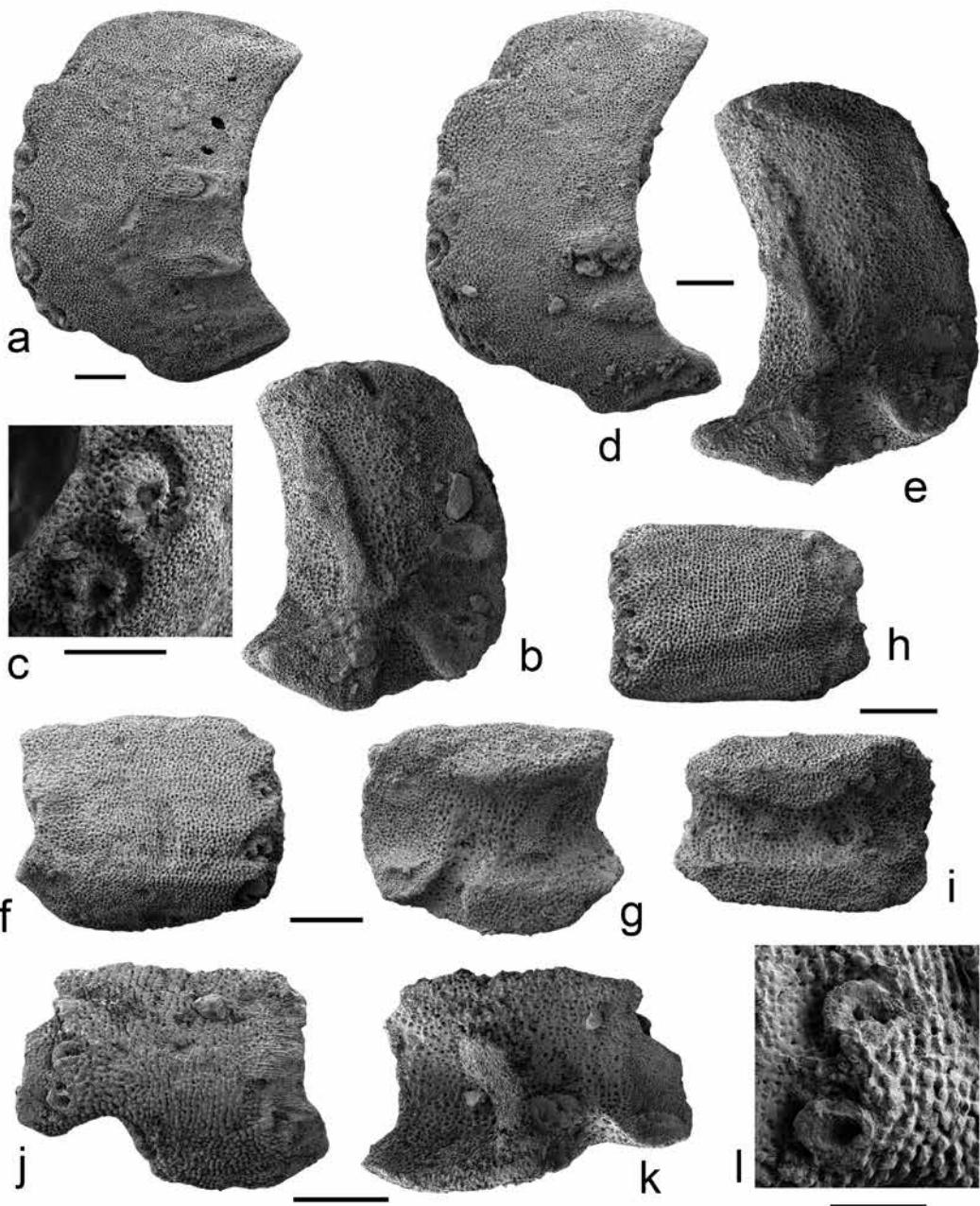


Fig. 2: Dissociated ophiuroid lateral arm plates (LAPs) from the Longwy Formation, Laeviuscula Zone, early Bajocian, Middle Jurassic of Longwy, France. *Ophiotitanos aschmannicor* sp. nov., a-c: BU 302 (holotype), proximal LAP in external (a) and internal (b) views and with detail of spine articulations (c); d-e: BU 305 (paratype), proximal LAP in external (d) and internal (e) views; f-g: BU 303 (paratype), median LAP in external (f) and internal (g) views; h-i: BU 304 (paratype), distal LAP in external (h) and internal (i) views. *Sinosura* sp. nov., j-l: BU 307, median LAP in external (j) and internal (k) views and with detail of spine articulation (l). Scale bars equal 250 µm in a-k, and 100 µm in l.

Remarks: The general plate outline, the outer surface ornamentation, the tentacle notch development and in particular the spine articulation morphology of the above described LAP concurrently suggest an ophioleucin affinity. The fossil record of the subfamily, recently summarised by Thuy et al. (2013), is sparse and patchy, with the exception of the extinct genus *Sinosura* which is known from both articulated skeletons and dissociated LAPs throughout the Jurassic.

The above described LAP adds to the yet poorly documented ophioleucin fossil record. It shares closest similarities with the LAPs of *Sinosura extensa* Kutscher & Villier, 2003 from the Toarcian of France. Differences pertain to details, in particular the slightly wider and less strongly bent ridge on the inner side of the here described LAP as well as its spine articulations oriented approximately perpendicular to the arm axis rather than distalwards tilted. The specimen in question most probably belongs to a yet undescribed species. With only a single LAP at hand, however, no formal description can be proposed.

Family unnamed (see O'Hara et al. 2014)

Genus *Enakomusium* nov.

Type species: *Ophioderma weymouthiense* Damon, 1880

Other species included: *Ophiomusium ferrugineum* Boehm, 1889; *Ophiolepis leckenbyi* Wright, 1880; *Ophiomusium geisingense* Kutscher, 1992; *Ophiomusium mammillatum* Hess, 1966; *Ophiura gagnebini* Thurmann, 1851.

Diagnosis: Ophiroid genus with robust overall skeletal plating; thick disc plates devoid of removable granules; leaf-like oral papillae; arms with small and mostly non-contiguous dorsal and ventral arm plates; lateral arm plates thick, robust, rounded rectangular; outer proximal edge commonly with spurs and paralleled by a conspicuous, deep furrow; spine articulations integrated into outer surface stereom, often slightly prominent, and composed of a round muscle opening proximally tightly encompassed by a small thin, commonly denticulate ridge, and distally separated from a slightly smaller nerve opening by a large, conspicuous vertical ridge; tentacle openings developed as deep, ventralwards pointing notches in proximal to median

arm segments, and as distalwards pointing within-plate perforations in median to distal arm segments.

Derivation of name: Name composed of a contraction of ἔνα ακόμη (éna akómī), Greek for “yet another”, and the genus name *Ophiomusium*, referring to the fact that the new genus is by far not the first attempt to meaningfully assess extinct *Ophiomusium*-like ophiuroids.

Remarks: Ophiuroids presenting a superficial similarity with extant *Ophiomusium* are among the most common articulated ophiuroid discoveries, both in Paleozoic and Mesozoic strata, and have accordingly been discussed in many studies, with controversies focusing mainly on the taxonomic affinities of these forms. In fact, in spite of the sometimes striking similarities with modern *Ophiomusium*, all fossil forms (with the notable exception of *Ophiomusium granulosum* (Roemer, 1840) from the Latest Cretaceous to earliest Paleogene) display characters, in particular higher numbers of between-plate tentacle openings, which preclude an assignment to this genus. Some authors commented on this but nevertheless assigned their species to *Ophiomusium* (e.g. Boehm 1889; Berry 1939; Hess 1960a; Kutscher 1992), stretching that the fossils forms defy the boundaries of the genus diagnosis.

Hattin (1967) introduced the new genus *Archaeophiomusium* to accommodate *Ophiomusium*-like forms from the Permian with better developed dorsal and ventral arm plates and between-plate tentacle openings developed on most arm segments. This genus, however, proved incompatible with the Jurassic and some of the Cretaceous *Ophiomusium*-like forms. To remedy to the unclear genus-level position of the Mesozoic species, Kutscher and Jagt (2000) proposed the new genus *Mesophiomusium*, characterised by an overall *Ophiomusium*-like morphology combined with a higher number of between-plate tentacle openings and longer arm spines. Regrettably, the type species of *Mesophiomusium*, *M. moenense* Kutscher & Jagt, 2000, described on the basis of dissociated LAPs, was an unfavourable choice since similarities in LAP morphology are much greater with extant *Ophiomastus* Lyman, 1878 than with the *Ophiomusium*-like Mesozoic forms to be accommodated (Thuy & Meyer 2012). As a result, the Mesozoic forms in question cannot be assigned to *Mesophiomusium*. In order to end their taxonomic odyssey

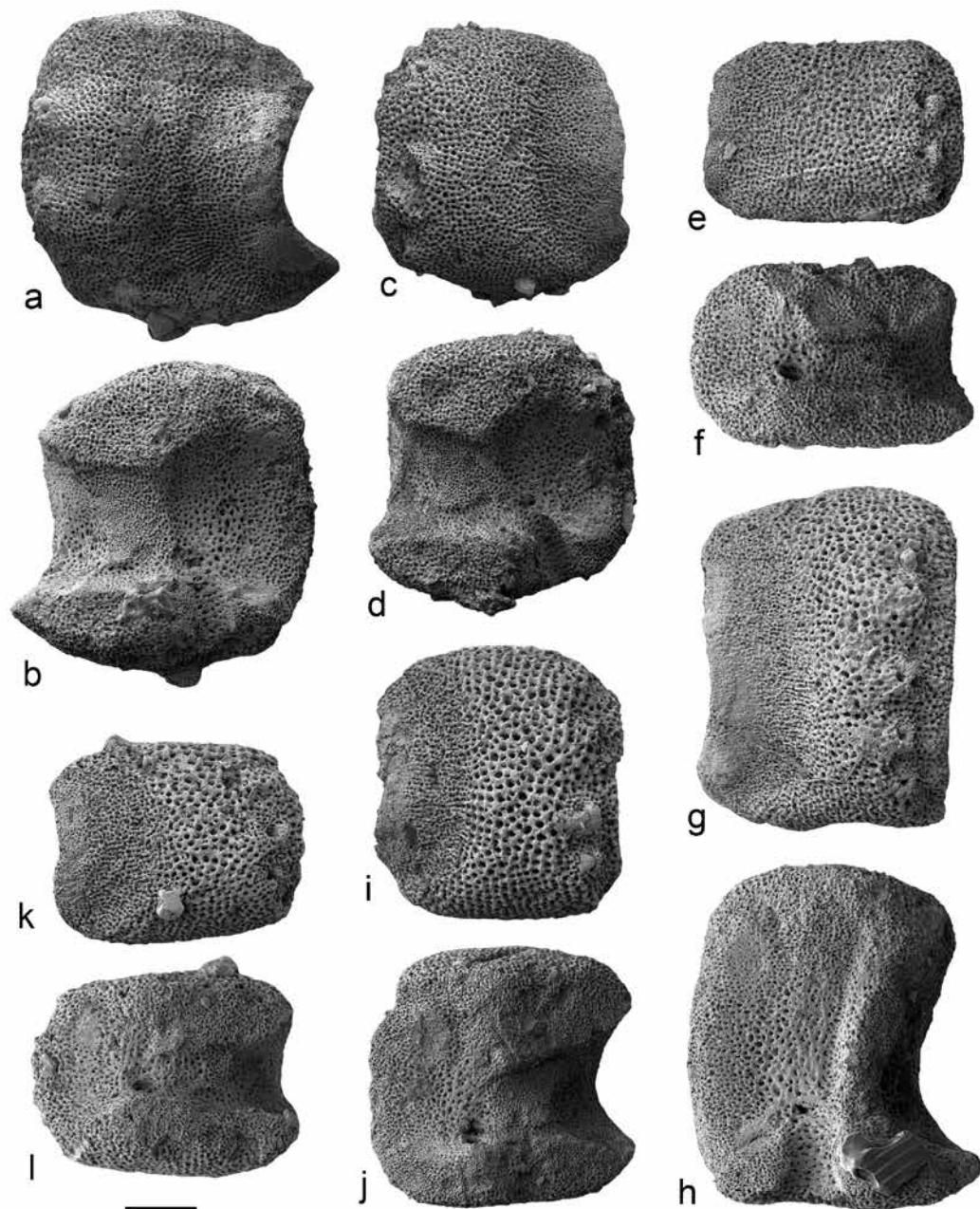


Fig. 3: Dissociated ophiuroid lateral arm plates (LAPs) from the Longwy Formation, Laeviscula Zone, early Bajocian, Middle Jurassic of Longwy, France. *Enakomusium leckenbyi* (Wright), a-b: BU 308, proximal LAP in external (a) and internal (b) views; c-d: BU 309, median LAP in external (c) and internal (d) views; e-f: BU 310, distal LAP in external (e) and internal (f) views. *Enakomusium ferrugineum* (Boehm), g-h: BU 312, proximal LAP in external (g) and internal (h) views; i-j: BU 313, median LAP in external (i) and internal (j) views; k-l: BU 314 distal LAP in external (k) and internal (l) views. Common scale bar equaling 250 µm for all specimens.

and finally clarify their genus-level placement, I here propose the new, carefully and unambiguously circumscribed genus *Enakomusium*.

The type species of the new genus is *Ophioderma weymouthiense* from the Callovian of Great Britain. This species very typically displays the combination of characters shared by the relevant Mesozoic *Ophiomusium*-like species. It is furthermore known from numerous well preserved, articulated skeletons among which Hess (1964) designated a neotype, and which expose external lateral arm plate characters essential for comparison with dissociated LAP-based records. Another type species candidate was *Ophiomusium ferrugineum* from the Bajocian/Bathonian of Germany and Switzerland. Although this species is known from numerous articulated skeletons, the availability and preservation state of the holotype, allegedly housed in the collection of the University of Freiburg (Boehm 1889), could not be verified in the course of the present study. I therefore prefer *O. weymouthiense* as type species of the new genus.

Enakomusium differs from its extant relatives *Ophiomusium* and *Ophiosphalma* in the higher number of between-plate tentacle openings (in contrast to within-plate tentacle perforations) per arm, the generally rounder outline of the LAPs, the deep furrow paralleling the proximal LAP edge, and the rounded leaf-like oral papillae. It includes most, but not all, of the Mesozoic *Ophiomusium*-like species (see above). Excluded are *Ophiomusium solodorensis* Hess, 1962 and *Ophiomusium murravii* (Forbes, 1843) which are more reminiscent of extant *Ophioplithus* Lyman, 1878. Furthermore excluded are *Mesophiomusium kianiae* Thuy, 2005, *Mesophiomusium scabrum* (Hess, 1962), *Mesophiomusium sinemurensis* (Kutscher & Hary, 1991) and probably *Ophiomusium ramsayi* (Wright, 1866) which all show striking differences in LAP morphology with *O. weymouthiense*, thus precluding assignment to the same genus. Finally, *Mesophiomusium decipiens* Jagt, 2000 displays a fundamentally different spine articulation morphology and most probably belongs to a different supra-generic group.

The general skeletal morphology and some of the most diagnostic LAP characters, in particular the spine articulation morphology, strongly suggest that *Enakomusium* is a close relative of extant *Ophiomusium* and *Ophiosphalma*. Indeed, there are striking similarities between the proximal LAPs of

Enakomusium and the proximalmost, freestanding (i.e. not incorporated into the disc) LAPs with between-plate tentacle openings of *Ophiosphalma*, endorsing a close relationship between the two. The higher number of between-plate tentacle openings in members of *Enakomusium* was previously assumed to reflect an ancestral state developing into modern *Ophiosphalma* and *Ophiomusium* via reduction of between-plate tentacle openings to the basalmost arm segments whilst retaining the overall skeletal morphology (e.g. Hess 1960a; Kutscher 1992). While the close relationship between the genera in question is supported here, assumptions on evolutionary trends seem premature in the absence of a comprehensive phylogenetic analysis.

Enakomusium leckenbyi (Wright, 1880)

Fig. 3a-f

*1880 *Ophiolepis leckenbyi* Wright, p. 160, pl. 19, figs. 3a-b.

1964 *Ophiomusium leckenbyi* Hess, p. 785.

Diagnosis for LAPs: Small to moderately large LAPs of rounded to rounded rectangular outline, with convex dorsal and ventral edges; up to four moderately well to poorly defined, non-protruding spurs on the outer proximal edge, the ventralmost one of which almost two times larger than the remaining ones; proximal edge paralleled by a large, deep, conspicuous furrow lined in its ventral portion by a faint horizontal striation; outer surface with finely meshed stereom; five to three small, prominent spine articulations; strong dorsalward increase in size of spine articulations and of gaps separating them.

Material: BU 308, BU 309, BU 310, BU 311 (25 dissociated LAPs)

Description: Small to moderately large dissociated LAPs, proximal ones slightly higher than wide, of rounded outline, with convex dorsal, ventral and distal edges; median and distal LAP progressively more elongate and rectangular in outline, with weakly convex dorsal and ventral edges; proximal edge concave; proximal edge with up to four weakly prominent, non-protruding, round to oval spurs, composed of densely meshed stereom, moderately well defined in proximal LAPs to poorly defined in distal ones; ventralmost spur almost two times larger than remaining

ones; proximal edge paralleled by a large, deep, conspicuous furrow. Outer surface with finely meshed stereom; trabecular intersections not particularly enlarged; faint horizontal striation lining the ventral portion of the furrow paralleling the proximal edge. Five (proximal LAPs) to three (distal LAPs) small, prominent spine articulations, evenly distributed over the entire height of the LAP, integrated into and tightly surrounded by the outer surface stereom; spine articulations at some distance from the distal edge of the LAP, separated from the latter by a gap as wide as the spine articulations; strong dorsalward increase in size of spine articulations and of gaps separating them; spine articulations composed of a large, round muscle opening proximally tightly bordered by a thin semi-circular, irregularly denticulate ridge, and distally separated from smaller nerve opening by a nearly vertical ridge larger than the semi-circular ridge.

Inner side of LAPs with large ventral and even larger dorsal contact surfaces with the opposite LAP; small, short, moderately well defined and weakly prominent ridge with wide ventral tip and pointed, proximalwards bent dorsal tip, located on elevated part between dorsal and ventral contact areas with opposite LAP. Up to four non-prominent, moderately well to poorly defined spurs composed of densely meshed stereom on the inner distal edges. Deep, well defined ventralwards (proximal LAPs) to slightly ventro-distalwards (median LAPs) pointing tentacle notch in median to proximal LAPs, and within-plate tentacle perforation in distal LAPs. Single small, irregular perforation dorsally bordering tentacle notch in proximal to median LAPs.

Remarks: The above-described LAPs share a number of diagnostic characters with the LAPs of *Enakomusium weymouthiense*, in particular the stout, rounded rectangular general aspect, the deep furrow paralleling the proximal edge, the between-plate tentacle openings limited to proximal LAPs, and the small, prominent spine articulations composed of a proximally tightly enclosed muscle opening distally separated from a smaller nerve opening by a large, short, vertical ridge. Assignment to *Enakomusium* thus seems warranted. Among the species transferred to this new genus, the Oxfordian *E. mammillatum* differs in displaying larger and more numerous spine articulations, the Toarcian *E. geisingense* and the

Oxfordian *E. gagnebini* have a more angular outline, smaller contact surfaces with the opposite LAP on the inner side and a coarser outer surface ornamentation, *E. weymouthiense* from the Callovian has the ventralmost spine articulations grouped ventrally and separated from the median and dorsal ones by larger gaps.

Similarities are greatest with the LAPs observed on the articulated specimen from the Bajocian of Great Britain, housed at the British Museum (specimen number E2656) and identified as *E. leckenbyi* by Hess (1964). Unfortunately, the specimen in question is not the holotype of the species. Thus, although it was found at the type locality of *E. leckenbyi*, it cannot be ruled out that the specimen in question, and at the same time the above described LAPs, in fact belong to a different species. Pending a re-assessment of the holotype of *E. leckenbyi*, however, it seems best to assign the here-described LAPs to this species.

The LAPs of specimens from the Swiss Bajocian housed at the Natural History Museum in Basel, Switzerland, and assigned to *E. ferrugineum* have a higher height/width ratio, a more angular outline, fewer spine articulations and a slightly coarser outer surface ornamentation. Yet again, the holotype, described from the German equivalent of the deposits that yielded the Swiss specimens, could not be assessed in the course of the present study. Therefore, it is important to stress that the here-proposed identifications are tentative as long as the respective type specimens have not been re-examined in detail.

Enakomusium ferrugineum (Boehm, 1889)

Fig. 3g-l

**Ophiomusium ferrugineum* Boehm, 1889, p. 280, pl. 5, figs. 1-2.

Diagnosis for LAPs: Moderately large LAPs of rounded rectangular outline, with convex to straight dorsal and straight ventral edge; up to three poorly defined, non-prominent and only weakly protruding spurs on the outer proximal edge of proximal LAPs; proximal edge paralleled by furrow lined in its ventral portion by a faint horizontal striation; outer surface with moderately finely meshed stereom; four to three small, prominent spine articulations; strong dorsalward increase in size of spine articulations; dorsalmost

spine articulation separated from dorsal edge of LAP by large gap.

Material: BU 312, BU 313, BU 314, BU 315 (121 dissociated LAPs)

Description: Moderately large dissociated LAPs, proximal ones almost 1.5 times higher than wide, distal ones 1.5 wider than high, all of rounded rectangular outline, with a convex (proximal to median LAPs) to straight (distal LAPs) dorsal edge and straight ventral and distal edges; proximal edge weakly concave, with up to three, non-prominent and only very weakly protruding, poorly defined (proximal LAPs) to almost indiscernible (median to distal LAPs) spurs composed of slightly more densely meshed stereom. Outer surface with moderately coarsely meshed stereom, with angular, pointed trabecular intersections; outer surface stereom mesh size slightly decreasing towards distal edge of LAP, and much more strongly decreasing towards furrow paralleling proximal edge; very faint horizontal striation in ventral portion of furrow paralleling proximal edge of proximal to median LAPs. Four (proximal LAPs) to three (distal LAPs) small, prominent spine articulations integrated into and tightly surrounded by outer surface stereom; spine articulations separated from distal edge by a gap as wide as the spine articulations; strong dorsalward increase in size of spine articulations, and weaker dorsalward increase in size of gaps separating them; large gap between dorsalmost spine articulation and dorsal edge of LAP; spine articulations composed of a small muscle opening ventro-proximally tightly encompassed by a coarsely rugose semi-circular ridge, and distally separated from a slightly smaller nerve opening by a short, vertical, rugose ridge; distal LAPs with conspicuously enlarged, lip-shaped ridge separating muscle and nerve openings.

Inner side of LAP with small (proximal LAPs) to moderately large (median and distal LAPs) contact surfaces with opposite LAP; large to medium-sized, sharply defined, strongly prominent ridge with tongue shaped, proximalwards bent dorsal tip in proximal to median LAPs, and small, poorly defined triangular ridge in distal ones. Deep, sharply defined, ventralwards pointing tentacle notch in proximal to median LAPs, with slightly horizontally stretched stereom; large, round tentacle perforations between distal and median thirds of median to distal LAPs.

Two to three very poorly defined, almost indiscernible, non-prominent spurs on inner distal edge, composed of slightly more densely meshed stereom. Single, small perforation dorsally bordering tentacle notch in proximal LAPs.

Remarks: The above described LAPs display the combination of characters typically found in *Enakomusium weymouthiense* and are therefore assigned to the same genus. On species level, *E. mammilatum* has larger and more numerous spine articulations, while *E. geisingense* and *E. gagnebini* display smaller contact surfaces with the opposite LAP on the inner side as well as more sharply defined, protruding spurs on the outer proximal edge, and *E. weymouthiense* has the ventralmost spine articulations grouped ventrally and separated from the median and dorsal ones by larger gaps.

Differences with the LAPs here assigned to *E. leckenbyi* are discussed above. It is important to stress that the here described LAPs are assigned to *E. ferrugineum* on the basis of similarities with the LAPs observed on articulated non-type specimens identified as *E. ferrugineum*.

Family Ophionereididae Ljungman, 1867

Genus *Ophiodoris* Koehler, 1904

Type species: *Ophiodoris malignus* Koehler, 1904, by original designation.

Ophiodoris reconciliator sp. nov.

Fig. 4a-i

Derivation of name: Name formed from reconciliare, Latin for “reconcile” or “restore”, referring to the fact that the LAP morphology of the present species endorses the reunion of the Ophiochitonidae and Ophionereididae into a single group, of which the species in question is the oldest known representative.

Types: BU 316 (holotype); BU 317, BU 318, BU 319 (paratypes)

Other material: BU 320 (26 dissociated LAPs)

Type locality: Roadcut at the southwestern end of the motorway bridge in Piedmont, Longwy, France ($49^{\circ} 32' 33.8274''$ N, $5^{\circ} 45' 56.3574$ E).

Type horizon: Marl beds in the lower part of the Longwy Formation, *Laeviuscula* Zone, early Bajocian, Middle Jurassic.

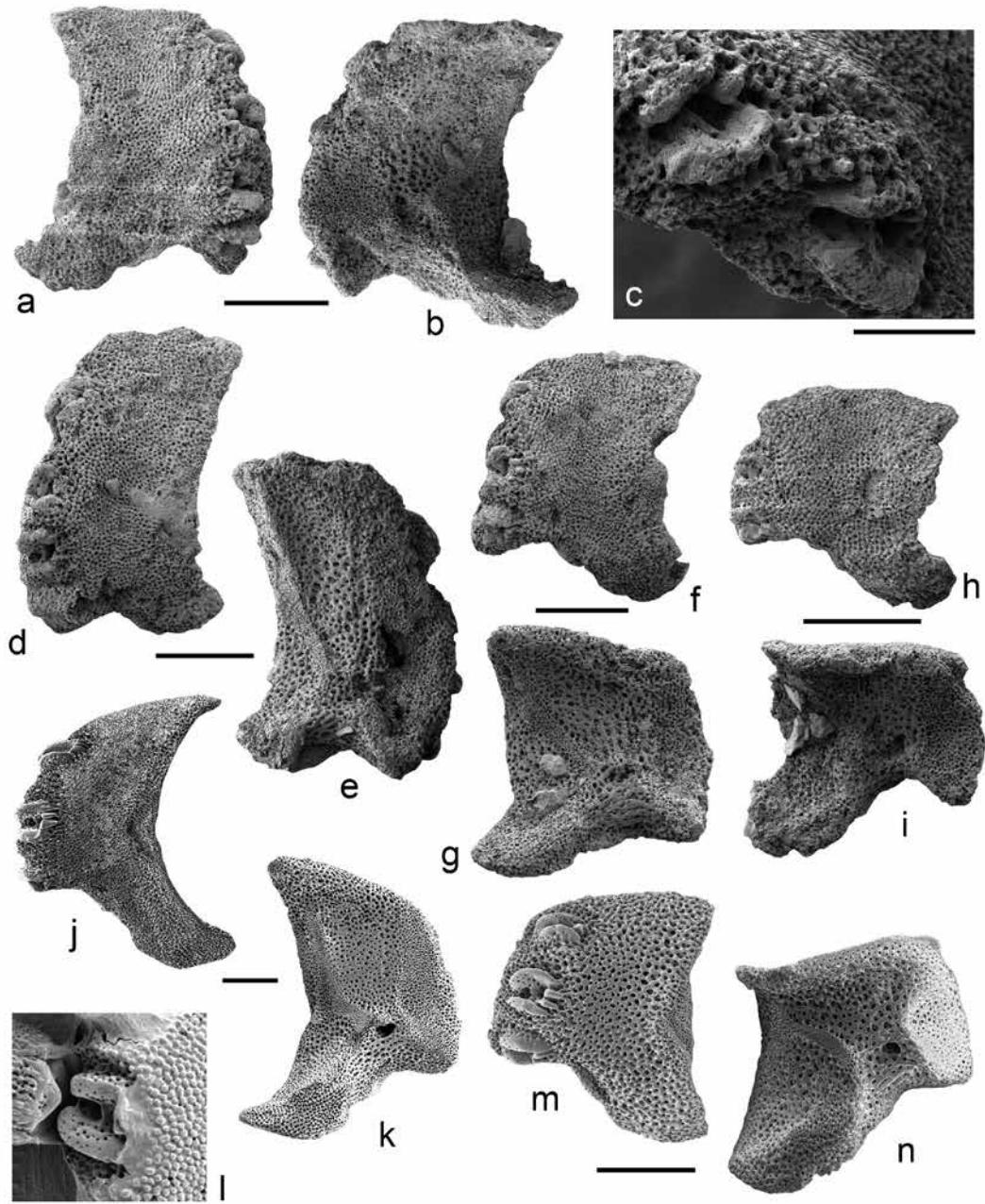


Fig. 4: Dissociated ophiuroid lateral arm plates (LAPs) from the Longwy Formation, Laeviscula Zone, early Bajocian, Middle Jurassic of Longwy, France, and LAPs from recent ophiuroids for comparison. *Ophiiodoris reconciliator* sp. nov., a-c: BU 316 (holotype), proximal LAP in external (a) and internal (b) views and with detail of spine articulations (c); d-e: BU 319 (paratype), proximal LAP in external (d) and internal (e) views; f-g: BU 317 (paratype), median LAP in external (f) and internal (g) views; h-i: BU 318 (paratype), distal LAP in external (h) and internal (i) views. *Ophioplax lamellosa* Matsumoto, recent, j-l: proximal LAP in external (j) and internal (k) views and with detail of spine articulation (l) (note that part of the spine articulation is covered in soft tissue). *Ophiiodoris malignus* Koehler, recent, m-n: proximal LAP in external (m) and internal (n) views. Scale bars equal 250 µm in a-b and d-n, and 100 µm in c.

Diagnosis: Species of *Ophiodoris* with small LAPs with finely meshed outer surface stereom, with trabecular intersections transformed into small, inconspicuous tubercles; up to four large spine articulations integrated into and tightly surrounded by outer surface stereom.

Description of holotype: BU 316 is a small dissociated, proximal LAP, almost 1.5 times higher than wide, strongly arcuate; dorsal edge very weakly concave as a result of a slight constriction of the outer surface, with pointed dorso-proximal tip; distal edge strongly convex; proximal edge concave, with a large central, poorly defined, weakly prominent protrusion composed of slightly more finely meshed stereom; ventral quarter of LAP strongly ventro-proximalwards protruding; ventro-distal tip of LAP pointed and ventralwards protruding. Outer surface of LAP with finely meshed stereom, with trabecular intersections slightly enlarged into closely spaced, slightly vertically elongate tubercles, decreasing in size and tightness towards proximal edge of LAP. Four large, nearly equal-sized spine articulations integrated into and tightly surrounded by outer surface stereom of slightly bulging distal portion of LAP; spine articulation separated from distal edge by very narrow band of stereom; size of gaps separating spine articulations strongly increasing dorsally; spine articulations composed of a large, horizontal to slightly bent dorsal lobe, paralleled by a slightly smaller, horizontal ventral lobe, both composed of densely meshed stereom and proximally separated by two wedge-shaped, proximalwards tapering spurs; large muscle opening and smaller nerve opening completely encompassed by dorsal and ventral lobes and separated by low, thin, straight ridge.

Inner side of LAP with conspicuous, sharply defined, prominent ridge composed of three parts connected by angular and slightly enlarged kinks; dorsal part of ridge nearly vertical, with rounded tip not reaching dorsal edge of LAP; middle part of ridge strongly oblique, narrower than dorsal part; ventral part of ridge short, oblique, ventro-proximalwards pointing, not merged with ventral portion of LAP. Tentacle notch very large and deep, encompassed by a thickened ventral edge of the LAP with slightly horizontally stretched stereom, and proximally paralleled by a slightly protruding, narrow ridge also visible in external view. Two moderately large, irregular, tightly

grouped perforations distally bordering kink between middle and ventral parts of the ridge on the inner side of the LAP; very shallow, almost indiscernible vertical furrow dorsalwards extending from perforations.

Paratype supplements and variation: BU 317 is a small, dissociated median LAP, nearly as high as wide, well in agreement with holotype morphology; dorsal edge very weakly convex, oblique, no constriction. Three spine articulations similar in shape and position to those of holotype, with dorsal gap larger than ventral one.

Inner side as in holotype but with dorsal part of ridge almost reaching dorsal edge of LAP; moderately well defined, prominent, round knob on ventral portion of LAP in continuity of ventro-proximalwards pointing ventral part of ridge. Single, large, irregular perforation distally bordering kink between dorsal and middle parts of ridge; no furrow discernible.

BU 318 is a small, dissociated distal LAP, slightly wider than high; dorsal edge convex; no constriction; central projection on proximal edge larger and more strongly protruding than in holotype. Three spine articulations similar in morphology and position to those of holotype; dorsal gap larger than ventral one.

Inner side with ridge composed of two parts, a central, strongly oblique one with an enlarged dorsal tip, and short ventral, ventro-proximalwards pointing one, connected with the median part by an angular kink. Single, large, irregular perforation; no furrow discernible.

BU 319 is a small, dissociated proximal LAP, originally more than 1.5 times higher than wide; ventro-proximal tip fragmented; well in agreement with holotype.

Parts of inner side morphology better developed than in holotype; dorsal part of ridge longer, dorsally pointed, almost reaching dorsal edge of LAP; single, irregular, poorly defined perforation distally bordering kink between middle and ventral parts of the ridge, with weakly defined, shallow vertical furrow dorsalwards extending from perforation.

Remarks: The spine articulation morphology of the above described LAPs is highly distinctive and exclusively occurs in the Ophionereididae and in some members of the Ophiochitonidae (Thuy et

al. 2013). While the LAPs of the type taxa of the two families, *Ophionereis* and *Ophiochiton*, can be easily told apart (Thuy & Stöhr 2011; Stöhr 2011), the LAPs of the ophionereidid *Ophiodoris* Koehler, 1904 and the ophiochitonid *Ophioplax* Lyman, 1875, turned out to be almost indistinguishable (Fig. 4j-n). They share striking similarities in several highly diagnostic LAP characters, including the general outline of the LAPs, spine articulation morphology and the shape of the ridge on the inner side. In line with the observations by Thuy and Stöhr (2011), these strong similarities in LAP morphology suggest a close relationship between the Ophionereididae and Ophiochitonidae. Indeed, it is only relatively recently that both groups have been considered separate families (Smith et al. 1995). The seemingly clear-cut differences in LAP morphology between *Ophionereis* and *Ophiochiton* can be easily explained by transitional states found in the LAPs of *Ophiodoris* and *Ophioplax*.

While there is no doubt that the above described LAPs belong to the Ophionereididae-Ophiochitonidae group, assignment to either family proves more difficult owing to the fact that they share greatest similarities with the LAPs of extant *Ophiodoris* and *Ophioplax*. The arguments put forward by Thuy et al. (2013) in assigning fossil material to *Ophiodoris* rather than an ophiochitonid must be re-considered under the light of the new observations on LAP morphology of *Ophioplax*. In fact, while *Ophiodoris francojurassicus* (Hess, 1975b) from the Oxfordian of France and *Ophiodoris holterhoffi* Thuy, Gale, Stöhr & Wiese, 2013 from the Aptian of Texas seem, indeed, best placed in the ophionereid *Ophiodoris*, the dissociated LAPs from the Aptian of Spain described as *Ophiodoris?* sp. nov. by Thuy et al. (2013) are more reminiscent of the ophiochitonid *Ophioplax* on account of the strongly pointed dorso-proximal tip of the LAPs. In this respect, affinities of the here described LAPs are greatest with *Ophiodoris*, although it must be explicitly stressed that they also share strong similarities with the LAPs of *Ophioplax*.

The LAPs at hand can be easily told apart from those of *Ophiodoris holterhoffi* on the basis of the much coarser outer surface tuberculation of the latter. *Ophiodoris francojurassicus* differs in

having slightly more coarsely meshed stereom in the distal half of the outer surface, and spine articulations encompassed by deeper notches of the distal LAP portion. Although differences to *O. francojurassicus* pertain to details in LAP morphology only, the here described specimens seem best accommodated in a new species. It represents the oldest member of the Ophionereididae-Ophiochitonidae group.

Discussion

The present study ranks among the recent systematic surveys of ophiuroid palaeobiodiversity based on the re-assessment of LAP morphology by Thuy and Stöhr (2011) (Thuy & Kroh 2011; Thuy et al. 2012; Thuy 2013; Thuy et al. 2013). Together with the study by Numberger-Thuy and Thuy presented in this volume, it is the first assessment of an ophiuroid assemblage entirely based on dissociated LAPs for the Bajocian, and one of the first for the Middle Jurassic, along with Hess' (1963) and Kutscher's (1996) (the Aalenian lot of the assemblages) studies.

LAP-based surveys have been repeatedly shown to produce a much more complete picture of ophiuroid palaeobiodiversity than the assessment of the exceptional finds of articulated skeletons (e.g. Jagt 2000; Thuy 2005). Indeed, although the occurrences of articulated skeletons from the Bajocian/Bathonian of the Burgundy Platform carbonates are among the richest and best known (Boehm 1889; Hess 1972; Hess & Holenweg 1985; Thuy & Meyer 2012), the assemblage studied herein added four new species, one previously described by Thuy (2013), two formally introduced herein and a fourth described here as new but left unnamed. On a higher taxonomic level, the present survey contributes to closing the stratigraphic gap in the fossil record of the Ophiidermatidae between the Triassic, Lower Jurassic and Aalenian representatives and the Late Jurassic and Cretaceous forms (Kristan-Tollmann et al. 1979; Kutscher 1988, 1996; Thuy 2005; Hess 1965; Jagt 2000 and references therein). Most significantly, it produced the oldest representative of the Ophionereididae and re-affirmed the close relationship with the Ophiochitonidae.

The interpretation of the here described ophiuroid material as shallow-water peri-reefal assemblage allows for a comparison with modern equivalents. The mud bottoms and detrital sands around shallow-water coral reefs in modern oceans are dominated by members of the Ophiocomidae, Ophiolepididae, Ophiidermatidae, Ophiotrichidae, Ophiactidae, Amphuriidae and Ophionereididae (e.g. Hendler et al. 1995; Hotchkiss 1982; Stöhr et al. 2008). Ophiacanthidae and the yet unnamed family including *Ophiomusium*, which are a major component of the here described assemblage, generally lack from modern shallow-water peri-reefal settings and are instead a dominant component of modern deep-sea assemblages (Thuy et al. 2012; Thuy & Meyer 2012). The Ophiocomidae, Ophiotrichidae, Ophiactidae and Amphuriidae completely lack from the Bajocian assemblage, which is not surprising given their supposed post-Jurassic origin (Thuy & Kroh 2011).

The only family-level taxa shared by the Bajocian assemblage and modern counterparts are the Ophiidermatidae and Ophionereididae. A comparison at a lower taxonomic level, however, reveals fundamental differences in composition. The ophionereid of the Bajocian assemblage is a species of extant *Ophiodoris*, whose modern representatives are predominantly found in deep-sea settings, in contrast to its typically shallow relatives (Koehler 1904; Thuy et al. 2013). The Bajocian ophiidermatid belongs to an extinct genus whose relationships with extant ophiidermatids are yet to be explored.

Thus, the only potential modern element in the Bajocian is the ophiidermatid. All other occurrences have no counterparts in modern equivalent ophiuroid assemblages as the closest extant relatives live in deep-sea rather than shallow peri-reefal settings. The present analysis provides another case of a non-analogue Mesozoic shallow-water assemblage, and thus adds to the growing evidence that shallow-water ophiuroid communities have undergone fundamental changes in taxonomic composition since the Mesozoic (Thuy et al. 2013; Thuy et al. 2013). It furthermore reinforces the observation that the bathymetric distribution boundaries of many extant ophiuroid taxa, both on family and genus level, substantially shifted in the course of the Mesozoic (Thuy 2013).

Acknowledgments

The present study would not have been possible without the generous help of Dominique Delsate (Aubange, B) who was the first to point out the micropalaeontological potential of the Longwy marl beds and who introduced me to the section in the first place. At a later stage, Andy Gale (Portsmouth, GB) provided further assistance in field work and sampling. I am indebted to Sabine Stöhr (Stockholm, S) for providing comparative images of *Ophioplax*, to Marc Eléaume (Paris, F) for the loan of comparative specimens of *Ophiodoris*, to Jean-Michel Guinet (Luxembourg, L) for granting access to the Scanning Electron Microscope facilities of the Natural History Museum in Luxembourg, to Roby Weis (Luxembourg, L) for inciting submission of the present contribution to *Ferrantia*, and to the reviewer Christian Meyer (Basel, CH) whose comments greatly improved an earlier version of the manuscript.

References

- Ausich, W.I. 2001. - Echinoderm taphonomy, in M. Jangoux & J.M. Lawrence (Eds.), Echinoderm studies 6 (pp. 171–227). Rotterdam: Balkema.
- Berry, C.T. 1939. - *Ophiomusium calathospongum* from the Mississippian of Pennsylvania. Notulae naturae of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 24: 1-4.
- Boehm, G. 1889. - Ein Beitrag zur Kenntnis fossiler Ophiuren. Bericht der naturforschenden Gesellschaft Freiburg. Breslau 4: 232-287.
- Boulvain, F., Belanger, I., Delsate, D., Ghysel, P., Godefroit, P., Laloux, M., Monteyne, R., Roche, M. 2001. - Triassic and jurassic lithostratigraphic unites (Belgian Lorraine). Geologica Belgica 4(1-2): 113-119.
- Brigaud, B., Durlet, C., Deconinck, J.-F., Vincent, B., Puceat, E., Thierry, J. & Trouiller, A. 2009. - Facies and climate/environmental changes recorded on a carbonate ramp: A sedimentological and geochemical approach on Middle Jurassic carbonates (Paris Basin, France). Sedimentary Geology 222: 181-206.

- Brigaud, B., Vincent, B., Carpentier, C., Robin, C., Guillocheau, F., Yven, B. & Huret, E. 2013. - Growth and demise of the Jurassic carbonate platform in the intracratonic Paris Basin (France): Interplay of climate change, eustasy and tectonics. *Marine and Petroleum Geology*, doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2013.09.008>.
- Damon, R. 1880. - Supplement to the Geology of Weymouth and the Isle of Portland. 2nd edition. London.
- Delsate, D. 1993. - Elasmobranches du Bajocien inférieur de Longwy (Meurthe et Moselle): Cossmanniana, Hors série 2: 56-58.
- Forbes, E. 1843. - On the fossil remains of starfishes and of the order Ophiuridae, found in Britain. *Proceedings of the geological Society of London* 4: 232-234.
- Hattin, D.E. 1967. - Permian ophiuroids from Northern Oklahoma. *Journal of Paleontology* 41(2): 489-492.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D.L. & Kier, P.M. 1995. - Sea Stars, Sea Urchins and Allies. Smithsonian Institution Press, Washington & London, 1-390.
- Hess, H. 1960a. - Ophiurenreste aus dem Malm des Schweizer Juras und des Départements Haut-Rhin. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 53(1): 385-421.
- Hess, H. 1960b. - Über zwei Ophiuren (*Ophiocoma rasmussenii* n.sp. und *Ophiotitanos tenuis* Spencer) aus der englischen Kreide. *Eclogae geologicae Helvetiae* 53(2): 747-757.
- Hess, H. 1962. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren II: Die Ophiuren aus dem Lias (Pliensbachien-Toarcien) von Seewen (Kt. Solothurn). *Eclogae geologicae Helvetiae* 55: 609-656.
- Hess, H. 1963. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren III: Die Ophiuren aus dem Callovien-Ton von Liesberg (Berner Jura). *Eclogae geologicae Helvetiae* 56: 1141-1164.
- Hess, H. 1964. - Die Ophiuren des englischen Jura. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 57: 756-801.
- Hess, H. 1965a. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren IV: Die Ophiuren aus dem Renggeri-Ton (Unter-Oxford) von Chapois (Jura) und Longecombe (Ain). *Eclogae geologicae Helvetiae* 58: 1059-1082.
- Hess, H. 1965b. - Trias-Ophiurien aus Deutschland, England, Italien und Spanien. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 5: 151-177.
- Hess, H. 1966. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren V: Die Ophiuren aus dem Argovien (unteres Ober-Oxford) vom Guldental (Kt. Solothurn) und von Savigna (Dépt. Jura). *Eclogae geologicae Helvetiae* 59: 1025-1063.
- Hess, H. 1972. - Eine Echinodermenfauna aus dem mittleren Dogger des Aargauer Juras. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 92: 1-87.
- Hess, H. 1975a. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren VI: Die Ophiuren aus den Günsberg-Schichten (oberes Oxford) vom Guldental (Kt. Solothurn). *Eclogae geologicae Helvetiae* 68: 591-601.
- Hess, H. 1975b. - Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren VII: Die Ophiuren aus den Humeralis-Schichten (Ober-Oxford) von Raedersdorf (Ht-Rhin). *Eclogae geologicae Helvetiae* 68: 603-612.
- Hess, H. & Holenweg, H. 1985. - Die Begleitfauna auf den Seelilienbänken im mittleren Dogger des Schweizer Juras. *Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland* 33: 141-177.
- Hess, H. & Meyer, C.A. 2008. - A new ophiuroid (*Geocoma schoentalensis* sp. nov.) from the Middle Jurassic of north-western Switzerland and remarks on the family Aplocomidae Hess, 1965. *Swiss Journal of Geosciences* 101: 29-40.
- Hotchkiss, F.H. 1982. - Ophiuroidea (Echinodermata) from Carrie Bow Cay, Belize. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 12: 387-412.
- Jagt, J.W.M. 2000. - Late Cretaceous-Early Palaeogene echinoderms and the K/T boundary in the southeast Netherlands and northeast Belgium, Part 3: Ophiuroids, with a chapter on: Early Maastrichtian ophiuroids from Rügen (northeast Germany) and Møn (Denmark) by Manfred Kutscher & John W.M. Jagt. *Scripta Geologica* 121: 1-179.

- Kristan-Tollmann, E., Tollmann, A. & Hamedani, A. 1979. - Beiträge zur Kenntnis der Trias von Persien. Mitteilungen der österreichischen geologischen Gesellschaft 70: 119-190.
- Koehler, R. 1904. - Ophiures de l'expédition du Siboga. Part 1. Ophiures de mer profonde. Siboga Expeditie 45a.
- Kutscher, M. 1988. - Zur Invertebratenfauna und Stratigraphie des oberen Pliensbachien von Grimmen (DDR), Echinodermata. Freiberger Forschungshefte C419: 62-70.
- Kutscher, M. 1992. - *Ophiomusium geisingense* n. sp. - eine neue Ophiurenart aus dem Lias Epsilon (Unteres Toarcium) von Bachhausen/Bayern. Archaeopteryx 10: 25-30.
- Kutscher, M. 1996. - Echinodermata aus dem Ober-Toarcium und Aalenium Deutschlands II. Ophiuroidea. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B 242: 1-33.
- Kutscher, M. & Hary, A. 1991. - Echinodermen im Unteren Lias (Bucklandi- und Semicostatum-Zone) zwischen Ellange und Elvange (SE-Luxemburg). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 182: 37-72.
- Kutscher, M. & Jagt, J.W.M. 2000. - Early Maastrichtian ophiuroids from Rügen (northeast Germany) and Mon (Denmark), in Jagt, J.M.W., Late Cretaceous-Early Paleocene echinoderms and the K/T boundary in the southeast Netherlands and the northeast Belgium. part 3: Ophiuroids. Scripta Geologica 21: 45-107.
- Kutscher, M. & Villier, L. 2003. - Ophiuroid remains from the Toarcian of Sainte-Verge (Deux-Sèvres, France): paleobiological perspectives. Geobios 36: 179-194.
- Lathuilière, B. 2000. - Les coraux constructeurs du Bajocien inférieur de France. Geobios 33: 51-72, 153-181 (2 parts).
- Lyman, T. 1862. - Descriptions of new Ophiuridae. Proceedings of the Boston Society of natural History 8: 75-86.
- Lyman, T. 1875. - Zoological Results of the Hassler Expedition. 2. Ophiuridae and Astrophytidae. Illustrated catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College 8(2): 1-34, 5 pl.
- Lyman, T. 1878. - Ophiuridae and Astrophytidae of the "Challenger" expedition. Part I. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, Massachusetts 5(7): 65-168, 10 pl.
- Martynov, A. 2010. - Reassessment of the classification of the Ophiuroidea (Echinodermata), based on morphological characters. I. General character evaluation and delineation of the families Ophiomyxidae and Ophiacanthidae. Zootaxa 2697: 1-154.
- Müller, J. & Troschel, F.H. 1840. - Über die Ophiuren. Archiv für Naturgeschichte 6(1): 326-330.
- Numberger-Thuy, L.D. & Thuy, B. this volume. - An unusual echinoderm assemblage from the earliest Bajocian (Middle Jurassic) of Luxembourg, with special emphasis of the ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea). Ferrantia.
- O'Hara, T.D., Hugall, A.F., Thuy, B. & Moussalli, A. 2014. - Phylogenomic Resolution of the Class Ophiuroidea Unlocks a Global Microfossil Record. Current Biology 24: 1-6.
- Roemer, F.A. 1840. - Die Versteinerungen des Norddeutschen Kreidegebirges 2: 49-145.
- Smith, A. B., Paterson, G. L. J. & Lafay, B. 1995. - Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. Zoological Journal of the Linnean Society 114: 213-243.
- Spencer, W.K. 1907: A Monograph of the British Fossil Echinodermata from the Cretaceous formations. Volume second: The Asteroidea and Ophiuroidea. Paleontographical Society Monographs 2(4): 91-132.
- Stöhr, S. (2011). - New records and new species of Ophiuroidea (Echinodermata) from Lifou, Loyalty Islands, New Caledonia. Zootaxa 3089: 1-50.
- Stöhr, S., Conand, C. & Boissin, E. 2008. - Brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from La Réunion and the systematic position of *Ophiocanops* Koehler, 1922. Zoological Journal of the Linnean Society 153: 545-560.
- Stöhr, S. & O'Hara, T.D. 2013. - World Ophiuroidea database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/ophiuroida> on 2013-12-16.

- Stöhr, S., O'Hara, T.D. & Thuy, B. 2012. - Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). PLoS One 7(3): e31940. doi:10.1371/journal.pone.0031940
- Thurmann, J. 1851. - Abraham Gagnebin de la ferrière. Fragment pour servir à l'histoire scientifique du Jura bernois et neuchâtelois pendant le siècle dernier. Archives de la Société Jurassienne d'Emulation.
- Thuy, B. 2005. - Les Ophiures de l'Hettangien inférieur de Vance (B), Bereldange/Bridel et Bourglinster (L). Memoirs of the Geological Survey of Belgium 51: 33-57.
- Thuy, B. 2011. - Exceptionally well-preserved brittle stars from the Pliensbachian (Early Jurassic) of the French Ardennes. Palaeontology 54: 215-233.
- Thuy, B. 2013. - Temporary expansion to shelf depths rather than an onshore-offshore trend: the shallow-water rise and demise of the modern deep-sea brittle star family Ophiacanthidae (Echinodermata: Ophiuroidea). European Journal of Taxonomy 48: 1-242.
- Thuy, B. & Kroh, A. 2011. - Barremian ophiuroids from the Serre de Bleyton (Drôme, SE France). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A 113: 777-807.
- Thuy, B. & Meyer, C.A. 2012. - The pitfalls of extrapolating present-day depth ranges to fossil communities: new insights from brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Middle Jurassic of Switzerland. Swiss Journal of Palaeontology 132: 5-21.
- Thuy, B., Stöhr, S. 2011. - Lateral arm plate morphology in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): new perspectives for ophiuroid micropalaeontology and classification. Zootaxa 3013: 1-47.
- Thuy, B., Gale, A.S., Kroh, A., Kucera, M., Numberger-Thuy, L.D., Reich, M. & Stöhr, S. 2012. - Ancient origin of the modern deep-sea fauna. PLoS One 7(10): e46913.
- Thuy, B., Gale, A.S., Stöhr, S. & Wiese, F. 2013. - Shallow-water brittle star (Echinodermata: Ophiuroidea) assemblages from the Aptian (Early Cretaceous) of the North Atlantic: first insights into bathymetric distribution patterns. Göttingen Contributions to Geosciences 77: 163-182.
- Valette, A. 1929. - Note sur quelques stellerides jurassiques du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 16: 1-62.
- Wright, T. 1866. - A monograph on the British fossil Echinodermata from the Oolitic formations. 2/2 On the Ophiuroidea. Monograph of the Paleontographical Society 1866:131-154.
- Wright, T. 1880. - Monograph of the British fossil Echinodermata from the oolithic formations. Volume 2 - The Asteroidea and Ophiuroidea. Part 3. Monograph of the Palaeontographical Society 1880: 155-203.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Please check our internet site <http://www.mnhn.lu> for the latest version of these instructions!

Scope

FERRANTIA is a series of monographic works (20-250 pages in final layout) dealing with life and earth sciences, preferably related in some way or other to the Grand-Duchy of Luxembourg.

It publishes original results of botanical, zoological, ecological, geological, mineralogical, paleontological, geophysical and astrophysical research and related fields.

A complete issue of FERRANTIA may be devoted to several papers on a single topic as the responsibility of an invited editor.

Copyright

The submission of a manuscript to FERRANTIA implies that the paper must not have been accepted for publication or be under consideration elsewhere.

Copyright of a published paper, including illustrations, becomes the property of the publisher. Requests to reproduce material from FERRANTIA should be addressed to the editor.

Reviewing

Articles submitted for publication are reviewed by the editorial board and by one or two referees. The final decision on acceptance or rejection of the manuscript is taken by the editorial board. Manuscripts not prepared according to the following instructions to authors will be returned for correction prior to review.

Nomenclature

Papers with a systematic content should strictly follow the International Codes of Nomenclature.

Specimens

We recommend that the authors should deposit at least a part of the type material in the MNHN collections.

Publication dates

FERRANTIA pays special attention to publication dates, which are always specified to the day of publication.

Manuscripts

Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly to the instructions to authors, and should be sent to the Editor:

FERRANTIA

*Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg
25, rue Munster
L-2160 Luxembourg*

Format

Manuscripts must be submitted as paper copy in triplicate in A4 format, preferably double-spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered.

If possible, an electronic version of the text may also be sent as unformatted Word document (PC or MAC) (font Times New Roman, 10 pt). Tables (Word, Excel) and figures (300 dpi in the page size of the journal) may also be sent electronically.

Structure

Papers are to be written in simple, correct and concise French, German or English. They should be organized as follows:

- a brief title (should not include the name of new taxa);
- a suggested running head (no more than 50 characters);
- name(s) and first name(s) of author(s), followed by their full address(es) and, if possible, e-mail or fax number;
- abstracts in English, French and German, each 200-800 words long; new taxa names should be included in the abstract; the abstract should be precise and descriptive, in order to be reproduced as such in data bases; avoid vague sentences such as "three new species are described" or "species are compared to species already known"; include precise differential characters;
- text of the article, in the following order: Introduction, Abbreviations used, Material and methods, Results and/or Observations, Discussion, Acknowledgements, References. The arrangement of the parts "Results/Observations" and "Discussion" may be modulated according to the length and subject of the article; very long papers may include a table of contents;
- for systematic descriptions, each description should follow the order: name of taxon with author and date, synonymy, type material, etymology, material examined, distribution, diagnosis and/or description, remarks.
- description of geological features should include type level, type horizon, type locality. This order may be adapted according to the concerned groups: consult a recent issue of FERRANTIA;
- taxon names must be stated with author (and publication date, separated by a comma, where appropriate) at least once at the first mention. At subsequent mentions

of the same taxon, or other taxa of the same genus, the genus name may be abbreviated (*Rosa canina* L. to *R. canina*).

- use n. sp., n. gen., n. fam., etc. for new taxa;
- use italicized words only for taxa of generic and sub-generic ranks;
- use lowercase characters for authority names
- references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. a, d), (Fig. 2a-d), (Figs 3; 6), (Figs 3-5; Tab. 2); (Tab. 1); for German texts use Abb. instead of Fig.
- footnotes should not be used.

Tables and figures

Copies of all figures and tables should be included with the manuscript. They can be either included in the text at the correct locations with their legends or referenced in the text and included as annexes.

For printing all figures must be provided as separate image files in a convenient format and resolution (TIF or JPEG for photographs, GIF, PNG or TIF for graphs and figures).

The editorial board will pay special attention to the quality and relevance of illustrations. Colored illustrations are accepted where appropriate and necessary.

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast Photographs are required,

Illustrations can be grouped into composite plates the elements of which are identified by letters (a, b, c...). Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange figures to fit in one (70 x 200 mm) or two columns (144 x 200 mm) or one half page (144 x 100 mm). Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure. They will be inserted by the printer. A scale bar is required for each figure, when appropriate. No diagram or table is to exceed one page; longer tables should be divided.

References

In main text, references to authors, in lower case, should be presented without comma before year, as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), Smith et al. (2003), (Smith 2001; Jones 2002), (Smith & Jones 2003, 2005), (Smith, Jones & Johnson 2003), (Smith et al. 2003), Smith (2001: 1; 2003: 5), Smith (2001: fig. 2).

References should be presented as follows, in alphabetical order. Do not abbreviate journal names:

Høeg J. T. & Lützen J. 1985. - Comparative morphology and phylogeny of the family Thompsoniidae (Cirripedia: Rhizocephala: Akentrogonida) with description of three new genera and seven new species. *Zoologica Scripta* 22: 363-386.

Marshall C. R. 1987. - Lungfish: phylogeny and parsimony, in Bernis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), *The Biology and Evolution of Lungfishes*, *Journal of Morphology* 1: 151-152.

Röckel D., Korn W. & Kohn A. J. 1995. - Manual of the Living Conidae. Volume 1: Indo-Pacific Region. Christa Hemmen, Wiesbaden, 517 p.

Schwaner T. D. 1985. - Population structure of black tiger snakes, *Notechis ater niger*, on off-shore islands of South Australia: 35-46, in Grigg G., Shine R. & Ehmann H. (eds), *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Surrey Beatty and Sons, Sydney.

Gerecke R., Stoch F., Meisch C. & Schrankel I. 2005. - Die Fauna der Quellen und des hyporheischen Interstitials in Luxemburg unter besonderer Berücksichtigung der Milben (Acaria), Muschelkrebse (Ostracoda) und Ruderfusskrebse (Copepoda). *Ferrantia* 41, Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg, 140 p.

Proofs and reprints

Proofs will be sent to the author (or the first author) for correction and must be returned within two weeks by priority air mail. Authors will receive twenty-five reprints free of charge; further reprints can be ordered at a charge indicated on a form supplied with the proofs.

Page layout of final publication

paper size	170 x 240 mm
page size	144 x 200 mm
number of columns	2
column width	70 mm
space between columns	4 mm
top margin	22 mm
bottom margin	18 mm
inside margin	15 mm
outside margin	11 mm

Fonts

Body text: Palatino linotype (serif), 9pt

Titles, legends, headers, footers: Trebuchet (sans-serif)

Les volumes de la série FERRANTIA paraissent à intervalles non réguliers. Ils peuvent être consultés en ligne à l'adresse suivante:

<http://www.mnhn.lu/ferrantia/>

Adresse de courriel pour les commandes:

diffusion@mnhn.lu

LISTE DES NUMÉROS PARUS À CETTE DATE

Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle (1981-1999)

- I Atlas provisoire des Insectes du Grand-Duché de Luxembourg. Lepidoptera. 1^{ère} partie (Rhopalocera, Hesperiidae). Marc Meyer et Alphonse Pelles, 1981.
- II Nouvelles études paléontologiques et biostratigraphiques sur les Ammonites du Grand-Duché de Luxembourg, de la Province du Luxembourg et de la région Lorraine attenante. Pierre L. Maubeuge, 1984.
- III Revision of the recent Western Europe species of genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part 1: Species with short swimming setae on the second antennae. Claude Meisch, 1984.
- IV-1 Hétéroptères du Grand-Duché de Luxembourg: *Psallus (Hylopsallus) pseudoplatani* n. sp. (Miridae, Phylinae) et espèces apparentées. Léopold Reichling, 1984.
- IV-2 Hétéroptères du Grand-Duché de Luxembourg: Quelques espèces peu connues, rares ou inattendues. Léopold Reichling, 1985.
- V La bryoflore du Grand-Duché de Luxembourg: taxons nouveaux, rares ou méconnus. Ph. De Zuttere, J. Werner et R. Schumacker, 1985.
- VI Revision of the recent Western Europe species of genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part 2: Species with long swimming setae on the second antennae. Claude Meisch, 1985.
- VII Les Bryozoaires du Grand-Duché de Luxembourg et des régions limitrophes. Gaby Geimer et Jos. Massard, 1986.
- VIII Répartition et écologie des macrolichens épiphytiques dans le Grand-Duché de Luxembourg. Elisabeth Wagner-Schaber, 1987.
- IX La limite nord-orientale de l'aire de *Conopodium majus* (Gouan) Loret en Europe occidentale. Régine Fabri, 1987.
- X Epifaune et endofaune de *Liogryphaea arcuata* (Lamarck). Contribution à l'écologie des populations de *Liogryphaea arcuata* (Lamarck) dans le Sinémurien au NE du Bassin de Paris. Armand Hary, 1987.
- XI Liste rouge des Bryophytes du Grand-Duché de Luxembourg. Jean Werner, 1987.
- XII Relic stratified scress occurrences in the Oesling (Grand-Duchy of Luxembourg), approximate age and some fabric properties. Peter A. Riezebos, 1987.
- XIII Die Gastropodenfauna der "angulata-Zone" des Steinbruchs "Reckingerwald" bei Brouch. Hellmut Meier et Kurt Meiers, 1988.
- XIV Les lichens épiphytiques et leurs champignons lichénicoles (macrolichens exceptés) du Luxembourg. Paul Diederich, 1989.
- XV Liste annotée des Ostracodes actuels non-marins trouvés en France (Crustacea, Ostracoda). Claude Meisch, Karel Wouters et Koen Martens, 1989.
- XVI Atlas des lichens épiphytiques et de leurs champignons lichénicoles (macrolichens exceptés) du Luxembourg. Paul Diederich, 1990.
- XVII Beitrag zur Faunistik und Ökologie der Schmetterlinge im ehemaligen Erzabbau-gebiet "Haardt" bei Düdelingen. Jos. Cungs, 1991.
- XVIII Moosflora und -Vegetation der Mesobrometen über Steinmergelkeuper im Luxemburger und im Bitburger Gutland. Jean Werner, 1992.
- 19 Ostracoda. Nico W. Broodbakker, Koen Martens, Claude Meisch, Trajan K. Petkovski and Karel Wouters, 1993.
- 20 Les haies au Grand-Duché de Luxembourg. Konjev Desender, Didier Drugmand, Marc Moes, Claudio Walzberg, 1993.
- 21 Ecology and Vegetation of Mt Trikora, New Guinea (Irian Jaya / Indonesia). Jean-Marie Mangen, 1993.
- 22 A checklist of the recent non-marine ostracods (Crustacea, Ostracoda) from the inland waters of South America and adjacent islands. Koen Martens & Francis Behen, 1993.
- 23 Ostracoda. Claude Meisch, Roland Fuhrmann, Karel Wouters, Gabriele Beyer and Trajan Petrovski, 1996.

-
- 24 Die Moosflora des Luxemburger Oeslings. Jean Werner, 1996.
- 25 Atlas des ptéridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents, Georges Henri Parent, 1997.
- 26 Evaluation de la qualité des cours d'eau au Luxembourg en tant qu'habitat pour la loutre. Groupe Loutre Luxembourg, 1997.
- 27 Notes Paléontologiques et Biostratigraphiques sur le Grand Duché de Luxembourg et les régions voisines. Pierre Louis Maubeuge & Dominique Delsate, 1997.
- 28 Die Moosflora der Kleinen Luxemburger Schweiz (Müllertal). Florian Hans, 1998.
- 29 Etude sur les genres *Globorilusopsis* Maubeuge, 1994 et *Simoniceras* n. gen. du Lias Supérieur du Grand-Duché de Luxembourg (Calyptoptomatida). Pierre Louis Maubeuge, 1998.
- 30 L'Ichthyofaune du Toarcien luxembourgeois. Cadre général et catalogue statistique. Dominique Delsate, 1999.
- 31 Proceedings of the 3rd European Batdetector Workshop. 16-20 August 1996 Larochette (Lux.). Christine Harbusch & Jacques Pir (eds.), 1999.
- 32 Les collections paléontologiques du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg. Fossiles du Trias et du Jurassique. Dominique Delsate, Chris Duffin & Robi Weis, 1999.
- 40 Les macrolichens de Belgique, du Luxembourg et du nord de la France - Clés de détermination. E. Sérusiaux, P. Diederich & J. Lambinon, 2004.
- 41 Die Fauna der Quellen und des hyporheischen Interstitials in Luxemburg unter besonderer Berücksichtigung der Milben (Acari), Muschelkrebse (Ostracoda) und Ruderfusskrebse (Copepoda). Reinhard Gerecke, Fabio Stoch, Claude Meisch, Isabel Schrankel, 2005.
- 42 Red List of the Vascular Plants of Luxembourg. Guy Colling, 2005.
- 43 Contribution à la climatologie du Luxembourg. Analyses historiques, scénarios futurs. Christian Ries (éd.), 2005.
- 44 Sandstone Landscapes in Europe - Past, Present and Future. Proceedings of the 2nd International Conference on Sandstone Landscapes. Vianden (Luxembourg) 25-28.05.2005. Christian Ries & Yves Krippel (eds.), 2005.
- 45 Additions et corrections au catalogue des plantes vasculaires de l'arrondissement de Montmédy. Etude sur l'évolution séculaire de la flore. Georges H. Parent, 2006.
- 46 Beiträge zur Paläontologie des Unterdevons Luxemburgs (1). Christian Franke (Hrsg.), 2006.
- 47 Verbreitungsatlas der Libellen des Großherzogtums Luxemburg. Roland Proess, 2006.
- 48 Les Hêtres tortillard, *Fagus sylvatica* L. var. *tortuosa* Pépin, de Lorraine, dans leur contexte européen. Georges H. Parent, 2006.
- 49 Inventaire minéralogique du Luxembourg - Stolzembourg, Schimpach, Goesdorf. Simon Philippo (éd.), 2007.
- 50 Inventaire de la biodiversité dans la forêt "Schnellert" (Commune de Berdorf) - Erfassung der Biodiversität im Waldgebiet "Schnellert" (Gemeinde Berdorf). Marc Meyer & Evelyn Carrières (éds.), 2007.
- 51 Proceedings of the first international Recorder conference. Luxembourg 2-3 December 2005. Tania Walisch (ed.), 2007.
- 52 Verbreitungsatlas der Reptilien des Großherzogtums Luxemburg. Roland Proess (éd.), 2007.
- 53 Les arbres introduits au Luxembourg. Inventaire des essences arborescentes non indigènes de pleineterre présentes sur le territoire du Grand-Duché de Luxembourg. Antoinette Welter, Jean Turk, Joé Trossen, 2008.
- 54 Fossils as Drugs: pharmaceutical palaeontology. Christopher J. Duffin, 2008.

FERRANTIA (2002-)

- 33 Die Fledermäuse Luxemburgs (Mammalia: Chiroptera). Christine Harbusch, Edmée Engel, Jacques Pir, 2002.
- 34 The Protura of Luxembourg. Andrzej Szeptycki, Norbert Stomp, Wanda M. Weiner, 2003.
- 35 Liste rouge des bryophytes du Luxembourg. Jean Werner, 2003.
- 36 Paléontologie au Luxembourg. Simone Guérin-Franiatte (éd.), 2003.
- 37 Verbreitungsatlas der Amphibien des Großherzogtums Luxemburg. Roland Proess (éd.), 2003.
- 38 Trois études sur la Zone Rouge de Verdun. I. Herpétofaune. II. La diversité floristique. III. Les sites d'intérêt botanique et zoologique. Georges H. Parent, 2004.
- 39 Verbreitungsatlas der Heuschrecken des Großherzogtums Luxemburg. Roland Proess, 2004.

-
- 55 Proceedings of the first conference on faunistics and zoogeography of European Trichoptera. Luxembourg 2nd - 4th September 2005. Marc Meyer & Peter Neu (eds.), 2008.
- 56 Colonial nesting in the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* (Linné 1758). Research results from a colony on the Dutch IJsselmeer in comparison to other studies on colonial nesting in the species. André Konter, 2008.
- 57 Die Waldgesellschaften Luxemburgs. Vegetation, Standort, Vorkommen und Gefährdung. Thomas Niemeyer, Christian Ries & Werner Härdtle, 2010.
- 58 Beiträge zur Paläontologie des Unterdevons Luxemburgs (2). Christian Franke (Hrsg.), 2010.
- 59 Proceedings of the 3rd international symposium Coleoid Cephalopods Through Time. Luxembourg 8th - 11th October 2008. Dirk Fuchs (editor), 2010.
- 60 Verbreitungsatlas der Zikaden Luxemburgs - Textband. Rolf Niedringhaus, Robert Biedermann, Herbert Nickel, 2010.
- 61 Verbreitungsatlas der Zikaden Luxemburgs - Atlasband. Rolf Niedringhaus, Robert Biedermann, Herbert Nickel, 2010.
- 62 Le Jurassique inférieur et moyen au Luxembourg - Nouvelles données paléontologiques et biostratigraphiques. Robert Weis & Simone Guérin-Franiatte (éds.), 2010
- 63 La Flore calcicole et basophile du Massif vosgien. Georges H. Parent, 2011.
- 64 Rearing of unionoid mussels (with special emphasis on the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera*). Frank Thielen (editor), 2011.
- 65 Les bryophytes du Luxembourg - Liste annotée et atlas. The bryophytes of Luxembourg - Annotated list and atlas. Jean Werner, 2011.
- 66 Die Graslandgesellschaften Luxemburgs. Simone Schneider, 2011.
- 67 Comparative studies of behaviour in allopatric subspecies of Grebes, Podicipedidae. Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis* (Brehm 1831) and White-tufted Grebe *Rollandia rolland* (Quoy & Gaimard 1824). André Konter, 2012.
- 68 Beiträge zur Paläontologie des Unterdevons Luxemburgs (3). Christian Franke (Hrsg.), 2012.
- 69 Die Höhlenfauna Luxemburgs. Dieter Weber (Hrsg.), 2013.
- 70 Verbreitungsatlas der Weerknechte des Großherzogtums Luxemburg. Christoph Muster & Marc Meyer, 2014.
- 71 Le Jurassique au Luxembourg (1) - Vertébrés, échinodermes et céphalopodes du Bajocien. Roby Weis & Ben Thuy (éds.), 2015.