
La Vie en Ardenne occidentale au Paléozoïque supérieur (Dévonien-Carbonifère, - 416 à - 299 Ma) : paléobiodiversité, événements paléobiologiques, paléoenvironnements, paléobiogéographie

Alain BLIECK (1)
Denise BRICE (2)
Philippe COURVILLE (1, 3)
Catherine CRONIER (1)
Claire DERYCKE (1)
Benoît HUBERT (2, 4)
Bruno MISTIAEN (2)
Jean-Pierre NICOLLIN (2)
Mikolaj ZAPALSKI (2, 5)

*Life in western Ardenne in Late Palaeozoic time (Devonian-Carboniferous, - 416 to - 299 My) :
palaeobiodiversity, palaeobiological events, palaeoenvironments, palaeobiogeography*

Géologie de la France, n° 1-2, 2006, pp. 21-27, 1 fig.

Mots-clés : Dévonien, Carbonifère inf, Faune trilobite, Faune brachiopode, Faune stromatopore, Tabulata, Faune poisson, Faune tétrapode, Paléoécologie, Paléobiogéographie, Département des Ardennes, Belgique, Massif Ardennais

Key words: Devonian, Lower Carboniferous, trilobites, Brachiopodes, Stromatopores, Tabulata, Fish, Tetrapods, Paleocology, Paleobiogeography, Ardennes France, Belgium, Ardennes

Abstract

The Ardenne Massif is part of a complex of Palaeozoic outcrops between the Channel in the west and the Rhine river and beyond in the east. It has registered both the Caledonian and the Hercynian orogenies. Originally part of a terrane located north of the Gondwana supercontinent (Avalonia), it became an element of the southern margin of the Old Red Sandstone Continent (ORSC, also called Euramerica, Laureuropa, or Laurussia) in the Devonian and Carboniferous, when it suffered the effects of the Hercynian orogeny by collision of the ORSC and Gondwana. These global tectonic events, linked to climatic changes due to continental drift, had profound consequences on the living organisms of the Ardenne Massif. Here we focus on some aspects of a series of animal groups of western Ardenne, being elements of either the benthos (brachiopods, trilobites), or the reefal environments (tabulate corals, stromatopores), or the nekton (vertebrates, including the first tetrapods). When vertebrates ("fishes") and brachiopods were quite abundant as early as the base of the Devonian, mostly in siliciclastic facies, reefal organisms appear only in the Emsian, and become abundant in the Eifelian, with the

development of a carbonate platform. Reefs or reef-like buildings occur up to the Early Carboniferous, where new fish assemblages are known. Trilobites occur often with brachiopod-bearing communities. The trilobite-rich locality of the "Mur des Douaniers", at the former French/Belgian boundary, is an example of an early Eifelian Fossil-Lagerstätte, now protected as a Nature Reserve.

Introduction

L'Ardenne occidentale, telle que nous la connaissons aujourd'hui, est le résultat d'une longue évolution dans le temps et dans l'espace. Les informations dont nous disposons remontent au Paléozoïque inférieur, bien avant la mise en place des bassins houillers carbonifères dont l'exploitation depuis la fin du XVIII^e siècle a conditionné le particularisme et fait la richesse de la région. Le Paléozoïque ou ère Primaire s'étend sur une période d'environ 290 millions d'années (Ma) (- 540 Ma à - 250 Ma). Divisé classiquement en deux « sous-périodes », le Paléozoïque inférieur (Cambrien à Silurien) et le Paléozoïque supérieur (Dévonien à Permien), il est

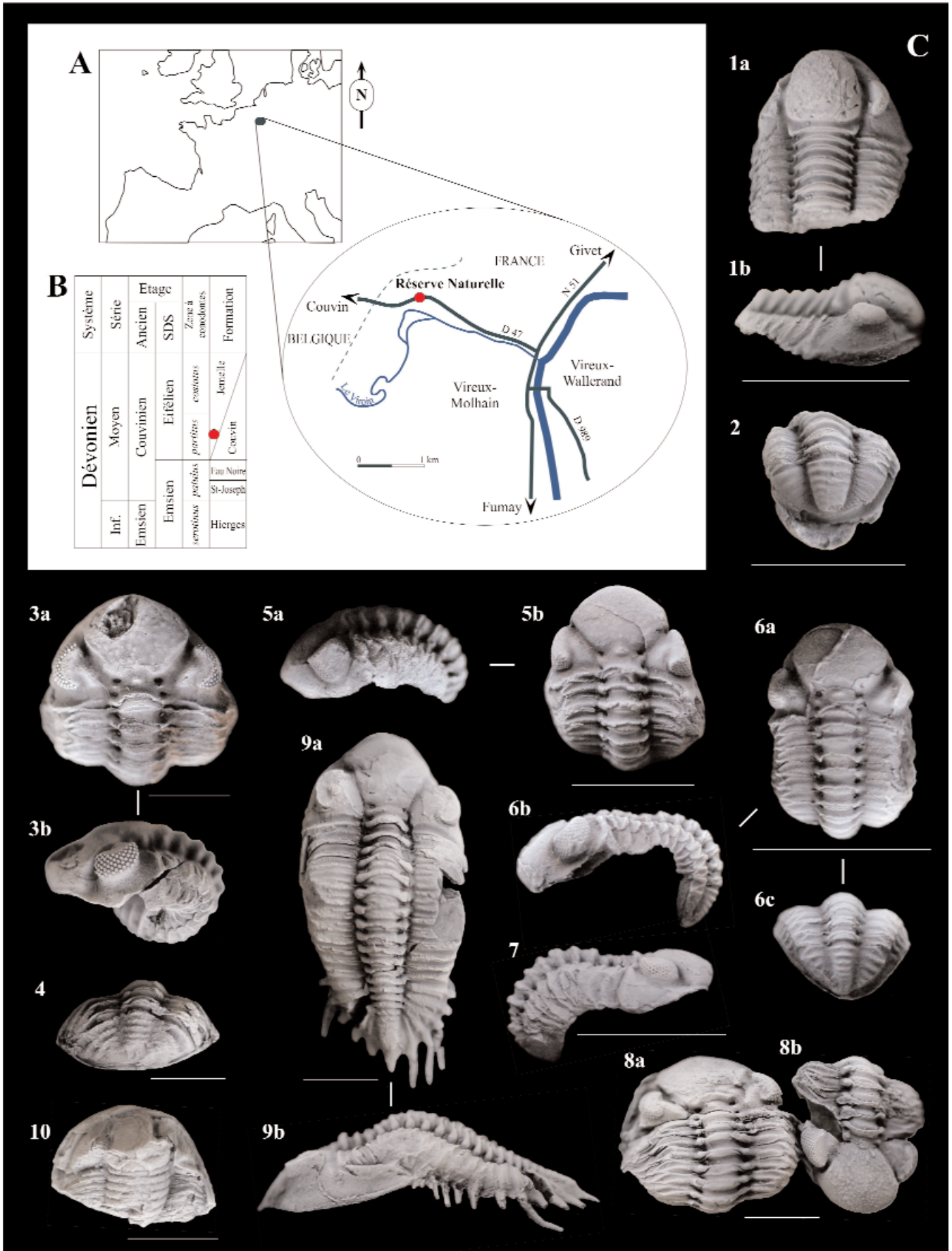
(1) USTL, bât. SN5, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France ; alain.blieck@univ-lille1.fr ; philippe.courville@univ-lille1.fr ; catherine.cronier@univ-lille1.fr ; claire.derycke@univ-lille1.fr

(2) FUPL : ISA, Laboratoire de Paléontologie stratigraphique, UMR 8014 du CNRS, 13 rue de Toul, 59046 Lille cedex, France ; dbrice@wanadoo.fr ; benhubert@free.fr ; b.mistiaen@isa-lille.fr ; jp.nicollin@isa-lille.fr ; m.zapalski@uw.edu.pl

(3) Université de Rennes 1, UMR 6118 du CNRS, 363 Av. Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

(4) Université de Liège, Département Géologie, Unité de recherche de Pétrologie sédimentaire, B20, Sart-Tilman, B-4000 Liège 1, Belgique

(5) Uniwersytet Warszawski, Wydział Geologii, Zakład Paleontologii, Al. Zwirki i Wigury 93, PL-02089 Warszawa, Pologne



désormais divisé en trois « sous-périodes » séparées par des crises d'extinction en masse : le Paléozoïque inférieur (Cambrien et Ordovicien, de - 542 à - 443 Ma), moyen (Silurien et Dévonien, de - 443 à - 359 Ma) et supérieur (Carbonifère et Permien, de - 359 à - 251 Ma) (Gradstein *et al.*, 2004). Les roches datant du Dévonien et du Carbonifère sont bien représentées en Ardenne, soit à l'affleurement soit en profondeur (« subsurface ») à la suite de campagnes de prospection et de sondages houillers et pétroliers. Les affleurements sont situés en France dans l'Avesnois (extrémité occidentale du massif ardennais) et en Belgique (Gosselet, 1888 ; Bultynck & Dejonghe, 2002).

Au début du Paléozoïque inférieur, l'ensemble de la région était un élément d'une vaste bande de terre nommée Avalonia, située sous de hautes latitudes sud. Sur Avalonia se trouvaient la Belgique, l'Angleterre ou encore le Nord de l'Allemagne. Au Paléozoïque moyen, Avalonia était accolé au bloc continental Baltica et faisait partie d'un vaste paléocontinent nommé Laureuropa, Euramerica ou Laurussia, situé de part et d'autre de l'équateur : le Continent des Vieux Grès Rouges. L'Ardenne occidentale était alors localisée sur la marge sud de ce vaste ensemble. Dès cette époque et tout au long du Carbonifère, le Gondwana, un paléocontinent encore plus grand, a migré vers le Continent des Vieux Grès Rouges, ce qui a abouti à l'orogénèse hercynienne. Pendant toute cette période, l'évolution paléogéographique de l'Ardenne occidentale peut donc se résumer en une lente migration (une « dérive continentale ») depuis de hautes latitudes sud vers des latitudes basses, dans la zone intertropicale. Du Dévonien moyen et supérieur au Carbonifère inférieur (vers - 397 à - 326 Ma) se sont formés des récifs coralliens, actuellement exploités comme marbres ou comme granulats dans les carrières de l'Avesnois et de l'Ardenne. Cette évolution s'est poursuivie au cours du Carbonifère supérieur ; la région était alors située en zone équatoriale et a vu se développer de vastes forêts pluviales. Le résultat de la sédimentation et de la diagenèse des débris organiques, essentiellement végétaux, de ces forêts a donné naissance aux charbons, longtemps exploités par l'homme.

L'objet de cet exposé est de présenter quelques aspects de l'évolution de la vie animale au Dévonien et au Carbonifère inférieur, à partir d'exemples pris au sein du benthos (Brachiopodes, Trilobites), des environnements récifaux (Tabulés, Stromatopores) et du necton (Vertébrés : « Poissons » et premiers Tétrapodes).

L'ichthyofaune du Dévonien inférieur (A.B.)

Le Dévonien inférieur de l'Ardenne belge renferme de nombreuses localités fossilifères à Vertébrés aquatiques (Blieck, 1982). Les Vertébrés récoltés dans ces localités sont essentiellement des Ptéraspidiformes (« Agnathes », Hétérostracés). Ceux-ci ont fait l'objet de nombreuses études et servent notamment à établir des corrélations biostratigraphiques ou participent à l'interprétation du milieu de sédimentation des Vieux Grès Rouges, encore très controversée de nos jours. L'étude la plus récente a porté sur deux localités : Wihéries et Paliseul. Le matériel provenant des grès et quartzites de la Formation du Bois d'Ausse de la carrière de Wihéries, datée du Praguien supérieur, avait déjà été étudié mais il nécessitait une révision. Celui de Paliseul, récolté récemment dans les « schistes aimantifères » de la Formation de Saint-Hubert, datée du Lochkovien, a été étudié en vue d'être identifié (Pille, 2004). Ce matériel fossile est constitué essentiellement de macrorestes (plaques dermiques et écailles) et plus particulièrement d'Hétérostracés. Il est abondant et comprend la quasi-totalité des différentes plaques caractéristiques des Ptéraspidiformes, avec des individus à divers stades de développement. Différentes analyses ont été effectuées : une analyse taxonomique en vue de décrire et de classer les macrorestes, une analyse biométrique pour permettre l'attribution à un genre des plaques dermiques isolées, une analyse cladistique pour situer les genres étudiés au sein des Ptéraspidiformes et une contribution aux problèmes de stratigraphie et de paléoécologie. Deux espèces de Ptéraspidiformes ont été définies pour le gisement de Wihéries, *Althaspis leachi* et nov. gen. 1 *wiheriesiensis* (originellement attribuée à Europrotaspis) (Blieck, 1982 ; Pille *et al.*, 2004). Les spécimens inédits provenant de Paliseul sont rapportés quant à eux à l'espèce *Althaspis leachi*. Cela permet une comparaison entre les spécimens d'*Althaspis leachi* de Paliseul et de Wihéries. Cette dernière localité délivre essentiellement des stades juvéniles identifiés grâce à l'analyse biométrique tandis que les individus de Paliseul ne représentent que des stades adultes.

L'interprétation des caractères morphologiques permet de mettre en relation la faune et les lithofaciès. Chaque faciès est caractérisé par une faune spécifique. Les localités de Paliseul et de Wihéries sont considérées comme appartenant à l'ichthyofaciès II_A (*sensu* Blieck,

Fig. 1.- Localisation géographique (A) et stratigraphique (B) de la Réserve Naturelle du « Mur des Douaniers » (Vireux-Molhain, Ardennes, France) et (C) biodiversité des Trilobites au « Mur des Douaniers » 1-2- *Gerastos cuvieri* (Steininger, 1831) : vues dorsale (1a) et latérale (1b) du céphalothorax, et vue dorsale du pygidium (2) ; 3, 4, 7, 8a- *Geesops sparsinodosus gallicus* Struve, 1982 : vues dorsale (3a) et latérale (3b), vue dorsale du pygidium (4), vues latérale (7) et dorsale (8a) ; 5, 6, 8b- *Pedinopariops (Pedinopariops) richterianus* (Struve, 1970) : vues latérales (5a, 6b) et dorsales (5b, 6a, 8b), vue dorsale du pygidium (6c) ; 9- *Asteropyginae* en vues dorsale (9a) et latérale (9b) ; 10- céphalothorax de *Proetidae* en vue dorsale. Echelle : 1 cm.

Fig. 1.- Geographical (A) and stratigraphical (B) location of the "Mur des Douaniers" Nature Reserve at Vireux-Molhain (Ardennes, France), with (C) biodiversity of the trilobites at the "Mur des Douaniers" section. 1-2- *Gerastos cuvieri* (Steininger, 1831): dorsal (1a) and lateral (1b) views of the cephalothorax, and dorsal view of the pygidium (2); 3, 4, 7, 8a- *Geesops sparsinodosus gallicus* Struve, 1982: dorsal (3a) and lateral (3b) views, dorsal view of the pygidium (4), lateral (7) and dorsal (8a) views; 5, 6, 8b- *Pedinopariops (Pedinopariops) richterianus* (Struve, 1970): lateral (5a, 6b) and dorsal (5b, 6a, 8b) views, and dorsal view of the pygidium (6c); 9- *Asteropyginae* in dorsal (9a) and lateral (9b) views; 10- cephalothorax of a *Proetidae* in dorsal view. Scale bar: 1 cm.

1982). Les ichthyofaciès possèdent une signification géographique, paléontologique et sédimentologique. Ils se distinguent surtout par leur contenu faunique (essentiellement les assemblages successifs de Vertébrés aquatiques) et leur faciès sédimentaire (Blieck, 1985). L'ichthyofaciès IIA est représenté par des formes possédant certaines structures osseuses très réduites, telles que les plaques cornuales. Celles-ci sont absentes du nov. gen. 1 *wiheriesiensis*. La morphologie traduit une adaptation au milieu hydrodynamique. Ainsi une forme plus allongée comme celle d'*Althaspis leachi* permet une meilleure adaptation à la nage tandis qu'une forme plus large et plus aplatie comme celle de nov. gen. 1 *wiheriesiensis* traduit une adaptation à la vie benthique.

Variations de la biodiversité des Brachiopodes du Dévonien (D.B. et J.-P.N.)

En Ardenne occidentale, la paléobiodiversité des Brachiopodes connaît un accroissement remarquable à partir du Praguien (Godefroid, 1982 ; Godefroid & Stainier, 1982), accroissement qui s'intensifie à l'Emsien, particulièrement chez les Spiriferida et, également, mais à un degré moindre, chez les Strophomenida et les Rhynchonellida (Godefroid *et al.*, 1994). Cet accroissement est à mettre en relation avec l'ouverture du milieu marin au cours du Dévonien inférieur. A la fin de l'Emsien, l'installation du régime carbonaté va favoriser l'apparition et le développement de groupes (Pentamerida, Atrypida) généralement inféodés au milieu récifal (Godefroid, 1995). A l'Eifélien, la paléobiodiversité reste équivalente à celle de l'Emsien, mais se répartit entre des groupes différents, les Spiriferida par exemple sont moins dominants (Godefroid, 1995). Au Givétien, le nombre d'espèces de Brachiopodes chute de moitié, à l'exception des Terabratulida de grande taille (Stringocéphales), car les Brachiopodes entrent en compétition sévère avec des organismes constructeurs qui prolifèrent (Sartenaer, 1985a ; Bultynck *et al.*, 2000). Au Dévonien supérieur (Frasnien), à la faveur de la transgression générale, la biodiversité des Brachiopodes atteint son apogée, notamment chez les Spiriferida et les Atrypida (Mottequin, 2005). La crise Frasnien/Famennien provoque la disparition de la quasi-totalité des récifs en même temps que celle des Brachiopodes qui leur sont associés (Pentamerida et Atrypida). On constate une diminution drastique du nombre d'espèces dans tous les autres ordres. Toutefois, les Rhynchonellida seront les premiers à connaître un renouvellement rapide au Famennien inférieur en recolonisant certains biotopes vacants (Sartenaer, 1985b). Celui des Spiriferida et des Strophomenida interviendra plus tardivement, au Famennien terminal (Conil *et al.*, 1986 ; Legrand-Blain, 1991 ; Nicollin & Brice, 2004).

Un site paléontologique exceptionnel : le « Mur des Douaniers » (Vireux, Ardennes) (C.C. et P.C.)

Des travaux récents (Meilliez, 1989 ; Cibaj, 1992 ; Goffette, 1991 ; Lacquement, 2001) ont apporté une

meilleure connaissance des contextes tectonique et géodynamique de la région des Ardennes ; ils ont permis une révision stratigraphique (Bultynck *et al.*, 1991 ; Bultynck & Dejonghe, 2002) et induit la révision de la carte géologique de Givet. Néanmoins, ces travaux ont démontré la nécessité d'améliorer la connaissance paléoenvironnementale de nombreuses formations telle que celle qui est visible au « Mur des Douaniers » (fig. 1A). Cette connaissance repose sur une révision des contenus sédimentologique et faunique, tributaire d'un ré-échantillonnage systématique de l'affleurement conforme aux concepts et méthodes de travail développés actuellement en géologie sédimentaire et en paléontologie. Du point de vue sédimentaire, il est primordial d'obtenir une succession lithologique très détaillée, afin de repérer les ruptures dans la sédimentation contrôlées par les variations du niveau marin ou du paléoclimat. Du point de vue paléontologique et taphonomique, un prélèvement des faunes appartenant à tous les groupes est également impératif : celles-ci ne sont pas réparties de façon homogène sur l'affleurement ; elles doivent être analysées qualitativement et quantitativement, et repositionnées en fonction des événements sédimentologiques.

Les couches sédimentaires du gisement du « Mur des Douaniers » autrefois attribuées à l'« Assise de Bure » d'âge couvinien inférieur (Waterlot *et al.*, 1973), caractérisent la partie inférieure de la Formation de Jemelle (Membre du Vieux Moulin, variation latérale de faciès plus silto-argileuse) d'âge eifélien inférieur (Mansy *et al.*, 2003 ; Lacquement *et al.*, 2003 ; Dumoulin *et al.*, 2006) (fig. 1B). Une première étude montre que les sédiments rencontrés au « Mur des Douaniers » correspondent à un dépôt : 1) de lagune protégée de l'action des tempêtes, de faible énergie, et soumis à un apport de sédiments terrigènes fins (Vanaecker *et al.*, in prép.), ou 2) plus vraisemblablement de plate-forme externe sous la zone d'action des vagues de tempête (présence de fines lamines de tempêtes très distales légèrement plus haut ; Virginie Dumoulin, 2006, comm. pers.). Les organismes rencontrés et notamment les organismes récifaux et les Cnidaires calcéoles indiquent une température de l'eau relativement élevée. A cette époque, une mer épicontinentale peu profonde (moins de 300 m) et tropicale recouvrait la marge continentale de l'Ardenne, et donc la région de Vireux. Au fond de cette mer, s'accumulaient les dépôts fins, mélanges d'argiles et de silts. Le milieu, très calme, permettait la « prolifération » de nombreux organismes et notamment des Trilobites (fig. 1C). Leur enfouissement rapide dans la boue a permis une fossilisation locale exceptionnelle. À ce titre, le gisement du « Mur des Douaniers » constitue l'un des sites fossilifères les plus importants des Ardennes. Etant le seul point connu où la formation a conservé des organismes fossiles en grand nombre, il pourrait être un lieu d'observation scientifique très pertinent. Une caractérisation paléoenvironnementale et paléoécologique des différents ensembles existant au « Mur des Douaniers » semble indispensable avant toutes comparaisons avec d'autres séries dévoniennes en Ardenne.

Variations de la biodiversité spécifique des Stromatopores du Dévonien (B.M. et B.H.)

Les Stromatopores, organismes constructeurs particulièrement inféodés aux environnements récifaux, sont, en Ardenne, totalement absents des faciès détritiques de la base du Dévonien (Lochkovien et Praguien). Ils restent extrêmement rares dans les dépôts de l'Emsien (Mistiaen, 2003) lorsque le régime carbonaté commence progressivement à s'installer, mais deviennent abondants au Dévonien moyen (Lecompte, 1951-1952). A l'Eifélien, ils sont bien présents, surtout caractérisés par des Actinostromatida et des Clathrodictyida. Toutefois, si c'est à ce moment qu'au niveau mondial ils présentent leur maximum de diversité (Stock, 2005), il faudra, en Ardenne et d'une façon plus générale en Europe occidentale, attendre le Givétien pour assister à l'acmé du groupe : leur biodiversité spécifique y est presque trois fois plus élevée qu'elle ne l'était à l'Eifélien et la quasi-totalité des ordres de Stromatopores y est représentée, avec prédominance des Stromatoporellida. Au cours du Frasnien, leur biodiversité baisse légèrement mais apparemment moins qu'elle ne le fait en d'autres endroits du globe et la répartition des différents ordres reste très comparable à ce qu'elle était au Givétien. La crise Frasnien/Famennien les affecte très sévèrement et ils ne réoccuperont leurs biotopes que tardivement, à la fin du Famennien (Strunien) lorsque la sédimentation redeviendra carbonatée et donc à nouveau favorable à leur développement. Au Strunien, leur biodiversité reste toutefois très faible malgré un important endémisme (Le Maître, 1933 ; Conil, 1961 ; Mistiaen & Weyer, 1999) qui contraste avec le caractère cosmopolite des faunes givétiennes et frasniennes. En Ardenne, la faune de Stromatopores struniens est nettement dominée par les Clathrodictyida qui étaient très peu représentés au Givétien et au Frasnien. Elle est tout à fait caractéristique de l'assemblage sans Labechiida reconnu à l'époque en Europe occidentale, au Kazakhstan et en Australie occidentale (Canning Basin) (Stearn *et al.*, 1987 ; Cockbain, 1989 ; Mistiaen *et al.*, 1998). Ils disparaissent totalement à la limite dévono-carbonifère.

Variations de la biodiversité spécifique des Tabulés du Dévonien (B.M. et M.Z.)

Les Tabulés, tout comme les autres organismes constructeurs (Stromatopores ou Coraux Rugueux) sont absents des dépôts détritiques terrigènes de la base du Dévonien (Lochkovien et Praguien) en Ardenne. Ils se développent à partir de l'Emsien, avec certaines formes (Favositida Micheliniidae) sans doute adaptées à des environnements mixtes, silto-carbonatés, mais restent rares. Par contre, toujours à l'instar des Stromatopores, ils se diversifient à partir du Dévonien moyen (Lecompte, 1933, 1939 ; Tourneur, 1985). Au cours de l'Eifélien, la quasi-totalité des ordres est représentée et durant le Givétien leur diversité est très comparable à ce qu'elle était précédemment, le nombre d'espèces reconnues

restant pratiquement identique et les mêmes ordres étant présents. Au Frasnien, ils sont toujours abondants et leur diversité spécifique reste élevée et identique à ce qu'elle était au cours du Dévonien moyen, mais leur distribution est très différente : les Chaetetida (Tabulés ?) et les Heliolitida sont absents et le groupe n'est plus guère représenté que par quelques ordres, notamment par des Favositida (Alveolitidae et Pachyporidae) qui dominent clairement. Comme d'autres constructeurs, ils sont très affectés par la crise Frasnien/Famennien et leur biodiversité, au Famennien supérieur (Strunien), est nettement plus faible : ils ne sont plus guère représentés que par quelques Auloporida et des Favositida Micheliniidae qui franchissent toutefois la limite dévono-carbonifère, mais ne participent plus à l'édification de véritables constructions récifales.

Biodiversité des Vertébrés aquatiques du Dévono-Carbonifère (C.D.)

Les niveaux dévono-carbonifères d'Ardenne occidentale ont fourni des restes de Vertébrés Gnathostomes (« Poissons »). Les spécimens plus ou moins complets sont rares et proviennent du Famennien inférieur de la Fagne et du Marbre Noir de Denée. Les restes isolés (dents, écailles, aiguillons) sont beaucoup plus abondants et fournissent des informations d'ordre biostratigraphique, paléoenvironnemental et paléogéographique ainsi que sur la paléobiodiversité. Essentiellement trois groupes ont été étudiés pour leur morphologie et leur histologie : les Chondrichthyens (dont les requins), les Acanthodiens (uniquement fossiles) et les Ostéichthyens (« poissons osseux » dont les coelacanthes).

Les Chondrichthyens du Paléozoïque sont très différents des requins actuels. Ainsi, ils présentent des dents multicuspidés (qu'ils perdent) et des écailles qui grandissent (qu'ils conservent). L'étude de la morphologie des écailles permet d'inférer des vitesses de déplacement des animaux par comparaison avec le revêtement dermique d'espèces actuelles. Ce type d'observation débouche sur des applications variées puisque l'agencement des écailles d'espèces hydrodynamiques a été mimé afin d'améliorer les vitesses et de diminuer l'effet de traîne dans divers secteurs d'activités techniques (biomimétique, natation, aéronautique). Au Carbonifère, les Chondrichthyens sont représentés par quelques espèces gigantesques puisqu'on connaît des aiguillons de plus de 50 cm de long (*Ctenacanthus major* : réf. in Maisey, 1984). Ces organismes sont aussi représentés par des pontes (Derycke *et al.*, 1995). Jusqu'à récemment les Chondrichthyens n'étaient répertoriés en Ardenne que dans le Carbonifère. Cependant, le schéma suivant lequel l'extinction des Placodermes à la fin du Dévonien avait facilité l'expansion des Chondrichthyens au Carbonifère est révisé depuis les années 1990, puisque ces derniers sont déjà diversifiés au Famennien (Dévonien). De plus, la présence de formes trouvées habituellement dans des niveaux plus récents aboutit à une réévaluation de l'origine des différents groupes et de leur développement. Replacés dans un contexte de fermeture de la marge ardennaise, les Chondrichthyens

s'intègrent dans un schéma de paléocourants. De même, l'abondance des formes à dents broyeuses dès le Famennien, confirme un environnement peu profond (par comparaison avec les faunes présentes en Pologne par exemple). Les espèces cosmopolites de Chondrichthyens permettent des corrélations stratigraphiques et paléobiogéographiques (Derycke-Khatir, 2005). Les Acanthodiens (écailles, aiguillons) sont peu diversifiés et cela confirme la diminution générale du groupe à la limite dévono-carbonifère (Carr, 1995).

L'étude des Sarcoptérygiens et de leur faune associée fait l'objet d'un regain d'intérêt depuis la redécouverte du

seul Tétrapode dévonien de l'Europe occidentale (Clément *et al.*, 2004). La lacune (dite « lacune de Romer ») qui est observée au niveau mondial entre les Tétrapodes du Dévonien et ceux du Carbonifère pourrait être comblée par l'étude des microrestes. Leur apport quant à l'interprétation du paléoenvironnement est en cours de réévaluation. En effet, les Acanthodiens trouvés avec les Tétrapodes sont généralement considérés comme marins dans le Dévonien et dulcicoles dans le Carbonifère. Enfin, plusieurs études sont en cours sur les faunes de Vertébrés du Famennien (Strud), du Tournaisien et du Viséen (Maredsous, Royseux) d'Ardenne.

Références

- Blieck A. (1982) - Les Hétérostracés (Vertébrés, Agnathes) du Dévonien inférieur du Nord de la France et du Sud de la Belgique (Artois-Ardenne). *Ann. Soc. géol. Belg.*, **105** (1), 9-23.
- Blieck A. (1985) - Paléoenvironnements des Hétérostracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens. In: Fisher J.-C. (organ.), Journées d'étude sur les indicateurs paléobiologiques de milieux (RCP 641, Paris, 26-27 mars 1984). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4^e sér., **7**, C (2), 143-155.
- Bultynck P., Coen-Aubert M., Dejonghe L., Godefroid J., Hance L., Lacroix D., Prétat A., Stainier P., Steemans P., Streel M., Tourneur F. (1991) - Les formations du Dévonien moyen de la Belgique. *Mém. explic. cartes géol. min. Belg.*, **30**, 106 p.
- Bultynck P., Coen-Aubert M., Godefroid J. (2000) - Summary of the state of correlation in the Devonian of the Ardennes (Belgium-NE France) resulting from the decisions of the SDS. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **225**, 91-114.
- Bultynck P., Dejonghe L. eds. (2002) - Guide to a revised lithostratigraphic scale of Belgium. *Geologica Belgica*, **4** (1-2) [2001], 1-168.
- Carr R.K. (1995) - Placoderm diversity and evolution. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 4^e sér., **17**, C (1-4), 85-125.
- Cibaj I. (1992) - Structures sédimentaires dans les grès de Vireux (Dévonien inférieur). La coupe du Mont Vireux, Ardenne méridionale. *Ann. Soc. géol. Nord*, 2^{ème} série, **1** (4), 195-203.
- Clément G., Ahlberg P.E., Blieck A., Blom H., Clack J.A., Poty E., Thorez J., Janvier P. (2004) - Devonian tetrapod from western Europe. *Nature*, **427** (6973), 412-413.
- Cockbain A. (1989) - Distribution of Frasnian and Famennian stromatopores. *Memoir Ass. Australas. Palaeontologists*, **8**, 339-345.
- Conil R. (1961) - Les gîtes à stromatopores du Strunien de la Belgique. *Mém. Inst. géol. Univ. Louvain*, **22**, 335-369.
- Conil R., Dreesen R., Lentz M.-A., Lys M., Plodowski G. (1986) - The Devono-Carboniferous transition in the Franco-Belgium basin with reference to foraminifera and brachiopods. *Ann. Soc. géol. Belg.*, **109** (1), 19-26.
- Derycke-Khatir C. (2005) - Microrestes de Vertébrés du Paléozoïque supérieur de la Manche au Rhin. *Soc. géol. Nord, Publ.* **33**, 261 p.
- Derycke C., Cloutier R., Candilier A.M. (1995) - Palaeozoic vertebrates of northern France and Belgium : Part II - Chondrichthyes, Acanthodii, Actinopterygii (uppermost Silurian to Carboniferous). In : Lelièvre H., Wenz S., Blieck A. & Cloutier R. (eds.), Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs. *Géobios, Mém. Spéc.* **19**, 343-350.
- Dumoulin V., Coen M., Blockmans S. (2006) - Les coupes de référence et au-delà ... la cartographie géologique. Le cas de la Formation de Couvin et le passage de celle-ci à la Formation de Jemelle. Ce volume.
- Godefroid J. (1982) - Gedinnian lithostratigraphy and biostratigraphy of the Belgian Siegenian on the south and south-east borders of the Dinant synclinorium. A synopsis. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **55**, 97-137.
- Godefroid J. (1995) - Les brachiopodes (Pentamerida, Atrypida et Spiriferida) de la fin de l'Eifelien début du Givétien à Pondrôme, bord sud du synclinorium de Dinant. *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., Bull.* **65**, 69-116.
- Godefroid J., Blieck A., Bultynck P., Dejonghe L., Gerrienne P., Hance L., Meilliez F., Stainier P., Steemans P. (1994) - Les formations du Dévonien inférieur du Massif de la Vesdre, de la Fenêtre de Theux et du Synclinorium de Dinant (Belgique, France). *Mém. Expl. Cartes géol. Min. Belg.*, **38**, 1-144.
- Godefroid J., Stainier P. (1982) - Lithostratigraphy and biostratigraphy of the Belgian Siegenian on the south and south-east of the Dinant Synclinorium. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **55**, 139-163.
- Goffette O. (1991) - Le magmatisme varisque en Ardenne méridionale : un marqueur de l'évolution géodynamique d'une paléomarge. Thèse doct., Université Lille 1, 309 p. ; Villeneuve d'Ascq [inédit].
- Gosselet J. (1888) - L'Ardenne. Mém. explic. Carte Géol. Fr., Paris, Baudry et Cie, 889 p.

- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. eds. (2004) - A Geologic Time Scale 2004. Cambridge University Press, 589 p.
- Lacquement F. (2001) - L'Ardenne varisque. Déformation progressive d'un prisme sédimentaire préstructuré ; de l'affleurement au modèle de chaîne. *Soc. géol. Nord, Publ.* **29**, 285 p.
- Lacquement F., Mansy J.-L., Meilliez F., Van Vliet Lanoë B., Coen M., Corneille J.-P., Dumoulin V., Hanot F., Lemonne E., Oudoire T., Penisson J.P. (2003) - Notice explicative de la carte géologique de la France (1/50 000), feuille n° 40 Givet 2ème édition. Editions du BRGM, Orléans.
- Lecompte M. (1933) - Le genre Alveolites Lamarck dans le Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne. *Mém. Inst. Roy. Hist. Nat. Belg.*, **55**, 1-50.
- Lecompte M. (1939) - Les tabulés du Dévonien moyen et supérieur du bord sud du bassin de Dinant. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, **90**, 1-229.
- Lecompte M. (1951-1952) - Les stromatoporoïdes du Dévonien moyen et supérieur du Bassin de Dinant. *Mém. Inst. Roy. Hist. Nat. Belg.* Première partie [1951], **117**, 1-216. Deuxième partie [1952], **117**, 217-259.
- Legrand-Blain M. (1991) - Les Brachiopodes Productacés *Spinocarinfiera nigra* (Gosselet, 1888) et formes voisines dans le Dévono-Dinantien du Nord de la France et de la Belgique. *Ann. Soc. géol. Nord*, **1** (2ème série), 29-52.
- Le Maître D. (1933) - Description des Stromatoporoïdes de l'Assise d'Étroeungt. *Mém. Soc. géol. France*, **20**, 1-32.
- Maisey J.G. (1984) - Studies on the Paleozoic Selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. N° 3. Nominal species referred to *Ctenacanthus*. *Amer. Mus. Novitates*, **2774**, 1-20.
- Mansy J.-L., Lacquement F., Meilliez F., Van Vliet Lanoë B. (2003) - Carte géologique de la France (1/50 000), feuille n° 40 Givet 2ème Edition. Editions du BRGM, Orléans.
- Meilliez F. (1989) - Importance de l'événement calédonien dans l'allochtone ardennais ; essai sur une cinématique paléozoïque de l'Ardenne dans la chaîne varisque. Thèse doct. Etat, Université du Maine, 518 p. ; Le Mans [inédit].
- Mistiaen B. (2003) - An Emsian stromatoporoid from the St-Joseph Formation, Vireux, Southern Margin of the Dinant Synclinorium. *In* : International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera (Graz, Austria, 3-7 August 2003). Abstract : 70.
- Mistiaen B., Milhau B., Khatir A., Hou Hongfei, Vachard D., Wu Xiantao (1998) - Famennien terminal (Strunien) d'Étroeungt (Avesnois, Nord de la France) et d'Étaoucun (Guangxi, Chine du Sud). Incidences paléogéographiques des données relatives aux stromatopores et ostracodes. *Ann. Soc. géol. Nord*, **6** (2ème série), 97-104.
- Mistiaen B., Weyer D. (1999) - Late Devonian Stromatoporoid from the Sudetes Mountains (Poland), and endemism of the Upper Famennian to Uppermost Famennian (= " Strunian ") stromatoporoid fauna in western Europe. *Senckenbergiana Lethaea*, **79** (1), 51-61.
- Mottequin B. (2005) - Les brachiopodes de la transition Frasnien/Famennien dans le bassin de Namur-Dinant (Belgique). Systématique - Paléoécologie - Biostratigraphie - Extinctions. Thèse doct. Université Liège, 427 p. [inédit].
- Nicollin J.P., Brice D. (2004) - Stratigraphic value of some Strunian (Devonian, Latest Famennian) Productidina, Rhynchonellida, Spiriferida, Spiriferidina brachiopods. *Geobios*, **37**, 437-453.
- Pille L. (2004) - Biodiversité des Vertébrés éodévoniens à partir de l'étude des gisements de Wihéries et de Paliseul (Belgique). Mém. DEA BEFA, Univ. Lille 1, 48 p. ; Villeneuve d'Ascq [inédit].
- Pille L., Blicq A., Crônier C. (2004) - Biodiversité des Vertébrés éodévoniens à partir de l'étude des gisements de Wihéries et de Paliseul (Belgique). *Ann. Soc. géol. Nord*, 2e série, **11** (3), 121-122.
- Sartenaer P. (1985a) - The biostratigraphical significance of rhynchonellid genera at the Givetian-Frasnian boundary. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **75**, 311-318.
- Sartenaer P. (1985b) - The biostratigraphical significance of rhynchonellid genera at the Frasnian-Famennian boundary. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **75**, 319-330.
- Stearn C.W., Halim-Dihardja M.K., Nishida D.K. (1987) - An Oil-Producing Stromatoporoid Patch Reef in the Famennian (Devonian) Wabamun Formation, Normandville Field, Alberta. *Palaos*, **2**, 560-570.
- Stock C.W. (2005) - Devonian stromatoporoid originations, extinctions, and paleobiogeography: How they relate to the Frasnian-Famennian extinction. *In*: Over D.J., Morrow J.R. & Wignall P.B. (eds.), Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach. Developments in Palaeontology and Stratigraphy, Elsevier, Amsterdam, 71-92.
- Tourneur F. (1985) - Contribution à l'étude des tabulés du Dévonien moyen de la Belgique. Thèse Doct. Sci. Université Catholique Louvain-la-Neuve, 1-568 [inédit].
- Waterlot G., Beugnies A., Bonte A., Charlet J.M., Corsin P. (1973) - Ardenne. *In* : Waterlot G., Beugnies A. & Bintz J. (eds) : Ardenne, Luxembourg. Guides Géologiques Régionaux, Masson & Cie, Paris, 9-134.