

# Un nouveau ptéraspidiforme (Vertebrata, Heterostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg : nouvelles données paléo-ontogéniques

Vincent PERNÈGRE

Département Histoire de la Terre, UMR 5143, USM 0203,  
Muséum national d'Histoire naturelle, case postale 38,  
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Pernègre V. 2006. — Un nouveau ptéraspidiforme (Vertebrata, Heterostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg : nouvelles données paléo-ontogéniques. *Geodiversitas* 28 (2) : 239-248.

## RÉSUMÉ

*Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp. (Vertebrata, Heterostraci, Pteraspidiiformes) est identifié dans un gisement situé à la base de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitsberg). Le matériel connu est relativement restreint et demeure incomplet. Cependant, l'analyse morphologique conduite permet de dire que ce taxon possède des plaques orbitaires triangulaires et très développées mais pas d'épine dorsale. Ce nouveau taxon présente surtout une morphologie particulière au niveau de son disque ventral. Les stades concentriques successifs sont interprétés comme une trace évidente d'étapes de croissance, permettant ainsi de proposer un modèle paléo-ontogénique particulier pour ce genre. Cette proposition est confortée par la présence de spécimens juvéniles dans le gisement.

## ABSTRACT

*A new pteraspidiiform (Vertebrata, Heterostraci) from the Lower Devonian of Spitsbergen: new palaeo-ontogenetic data.*

*Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp. (Vertebrata, Heterostraci, Pteraspidiiformes) is found in a locality of the lowermost Wood Bay Formation (Lower Devonian, Spitsbergen). The available material remains rare and incomplete. The morphological analysis points out the development of the triangular orbital plates and the lack of dorsal spine. This new taxon shows a peculiar morphology of its ventral disc. The successive concentric stages are interpreted as an evidence of growth, which leads to propose a new palaeo-ontogeny model supported by the occurrence of juvenile specimens in the locality.

## MOTS CLÉS

Vertebrata,  
Heterostraci,  
Pteraspidiiformes,  
Pteraspidiidae,  
Pragian,  
Svalbard,  
Formation de Wood Bay,  
Woodfjord,  
paléo-ontogénie,  
nouveau genre,  
nouvelle espèce.

## KEY WORDS

Vertebrata,  
Heterostraci,  
Pteraspidiiformes,  
Pteraspidiidae,  
Pragian,  
Svalbard,  
Wood Bay Formation,  
Woodfjord,  
palaeo-ontogeny,  
new genus,  
new species.

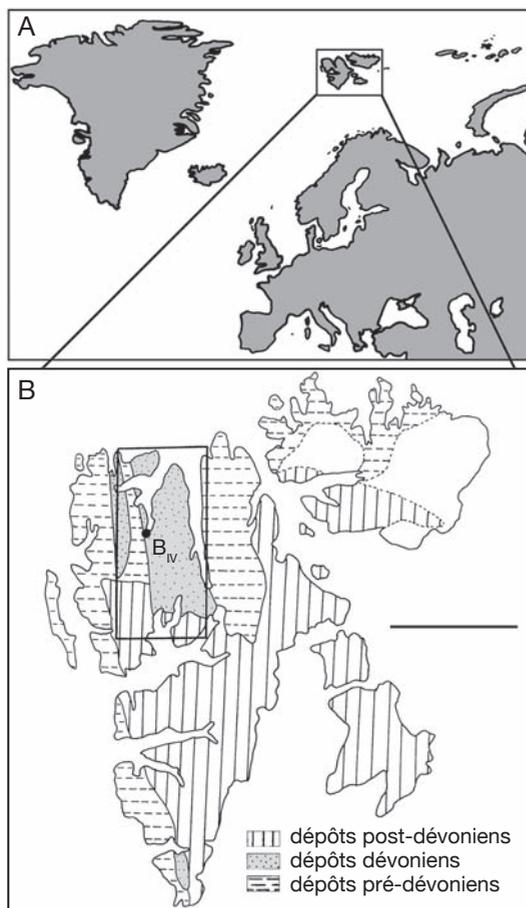


FIG. 1. — **A**, localisation de l'archipel du Svalbard en Europe du nord; **B**, géologie simplifiée du Spitsberg, localisation des gisements dévoniens (d'après Pernègre 2003 : fig. 1) et du gisement B<sub>IV</sub>. Échelle: 20 km.

## INTRODUCTION

La faune d'hétérostracés ptéraspidiformes de la Formation de Wood Bay (Spitsberg, Europe du Nord; Fig. 1) est actuellement riche de trois genres et de 10 espèces différentes (Blicek *et al.* 1987; Pernègre 2002, 2003, 2004b). Cette diversité n'a été mise en évidence que très récemment, en partie grâce à une étude qui se voudrait exhaustive des faunes rencontrées dans les gisements récoltés lors des expéditions françaises au Svalbard en 1964 (dirigée par J. P. Lehman), 1969 (MNHN-CNRS) et 2002-2003 (IPEV).

La plupart des formes rencontrées se trouvent en abondance dans certains gisements, comme par exemple *Doryaspis arctica* Pernègre, 2002 et *Xylaspis prima* (Pernègre, 2003) dans la localité désignée B<sub>IV</sub> (Fig. 1B). De ce fait, leurs études, descriptions et reconstitutions ont pu être faites de manière rigoureuse et quasi-complète, grâce au nombre important de spécimens disponibles et au fait que beaucoup d'éléments du bouclier sont représentés.

Cependant, il est apparu que, parmi la grande quantité de matériel disponible, se trouvaient aussi des éléments de carapaces différents de ceux des genres bien connus. Ces éléments apparaissent seulement dans un gisement (Fig. 1B) et de manière beaucoup plus parcimonieuse que les autres formes. Les différents composants squelettiques ne sont souvent représentés que par un seul ou un nombre très restreint de spécimens. Ainsi, est-il possible de décrire ces éléments, mais en revanche il est plus difficile de les classer et de proposer une reconstitution de l'anatomie du taxon.

Ces éléments isolés et rares ont été regroupés en un seul genre pour raisons de similitudes et compatibilités morphologiques. Cependant, de futures investigations sur ce matériel inédit sont à prévoir afin de compléter les données présentées ici.

## ABRÉVIATIONS CNRS

Centre national de la Recherche scientifique;

## IPEV MNHN

Institut Paul Émile Victor;  
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;

## MNHN-SVD

sigle utilisé par le Département Histoire de la Terre, pour les collections de Paléontologie provenant du Spitsberg (Muséum national d'Histoire naturelle – Svalbard Dévonien).

## SYSTÉMATIQUE

Classe HETEROSTRACI Lankester, 1868  
Ordre PTERASPIDIFORMES Berg, 1940  
Sous-ordre PTERASPIDOIDEI *sensu*  
« Pteraspidina » Janvier, 1996  
Famille PTERASPIDIDAE Claypole, 1885

Genre *Woodfordaspis* n. gen.

ESPÈCE TYPE. — *Woodfordaspis felixi* n. sp., seule espèce.

ÉTYMOLOGIE. — De Woodfjord (nord du Spitsberg), lieu de récolte du matériel et du grec *-aspis* (bouclier).

DIAGNOSE. — Connue pour l'espèce. On se référera donc à la diagnose de cette dernière pour le genre.

*Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp.  
(Figs 2-5)

HOLOTYPE. — Le spécimen MNHN-SVD 1527a, b est désigné comme holotype (Figs 2D; 3; 4C). Il s'agit d'un disque ventral en empreinte et contre-empreinte dont on observe principalement la couche osseuse basale.

ÉTYMOLOGIE. — Espèce dédiée au Professeur Daniel Félix Goujet (MNHN).

MATÉRIEL ET LOCALITÉ. — Tous les éléments actuellement connus sont isolés et le matériel est surtout composé de disques ventraux. Il existe aussi quelques disques dorsaux, une plaque pinéale et une plaque orbitaire. Certains disques ventraux proviennent d'individus juvéniles car leur taille est réduite par rapport aux autres spécimens. Cette nouvelle forme présente une extension géographique extrêmement limitée puisque les spécimens récoltés proviennent d'un unique gisement, dans la région du Woodfjord au nord du graben dévonien du Spitsberg (Fig. 1B). Ce gisement, situé sur le flanc sud de Sigurdfjellet (localité B<sub>IV</sub> sur les minutes de terrain), appartient au Membre du Dicksonfjord, dans la division faunique de Sigurdfjellet (Pernègre 2002, 2003; Pernègre & Dupret 2004).

SPÉCIMENS RÉPERTORIÉS. — Adultes: MNHN-SVD 739, 1510-1512, 1523, 1527, 1529, 1544, 1574. Juvéniles: MNHN-SVD 1518-1519, 1528.

FAUNE ASSOCIÉE. — Les ptéraspidiformes que l'on trouve dans le même gisement sont: *Doryaspis arctica* (Pernègre 2002), *Gigantaspis* sp. (Pernègre 2004b) et *Xylaspis prima* (Pernègre 2003, 2004a).

DIAGNOSE. — Disque ventral ovale, avec plusieurs zones concentriques visibles s'accumulant vers l'avant du disque. La couche médiane cancellaire, absente dans la zone centrale du disque ventral, apparaît progressivement dans les zones suivantes. Plaque pinéale en forme de croissant. Plaque orbitaire allongée et triangulaire. Disque dorsal en forme d'écu. Absence d'épine dorsale.

## DESCRIPTION COMPARATIVE DE LA CARAPACE

Le matériel rapporté à cette espèce est souvent limité. Nous ne connaissons que trois plaques pour le bouclier dorsal: une orbitaire, une pinéale et quatre disques dorsaux. Du bouclier ventral, nous ne connaissons que cinq disques ventraux.

*Bouclier dorsal*

**Plaque pinéale.** Elle est plus large que longue (Fig. 2B). Son bord antérieur est presque droit, tandis que le bord postérieur est fortement convexe. Les bords latéraux sont inexistantes comme sur *Cosmaspis transversa* Denison, 1970 (Blicek 1984). Cela donne à cette plaque une forme de croissant très fin, contrairement à la majorité des ptéraspidiformes qui possèdent des plaques plus larges, voire quadrangulaires, comme sur *Blicekaspis* Elliott & Ilyes, 1996 ou le cas extrême de *Alaekaspis* Voichyshyn, 1999. Les rides de dentine de l'ornementation sont concentriques autour d'un primordium médian, comme sur la majorité des ptéraspidiformes.

**Plaques orbitaires (paires).** Elles sont connues par un unique exemplaire vu par sa face interne (Fig. 2A). Cette plaque présente une forme générale triangulaire très plate. Le processus postérieur est très long, il s'agit du processus le plus développé. Les processus antérieur et médian semblent très réduits. L'orbite est proche du bord externe de la plaque orbitaire, elle s'ouvre antéro-latéralement sur la face dorsale de l'animal.

**Disque dorsal.** Il est en forme d'écu légèrement bombé (Fig. 2E). La partie antérieure est triangulaire. Le bord antérieur est inexistant, car les deux bords latéraux se rejoignent dans la zone antérieure du disque. Le bord postérieur est concave de chaque côté d'un petit processus médian qui, semble-t-il, correspond à l'épine dorsale (Fig. 2E), comme sur les genres *Xylaspis* Pernègre, 2004 et *Doryaspis* White, 1935 (Pernègre 2002, 2003). Le disque dorsal est plus large dans sa partie postérieure, du fait de la divergence des bords latéraux vers l'arrière. Il semble que l'ornementation se compose de rides de dentine tuberculées (visible par impression sur la gangue du spécimen MNHN-SVD 1510).

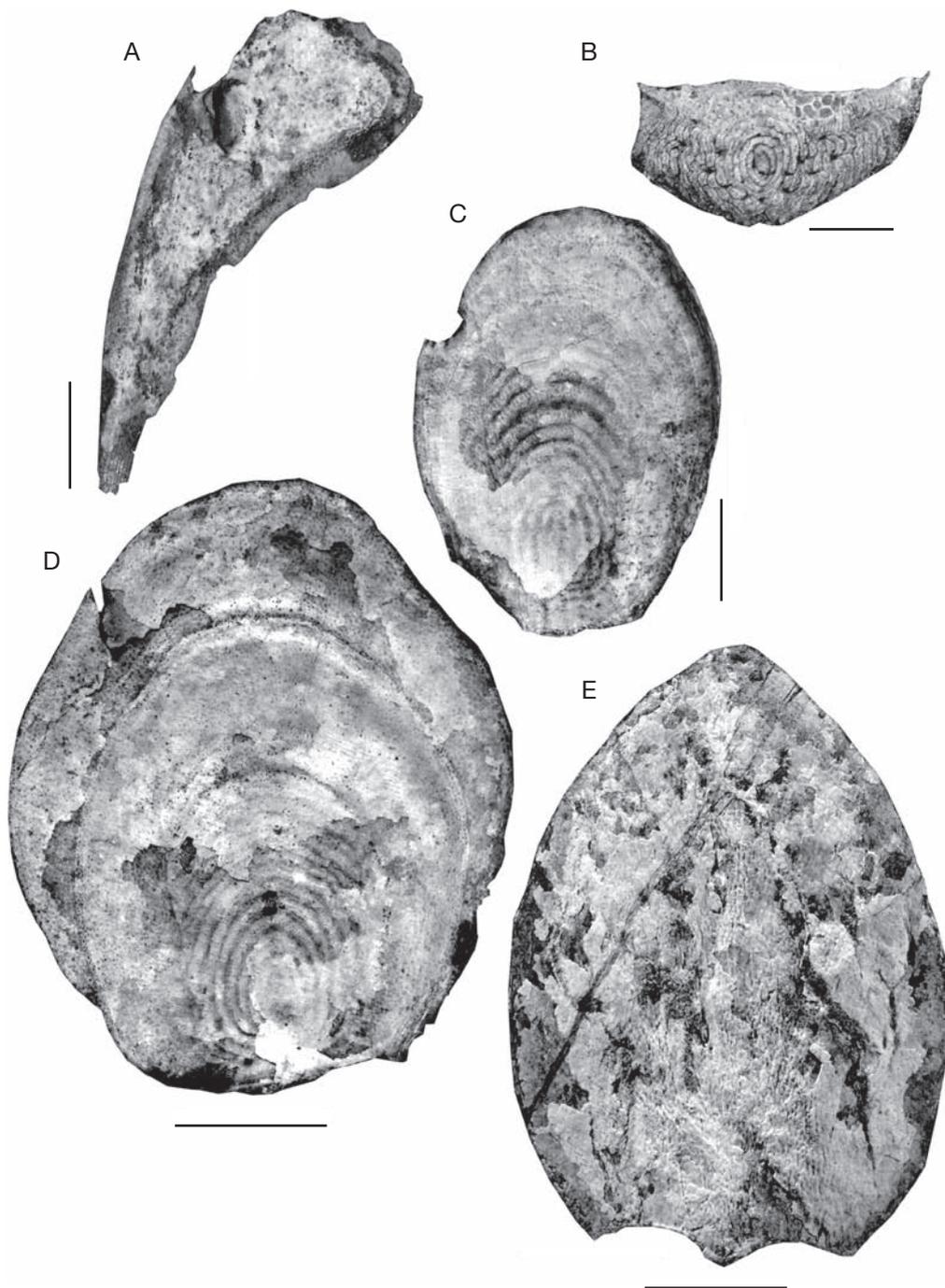


FIG. 2. — *Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp., Formation de Wood Bay, Membre du Dicksonfjord, Dévonien inférieur, Woodfjord, Spitsberg: **A**, plaque orbitaire, vue interne, MNHN-SVD 1511; **B**, plaque pinéale, vue externe, MNHN-SVD 739a; **C**, disque ventral juvénile, vue interne, MNHN-SVD 1519; **D**, holotype, disque ventral adulte, vue interne, MNHN-SVD 1527a; **E**, disque dorsal, vue externe de la couche basale d'os lamellaire, MNHN-SVD 1574. Localité B<sub>IV</sub>. Échelles: A, C, 5 mm; B, 2 mm; D, E, 10 mm.

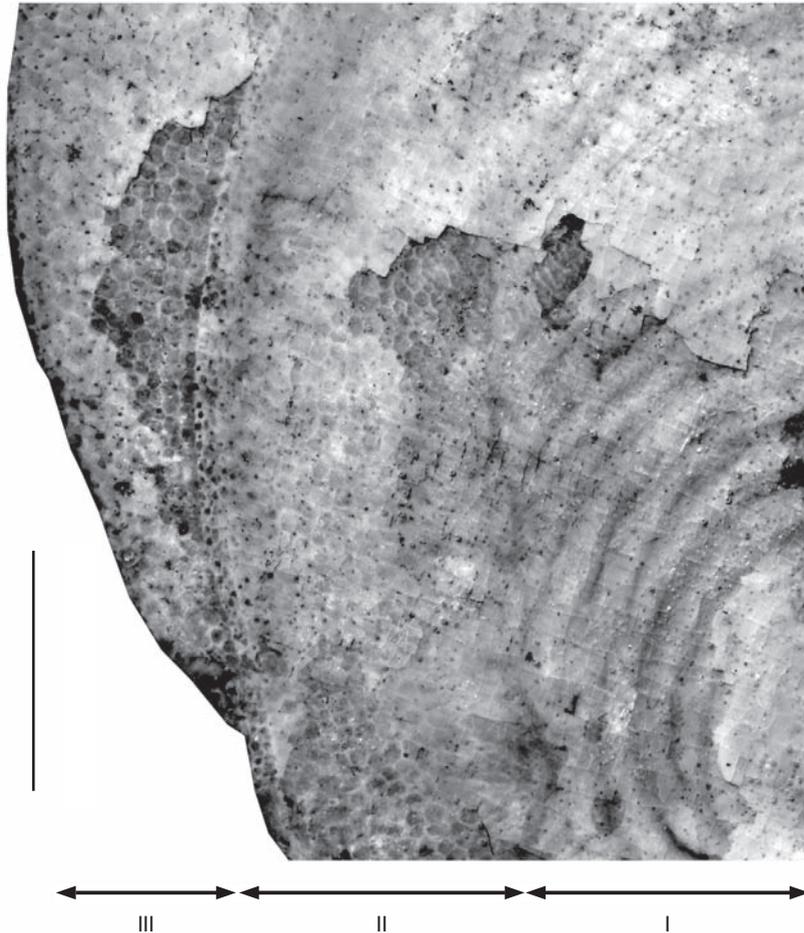


FIG. 3. — *Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp., Formation de Wood Bay, Membre du Dicksonfjord, Dévonien inférieur, Woodfjord, Spitsberg, détail d'une vue interne d'un disque ventral montrant les trois principales zones du disque: I, zone centrale avec absence de couche cancellaire moyenne et impression des rides de l'ornementation sur la couche basale; II, zone moyenne où apparaît progressivement la couche médiane; III, dernière zone où les trois couches caractéristiques des ptéraspidiformes sont présentes. Holotype, MNHN-SVD 1527a. Localité B<sub>IV</sub>. Échelle: 5 mm.

#### *Bouclier ventral*

**Disque ventral.** Le disque d'un individu adulte est ovale et très plat (Fig. 2D), sa largeur maximale se situe environ à la moitié de sa longueur. Le bord antérieur est court et presque rectiligne, les bords latéraux sont convexes l'un par rapport à l'autre et le bord postérieur est aussi convexe. Le disque ventral comprend au moins trois zones différentes disposées les unes autour des autres. Elles se distribuent vers l'avant du disque (Fig. 2D). La zone la plus centrale contient le primordium de la plaque et ne

possède pas de couche moyenne cancellaire (Figs 2D; 3), composition inconnue sur tous les autres ptéraspidiformes. Dans la seconde zone, autour de la première, la couche moyenne fait progressivement son apparition (Fig. 3), puis dans la troisième zone, le disque possède les trois couches verticales caractéristiques des ptéraspidiformes (Fig. 3). Une quatrième zone, identique dans sa composition à la troisième, est observable sur les plus grands spécimens. Ces différentes zones pourraient correspondre à différents stades de croissance (voir Discussion).

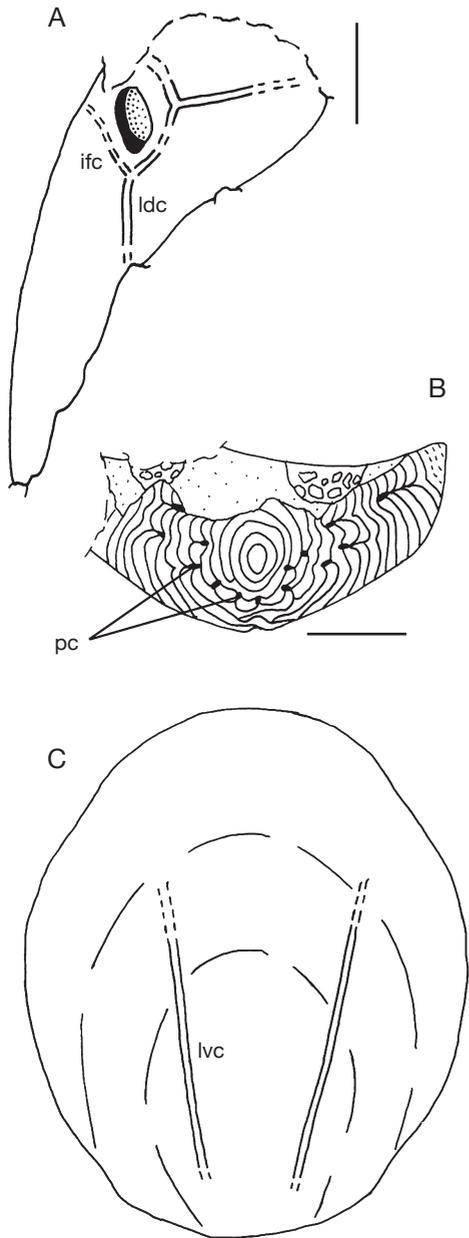


FIG. 4. — *Woodfjordaspis felixi* n. gen., n. sp., Formation de Wood Bay, Membre du Dicksonfjord, Dévonien inférieur, Woodfjord, Spitsberg, tracé des canaux du système sensoriel latéral sur les différentes plaques où il est connu : **A**, plaque orbitaire, vue interne, MNHN-SVD 1511 ; **B**, plaque pinéale, vue externe, MNHN-SVD 739a ; **C**, disque ventral, vue interne, holotype, MNHN-SVD 1527a. Localité B<sub>IV</sub>. Abréviations : **ifc**, canal infra-orbitaire ; **ldc**, canal latéral dorsal ; **lvc**, canal latéral ventral ; **pc**, canal pinéal. Échelles : A, 5 mm ; B, 2 mm ; C, 10 mm.

#### Canaux du système sensoriel latéral

Le canal pinéal passe dans la plaque pinéale et marque une courbure en passant derrière le primordium de la plaque (Fig. 4B). Ce caractère est représentatif des Pteraspidoidei (*sensu* « Pteraspidina » Janvier, 1996).

Dans la plaque orbitaire (Fig. 4A), le canal latéral dorsal arrive très haut sur la plaque, presque au niveau de l'orbite. De ce fait, son trajet est très court. Le canal post-orbitaire passe près de l'orbite ainsi que le canal infra-orbitaire.

Les disques dorsaux présents dans le matériel sont tous très abîmés. Ils sont même souvent uniquement représentés par leur couche basale d'os lamellaire. Par conséquent, aucune observation du système latéral n'a pu être réalisée au niveau du disque dorsal de *Woodfjordaspis felixi* n. gen., n. sp.

Sur le disque ventral, les canaux latéraux ventraux sont relativement loin des bords du disque et sont légèrement convergents d'avant en arrière (Fig. 4C). Aucune commissure transversale n'a été observée pour le moment. Si elles existent, elles sont probablement de taille réduite car dans la partie postérieure du disque, les canaux latéraux sont proches l'un de l'autre (Fig. 4C).

#### Reconstitution

La figure proposée est composée d'une unique vue du bouclier dorsal (Fig. 5A). En effet, il s'agit du seul bouclier pour lequel nous connaissons plusieurs plaques. Seules les zones antérieure (Fig. 5A), où se situe le rostre, et latérales, où se situent les plaques branchiales, sont actuellement inconnues. Aucun canal n'est reporté sur cette reconstitution car le schéma du système latéral est encore très mal connu.

#### DISCUSSION ET HYPOTHÈSE DE CROISSANCE SUR *WOODFJORDASPIS* N. GEN.

Il apparaît que sur *Woodfjordaspis felixi* n. gen., n. sp. la plaque pinéale occupe une position assez différente de ce qui est communément observé sur les autres ptéraspidiformes (White 1935 ; Elliott 1983 ; Blicek 1984 ; Ilyes & Elliott 1994). En effet,

cette dernière se trouve enserrée entre les deux plaques orbitaires et ne possède apparemment pas de contact avec le disque dorsal, sauf au niveau d'une petite encoche médiane sur son bord postérieur (Figs 2B; 5A). Cette particularité est sans doute liée au fait que le disque dorsal de cette nouvelle espèce ne possède qu'une pointe antérieure formée par la confluence des deux bords latéraux du disque (Fig. 2E).

L'ornementation du disque ventral est connue bien qu'aucun de nos spécimens n'ait été dégagé en vue externe. L'impression de l'ornementation superficielle est visible dans la zone centrale des disques (Figs 2D; 3). Cette zone ne possède pas de couche moyenne cancellaire et de ce fait, la couche externe de dentine est directement en contact avec la couche basale d'os lamellaire qui est très épaisse : les rides de dentine de l'ornementation se trouvent « imprimées » sur la couche basale (Figs 2D; 3). Il apparaît que les rides de l'ornementation sont très prononcées et larges, soit environ une ride par millimètre. Elles sont concentriques à partir du primordium de la plaque et semblent totalement lisses.

L'ornementation du disque dorsal est en partie observable sur le spécimen MNHN-SVD 1510. Elle est aussi composée de rides de dentine larges, on peut en compter deux par millimètre vers les bords du disque, et environ trois par millimètre dans la zone centrale. Ces rides sont toutes tuberculées. Les tubercules sont de forme arrondie et semblent se répartir uniformément sur les rides, ce qui diffère des autres genres connus au Spitsberg (*Xylaspis*, *Doryaspis* et *Gigantaspis*).

L'ornementation différente observée entre le disque dorsal et le disque ventral ne peut pas être considérée comme un caractère discriminant deux formes distinctes. En effet, le disque ventral de *Woodfordaspis* n. gen. est très plat et le disque dorsal est bombé ; il est possible que cette forme occupait une niche écologique nectobenthique et vivait sur le fond sableux. Des frottements intervenaient sur le disque ventral lors du déplacement, ce qui pourrait expliquer l'absence de tubercules sur l'ornementation et la présence de rides plus trapues (résistance à l'usure). Une observation similaire a d'ailleurs été réalisée sur d'autres hétérostracés comme *Tra-*

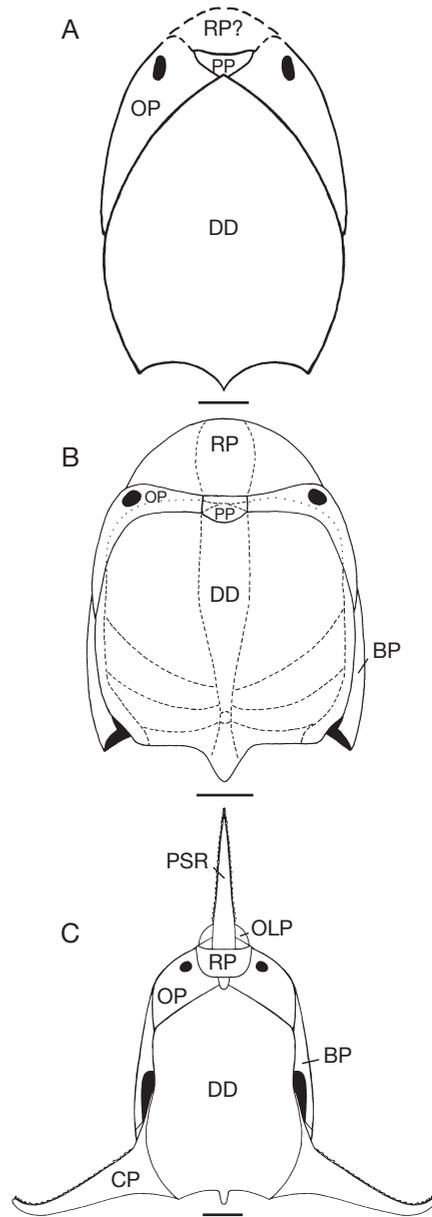


FIG. 5. — Reconstitution du bouclier dorsal, Formation de Wood Bay, Membre du Dicksonfjord, Dévonien inférieur, Woodfjord, Spitsberg : **A**, *Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp. ; **B**, *Xylaspis prima* (Pernègre, 2003), d'après Pernègre (2003 : fig. 7A) ; **C**, *Doryaspis nathorsti* (Lankester, 1884), d'après Pernègre (2004b : fig. 3A). Abréviations : **BP**, plaque branchiale ; **CP**, plaque cornuale ; **DD**, disque dorsal ; **OLP**, plaque orale latérale ; **OP**, plaque orbitaire ; **PP**, plaque pinéale ; **PSR**, pseudorostre ; **RP**, plaque rostrale. Échelles : A, 5 mm ; B, C, 10 mm.

*quairaspis mackenziensis* Dineley & Loeffler, 1976 (p. 32-38), *Natlaspis planicosta* Dineley & Loeffler, 1976 (p. 140-144) ou *Cyathaspis banksi* Huxley & Salter, 1856 (Denison 1964 : 357-359).

L'absence constatée sur *Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp. d'épine dorsale est assez commune parmi les espèces de ptéraspidiformes du Spitsberg. Les genres *Doryaspis* et *Xylaspis* présentent eux aussi une absence complète d'épine dorsale indépendante (Pernègre 2002, 2003). Dans chacun de ces trois genres, l'épine est remplacée par un petit processus médio-postérieur du bouclier dorsal. Ce processus ne mime en aucun cas une épine dorsale puisqu'il ne possède aucune extension verticale. Il forme seulement une pointe qui se détache du bord postérieur du disque dorsal (Fig. 2E). Ce caractère est, pour le moment, uniquement connu pour ces espèces du Spitsberg. Les trois genres qui partagent ce caractère commun sont tous très différents morphologiquement : *Doryaspis* est trapu avec des appendices latéraux et antérieur très développés et un disque ventral très bombé (Fig. 5C), *Xylaspis* est en revanche très large et plat dorsoventralement (Fig. 5B) et *Woodfordaspis* n. gen. est relativement plat ventralement et semble plutôt être une forme allongée (Fig. 5A). Ce caractère a donc peu de chance d'avoir une signification de possible parenté entre des formes qui sont si différentes morphologiquement. Il est possible en revanche qu'un tel caractère soit en relation avec une adaptation au milieu de vie puisque ces formes sont présentes dans les mêmes niveaux. Il se peut donc que, malgré des modes de vie différents, elles vivaient dans une tranche d'eau limitée. Ce type d'adaptation est d'autant plus possible qu'une observation similaire a été faite sur des formes américaines qui possèdent une épine dorsale tout à fait particulière, décrite par Denison (1970 : 8) comme « scale-like » et que l'on ne retrouve que dans les gisements nord-américains. Chacun des deux types morphologiques présentés ici pourrait être mis en relation avec un mode de vie particulier par rapport aux formes les plus communes qui présentent une épine dorsale à développement haut et fin (par exemple *Unarkaspis schultzei* Elliott, 1983 [fig. 8] ; *Pirumaspis lancasteri* Ilyes & Elliott, 1994 [fig. 4] ; *Rhinopteraspis dunensis* (Roemer, 1855) in

Fahlbusch 1957 [fig. 25]). On trouve cependant au Spitsberg, dans les mêmes terrains que les formes sans épine dorsale, une forme qui en possède : *Gigantaspis* sp. (signalé par Pernègre 2004b). Même si la question de parenté ou d'adaptation ne peut être résolue, ce caractère est assez particulier pour être signalé et décrit ici.

La plus grande particularité du genre *Woodfordaspis* n. gen. se situe au niveau de la composition de son disque ventral (Fig. 3). Nous savons en effet que ce dernier, sur les individus adultes, ne possède pas une composition homogène en trois couches verticales comme tous les autres ptéraspidiformes. Au contraire, il possède un disque ventral présentant une structure hétérogène qui se résume en trois zones essentiellement (Fig. 3) : la zone centrale du disque est composée d'une couche basale d'os lamellaire très épaisse et de la couche superficielle de rides de dentine, dont les reliefs se trouvent imprimés sur la couche basale. La seconde zone, entourant la première vers l'avant du disque, présente les deux mêmes couches, mais la couche médiane cancellaire y apparaît progressivement (Fig. 3). Enfin une troisième zone entoure la précédente et possède la composition classique des ptéraspidiformes, en trois couches verticales (Blieck 1984 : 15). Sur certains spécimens, un début de quatrième zone est observable et présente la même composition, classique, que la troisième. Des spécimens juvéniles de disques ventraux sont observables dans le matériel (Fig. 2C). Ces derniers présentent une composition tout à fait particulière qui est celle de la zone centrale du disque observée sur les adultes : une couche basale d'os lamellaire épaisse directement en contact avec la couche de dentine (Fig. 2C, D). De ces observations, il est possible de proposer un modèle de croissance que l'on pourrait considérer comme différentiel. *Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp. présenterait au moins trois stades de croissance : le premier stade, dit « juvénile », où la couche médiane cancellaire est absente, un stade « adolescent », où lors de sa croissance la couche médiane apparaît autour de la première zone, et enfin, une phase « adulte » complète où lors de la croissance du bouclier la composition verticale est la même que sur tous les autres ptéraspidiformes. Sur les autres ptéraspidiformes,

aucune évidence de la croissance n'a pu être mise à jour comme dans le cas présent, du fait que les disques adultes observés sur tous les autres genres connus possèdent une structure homogène. Des individus juvéniles de *Xylaspis prima*, *Lampraspis tuberculata* Denison, 1970 et *Cosmaspis transversa* Denison, 1970 sont cependant connus (Denison 1971, 1973; Pernègre 2003). De l'étude des deux derniers taxons, Denison (1971, 1973) propose un schéma de croissance pour la famille entière: en premier lieu, la couche supérieure de dentine apparaîtrait seule. La couche moyenne se formerait progressivement lors de la croissance des plaques. Finalement, dans les stades les plus avancés, la couche basale d'os lamellaire serait mise en place. Le tout se formerait ainsi de façon homogène sur l'ensemble du bouclier. Ce schéma de croissance permet d'expliquer l'homogénéité jusque-là constatée, dans la composition verticale des boucliers adultes. Sur les spécimens juvéniles de *Xylaspis*, la couche basale est semble-t-il très fine, mais toutes les couches sont présentes, les spécimens juvéniles de *Xylaspis* ne variant, par rapport aux individus adultes, que par leur ornementation (Pernègre 2003). Les spécimens juvéniles de *Xylaspis* sont de taille identique aux juvéniles de *Woodfordaspis* n. gen., mais plus grands que ceux illustrés par Denison (1971, 1973). Il semble donc que le modèle proposé par Denison ne s'applique pas à l'ensemble des ptéraspidiformes, et notamment à *Woodfordaspis* n. gen. qui semble être le seul au sein de l'ordre à présenter une croissance différentielle qui reste marquée et observable sur les individus adultes (Fig. 2D). Cependant, le disque dorsal de *Woodfordaspis* n. gen. ne semble pas posséder les mêmes caractéristiques ontogéniques que le disque ventral. En effet, sur le spécimen le plus complet (MNHN-SVD 1574), aucune trace de croissance différentielle n'est observable. Il semble que ce disque présente une structure adulte homogène comme tous les autres ptéraspidiformes. À partir de ces observations et des travaux précédents, il est dès lors possible de proposer deux hypothèses complémentaires quant à l'ontogénie des disques de la carapace céphalothoracique des hétérostracés:

1) l'ontogénèse des disques dorsaux et ventraux serait différente au sein d'un même groupe (genre,

espèce). Cette proposition est rendue possible par les observations des disques de *Woodfordaspis* n. gen. Elle permet aussi, en partie, de proposer une possible explication des ornements qui diffèrent entre les disques dorsaux et ventraux au sein de certaines espèces (*Ctenaspis* Kiaer, 1930 in Dineley 1976). Cependant ce cas n'est certainement pas une généralité du fait que la grande majorité des ptéraspidiformes (et des hétérostracés) ont une structure adulte homogène dorsalement et ventralement; 2) les modalités de croissance ontogéniques seraient différentes suivant les groupes considérés. Cependant, le matériel permettant des observations ontogéniques au sein des ptéraspidiformes est assez limité (Denison 1971, 1973; Pernègre 2003). De nouvelles observations permettraient peut-être de confirmer ces propositions ou de les infirmer voire même d'en proposer de nouvelles.

Il est donc possible qu'au sein des ptéraspidiformes (voire des hétérostracés) il y ait différents types de développements ontogéniques du bouclier céphalothoracique. Cela pourrait expliquer les développements assez spectaculaires de certaines formes comme *Doryaspis* White, 1935, *Eucyclaspis* Denison, 1970, *Lamiaspis* Ilyes & Elliott, 1994 ou encore *Panamintaspis* Elliott & Ilyes, 1996 (Denison 1967; Blicek 1984; Pernègre 2002).

## CONCLUSION

La faune d'hétérostracés de la Formation de Wood Bay (Spitsberg) s'enrichit d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce: *Woodfordaspis felixi* n. gen., n. sp. Cette espèce se localise stratigraphiquement dans les niveaux de base de la formation et dans un seul gisement. Elle est connue de façon incomplète, mais des caractères morphologiques particuliers sont observables. Ces derniers permettent de proposer un modèle paléo-ontogénique totalement nouveau au sein de l'ordre, voire de la classe. Les informations ontogéniques connues sur les hétérostracés demeurent encore limitées et il n'est donc pas possible de conclure en faveur d'un modèle particulier de croissance. À l'heure actuelle seuls deux modèles sont proposés, celui de Denison (1973) et celui qui est présenté ici.

## Remerciements

Je suis particulièrement reconnaissant au Professeur D. Goujet (MNHN) qui m'a permis de travailler sur ce matériel et qui a épaulé l'ensemble de mon travail ces quatre dernières années. Je remercie messieurs P. Janvier (MNHN), A. Blicek (Université des Sciences et Technologies de Lille, Villeneuve d'Ascq), A. de Ricqlès (Collège de France, Paris), H. Lelièvre (MNHN) et D. K. Elliott (Northern Arizona University) pour leur aide et leurs remarques sur le manuscrit original. Je suis aussi grandement redevable à l'IPEV, institut qui a financé la mission biennale au Spitsberg (2002-2003) et à laquelle j'ai participé.

## RÉFÉRENCES

- BLIECK A. 1984. — Les hétérostracés ptéraspidiformes. Systématique, phylogénie, biogéographie. *Cahiers de Paléontologie* (section Vertébrés): 1-199.
- BLIECK A., GOUJET D. & JANVIER P. 1987. — The vertebrate stratigraphy of the Lower Devonian (Red Bay Group and Wood Bay Formation) of Spitsbergen. *Modern Geology* 11: 197-217.
- DENISON R. H. 1964. — The Cyathaspididae. A family of Silurian and Devonian jawless Vertebrates. *Fieldiana: Geology* 13 (5): 309-473.
- DENISON R. H. 1967. — A new *Protaspis* from the Devonian of Utah, with notes on the classification of the Pteraspidae. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 47 (311): 31-37.
- DENISON R. H. 1970. — Revised classification of Pteraspidae with description of new forms from Wyoming. *Fieldiana: Geology* 20: 1-41.
- DENISON R. H. 1971. — Sur la queue des Heterostraci (Agnatha). *Forma et Functio* 4: 87-99.
- DENISON R. H. 1973. — Growth and wear of the shield in Pteraspidae (Agnatha). *Palaeontographica A* (143): 1-10.
- DINELEY D. L. 1976. — New species of *Ctenaspis* (Ostracodermi) from the Devonian of Arctic Canada, in CHURCHER C. S. (ed.), *Essays on Palaeontology in Honour of Loris Shano Russell*. Royal Ontario Museum, Toronto: 26-44.
- DINELEY D. L. & LOEFFLER E. J. 1976. — Ostracoderm faunas of the Delorme and Associated Siluro-Devonian Formations, North West Territories, Canada. *Palaeontology, Special Papers* 18: 1-218.
- ELLIOTT D. K. 1983. — New Pteraspidae (Agnatha, Heterostraci) from the Lower Devonian of Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2 (4): 389-406.
- FAHLBUSCH K. 1957. — *Pteraspis dunensis* Roemer, eine Neubearbeitung der Pteraspidenfunde (Agnathen) von Overath. *Palaeontographica A* (108): 1-56.
- ILYES R. R. & ELLIOTT D. K. 1994. — New Early pteraspids (Agnatha, Heterostraci) from East-Central Nevada. *Journal of Paleontology* 68 (4): 878-892.
- JANVIER P. 1996. — *Early Vertebrates*. Oxford University Press, Oxford, 393 p.
- PERNÈGRE V. N. 2002. — The genus *Doryaspis* White (Heterostraci) from the Lower Devonian of Vestspitsbergen, Svalbard. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (4): 735-746.
- PERNÈGRE V. N. 2003. — Un nouveau genre de Pteraspidae (Vertebrata, Heterostraci) de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitsberg). *Geodiversitas* 25 (2): 261-272.
- PERNÈGRE V. N. 2004a. — *Xylaspis* n. nov., a new name for *Spitsbergaspis* Pernègre, 2003, not *Spitsbergaspis* Pribyl & Vanek, 1980. *Geodiversitas* 26 (1): 157-158.
- PERNÈGRE V. N. 2004b. — Biostratigraphy of Pteraspidae (Agnatha, Heterostraci) from the Wood Bay Formation, Lower Devonian, Spitsbergen. *Fossils and Strata* 50: 1-7.
- PERNÈGRE V. N. & DUPRET V. 2004. — Evidences of biostratigraphic correlations within the Wood Bay Formation (Lower Devonian, Spitsbergen). *Acta Universitatis Latviensis* 679: 148-157.
- WHITE E. I. 1935. — The ostracoderm *Pteraspis* Kner and the relationships of the agnathous vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 225: 381-457.

Soumis le 22 mars 2005;  
accepté le 20 octobre 2005.