

Systematic Palaeontology (Vertebrate Palaeontology) / Paléontologie systématique

First Devonian dipnoans (Vertebrata, Sarcopterygii) from Spitsbergen

Gaël Clément^{a,1}, Vincent Dupret^a, Daniel Goujet^{a,*}
Vincent Pernègre^a, Jean-Claude Roy^b

^aUMR 5143 du CNRS, département 'Histoire de la Terre', 'Paléodiversité',
Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

^bUMR 7072 du CNRS, laboratoire de tectonique, université Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, 4, place Jussieu, 75252 Paris, France

Received 18 November 2005; accepted after revision 18 May 2006

Available online 07 July 2006

Presented by Philippe Taquet

Abstract

For the first time, dipnoan remains are described from the Devonian of Spitsbergen. According to the stratigraphy and the associated vertebrate fauna, they are considered as Late Emsian–Early Eifelian in age. Unfortunately remains are too sketchy and non-diagnostic to be referred or compared to a known Devonian dipnoan. This new material, determined as *Dipnoi* gen. et sp. indet., is nevertheless important in biostratigraphical and palaeobiogeographical points of view, since it is amongst the earliest dipnoan occurrences, and the first one in the Devonian of Spitsbergen. **To cite this article: G. Clément et al., C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Résumé

Première occurrence de dipneustes (Vertébrés sarcoptérygiens) dans le Dévonien du Spitzberg. Des restes de dipneustes du Dévonien du Spitzberg sont décrits pour la première fois. D'après la stratigraphie et la faune de vertébrés associée à ces restes, ils sont considérés comme étant d'âge Emsien supérieur à Eifélien inférieur. Les spécimens sont malheureusement trop rares et peu diagnostiques pour pouvoir être attribués ou même comparés aux autres dipneustes dévoniens décrits. Ce nouveau matériel, déterminé comme *Dipnoi* gen. et sp. indet., est néanmoins important, du double point de vue biostratigraphique et paléobiogéographique. En effet, ces spécimens de dipneustes, parmi les plus anciens découverts, sont les premiers à être signalés dans le Dévonien du Spitzberg. **Pour citer cet article : G. Clément et al., C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Eifelian; Emsian; Sarcopterygii; Palaeoenvironment; Palaeobiogeography

Mots clés : Eifélien ; Emsien ; Sarcoptérygiens ; Paléoenvironnement ; Paléobiogéographie

* Corresponding author.

E-mail address: goujet@mnhn.fr (D. Goujet).

¹ Current address: Subdepartment of Evolutionary Organismal Biology, Department of Physiology and Developmental Biology, Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 18A Norbyvägen, SE 752 36 Uppsala, Sweden.

Version française abrégée

Introduction

De très nombreuses missions géologiques européennes se sont succédé depuis la fin du XIX^e siècle au Spitzberg, révélant ainsi sa richesse et sa diversité en fossiles de vertébrés inférieurs. Cependant, aucun reste de dipneuste n'y avait jamais été signalé dans le Dévonien. Le matériel décrit dans ce travail a été récolté au cours de la mission française CAST (Cartographie géologique, paléontologie, stratigraphie et tectonique) dans les terrains d'âge Dévonien inférieur et moyen du Sud d'Andrée Land, au Spitzberg. Cette région, géologiquement et paléontologiquement mal connue en comparaison de la région nord d'Andrée Land, a livré les premiers restes de dipneustes dévoniens du Spitzberg.

Matériel

L'essentiel du matériel provient d'un bloc isolé contenant des écailles et quelques os dermiques brisés, fragmentaires et difficiles à déterminer, excepté un opercule (MNHN-SVD 498, Fig. 1). Ce bloc est composé d'un grès psammitique gris-vert, légèrement calcaireux, présentant de petits galets argilo-calcaires épars et une couche distincte de graviers détritiques. Ce bloc contient également une grande quantité de restes verdâtres de plantes hachées. La faune de vertébrés associée consiste : (1) en des macro-restes de *Doryaspis* sp. (Heterostraci, Pteraspidoformes, Protopteraspidoformes), d'*Actinolepis* sp. (Placodermi, Arthrodira, Actinolepidoidei), de grand *Euleptaspis* sp. (Placodermi, Arthrodira, Brachythoraci, Homostiidae) et d'*Heimenia ensis* (Sarcopterygii, Dipnomorpha, Porolepiformes, Porolepidoidei), et (2) en des micro-restes de thélodontes *Amaltheolepis* sp. et *Skamolepis fragilis* et de l'acanthodien *Ptychodictyon*.

Un petit élément dermique pentagonal présentant des lignes de Westoll bien marquées est également décrit (MNHN-SVD 499, Fig. 2). Sa matrice est un grès psammitique rouge et vert et sa faune de vertébrés associée est composée de *Doryaspis* sp., d'*Euleptaspis* sp., de placodermes indéterminés et d'*Heimenia ensis*.

Localités et âge

Le bloc de grès contenant l'opercule de dipneuste (MNHN-SVD 498) a été récolté dans le Sud d'Andrée Land, sur la côte ouest du Dicksonfjord, à 190 m d'altitude sur le flanc est du mont Toldstad. S'agissant d'un

bloc éboulé, sa position stratigraphique d'origine demeure ambiguë, mais, d'après la stratigraphie générale et la faune de vertébrés associée, il provient des couches sédimentaires appartenant à la division faunique de Stjørdalen. Ces restes de dipneuste sont donc considérés comme d'âge Emsien supérieur à Eifélien inférieur [6].

Le petit élément dermique pentagonal isolé (MNHN-SVD 499) a également été récolté dans le Sud d'Andrée Land, sur la côte est de l'Ekmanfjord, à 190 m d'altitude, sur le flanc ouest du mont Kota. Découvert dans des éboulis, sa position stratigraphique d'origine n'a pas pu être précisée, mais, pour les mêmes raisons que pour les spécimens précédemment cités, il est considéré comme d'âge Emsien supérieur à Eifélien inférieur.

Description

Le seul élément complet déterminable du bloc de grès récolté est un opercule (Fig. 1). Sa forme générale, quadrangulaire, similaire à celle des dipneustes dévoniens connus, est très différente de la forme allongée de l'opercule du dipnomorpe porolépiforme *Porolepis* [31]. L'opercule d'*Heimenia*, le second porolépiforme décrit du Dévonien du Spitzberg, n'est pas connu, mais est supposé avoir été morphologiquement proche de celui de *Porolepis*. La région périphérique de cet opercule présente quelques lignes de Westoll caractéristiques des dipneustes (Fig. 1, *w.l*); elles sont bien distinctes et parallèles au contour de l'os.

Le second spécimen décrit est un petit élément isolé pentagonal très épais (Fig. 2). Sa couverture de cosmine présente cinq lignes de Westoll bien marquées (Fig. 2, *w.l*), toutes plus ou moins parallèles au seul bord convexe de l'os. La distance entre les lignes de Westoll diminue à l'approche de ce bord convexe. Une organisation similaire des lignes de Westoll peut être observée sur l'opercule de *Speonesydrium* du Dévonien inférieur de Wee Jasper (Australie) [9]. Cet os présente également trois surfaces de recouvrement (Fig. 2, *ov.a1*–3) en forme de langue, les faisant plus ressembler à des processus qu'à de classiques surfaces de recouvrement. La plus importante de ces surfaces de recouvrement (Fig. 2, *ov.a1*) se développe à partir d'un angle de l'os, ce qui est très différent de la position du processus dorsal d'une écaille rhombique, pour la classique articulation *peg-and-socket*. Bien qu'il présente une forme générale plus ou moins rhombique, cet élément n'est pas considéré comme une écaille, mais comme un élé-

ment dermique de la tête (du toit crânien, de la joue ou de la série sous-mandibulaire).

La couche de cosmine présente trois concavités circulaires, de tailles différentes. Ces marques ont certainement été provoquées par l'impression, lors du processus de compaction sédimentaire, de *pellets* plus durs, constituant la gangue correspondant à un conglomérat intraformationnel.

Les deux spécimens décrits, l'opercule isolé et l'élément dermique pentagonal, tous les deux recouverts de cosmine et présentant des lignes de Westoll, sont considérés ici comme appartenant à des Dipnoi gen. et sp. indet.

Discussion

Environ 30 genres de dipneustes dévoniens ont été décrits. La majorité d'entre eux sont datés du Dévonien moyen et supérieur. Les plus anciens dipneustes sont datés du Praguien, à l'exception du genre *Diabolepis* [14,16], considéré ici comme un Dipnoiforme et non comme un Dipnoi.

Les seuls dipneustes connus du Dévonien inférieur et de l'Eifélien inférieur sont *Speonesydrium* et *Ichnomyx* d'Australie [8,9,34], *Dipnorhynchus* d'Australie [7,8,10,13], *Jessenia* d'Allemagne [40], *Melanognathus* de l'Arctique canadien [31,44] (bien que sa datation demande à être vérifiée), *Uranolophus* des États-Unis [12,22], *Sorbitorhynchus* et *Eriki* de Chine [16,49] et *Tarachomyx* de Severnaya Zemlya, Russie [2].

Les sédiments du Dévonien inférieur et moyen du Spitzberg se sont déposés dans un graben d'environ 50 km de large, sous un climat présumé tropical à subtropical. La source principale des sédiments était située dans l'actuelle région sud du Spitzberg et les grès rouges, dominants au sud, passent au nord vers des sédiments plus franchement marins (formation de Grey Hook). Pour la période considérée (Emsien supérieur–Eifélien inférieur), les restes de vertébrés sont abondants, bien préservés, parfois même complets dans les localités dévoniennes du Nord d'Andrée Land, alors qu'ils sont plus rares, moins complets au sud, vers la source sédimentaire des dépôts deltaïques remplissant le graben (Sud d'Andrée Land). Les dipneustes signalés ici, bien qu'ils aient été retrouvés plus près de la source alluviale, étaient, selon toute probabilité, des animaux marins, comme 90% des dipneustes du Dévonien inférieur et moyen [11]. L'absence de restes de dipneustes dans les couches équivalentes au nord du graben est explicable, car celles-ci n'ont fait l'objet que de récoltes sporadiques d'un très faible

nombre de fossiles. Pour l'heure, on ne peut déterminer précisément les conditions environnementales, marines ou fluviatiles, de ces nouveaux dipneustes du Dévonien du Spitzberg.

Ce matériel est, en revanche, très intéressant du point de vue de la paléobiogéographie. En effet, les dipneustes du Dévonien inférieur jusqu'à l'Eifélien inférieur du continent des Vieux Grès rouges n'étaient jusqu'ici représentés que par *Tarachomyx* de Severnaya Zemlya, *Uranolophus* et quelques plaques dentaires isolées des USA, auxquels il conviendrait d'ajouter peut-être *Melanognathus* de l'Arctique canadien, si son âge était clairement établi.

Conclusions

L'expédition géologique et paléontologique française CAST de 2002 a permis la récolte de restes de dipneustes. Le nouveau matériel consiste en un opercule et un élément dermique pentagonal, portant tous les deux des lignes de Westoll, caractéristiques du groupe des Dipnoi. Cette première occurrence de dipneustes dans le Dévonien du Spitzberg augmente la diversité des vertébrés de cette région du continent des Vieux Grès rouges. Ces Dipnoi gen. et sp. indet. sont considérés comme étant d'âge Emsien supérieur à Eifélien inférieur et sont donc parmi les plus anciens dipneustes. La distribution environnementale (marine ou d'eau douce) de ces dipneustes ne peut pas être précisément définie pour l'heure.

1. Introduction

The material described herein has been collected in 2002 during the French CAST expedition (Geological Cartography, Palaeontology, Stratigraphy and Tectonics) in the Lower and Middle Devonian outcrops, South of Andrée Land, Spitsbergen. This expedition, completed with a second one in 2003, has provided a detailed geological mapping and numerous palaeontological data on the Devonian sediments along a west–east transverse section of the southern Andrée Land (between the Ekman and Dickson fjords) and along the Nathorst and Hugin valleys, east of the Dickson fjord. The aim of this fieldwork was, amongst others, to establish a precise stratigraphic correlation between the southern Wood Bay Formation and the northern sequence. The Lower Devonian faunal assemblage of North Andrée Land is well documented, compared to that of South Andrée Land, thanks to numerous European expeditions (e.g., 1898 Swedish expedition;

1906 to 1925 Norwegian expeditions, 1929 and 1939 English-Norwegian-Swedish expeditions; 1964 and 1969 French CNRS–MNHN expeditions). In spite of these palaeontological researches, and of many hundreds of metres of sequence, most of which yielding fishes (e.g., agnathans: [3,4,23,29,37,41,42]; placoderms: [24–27,35]; sarcopterygians: [17–19,31,38]), no Devonian dipnoan remain had previously been found in Spitsbergen, whereas this group is usually common in the vertebrate assemblages of the classic Devonian localities of North America, China, Russia and Australia.

2. Material

Most part of the dipnoan material comes from a large isolated block bearing scattered scales and some dermal bones, most of them broken and difficult to determine, except for an opercular (MNHN SVD 498, Fig. 1). The matrix is a slightly calcareous grey-greenish psammitic sandstone, showing numerous small calcareous-clayey pebbles and a layer of detritic gravels. The block also contains chopped plant fragments. The associated vertebrate fauna consists in various remains

of *Doryaspis* sp. (Heterostraci, Pteraspidoformes, Protopteraspidoidea), *Actinolepis* sp. (Placodermi, Arthrodira, Actinolepidoidei), large *Euleptaspis* sp. (Placodermi, Arthrodira, Brachythoraci, Homostiidae), and *Heimenia ensis* (Sarcopterygii, Dipnomorpha, Porolepiformes, Porolepidoidea).

A small isolated pentagonal dermal element showing well-marked Westoll lines (MNHN SVD 499, Fig. 2) was also found during this expedition. Its matrix is a red-and-green psammitic sandstone and its associated vertebrate fauna consists of remains referred to *Doryaspis* sp., *Euleptaspis* sp., undetermined placoderms, and *Heimenia ensis*.

3. Locality and age

The large loose block with scattered dermal elements containing the dipnoan opercular was collected close to the bottom of Mount Toldstad, western coast of Dicksonfjord, on its eastern slope, at the altitude of 190 m; it has been impossible to find its original layer. However, according to the stratigraphic series of Mount Toldstad and to the associated vertebrate fauna, this dipnoan opercular most probably comes from the Stjørdalen fau-

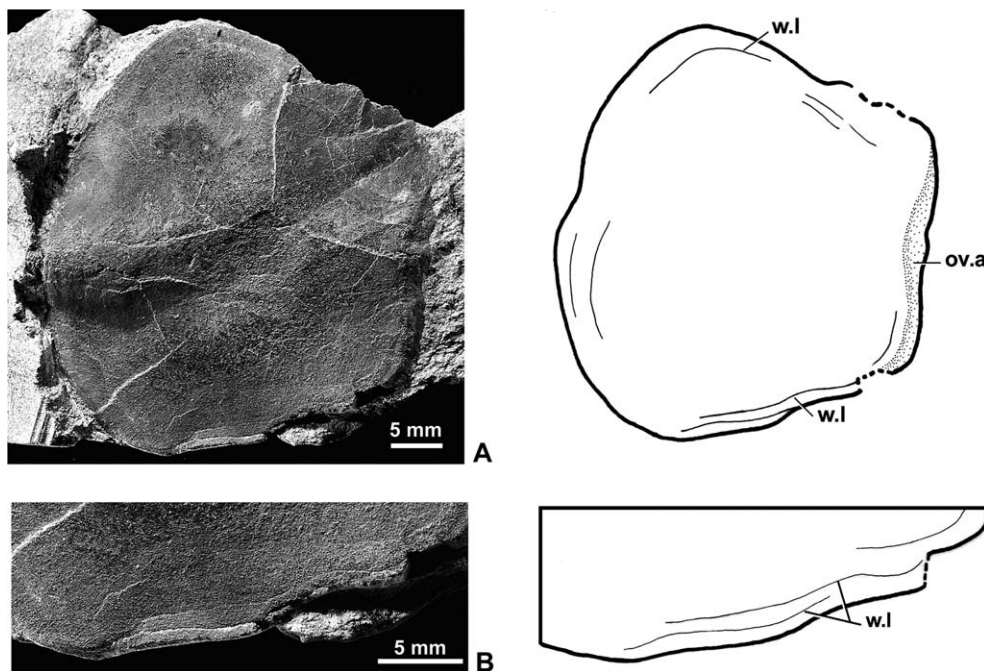


Fig. 1. Dipnoi gen. et sp. indet. Upper Emsian–Lower Eifelian, Devonian, Mount Toldstad, south Andrée Land, Spitsbergen. MNHN-SVD 498: A, opercular in external view. B, magnification on the peripheral region of the opercular showing Westoll lines. ov.a, overlapped area; w.l, Westoll lines.

Fig. 1. Dipnoi gen. et sp. indet. Emsien supérieur–Eifélien inférieur, Dévonien, Mont Toldstad, sud d'Andrée Land, Spitzberg. MNHN-SVD 498 : A, opercule en vue externe. B, grossissement de la région périphérique de l'opercule montrant les lignes de Westoll. ov.a, surface de recouvrement; w.l, lignes de Westoll.

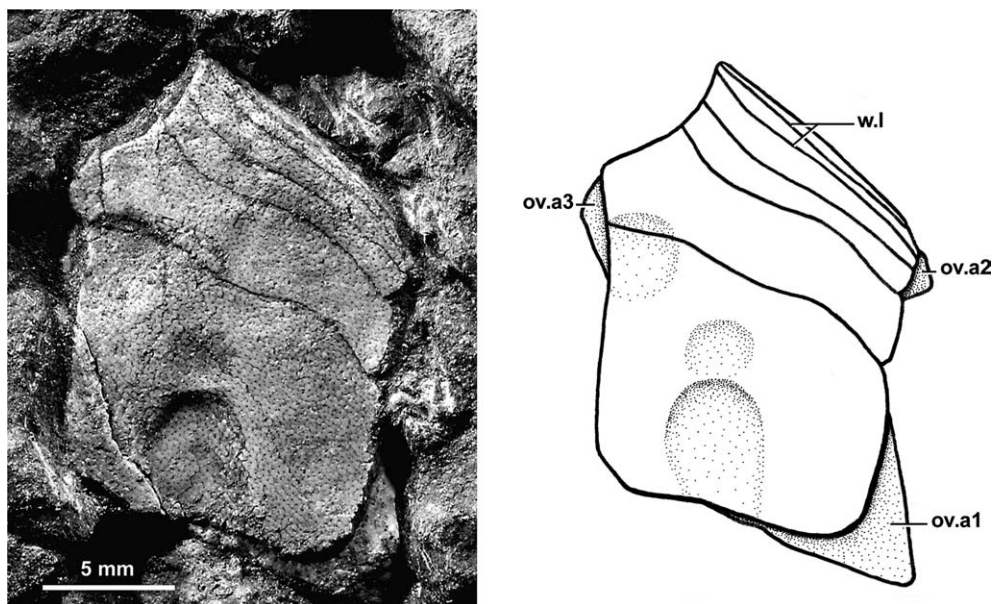


Fig. 2. Dipnoi gen. et sp. indet. Upper Emsian–Lower Eifelian, Devonian, Mount Kota, South of Andrée Land, Spitsbergen. MNHN-SVD 499: Pentagonal dermal element in external view. *ov.a1*–*3*, overlapped areas 1–3; *w.l.*, Westoll lines.

Fig. 2. Dipnoi gen. et sp. indet. Emsien supérieur–Eifélien inférieur, Dévonien, mont Kota, Sud d’Andrée Land, Spitzberg. MNHN-SVD 499 : Élément dermique pentagonal en vue externe. *ov.a1*–*3*, surfaces de recouvrement 1–3; *w.l.*, lignes de Westoll.

nal Division. Ørvig [38] claimed that “the Emsian–Eifelian boundary (here taken in the same meaning as in the Rhenish sequence) is situated somewhere in the Stjørdalen Division, but perhaps as high as in the Verdal Member.” This dipnoan remain is thus considered here as Late Emsian to Early Eifelian in age [6].

The small isolated pentagonal element was found on the west side of Mount Kota at the altitude of 190 m; the block was found on a slope and, once again, its original position in the outcrop was impossible to recover. According to the stratigraphy of Mount Kota and of the vertebrate faunal assemblage, this specimen most probably comes from the Stjørdalen Division beds and is also considered here as Late Emsian to Early Eifelian in age.

4. Description

Most of the dermal bones found in the large block are fragmentary and not determinable with certainty. The only complete bone is quite a large cosmine-covered opercular (Fig. 1), which certainly belongs to a sarcopterygian. Its quadrangular shape is very different from the elongated opercular of the porolepidid *Porolepis* [31]. Although the opercular of *Heimania*, the second porolepidid previously known from the Devonian of Spitsbergen, is unknown, it is assumed that its shape

would have been similar to that of *Porolepis*. This opercular is very similar in shape to that of all Devonian dipnoans, such as *Tarachomyx* [2 (fig. 12)], *Speonesydrium* [9 (fig. 27E and F)], *Soederberghia* [32 (fig. 3)], *Dipterus* [28 (fig. 8c)] and *Pilliarhynchus* [1 (pl. 5, fig. 14)]. One of its margins, the only slightly concave one, shows a distinct overlapped area (Fig. 1, *ov.a*). The cosmine layer is missing on a large area of the bone, a condition supposed to be due to natural resorption and redeposition and not to wear. The resorbed areas show a thick smooth dentine layer and does not display tubercle or any ornamentation, to the contrary of dermal bones or scales of *Tarachomyx* [2 (fig. 5)], *Speonesydrium* [9 (fig. 27)], *Iowadipterus* [43 (fig. 9)], *Dipnorhynchus* [48 (figs. 86–89)], and *Uranolophus* [12 (fig. 43)]. The most remarkable feature of this opercular is the presence of some Westoll lines on its peripheral part (Fig. 1, *w.l.*) a unique feature of dipnoans. These lines are very distinctive and follow the bone outline. They are clearly different from the cracks also present on the bone. Ørvig [39] and Thomson [47] considered these lines, where cosmine is never formed, as boundaries of separate growth episodes.

The inner surface of the bone cannot be observed and is difficult to clean with acid preparation, due to its numerous cracks. The presence or absence of a large sausage-shaped muscle scar high up on the inner

anterior region of the opercular would have been interesting to check, since this scar seems to be present in *Speonesydrium*, *Uranolophus* and *Chirodipterus* [11].

The second specimen figured here is a small and thick pentagonal dermal element (Fig. 2). It presents five well-marked Westoll lines (Fig. 2, *w.l*), all more or less parallel to the unique convex margin of the bone. The distance between the Westoll lines increases with the distance from the convex margin. A similar Westoll lines pattern is present on the opercular of *Speonesydrium* [9 (fig. 27F)]. This new specimen shows three overlapped areas (Fig. 2, *ov.a1–3*). These areas have a short proximal section, but are well developed in a perpendicular direction of the bone; in fact they look more like processes than overlapped areas. One of these areas is much larger than the others (Fig. 2, *ov.a1*). It is developed from an angle of the bone, in a way that is very different from that of the dorsal articular process of a peg-and-socket articulation of scales. In spite of a roughly rhombic shape, this cosine-bearing bone is not considered as a scale, but as an isolated dermal element of the head (skull, cheek or submandibular element). Unfortunately, this isolated bone cannot be more precisely determined due to the large number of small bones composing the dermal skull roof and of the important intraspecific variation in its pattern among the Dipnomorpha [20,21].

The external surface presents three depressions, each one of different size. These marks, due to the impression of some blunt objects, could be a result of the sedimentary compaction process. They have most probably been made by compression of detritic gravels after the death of the fish. This is probably the case since the matrix is a coarse intraformational conglomerate with mud pellets representative of a high-energy deposit.

The isolated pentagonal element and the square-shaped opercular, both cosine-covered and bearing

Westoll lines, are here considered as belonging to some indeterminate Dipnoi.

5. Discussion

About 30 Devonian dipnoan genera are known. The majority of them are from Middle to Late Devonian localities. The oldest dipnoans are Pragian in age, disregarding *Diabolepis* [14,15], sometimes assigned to the Dipnoi, and some doubtful dipnoan remains.

Several Lower Devonian dipnoans are known (Table 1). It can be noticed that some isolated tooth plates of indeterminate Dipnoi have been described by Thanh and Janvier [45,46] from the Pragian of Vietnam and by Denison [22] from the Upper Pragian–Lower Emsian of Idaho, USA. A very doubtful isolated tooth plate from the Lochkovian–Pragian of Kotelný Island, Russia, has been described by Mark-Kurik [36] as a dipnoan remain [5].

The Lower and Middle Devonian sediments of Spitsbergen were deposited in a very large delta under a tropical or subtropical climate. The mouth of the palaeoriver is now situated in northern Spitsbergen (North of Andrée Land), the upstream being southward. Vertebrate fossil remains are abundant in the North of the island and scarcer in the South. Furthermore, the rare fossil material found in southern Andrée Land mainly consists of isolated scales or dermal elements, whereas the articulated or almost complete specimens found by previous field expeditions occur in the North of Andrée Land. It seems that the Lower and Middle Devonian vertebrates were essentially marine benthic animals living on the continental shelf. Some dislocated remains, or carcasses, may have been displaced somewhat upstream by strong rising tides. Thus, and although the dipnoan remains described herein were found in a relatively upstream channel palaeoenviron-

Table 1

Geographical and stratigraphical distribution of the species of Lower Devonian dipnoans

Table 1. Distribution géographique et stratigraphique des espèces de dipneustes du Dévonien inférieur

Taxa	Locality	Age	References
<i>Dipnorhynchus sussmilchi</i>	Australia	Lower Emsian or possibly Upper Pragian	[8]
<i>D. kiandrensis</i>	Australia	Lower Emsian or possibly Upper Pragian	[7]
<i>D. kurikae</i>	Australia	Lower Emsian or possibly Upper Pragian	[10]
<i>D. cathlesae</i>	Australia	Late Emsian	[13]
<i>Ichnomyx kurnai</i>	Australia	Lower Emsian or possibly Upper Pragian	[34]
<i>Speonesydrium iani</i>	Germany and Australia	Upper Pragian and Emsian	[8,9,33]
<i>Jessenia concentrica</i>	Germany	Lower Emsian	[40]
<i>Melanognathus canadensis</i>	Canadian Arctic	Lower Devonian	[30,44]
<i>Uranolophus wyomingensis</i>	North America	Upper Pragian to Emsian	[12,22]
<i>Erikia jarviki</i>	China	Early Emsian	[16]
<i>Sorbitorhynchus deleaskitus</i>	China	Late Emsian	[49]
<i>Tarachomyx oepiki</i>	Severnaya Zemlya, Russia	Emsian	[2]

ment, these new dipnoans from Spitsbergen could have been marine fishes, like 90% of the Lower and Middle Devonian dipnoans [11].

This ‘marine’ theory needs however to be better supported for the Spitsbergen data. The presence of dipnoan remains, in South Andrée Land (upstream) and the supposed absence of such remains in the North Andrée Land (downstream) may suggest, on the contrary, a freshwater mode of life for these fishes. In spite of Campbell and Barwick’s attempt [11 (pp. 95–96)], an anadromous or catadromous model for the Devonian Dipnoi is impossible to establish. In any case, given the paucity of remains, the conclusion is that it is unfortunately not possible to define the life condition, marine or freshwater, of these new Devonian dipnoans from Spitsbergen.

This new dipnoan occurrence is nevertheless very interesting in a palaeobiogeographical point of view: it enlarges the Lower Devonian and Lower Eifelian dipnoan record of the Old Red Sandstone continent, to date only known by *Tarachomyx* from Severnaya Zemlya, *Uranolophus* and some indeterminate isolated tooth plates from USA, and maybe by *Melanognathus* from the Canadian Arctic.

6. Conclusions

The 2002 French CAST expedition has yielded some Dipnoi remains. The material consists of an opercular and an isolated pentagonal dermal element, both showing Westoll lines. This first occurrence of Dipnoan material in the Devonian of Spitsbergen increases the vertebrate palaeobiodiversity of this area of the Old Red Sandstone Continent. These indeterminate dipnoan remains are considered to be Late Emsian to Early Eifelian in age and are thus amongst the older dipnoan representatives. In spite of their upstream position, with regard to the palaeoenvironmental interpretation of the sediments, the question of the marine or freshwater environment of these dipnoans cannot be settled.

Acknowledgements

The authors are indebted to Franck Delbart (‘Institut polaire français Paul-Émile-Victor’, IPEV) and to Jürgen Haagensli (Norwegian Polar Institute) for their important and useful support in the logistic part of the field mission 2002 in Spitsbergen. We acknowledge the two anonymous referees whose remarks have helped in improving the initial text.

References

- [1] R.E. Barwick, K.S.W. Campbell, A Late Devonian dipnoan, *Pillarahynchus*, from Gogo, Western Australia, and its relationships, *Palaeontographica A* 239 (1996) 1–42.
- [2] R.E. Barwick, K.S.W. Campbell, E. Mark-Kurik, *Tarachomyx*: A new Early Devonian Dipnoan from Severnaya Zemlya, and its place in the evolution of Dipnoi, *Geobios* 30 (1) (1997) 45–73.
- [3] A. Blicek, Les Hétérostracés de l’horizon Vogti (Dévonien inférieur du Spitzberg). Cah. Paleontol. (sect. Vertebr.), Éditions du CNRS, Paris, 1982.
- [4] A. Blicek, Les Hétérostracés ptéraspidiformes (Systématique – Phylogénie – Biostratigraphie – Biogéographie), Cah. Paléontol. (sect. Vertebr.), Éditions du CNRS, Paris, 1984.
- [5] A. Blicek, P. Janvier, Silurian–Devonian vertebrate biostratigraphy of Siberia and neighbouring terranes, in: J.A. Long (Ed.), *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*, Belhaven Press, London, 1993, pp. 87–103.
- [6] A. Blicek, D. Goujet, P. Janvier, The vertebrate stratigraphy of the Lower Devonian (Red Bay Group and Wood Bay Formation) of Spitsbergen, *Mod. Geol.* 11 (1987) 197–217.
- [7] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, A new species of the lungfish *Dipnorhynchus* from the New South Wales, *Palaeontology* 25 (3) (1982) 509–527.
- [8] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, Early evolution of dipnoan dentitions and a new genus *Speonesydrium*, *Mem. Assoc. Australas. Paleontol.* 1 (1983) 17–49.
- [9] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, *Speonesydrium*, an Early Devonian dipnoan with primitive toothplates, *Palaeoichthyologica* 2 (1984) 1–48.
- [10] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, An advanced massive dipnorhynchid lungfish from the Early Devonian of New South Wales, Australia, *Rec. Aust. Mus.* 37 (1985) 301–316.
- [11] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, Paleozoic lungfishes—a review, W.E. Bemis, W.W. Burggren, N.E. Kemp (Eds.), *The biology and evolution of lungfishes*, *J. Morphol. (Suppl. 1)* (1987) 93–131.
- [12] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, *Uranolophus*: a reappraisal of a primitive dipnoan, *Mem. Assoc. Australas. Paleontol.* 7 (1988) 87–144.
- [13] K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, A new species of the Devonian lungfish *Dipnorhynchus* from Wee Jasper, New South Wales, *Rec. Aust. Mus.* 51 (1999) 123–140.
- [14] M.-M. Chang, *Diabolepis* and its bearing on the relationships between porolepiforms and dipnoans, *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris* 17 (C) (1995) 235–268.
- [15] M.-M. Chang, X. Yu, Structure and phylogenetic significance of *Diabulichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of eastern Yunnan, China, *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 107 (3) (1984) 171–184.
- [16] M.-M. Chang, J.-Q. Wang, A new Emsian dipnorhynchid (Dipnoi) from Guangnan, southeastern Yunnan, China, *Geobios Mem. Spec.* 19 (1995) 233–239.
- [17] G. Clément, Études anatomiques des genres *Porolepis* Woodward 1891 et *Heimenia* Ørvig 1969 (‘Porolepididae’, Sarcopterygii) et du genre *Powichthys* Jessen 1975 (Powichthyidae, Sarcopterygii) du Dévonien inférieur et moyen du Spitzberg – Phylogénie des Dipnomorpha, thèse, laboratoire de paléontologie, Muséum national d’histoire naturelle, Paris, 2001.
- [18] G. Clément, Evidence for lack of choanae in the Porolepiformes, *J. Vertebr. Paleontol.* 21 (2001) 795–802.

- [19] G. Clément, P. Janvier, *Powichthys spitsbergensis* sp. nov., a new member of the Dipnomorpha (Sarcopterygii, lobe-finned fishes) from the Lower Devonian of Spitsbergen, with remarks on basal dipnomorph anatomy, *Fossils and Strata* 50 (2004) 92–112.
- [20] R. Cloutier, Dipnoi (Akinetia: Sarcopterygii), in: H.-P. Schultze, R. Cloutier (Eds.), *Devonian fishes and plants from Miguasha, Quebec, Canada*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Germany, 1996, pp. 198–226.
- [21] R. Cloutier, Morphologie et variations du toit crânien du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) (Sarcopterygii), du Dévonien supérieur du Québec, *Geodiversitas* 19 (1) (1997) 61–105.
- [22] R.H. Denison, Early Devonian lungfishes from Wyoming, Utah, and Idaho, *Fieldiana, Geology* 17 (4) (1968) 353–413.
- [23] S. Foyn, A. Heintz, The Devonian vertebrates of Spitsbergen. 8. The English-Norwegian-Swedish Expedition 1939, *Geological results, Skr. Nor. Svalb. Ishavet* 85 (1943) 1–51.
- [24] D. Goujet, Nouvelles observations sur la joue d'*Arctolepis* (Eastman) et d'autres Dolicho thoraci, *Ann. Paléontol.* 58 (1972) 1–11.
- [25] D. Goujet, *Sigaspis*, un nouvel Arthrodire du Dévonien inférieur du Spitzberg, *Palaeontographica A* 143 (1973) 73–88.
- [26] D. Goujet, *Dicksonosteus*, un nouvel Arthrodire du Dévonien du Spitzberg – Remarques sur le squelette viscéral des Dolicho thoraci, *Colloques int. CNRS, Paris* 218 (1975) 81–99.
- [27] D. Goujet, Les poissons placodermes du Spitzberg – Arthrodirés Dolicho thoraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paleontol. (sect. Vertebr.)*, Éditions du CNRS, Paris, 1984.
- [28] W. Graham-Smith, T.S. Westoll, On a new long-headed dipnoan fish from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, P. Q. Canada, *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 59 (1937) 241–266.
- [29] P. Janvier, Les Céphalaspides du Spitzberg, *Cah. Paleontol. (sect. Vertebr.)*, Éditions du CNRS, Paris, 1985.
- [30] E. Jarvik, On the structure of the lower jaw in dipnoans: with a description of an Early Devonian dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et sp. nov., *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 47 (311) (1967) 155–183.
- [31] E. Jarvik, Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp., and a discussion on the structure of the head in the Porolepiformes, *Medd. Grønland* 187 (2) (1972) 1–307.
- [32] J.-P. Lehman, Les dipneustes du Dévonien supérieur du Groenland, *Medd. Grønland* 160 (1959) 1–58.
- [33] W. Lehmann, T.S. Westoll, A primitive dipnoan fish from the Lower Devonian of Germany, *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 140 (1952) 257–264.
- [34] J.A. Long, K.S.W. Campbell, R.E. Barwick, A new dipnoan genus, *Ichnomylax*, from the Lower Devonian of Victoria, Australia, *J. Vertebr. Paleontol.* 14 (1) (1994) 127–131.
- [35] E. Mark-Kurik, *Actinolepis* (Arthrodira) from the Middle Devonian of Estonia, *Palaeontographica A* 143 (1973) 89–108.
- [36] E. Mark-Kurik, A tooth-plate from the Lower Devonian of Kotelny Island, *Eesti NSV Teaduste Akad, Toimetised, Geologia* 24 (1975) 307–309.
- [37] T. Ørvig, Thelodont scales from the Grey Hoek Formation of Andrée Land, Spitsbergen, *Nor. Geol. Tidsskr.* 49 (1969) 389–401.
- [38] T. Ørvig, Vertebrates from the Wood Bay Group and the position of the Emsian - Eifelian boundary in the Devonian of Vestspitsbergen, *Lethaia* 2 (1969) 273–328.
- [39] T. Ørvig, Cosmine and cosmine growth, *Lethaia* 2 (1969) 241–260.
- [40] M. Otto, P. Bardenheuer, Lungfishes with dipterid tooth-plates in the Lower Devonian of Central Europe, *Mod. Geol.* 20 (1996) 341–350.
- [41] V.N. Pernègre, The genus *Doryaspis* White (Heterostraci) from the Lower Devonian of Vestspitsbergen, *Svalbard. J. Vertebr. Paleontol.* 22 (2002) 735–746.
- [42] V.N. Pernègre, Un nouveau genre de Pteraspidoforme (Vertebrata, Heterostraci) de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitzberg), *Geodiversitas* 25 (2003) 261–272.
- [43] H.-P. Schultze, A new long-headed dipnoan (Osteichthyes) from the Middle Devonian of Iowa, USA, *J. Vertebr. Paleontol.* 12 (1) (1992) 42–58.
- [44] H.-P. Schultze, *Melanognathus*, a primitive dipnoan from the Lower Devonian of the Canadian Arctic and the interrelationships of Devonian dipnoans, *J. Vertebr. Paleontol.* 21 (4) (2001) 781–794.
- [45] T.-D. Thanh, P. Janvier, Les vertébrés dévoniens du Viêt Nam, *Ann. Paléontol. (Vertebr.-Invertebr.)* 73 (3) (1987) 165–194.
- [46] T.-D. Thanh, P. Janvier, Early Devonian fishes from Trang Xa (Bac Thai, Vietnam), with remarks on the distribution of the vertebrates in the Song Cau Group, *J. South Asian Earth Sci.* 10 (3–4) (1994) 235–243.
- [47] K.S. Thomson, On the biology of cosmine, *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 40 (1975) 1–59.
- [48] K.S. Thomson, K.S.W. Campbell, The structure and relationships of the primitive Devonian lungfish *Dipnorhynchus susmilchi* (Etheridge), *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 38 (1971) 1–109.
- [49] S. Wang, V. Drapala, R.E. Barwick, K.S.W. Campbell, The dipnoan species, *Sorbitorhynchus deleaskitus*, from the Lower Devonian of Quangxi, China, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 340 (1993) 1–24.