







Université du Québec  
à Rimouski

**Description d'une nouvelle espèce de poisson placoderme du  
Dévonien appartenant au genre *Groenlandaspis* et sa position  
phylogénétique**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats (profil  
recherche)

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© CYNTHIA DESCHÊNES

**Octobre 2019**





**Composition du jury :**

**André Rochon, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Richard Cloutier, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**John Long, codirecteur de recherche, Flinders University**

**Vincent Dupret, examinateur externe, The Australian National University**

Dépôt initial le 2 avril 2019

Dépôt final le 28 octobre 2019



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.



Ce mémoire est dédié à Maurice  
qui a toujours été à mes côtés tout au  
long de cette maîtrise.



## **REMERCIEMENTS**

Tout d'abord, je tiens à remercier tous ceux qui ont participé au travail de terrain. Sans eux, cette thèse n'aurait pas pu voir le jour. Richard Cloutier, Daniel Potvin-Leduc, Catherine Lavoie, Frank Mannolini, Linda VanAller Hernick et Ed Landing ont fait un travail exceptionnel pour excaver les spécimens, cartographier le terrain et faire une identification préliminaire des espèces présentes sur le site. J'aimerais aussi remercier le New York State Museum pour le prêt des spécimens. Pour finir, je remercie également tous les membres du laboratoire de recherche en paléontologie et biologie évolutive qui m'ont soutenu tout au long de cette maîtrise.



## RÉSUMÉ

Les placodermes, ou poissons cuirassés, étaient le groupe de poissons le plus diversifié durant le Dévonien, il y a 419 à 359 millions d'années. Ce groupe de poissons fossiles est important entre autres puisqu'il permet d'étudier la transition des vertébrés sans mâchoire vers les vertébrés possédant une mâchoire. Parmi les placodermes, la famille des Groenlandaspididae est celle étudiée dans ce mémoire. En effet, la famille des Groenlandaspididae possède également une grande importance paléobiogéographique puisqu'elle est retrouvée sur tous les continents du globe lors du Dévonien. Les différentes espèces et genres de cette famille pourraient donc permettre d'effectuer des corrélations intra- et inter-continentales servant à inférer les conditions paléoenvironnementales et paléogéographiques. Les Groenlandaspididae peuvent donc nous permettre d'approfondir les connaissances sur la paléobiogéographie des différents endroits et périodes où on les retrouve. Durant cette maîtrise, une description d'une nouvelle espèce appartenant au genre *Groenlandaspis* a été réalisée. Cette espèce est caractérisée par une plaque latérale postérieure allongée en hauteur et amincie sur la partie supérieure (ratio hauteur/longueur de 1,47); une plaque antérieure ventrolatérale possédant une large zone de chevauchement pour la plaque interlatérale, une marge latérale droite (zone de chevauchement pour la plaque spinale) et une absence d'extension latérale et une plaque antérieure latérale avec une marge dorsale relativement droite avec une entaille pectorale faiblement définie. *Groenlandaspis silva* sp. nov. (nomenclature valide seulement avec la publication de l'article) provient du Givétien de Cairo dans le sud de l'état de New York aux États-Unis. L'occurrence de la nouvelle espèce de *Groenlandaspis* est la plus ancienne jamais observée sur le supercontinent de l'Euramérique (regroupant l'Amérique du Nord et le Nord de Europe et l'Europe de l'Est). Ainsi, cette occurrence supporte le point de vue que ce genre était largement répandu environ dix millions d'années plus tôt que l'on ne le croyait précédemment. Cette évidence pointe vers un cosmopolitisme tôt durant le Dévonien moyen tel qu'il a déjà été observé chez d'autres espèces de chondrichtyens par exemple. Ce cosmopolitisme tend à supporter une distance plus étroite entre le Gondwana et l'Euramérique, les deux supercontinents de l'époque, que ne le laissent supposer certaines des reconstitutions paléogéographiques du Dévonien. Également, lors de cette maîtrise la première phylogénie de la famille des Groenlandaspididae a été réalisée en utilisant la méthode du maximum de parcimonie. En effet, une phylogénie décrivant les liens de parenté entre les différentes espèces de la famille est nécessaire afin de pouvoir arriver à des conclusions paléogéographiques plus robustes. L'arbre phylogénétique obtenu fait ressortir la paraphylie des Groenlandaspididae et la polyphylie du genre *Groenlandaspis*.

Mots clés : Arthrodire, Biogéographie, Cosmopolitisme, Groenlandaspididae, *Groenlandaspis*, Phylogénie, Placoderme



## ABSTRACT

Placoderms, or armoured fish, were the most diversified group of fish during the Devonian, 419 to 359 million years ago. This group of fossil fish is important since they allow us to study the transition from jawless vertebrates to jawed vertebrates. Belonging to the placoderms, the Groenlandaspididae is the family that was studied during this master. Moreover, the Groenlandaspididae has a paleobiogeographic importance because they have been found on numerous continents during the Devonian. The different species and genera of the family can be used to make intra- and intercontinental correlations that allow us to infer paleoenvironmental and paleogeographic conditions. Thus, this family provides us with opportunities to increase our knowledge on the paleogeography of the various places and times where members of the family are found. During this master thesis, a new species of *Groenlandaspis* was described. This species is characterized by an elongated posterior lateral plate with a very slim triangular apex (H/L ratio of 1.47); an anterior ventrolateral plate with a large overlap area for the interolateral plate, a straight lateral margin (overlap area for the spinal plate) and an absence of lateral extension and an anterior lateral plate with a relatively straight dorsal margin with a poorly defined pectoral notch. *Groenlandaspis silva* sp. nov. (nomenclature not valid until the name is not published in a scientific paper) is found in the Givetian of North America. This occurrence is the earliest of the genus in the supercontinent Euramerica (regrouping North America, Eastern and North Europe). Thus, this occurrence supports the view that the genus was more widespread approximately 10 million years earlier than previously thought. This evidence points toward an early cosmopolitanism during the Middle Devonian as has been already suggested in various species of chondrichthyans. This cosmopolitanism points toward a closer distance between the two supercontinents, Gondwana and Euramerica, than is illustrated in some paleogeographic reconstitutions of the Devonian. Also, the first phylogeny of the family was realized using the maximum parsimony method. A phylogeny describing the relationship among groenlandaspidids is needed if we are to come to more robust paleogeographic conclusions. Our phylogenetic tree highlights the paraphyly of the Groenlandaspididae and the polyphyly of the genus *Groenlandaspis*.

*Keywords:* Arthrodire, Biogeography, Cosmopolitanism, Groenlandaspididae, *Groenlandaspis*, Phylogeny, Placoderm.

## TABLE DES MATIÈRES

|   |      |
|---|------|
| REMERCIEMENTS.....  | x    |
| RÉSUMÉ.....   | xii  |
| ABSTRACT.....   | xiv  |
| TABLE DES MATIÈRES.....   | xv   |
| LISTE DES TABLEAUX.....   | xvi  |
| LISTE DES FIGURES.....  | xvii |
| Précision de Nomenclature.....  | 2    |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE.....  | 3    |
| A new groenlandaspidid arthrodire from the Givetian of North America and the first<br>phylogeny of the family Groenlandaspididae..... | 26   |
| 1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....  | 26   |
| 1.2 PREMIER ARTICLE.....  | 27   |
| CONCLUSION GÉNÉRALE.....  | 50   |
| ANNEXES 1.....  | 55   |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....  | 67   |

## **LISTE DES TABLEAUX**

|  |   |
|--|---|
| Tableau 1. Liste des espèces appartenant à la famille des Groenlandaspididae ainsi que leur localité, leur âge et les références correspondantes ..... | 8 |
|--|---|

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Différence entre une spéciation par dispersion ou par vicariance en prenant l'exemple de deux espèces hypothétiques (A, l'espèce ancestrale et B, la nouvelle espèce) retrouvées en Euramérique et au Gondwana. Au fil du temps, la population de l'espèce A en Euramérique et la population de l'espèce A au Gondwana vont accumuler des différences dues à la présence de la barrière à la dispersion qui empêche les échanges génétiques entre les deux populations. Cela va possiblement mener à l'apparition d'une nouvelle espèce (B). ..... 14
- Figure 2. Illustration de *Groenlandaspis riniensis* modifiée à partir de Long et al. (1997). Abréviations: **ADL**, plaque dorsolatérale antérieure ; **AL**, plaque antérieure latérale ; **Ce**, plaque centrale ; **IL**, plaque interolatérale ; **llc**, canal de la ligne sensorielle principale ; **MD**, plaque médiane dorsale ; **Nu**, plaque nuchale ; **P**, plaque pinéale ; **PDL**, plaque dorsolatérale postérieure ; **PL**, plaque postérieure latérale ; **PNu**, plaque paranuchale ; **PRO**, plaque préorbitale ; **PTO**, plaque postorbitale ; **PSO**, plaque post suborbitale ; **R**, plaque rostrale ; **SO**, plaque suborbitale ; **SP**, plaque spinale ; **soc**, supraorbital canal. .... 20
- Figure 3. Arbre phylogénétique de consensus de majorité de la famille des Groenlandaspididae basé sur 20 arbres également parcimonieux à 139 pas, où les espèces d'Euramérique sont représentées en bleu et les espèces du Gondwana en noir. Les nombres associés aux nodes représentent la fréquence en pourcentage à laquelle ses répartitions apparaissent dans les arbres équiparcimonieux. .... 22
- Figure 4. Arbre phylogénétique de consensus strict de la famille des Groenlandaspididae où les espèces possédant une plaque médiane dorsale de forme basse et longue sont en bleu, de forme équilatérale en vert, de forme haute et courte sont représentées en mauve et les espèces dont la morphologie des plaques médiane dorsale est inconnue sont représentés en noir. Les nombres associés aux nœuds représentent la fréquence en pourcentage à laquelle ses répartitions apparaissent dans les arbres également parcimonieux. .... 24
- Figure 5. A. Location of the Cairo quarry represented by a star on the map. Figure taken from Potvin-Leduc et al. (2015). B. Stratigraphic framework of the Plattekill Formation

- at Cairo quarry. Assemblage I is situated at approximately 4.75–5.1 m from the base of the section, while Assemblage II is situated at 7.35 m. Figure modified after (Potvin-Leduc et al., 2015)..... 31
- Figure 6. *Groenlandaspis silva* sp. nov. Holotype (NYSM 19118) with schematized outlines of the plates. Abbreviation : **AL**, anterior lateral plate; **AV**, anteroventral plate **AVL**, anterior ventrolateral plate; **IL**, interlateral plate; **PL**, posterior lateral plate; **PMV**, posterior median ventral plate; **PVL (l) (r)**, posterior ventrolateral plate, left, right. Scale bar equals 5 cm. .... 33
- Figure 7. *Groenlandaspis silva* sp. nov. A. B. Postorbital plates (PtO) of specimens NYSM 19119 and NYSM 19120 with overlap area for the postorbital plate (oa.PrO). C. Anterior dorsolateral plate (ADL), specimen NYSM 19121. D. Posterior ventrolateral plates (PVL) overlapping, holotype (NYSM 19118). Scales bars equal 1 cm. .... 36
- Figure 8. *Groenlandaspis silva* sp. nov., NYSM 19118. Spinal (Sp) and anterior lateral plate (AL) with schematized outlines of the plates. Scale bar equals 5 cm. .... 37
- Figure 9. *Groenlandaspis silva* sp. nov. A. Camera lucida drawing of the two spinal plates (Sp), holotype (NYSM 19118). B. Spinal plates (Sp) coated with ammonium chloride (NYSM 19122). Scale bars equals 1 cm. .... 38
- Figure 10. *Groenlandaspis silva* sp. nov. Interlateral plate (IL), anterior ventrolateral plate (AVL) with the overlap area for the interlateral (oa.IL) and posterior median ventral plate (PMV) with schematized outlines of the plates. Scale bar equals 5 cm..... 39
- Figure 11. PL of Groenlandaspididae in lateral view. A, *Groenlandaspis silva* sp. nov.; B, *G. antarcticus* (after Ritchie, 1975); C, *G. riniensis* (after Long et al., 1997); D, *Tiaraspis subtilis* (after Gross, 1962); E, *Turrispis elektor* (after Daeschler et al., 2003); F, *Boomeraspis goujeti* (after Long et al., 1995); G, *G. thorezi* (after Janvier and Clément, 2005); H, *G. potyi* (after Olive et al., 2015b). Scale bar equals 1 cm..... 40
- Figure 12. *Groenlandaspis silva* sp. nov. Camera lucida drawing of the posterior lateral plate (PL), holotype (NYSM 19118). Scale bar equals 1 cm..... 41
- Figure 13. Strict consensus tree of the family Groenlandaspididae, based on two equally parsimonious trees, where species from Euramerica are represented in blue and species from Gondwana in black. Localization and age are provided for

groenlandaspidid species. The number at the nodes indicates the frequency with which those bipartitions occur among sampled trees in percentages. ....45

Figure 14. Geographical distribution of the various species of Groenlandaspididae plotted on a palaeogeographical reconstruction (© Courtesy Dr. Ron Blakey) for the Late Devonian (370 Ma).....46





## PRECISION DE NOMENCLATURE

La nomenclature utilisée pour désigner la nouvelle espèce décrite lors de cette maîtrise ne sera valide que lors de la publication de l'article scientifique. Il est planifié de soumettre l'article dans le *Journal of Vertebrate Paleontology*. Le nom de la nouvelle espèce est toutefois utilisé dans ce mémoire afin de faciliter la lecture du texte et pour éviter le paradoxe de la description d'une espèce sans toutefois mentionner son nom.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les placodermes étaient le groupe de vertébrés le plus diversifié durant le Dévonien, il y a 419 à 359 millions d'années (Denison, 1978; Janvier, 1996; Young, 2010; Long, 2011). Des plaques d'os dermiques forment l'armure autour de la tête et du thorax des espèces de ce groupe complètement éteint depuis plus de 350 millions d'années (Young, 2010). Ces poissons avaient une distribution cosmopolite durant le Dévonien et étaient présents dans les environnements d'eaux douces et marins de manière analogue aux poissons téléostéens actuels (Young, 2010). Les placodermes incluaient le plus grand vertébré de l'époque [*Titanichthys* avec une tête d'environ 1 m de long (Boyle et al., 2017)] ainsi que le plus petit [*Minicrania* avec une tête de moins de 2,2 mm (Zhu et al., 1996; Young, 2010)]. Avec plus de 702 taxons et 335 genres, les placodermes présentent une disparité morphologique et écologique considérable (Carr, 1995; Young, 2010). Cette diversité est par ailleurs, fort probablement grandement sous-estimée (Young, 2010). En effet, plusieurs espèces modernes de poissons sont différenciées par des patrons de coloration, information non observable chez les fossiles, même dans les cas de fossilisation exceptionnelle (Young, 2010). De plus, selon Young (2010), plusieurs assemblages de placodermes diversifiés et endémiques provenant de plusieurs régions ne sont toujours pas documentés et décrits.

Depuis plusieurs années, les placodermes étaient considérés comme un groupe monophylétique, c'est-à-dire un groupe regroupant tous les descendants d'un ancêtre commun qui est dans ce cas-ci l'ancêtre de tous les placodermes (Goujet, 1984; Young, 1986). Récemment, le statut monophylétique des placodermes a été remis en question par plusieurs études phylogénétiques (e.g., (Friedman, 2007; Brazeau, 2009; Davis et al., 2012;

Zhu et al., 2013). En effet, ce groupe serait paraphylétique (c'est-à-dire que les placodermes partagent tous un ancêtre commun, mais ils ne regroupent pas tous les descendants de celui-ci) et se retrouverait à la base des gnathostomes (les vertébrés à mâchoires) (Friedman, 2007; Brazeau, 2009). Parmi les placodermes, les antiarches seraient donc un sous-groupe de placodermes retrouvé à la base de tous les gnathostomes (Brazeau, 2009; Davis et al., 2012; Zhu et al., 2013; Dupret et al., 2014; Long et al., 2015; Qiao et al., 2016). Les placodermes ont donc une grande importance d'un point de vue évolutif puisqu'ils représentent des gnathostomes basaux. Les gnathostomes basaux fossiles tels que les placodermes permettent d'étudier la transition des vertébrés sans mâchoire vers les vertébrés possédant une mâchoire (Dupret et al., 2014). En effet, ces organismes fossiles présentent une anatomie crânienne riche en points de repère permettant de décrire cette transition sous forme d'étapes évolutives successives (Zhu et al., 2013; Dupret et al., 2014). L'utilisation des placodermes comme modèle d'étude permet donc de mieux comprendre les mécanismes et les patrons évolutifs qui ont mené à l'apparition des mâchoires et des autres caractères associés à l'origine des gnathostomes (Carr, 1995).

Récemment, un grand nombre de fossiles représentant de nouvelles espèces ont été découvert à Cairo (New York, États-Unis) dans un site datant du Dévonien moyen, plus précisément du Givétien (387 à 382 millions d'années) (Cloutier et al., 2010; Lavoie et al., 2011). Ces nouvelles espèces comprennent entre autres des chondrichtyens et des placodermes qui figurent à l'intérieur d'un assemblage très diversifié comportant également des actinoptérygiens et des sarcoptérygiens (Potvin-Leduc et al., 2015). Ce site a pour particularité que les poissons sont spatialement associés avec des racines d'arbres fossiles qui représentent les restes de la plus vieille forêt au monde (Cloutier et al., 2010; Lavoie et al., 2011).

Mais comment des poissons fossiles se sont retrouvés associés avec une forêt ? Suite à une analyse taphonomique (qui est l'étude des différents processus menant à la fossilisation) (Cloutier et al., 2010), la séquence d'évènements ayant mené à cette association a été reconstituée. Tout d'abord, les arbres de la forêt qui était constituée de lignophytes apparentés

à *Archaeopteris* sont morts avant l'arrivée des poissons. En effet, très peu de débris ligneux tels que des fragments de branches sont retrouvés sur le site de Cairo (New York, États-Unis), ce qui nous permet de supposer que les arbres n'étaient plus que troncs et racines lors de leur fossilisation. Par la suite, un événement catastrophique, telle une coulée de boue, a transporté les poissons du milieu aquatique vers le milieu terrestre. Les espèces moins mobiles tels les placodermes, dont la tête et le thorax sont recouverts de plaques d'os dermique limitant leur mouvement, se sont retrouvés emprisonnés contre les racines subaériennes des arbres et sont morts rapidement. Des étangs secondaires d'eau résiduelle se sont formés par la suite et ont permis la survie des poissons plus mobiles tels les chondrichtyens qui sont tout de même morts peu de temps par la suite. La mortalité des poissons sur le site de Cairo s'est donc effectuée en deux étapes successives.

La carrière de Cairo est représentée par deux assemblages fauniques : l'Assemblage I est principalement constitué d'un grand nombre d'éléments désarticulés de poissons, ou ichthyolithes, tandis que l'Assemblage II contient des spécimens articulés et désarticulés de poissons fossiles ainsi que des ichthyolithes (Cloutier et al., 2010). La présente étude porte, entre autres, sur une nouvelle espèce de placoderme appartenant au genre *Groenlandaspis* qui est retrouvé à Cairo dans l'Assemblage II. Ce dernier forme un Konzentrat- et Konservat-Lagerstätte (Cloutier et al., 2010). En d'autres mots, cet assemblage est donc une agrégation de spécimens qui présentent une très bonne conservation.

#### IMPORTANCE PALÉOGÉOGRAPHIQUE

La paléogéographie est l'étude de la description des continents et des océans à travers les temps géologiques. Le fait de correctement positionner un continent donné au bon endroit dans le passé est crucial afin de pouvoir comprendre son histoire géologique telle que l'histoire des bassins, la formation de montagnes, l'activité volcanique, la faune, la flore et les caractéristiques géophysiques et géochimiques de ce continent (Li et al., 2001).

Pour chaque continent à une période géologique donnée, il existe plusieurs reconstitutions possédant chacune leurs mérites (Li et al., 2001). Un consensus ne peut être

atteint que lorsqu'une quantité suffisante d'informations est récoltée (Li et al., 2001). Pour la période que nous intéressent, le Dévonien, ce consensus n'a pas encore été atteint (Scotese et al., 1990; Young et al., 2000; Dupret et al., 2011). En effet, la position des deux continents de l'époque, le Gondwana (un supercontinent regroupant l'Afrique, l'Amérique du Sud, l'Antarctique et l'Australie d'aujourd'hui) et l'Euramérique (ou Laurussia, un supercontinent regroupant l'Amérique du Nord, l'Inde, Madagascar, le Nord de l'Europe et l'Europe de l'Est), est incertaine. Certains chercheurs affirment qu'il n'existait pas de grand océan séparant ces deux continents (Scotese et al., 1990; Keppie et al., 1999; Mckerrow et al., 2000; Young et al., 2000; Torsvik et al., 2004; Dojen, 2005; Martínez-Pérez et al., 2010; Zhao et al., 2010; Dupret et al., 2011). Au contraire, d'autres favorisent une reconstitution où les deux continents sont séparés par un vaste océan (Voo et al., 1993; Tait et al., 2000; Li et al., 2001; Young et al., 2010)

Les reconstitutions sont basées sur différentes méthodes et disciplines telles que le paléomagnétisme, la tectonique, la stratigraphie, la sédimentologie, la paléoclimatologie, la paléontologie et la biogéographie (Scotese et al., 1990). Le paléomagnétisme est l'une des principales techniques utilisées et consiste en l'étude de l'orientation des particules magnétiques dans la roche. Cela permet de déterminer la latitude à laquelle se trouvait cette roche lors de sa formation en la positionnant par rapport au nord magnétique de l'époque et d'ainsi estimer la position du continent où elle était retrouvée (Tait et al., 2000; Lomolino et al., 2017). Cette technique est considérée par plusieurs comme l'outil le plus puissant pour déterminer la position des continents dans le passé (Tait et al., 2000; Li et al., 2001). En effet, d'autres techniques telles que la paléobiogéographie peuvent être influencées par d'autres facteurs externes à la distribution des continents (ex : les variations de climats, les patrons des courants océaniques) (Tait et al., 2000). Cependant, il est crucial de ne pas se fier qu'à une seule source de données pour les reconstructions paléogéographiques (Scotese et al., 1990). C'est pourquoi l'utilisation de la distribution des êtres vivants sur les différents continents (la biogéographie) peut permettre de mieux comprendre la paléogéographie particulièrement dans les cas où les reconstructions présentent des différences majeures telles que lors du Dévonien. En effet, lorsque la configuration des continents ou des différentes

régions change, la distribution des organismes vivants change avec elle (Lomolino et al., 2004). La distribution des organismes non adaptés pour effectuer des dispersions sur de longues distances est particulièrement utile pour étudier la connectivité passée des continents (Lomolino et al., 2004).

Chez les vertébrés, les placodermes représentent l'une des meilleures sources de données biogéographiques pour comprendre la paléogéographie du milieu du Paléozoïque (Young et al., 2010). En effet, un grand nombre de taxons endémiques était contraint par des barrières marines jusqu'à ce qu'un changement dans la paléogéographie permette leur dispersion vers de nouveaux territoires (Young et al., 2010). Il est donc possible d'appliquer les données fournies par les placodermes pour mieux comprendre le déplacement des différents continents dans le temps lors d'une période cruciale de l'histoire de la planète, le Dévonien, période qui a vu le passage de l'eau à la terre pour les vertébrés.

La famille des *Groenlandaspididae*, et plus particulièrement le genre *Groenlandaspis*, possède une grande importance du point de vue paléogéographique. En effet, selon Ritchie (1975), la présence de *Groenlandaspis* sur quatre continents éloignés géographiquement (Océanie, Antarctique, Europe et Amérique du Nord) indique une distribution virtuellement mondiale durant le Dévonien supérieur (Tableau 1). Ce genre pourrait donc permettre d'effectuer des corrélations intra- et intercontinentales qui servent à estimer les conditions paléoenvironnementales et paléogéographiques (Ritchie, 1975). De plus, bien que le genre *Groenlandaspis* ne soit pas un bon indicateur du paléoenvironnement, étant retrouvé dans des milieux marins et dans des milieux d'eaux douces (Schultze et Cloutier, 1996; Anderson et al., 1999); ce genre pourrait possiblement être utilisé comme indicateur signalant les environnements favorisant la préservation des premiers tétrapodes fossiles durant le Famennien (372 à 359 millions d'années) (Daeschler et al., 2003). En effet, *Groenlandaspis* est souvent retrouvé dans les mêmes assemblages fauniques que les tétrapodes fossiles, que ce soit en Australie, au Groenland ou en Pennsylvanie (Janvier et al., 2005).

Tableau 1. Liste des espèces appartenant à la famille des Groenlandaspididae ainsi que leur localité, leur âge et les références correspondantes

| <b>Taxon</b>   | <b>Localité</b>                     | <b>Âge</b>  | <b>Références</b>  |
|--|-------------------------------------|---|--|
| <i>Tiaraspis subtilis</i>                            | Rhineland, Allemagne<br>Euramérique | Emsien  | (Gross, 1933; Gross, 1962; Schultze, 1984)                   |
| <i>Tiaraspis barbarea</i>                            | Rhineland, Allemagne<br>Euramérique | Emsien  | (Bardenheuer, 1990)  |
| <i>Boomeraspis goujeti</i>                           | Antarctique<br>Gondwana             | Basal Aztec Siltstone,<br>Givétien supérieur                      | (Long, 1995)   |
| <i>Mithakaspis lyentye</i>                           | Australie<br>Gondwana               | Lits de Cravens Peak,<br>?Pragien supérieur-<br>Eifelien          | (Young et al., 2003)   |
| <i>Africanaspis doryssa</i>                          | Afrique du Sud<br>Gondwana          | Formation de Witpoort,<br>Famennien                               | (Long et al., 1997; Gess et al., 2017)                       |
| <i>Africanaspis edmountaini</i>                      | Afrique du Sud<br>Gondwana          | Formation de Witpoort,<br>Famennien                               | (Gess et al., 2017)  |
| <i>Turrispis elektor</i>                             | Pennsylvanie, É-U<br>Euramérique    | Formation de Catskill,<br>Famennien                               | (Daeschler et al., 2003)                                     |
| <i>Turrispis strudensis</i>                          | Strud, Belgique<br>Euramérique      | Formation d'Evieux<br>Famennien supérieur                         | (Olive et al., 2015a)  |
| <i>Mulgaspis evensorum</i><br><i>Mulgaspis altus</i> | Australie<br>Gondwana               | Formation de<br>Merrimerriwa, Groupe de<br>Mulga Downs, ?Eifelien | (Ritchie, 1969; Ritchie, 1975; Ritchie, 1987; Ritchie, 2004) |
| <i>Groenlandaspis mirabilis</i>                      | Est du Groenland<br>Euramérique     | Famennien supérieur   | (Heintz, 1932; Stensiö, 1934; Stensiö, 1936; Stensiö, 1939)  |
| <i>Groenlandaspis antarcticus</i>                    | Antarctique<br>Gondwana             | Aztec Siltstone B. zone du<br>Karawaka, Givétien<br>supérieur     | (Ritchie, 1975)  |
| <i>Groenlandaspis disjectus</i>                      | Kilkenny, Irlande<br>Euramérique    | Lits de Kiltorcan,<br>Famennien supérieur                         | (Woodward, 1891; Ritchie, 1974; Ritchie, 1975)               |

---

|                                      |   |  |   |
|--------------------------------------|---|--|---|
| <i>Groenlandaspis seni</i>           | Kemer, Turquie<br>Gondwana                          | Nappe supérieure<br>d'Antalya<br>?Frasnien                           | (Janvier et al., 1977;<br>Janvier, 1983)  |
| <i>Groenlandaspis theroni</i>        | Afrique du Sud<br>Gondwana                          | Groupe de Bokkeveld,<br>Givétien                                     | (Chaloner et al., 1980;<br>Anderson et al., 1999)   |
| <i>Groenlandaspis riniensis</i>      | Afrique du Sud<br>Gondwana                          | Formation de Witpoort,<br>Famennien supérieur                        | (Long et al., 1997)   |
| <i>Groenlandaspis pennsylvanica</i>  | Pennsylvanie, É-U<br>Euramérique                    | Formation de Catskill,<br>Famennien                                  | (Daeschler et al., 2003)  |
| <i>Groenlandaspis thorezi</i>        | Ardennes, Belgique<br>Euramérique                   | Formation d'Evieux,<br>Famennien supérieur                           | (Gross, 1965; Janvier et<br>al., 2005), ? <i>Africanaspis</i><br>sp., (Long et al., 1997) |
| <i>Groenlandaspis potyi</i>          | Hun-Annevoie,<br>Belgique<br>Euramérique            | Formation de Montfort<br>(Groupe de Condroz),<br>Famennien supérieur | (Olive et al., 2015b)   |
| <i>Groenlandaspis silva</i> sp. nov. | Cairo, New York, É-U<br>Euramérique                 | Formation de Plattekill,<br>Givétien                                 | Ce mémoire  |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.            | Khush-Yeilagh, Est de<br>l'Alborz, Iran<br>Gondwana | Emsien   | (Janvier et al., 1977;<br>Blieck et al., 1980)  |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.            | Portishead, Angleterre<br>Euramérique               | Famennien  | (Ritchie, 1975)   |
| <i>Groenlandaspis</i> sp. 1          | Australie<br>Gondwana                               | Lits de Cravens Peak,<br>?Pragien supérieur -<br>Eifelien            | (Young et al., 2003)  |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.            | Kemer, Turquie<br>Gondwana                          | Nappe supérieure<br>d'Antalya,<br>Frasnien                           | (Janvier et al., 2007)  |
| cf. <i>Groenlandaspis</i> sp. 2      | Australie<br>Gondwana                               | Lits de Cravens Peak,<br>?Pragien supérieur-<br>Eifelien             | (Young et al., 2003)  |

---

---

|                             |                               |  |  |
|-----------------------------|-------------------------------|--|--|
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Antarctique,<br>Gondwana      | Aztec Siltstone,<br>Givétien   | (Young et al., 1993)                   |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Australie<br>Gondwana         | Faune de la rivière Avon<br>du Groupe de Howitt,<br>?Givétien supérieur-<br>Frasnien inférieur | (Young et al., 1993)                   |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Australie<br>Gondwana         | Faune de la Freestone<br>Creek,<br>Frasnien inférieur  | (Young et al., 1993)                   |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Australie<br>Gondwana         | Formation de Twofold<br>Bay,<br>Famennien inférieur  | (Young et al., 1993)                   |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Australie<br>Gondwana         | Faune du Jemalong-<br>Canowindra,<br>Famennien supérieur                                       | (Ritchie, 1975; Young<br>et al., 1993) |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Australie<br>Gondwana         | Formation de Worange<br>Point,<br>Famennien supérieur  | (Young et al., 1993)                   |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Australie<br>Gondwana         | Groupe de Hervey, Faune<br>de Grenfell,<br>Famennien supérieur-<br>? Carbonifère inférieur     | (Ritchie, 1975; Young<br>et al., 1993) |
| <i>Groenlandaspis</i> sp.   | Hakkari, Turquie<br>Gondwana  | Formation de Köprülü,<br>Famennien supérieur   | (Janvier et al., 1984)                 |
| ? <i>Groenlandaspis</i> sp. | Iles de Falkland,<br>Gondwana | Formation de Philomel<br>Port,<br>Givétien   | (Maisey et al., 2002)                  |
| ? <i>Groenlandaspis</i> sp. | Colombie<br>Gondwana          | Formation de Cuche,<br>Frasnien  | (Janvier et al., 2000)                 |

---

## **Biogéographie des Groenlandaspididae**

La terre et la vie ont évolué simultanément au cours des temps géologiques (Lieberman, 2000) et de ce fait, pour mieux comprendre la géographie passée de notre planète (paléogéographie), il est nécessaire de mieux comprendre l'histoire de la vie et comment elle est liée à l'histoire géographique (Lomolino et al., 2017). C'est dans ce contexte que la biogéographie entre en jeu. La biogéographie est la science qui tente d'expliquer la distribution des différentes espèces dans l'espace et cette science est séparée en deux grandes disciplines. La biogéographie écologique explique la distribution des espèces du point de vue de leur interaction avec leur environnement ainsi que de l'interaction entre les taxons (Lomolino et al., 2017). Alors que la biogéographie historique tente de reconstituer l'origine, la dispersion et l'extinction des différents taxons dans le temps ainsi que d'expliquer comment les événements géologiques ont pu façonner les distributions actuelles des espèces (Myers et al., 1988; Lomolino et al., 2017). La répartition des espèces fossiles relève donc de la biogéographie historique. Afin de bien comprendre l'histoire d'un taxon, dans ce cas-ci la famille des Groenlandaspididae, il faut tout d'abord connaître les occurrences des différentes espèces ainsi que leur datation (Tableau 1). Avec les données paléontologiques, il est important de considérer que ces données sont nécessairement incomplètes. De cette manière, les organismes concernés peuvent avoir été présents durant une durée de temps indéterminée avant et après l'occurrence des fossiles retrouvés (Lomolino et al., 2017). Cette incertitude est due au fait que peu d'êtres vivants sont fossilisés après leur mort et de plus, il est possible de retrouver des fossiles seulement sur un quart de la surface de la planète (les continents et les îles) (Raup, 1972). Les paléontologues peuvent donc examiner qu'une petite fraction des océans à tout moment géologique passé (Raup, 1972). Avec un registre fossile incomplet, les affirmations sur la biogéographie d'un taxon sont nécessairement hypothétiques (Nelson, 1969).

Les Groenlandaspididae comptent 19 espèces nominales répartis dans sept genres ainsi que 15 taxons d'affiliation incertaine. Le plus vieux représentant de la famille des Groenlandaspididae connu est *Tiaraspis subtilis* qui provient du Praguien-début Emsien (410

à 390 millions d'années) d'Euramérique (Gross, 1962). Pour ce qui est du genre *Groenlandaspis*, les premières occurrences datent du Praguien et sont exclusives au Gondwana (Olive et al., 2015b). Durant le Famennien, *Groenlandaspis* est toujours présent au Gondwana et se retrouve pour la première fois en Euramérique (si l'on exclut *Groenlandaspis silva* sp. nov.) (Daeschler et al., 2003; Janvier et al., 2005; Olive et al., 2015b). En incluant *Groenlandaspis silva* sp. nov., ce genre se retrouve en Euramérique durant le Givétien, c'est-à-dire une dizaine de millions d'années plus tôt que ce que les preuves fossiles ne nous laissaient présager précédemment.

Selon Young et al., 1993 et Long et al., 1997, les Groenlandaspididae seraient endémiques au Gondwana et se seraient dispersés en Euramérique seulement durant le Famennien. La présence de *Tiaraspis* en Euramérique bien avant cette période serait expliquée par le fait que la région où *Tiaraspis* était présent était située à proximité de la marge Nord du Gondwana. *Tiaraspis* aurait donc pu se disperser vers le Gondwana puisque celui-ci était situé à une faible distance. Cependant, la présence de taxons uniquement présents en Euramérique dans la même région que *Tiaraspis* permet de jeter des doutes sur cette hypothèse selon Janvier et Clément (2005). Ces derniers proposent plutôt que les Groenlandaspididae avaient une distribution étendue plus tôt durant le Dévonien et qu'elle est ensuite devenue endémique au Gondwana. Cette hypothèse doit cependant être confirmée par la présence d'autres groenlandaspidides en Euramérique prédatant le Famennien (Olive et al., 2015b). La nouvelle espèce qui est décrite dans le présent mémoire représente une occurrence qui viendrait supporter l'hypothèse de Janvier et Clément (2005), le site de Cairo étant situé en Euramérique et datant du Givétien au Dévonien moyen.

Il est cependant judicieux d'examiner de plus près l'hypothèse avancée par Janvier et Clément (2005). Ceux-ci basent leur hypothèse sur l'absence au Gondwana d'autres espèces de poissons qui sont présentes au même endroit que *Tiaraspis subtilis*. Janvier et Clément (2005) considèrent alors que si une espèce a pu traverser l'océan Rhéique séparant l'Euramérique du Gondwana (dans ce cas, *T. subtilis*), d'autres provenant de la même région auraient également pu le faire. Néanmoins, une barrière géographique, telle la présence d'un

océan, peut empêcher la propagation de certains taxons, mais pas de d'autres (Lomolino et al., 2017). En effet, la capacité d'une barrière à empêcher la dispersion dépend non seulement des caractéristiques physico-chimiques de la barrière, mais également des capacités de mobilité et de dispersion des organismes eux-mêmes (Lomolino et al., 2017). De cette manière, une même barrière peut empêcher la dispersion de certains taxons d'une région donnée sans toutefois restreindre la dispersion de d'autres (Lomolino et al., 2017). Alors, l'absence au Gondwana d'espèces habitant dans la même région que *T. subtilis* ne veut pas nécessairement dire que le point de vue de Young et al. (1993) et Long et al. (1997) est invalide. Il est cependant important de considérer toutes les possibilités afin de pouvoir déterminer quel scénario biogéographique correspond le mieux aux données disponibles.

Dans les cas où deux espèces proches parentes sont situées à deux endroits éloignés géographiquement l'un de l'autre (c'est-à-dire qu'ils possèdent des distributions disjointes), la question est de savoir si l'espèce sœur s'est dispersée de l'autre côté d'une barrière préexistante ou si la barrière est apparue par la suite en séparant les deux populations menant éventuellement à la différenciation des deux espèces par vicariance (Cox et al., 2016; Lomolino et al., 2017). La dispersion et la vicariance sont deux processus pouvant mener à la formation d'une nouvelle espèce. Dans les deux cas, deux populations d'une même espèce se retrouvent séparées par une barrière et au fil du temps des différences s'accumulent menant ainsi à la formation d'une nouvelle espèce. Dans le cas qui nous concerne, les deux espèces se retrouvent chacune sur un continent différent, l'Euramérique ou le Gondwana (Fig. 1). La barrière à la dispersion peut être formée par des phénomènes variés tels le déplacement des continents, un changement du niveau de la mer, des glaciations ou un changement dans les courants océaniques ainsi que par la présence d'environnements non favorables due par exemple à la salinité ou à la température de l'eau (Lebedev et al., 2010; Lomolino et al., 2017). Young et al. (1993) et Long et al. (1997) préfèrent la dispersion comme étant le mécanisme ayant mené à la présence de *Tiaraspis* en Euramérique. Dans les cas de dispersion, des individus peuvent coloniser une région auparavant inhabitée et contrairement à la vicariance, ces colonisations ne se font pas de manière simultanée pour plusieurs espèces (Lomolino et al., 2017). En effet, lors de la vicariance, potentiellement plusieurs espèces se

retrouvent au même moment séparé par la création d'une barrière à la dispersion. Elles sont donc retrouvées en plus grand nombre au même endroit. Comme la présence de *Tiaraspis* en Euramérique n'est pas liée avec la présence d'autres espèces, l'occurrence de *Tiaraspis* est plus probablement due à de la dispersion.

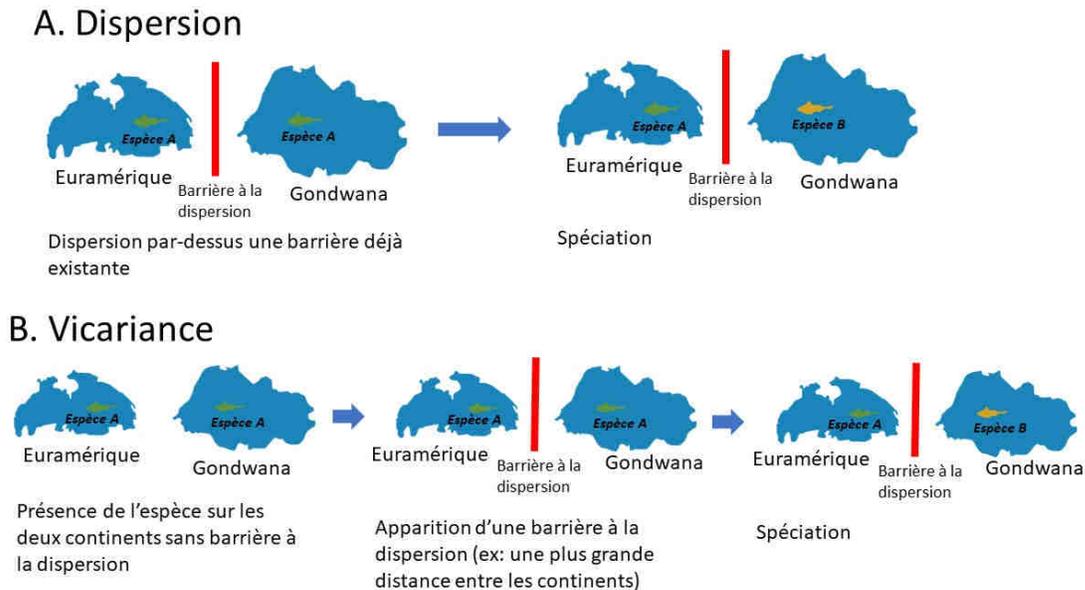


Figure 1. Différence entre une spéciation par dispersion ou par vicariance en prenant l'exemple de deux espèces hypothétiques (A, l'espèce ancestrale et B, la nouvelle espèce) retrouvées en Euramérique et au Gondwana. Au fil du temps, la population de l'espèce A en Euramérique et la population de l'espèce A au Gondwana vont accumuler des différences dues à la présence de la barrière à la dispersion qui empêche les échanges génétiques entre les deux populations. Cela va possiblement mener à l'apparition d'une nouvelle espèce (B).

Il est important d'être conscient que les capacités de dispersion varient d'espèce en espèce. En effet, les organismes qui habitent des environnements temporaires ou qui fluctuent possèdent de manière générale plus de pouvoir de dispersion que les espèces vivant dans des environnements permanents ou stables (Lomolino et al., 2017). Cela s'explique par le fait que les taxons eurytopiques sont plus tolérants face à des conditions physico-chimiques ou biotiques extrêmes, conditions que les organismes peuvent rencontrer lors de leur dispersion vers de nouveaux habitats (Lomolino et al., 2017). Étant adapté à un environnement fluctuant, la probabilité qu'un organisme eurytopique rencontre des conditions auxquelles il est

incapable de survivre est fortement diminuée et il pourra se disperser avec plus de facilité qu'un organisme adapté à un environnement stable (Janzen, 1967). De cette manière, la formation d'une même barrière peut avoir des effets très différents selon les taxons. Le type d'environnement où vivait *Tiaraspis subtilis* n'est pas spécifié (Gross, 1962), mais la nouvelle espèce de *Groenlandaspis* décrite dans ce mémoire habitait vraisemblablement un environnement estuarien. Les estuaires étant des environnements variables, il est possible de supposer que *Groenlandaspis silva* sp. nov. possédait possiblement un assez bon pouvoir de dispersion comparativement à d'autres organismes habitants des environnements strictement marins ou fluviaux. Cependant, l'habitat seul ne peut pas servir d'indicateur de la capacité de dispersion. En effet, même dans un même environnement, la capacité de dispersion peut grandement varier entre les organismes. Par exemple, la capacité de dispersion des poissons marins varie entre quelques kilomètres et plusieurs centaines de kilomètres selon les espèces (Kinlan et al., 2003). La présence de *Groenlandaspis silva* sp. nov. est donc possiblement due à une dispersion à longue distance, mais cela reste incertain. De cette manière, la présence de *Groenlandaspis silva* en Euramérique durant le Givétien vient également supporter l'hypothèse de Janvier et Clément (2005). En effet, la présence de *Tiaraspis* peut être expliquée par dispersion, mais pas nécessairement celle de *Groenlandaspis silva* sp. nov. Cette évidence tend à pointer vers une distribution cosmopolite plus tôt durant le Dévonien qu'on ne le pensait auparavant. Un tel patron de distribution a également déjà été observé chez d'autres genres de chondrichtyens tels que *Phoebodus*, *Omalodus*, *Antarctilamna-Wellerodus*, *Ohiolepis* et *Portalodus* (Lebedev et al., 2010; Potvin-Leduc et al., 2015). Cependant, la présence de *Groenlandaspis silva* sp. nov. est l'une des plus anciennes évidences de distribution cosmopolite chez les placodermes. Une distribution très vaste est généralement indicative que ces organismes possèdent une grande capacité de dispersion et des tolérances écologiques variées (Lomolino et al., 2004; Lomolino et al., 2017).

## CONSIDÉRATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

Les Groenlandaspididae comprennent 19 espèces réparties en sept genres, dont neuf espèces appartiennent au genre *Groenlandaspis* (Olive et al., 2015b). La diagnose de la famille est instable, car elle ne semble pas reposer sur l'identification de caractères dérivés uniques et partagés ou synapomorphies (Ritchie, 1975; Long et al., 1997; Young et al., 2003). Une analyse phylogénétique permettrait de donner une diagnose adéquate de la famille qui serait basée sur des caractères uniques dérivés.

Depuis l'érection de trois nouveaux genres de Groenlandaspididae, *Africanaspis*, *Turriaspis* et *Mithakaspis*, le genre *Groenlandaspis* est difficile à définir grâce à des caractères uniques dérivés, ce qui rend une analyse phylogénétique d'autant plus essentielle afin de préciser la définition de ce genre (Janvier et al., 2005). De plus, une analyse phylogénétique permettrait de préciser les relations entre les espèces, connaissances essentielles considérant l'importance paléogéographique de cette famille (Daeschler et al., 2003). En effet, la qualité d'une recherche biogéographique dépend de la présence d'une taxonomie et d'une phylogénie adéquates. Une analyse phylogénétique permettrait de confirmer la validité de la taxonomie utilisée pour décrire la famille des Groenlandaspididae. À ce jour, il n'existe pas de phylogénie des Groenlandaspididae bien que plusieurs auteurs aient communiqué la nécessité d'une telle analyse (Daeschler et al., 2003; Janvier et al., 2005; Olive et al., 2015b).

Plusieurs caractères utilisés dans les diagnoses des espèces ou des genres de groenlandaspidides n'ont jamais été confirmés comme étant valides d'un point de vue phylogénétique (Olive et al., 2015b). Ces caractères sont, entre autres, l'ornementation des os dermiques, le déplacement de l'apex de la plaque médiane dorsale relativement au milieu de sa longueur antéropostérieure, l'angle de la flexion de la ligne sensorielle sur la plaque dorsolatérale postérieure, la hauteur des plaques dorsolatérales antérieures et postérieures et la taille et la forme de la plaque latérale antérieure (Olive et al., 2015b). Une analyse phylogénétique permettrait de valider l'utilisation de ces caractères.

## MÉTHODOLOGIE

Le spécimen qui sera désigné comme étant l'holotype, provenant de Cairo, État de New York, États-Unis d'Amérique, a été préparé de manière mécanique à l'aide d'aiguilles entomologiques de différentes tailles, d'un micro-jack 2 et d'un graveur à air, qui sont deux outils qui utilisent de l'air comprimé pour faire vibrer une tige de métal ce qui permet de dégager le fossile de la roche encaissante. Plusieurs autres spécimens, paratypes, ont été utilisés afin de compléter l'information fournie par l'holotype. Par la suite, les différentes structures ont été dessinées à l'aide d'une chambre claire fixée sur une loupe binoculaire Leica MZ9.5 afin de faciliter l'interprétation des différentes plaques osseuses du spécimen. Pour ce qui est de l'analyse phylogénétique, le logiciel Mesquite version 3.31 (Maddison et al., 2008) a été utilisé pour saisir la matrice de caractères (voir annexe 1). Pour construire la phylogénie, le logiciel PAUP\* version 4.0a (Swofford, 2003) a été utilisé.

Généralement pour des données morphologiques en paléontologie, la méthode utilisée pour construire une phylogénie est celle du maximum de parcimonie (e.g., Qiao et al., 2016). Cependant, certains chercheurs affirment que l'approche bayésienne et celle du maximum de vraisemblance soient plus performantes pour estimer une phylogénie (Wright et al., 2014), bien que les méthodes bayésiennes aient une résolution topologique plus faible que la parcimonie (O'reilly et al., 2016). Néanmoins, lorsque les matrices sont relativement petites, la robustesse des paramètres estimés avec les méthodes de maximum de vraisemblance et d'inférence bayésienne est réduite (Qiao et al., 2016). Dans ce cas-ci, la base de données présente 21 taxons et 56 caractères et une approche par maximum de parcimonie a donc été préférée.

Trois espèces de Groenlandaspidae (*Groenlandaspis seni*, *Mithakaspis lyentye* et *Mulgaspis evensorum (altus)*) ont été exclues de l'analyse phylogénétique puisqu'elles comportaient trop de données manquantes (84,9% en moyenne) ce qui provoquait de l'instabilité dans les résultats de l'analyse. En effet, pour ces espèces, seules quelques plaques sont connues et décrites ce qui rend leur position dans l'arbre phylogénétique incertaine puisqu'il n'y a pas assez de caractères morphologiques informatifs d'un point de vue

phylogénétique pour les placer avec précision sur l'arbre (Wiens, 2006). Cela mène à un grand nombre d'arbres également parcimonieux et de ce fait, l'arbre de consensus (qui résume l'information présente dans tous les arbres également parcimonieux) a une résolution très faible (Gauthier, 1986; Gauthier et al., 1988; Donoghue et al., 1989; Huelsenbeck, 1991; Novacek, 1992; Wilkinson, 1995; Kearney, 2002). Les analyses incluant des taxons contenant un pourcentage élevé de caractères manquants produisent donc des arbres avec une faible précision et une faible résolution (Wiens, 2006; Hartmann, 2008). Non seulement ces taxons seront difficiles à placer dans l'arbre phylogénétique, mais ils peuvent également obscurcir le placement des autres taxons plus complets (Wilkinson, 1995; Wiens, 2006). Leur exclusion permet donc de déterminer les relations des taxons restants avec plus de précision et d'augmenter la résolution de l'arbre de consensus ce qui est essentiel afin d'en tirer des conclusions.

De ce fait, l'analyse finale a été réalisée sur 16 espèces de Groenlandaspididae dont neuf appartiennent au genre *Groenlandaspis* (y compris la nouvelle espèce décrite dans ce mémoire de maîtrise, *Groenlandaspis silva* sp. nov.) et quatre espèces de placodermes arthrodières étant utilisés comme groupes externes (*Buchanosteus confertituberculatus* (Brachythoraci), *Holonema westolli* (Brachythoraci), *Dicksonosteus arcticus* (Phlyctaeniina) et *Arctolepis decipiens* (Phlyctaeniina)). Ces derniers ont été choisis pour enraciner l'arbre basé sur leur proximité avec les groenlandaspidides selon les hypothèses phylogénétiques de Dupret et al. (2009) et King et al. (2016). Différents ensembles de groupes externes ont été testés afin de voir leur influence sur les résultats de l'analyse. Puisque les analyses de Dupret et al. (2009) et King et al. (2016) incluaient seulement une espèce du genre *Groenlandaspis* dans leurs analyses, l'analyse phylogénétique réalisée lors de cette maîtrise est la première réalisée sur la famille des Groenlandaspididae.

Durant cette maîtrise, le principal objectif était de décrire une nouvelle espèce givétienne de *Groenlandaspis* retrouvée à Cairo dans le sud de l'état de New York aux États-Unis. Étant donné l'importance paléogéographique de ce genre et de la famille à laquelle il appartient, il était également important de réaliser une phylogénie afin de clarifier la

biogéographie des membres de cette famille. En effet, en possédant une meilleure compréhension de cette biogéographie, il est possible d'avancer des conclusions sur la position des continents lors de la période du Dévonien.

## RÉSULTATS

*Groenlandaspis silva* sp. nov. est un arthrodire de taille moyenne avec une armure mesurant approximativement 20 cm de longueur. Il possède une plaque spinale longue avec des denticules sur la marge latérale et cette plaque est également ornementée avec des crêtes longitudinales et des tubercules épars situés sur la portion distale de la plaque. La portion libre de la plaque spinale est relativement courte et fait approximativement 30% de la longueur totale de la plaque. La plaque antérieure ventrolatérale possède une large zone de chevauchement pour la plaque interlatérale, une marge latérale droite et ne présente pas d'extension latérale. La plaque antérieure latérale présente une marge dorsale relativement droite. La plaque postérieure latérale est plus haute que large (ratio hauteur/largeur de 1,47) et le haut de la plaque est fortement aminci comparativement à la plaque postérieure latérale des autres espèces de la famille des Groenlandaspididae. Les différentes plaques des Groenlandaspididae sont illustrées dans la figure 2.

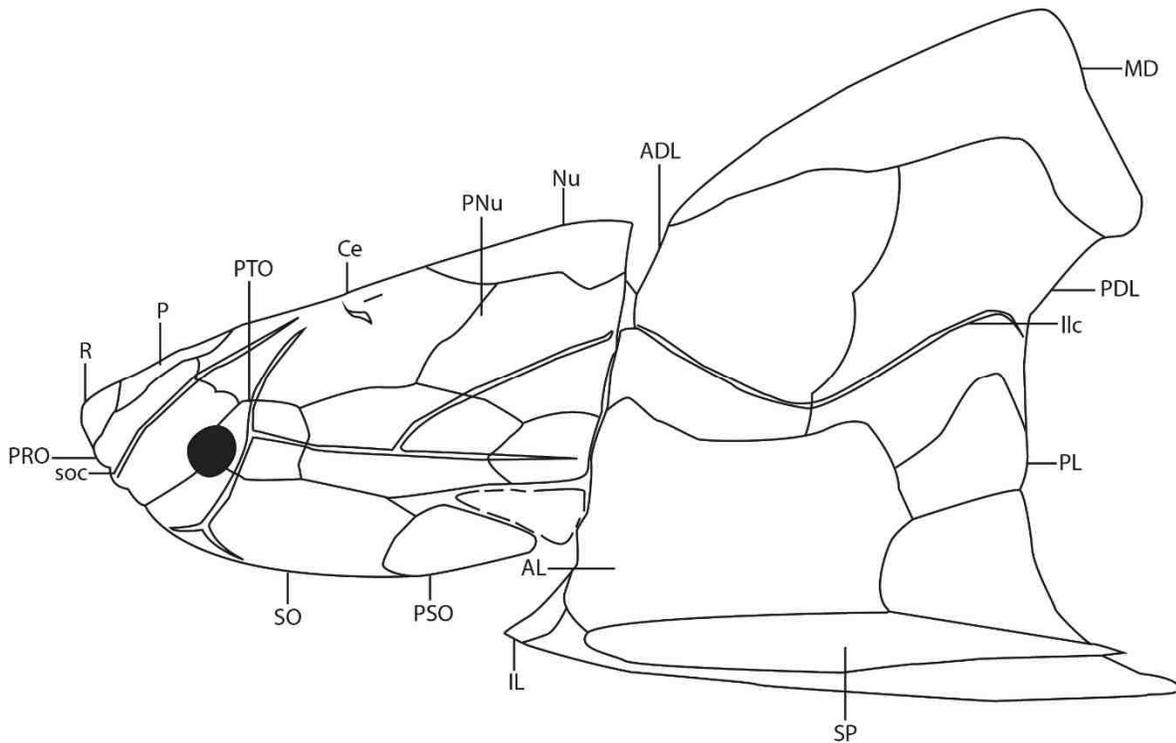


Figure 2. Illustration de *Groenlandaspis riniensis* modifiée à partir de Long et al. (1997). Abréviations: **ADL**, plaque dorsolatérale antérieure ; **AL**, plaque antérieure latérale ; **Ce**, plaque centrale ; **IL**, plaque interolatérale ; **Ilc**, canal de la ligne sensorielle principale ; **MD**, plaque médiane dorsale ; **Nu**, plaque nuchale ; **P**, plaque pinéale ; **PDL**, plaque dorsolatérale postérieure ; **PL**, plaque postérieure latérale ; **PNu**, plaque paranuchale ; **PRO**, plaque préorbitale ; **PTO**, plaque postorbitale ; **PSO**, plaque post suborbitale ; **R**, plaque rostrale ; **SO**, plaque suborbitale ; **SP**, plaque spinale ; **soc**, supraorbital canal.

*Groenlandaspis silva* sp. nov. a été assigné à ce genre en raison de la similarité de ses caractéristiques morphologiques avec les autres membres du genre ainsi que sa position dans l'arbre phylogénétique obtenu lors cette maîtrise (Fig. 3). Entre autres, la plaque spinale de *Groenlandaspis silva* sp. nov. est très similaire à celle de *G. potyi*. Une analyse plus détaillée des caractéristiques morphologiques qui relie la nouvelle espèce avec le genre *Groenlandaspis* et la famille des Groenlandaspididae est réalisée dans l'article scientifique présent dans la section suivante du mémoire.

Un total de 20 arbres également parcimonieux de 139 pas ont été obtenus. L'indice de cohérence (CI) est de 0,4460, l'indice d'homoplasie (HI) est de 0,5540, l'indice de rétention

(RI) est de 0,5157 et l'index de consistance redimensionné est de 0,2300. Les interrelations phylogénétiques sont présentées sous la forme d'un arbre de consensus de majorité (Fig. 3). Sur cet arbre, les espèces provenant de l'Euramérique sont représentées en bleu et celles provenant du Gondwana sont représentées en noir. Il est possible de constater que dans l'ensemble, les espèces provenant du même continent ont tendance à être groupées ensemble dans l'arbre phylogénétique. De plus, les espèces appartenant au genre *Turrisaspis* forment un groupe monophylétique. Il en va de même pour les espèces appartenant au genre *Tiaraspis*. Cependant, les nombreuses espèces appartenant au genre *Groenlandaspis* ne forment pas un groupe monophylétique. En effet, *G. riniensis* et *G. theroni* ne sont pas associés avec d'autres membres appartenant à leur genre. De même, *G. mirabilis* est associé avec des membres des groupes externes, rendant ainsi le genre *Groenlandaspis* polyphylétique. Cela pourrait donc expliquer la difficulté de fournir une diagnose générique basée sur des caractères morphologiques uniques dérivés. D'autre part, il est possible que l'attribution taxonomique n'ait pas été effectuée correctement pour ce genre et qu'il soit nécessaire de sortir certaines espèces du genre *Groenlandaspis*.

De ce fait, la famille des Groenlandaspididae est paraphylétique puisque certaines de ces espèces (e.g., *Boomeraspis goujeti*) sont associées avec des espèces appartenant aux groupes externes (e.g., *Holonema westolli*). Ces dernières ne font pas partie de la famille et par conséquent, les membres de la famille des Groenlandaspididae partagent un ancêtre commun, mais elle ne regroupe pas tous les descendants de celui-ci.

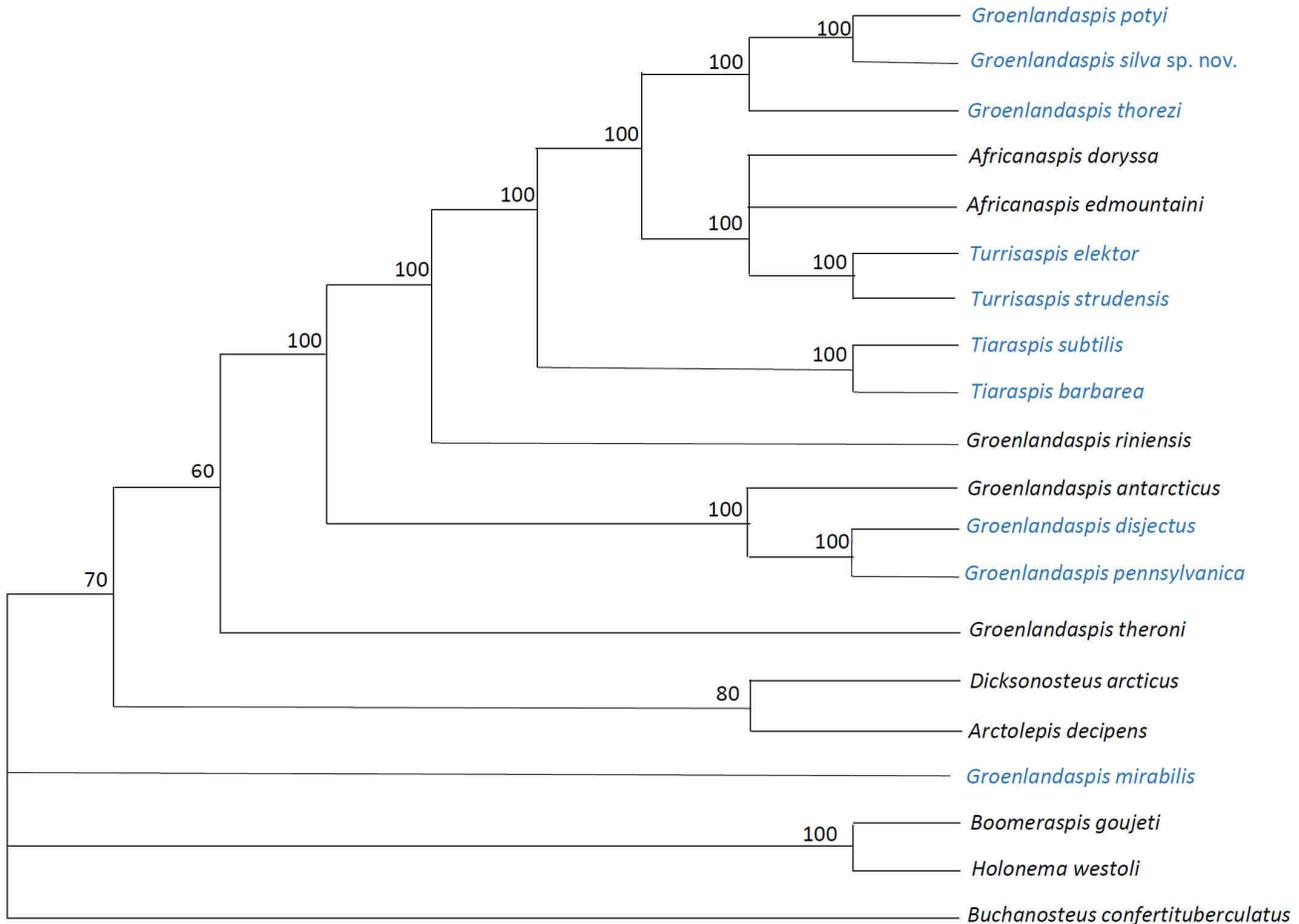


Figure 3. Arbre phylogénétique de consensus de majorité de la famille des Groenlandaspididae basé sur 20 arbres également parcimonieux à 139 pas, où les espèces d'Euramérique sont représentées en bleu et les espèces du Gondwana en noir. Les nombres associés aux nodes représentent la fréquence en pourcentage à laquelle ses répartitions apparaissent dans les arbres équiparcimonieux.

L'arbre phylogénétique nous permet également de discuter de l'histoire de différents caractères. Par exemple, la morphologie de la plaque dorsale médiane est divisée en trois formes distinctes : une forme basse et longue, une forme de triangle équilatéral et une forme haute et courte si l'on regarde cette plaque en vue latérale. Ces trois morphologies ont déjà été discutées par Olive et al., 2015b. Olive et al. (2015b) avaient émis l'hypothèse d'une morphologie de triangle équilatéral pour les Groenlandaspididae qui se sont par la suite divisés en deux morphologies distinctes au cours de l'évolution : la forme haute et courte tel qu'observée chez le genre *Africanaspis*, et une forme basse et longue tel qu'observée chez

*G. mirabilis*. Ils mentionnaient cependant qu'une analyse phylogénétique exhaustive serait nécessaire afin de pouvoir tester cette hypothèse. Également, Ritchie (1975) propose que la morphologie de cette plaque soit passé d'une forme haute et courte (chez *Tiaraspis*) pour devenir plus longue et basse au fil de l'évolution. En observant l'arbre phylogénétique obtenu lors de cette maîtrise, il est possible de voir une morphologie d'une plaque basse et longue (ex : *G. theroni*) allant à une plaque en forme de triangle plus ou moins équilatéral en vue latérale (ex : *Tiaraspis barbarea*), pour finir avec une plaque haute et courte (ex : *Africanaspis doryssa*) (Fig. 4). Pour ce qui est de *Groenlandaspis silva* sp. nov., la plaque médiane dorsale n'est pas connue, mais si on se fie à l'arbre phylogénétique il est probable que celle-ci soit de forme équilatérale puisque c'est la forme que cette plaque possède chez les espèces apparentées à *Groenlandaspis silva* sp. nov. Cette transformation évolutive de la morphologie, ou morphocline, de cette plaque est différente de celle avancée par Olive et Dupret (2015b) et par Ritchie (1975), mais comme suspectée par ces derniers et par Janvier et Clément (2005), cette analyse a également mené à l'éclatement du genre *Groenlandaspis*, celui-ci étant polyphylétique selon l'arbre phylogénétique obtenu. En effet, le genre *Groenlandaspis* est composé de plusieurs espèces qui ne partagent pas un ancêtre commun direct.

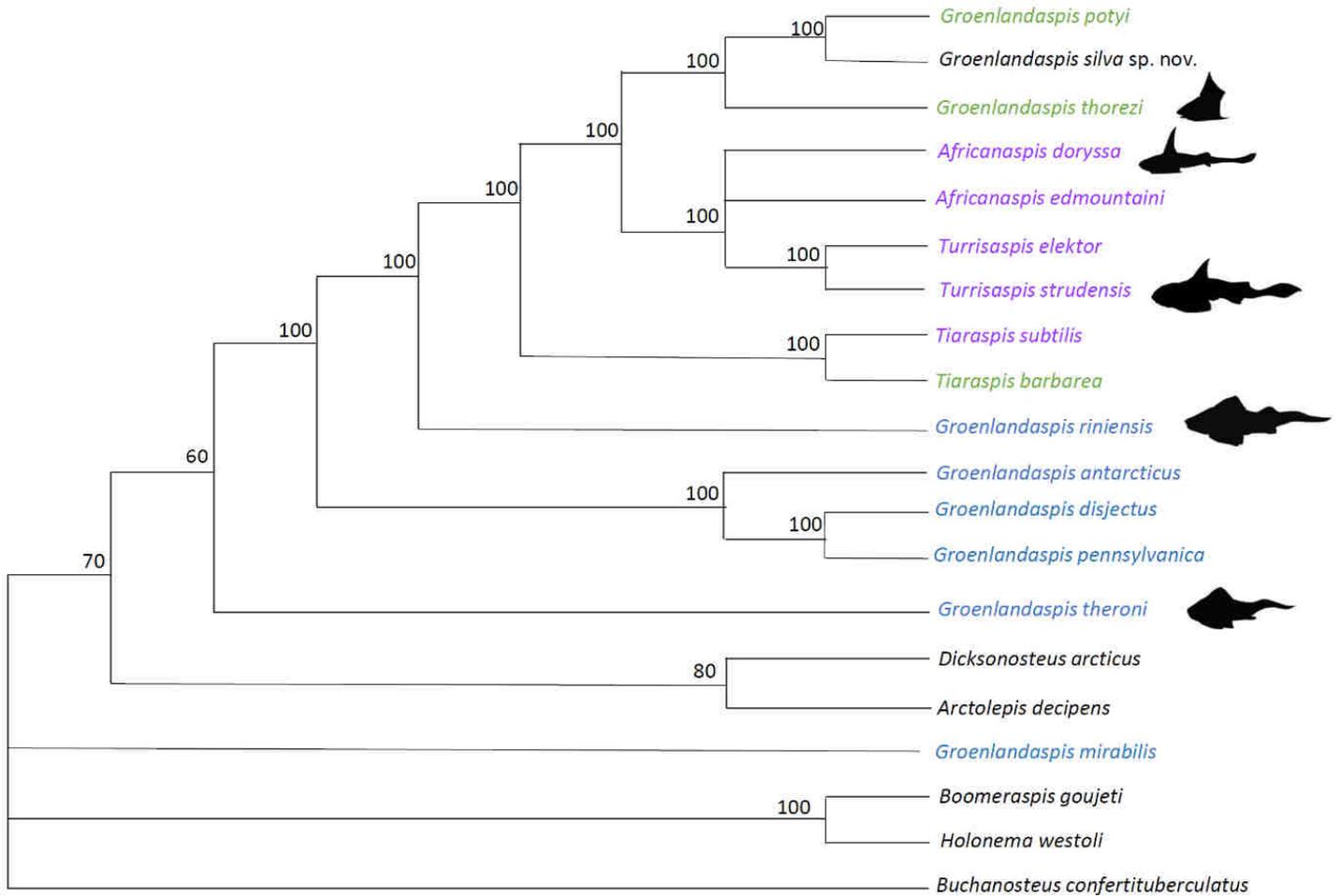


Figure 4. Arbre phylogénétique de consensus strict de la famille des Groenlandaspididae où les espèces possédant une plaque médiane dorsale de forme basse et longue sont en bleu, de forme équilatérale en vert, de forme haute et courte sont représentées en mauve et les espèces dont la morphologie des plaques médiane dorsale est inconnue sont représentés en noir. Les nombres associés aux nœuds représentent la fréquence en pourcentage à laquelle ses répartitions apparaissent dans les arbres également parcimonieux.

Pour ce qui est des considérations paléogéographiques et biogéographiques, elles seront abordées plus en détail dans l'article scientifique. En bref, la découverte d'une nouvelle espèce givétienne de *Groenlandaspis* en Euramérique représente une occurrence indiquant que les Groenlandaspididae étaient cosmopolites plus tôt durant le Dévonien que l'on ne le croyait précédemment. Ce cosmopolitisme tend à indiquer une plus proche connexion entre l'Euramérique et le Gondwana durant le milieu du Dévonien que ne l'indiquent certaines reconstitutions paléogéographiques (Voo et al., 1993; Tait et al., 2000; Li et al., 2001; Young

et al., 2010). Une telle connexion a également été avancée par plusieurs autres auteurs durant le début du Dévonien. En effet, des associations fauniques entre le Gondwana et l'Euramérique ont également été observée durant le Lockhovian au début du Dévonien (Dupret et al., 2011). De même, Zhao et Zhu (2011) ont noté des similarités entre des taxons provenant du Gondwana (e.g., *Lurapullaspis* et *Toombalepis*) et d'autres provenant de l'est des États-Unis (Young et al., 2010) durant le début du Dévonien.

**A NEW GROENLANDASPIDID ARTHRODIRE FROM THE GIVETIAN OF  
NORTH AMERICA AND THE FIRST PHYLOGENY OF THE FAMILY  
GROENLANDASPIDIDAE**

**1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE**

Ce premier article a comme titre « *A New Groenlandaspid Arthrodire from the Givetian of North America and the First Phylogeny of the Family Groenlandaspididae* » et il a été rédigé par moi-même, Richard Cloutier, mon directeur de recherche et John Long, mon codirecteur de recherche. Ma contribution à l'article a été sa rédaction, la réalisation des analyses ainsi que la description de la nouvelle espèce. La contribution de Richard Cloutier et de John Long a été de fournir des suggestions de modifications à l'article et de me guider lors de la réalisation de cette maîtrise. Également, les spécimens et l'idée du projet provenaient de Richard Cloutier. De plus, le travail de terrain a été réalisé par Richard Cloutier, Daniel Potvin-Leduc, Catherine Lavoie et Frank Mannolini, Linda VanAller Hernick et Ed Landing ; ils figurent dans les remerciements de l'article pour leur excellent travail. Cet article sera soumis au *Journal of Vertebrate Paleontology*.

## 1.2 PREMIER ARTICLE

### Un nouvel arthrodire groenlandaspide provenant du Givétien d'Amérique du Nord et la première phylogénie de la famille des Groenlandaspidae

#### A New Groenlandaspid Arthrodire from the Givetian of North America and the First Phylogeny of the Family Groenlandaspidae

CYNTHIA DESCHÊNES<sup>\*,1</sup>, JOHN LONG<sup>2</sup>, RICHARD CLOUTIER<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, 300  
allée des Ursulines, Rimouski, Canada, Cynthia.Deschenes@uqar.ca,

Richard\_Cloutier@uqar.ca

<sup>2</sup> School of Biological Sciences, Flinders University, 2100, Adelaide, South Australia  
5001, Australia, john.long@flinders.edu.au

**RÉSUMÉ**—*Groenlandaspis* représente un genre d'arthrodire largement répandu sur la planète au Dévonien. Ils sont retrouvés au Gondwana à partir du Praguien et n'étaient retrouvés en Euramérique qu'à partir du Famennien. Une nouvelle espèce de *Groenlandaspis* est décrite provenant du Givétien de Cairo, New York, États-Unis. Cette espèce est caractérisée par une plaque latérale postérieure allongée en hauteur et amincie sur la partie supérieure; une plaque antérieure ventrolatérale possédant une large zone de chevauchement pour la plaque interlatérale, une marge latérale droite (zone de chevauchement pour la plaque spinale) et une absence d'extension latérale ainsi qu'une plaque antérieure latérale avec une marge dorsale relativement droite avec une entaille pectorale faiblement définie. La nouvelle espèce est l'occurrence la plus ancienne en Amérique du Nord ainsi qu'en Euramérique. Cette occurrence supporte le point de vue que ce genre était beaucoup plus répandu environ 10 millions d'années plus tôt que l'on ne le croyait précédemment. Cette évidence pointe vers un cosmopolitisme de la famille Groenlandispidae et du genre *Groenlandaspis* tôt durant le milieu du Dévonien tel qu'il a déjà été observé chez d'autres espèces de chondrichtyens par exemple. La première

phylogénie de la famille est également présentée. L'arbre de consensus strict suggère la paraphylie des Groenlandaspididae et la polyphylie de *Groenlandaspis*.

ABSTRACT— *Groenlandaspis* is an arthrodire placoderm widely distributed during the Devonian. It occurred in Gondwana from the Pragian to the Famennian and in Euramerica only during the Famennian. A new species of *Groenlandaspis* is described from the Givetian of Cairo, New York, USA. This placoderm species is characterized by an elongated and very slim at the top triangular posterior lateral plate, an anterior ventrolateral plate with a large overlap area for the interolateral plate, a straight lateral margin (overlap area for the spinal plate), the absence of lateral extension, and an anterior lateral plate with a relatively straight dorsal margin with a poorly defined pectoral notch. This new species is the earliest occurrence of this genus in North America and in Euramerica. Therefore, this occurrence supports the view that *Groenlandaspis* was much more widespread approximately 10 million years earlier than previously thought. This evidence points toward an early cosmopolitanism of the genus during the Middle Devonian as was already suggested for some chondrichthyans. The first phylogeny of the family is also presented. The strict consensus tree of groenlandaspidids highlights of the paraphyly of the Groenlandaspididae and the polyphyly of *Groenlandaspis*.

## INTRODUCTION

The Groenlandaspididae are a diversified arthrodire family that includes seven genera and 19 species with more than half belonging to *Groenlandaspis*. The family occurs from the Early Devonian to the Late Devonian in both Euramerica and Gondwana. Only two of these species are found in North America outside Greenland (*Turrispis elektor* and *G. pennsylvanica*) (Daeschler et al., 2003).

The Middle Devonian faunal assemblage of Cairo Quarry (Platterkill Formation) in southern New York State is diverse (Potvin-Leduc et al., 2015) and consists of chondrichthyans, placoderms, actinopterygians, and sarcopterygians which are found associated with archaeopterid and cladoxylopsid roots (Cloutier et al., 2010). Incidentally, these roots are all that remains of the oldest fossil forest in the world. The faunal material from the Cairo site is abundant. This assemblage is dominated by placoderms and the most abundant genus is *Groenlandaspis* with 21 specimens in total. These specimens represent a new species that is described herein.

The Groenlandaspididae, and particularly the genus *Groenlandaspis*, have a paleogeographic significance. According to Ritchie (1975), the presence of *Groenlandaspis* on four distant continents (Oceania, Antarctica, Europe, and North America) indicates a virtually worldwide distribution during the Middle-Upper Devonian. This genus could be used to make inter- and intra-continental correlations in order to be used to estimate the paleoenvironmental and paleogeographic conditions (Ritchie, 1975).

The oldest member of the family is *Tiaraspis subtilis* that comes from the Pragian-Emsian of Euramerica (Gross, 1962). The first occurrence of *Groenlandaspis* dates from the Pragian of Gondwana (Olive et al., 2015b). According to Young et al. (1993) and Long et al. (1997), the Groenlandaspididae were endemic to Gondwana and dispersed subsequently to

Euramerica only during the Famennian. The presence of *T. subtilis* in Euramerica during the Pragian-Emsian was interpreted as a result of the physical proximity between the regions. However, the presence of other taxa uniquely found in Euramerica in the same region as *T. subtilis* weakens this hypothesis (Janvier et al., 2005). An alternative hypothesis was formulated by Janvier and Clément (2005), suggesting that the Groenlandaspididae had a cosmopolitan distribution earlier in the Devonian and that they subsequently became endemic to Gondwana. However, this second hypothesis needs to be confirmed by the presence of more groenlandaspidids in Euramerica before the Famennian (Olive et al., 2015b).

To date, no phylogenetic analysis of the Groenlandaspididae has been realized despite the fact that many authors have pointed out its necessity (Daeschler et al., 2003; Janvier et al., 2005; Olive et al., 2015b). Janvier and Clément (2005) emphasized the need to have a phylogenetic analysis in order to provide a more reliable definition of the genus *Groenlandaspis*. Moreover, the evolutionary trends of some morphological features of the family (e.g., the height of the median dorsal plate (MD)) is unclear without a phylogenetic tree (Daeschler et al., 2003; Olive et al., 2015b). The trend of the median dorsal plate is particularly interesting because its varying height among the taxa was thought to separate the family in two distinct groups with the plate being low for *Groenlandaspis* and high for the other genera of the family (Olive et al., 2015b). However, the discovery of more taxa suggests that these groups appear to represent different morphotypes rather than phylogenetic groups (Olive et al., 2015b). Herein, we present the description of a new species of *Groenlandaspis* from the Givetian of Cairo (New York) and the first phylogenetic analysis of the family Groenlandaspididae. In addition, paleobiogeographical and phylogenetic implications are discussed.

## Abbreviations

**Institutional Abbreviations**—**NYSM**, New York State Museum, Albany, New York

**Anatomical Abbreviations**—**ADL**, anterior dorsolateral plate; **AL**, anterior lateral plate; **AVL**, anterior ventrolateral plate; **C**, central plate; **IL**, interolateral plate; **MD**, median

dorsal plate; **PDL**, posterior dorsolateral plate; **PMV**, posterior median ventral plate; **PrO**, preorbital plates; **PtO**, postorbital plates; **PVL**, posterior ventrolateral plate; **Sp**, spinal plate.

## MATERIAL AND METHODS

The fossil material comes from the Cairo quarry located south of New York State Route 145 at the Cairo Highway Department headquarters, which is located 3.22 km south of Cairo, Greene County, NY (42. 32° N and 74. 04° W, NAD 83) (Fig. 5A). The quarry exposes 12.0 m of sandstone and mudstone of the Plattekill Formation (Givetian) that is part of the eastern part of the Devonian Catskill delta (Potvin-Leduc et al., 2015).

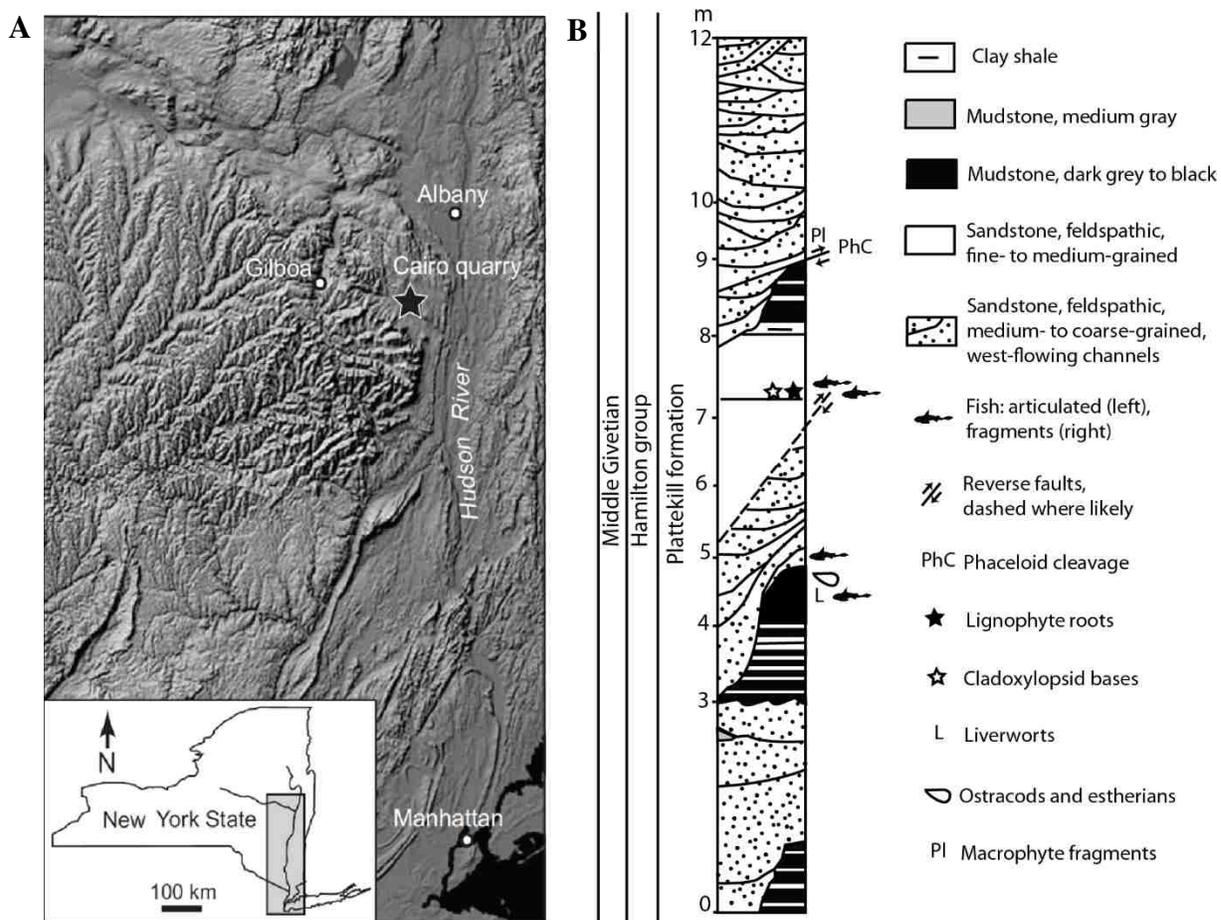


Figure 5. A. Location of the Cairo quarry represented by a star on the map. Figure taken from Potvin-Leduc et al. (2015). B. Stratigraphic framework of the Plattekill Formation at Cairo quarry. Assemblage I is situated at approximately 4.75–5.1 m from the base of the section, while Assemblage II is situated at 7.35 m. Figure modified after (Potvin-Leduc et al., 2015).

The faunal material found at the Cairo quarry is divided between two assemblages. Assemblage I is situated 4.75–5.1 m above the base of the section and is mainly composed of ichthyoliths embedded in a condensed sandstone (Fig. 5B). The articulated ichthyofaunal material of Assemblage II is situated 7.35 m above the base of the section (Fig. 5B). The material used in this study comes from Assemblage II.

Specimens were mechanically prepared using various sizes of entomological needles (1, 0, 000), a micro-jack 2 and an air-scribe. Pictures in water immersion were taken with a Nikon D300 camera.

The character matrix includes 56 unordered morphological characters (including 33% of missing data) coded for 16 groenlandaspidid species and four outgroups (Appendix 1). The character matrix was prepared using Mesquite (version 3.31) (Maddison et al., 2008). *Buchanosteus confertituberculatus*, *Holonema westolli*, *Dicksonosteus arcticus* and *Arctolepis decipiens* were used as outgroups to root the tree based on their phylogenetic proximity to the Groenlandaspididae according to previous phylogenetic analyses (Dupret et al., 2009; King et al., 2016; Qiao et al., 2016). The matrix was run under a maximum parsimony analysis using a branch-and-bound algorithm in PAUP\* software (version 4.0a) (Swofford, 2003).

*Mithakaspis lyentye* (74,24%), *Groenlandaspis seni* (77,36%) and *Mulgaspis evensorum* (98,11%) were excluded from the analysis since the number of missing data due to the lack of anatomical information was too high (means of 84.9 % of missing data). High proportion of missing data has been shown to greatly reduce the phylogenetic resolution so the exclusion of these three highly incomplete species was necessary to obtain a more reliable phylogenetic tree (Huelsenbeck, 1991; Novacek, 1992; Wilkinson, 1995; Kearney, 2002; Wiens, 2006). Fifteen unnamed and poorly described groenlandaspidids were also excluded from the phylogenetic analysis for the same reason.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Class PLACODERMI McCoy, 1848

Order ARTHRODIRA Woodward, 1891

Suborder PHLYCTAENIOIDEA Miles, 1973

Family GROENLANDASPIDIDAE Obruchev, 1964

Genus GROENLANDASPIS Heintz, 1932

*Groenlandaspis silva* sp. nov.

**Holotype**—NYSM 19118, incomplete disarticulated specimen presenting IL, Sp, AVL, PVL (left and right), PMV, and AL (left and right).

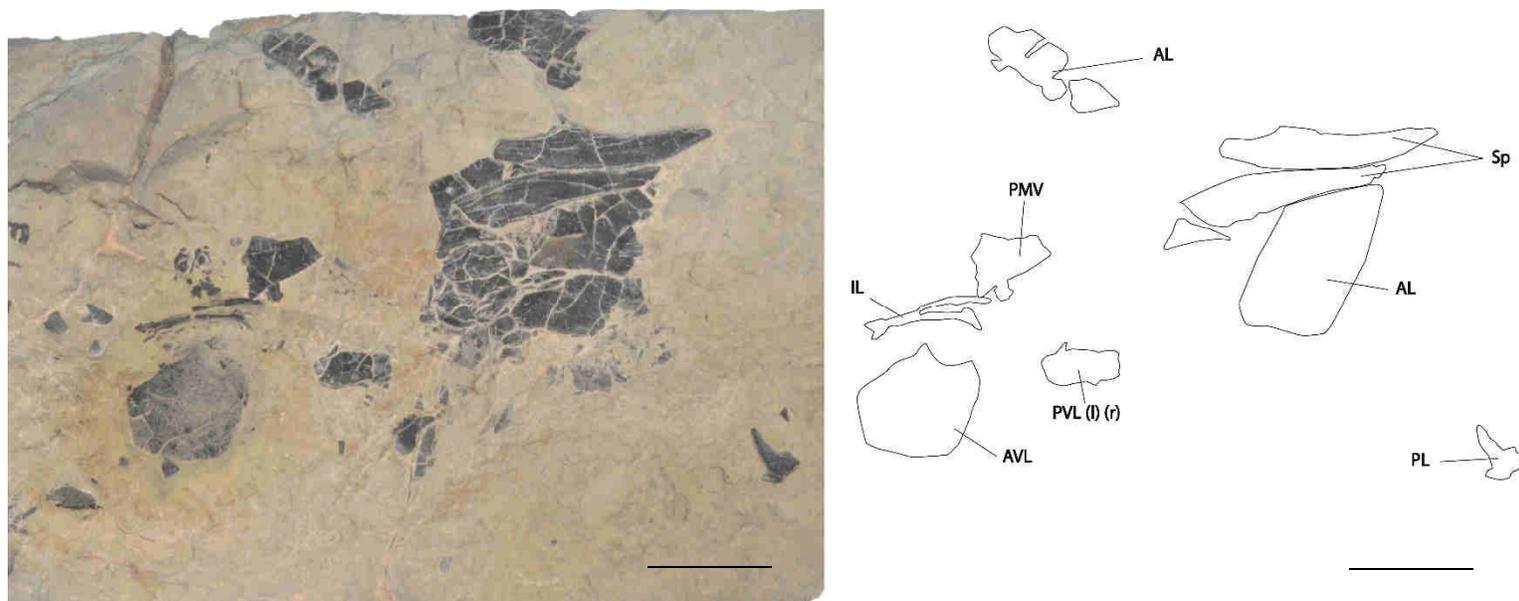


Figure 6. *Groenlandaspis silva* sp. nov. Holotype (NYSM 19118) with schematized outlines of the plates. Abbreviation : **AL**, anterior lateral plate; **AV**, anteroventral plate **AVL**, anterior ventrolateral plate; **IL**, interlateral plate; **PL**, posterior lateral plate; **PMV**, posterior median ventral plate; **PVL (l) (r)**, posterior ventrolateral plate, left, right. Scale bar equals 5 cm.

**Other materials**—Material consists of isolated plates: one ADL (NYSM 19121), three Sp (NYSM 19122, NYSM 19123, NYSM 19124) and two PtO (NYSM 19119 and NYSM 19120).

**Locality and horizon**—Cairo quarry, Cairo, Greene County, New York State, USA. Plattekill Formation.

**Age**—Givetian, Middle Devonian.

**Etymology**—in reference to the Devonian forest in which the specimens were found.

**Diagnosis**—A groenlandaspidid arthrodire of moderate size (approximately 20 cm of shield length). Free portion of the spinal plate relatively short (30% of the total length of the plate). Elongated and very slim at the top triangular posterior lateral plate (H/L ratio of 1.47). Anterior ventrolateral plate with a large overlap area for the interolateral plate, a straight lateral margin (overlap area for the spinal plate) and an absence of lateral extension. Anterior lateral plate with relatively straight dorsal margin with a poorly defined pectoral notch.

**Remarks**—This material has been referred to the genus *Groenlandaspis* because of its similarity with the plates of other *Groenlandaspis* species and more specifically *G. potyi*. For example, they share the absence of a well-marked longitudinal ridge on the external surface of the posterior lateral plate as is also the case for *G. antarcticus* and *G. riniensis*. While similar, *G. silva* sp. nov. possesses enough unique characteristics (the shape of the PL for example) to justify its assignation to a different species. The material describes herein lacks the characteristic MD plate of the family or the PDL that would confirm that it belongs within the Groenlandaspididae. However, the positioning of *G. silva* sp. nov. in the phylogenetic tree in addition to the morphological similarities to others *Groenlandaspis* was judged sufficient to justify the naming of a new species.

## DESCRIPTION

**Head Shield**

**Postorbital Plates (PtO)**—The PtO are preserved on specimens NYSM 19119 and NYSM 19120 (Fig. 7A-B). The sensory lines are not visible as the plates are unprepared. There is no visible ornamentation. A narrow overlap area for the PrO is visible next to the orbital margin.

**Trunk shield**

**Anterior dorsolateral plates (ADL)**—The ADL is partly preserved on specimen NYSM 19121 (Fig. 7C). The plate shows the condyle as well as the main-lateral groove that is oriented upward to meet the condyle. The ADL is incomplete, however, it is possible to infer that the ADL was relatively long (most likely longer than high) from the impression of the plate. The posterior and anterior margins meet at an obtuse angle dorsally.

**Posterior Lateral Plate (PL)**—The right PL is preserved on the holotype (NYSM 19118) (Fig. 6, 11A and 12). The plate has a narrow triangular shape (H/L ratio of 1.47) and is strongly thinned at the top. There is a narrow overlap area for the PVL on the ventral margin and for the AL on the anterior margin. The ventral margin is straight. The ornamentation consists of scattered tubercles.

**Anterior Lateral Plate (AL)**—Both AL are present on the holotype (NYSM 19118) but they are incomplete (Fig. 6 and 8). Both of them can be combined to partially complete the trapezoidal outline of the plate. The AL is approximately twice longer than high (H/L ratio of 0.62). The ventral margin is straight and longer than the dorsal margin. The anterior margin slopes to a point ventrally. The ornamentation consists of faint tubercles.

**Ventral shield**

**Anterior Ventrolateral Plate (AVL)**—The AVL of *Groenlandaspis silva* sp. nov. is present and complete on NYSM 19118 (Fig. 6 and 10). The overlap area for the IL is

relatively large. The lateral margin, corresponding to the overlap area for the Sp, is straight and there is a poorly developed depressed triangular area anteriorly to the pectoral notch. This plate is slightly higher than long (H/L ratio of 1.25). The ornamentation is composed of very faint tubercles.

**Posterior Ventrolateral Plates (PVL)**—The right and left PVL are present and partially preserved on the holotype (Fig. 6 and 7D). They overlap each other with the visceral face visible on one of them and the outer surface on the other. The crescent-shaped overlap area for the AVL is easily seen on the PVL with the visible ornamentation. The ornamentation consists of sparse tubercles.

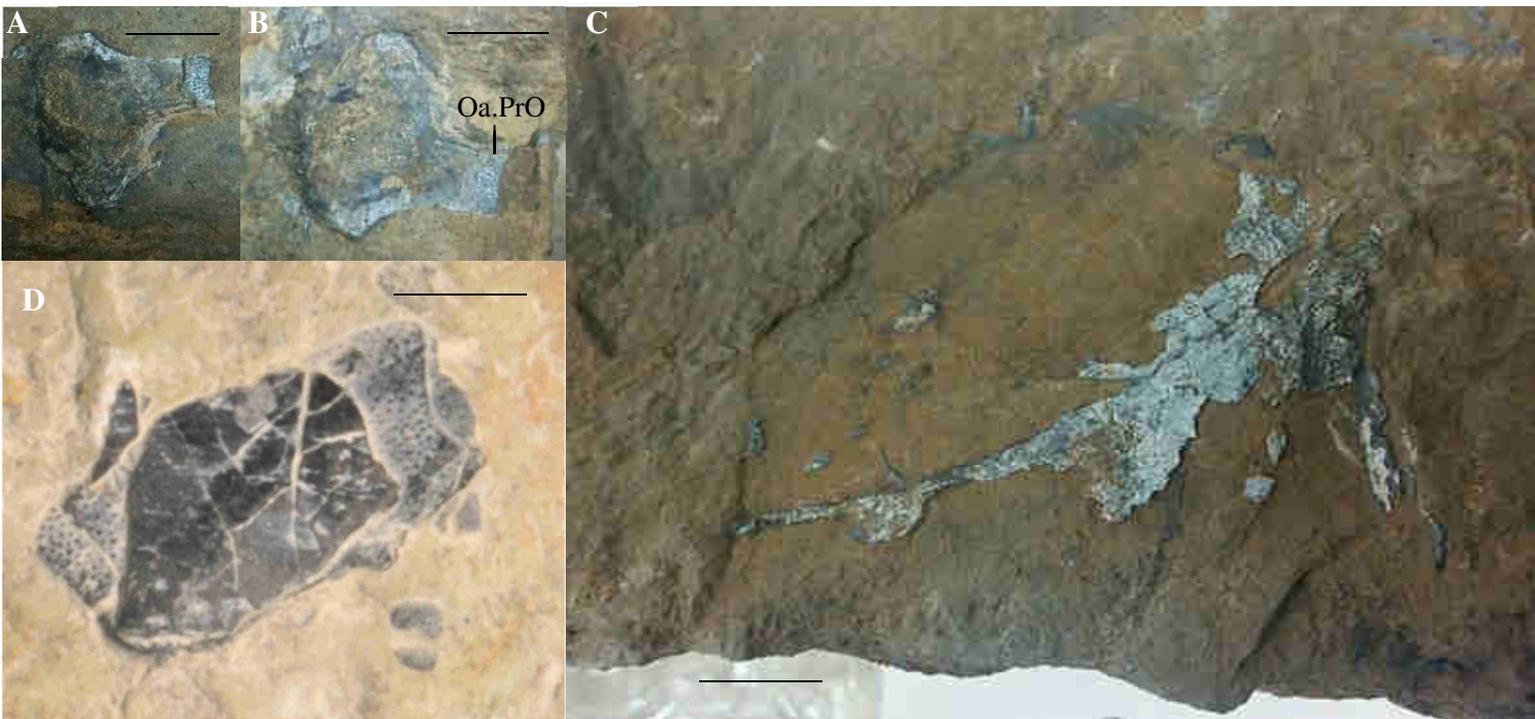


Figure 7. *Groenlandaspis silva* sp. nov. A. B. Postorbital plates (PtO) of specimens NYSM 19119 and NYSM 19120 with overlap area for the postorbital plate (oa.PrO). C. Anterior dorsolateral plate (ADL), specimen NYSM 19121. D. Posterior ventrolateral plates (PVL) overlapping, holotype (NYSM 19118). Scales bars equal 1 cm.

**Posterior Medioventral Plate (PMV)**—An incomplete PMV is found on specimen NYSM 19118 (Fig. 6 and 10). This quadrilateral plate is characterized by large overlap areas around the plate. The surface of the plate is smooth and there is no visible ornamentation.

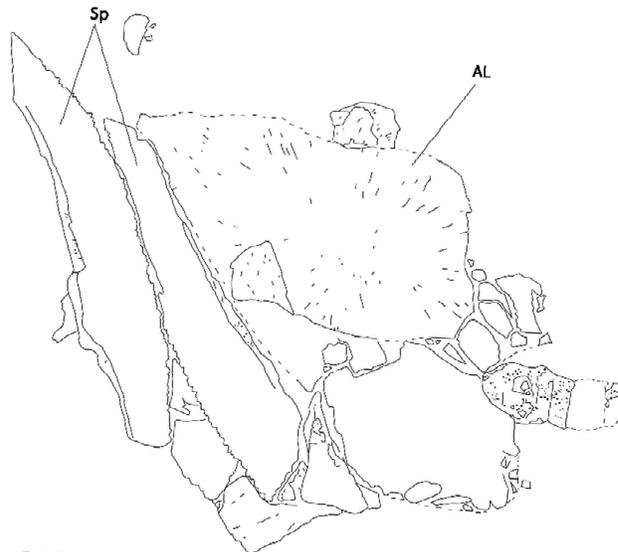


Figure 8. *Groenlandaspis silva* sp. nov., NYSM 19118. Spinal (Sp) and anterior lateral plate (AL) with schematized outlines of the plates. Scale bar equals 5 cm.

**Interlateral Plate (IL)**—An IL is present on specimen NYSM 19118 (Fig. 6 and 10). The plate is about five times longer than high. The ornamentation is composed of tubercles that are randomly distributed.

**Spinal Plates (Sp)**—The Sp of *Groenlandaspis silva* sp. nov. are present on the holotype NYSM 19118 and on specimens NYSM 19122 (Fig. 6, 8 and 9), NYSM 19123 and NYSM 19124. They are slightly curved and their free portion is short (approximately 30% of the total length of the plate). Posteriorly oriented denticles are situated on 90% of the lateral margin of the plates and there is a mean of 7.5 denticles per cm. The surface of the Sp is relatively smooth with very fine ridges running longitudinally. There are a few rounded tubercles situated on the distal part of the plates of the holotype. Specimen NYSM 19122 shows only a few tubercles situated on the proximal part of each plate.

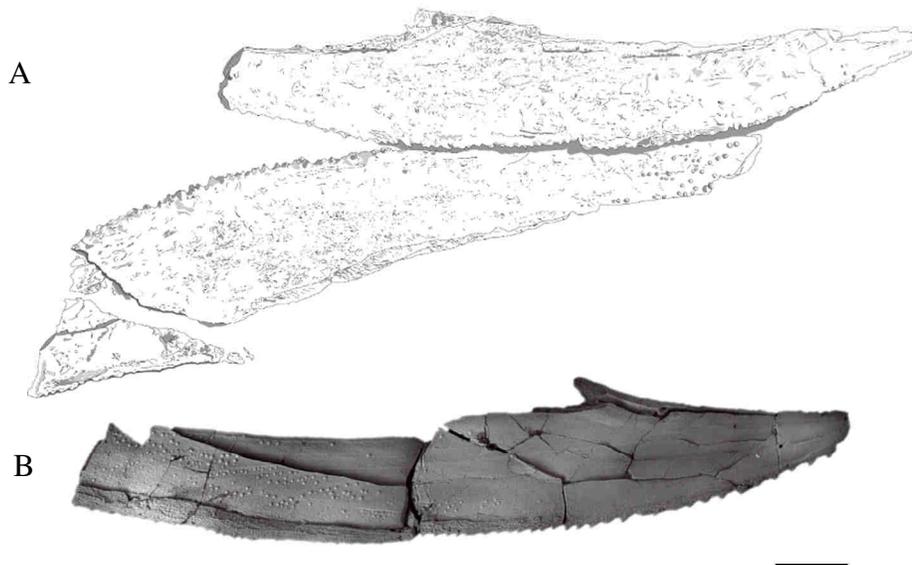


Figure 9. *Groenlandaspis silva* sp. nov. A. Camera lucida drawing of the two spinal plates (Sp), holotype (NYSM 19118). B. Spinal plates (Sp) coated with ammonium chloride (NYSM 19122). Scale bars equals 1 cm.

## Comparisons

*Groenlandaspis silva* sp. nov. is assigned to the genus *Groenlandaspis* mainly because of the similarity of the Sp to that of all the other species of *Groenlandaspis*. The Sp

also shares characteristics with other groenlandaspids such as having denticles on the lateral margin of the plate [*G. thorezi* (Janvier et al., 2005); *G. potyi* (Olive et al., 2015b); *Turrispis strudensis* (Olive et al., 2015a); *T. elektor* (Daeschler et al., 2003); *G. riniensis* (Long et al., 1997); *Boomeraspis goujeti* (Long, 1995); *Africanaspis doryssa* (Gess et al.,

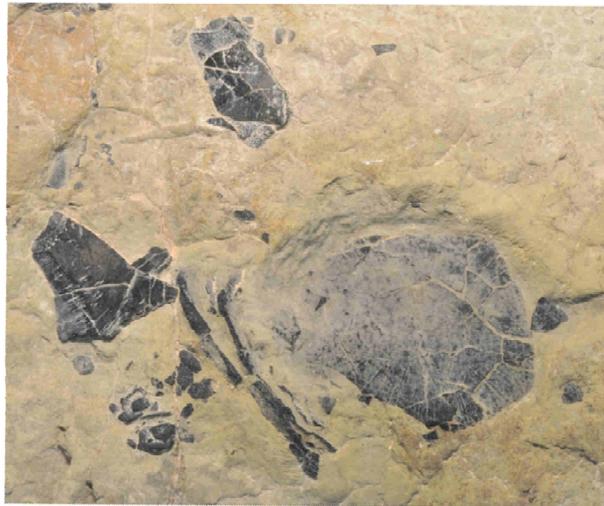
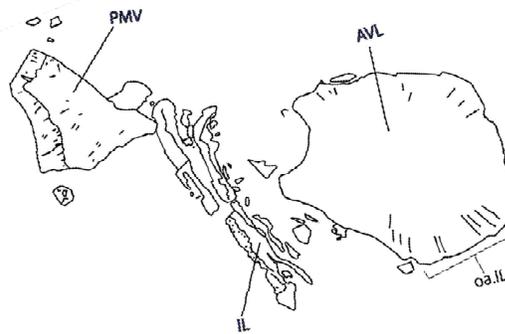


Figure 10. *Groenlandaspis silva* sp. nov. Interlateral plate (IL), anterior ventrolateral plate (AVL) with the overlap area for the interlateral (oa.IL) and posterior median ventral plate (PMV) with schematized outlines of the plates. Scale bar equals 5 cm.

2017)], a slight curvature and the presence of tubercles on the plate (sparse for the majority of groenlandaspidids, but abundant for *G. riniensis* (Long et al., 1997) and *B. goujeti* (Long, 1995).

*Groenlandaspis silva* sp. nov. is similar to *G. potyi* in the global shape of Sp and AL. The ornamentation of the Sp is composed of sparse tubercles and faint ridges; the presence of these fine ridges is unique among the Groenlandaspididae. The shape of the AL of *G. silva* sp. nov. is also similar to that of *G. pennsylvanica* and *T. elektor* (Daeschler et al., 2003): a trapezoidal shape, a concave caudal margin and a cranial margin that comes to a point ventrally. Moreover, the shape of the AVL closely resembles that of *Africanaspis doryssa* (Long et al., 1997; Gess et al., 2017).

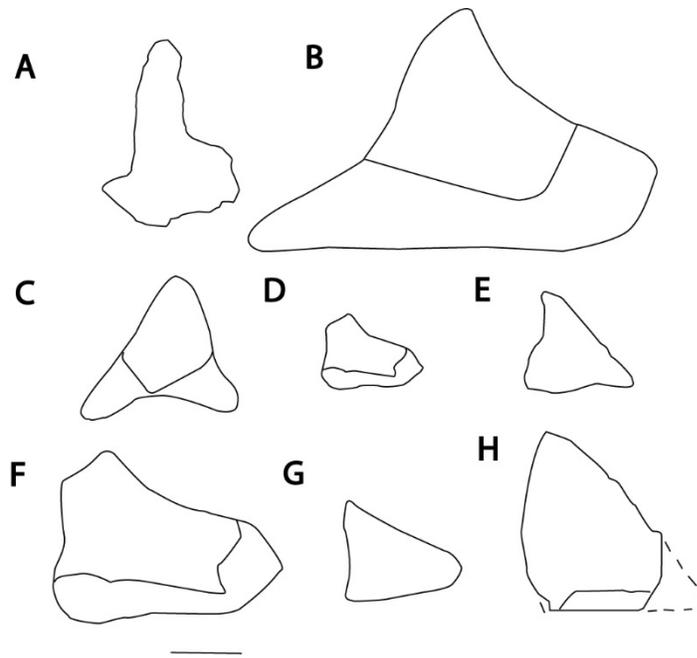


Figure 11. PL of Groenlandaspididae in lateral view. A, *Groenlandaspis silva* sp. nov.; B, *G. antarcticus* (after Ritchie, 1975); C, *G. riniensis* (after Long et al., 1997); D, *Tiaraspis subtilis* (after Gross, 1962); E, *Turrisaspis elektor* (after Daeschler et al., 2003); F, *Boomeraspis goujeti* (after Long et al., 1995); G, *G. thorezi* (after Janvier and Clément, 2005); H, *G. potyi* (after Olive et al., 2015b). Scale bar equals 1 cm.

However, the shape of the PL of *Groenlandaspis silva* sp. nov. is unusual among the Groenlandaspididae (Fig. 11). The base is narrower than that of the other groenlandaspidids and the top of the plate much slimmer than the other PL of the family (Fig. 11). In addition, the overlap area for the IL on the AVL is much larger than on other species of the family. Moreover, the plates of *Groenlandaspis silva* sp. nov. are considerably larger than those of the majority of groenlandaspidids. For example, the spinal plate of *G. silva* sp. nov. measured between 10 and 12 cm while the mean length of the spinal plate of the other species of Groenlandaspididae is of approximately 5,5 cm (if we exclude the two bigger species of *Groenlandaspis*: *G. riniensis* and *G. antarcticus*).

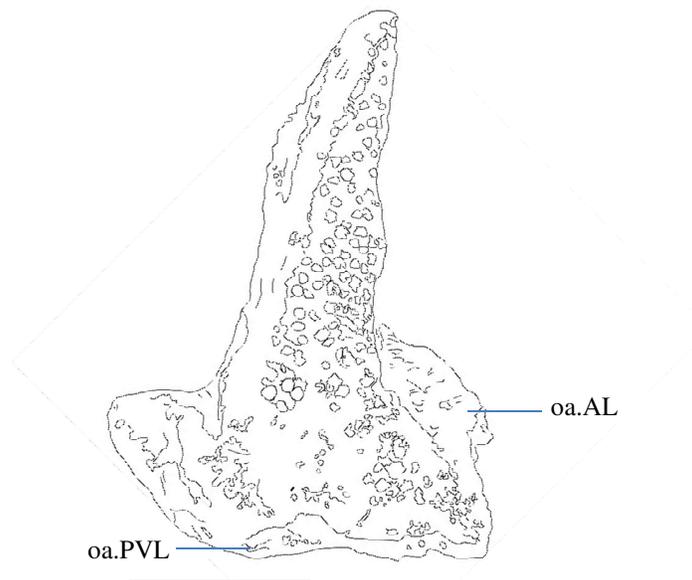


Figure 12. *Groenlandaspis silva* sp. nov. Camera lucida drawing of the posterior lateral plate (PL), holotype (NYSM 19118). Scale bar equals 1 cm.

## RESULTS

### Phylogenetic analysis

The coding of *Groenlandaspis silva* sp. nov. is available only for 13 out of 53 characters. Twenty equally parsimonious trees at 139 steps were obtained (CI = 0.4460, HI

= 0.5540, RI = 0.5157 and RCI = 0.2300). On the majority rule consensus tree, the Groenlandaspididae is a paraphyletic group (Fig. 13). *Boomeraspis goujeti* (belonging to the family Groenlandaspididae) is found associated with the outgroup *Holonema westolli*.

The genus of *Turrispis* and *Tiaraspis* are monophyletic. However, the genus *Groenlandaspis* is resolved as polyphyletic. *G. riniensis*, *G. theroni* and *G. mirabilis* are not found in close association with other *Groenlandaspis* in the majority rule consensus tree. The most basal species of *Groenlandaspis* are either *G. mirabilis* or *G. theroni* since they are situated close to the outgroups in the phylogenetic tree obtained. *G. silva* sp. nov. is the sister-group of *G. potyi*, a species found in the Late Famennian of Belgium (Olive et al., 2015b). Both of them are found in Euramerica.

## DISCUSSION

The first phylogenetic analysis of the family Groenlandaspididae is presented here and can be used to confirm as phylogenetically valid many characters used in diagnoses for groenlandaspidid species and genera. These characters are, among others, the displacement of the apex of the MD relative to the middle of its anteroposterior length (for *Groenlandaspis riniensis* and *Africanaspis edmountaini*), the angle of the sensory line flexion on the PDL (for *Turrispis strudensis* and *T. elektor*), the height of the dorsolateral plates (for *Africanaspis*, *Turrispis* and *G. potyi*), and the size and shape of the AL (for *Africanaspis* and *G. riniensis*) (Olive et al., 2015b). Based on the phylogenetic tree, the posterior displacement of the apex of the MD relative to the middle of its anteroposterior length is a character that is found in many different species that are not closely related (e.g., *G. antarcticus* and *A. doryssa*). The same can be said for the sharp downward bend on the sensory line on the PDL, which is found in most of the groenlandaspidids, but also in two of the outgroups (*Buchanosteus confertituberculatus* and *Holonema westolli*). However, the shape and size of the AL are valid to use in a diagnosis in certain cases. Indeed, *G. riniensis* possess an anterior lateral plate which is almost as broad as long with relatively straight

anterior margin and he is the only one of the family to do so. Nevertheless, the AL being laterally angled is not only present in *Africanaspis*, but also in most other members of the family. For the height of both of the dorsolateral plates, it seems that the presence of high and narrow plates unites the genera *Africanaspis*, *Tiaraspis*, *Turrispis* together although high and narrow plates are also found in other species of Groenlandaspididae.

Currently, the diagnosis of the family and of the genus *Groenlandaspis* are not based on synapomorphies. The unique characteristics of the family Groenlandaspididae and the genus *Groenlandaspis* were discussed by Ritchie (1975), Janvier and Clément (2005) and Young and Goujet (2003). For the family, Ritchie (1975) defined them by several characteristics such as an unreduced lateral trunk shield, an absence of the AV plates, a long contact between the lateral and the ventral walls, large spinal plates, a medium pectoral fenestra, a long and extremely narrow MD with high pointed laterally compressed dorsal ridge, high and short dorsolateral plates, an angular dorsal flexure in the sensory groove of the PDL, a subpentagonal headshield with a convex or angular posterior margin and articular condyles situated rather close together. Young and Goujet (2003) pointed out that several of these characteristics were also found in all phlyctaeniids and formulated a new diagnosis that only used the characteristics that separated *Groenlandaspis* and a few related taxa from the rest of the phlyctaeniids. They retained the following diagnosis for the family: Phlyctaeniids in which the pineal plate separates the PrO's, which form the anterior dermal corner of the orbit, the central sensory lines pass back onto the C plates, the dermal neckjoint of each side is placed close to the midline, the anterior and posterior dorsolateral plates of each side have midline contact with each other, and the MD is elevated as a narrow crest or spine. The lateral line sensory groove has a sharp dorsal inflection on the PDL plate (Young and Goujet, 2003).

For Janvier and Clément (2005), the family Groenlandaspididae is defined by the PrO entirely separated by the pineal plate, the closely-set condyles of the dermal neck joint, the midline contact between the anterior and posterior dorsolateral plates of each side, the very deep trunk armour with a narrow and high-crested median dorsal plate and the inverted V-

shaped pattern of the main lateral-line on the posterior dorsolateral plate. The characteristics are similar to those mentioned by Young and Goujet (2003), but differ slightly. For example, Young and Goujet (2003) use the characteristics that the PrO are separated by the pineal plates, but also mention that it forms the anterior dermal corner of the orbit. This addition is not present in the list of characteristics of Janvier and Clément (2005). If it is omitted, the separation of the PrO by the pineal plate is no longer a unique characteristic of the Groenlandaspididae. Indeed, the PrO are also separated by the pineal plate in species such as *Actolepis decipens* (Young and Goujet, 2003; Fig 26A) and *Holonema westolli* (Miles, 1971). Also, while Young and Goujet (2003) only mention a sharp dorsal inflection of the sensory groove on the PDL, Janvier and Clément (2005) precise the pattern of the sensory line (or main lateral line) to be in an inverted V-shaped pattern. However, this pattern, while present in all Groenlandaspididae, is also found in the species *Buchanosteus confertituberculatus* (Long et al., 2014). It is therefore not unique to the Groenlandaspididae family.

For the genus *Groenlandaspis*, Ritchie (1975) considered the MD and the PDL to be the most distinctive plates. He described the MD as an elongate, extremely narrow plate with a pointed dorsal crest and almost vertical lateral surfaces (Ritchie, 1975). Ritchie also considered the meeting of the right and left PDL under the narrow base of the MD to be a characteristic belonging only to the genus *Groenlandaspis* (Ritchie, 1975). However, this contact is likely also found in *Boomeraspis goujeti* (Long et al., 1995) and is present in *Turrisaspis elektor* (Daechler et al., 2003). It is also mentioned by Janvier and Clément (2005) that the midline contact between the anterior and posterior dorsolateral plates of each side is a characteristic of the family Groenlandaspididae rather than belonging uniquely to the genus *Groenlandaspis*. This difficulty in formulating stable diagnosis can be explained by the paraphyly of the family Groenlandaspididae and the polyphyly of the genus *Groenlandaspis*.

## Paleobiogeography

Vertebrates became more and more cosmopolitan by the Late Devonian (Young, 1990; Young et al., 2000; Young et al., 2010; Blicek, 2011; Potvin-Leduc et al., 2015). At the Frasnian-Famennian limit a major faunal interchange between Gondwana and Euramerica took place (Janvier et al., 2000; Young et al., 2000; Young et al., 2002; Janvier et al., 2005). Many taxa of acanthodians, placoderms and sarcopterygians that were only found in Gondwana began to occur in Euramerica during the Famennian (Janvier et al., 2005). On the opposite, many taxa found in Euramerica such as antiarch placoderms (e.g., *Asterolepis*) and tetrapods can be found in Gondwana as early as the Late Frasnian (Janvier et al., 2005).

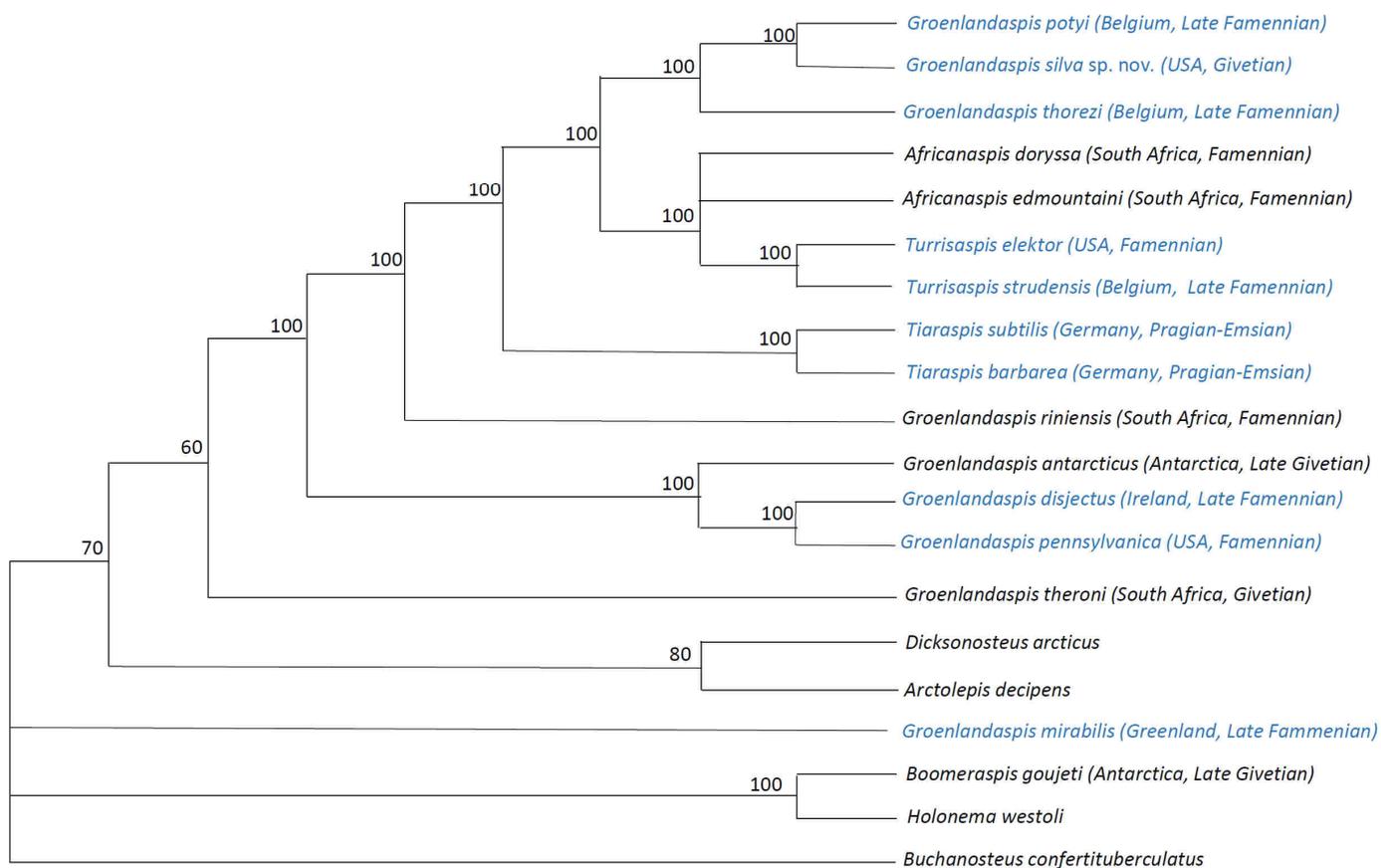


Figure 13. Strict consensus tree of the family Groenlandaspididae, based on two equally parsimonious trees, where species from Euramerica are represented in blue and species from Gondwana in black. Localization and age are provided for groenlandaspidid species. The number at the nodes indicates the frequency with which those bipartitions occur among sampled trees in percentages.

However, for some chondrichthyans there is evidence for an earlier faunal dispersion as shown by the cosmopolitan distribution of these groups. Some taxa (*Phoebodus*, *Ohiolepis*, *Omalodus*, *Wellerodus* and *Portalodus*) had a cosmopolitan distribution by the Givetian (Lebedev et al., 2010; Potvin-Leduc et al., 2015). Thus, the global vertebrate faunal dispersal was initiated during the Middle Devonian but became more apparent during the Famennian at the latest (Young, 1990; Young et al., 2000; Young, 2003; Janvier et al., 2007; Young et al., 2010; Blicek, 2011; Potvin-Leduc et al., 2015). However, the dispersal in the Middle Devonian is much less documented than that of the Late Devonian (Potvin-Leduc et al., 2015).

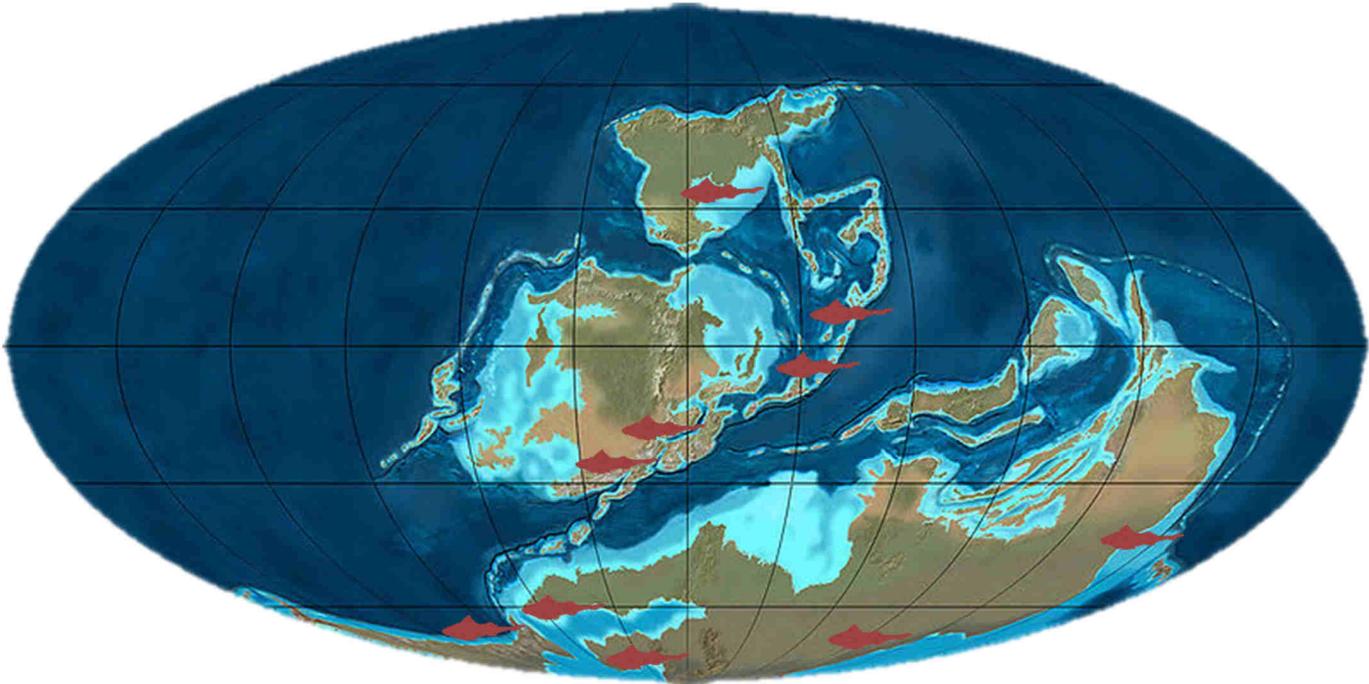


Figure 14. Geographical distribution of the various species of Groenlandaspididae plotted on a palaeogeographical reconstruction (© Courtesy Dr. Ron Blakey) for the Late Devonian (370 Ma).

According to Lebedev and Zakharenko (2010), cosmopolitanism is defined as the presence of a taxon across two or more realms. With this occurrence in New York State, *Groenlandaspis* taxa are now found in Euramerica and Gondwana as soon as the Middle Devonian, which makes it another early example of cosmopolitanism (see Fig. 14). Prior to *Groenlandaspis silva* sp. nov., no *Groenlandaspis* species has ever been found in Euramerica

before the Famennian (Daeschler et al., 2003; Janvier et al., 2005; Olive et al., 2015b). *G. silva* sp. nov is thus one of the oldest records of cosmopolitanism for placoderms. Other cosmopolitan placoderm genera are *Eastmanosteus* (cosmopolitan in the Givetian), *Holonema* (cosmopolitan in the Frasnian) and *Bothriolepis* (cosmopolitan in the Givetian and Frasnian) (Lebedev et al., 2010).

This cosmopolitanism implies a marine continuity of the Rheic Ocean situated between Gondwana and Euramerica during the Middle Devonian, and more precisely the Givetian. Most groenlandaspidids were most likely unable to cross major oceanic barriers since their distribution is either restricted to either freshwater or coastal marine environments (Janvier et al., 2005). Their biogeographic distribution is then comparable to that of continental organisms (Janvier et al., 2005), meaning that the dispersion of those particular species was restricted until a change in the paleogeography made the major oceanic barriers disappear (Young, 2010).

During the Middle Devonian, some paleogeographic reconstitutions support a close proximity between Euramerica and Gondwana (Scotese et al., 1990; Keppie et al., 1999; Mckerrow et al., 2000; Torsvik et al., 2004), while others suggest a wide ocean between the continents (Voo et al., 1993; Tait et al., 2000; Li et al., 2001). Since it is crucial not to rely on only one data source for such reconstitutions (Scotese et al., 1990), biogeographic data from groups such as the Groenlandaspididae can be used to determine which reconstitutions are the most plausible considering the data available. By taking into consideration the data from this placoderm family and other biogeographical data previously mentioned, the reconstitutions favoring a closer proximity of Euramerica and Gondwana seems more strongly supported. Indeed, this proximity is supported not only by ichthyofaunal (for early Devonian) (Schultze et al., 1996; Young et al., 2000; Young, 2003; Rücklin, 2010; Dupret et al., 2011), but also palaeobotanical data (Streel et al., 1990; Berry et al., 1993; Meyer-Berthaud et al., 2003). Moreover, a slender and crossable Rheic ocean was proposed by some

authors as early as the Early Devonian (Young et al., 2000; Dojen, 2005; Martínez-Pérez et al., 2010; Zhao et al., 2010; Dupret et al., 2011).

Considering the oldest species of Groenlandaspididae, *Tiaraspis subtilis* and *T. barbarea*, it suggests that the family originated from Euramerica since those species are found in the Pragian-Emsian of Rhineland, Germany (Gross, 1962). It is important to note that Rhineland was possibly part of the margin near Gondwana and thus *Tiaraspis* could have reached Euramerica by dispersion from Gondwana. Moreover, two undescribed species of *Groenlandaspis* have been found in the ?Pragian-Eifelian of Gondwana (Young et al., 2003; Janvier et al., 2005). If we consider all groenlandaspidids, including unnamed taxa, there appear to be more members of the family situated in Gondwana than in Euramerica in the Lower and Middle Devonian (11 in Gondwana versus three in Euramerica). This could suggest that the paleogeographical origin of the family is situated in Gondwana. However, the place of greater diversification is not necessarily the center of origin (Brown et al., 1998). This greater richness of groenlandaspidids in Gondwana could be an artifact due to the fact the number of groenlandaspidids that has been discovered or, in other words, a sampling bias. Moreover, this does not exclude the fact that more groenlandaspidids are yet to be discovered, which would then complement the picture we have of their biogeography. Thus, based on biostratigraphical arguments, the biogeographical origin of the Groenlandaspididae remains unclear. Moreover, *Tiaraspis subtilis* and *T. barbarea* are not basal taxa according to the phylogenetic tree (Fig. 13), which suggests an even older origin for the family.

## CONCLUSION

In conclusion, this new species of *Groenlandaspis* found in the Givetian of Euramerica represents an occurrence that supports Janvier and Clément's hypothesis. It is likely that the Groenlandaspididae became cosmopolitan during the Middle Devonian instead of the Late Devonian. This support the view that the two continents were closer to one another during this period as has been suggested by many other authors based on biogeographic data, thus possibly allowing faunal exchanges to take place between Euramerica and Gondwana.

The first phylogenetic analysis of the Groenlandaspididae allows us to clarify some taxonomic issues, as well as our understanding of the biogeography of the family. Further analyses should incorporate every species of the family, including the undescribed ones. Some of these species are dated from the Early Devonian and would thus help understanding the origin and dispersion of the Groenlandaspididae. To do so, detailed descriptions of these species are required and the new characters could then be added to the already existing matrix.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank all of those who realized the fieldwork. Daniel Potvin-Leduc, Catherine Lavoie, Frank Mannolini, Linda VanAller Hernick and Ed Landing did exceptional work on excavating, mapping and making a preliminary identification of the specimens. We thank Vincent Dupret and André Rochon for critical comments of earlier version of the manuscript. We are also grateful to the New York State Museum for lending the specimens. Funding came from the Research Chair in Paleontology and Evolutionary Biology (UQAR) and NSERC (RC).

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Les placodermes sont un groupe de vertébrés importants pour l'étude de la paléogéographie ainsi que pour l'étude des processus évolutifs ayant mené à l'apparition des mâchoires et au-delà. Ce faisant, parfaire les connaissances disponibles sur ce groupe est essentiel. Des spécimens d'une nouvelle espèce de placoderme arthrodire du Dévonien moyen appartenant au genre *Groenlandaspis* découvert à Cairo (New York, États-Unis) nous ont permis de parfaire nos connaissances sur la paléobiogéographie et sur l'évolution des différents caractères morphologiques de la famille des Groenlandaspididae.

Ces spécimens se retrouvent en grand nombre sur le site de Cairo suite à un évènement catastrophique telle une coulée de boue, causant la mort de plusieurs centaines de poissons et permettant leur fossilisation. La présence d'un grand nombre de spécimens bien conservés fait du site de Cairo (New York, États-Unis) un Konzentrat- et Konservat-Lagerstätte.

Concernant les Groenlandaspididae, les principales informations obtenues à partir des spécimens concernent la phylogénie et la biogéographie de la famille. En effet, la première phylogénie sur 16 des espèces de la famille comptant au total 19 espèces a été réalisée à partir des nouveaux spécimens et des données morphologiques qui étaient déjà disponibles dans la littérature scientifique. À partir de cette phylogénie et de la position géographique des spécimens présents à Cairo, il a été possible de formuler une hypothèse par rapport aux dispersions géographiques du genre *Groenlandaspis* et de la famille Groenlandaspididae dans le temps.

Depuis plus de 25 ans, deux hypothèses paléogéographiques relatives aux Groenlandaspididae ont été formulées plus précisément quant aux déplacements des organismes entre les deux super-continentes de l'époque, le Gondwana et l'Euramérique. Premièrement, l'hypothèse de Young et al. (1993) et de Long et al. (1997) stipule que les Groenlandaspididae étaient endémiques au Gondwana et qu'ils se sont dispersés vers l'Euramérique durant le Famennien, il y a de cela 372 à 358 millions d'années. Cependant, la présence d'un groenlandaspidide en Euramérique bien avant le Famennien, soit au

Praguien, il y a 410 à 407 millions d'années, a mené à la formulation d'une hypothèse alternative par Janvier et Clément (2005). L'hypothèse de Janvier et Clément (2005) propose que la famille avait une large distribution beaucoup plus tôt durant le Dévonien, c'est-à-dire que des groenlandaspidides étaient présents sur les deux continents, et qu'ils sont par la suite devenus endémiques au Gondwana.

La découverte d'une nouvelle espèce de Groenlandaspidae (*Groenlandaspis silva*) en Euramérique plusieurs millions d'années avant le Famennien, soit durant le Givétien, il y a de 387 à 382 millions d'années, a permis de conforter la crédibilité de l'hypothèse de Janvier et Clément (2005). Il est donc vraisemblable que cette famille de placodermes avait une distribution cosmopolite plus tôt durant le Dévonien que précédemment suggéré. Ce patron de distribution cosmopolite est également observé durant le Givétien chez d'autres organismes tels que *Phoebodus*, *Omalodus*, *Antarctilamna–Wellerodus*, *Ohiolepis* et *Portalodus* (Lebedev et al., 2010; Potvin-Leduc et al., 2015). Il est important de spécifier que tous ces organismes ne sont pas des placodermes et que par conséquent, la présence de *Groenlandaspis silva* en Euramérique durant le Givétien représente une des plus anciennes occurrences d'une distribution cosmopolite chez les placodermes.

La nouvelle espèce de *Groenlandaspis* a été identifiée grâce à différents caractères la reliant à ce genre. Par exemple, les caractéristiques de la plaque spinale de *Groenlandaspis silva* sp. nov. le relie à la famille Groenlandaspidae ainsi qu'au genre *Groenlandaspis*. Entre autres, ces caractéristiques sont la forme générale légèrement courbée de la plaque, la présence de denticules situés sur la marge distale et la présence de tubercules. La plaque spinale étant décrite chez un grand nombre d'espèces de Groenlandaspidae, elle permet de faire des comparaisons entre les différentes espèces.

Bien que *Groenlandaspis silva* sp. nov. possède des caractéristiques similaires aux autres membres du genre *Groenlandaspis*, il possède également des caractéristiques uniques qui le distinguent des autres espèces appartenant au genre *Groenlandaspis* et des autres espèces de la famille des Groenlandaspidae. Par exemple, la plaque postérieure latérale de

*Groenlandaspis silva* sp. nov est de forme triangulaire beaucoup plus amincie en hauteur que celles des autres membres de la famille qui eux ont plutôt une forme de triangle plus ou moins équilatéral ou même aplati dans le cas de *Tiaraspis subtilis*.

En utilisant les différentes caractéristiques morphologiques de la nouvelle espèce et des autres 18 espèces de la famille des Groenlandaspididae, il a été possible de réaliser un arbre phylogénétique nous permettant de savoir pour la première fois les différentes relations de parenté entre les différentes espèces de la famille. De manière générale, les relations phylogénétiques obtenues sont consistantes du point de vue géographique. En effet, les espèces provenant d'un même continent (Gondwana ou Euramérique) ou d'une même région géographique sont apparentées les unes avec les autres selon l'arbre phylogénétique de consensus strict.

De plus, les espèces appartenant aux genres *Turrispis* et *Tiaraspis* sont monophylétiques. Pour ce qui est du genre *Groenlandaspis*, ce dernier n'est pas monophylétique selon l'arbre phylogénétique obtenu. En effet, plusieurs espèces du genre *Groenlandaspis* telles que *G. mirabilis*, *G. riniensis* et *G. theroni* ne sont pas proches apparentées à d'autres membres de leur genre, mais plutôt à des espèces appartenant à d'autres genres appartenant à la famille des groenlandaspidides ou même avec des membres des groupes externes. Cet arrangement particulier des *Groenlandaspis* à plusieurs endroits dans l'arbre pourrait expliquer la difficulté à formuler une diagnose de ce genre basée sur des caractères uniques dérivés.

De ce fait, le genre *Groenlandaspis* est polyphylétique puisque les différentes espèces du genre ne partagent pas d'ancêtre commun direct. De même, la famille des Groenlandaspididae est également paraphylétique puisque plusieurs de ces membres sont groupes-frères d'espèces n'appartenant pas à la famille. Par exemple, *Boomeraspis goujeti* (un groenlandaspidide) est associé avec *Holonema westoli* (Holonematidae) dans l'arbre phylogénétique. Par conséquent, toutes les espèces appartenant à la famille des

Groenlandaspididae partagent un ancêtre commun, mais la famille ne regroupe pas tous les descendants de cet ancêtre ce qui fait d'elle un groupe paraphylétique.

En plus de nous permettre de découvrir la polyphylie du genre *Groenlandaspis* et la paraphylie de la famille, l'arbre phylogénétique nous permet de observer l'évolution de différents caractères morphologiques. Pour donner un exemple concret, il est possible d'observer l'évolution de la morphologie de la plaque médiane dorsale qui est divisée en trois grandes catégories morphologiques. C'est-à-dire qu'il y a une forme basse et longue de la plaque, une forme de triangle équilatéral et une forme haute et courte lorsqu'on regarde la plaque en vue latérale. Ces trois morphologies avaient déjà été discutées par Olive et al. (2015b), mais il était cependant impossible de confirmer leur hypothèse sans la réalisation d'une phylogénie. Olive et al. (2015b) avaient émis l'hypothèse d'une tendance évolutive débutant par une forme équilatérale se divisant par la suite par deux tendances distinctes. La forme haute et courte serait retrouvée chez les genres tels qu'*Africanaspis* tandis que la forme basse et longue serait plutôt retrouvée chez les espèces telles que *G. mirabilis*. Cette hypothèse diffère de la tendance évolutive observée suite à l'analyse phylogénétique.

Suite à la réalisation de l'arbre phylogénétique lors de cette maîtrise, l'hypothèse d'Olive et al. (2015b) a pu être comparée à ce qui est inféré dans la phylogénie. Contrairement à Olive et al. (2015b), la tendance évolutive serait plutôt d'une plaque médiane dorsale basse et courte allant vers une forme de triangle équilatéral pour finir par une forme haute et courte chez les espèces possédant la forme la plus dérivée de cette plaque. Cet exemple permet de souligner l'importance d'une phylogénie pour la réalisation d'hypothèses de tendances évolutives des différents caractères morphologiques qu'ils soient associés aux espèces, aux genres ou aux familles.

L'arbre phylogénétique présenté dans ce mémoire est le premier étant réalisé sur la famille des Groenlandaspididae ce qui nous a permis d'approfondir nos connaissances sur cette famille importante d'un point de vue paléogéographique. Bien que cet arbre soit un bon

premier pas afin de mieux comprendre la famille des Groenlandaspididae, toutes les espèces appartenant à cette famille n'ont pas pu être inclus dans l'analyse. En effet, plusieurs espèces ne sont seulement mentionnées dans la littérature, mais pas décrites. De plus, certaines de ces espèces sont datées du début du Dévonien et pourraient nous permettre d'approfondir la biogéographie de la famille incluant l'origine et la dispersion de la famille et de ces différents genres. Afin de pouvoir inclure ces nombreuses espèces non décrites, il serait nécessaire d'effectuer leurs descriptions en détail afin de pouvoir inclure leurs différentes caractéristiques morphologiques à la matrice existante. Cependant, ce travail de description considérable était impossible à faire dans le cadre de cette maîtrise puisqu'il y a 15 taxons étant mentionnée dans la littérature seulement comme *Groenlandaspis* sp. ou ?*Groenlandaspis* sp.

## ANNEXES 1

Liste des caractères utilisés dans la matrice pour construire l'arbre phylogénétique ainsi que le codage pour les différentes espèces.

| Caractères   | État 0     | État 1  | État 2 | Référence                         |
|--|------------|---------|--------|-----------------------------------|
| <b>1</b> Ornementation sur les plaques spinales                                      | Absent     | Présent |        | Ce mémoire                        |
| <b>2</b> Tubercules sur les plaques spinales   | Absent     | Présent |        | Ce mémoire                        |
| <b>3</b> Crêtes sur les plaques spinales   | Absent     | Présent |        | Ce mémoire                        |
| <b>4</b> Ornementation présente en majorité sur les plaques spinales                 | Tubercules | Crêtes  |        | Ce mémoire                        |
| <b>5</b> Orifice pinéal sur le toit crânien dermique                                 | Absent     | Présent |        | King et al., 2016 caractère 158   |
| <b>6</b> Contact de la plaque nuchale or centronuchale avec les plaques préorbitales | Absent     | Présent |        | Johnson et al., 2000 caractère 20 |

---

|           |  |        |         |   |   |
|-----------|--|--------|---------|---|---|
| <b>7</b>  | Courbure prononcée vers le bas de la ligne sensorielle sur la plaque postérieure dorsolatérale | Absent | Présent |   | King et al., 2016<br>caractère 326      |
| <b>8</b>  | Plaques postérieures dorsolatérales gauche et droite en contact sous la plaque médiane dorsale | Absent | Présent |   | King et al., 2016<br>caractère 438      |
| <b>9</b>  | Plaques sclérotiques   | Absent | Présent |   | Ce mémoire                              |
| <b>10</b> | Plaque nuchale en forme de flèche  | Absent | Présent |   | Ce mémoire                              |
| <b>11</b> | Nombre de plaque pinéale   | 1      | 0       | 2 | Ce mémoire                              |
| <b>12</b> | Plaque antéroventrale  | Absent | Présent |   | Johnson et al.,<br>2000 caractère<br>39 |
| <b>13</b> | Crête longitudinale bien définie sur la surface extérieure de la plaque postérieure latérale   | Absent | Présent |   | Ce mémoire                              |
| <b>14</b> | Extension postéroventrale de la  | Absent | Présent |   | Ce mémoire                              |

---

---

|           |  |                      |                      |                  |                     |
|-----------|--|----------------------|----------------------|------------------|---------------------|
|           | zone de chevauchement pour la plaque postérieure ventrolatérale sur la plaque postérieure latérale   |                      |                      |                  |                     |
| <b>15</b> | Denticules présents sur les deux côtés de la plaque spinale  | Absent               | Présent              |                  | Ce mémoire          |
| <b>16</b> | Plaque médiane dorsale avec une zone de chevauchement distincte pour la plaque antérieure dorsolatérale et la plaque postérieure dorsolatérale | Absent               | Présent              |                  | Ce mémoire          |
| <b>17</b> | Plaque postérieure dorsolatérale   | Plus haute que large | Plus large que haute |                  | Olive et al., 2015b |
| <b>18</b> | Position postérieure de l'apex de la plaque médiane dorsale  | Présent              | Absent               |                  | Olive et al., 2015b |
| <b>19</b> | Forme de la plaque médiane dorsale   | Basse et longue      | Équilatéral          | Haute<br>Étroite | et Ce mémoire       |

---

---

|           |  |                                    |                                   |            |
|-----------|--|------------------------------------|-----------------------------------|------------|
| <b>20</b> | Denticules sur la plaque dorsale médiane   | Absent                             | Présent                           | Ce mémoire |
| <b>21</b> | Projection postéro-dorsale de la plaque postérieure dorsolatérale allongée postérieurement | Présent                            | Absent                            | Ce mémoire |
| <b>22</b> | Marge ventrale de la plaque antérieure dorsolatérale                                       | Relativement plat                  | Dirigée vers le bas               | Ce mémoire |
| <b>23</b> | Plaque antérieure dorsolatérale  | Plus haute que large               | Plus large que haute              | Ce mémoire |
| <b>24</b> | Forme de la plaque rostrale  | Convexe                            | Forme de V inversé                | Ce mémoire |
| <b>25</b> | Plaque postorbitaire qui forme un point autour de l'orbite                                 | Absent                             | Présent                           | Ce mémoire |
| <b>26</b> | Plaque postorbitale qui touche la plaque postmarginale                                     | Absent                             | Présent                           | Ce mémoire |
| <b>27</b> | Longueur de la plaque spinale relativement à la  | Plus court que l'armure thoracique | Plus long que l'armure thoracique | Ce mémoire |

---

---

|           |  |         |         |         |            |
|-----------|--|---------|---------|---------|------------|
|           | longueur de l'armure<br>thoracique en vue<br>latérale  |         |         |         |            |
| <b>28</b> | Marge dorsale de la<br>plaque antérieure<br>latérale   | Droit   | Convexe | Concave | Ce mémoire |
| <b>29</b> | Marge dorsale de la<br>plaque antérieure<br>latérale dévié<br>dorsopostérieurement<br>à son milieu | Absent  | Présent |         | Ce mémoire |
| <b>30</b> | Nombre<br>d'embranchements<br>de la ligne sensorielle<br>sur la plaque<br>paranuchale              | 3       | 2       |         | Ce mémoire |
| <b>31</b> | Ligne sensorielle sur<br>la plaque centrale qui<br>continue sur la plaque<br>paranuchale           | Absent  | Présent |         | Ce mémoire |
| <b>32</b> | Encoche pectorale sur<br>la plaque<br>ventrolatérale<br>antérieure                                 | Présent | Absent  |         | Ce mémoire |

---

---

|           |   |  |   |                          |
|-----------|---|--|---|--------------------------|
| <b>33</b> | Extension latérale de la plaque antérieure ventrolatérale   | Absent   | Présent   | Ce mémoire               |
| <b>34</b> | Longueur de la zone de chevauchement pour la plaque antérieure ventrale sur la plaque antérieure ventrolatérale | Plus long que la zone de chevauchement de la plaque interolatérale sur la plaque antérieure ventrolatérale | Plus court que la zone de chevauchement de la plaque interolatérale sur la plaque antérieure ventrolatérale | Ce mémoire               |
| <b>35</b> | Striation verticale sur la surface de la plaque médiane dorsale   | Absent   | Présent   | Ce mémoire               |
| <b>36</b> | Marge postérieure de la plaque antérieure latérale concave  | Absent   | Présent   | Ce mémoire               |
| <b>37</b> | Crête médiane bien définie sur la plaque nuchale  | Absent   | Présent   | Ce mémoire               |
| <b>38</b> | Trajectoire de la ligne sensorielle supraorbitale disparaît sous les plaques centrales et                       | Absent   | Présent   | Gess et Trinajstic, 2017 |

---

---

|           |  |                                 |                  |                          |
|-----------|--|---------------------------------|------------------|--------------------------|
|           | recommence sur la plaque paranuchale   |                                 |                  |                          |
| <b>39</b> | Séparation des plaques antérieure dorsolatérales par la plaque médiane dorsale                     | Absent                          | Présent          | Gess et Trinajstic, 2017 |
| <b>40</b> | Rangées horizontales et ondulées d'ornementation sur la plaque médiane dorsale                     | Absent                          | Présent          | Gess et Trinajstic, 2017 |
| <b>41</b> | Plaques dorsolatérales   | Basse et antéro-postérieurement | large et étroite | Gess et Trinajstic, 2017 |
| <b>42</b> | Crête surélevée qui s'étend du condyle de la plaque antérieure dorsolatérale vers la marge caudale | Absent                          | Présent          | Gess et Trinajstic, 2017 |
| <b>43</b> | Marge ventrale de la plaque postérieure latérale sur la cuirasse thoracique                        | Concave                         | Droite           | Ce mémoire               |

---

---

|           |  |   |                            |  |                     |
|-----------|--|---|----------------------------|--|---------------------|
| <b>44</b> | Bord postérieur de la plaque médiane dorsale   | Droite  | Concave                    |  | Olive et al., 2015b |
| <b>45</b> | Apex de la zone de chevauchement pour la plaque postérieure dorsolatérale sur la plaque médiane dorsale relativement à l'apex de la plaque médiane dorsale | Antérieur   | Égal                       | Postérieur   | Olive et al., 2015b |
| <b>46</b> | Forme de la plaque antérieure dorsolatérale  | Plutôt de forme carrée (i. e. aussi longue que haute) | Allongée dorsoventralement | «Étirée» du coin antéroventral au coin postérodorsal | Olive et al., 2015b |
| <b>47</b> | Zone de chevauchement de la plaque postérieure dorsolatérale pour la plaque médiane dorsale qui s'étend jusqu'au bord postérieure de la plaque             | Présent   | Absent                     |  | Olive et al., 2015b |

---

---

|           |  |         |         |                     |
|-----------|--|---------|---------|---------------------|
| <b>48</b> | Coin postérodorsal de la plaque antérieure latérale situé à la partie la plus postérieure de la plaque         | Présent | Absent  | Olive et al., 2015b |
| <b>49</b> | Crête latérale sur la plaque postérieure dorsolatérale   | Présent | Absent  | Olive et al., 2015b |
| <b>50</b> | Plaque nuchale avec un bord postérieur droit   | Absent  | Présent | Schultze, 1984      |
| <b>51</b> | Cuirasse de la tête avec une marge postérieure droite  | Présent | Absent  | Schultze, 1984      |
| <b>52</b> | Plaques ventrolatérale postérieures qui finissent avec une pointe et qui possède une incision médiane profonde | Absent  | Présent | Schultze, 1984      |
| <b>53</b> | Plaque antérieure dorsolatérale avec une marge antérieure relativement droite                                  | Présent | Absent  | Long et al., 1997   |

---

---

|           |  |   |         |        |                          |
|-----------|--|---|---------|--------|--------------------------|
| <b>54</b> | Plaques dorsolatérales antérieures et postérieures avec une marge médiane droite   | Absent                                    | Présent |        | Gess et Trinajstic, 2017 |
| <b>55</b> | Plaques dorsolatérales antérieures plus longue que les plaques dorsolatérales postérieures   | Les deux plaques sont de la même longueur | Présent | Absent | Ce mémoire               |
| <b>56</b> | La zone de chevauchement pour la plaque médiane dorsale sur la plaque dorsolatérale postérieure de se rend pas jusqu'à la marge caudale de la plaque | Absent                                    | Présent |        | Olive et al., 2015b      |

---

|  | 1     | 5     | 10    | 15    | 20    | 25    | 30    | 35    | 40    | 45    | 50    | 55   |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| <i>Groenlandaspis silva</i>              | 1111? | ????? | ?010  | ????? | ????? | ??0?  | ?000? | ????? | ?1??  | ????? | ????? | ?    |
| <i>Tiaraspis subtilis</i>                | 11001 | 01?10 | 00110 | 00120 | 01010 | 00200 | 00110 | 01011 | 11011 | 10101 | 01012 | 0    |
| <i>Tiaraspis barbarea</i>                | 11000 | 01?10 | 00??? | ?0110 | 1?000 | ??201 | 0???  | 110?0 | 10?02 | 1??10 | 0?012 | ?    |
| <i>Boomeraspis goujeti</i>               | 1100? | ?11?? | ?0101 | 010?? | 0?1?? | ?020? | ????? | 0???  | 0011? | 0010? | ???   | 02 0 |
| <i>Africanaspis doryssa</i>              | 11000 | 01?01 | 10??1 | 10021 | 01010 | 01101 | 10010 | 11110 | 11?10 | 1?000 | ??011 | 1    |
| <i>Africanaspis edmountaini</i>          | 1100? | ?1??? | ?0??? | 10021 | 110?? | ?120? | ????? | 1??10 | 11?10 | 1?11? | ??011 | ?    |
| <i>Turrispaspis elektor</i>              | 11000 | 011?1 | 10111 | 10021 | 11001 | 1??01 | 10000 | 10011 | 11000 | 21100 | 1101? | 1    |
| <i>Turrispaspis strudensis</i>           | 11001 | 01?0? | 10??1 | 10021 | 0?0?? | 101?1 | 10000 | 1?010 | 10?00 | 1111? | ???   | 01 1 |
| <i>Groenlandaspis mirabilis</i>          | ????? | ????? | ?0??? | 1?000 | ??0?? | ????? | ?1000 | ?10?1 | ?1??0 | 0???  | ???   | 0    |
| <i>Groenlandaspis antarcticus</i>        | 11000 | 01101 | 00010 | 00000 | 01100 | 00110 | 00000 | 11000 | 00110 | 20110 | 10100 | 0    |
| <i>Groenlandaspis disjectus</i>          | ????? | ?1??? | ?0??? | 10000 | 0???  | ????? | ????? | ????? | ???   | ???   | ???   | 0    |
| <i>Groenlandaspis theroni</i>            | 1100? | ????? | ?0??? | ???   | ?00?? | ?1??? | ?011? | ????? | ?1??? | 2???  | ?01?? | ?    |
| <i>Groenlandaspis riniensis</i>          | 11000 | 01?01 | 00011 | 00001 | 11000 | 00200 | 0???  | 110?1 | 11001 | 10100 | ??100 | 0    |
| <i>Groenlandaspis pennsylvanica</i>      | ????? | ?1??? | ?0??? | 10101 | 010?? | ??11? | ????? | 1?0?0 | 00?11 | 2011? | ???   | 12 0 |
| <i>Groenlandaspis thorezi</i>            | 1100? | ?1??? | ?01?0 | 10111 | 0?0?? | ?0202 | ?0??? | 11010 | 01112 | ?1100 | ?0??? | ?    |
| <i>Groenlandaspis potyi</i>              | 1111? | ????? | ?0001 | 10111 | 010?? | ??00? | ?0001 | 1???  | 11111 | 1111? | ???   | 1 1  |
| <i>Buchanosteus confertituberculatus</i> | 11001 | 01000 | 20010 | 00000 | 00001 | 00000 | 00??? | 000?? | 101?? | 0-100 | 10101 | 0    |

|                               |   |
|-------------------------------|---|
| <i>Holonema westolli</i>      | 11001 01011 00000 01000 00100 00000 01000 010?0 0000? 00110 10000 0 |
| <i>Dicksonosteus arcticus</i> | 000-0 00001 ?0110 ??0?0 ???00 ?0000 0???0 110?0 01??? ??001 0???0 ? |
| <i>Arctolepis decipiens</i>   | 000-1 00?00 00100 ??0?0 0???0 01100 0???0 100?0 01??? ??00? 0???0 ? |

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson, M. E., J. A. Long, F. J. Evans, J. E. Almond, J. N. Theron and P. A. Bender (1999). "Biogeographic affinities of Middle and Late Devonian fishes of South Africa." Records of the Western Australian Museum, Supplement **57**: 157-168.
- Bardenheuer, P. (1990). "Die arthrodiren *Tiaraspis subtilis* (Gross) und *Dichotiaraspis* n. g. (Unterdevon, Emsium)." Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie **180**(2): 209-237.
- Berry, C. M., J. E. Casas and J. M. Moody (1993). "Diverse Devonian plant fossil assemblages from Venezuela." Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon **125**: 29-42.
- Blieck, A. (2011). "The André Dumont medallist lecture: From adaptive radiations to biotic crises in Palaeozoic vertebrates: a geobiological approach." Geologica Belgica **14**: 3-4.
- Blieck, A., F. Golshani, D. Goujet, A. Hamdi, P. Janvier, E. Mark-kurik and M. Martin (1980). "A new vertebrate locality in the Eifelian of the Khush-Yeilagh Formation, Eastern Alborz, Iran." Palaeovertebrata (Montp.) **9**: 133-154.
- Boyle, J. and M. J. Ryan (2017). "New information on *Titanichthys* (Placodermi, Arthrodira) from the Cleveland Shale (Upper Devonian) of Ohio, USA." Journal of Paleontology **91**(2): 318-336.
- Brazeau, M. D. (2009). "The braincase and jaws of a Devonian 'acanthodian' and modern gnathostome origins." Nature **457**: 305-308.
- Brown, J. and M. Lomolino (1998). Biogeography. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc: 691.
- Carr, R. K. (1995). "Placoderm diversity and evolution." Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris **17**: 85-125.
- Chaloner, W. G., P. L. Forey, B. G. Gardiner, A. J. Hill and V. T. Young (1980). "Devonian fish and plants from the Bokkeveld Series of South Africa." Annals of the South African Museum **81**(3): 189-2004.

Cloutier, R., D. Potvin-Leduc, E. Landing, W. Stein and L. VanAller Hernick (2010). "A New Devonian Fish Lagerstätte from New York State: Taphonomy, paleoenvironment and paleodiversity." Journal of Vertebrate Paleontology, SVP Program and Abstracts Book **2010**: 74A.

Cox, C. B., P. D. Moore and R. Ladle (2016). Biogeography: an ecological and evolutionary approach, John Wiley & Sons. 494.

Daeschler, E. B., A. C. Frumes and C. F. Mullison (2003). "Groenlandaspigid Placoderm Fishes from the Late Devonian of North America." Records of the Australian Museum **55**: 45-60.

Davis, S. P., J. A. Finarelli and M. I. Coates (2012). "*Acanthodes* and shark-like conditions in the last common ancestor of modern gnathostomes." Nature **486**(7402): 247-250.

Denison, R. (1978). Placodermi. Handbook of Palaeoichthyology. Stuttgart, NY, Verlag Friedrich Pfeil. 128.

Dojen, C. (2005). Early Devonian ostracods of Celtiberia (NE Spain): taxonomy, palaeoecology, biostratigraphy, and biogeography. Doctoral dissertations. 331.

Donoghue, M. J., J. A. Doyle, J. Gauthier, A. G. Kluge and T. Rowe (1989). "The importance of fossils in phylogeny reconstruction." Annual Review of Ecology and Systematics **20**(1): 431-460.

Dupret, V., P. Carls, C. Martínez-Pérez and H. Botella (2011). "First Perigondwanan record of actinolepids (Vertebrata: Placodermi: Arthrodira) from the Lochkovian (Early Devonian) of Spain and its palaeobio geographic significance." Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **310**: 273-382.

Dupret, V., S. Sanchez, D. Goujet, P. Tafforeau and P. E. Ahlberg (2014). "A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face." Nature **507**: 500-503.

Dupret, V., M. Zhu and J. Q. Wang (2009). "The morphology of *Yujiangolepis liujingensis* (Placodermi, Arthrodira) from the Pragian of Guangxi (south China) and its phylogenetic significance." Zoological Journal of the Linnean Society **157**: 70-82.

Friedman, M. (2007). "*Styloichthys* as the oldest coelacanth: implications for early osteichthyan interrelationships." Journal of Systematic Palaeontology **5**: 289-343

Gauthier, J. (1986). "Saurischian monophyly and the origin of birds." Memoirs of the California Academy of Sciences: 1-47.

- Gauthier, J., A. Kluge and T. Rowe (1988). "Amniote phylogeny and the importance of fossils." Cladistics **4**: 105–209
- Gess, R. W. and K. M. Trinajstić (2017). "New morphological information on, and species of placoderm fish *Africanaspis* (Arthrodira, Placodermi) from the Late Devonian of South Africa." PLoS ONE **12**(4): e0173169-e0173169.
- Goujet, D. (1984). "Placoderm interrelationships: a new interpretation, with a short review of placoderm classifications." Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **107**(3): 211-243.
- Gross, W. (1933). "Die unterdevonischen Fische und Gigantostraken von Overath." Abhandlungen der Preussischen geologischen Landesanstalt **145**: 41-77.
- Gross, W. (1962). "Neuuntersuchung der Dolichothoraciden aus dem Unterdevon von Overath bei Köln." Paläontologische Zeitschrift **36**(1): 45-63.
- Gross, W. (1965). "Über die Placodermen-Gattung *Asterolepis* und *Tiaraspis* aus dem Devon Belgiens und einen fraglichen *Tiaraspis*-rest aus dem Devon Spitsbergens." Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique **41**(16): 1-19.
- Hartmann S, V. T. (2008). "Using ESTs for phylogenomics: can one accurately infer a phylogenetic tree from a gappy alignment?" BMC Evolutionary Biology **8**: 95.
- Heintz, A. (1932). "Beitrag zur Kenntnis der devonischen Fischfauna Ost-Grönlands." Norges Svalbard- og ishavs-undersøkelser **42**: 1-27.
- Huelsenbeck, J. P. (1991). "When are fossils better than extant taxa in phylogenetic analysis?" Systematic Biology **40**(4): 458-469.
- Janvier, P. (1983). "Les Vertébrés dévoniens de la Nappe Supérieure d'Antalya (Taurus Lycien occidental, Turquie)." Géologie Méditerranéenne **10**(1): 1-13.
- Janvier, P. (1996). Early Vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics. Geological Magazine. Oxford, Clarendon Press. **33**: 287-300.
- Janvier, P. and G. Clément (2005). "A new groenlandaspidid arthrodire (Vertebrata: Placodermi) from the Famennian of Belgium." Geologica Belgica **8**: 51-67.
- Janvier, P., F. Lethiers, O. Monod and Balkaş (1984). "Discovery of a Vertebrate Fauna at the Devonian-Carboniferous Boundary in SE Turkey (Hakkari Province)." Journal of Petroleum Geology **7**(2): 147-168.

Janvier, P. and J. G. Maisey (2007). "The Devonian vertebrates of South America: Malvinokaffric fishes and Gondwana-Euramerica faunal interchange." 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America. Cuadernos del Museo Geominero **8**: 223-227.

Janvier, P. and A. Ritchie (1977). "Le genre *Groenlandaspis* Heintz (Pisces, Placodermi, Arthrodira) dans le Dévonien d'Asie." Compte Rendus de l'Académie des Sciences **D(284)**: 1385-1388.

Janvier, P. and C. Villarroel (2000). "Devonian vertebrates from Colombia." Palaeontology **43(4)**: 729-763.

Janzen, D. H. (1967). "Why mountain passes are higher in the tropics " The American Naturalist **101(919)** : 233-249.

Johnson, H. G., D. K. Elliott and J. H. Wittke (2000). "A new actinolepid arthrodire (Class Placodermi) from the Lower Devonian Sevy Dolomite, East-Central Nevada." Zoological Journal of the Linnean Society **129(2)**: 241-266.

Kearney, M. (2002). "Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: mistaken assumptions and conclusions." Systematic Biology **51(2)**: 369-381.

Keppie, J. D. and V. A. Ramos (1999). "Odyssey of terranes in the lapetus and Rheic oceans during the Paleozoic." Laurentia-Gondwana connections before Pangea **336**: 267-276.

King, B., T. Qiao, M. S. Y. Lee, M. Zhu and J. A. Long (2016). "Bayesian Morphological Clock Methods Resurrect Placoderm Monophyly and Reveal Rapid Early Evolution in Jawed Vertebrates." Systematic Biology **66(4)**: 1-18.

Kinlan, B. P. and S. D. Gaines (2003). "Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective." Ecology **84(8)**: 2007-2020.

Lavoie, C., R. Cloutier, D. Potvin-Leduc, L. V. Hernick and F. Mannolini (2011). "Middle Devonian placoderms from the Plattekill Formation (NY USA) - taxonomy and taphonomy." Ichthyolith Issues Special Publication **12**: 32.

Lebedev, O. and G. Zakharenko (2010). "Global vertebrate-based palaeozoogeographical subdivision for the Givetian-Famennian (Middle-Late Devonian): Endemism-cosmopolitanism spectrum as an indicator of interprovincial faunal exchanges." Palaeoworld **19(1-2)**: 186-205.

Li, Z. and C. M. Powell (2001). "An outline of the palaeogeographic evolution of the Australasian region since the beginning of the Neoproterozoic." Earth-Science Reviews **53(3-4)**: 237-277.

Lieberman, B. S. (2000). Paleobiogeography: using fossils to study global change, plate tectonic and evolution. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers. 208.

Lomolino, M. V., B. R. Riddle and R. J. Whittaker (2017). Biogeography: Biological diversity across space and time, Sinauer Associates. 730.

Lomolino, M. V., D. F. Sax and J. H. Brown (2004). Foundations of biogeography: classic papers with commentarie, University of Chicago Press. 1328.

Long, J. A. (1995). "A new groenlandaspigid arthrodire (Pisces/ Placodermi) from the Middle Devonian Aztec Siltstone, South Victoria Land, Antarctica." Records of the Western Australian Museum **17**: 35-41.

Long, J. A., M. E. Anderson, R. Gess and N. Hiller (1997). "New placoderm fishes from the Late Devonian of South Africa." Journal of Vertebrate Paleontology **17**(2): 253-268.

Long, J. A., E. Mark-kurik, Z. Johanson, M. S. Y. Lee, G. C. Young, Z. Min, P. E. Ahlberg, M. Newman, R. Jones, J. d. Blaauwen, B. Choo and K. M. Trinajstic (2015). "Copulation in antiarch placoderms and the origin of gnathostome internal fertilization." Nature **517**(7533): 196.

Long, J. T. (2011). The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution, The John Hopkins University Press. 304.

Maddison, W. P. and D. R. Maddison. (2008). "Mesquite: a modular system for evolutionary analysis." (Version 3.31): [Http://mesquiteproject.org](http://mesquiteproject.org)

Maisey, J. G., L. Borghi and M. G. P. De Carvalho (2002). "Lower Devonian fish remains from the Falkland Islands." Journal of Vertebrate Paleontology **22**(3): 708-711.

Martínez-Pérez, C., V. Dupret, E. Manzanares and H. Botella (2010). "New data on the Lower Devonian chondrichthyan fauna from Celtiberia (Spain)." Journal of Vertebrate Paleontology **30**(5): 1622-1627.

McKerrow, W., C. Mac Niocaill, P. E. Ahlberg, G. Clayton, C. Cleal and R. Eagar (2000). "The late Palaeozoic relations between Gondwana and Laurussia." Geological Society, London, Special Publications **179**(1): 9-20.

Meyer-Berthaud, B., M. Fairon-Demaret, P. Steemans, Talent, J. and P. Gerrienne (2003). "The plant *Leclercqia* (Lycopsida) in Gondwana: implications for reconstructing Middle Devonian palaeogeography." Geological Magazine **140**: 119-130.

- Myers, A. A. and P. S. Giller (1988). Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. London, Chapman et Hall. 578.
- Nelson, G. J. (1969). "The problem of historical biogeography." Systematic Zoology **18**(2): 243-246.
- Novacek, M. J. (1992). "Fossils, topologies, missing data, and the higher level phylogeny of eutherian mammals." Systematic Biology **41**(1): 58-73.
- O'Reilly, J. E., M. N. Puttick, L. Parry, A. R. Tanner, J. E. Tarver, J. Fleming, D. Pisani and P. C. J. Donoghue (2016). "Bayesian methods outperform parsimony but at the expense of precision in the estimation of phylogeny from discrete morphological data." Biology Letters **12**: 1-5.
- Olive, S., G. Clément, E. B. Daeschler and V. Dupret (2015). "Characterization of the placoderm (Gnathostomata) assemblage from the tetrapod-bearing locality of Strud (Belgium, upper Famennian)." Palaeontology **58**(6): 981-1002.
- Olive, S., C. Prestianni and V. Dupret (2015). "A new species of *Groenlandaspis* Heintz, 1932 (Placodermi, Arthrodira), from the Famennian (Late Devonian) of Belgium." Journal of Vertebrate Paleontology **35**(4): e935389.
- Potvin-Leduc, D., R. Cloutier, E. D. Landing, L. V. Hernick and F. Mannolini (2015). "Givetian ( Middle Devonian ) sharks from Cairo , New York ( USA ): Evidence of early cosmopolitanism." Acta Palaeontologica Polonica **60**(1): 183-200.
- Qiao, T., B. King, J. A. Long, P. E. Ahlberg and M. Zhu (2016). "Early gnathostome phylogeny revisited: Multiple method consensus." PLoS ONE **11**(9): e0163157-e0163157.
- Raup, D. M. (1972). "Taxonomic diversity during the Phanerozoic." Science **177**(4054): 1065-1071.
- Ritchie, A. (1969). "Ancient fish of Australia." Australian Natural History **16**: 218-223.
- Ritchie, A. (1974). "From Greenland's icy mountains." - a detective story in stone. ." Australian Natural History, **18**(1): 28-35.
- Ritchie, A. (1975). "*Groenlandaspis* in Antarctica, Australia and Europe." Nature **254**: 569-573.
- Ritchie, A. (1987). Appendix 1. Identification of fossil fish parts from the Merrimerrriwa Formation. Geological Survey of New South Wales, Sydney. Glen,Geology of the Wrightville 1:100,000 sheet 8034: 253. . R.A.: 253.

- Ritchie, A. (2004). "A new genus and two new species of groenlandaspidid arthrodire (Pisces: Placodermi) from the Early-Middle Devonian Mulga Downs Group of western New South Wales, Australia." Fossils and Strata **50**: 1-26.
- Rücklin, M. (2010). "A new Frasnian placoderm assemblage from the eastern Anti-Atlas, Morocco, and its paleobiogeographical implications." Palaeoworld **19**: 87-93.
- Schultze, H.-P. (1984). "The head shield of *Tiaraspis subtilis* (Gross) (Pisces, Arthrodira)." Proceedings of the Linnean Society **107**(3): 355-365.
- Schultze, H. P. and R. Cloutier (1996). Comparison of the Escuminac Formation ichthyofauna with other late Givetian/early Frasnian ichthyofaunas; pp. 348–368 in H.-P. Schultze and R. Cloutier (eds.), Devonian Fishes and Plants of Miguasha, Quebec, Canada., Friedrich Pfeil.
- Scotese, C. R. and W. S. McKerrow (1990). "Revised world maps and introduction." Geological Society, London, Memoirs **12**(1): 1-21.
- Stensiö, E. A. (1934). "On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. I. Phyllolepidia and Arthrodira." Meddelelser om Grønland **97**(1): 1-57.
- Stensiö, E. A. (1936). "On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. Supplement to part I." Meddelelser om Grønland **97**(2): 1-52.
- Stensiö, E. A. (1939). "On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. Second supplement to part 1." Meddelelser om Grønland **97**(3): 1-33.
- Streel, M., M. Fairon-Demaret and S. and Loboziak (1990). Givetian–Frasnian phytogeography of Euramerica and western Gondwana based on miospore distribution. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, Geological Society. **12**: 291-296.
- Swofford, D. L. (2003). Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other Methods) version 4.0a. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Tait, J., M. Schätz, V. Bachtadse and H. Soffel (2000). "Palaeomagnetism and Palaeozoic palaeogeography of Gondwana and European terranes." Geological Society, London, Special Publications **179**(1): 21-34.
- Torsvik, T. H. and L. R. M. Cocks (2004). "Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review." Journal of the Geological Society **161**(4): 555-572.
- Voo, R. V. d. and M. Jelenska (1993). "Paleomagnetism of the Atlantic, Tethys and Iapetus oceans." Pure and Applied Geophysics **141**(1): 189-189.

- Wiens, J. J. (2006). "Missing data and the design of phylogenetic analyses." Journal of Biomedical Informatics **39**(1): 34-42.
- Wilkinson, M. (1995). "Coping with abundant missing entries in phylogenetic inference using parsimony." Systematic Biology **44**(4): 501-514.
- Woodward, A. S. (1891). Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History) part II Containing the Elasmobranchii (Acanthodii), Holocephali, Ichthyodorulites, Ostracodermi, Dipnoi, and Teleostomi (Crossopterygii), and chondrosteian Actinopterygii. London, British Museum of Natural History. **2**: 553-553.
- Wright, A. M. and D. M. Hillis (2014). "Bayesian Analysis Using a Simple Likelihood Model Outperforms Parsimony for Estimation of Phylogeny from Discrete Morphological Data." PLoS ONE **9**(10): e109210.
- Young, G. (1986). "The relationships of placoderm fishes." Zoological Journal of the Linnean Society **88**(1): 1-57.
- Young, G. (2003). "North Gondwana mid-Palaeozoic connections with Euramerica and Asia: Devonian vertebrate evidence." Courier Forschungsinstitut Senckenberg **242**: 169-185.
- Young, G., J. Long and S. Turner (1993). Faunal lists of Eastern Gondwana Devonian macrovertebrate assemblages. Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography. London, Belhaven Press: 246-251.
- Young, G. C. (1990). "Devonian vertebrate distribution patterns and cladistic analysis of palaeogeographic hypotheses." Geological Society, London, Memoirs **12**(1): 243-255.
- Young, G. C. (2010). "Placoderms (Armored Fish): Dominant Vertebrates of the Devonian Period." Annual Review of Earth and Planetary Sciences **38**: 523-550.
- Young, G. C., C. J. Burrow, J. A. Long, S. Turner and B. Choo (2010). "Devonian macrovertebrate assemblages and biogeography of East Gondwana (Australasia, Antarctica)." Palaeoworld **19**(1-2): 55-74.
- Young, G. C. and D. Goujet (2003). "Devonian fish remains from the Dulcie Sandstone and Cravens Peak Beds, Georgina Basin, central Australia." Records of the Western Australian Museum Supplement **65**: 1-93.
- Young, G. C. and J. M. Moody (2002). "A Middle-Late Devonian fish fauna from the Sierra de Perijá, western Venezuela, South America." Fossil Record **5**(1): 155-206.

Young, G. C., J. M. Moody and J. E. Casas (2000). "New discoveries of Devonian vertebrates from South America, and implications for Gondwana–Euramerica contact." Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science **331**(11): 755-761.

Zhao, W. J. and M. Zhu (2010). "Siluro-Devonian vertebrate biostratigraphy and biogeography of China." Palaeoworld **19**: 4-26.

Zhu, M. and P. Janvier (1996). "A small antiarch, *Minicrania lirouyii* gen. et sp. nov., from the Early Devonian of Qujing, Yunnan (China), with remarks on antiarch phylogeny." Journal of Vertebrate Paleontology **16**(1): 1-15.

Zhu, M., X. Yu, P. E. Ahlberg, B. Choo, J. Lu, T. Qiao, Q. Qu, W. Zhao, L. Jia, H. Blom and Y. A. Zhu (2013). "A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones." Nature **502**(7470): 188-193.