

Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs

Louis Taverner

Abstract

Summary. — The author shows on osteological basis that *Leptolepis* could not be the ancestor of the teleost super-orders *Osteoglossomorpha*, *Clupeomorpha* and *Elopomorpha* but represents an early ofshoot of the teleost super-order *Protacanthopterygii*. It is also established that *Allothrissops* is not a primitive osteoglossomorph fish nor the ancestor of the Ichthyodectiformes but a close relative of *Leptolepis* belonging also to the *Leptolepioidei*. *Elopomorpha* and *Protacanthopterygii* seem to arise from the *Pholidophoridae* and *Osteoglossomorpha* and *Clupeomorpha* from the *Ichthyokentemidae* ancestors of *Ichthyokentema*.

Citer ce document / Cite this document :

Taverner Louis. Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs. In: Bulletin de la Classe des sciences, tome 61, 1975. pp. 336-371;

doi : <https://doi.org/10.3406/barb.1975.57924>

https://www.persee.fr/doc/barb_0001-4141_1975_num_61_1_57924

Fichier pdf généré le 05/06/2020

**Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis*
et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs
et sur l'origine et le polyphylétisme des Poissons Téléostéens**

par LOUIS TAVERNE (*) (**)

Dr. Sc.

Université Libre de Bruxelles

Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles)

Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren)

Le genre fossile *Leptolepis* AGASSIZ, L., 1832 est le plus vieux représentant de l'Infra-classe des Téléostéens. On le connaît en effet, avec certitude, du Toarcien (sommet du Jurassique inférieur ou Lias) au Portlandien (sommet du Jurassique supérieur) ⁽¹⁾. Il s'agit d'un poisson marin (rarement dulcaquicole), de petite taille ⁽²⁾ et à répartition cosmopolite ⁽³⁾, dont l'anatomie ostéologique est aujourd'hui assez bien précisée (cf. D. H. RAYNER, 1937; P. DE SAINT-SEINE, 1949; O. NYBELIN, 1961, 1962, 1963, 1971; C. PATTERSON, 1967, 1968;

(*) Chargé de Recherches du F.N.R.S., Directeur du Centre d'Étude des Vertébrés Fossiles.

(**) Note présentée par M. Max POLL.

⁽¹⁾ Trois espèces, *Leptolepis africana* GARDINER, B. G., 1960 de Mandawa au Tanganyika, *Leptolepis* sp. de Seefeld en Autriche et *Leptolepis schoewi* DUNKLE D. H., 1942 de la Upper Lybins Formation on Felch Creek du Colorado, ont été décrites dans le Triassique mais leur attribution générique est incertaine (cf. B. G. GARDINER, 1960; D. H. RAYNER, 1937; D. H. DUNKLE, 1942; S. WENZ, 1967). M. WALDMAN (1971) a décrit un incontestable *Leptolepis* dans le Crétacé inférieur de Koonwarra en Australie, *Leptolepis koonwarri* WALDMAN, M., 1971 mais l'âge de ce gisement est incertain. Les espèces crétacées ont été regroupées par C. ARAMBOURG (1950, 1954, 1968) et J.-J. LEHMAN (1966) dans le genre *Clupavus* ARAMBOURG, C., 1950 dont C. PATTERSON (1970b) et L. TAVERNE (1973b, c, sous presse b, c, d) ont montré l'hétérogénéité.

⁽²⁾ Leur longueur n'excède pas quelques centimètres sauf *Leptolepis dubia* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818) qui atteint jusque près de 30 cm de long.

⁽³⁾ *Leptolepis* existe de façon certaine en Europe, en Afrique et en Australie. Les espèces américaines et asiatiques doivent être réétudiées avant que l'on puisse se prononcer sur leur validité.

S. WENZ, 1967; T. CAVENDER, 1970; M. WALDMAN, 1971; L. TAVERNE, sous presse a).

La connaissance approfondie du squelette de ce poisson est d'une importance exceptionnelle pour l'étude de la phylogénèse des Téléostéens car il passe depuis près de 150 ans pour l'« Ancêtre » des Téléostéens, le chaînon entre les Holostéens et les Téléostéens. Ce n'est que tout récemment que cette qualité a commencé à lui être contestée, d'abord timidement (cf. S. WENZ, 1967, p. 260), puis avec plus de vigueur (cf. L. TAVERNE, 1974, p. 74, sous presse a).

Les récents progrès dans la compréhension de la systématique phylogénétique des Téléostéens inférieurs ont permis de les diviser en quatre super-ordres, les Ostéoglossomorphes, les Clupéomorphes, les Elopomorphes et les Protacanthoptérygiens (cf. P. H. GREENWOOD, D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN et G. S. MYERS, 1966), dont les deux premiers forment la Cohorte des *Craniotophysii* et les deux derniers la Cohorte des *Acraniotophysii* (cf. L. TAVERNE, 1973a, 1974; P. H. GREENWOOD, 1973; P. L. FOREY, 1973b, 1973c).

Jusqu'à présent, les auteurs qui ont traité de *Leptolepis* et des *Leptolepididae* (= *Leptolepidae*) en ont fait un sous-ordre d'Isospondyles (Clupéiformes sensu lato), les *Leptolepioidei*, ou un ordre particulier d'Halécostomes, les Leptolépiformes, ce qui revenait, en fait, à ne pas assigner de position systématique précise à ce poisson. T. CAVENDER (1970) fut le premier à lui trouver des affinités avec les actuels *Coregonidae* et L. TAVERNE (1974) a fourni quelques indications tendant à le rapprocher des Protacanthoptérygiens. Je vais donc examiner ci-dessous les possibilités de relations entre *Leptolepis* et chacun des quatre super-ordres cités plus haut.

Rappelons d'abord brièvement les grands traits ostéologiques de *Leptolepis*: (1) le supraethmoïde (dermethmoïde, rostral) est soudé à l'hypoethmoïde dorsal en un mésethmoïde unique ⁽¹⁾, (2) les rhinaux sont soudés au mésethmoïde en processus latéraux ⁽²⁾, (3) la commissure sensorielle ethmoïdienne est fréquemment conservée et traverse le mésethmoïde, (4) les ethmoïdes latéraux sont bien développés,

⁽¹⁾ S. WENZ (1967) a montré que, chez certains individus de *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, H. G., 1830) la soudure en question n'était pas encore complète. Cela indique bien que *Leptolepis* tire son origine de formes plus primitives encore où le supraethmoïde restait indépendant de l'hypoethmoïde dorsal.

⁽²⁾ Cf. C. PATTERSON, 1973, pp. 241-242, et communication personnelle.

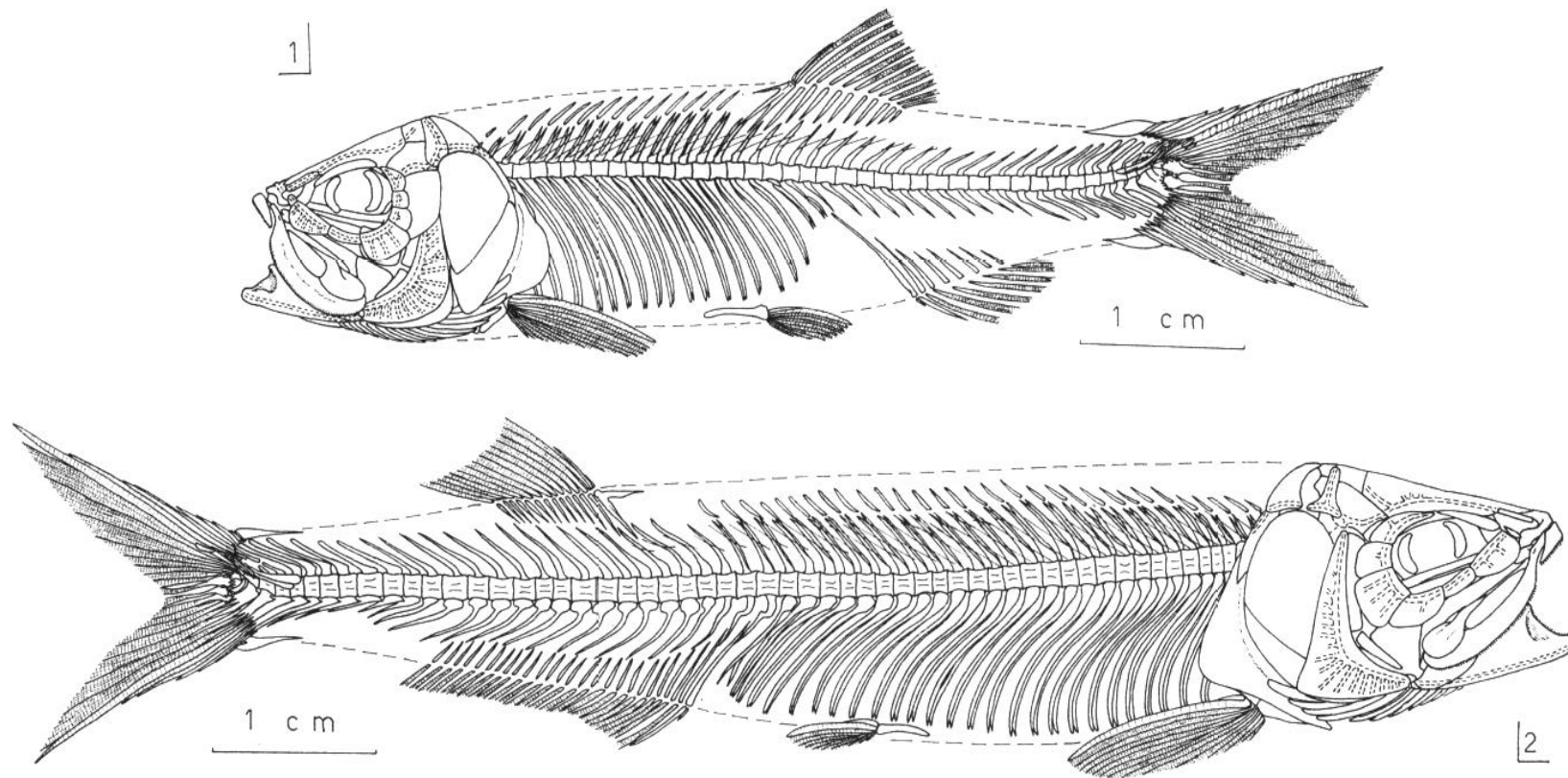


FIG. 1 et 2. — 1: *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, H. G., 1830), reconstitution squelettique d'après plusieurs spécimens du Toarcien de Stuttgart (Souabe). 2: *Allothrissops mesogaster* (AGASSIZ, L., 1844), reconstitution squelettique d'après plusieurs spécimens du Portlandien de Solenhofen et de Pappenheim (Bavière).

(5) les nasaux sont étroits, réduits à leur composant neurodermique et non jointifs, (6) le crâne est médiopariétal et les pariétaux sont grands, (7) le tracé canaliculaire sensoriel de la voûte céphalique est encore souvent de type holostéen sans connexion entre les canaux supraorbitaire et postorbitaire, (8) le supraoccipital et les épitotiques ne sont presque pas visibles sur la voûte neurocrânienne car les pariétaux les recouvrent en grande partie, (9) le supraoccipital est dépourvu de crête médiane, (10) il y a conservation fréquente des « pit lines » sur les ptérotiques et les pariétaux, (11) le supratemporal est complet, recouvre la fosse temporale, rejoint pratiquement son homologue sur le milieu du crâne et porte l'intégralité de la commissure sensorielle extrascapulaire, (12) il y a une vaste fenêtre optique, (13) l'orbitosphénoïde est impair, (14) les ptérosphénoïdes (pleurosphénoïdes, alisphénoïdes) sont présents, (15) le basisphénoïde est complet, (16) le myodome est bien développé, pénètre dans le basioccipital et s'ouvre postérieurement entre ce dernier os et le parasphénoïde, (17) les processus basiptérygoïdes du parasphénoïde sont très développés, (18) le parasphénoïde se perce d'une paire de foramens pour les artères efférentes pseudobranchiales, d'une paire de foramens pour les carotides internes et éventuellement d'un foramen médian bucco-hypophysaire⁽¹⁾, (19) le complexe de la chambre trigémino-faciale et de la *pars jugularis* est du type téléostéen primitif classique avec une *pars* allongée s'ouvrant postérieurement pour la veine jugulaire, médianement pour le *truncus hyoideomandibularis* du ncrf facial (VII), ventralement par un conduit secondaire pour l'artère orbitaire (carotide externe) et antérieurement pour la veine jugulaire et l'artère orbitaire, tandis que les foramens pour les nerfs trijumeau (V) et profond (Vbis) se situent juste au niveau de l'ouverture antérieure de la *pars*, (20) il y a présence d'un canal aortique sous-basioccipital chez les formes les plus primitives, (21) la fosse temporale est reculée sur la face arrière du crâne, (22) on note l'existence d'une fosse subtemporale surplombée par un pont prootico-intercalaire, (23) il y a huit ou neuf os circumorbitaires, dont l'antorbitaire, cinq infraorbitaires, un dermosphénotique et un ou deux supraorbitaires, (24) l'antor-

(¹) La structure que D. H. RAYNER (1937, p. 63 et fig. 11) décrit sur le parasphénoïde de *Leptolepis coryphaenoides* comme « ... a short wide through... just behind the basispterygoid processes » est très probablement un foramen bucco-hypophysaire.

bitaire est très réduit, (25) le dermosphénotique porte encore une commissure sensorielle supraoculaire (épibranchiale), (26) il y a un anneau osseux sclérotique, (27) un suborbitaire existe chez les formes les plus primitives, (28) le canal sensoriel circumorbitaire compte généralement de nombreux diverticules, (29) le sous-operculaire est très développé et rencontre l'operculaire sur une ligne assez oblique, (30) le canal sensoriel préoperculaire présente généralement de nombreux diverticules, (31) il y a de nombreux rayons branchiostèges, (32) une petite plaque gulaire est présente, (34) les dents des mâchoires sont réduites et parfois même disparues, (35) les dents vomériennes, palatines, parasphénoïdiennes, ectoptérygoïdiennes et entoptérygoïdiennes ont disparu ⁽¹⁾, (36) le processus ascendant du prémaxillaire est réduit et souvent même disparu, (37) le maxillaire est hypertrophié, (38) il y a deux supramaxillaires, (39) le dentaire est orné d'un très fort processus coronoïde situé très en avant sur l'os et immédiatement précédé d'une encoche qui se creuse dans le bord oral de l'os, (40) l'angulaire et l'articulaire ont fusionnés en un angulo-articulaire, (41) le rétroarticulaire est présent ⁽²⁾, (42) les dents mandibulaires n'existent que sur la partie tout à fait antérieure des dentaires, (43) il y a un autopalatin mais pas de dermopalatin libre ⁽³⁾, (44) l'ectoptérygoïde, l'entoptérygoïde, le métaptérygoïde et le carré sont de forme classique, (45) la fenêtre auditive a disparu, (46) l'arc hyoïde se compose d'un hyomandibulaire, d'un symplectique, d'un interhyal (stylohyal), d'un cérathoyal postérieur (épihyal), d'un cérathoyal antérieur largement perforé et d'un seul hypohyal, (47) les ceintures pectorale et pelvienne

⁽¹⁾ M. WALDMAN (1971) a trouvé, chez deux individus de *Leptolepis koonwarri*, des traces de minuscules denticules ornant le palatin, ce qui confirmerait donc bien que *Leptolepis* provient de formes plus primitives possédant encore un dermopalatin denté qui se serait soudé à l'autopalatin dans le courant de l'évolution de la famille des *Leptolepididae*. Le même auteur décrit, chez quelques spécimens de ce poisson, des petits tubercules sur l'entoptérygoïde. Il est possible qu'il s'agisse là de restes de dents mais ce n'est pas sûr car il mentionne aussi ces tubercules sur le métaptérygoïde et le carré, os qui, cependant, ne portent jamais de dents. Quoiqu'il en soit, *Leptolepis* descend certainement de formes plus primitives qui, elles, possédaient des dents sur l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde.

⁽²⁾ D. H. RAYNER (1937) et S. WENZ (1967) ne mentionnent pas de rétroarticulaire indépendant chez *Leptolepis coryphaenoides*. L. TAVERNE (sous presse a), a, cependant, pu mettre clairement en valeur l'existence de cet os chez *Leptolepis caheni* (DE SAINT-SEINE, P. et CASIER, E., 1962).

⁽³⁾ Voir note infrapaginale ⁽¹⁾ de la même page.

sont de type archaïque, (48) les premières neurépinés sont bifides, (49) il y a des supraneuraux en avant de la nageoire dorsale, (50) le premier ptérygophore dorsal est composé, (51) le premier ptérygophore anal est allongé et dirigé obliquement vers l'avant, (52) il y a des arêtes épineurales mais pas d'arêtes épipleurales, (53) les vertèbres préurale I, urale I et urale II sont libres, (54) la neurépine de la vertèbre préurale II est complète ou légèrement raccourcie, (55) la neurépine de la vertèbre préurale I est réduite de moitié, (56) il y a deux petits arcs neuraux sur la vertèbre urale I ⁽¹⁾, (57) on compte trois (exceptionnellement quatre) épuraux, (58) il y a huit ou neuf hypuraux dont les deux premiers sont associés à la vertèbre urale I et les trois suivants à la vertèbre urale II, (59) il y a sept paires d'uroneuraux, (60) il y a une ou deux paires d'urodermaux, (61) il y a souvent des fulcres frangeants, (62) les plaques précaudales dorsale et ventrale sont présentes, (63) la nageoire caudale compte dix-neuf grands rayons segmentés dont dix-sept branchus, (64) la base des lépidotriches caudaux centraux est élargie en palette aux bords profondément déchiquetés, (65) les écailles sont assez grandes, cycloïdes, dépourvues de ganoïne, sans *radii* et couvertes de fins *circuli* à disposition concentrique ⁽²⁾.

Nous voyons donc que *Leptolepis* se montre primitif par les caractères (3), (4), (6), (7), (8), (9), (10), (11), (12), (13), (14), (17), (18),

⁽¹⁾ O. NYBELIN (1961, 1963, 1971) et C. PATTERSON (1967, 1968) ne décrivent qu'un seul arc neural sur la vertèbre urale I. O. NYBELIN (1971) fait même de ce caractère la raison principale de l'impossibilité qu'il voit à considérer *Leptolepis* comme l'ancêtre des *Elopidae*. S. WENZ (1967) avait, cependant, figuré deux arcs neuraux à la vertèbre urale I de *Leptolepis coryphaenoides* mais, sa représentation étant assez schématique, un doute subsistait. J'ai trouvé, depuis, (cf. L. TAVERNE, sous presse a) un deuxième arc neural à la vertèbre urale I de deux exemplaires de *Leptolepis caheni* et l'ai découvert également sur deux spécimens de *Leptolepis dubia* des schistes lithographiques portlandiens de Pappenheim (Bavière) appartenant aux collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles) (N° P.2353 et P.2354). Les quatre exemplaires de *Leptolepis* où j'ai observé ce caractère présentaient le jeu normal des sept paires d'uro-neuraux ce qui indique que le premier uroneural de *Leptolepis* correspond au troisième arc neural ural et non au deuxième comme le croyaient O. NYBELIN (1963, 1971) et C. PATTERSON (1968).

⁽²⁾ La densité circulienne mesurée sur plusieurs exemplaires de *Leptolepis coryphaenoides*, de *Leptolepis sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818), de *Leptolepis voithi* (VON MÜNSTER, G., 1839) et de *Leptolepis dubia* va de 22 au mm (dans les champs antérieur et postérieur des écailles des flancs) à 52 au mm (dans les champs latéraux des écailles du dos et du ventre). Sur les écailles des flancs, cette densité se situe le plus souvent autour de 30 au mm.

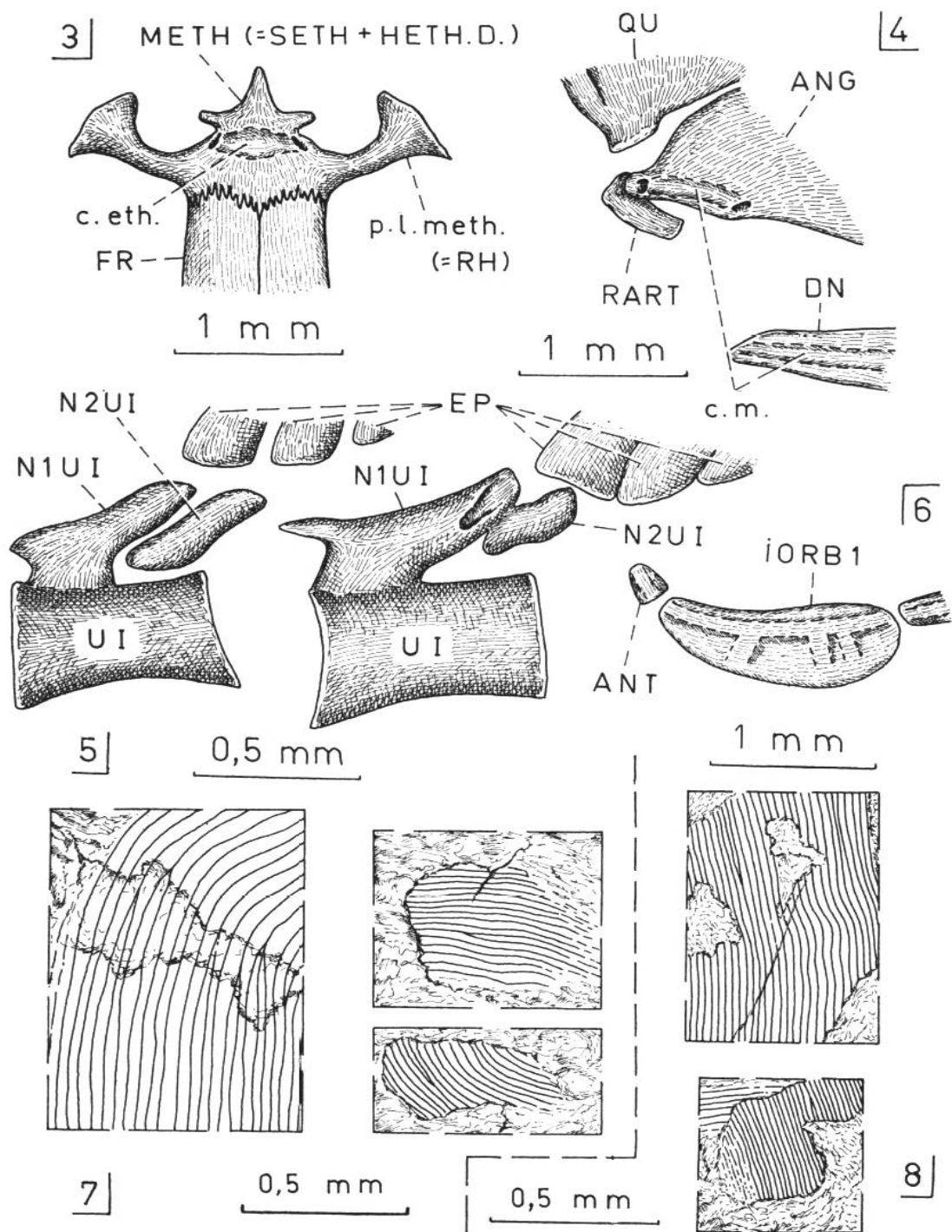


FIG. 3 à 8. — 3: Région méséthmoïdienne en vue dorsale d'un *Leptolepis* sp. du Toarcien d'Athus (Belgique) (Coll. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.). 4: Partie postérieure de la mandibule de *Leptolepis caheni* (DE SAINT-SEINE, P. et CASIER, E., 1962) du Kimméridgien de Kisangani (Zaïre), en vue externe, d'après le spécimen N° 8512 b du Mus. Roy. Afr. Centr. 5: La vertèbre urale I de *Leptolepis caheni* (DE SAINT-SEINE, P. et CASIER, E., 1962), d'après le spécimen N° 8162 b (à gauche) et N° 8508 (à droite) du Mus. Roy.

(20), (21), (22), (23), (25), (26), (27), (28), (29), (30), (31), (32), (37), (38), (41), (44), (46), (47), (48), (49), (52), (53), (54), (55), (56), (57), (58), (59), (60), (61), (62), (63) et (65). Les caractères (2), (16), (19) et (65) sont également primitifs mais certains Téléostéens se montrent encore plus archaïques en ce qui les concerne. Quant aux caractères (1), (5), (24), (34), (35), (36), (39), (40), (42), (43), (45), (50) et (51), ils sont, au contraire, très évolués. On remarquera tout particulièrement aussi les points (53) à (62) qui font qu'au niveau du squelette caudal, *Leptolepis* représente vraiment la forme téléostéenne la plus primitive.

On note également que, malgré ses nombreux caractères archaïques, *Leptolepis* présente déjà de nombreuses structures ostéologiques qui marquent une importante évolution par rapport aux Pholidophoriformes tels que nous les ont fait connaître les travaux de D. H. RAYNER (1948), P. DE SAINT-SEINE (1949), J. GRIFFITH et C. PATTERSON (1963), O. NYBELIN (1966), C. PATTERSON (1968, 1973), M. WALDMAN (1971) et B. SCHAEFFER (1972). Les Pholidophoriformes possèdent encore, en effet, un rostral libre, des rhinaux indépendants, des nasaux très développés et presque toujours jointifs en avant des frontaux, un antorbitaire bien développé, une mandibule basse et allongée où le processus coronoïde est rejeté très en arrière, la portion centrale du cartilage de MECKEL ossifiée en un préarticulaire, la *pars jugularis* représentée par un étroit pont osseux situé entre les foramens des nerfs trijumeau (V) et facial (VII), un myodome court, ne pénétrant pas dans le basioccipital et dépourvu d'ouverture postérieure (connu seulement chez *Ichthyokentema* WOODWARD, A. S., 1941, cf. J. GRIFFITH et C. PATTERSON, 1963), les centres vertébraux terminaux non ossifiés, des arcs neuraux uraux non différenciés en uroneuraux⁽¹⁾, jusque douze hypuraux et des écailles épaisses, émaillées et rhombiques.

Examinons maintenant les possibilités d'une relation de descendance entre *Leptolepis* et les Ostéoglossomorphes. Le type caudal le plus primitif que l'on trouve au sein de ce super-ordre est réalisé chez les *Hiodontidae* actuels et fossiles de l'Amérique du Nord et chez leurs ancêtres asiatiques, les *Lycoperidae* du Jurassique supérieur. (cf.

⁽¹⁾ Chez *Pholidophoropsis maculata* NYBELIN, O., 1966, les arcs neuraux uraux présentent, à partir du troisième de ces arcs, un certain allongement qui annonce les uroneuraux des Téléostéens (cf. C. PATTERSON, 1968, p. 214, fig. 6). Cette évolution vers les uroneuraux des Téléostéens se marque encore davantage chez le Pholidophoroïde *Eurycormus speciosus* WAGNER, A., 1863 (cf. C. PATTERSON, 1973, p. 266, fig. 15).

W. A. GOSLINE, 1960; J. GAUDANT, 1968; C. PATTERSON, 1968; P. H. GREENWOOD, 1970 et surtout L. TAVERNE, sous presse e). Ces poissons possèdent encore deux arcs neuraux sur la vertèbre urale I. Les *Lycoperidae* montrent cinq uroneuraux; les *Hiodontidae* n'en ont plus que trois mais l'extrémité ventrale bifide du troisième indique qu'il résulte de la fusion de deux uroneuraux primitifs et la présence très fréquente, chez ces poissons, de deux arcs neuraux à la vertèbre préurale I me fait penser qu'il y a du y avoir un glissement antérieur des arcs neuraux uraux (qui se retrouve d'ailleurs fréquemment chez les Ostéoglossiformes actuels et fossiles). De la sorte, la vertèbre préurale I porterait son arc neural propre et le premier arc neural ural, tandis que la vertèbre urale I porterait les deuxième et troisième arcs neuraux uraux. Les uroneuraux des *Hiodontidae* correspondraient ainsi aux quatrième, cinquième, sixième et septième arcs neuraux uraux, les deux derniers étant soudés, c'est-à-dire que le premier uroneural des *Hiodontidae*

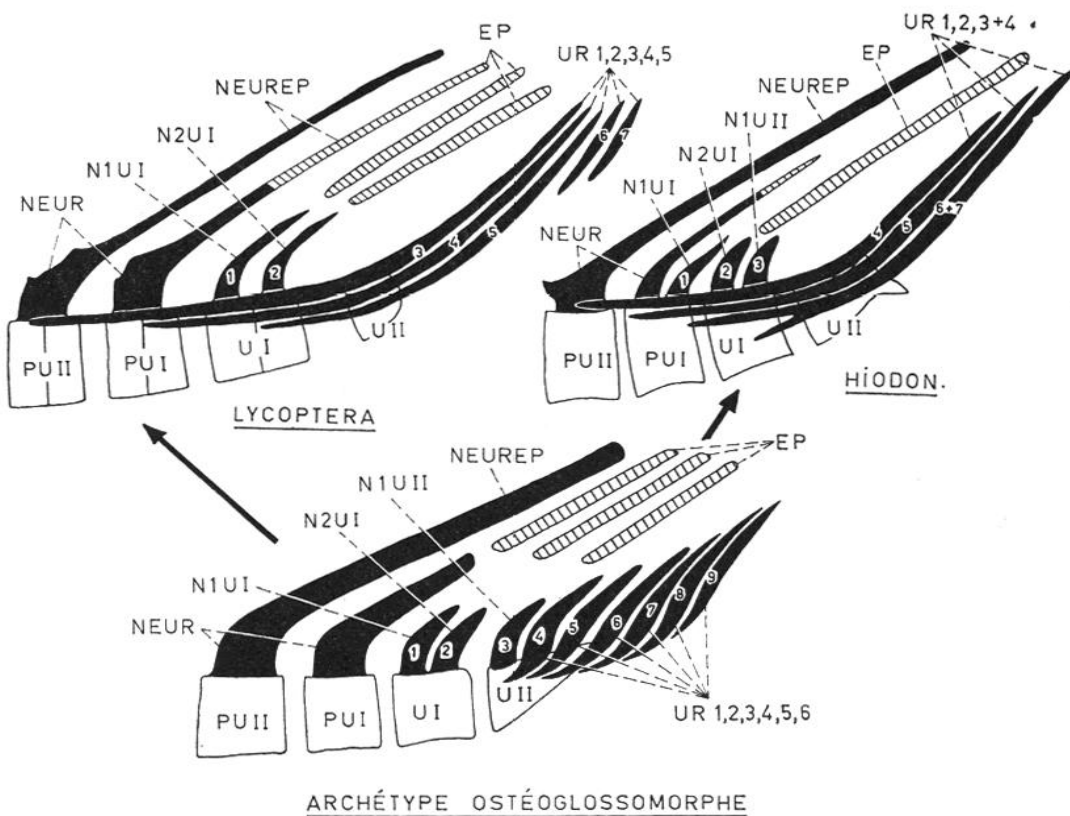


FIG. 10. — Schéma illustrant mon hypothèse de l'origine du complexe urophore des Ostéoglossomorphes. Inspiré des figures 26, 27, 37, 38, 39 et 208 de L. TAVERNE, sous presse e).

serait homologue au deuxième uroneural des *Lycoperidae*. Le troisième arc neural ural des *Hiodontidae* non encore transformé en uroneural serait donc encore plus primitif que celui des *Lycoperidae* déjà évolué en uroneural. Il en résulterait que les deux formes dériveraient d'espèces plus archaïques où les trois premiers arcs neuraux uraux et peut-être même les suivants n'étaient pas encore devenus des uroneuraux ⁽¹⁾, donc d'espèces d'un type caudal encore plus primitif que celui de *Leptolepis*. Pour le reste, les *Lycoperidae* et les *Hiodontidae* comptent encore sept hypuraux. Les *Lycoperidae* possèdent deux épuraux (éventuellement soudés aux arcs neuraux de la vertèbre urale I) et une neurépine complète à la vertèbre préurale I, ce qui semble indiquer la fusion de l'arc neural de cette vertèbre et d'un épural primitif. Les *Hiodontidae* ne montrent plus qu'un seul épural libre mais ils ont parfois encore une neurépine complète à la vertèbre préurale I indiquant là aussi la fusion d'un épural primitif à l'arc neural. Les dents palatines, vomériennes, parasphénoïdiennes et ptérygoïdiennes qui ont déjà disparu chez *Leptolepis* sont encore parfaitement développées chez la plupart des Ostéoglossomorphes. Le dermopalatin des Ostéoglossomorphes (libre chez les *Hiodontidae* et fusionné à l'ectoptérygoïde chez les autres) (cf. L. TAVERNE, sous presse e) fait défaut à *Leptolepis* où il s'est intégré à la masse de l'autopalatin. Les Ostéoglossomorphes les plus primitifs montrent encore un articulaire entièrement libre de l'angulaire (cf. L. TAVERNE, sous presse e), alors que ces deux os sont déjà intimement soudés chez *Leptolepis* (cf. D. H. RAYNER, 1937; S. WENZ, 1967; observations personnelles). Le supraethmoïde (dermethmoïde, rostral) est encore indépendant de l'hypoethmoïde dorsal chez les Ostéoglossomorphes les plus primitifs (cf. L. TAVERNE, sous presse e), tandis qu'il est déjà soudé à cet os chez *Leptolepis*. Le cas des *Mormyridae*, des Ichthyodectiformes et des *Hiodontidae* (cf. L. TAVERNE, sous presse e,i) paraît indiquer que l'ancêtre des Ostéoglossomorphes possédait encore des rhinaux indépendants et bien développés, alors que ceux-ci sont déjà réduits à de simples processus latéraux du mésethmoïde chez *Leptolepis* (cf. C. PATTERSON, 1973). L'antorbitaire des Ostéoglossomorphes est très

⁽¹⁾ Le cas des *Notopteridae*, où la vertèbre urale II porte encore un petit arc neural non transformé en uroneuraux, renforce cette hypothèse que chez les formes les plus archaïques d'Ostéoglossomorphes, les trois premiers arcs neuraux uraux n'étaient pas encore transformés en uroneuraux.

développé, alors qu'il est déjà considérablement réduit chez *Leptolepis*. Le complexe de la chambre trigéminofaciale et de la *pars jugularis* des *Hiodontidae*, des *Notopteridae* et des *Mormyridae* indique que la *pars* était de type pholidophoride chez les Ostéoglossomorphes les plus archaïques, c'est-à-dire situé entre les foramens des nerfs trijumeau (V) et facial (VII) et ne recouvrant pas les foramens en question (cf. L. TAVERNE, sous presse e). Par contre, la *pars jugularis* de *Leptolepis* est déjà du type allongé englobant le foramen du nerf facial (VII) qui se rencontre chez les Elopomorphes et les Protacanthoptérygiens. La fenêtre auditive qui existe encore chez les formes primitives d'Ostéoglossomorphes (cf. L. TAVERNE, sous presse e) a déjà disparu chez *Leptolepis*. L'étude évolutive du myodome des Ostéoglossomorphes montre qu'initialement, chez ces poissons, il était court, ne pénétrait pas dans le basioccipital et se trouvait dépourvu d'ouverture postérieure (cf. L. TAVERNE, sous presse e), c'est-à-dire d'un type nettement plus archaïque que celui de *Leptolepis*. Chez les Ostéoglossomorphes, le premier ptérygophore dorsal est toujours simple (cf. L. TAVERNE, sous presse e), alors qu'il est déjà composé chez *Leptolepis*. Ces quelques traits anatomiques suffisent à prouver que les Ostéoglossomorphes dérivent de formes bien plus primitives encore que les *Leptolepididae*.

Il paraît intéressant de discuter ici du cas d'*Allothrissops* NYBELIN, O., 1964, un Téléostéen marin de petite taille, quoique notablement plus grand que la plupart des *Leptolepis*, fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien et Portlandien) d'Europe, caractérisé par l'allongement de la nageoire anale et le recul des nageoires dorsale et anale très en arrière sur le corps et qui passe pour l'ancêtre des Ichthyodectiformes (cf. P. DE SAINT-SEINE, 1949; O. NYBELIN, 1964; D. BARDACK, 1965; C. PATTERSON, 1967), poissons que P. H. GREENWOOD, D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN et G. S. MYERS (1966) et L. TAVERNE (1973d, sous presse f) ont rapportés aux Ostéoglossomorphes. *Allothrissops* serait donc, dans cette hypothèse, l'une des formes les plus archaïques d'Ostéoglossomorphes. Les caractères ostéologiques évoqués ci-dessous proviennent de mes observations sur *Allothrissops mesogaster* (AGASSIZ, L., 1844) et sur *Allothrissops regleyi* (THIOLLIÈRE, V., 1854) ainsi que des travaux de C. PATTERSON (1967) et O. NYBELIN (1964). En ce qui concerne l'anatomie céphalique de ce poisson, les exemplaires que j'ai vus ne permettent d'ailleurs pas de proposer une reconstitution céphalique meilleure que celle de C. PATTERSON (1967), c'est-à-dire qu'elle demeure très incomplète. Plusieurs des caractères ostéolo-

giques de la tête, la soudure du supraethmoïde (rostral) avec l'hypoethmoïde dorsal, l'extrême réduction du nasal, la perte presque complète du composant membranodermique du supratemporal, la soudure de l'angulaire et de l'articulaire ⁽¹⁾ et l'atrophie très marquée de l'antorbitaire, ainsi que son premier ptérygophore dorsal composé de deux branches en « V » retourné suffisent à prouver qu'*Allothrissops* n'est certainement pas l'un des ancêtres de l'ensemble du groupe des Ostéoglossomorphes. Mais encore, certains traits anatomiques crâniens d'*Allothrissops* militent même nettement contre les possibilités pour ce poisson d'être à la souche des Ichthyodectiformes. C'est ainsi que la mandibule d'*Allothrissops* est déjà très évoluée dans une voie leptolépide, avec un fort processus coronoïde situé très antérieurement et des dents petites et restreintes à une faible partie du bord oral du dentaire, alors que la mandibule des Ichthyodectiformes évolue d'une façon diamétralement opposée, avec hypertrophie et prognathisme de la mandibule, perte du processus coronoïde et grand développement des dents qui occupent la quasi totalité du bord oral du dentaire. Les Ichthyodectiformes possèdent encore un préarticulaire (cf. D. BARDACK, 1965), comme chez les Pholidophoriformes, os qui a déjà disparu chez *Allothrissops* (observations personnelles). Les Ichthyodectiformes montrent encore des rhinaux libres (cf. L. TAVERNE, sous presse i), alors que ces os sont déjà soudés en processus latéraux du mésethmoïde chez *Allothrissops*. L'articulaire des Ichthyodectiformes est encore totalement libre de l'angulaire, alors qu'il lui est soudé chez *Allothrissops*. L'antorbitaire des Ichthyodectiformes est nettement plus développé que chez *Allothrissops*. Le préoperculaire des Ichthyodectiformes montre encore une branche ventrale très raccourcie qui rappelle encore beaucoup le type pholidophoride (cf. O. NYBELIN, 1966), tandis que cette branche ventrale est déjà bien plus allongée chez *Allothrissops*. Les minuscules supraoccipital et épitiques d'*Allothrissops* n'annoncent guère leurs gigantesques homologues chez les Ichthyodectiformes. Passons maintenant au squelette caudal dont on sait qu'il est l'un des reflets les plus sûrs des relations phylogénétiques au sein des Téléostéens. *Allothrissops* montre encore

(1) La face interne de la mandibule est accessible chez un exemplaire d'*Allothrissops mesogaster* de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (N° Rég. P.2355). Sous immersion, on voit que la matière osseuse de l'articulaire est en complète continuité avec celle de l'angulaire.

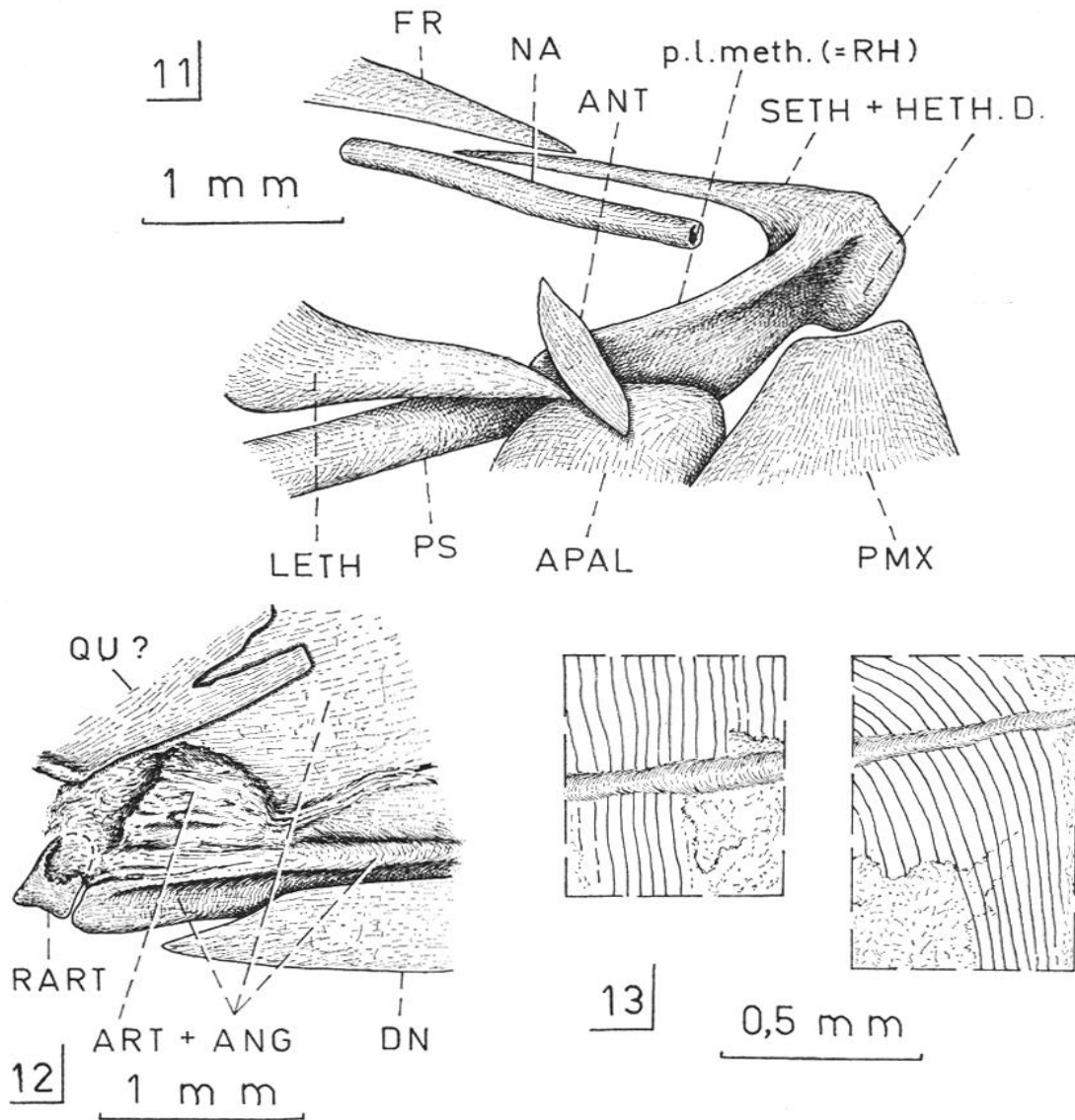


FIG. 11 à 13. — 11: Région méséthmoïdienne d'*Allothrissops mesogaster* (AGASSIZ, L., 1844). 12: Région postérieure de la mandibule d'*Allothrissops mesogaster* (AGASSIZ, L., 1844), en vue interne. 13: Fragments d'écaillés d'*Allothrissops mesogaster* (AGASSIZ, L., 1844). Les trois figures sont réalisées d'après le spécimen N° P.2355 de l'Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., provenant du Portlandien de Pappenheim (Bavière).

les vertèbres préurale I, urale I et urale II entièrement libres les unes des autres. La vertèbre préurale III porte une neurépine complète. La neurépine de la vertèbre préurale II est parfois encore complète mais, la plupart du temps, elle est déjà considérablement réduite. La neurépine de la vertèbre préurale I est toujours réduite et parfois presque intégralement disparue. La vertèbre urale I porte au moins

un arc neural. La présence éventuelle d'un deuxième arc neural à la vertèbre urale I n'a pu être décelée suite à l'important recouvrement de cette région par les uroneuraux mais est parfaitement possible. Dès la vertèbre préurale IV, l'hémépine s'allonge fortement. Elle reste aussi longue mais nettement plus large sur les vertèbres préurales I, II et III. A ce niveau et jusqu'à l'arc hémal du parhypural de la vertèbre préurale I, on note un élargissement des arcs hémaux dont les extrémités antérieures chevauchent légèrement les arcs précédents. Les hypuraux sont au nombre de huit. Les deux premiers sont appliqués à la vertèbre urale I. Le premier hypural est assez large et sa tête articulaire devient énorme. Le deuxième hypural reste très étroit et sa tête articulaire devient assez fine et recourbée dorsalement. Les troisième, quatrième et cinquième hypuraux s'appliquent contre la vertèbre urale II. Les sixième, septième et huitième hypuraux sont situés postérieurement à la vertèbre urale II avec laquelle ils n'ont plus de contact. Le troisième hypural est encore assez large, moins toutefois que le premier hypural mais nettement plus que le deuxième. On compte de six à sept paires d'uroneuraux dont les cinq premières sont allongées et la ou les deux dernières raccourcies. Le premier uroneural est très élargi antérieurement. On trouve également une paire d'urodermaux encadrant le grand rayon caudal dorsal segmenté mais non branchu. Il y a trois épuraux. La nageoire caudale est nettement bilobée et compte dix-neuf grands rayons segmentés dont dix-sept branchus. La segmentation se marque également sur la plupart des petits rayons antérieurs (fulcres basilaires). Il n'y a plus de fulcres frangeants. La suture des articles des grands rayons segmentés non branchus est sinusoïdale et denticulée. La suture devient un peu plus rectiligne chez les rayons branchus. L'hypurostégie (recouvrement des pièces hypurales par les lépidotriches) est importante, surtout au niveau du lobe supérieur de la queue. L'extrémité antérieure des rayons caudaux centraux est élargie en vastes palettes aux bords profondément déchiquetés. Dorsalement et ventralement, en avant des premiers rayons caudaux, on trouve une grande plaque précaudale. Le complexe urophore d'*Allothrissops* est donc presque aussi primitif que celui de *Leptolepis* et ne s'en distingue que par deux traits évolués, la tendance à la réduction de la neurépine de la vertèbre préurale II et la réduction du deuxième hypural et de sa tête articulaire. Ces quelques caractères caudaux évolués montrent également que le complexe urophore d'*Allothrissops* ne peut être ancestral par rapport à celui des Ichthyodectiformes.

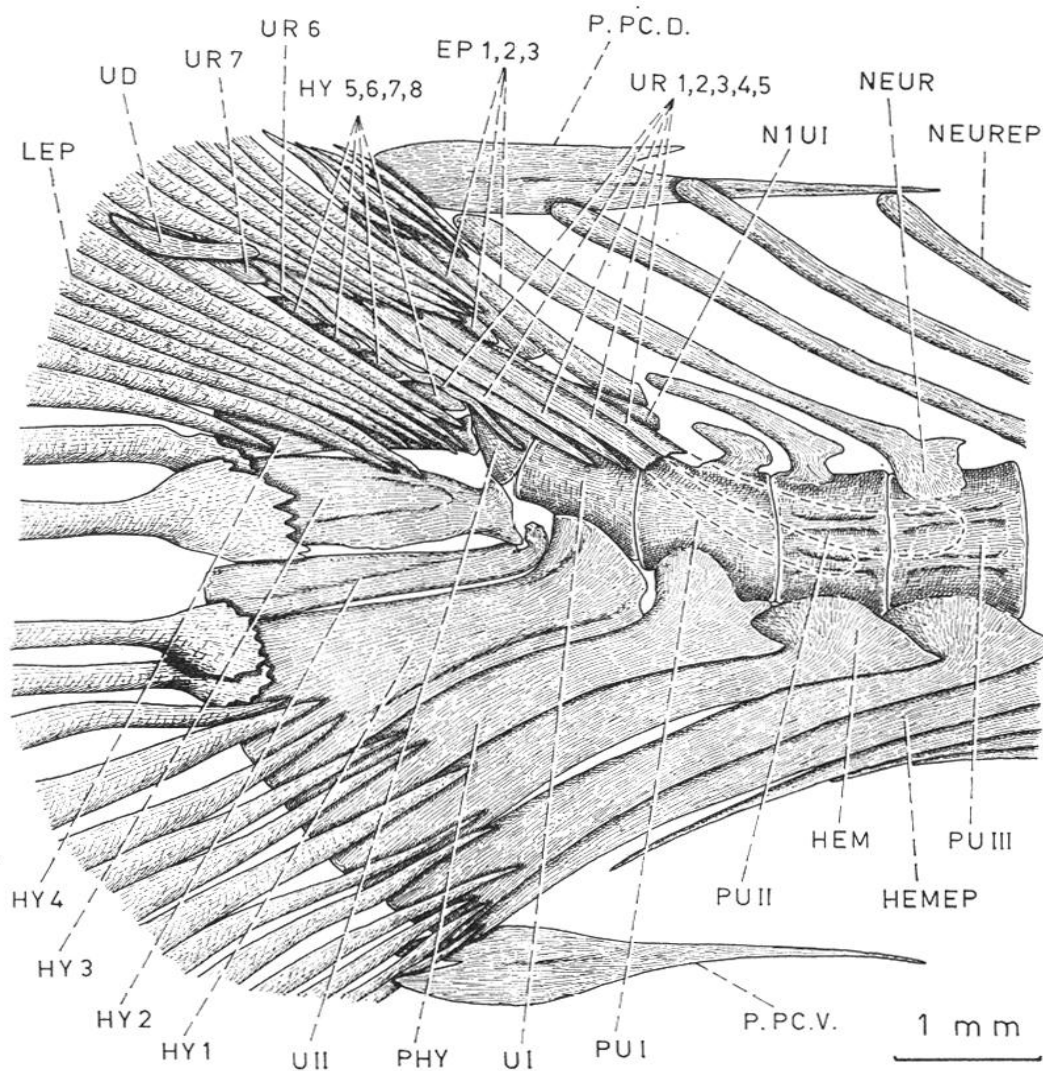


FIG. 14. — Squelette caudal d'*Allothrissops mesogaster* (AGASSIZ, L., 1844), d'après le spécimen N° P.2355 de l'Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., provenant du Portlandien de Pappenheim (Bavière).

Ces derniers, en effet, ne montrent jamais de réduction de la neurépine de la vertèbre préurale II mais, au contraire, possèdent aussi des neurépinés à peu près complètes sur les vertèbres préurale I et urale I (impliquant la soudure d'épuraux aux arcs neuraux de ces deux vertèbres (cf. F. B. LOOMIS, 1900; T. CAVENDER, 1966; L. TAVERNE, sous presse f). Les têtes articulaires des deux premiers hypuraux sont encore, comme chez les Pholidophoriformes, d'égale importance, la tête articulaire du premier hypural demeurant relativement étroite et se recourbant dorsalement (cf. F. B. LOOMIS, 1900; T. CAVENDER,

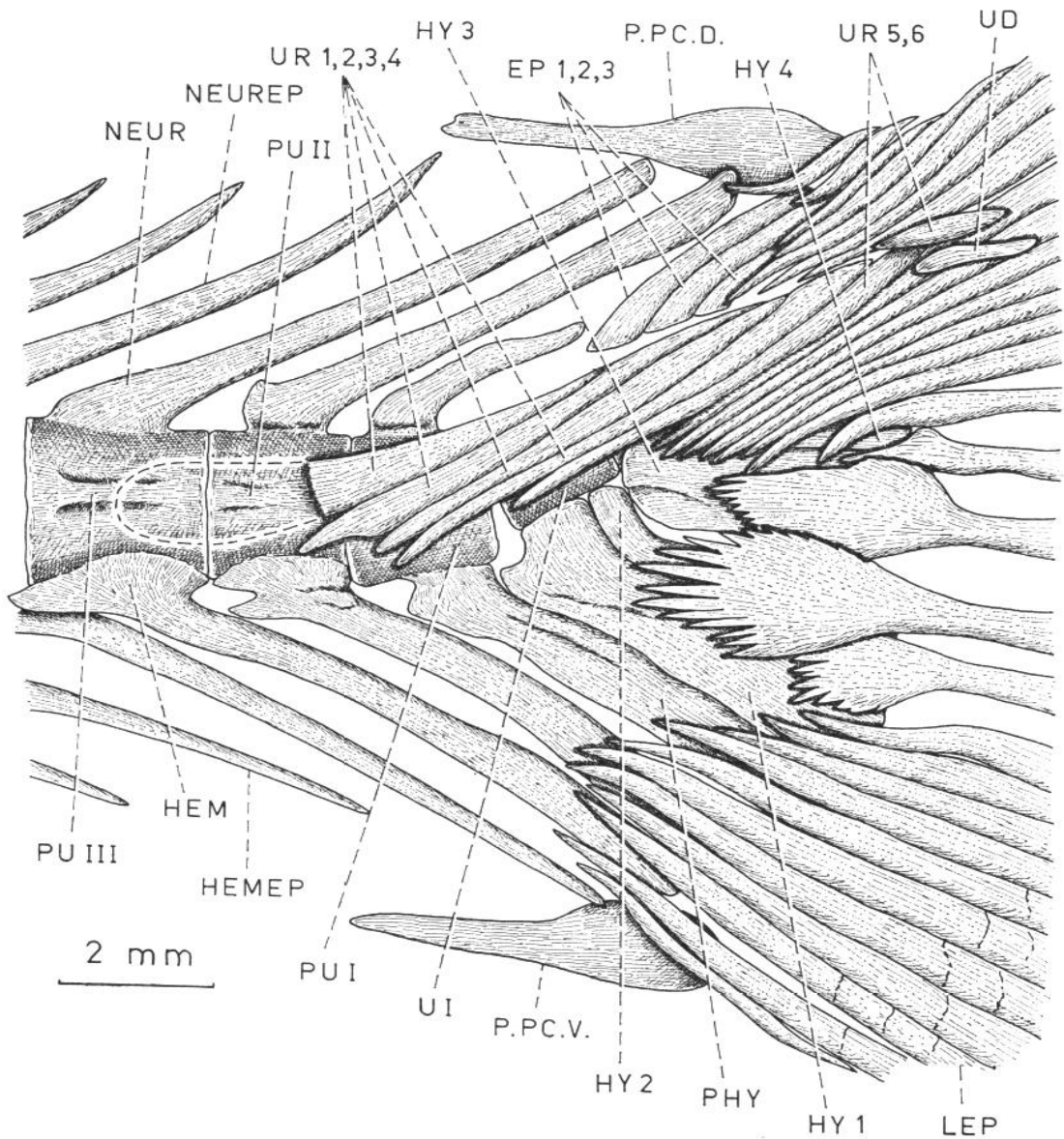


FIG. 15. — Squelette caudal d'*Allothrissops regleyi* (THIOLLIÈRE, V., 1854), d'après un moulage positif du spécimen N° P.2356 de l'Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., provenant du Portlandien de Cérin-Morchamps (Ain).

1966; L. TAVERNE, sous presse f). De plus, rien n'annonce dans le premier hypural d'*Allothrissops* le curieux processus ventro-postérieur du premier hypural des Ichthyodectiformes (cf. F. B. LOOMIS, 1900; T. CAVENDER, 1966; L. TAVERNE, sous presse f). Les quelques caractères céphaliques et caudaux que nous venons de passer en revue paraissent amplement suffisants pour affirmer que les Ichthyodectiformes ne descendent pas d'*Allothrissops*. Par contre, tout dans

l'anatomie ostéologique connue d'*Allothrissops*, écailles y comprises⁽¹⁾, marque un net rapprochement avec *Leptolepis* puisqu'il ne se différencie des formes évoluées de ce genre que par la connexion des canaux sensoriels supraorbitaire et postorbitaire (qui existe aussi exceptionnellement chez *Leptolepis*, cf. T. CAVENDER, 1970; L. TAVERNE, sous presse a), la réduction du composant membranodermique du supratemporal, le développement de la région postéro-ventrale du préoperculaire, la présence de quelques dents sur le parasphénoïde, le développement considérable des processus latéraux (rhinaux) du mésethmoïde, l'allongement de la nageoire anale, le recul des nageoires dorsale et anale, la perte des fulcres caudaux, la tendance à la réduction de la neurépine de la vertèbre préurale II et la réduction du deuxième hypural. Tous ces caractères, à l'exception de deux, peuvent être interprétés comme le résultat d'une évolution à partir du stade leptolépidé. La présence de quelques dents sur le parasphénoïde et le grand développement des processus latéraux du mésethmoïde (qui implique une moindre réduction des rhinaux que chez *Leptolepis*) montrent qu'*Allothrissops* doit provenir de Leptolépidés un peu plus primitifs que ceux que la paléontologie a déjà fait connaître et où existaient encore des dents parasphénoïdiennes et des processus mésethmoïdiens latéraux (rhinaux soudés) plus développés. Ma conclusion du cas d'*Allothrissops* sera donc que ce poisson n'est ni un Ostéoglossomorphe archaïque, ni l'ancêtre des Ichthyodectiformes, mais une forme issue d'un Protoleptolépidé déjà très voisin de *Leptolepis* (et qui pourrait d'ailleurs appartenir à ce genre) et très proche parente du genre *Leptolepis*.

Examinons maintenant les éventualités d'une relation ancestrale de *Leptolepis* vis-à-vis des Clupéomorphes. Le squelette caudal le plus primitif connu parmi les Clupéomorphes est celui du genre fossile *Diplomystus* COPE, E. D., 1877⁽²⁾. Les vertèbres préurale I, urale I et urale II sont entièrement libres; le centre ural II est assez raccourci. La neurépine demeure complète jusqu'à la vertèbre préurale II y

(¹) Les écailles d'*Allothrissops* sont assez grandes, cycloïdes, très fines, dépourvues de *radii* et couvertes de fins *circuli* à disposition concentrique. La densité circulienne mesurée chez deux exemplaires d'*Allothrissops mesogaster* au niveau des écailles des flancs va de 27 à 34 au mm.

(²) *Diplomystus* est le plus vieux Clupéomorphe connu, puisqu'il remonte au début du Crétacé (Wealdien). Des formes apparentées existent encore actuellement au Chili et en Nouvelle-Galles du Sud.

comprise. La neurépine de la vertèbre préurale I est raccourcie de moitié et nettement élargie. Chez *Diplomystus goodi* EASTMAN, C. R., 1911 du Wealdien du Gabon et de Guinée Équatoriale (observations personnelles) et chez *Diplomystus brevissimus* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818) du Cénomaniens du Liban (cf. C. PATTERSON, 1967; observations personnelles), on trouve encore un arc neural sans neurépine sur la vertèbre urale I et le premier uroneural de ces poissons reste assez étroit. Chez les espèces de l'Eocène, comme *Diplomystus dentatus* COPE, E. D., 1877 du Wyoming, l'arc neural de la vertèbre urale I se soude au premier uroneural dont elle forme la vaste expansion aliforme dorsale qui reste séparée du corps même de l'uroneural par une nette ligne de dénivellation (cf. T. CAVENDER, 1966; P. L. FOREY, 1973a; O. NYBELIN, 1973; ci-dessous, fig. 16). L'hémépine s'allonge dès la vertèbre préurale V mais reste très étroite. L'hémépine de la vertèbre préurale I, c'est-à-dire le parhypural, s'élargit considérablement. On compte six hypuraux. Le premier est moyennement large et sa tête articulaire peu développée s'applique à la colonne vertébrale à la limite des vertèbres préurale I et urale I. Le deuxième hypural est étroit et sa tête articulaire assez forte se soude complètement au corps de la vertèbre urale I, ce qui est une caractéristique caudale générale chez les Clupéomorphes. La réduction marquée de la vertèbre urale II se porte essentiellement sur la longueur de celle-ci et est cause du fait que, comme chez l'Ostéoglosside fossile *Phareodus* LEIDY, J., 1973 d'Amérique du Nord, le troisième hypural vient s'appliquer contre la face postérieure de la vertèbre urale II et non pas sa face ventrale. Chez toutes les espèces de *Diplomystus*, il y a hypertrophie de ce troisième hypural qui devient de très loin le plus large des hypuraux quoique sa tête articulaire soit réduite; il n'y a qu'une exception, c'est *Diplomystus goodi*, la plus ancienne des espèces du genre, où la taille du troisième hypural reste plus réduite (observations personnelles). Les quatrième, cinquième et sixième hypuraux sont plus étroits et de longueur de plus en plus petite. Il y a trois paires d'uroneuraux, les deux premières allongées et la troisième nettement plus courte. Chez les espèces éocènes l'arc neural de la vertèbre urale I se soude à la première paire d'uroneuraux. On remarque trois épuraux étroits et allongés. La nageoire caudale est bilobée et compte vingt et un grands rayons segmentés dont dix-neuf branchus, soit plus que chez *Leptolepis*. La suture des segments des grands rayons caudaux non branchus est sinusoïdale et non denticulée

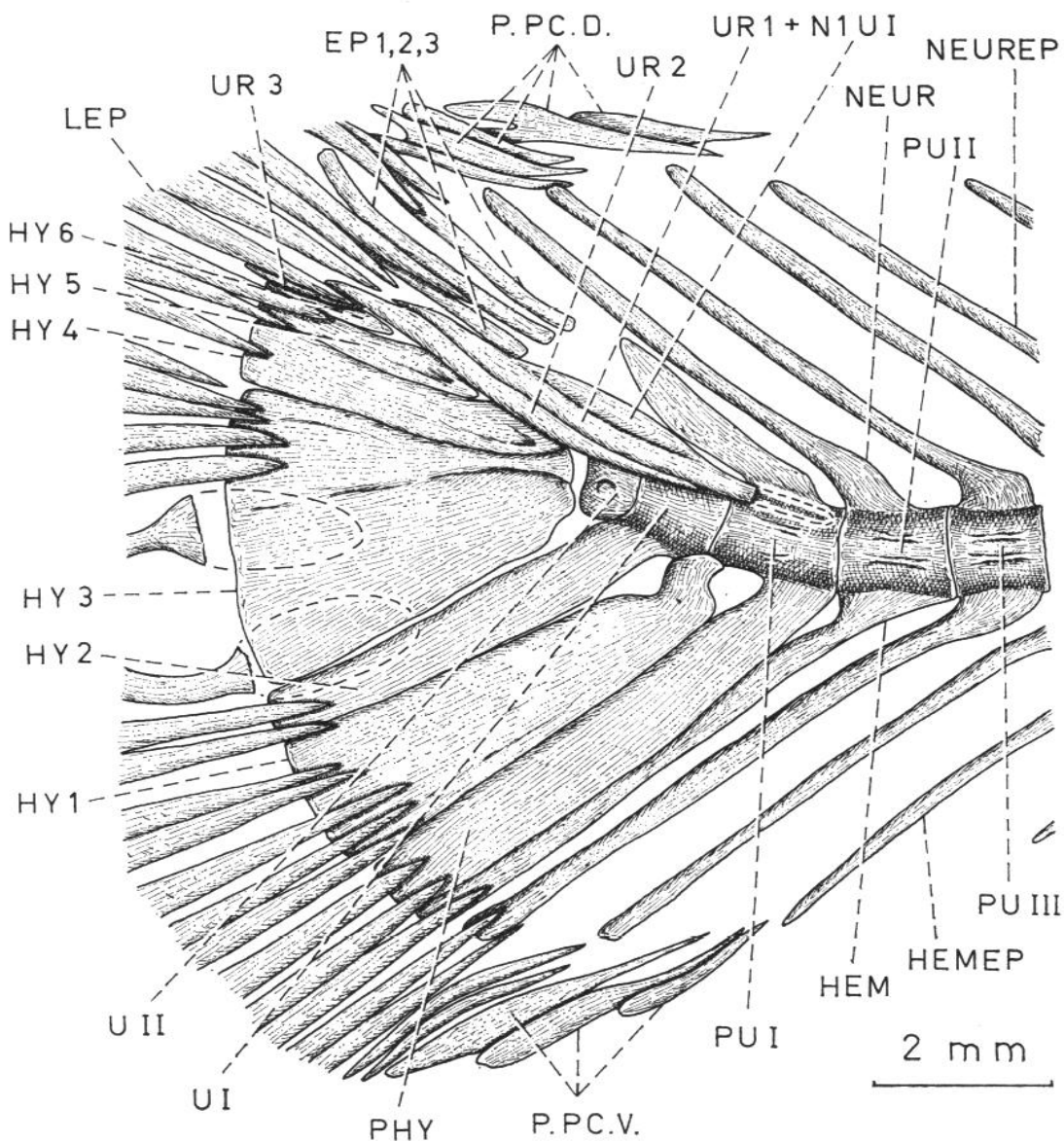


FIG. 16. — Squelette caudal de *Diplomystus dentatus* COPE, E. D., 1877, d'après le spécimen N° 4 du Mus. Zool. de l'Univ. Lib. Brux., provenant de l'Eocène des Green River Shales du Wyoming.

mais devient plus rectiligne sur les rayons branchus. En avant des premiers petits rayons caudaux dorsaux et ventraux, on trouve plusieurs petites plaques précaudales (fulcres basilaires). Un tel complexe urophore et, en conséquence, celui de tous les Clupéomorphes peut aisément être dérivé du complexe caudal de type leptolépide. On sait

que chez la plupart des Clupéomorphes, on trouve des écailles pourvues de quelques *radii* et garnies de fins *circuli* très serrés, plus ou moins verticaux et concentrés uniquement dans la partie antérieure de l'écaille. Chez *Diplomystus*, au contraire, les *circuli* sont encore un peu moins serrés ⁽¹⁾, à disposition concentrique et répandus sur toute l'écaille (cf. la présente note, fig. 8); il ne semble pas y avoir de *radii*. Là aussi, il est donc facile de faire dériver l'écaille clupéide de celle de *Leptolepis*. Cependant, au niveau du crâne, non seulement *Leptolepis* ne montre aucun caractère annonçant les structures céphaliques très spécialisées des Clupéomorphes (*recessus lateralis*, fosse antéotemporale, bulles ptérotique, prootique et exoccipitale, etc.) connues pourtant dès le Crétacé inférieur (cf. C. PATTERSON, 1970a), mais encore ce poisson montre déjà des traits ostéologiques plus évolués que chez de nombreux représentants du super-ordre des Clupéomorphes. Plusieurs de ces derniers possèdent des mâchoires fortement dentées qu'il paraît difficile de faire descendre de la denture mandibulaire déjà très fortement réduite de *Leptolepis*. Les *Chirocentridae*, les *Dussumieriidae*, les *Denticipitidae*, les *Engraulidae* et *Diplomystus* possèdent encore des dents sur le vomer, le palatin, les ptérygoïdes et le parasphénoïde ou sur certains de ces os (cf. W. G. RIDWOOD, 1904; P. H. GREENWOOD, 1968; C. PATTERSON, 1967; observations personnelles), dents qui font déjà défaut à *Leptolepis*. Le complexe de la chambre trigémino-faciale et de la *pars jugularis* des Clupéomorphes est encore assez près du type pholidophoride, avec une *pars* très courte, réduite à un petit pont osseux situé entre les foramens des nerfs trijumeau (V) et facial (VII) (cf. H. C. TRACY, 1920; C. PATTERSON, 1970a; observations personnelles), tandis que la *pars* est déjà du type téléostéen classique, allongé et englobant le foramen du nerf facial (VII) chez *Leptolepis*. La fenêtre auditive qui existe encore chez certains Clupéomorphes (cf. H. C. TRACY, 1920; observations personnelles) est déjà oblitérée chez *Leptolepis*. Ces quelques caractères céphaliques suffisent évidemment à montrer l'impossibilité de voir en *Leptolepis* l'ancêtre des Clupéomorphes; ces derniers sont assurément les descendants de formes plus archaïques que les *Leptolepididae*.

⁽¹⁾ La densité circulienne des écailles de *Diplomystus dentatus* (mesurée chez deux exemplaires) va de 44 à 64 au mm dans les champs antérieur et postérieur mais peut descendre jusque 30 au mm dans les champs latéraux (cf. la présente note, fig. 8).

L. TAVERNE (1974) a comparé *Leptolepis* aux *Elopidae* et montré qu'en dépit d'une indéniable ressemblance, le fossile jurassique ne pouvait pas être l'ancêtre des Elopomorphes. On trouve, en effet, chez certains de ces derniers, la persistance des dents vomériennes, palatines, ptérygoïdiennes et parasphénoïdiennes, d'un dermopalatin libre, d'une fenêtre auditive, d'un articulaire non soudé à l'angulaire, d'un antorbitaire parfaitement développé, d'un supraethmoïde indépendant de l'hypoethmoïde, d'un premier ptérygophore dorsal simple et des supraneuraux se prolongeant sous les premiers ptérygophores de la nageoire dorsale, autant de caractères à propos desquels *Leptolepis* se montre déjà plus évolué. Il apparaît donc que quelque soient, par ailleurs, les caractères évolués des Elopomorphes (perte des processus basiptérygoïdes du parasphénoïde, perte de l'hypoethmoïde dorsal, connexion entre les canaux sensoriels supraorbitaire et post-orbitaire, etc.) et malgré le fait que leur complexe urophore et leur écaillure (cf. O. NYBELIN, 1971; P. L. FOREY, 1973b; L. TAVERNE, 1974) puissent aisément provenir des types leptolépides correspondants, ces Elopomorphes doivent avoir pris naissance à partir de formes encore un peu plus primitives que les *Leptolepididae*.

Par contre, rien dans l'ostéologie de *Leptolepis* n'interdit de penser que ce poisson soit un représentant primitif du super-ordre des Protacanthoptérygiens (cf. L. TAVERNE, 1974, pp. 74 à 76). Bon nombre de caractères évolués de *Leptolepis* se retrouvent d'ailleurs au sein de l'une ou l'autre famille de ce groupe, tels que la bipartition du rostral⁽¹⁾, la réduction de l'antorbitaire, la fusion de l'articulaire et de l'angulaire, la réduction de la denture intra-buccale, l'oblitération de la fenêtre auditive, la présence d'un suprapréoperculaire, etc. Rappelons que T. CAVENDER (1970) avait déjà émis l'hypothèse que les *Leptolepididae* et les *Coregonidae* étaient proches parents. Ces *Coregonidae* qui sont d'ailleurs parmi les Salmoniformes les plus primitifs de la nature actuelle, rappellent encore, en effet, les *Leptolepididae* par leur crâne médiopariétal, la présence d'un supratemporal complet et bien développé, la forme des os circumorbitaires, l'existence d'un diverticule sensoriel épibranchial (supraoculaire) sur le dermosphéno-

(¹) P. DE SAINT-SEINE (1949) et S. WENZ (1967) ont montré que, chez certains spécimens de *Leptolepis*, le rostral (soudé à l'hypoethmoïde dorsal) était pair, comme chez les *Esocidae*, les *Osmeridae* et les *Dallidae*.

tique, le fort processus coronoïde du dentaire et la perforation du céra-tohyal antérieur, etc. (cf. L.S. BERG, 1940; T. CAVENDER, 1970). D'autre part, les *Coregonidae* se montrent plus évolués que les *Leptolepididae* par la perte du supramaxillaire antérieur, la disparition de la partie la plus dorsale du ptérotique ce qui modifie aussi la forme et la position de la fosse temporale, le développement important que prennent le supraoccipital et les épitiques sur la face dorsale du neurocrâne, la perte de la fosse subtemporale et du pont prootico-intercalaire et la composition du complexe urophore (cf. L. S. BERG, 1940; T. CAVENDER, 1970). Au niveau du complexe mésethmoïdien, les *Coregonidae* se montrent, cependant, partiellement plus primitifs que *Leptolepis*. Ils possèdent encore, en effet, un supraethmoïde (dermethmoïde, rostral) indépendant de l'hypoethmoïde dorsal (l'hypoethmoïde ventral n'apparaît pas, la partie ventrale du complexe mésethmoïdien restant cartilagineuse chez l'adulte) (cf. L. S. BERG, 1940; J. DAGET, 1964). De plus, E. C. STARKS (1926) nous apprend que l'hypoethmoïde dorsal des *Coregonidae* se compose d'une travée osseuse centrale d'origine enchondrale encadrée, à droite et à gauche, par un feuillet osseux d'origine dermique. Ce feuillet n'est peut-être qu'une ossification périchondrale mais pourrait être également un reste de rhinal. Il s'agirait, dans ce cas, d'un rhinal qui, comme chez les *Hiodontidae* (cf. L. TAVERNE, sous presse e), ne serait pas encore dégénéré et réduit à une simple apophyse latérale du bloc mésethmoïdien. On serait là aussi en présence d'une structure plus primitive que chez les *Leptolepididae*. Le complexe ethmoïdien des *Coregonidae* indique donc que ces poissons ont, eux aussi, pris naissance à partir de formes un peu plus primitives encore que les *Leptolepididae* connus. En fait, malgré les nombreux caractères archaïques des *Leptolepididae* (voir début de la présente note), quelques traits anatomiques évolués, la soudure (partielle ou complète) du supraethmoïde à l'hypoethmoïde dorsal, la perte du dermopalatin libre et denté, la réduction ou la perte du processus ascendant du prémaxillaire, la forte réduction de la denture des mâchoires, la disparition des dents vomériennes, ptérygoïdiennes et parasphénoïdiennes, le développement exagéré du processus coronoïde du dentaire et l'oblitération de la fenêtre auditive, montrent que ces poissons sont déjà trop spécialisés pour être les ancêtres d'aucun sous-ordre actuel de l'ordre des Salmoniformes. Les nombreux caractères primitifs de *Leptolepis* et notamment son squelette caudal indi-

quent, cependant, que la lignée leptolépidé s'est détachée très tôt du tronc évolutif commun des Protacanthoptérygiens, sans doute très peu de temps après que la souche commune des *Acraniotophysis* (cf. L. TAVERNE, 1973a, 1974) se soit divisée en Elopomorphes ⁽¹⁾ et en Protacanthoptérygiens, et qu'elle s'est développée tout au long du Jurassique et diversifiée en un grand nombre de formes qui se sont répandues dans toutes les mers du globe pour, enfin, s'éteindre sans descendance à la fin de cette période géologique ou au début du Crétacé ⁽²⁾. La forme ancestrale hypothétique commune à la lignée leptolépidé et aux autres lignées protacanthoptérygiennes (que je désignerai sous le nom de *Protoleptolépidé*) devait ressembler beaucoup à *Leptolepis* et ne s'en différencier que par un supraethmoïde non soudé à l'hypoethmoïde dorsal, des rhinaux déjà réduits mais encore probablement libres, une denture des mâchoires plus développée, un processus ascendant du prémaxillaire bien développé, une mandibule plus basse et garnie d'un processus coronoïde moins développé, la présence de quelques dents palatines, vomériennes, entoptérygoïdiennes et parasphénoïdiennes, un dermopalatin non fusionné à l'autopalatin, une petite fenêtre auditive et un premier ptérygophore dorsal non composé ⁽³⁾.

Quant à la position systématique de *Leptolepis*, la meilleure façon de la préciser me paraît être de considérer ce poisson comme le représentant d'un sous-ordre particulier de Salmoniformes, les *Leptolepidoidei*. En effet, les différences qui séparent *Leptolepis* des autres Salmoniformes sont à peine plus importantes que celles qui s'observent entre les autres sous-ordres de Salmoniformes. Il faut noter, cependant, que les récents progrès des recherches d'anatomie ichthyologique révèlent des différences de plus en plus importantes entre ces sous-ordres de Salmoniformes et pourraient conduire à l'éclatement des Salmoniformes en différents ordres de Protacanthoptérygiens. Il

⁽¹⁾ Le squelette caudal le plus primitif connu chez les Elopomorphes, celui de *Pachytrissops* WOODWARD, A. S., 1919 du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur d'Europe (cf. O. NYBELIN, 1971; P. L. FOREY, 1973b), est encore, en effet, très voisin de celui de *Leptolepis*.

⁽²⁾ Le fait que *Leptolepis* existe depuis le Jurassique inférieur (et peut-être même depuis le Triassique supérieur) implique donc que les Elopomorphes, les Protacanthoptérygiens, les Ostéoglossomorphes et les Clupéomorphes existaient, eux aussi, dès cette époque.

⁽³⁾ Certains Salmoniformes et notamment des *Salmonidae* (observations personnelles) possèdent encore, en effet, un premier ptérygophore dorsal non composé.

y aurait évidemment lieu, dès lors, d'élever les *Leptolepioidei* au rang d'ordre des Leptolépiformes, ordre rattaché, lui aussi, au super-ordre des Protacanthoptérygiens. Quant à *Allothrissops*, il appartient manifestement aux *Leptolepioidei*; malheureusement, trop de choses nous sont inconnues dans son ostéologie céphalique pour pouvoir décider s'il doit être rangé dans les *Leptolepididae* ou s'il mérite l'érection d'une famille spéciale des *Allothrissopsidae*.

En ce qui concerne l'archétype hypothétique des *Acraniotophys* (que j'appellerai *Protacraniotophysaire*), c'est-à-dire l'ancêtre commun des Elopomorphes et des Protacanthoptérygiens (y compris *Leptolepis*), qui devait vivre au début du Triassique supérieur, on peut se le représenter de la manière suivante. Il s'agit d'un petit poisson dont le crâne se rapproche déjà par bien des points de celui de *Leptolepis* quoique plus primitif encore pour un certain nombre de caractères. Le supraethmoïde est entièrement libre de l'hypoethmoïde dorsal et porte la commissure sensorielle ethmoïdienne. Les rhinaux sont libres. Les ethmoïdes latéraux se composent d'un parethmoïde et d'un préfrontal. En plus des hypoethmoïdes dorsal et ventral, le complexe mésethmoïdien d'origine enchondrale compte aussi un ethmoïde médio-postérieur myodomial⁽¹⁾. Le tracé canaliculaire céphalique est de type holostéen. Le crâne est de type médiopariétal. Les épitiques et le supraoccipital n'apparaissent pratiquement pas à la voûte crânienne mais bien à la face arrière du crâne. La fenêtre optique est très grande. L'orbitosphénoïde est impair. Le basisphénoïde est complet. Le myodome pénètre dans le basioccipital et s'ouvre postérieurement entre cet os et le parasphénoïde. Le dermopalatin est libre et accolé à l'autopalatin. Les dents du vomer, du parasphénoïde, du dermentoglosse, du dermopalatin, de l'entoptérygoïde et de l'ectoptérygoïde sont présentes mais plutôt petites. Les nasaux ne sont pas jointifs mais possèdent encore un petit composant membranodermique. Les prémaxillaires s'ornent d'un fort processus ascendant prenant naissance au milieu du bord dorsal de l'os. Le maxillaire montre la forme leptolépide. On compte deux supramaxillaires. Le dentaire n'offre pas de processus coronoïde fortement marqué. L'articulaire et le rétroarticulaire sont indépendants de l'angulaire. Les dents des mâchoires sont bien développées. Le para-

(1) S. H. WEITZMAN (1967) décrit un tel os (sous le nom de « myodome bone ») chez les Salmoniformes Stomiatoïdes.

sphénoïde s'orne d'une paire de grands processus basiptérygoïdes et se perce de deux paires de foramens latéraux pour les artères efférentes pseudobranchiales et les carotides internes et d'un foramen bucco-hypophysaire médian. La chambre trigémino-faciale est du type élopide (cf. L. TAVERNE, 1974) avec des foramens différents pour l'entrée des nerfs trijumeau (V) et facial (VII) dans la *pars jugularis*. La *pars jugularis* est plus courte que chez *Elops* et *Leptolepis* ⁽¹⁾; son ouverture postérieure est large, se situe au niveau du foramen mésial du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) qu'elle cache partiellement et sert à la fois au passage de la veine jugulaire et de l'artère orbitaire (carotide externe). La fosse temporale est située fort en arrière. Il y a une fosse subtemporale creusée dans le ptérotique, le prootique et l'exoccipital et surplombée par un pont prootico-intercalaire. La crête supraoccipitale est inexistante. Les exoccipitaux et le basioccipital forment la face condyloïde destinée à recevoir la première vertèbre qui n'est pas encore soudée au basioccipital. Il y a un canal aortique sous-basioccipital. Le supratemporal est complet, bien développé et porte la totalité de la commissure extrascapulaire. On observe encore une fenêtre auditive. La série des os operculaires est du type leptolépide. Les rayons branchiostèges sont nombreux. Il y a une grande plaque gulaire. On compte huit ou neuf os circumorbitaires, un antorbitaire bien développé et portant la commissure sensorielle remontante et l'extrémité antérieure du canal circumorbitaire, cinq infraorbitaires, un dermosphénotique et un ou deux supraorbitaires. Il y a un anneau osseux sclérotique en deux pièces et un suboculaire. Le dermosphénotique porte encore une ligne sensorielle épibranchiale. Le squelette hyoïde-branchial et les ceintures scapulaire et pelvienne sont du type élopide. Le premier ptérygophore dorsal est simple. Il y a des arêtes épineurales mais pas d'arêtes épipleurales. Les vertèbres préurales I et urales I et II sont indépendantes. Les neurépines et hémépines terminales sont larges et assez serrées les unes contre les autres. La vertèbre

(¹) J'ai pu observer, chez des truites (*Salmo trutta fario* LINNÉ, C. 1758), des individus où la *pars jugularis* était raccourcie. L'ouverture postérieure de cette *pars* restait large et se situait au niveau du foramen mésial pour le *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) et du canal ventral de l'artère orbitaire, canal qui, dans ce cas-ci, ne se refermait donc pas. La veine jugulaire et l'artère orbitaire empruntaient toutes deux l'ouverture postérieure de la *pars* raccourcie. C. PATTERSON (communication personnelle) m'a appris qu'il avait fait la même observation sur certains spécimens de *Leptolepis* du Jurassique inférieur.

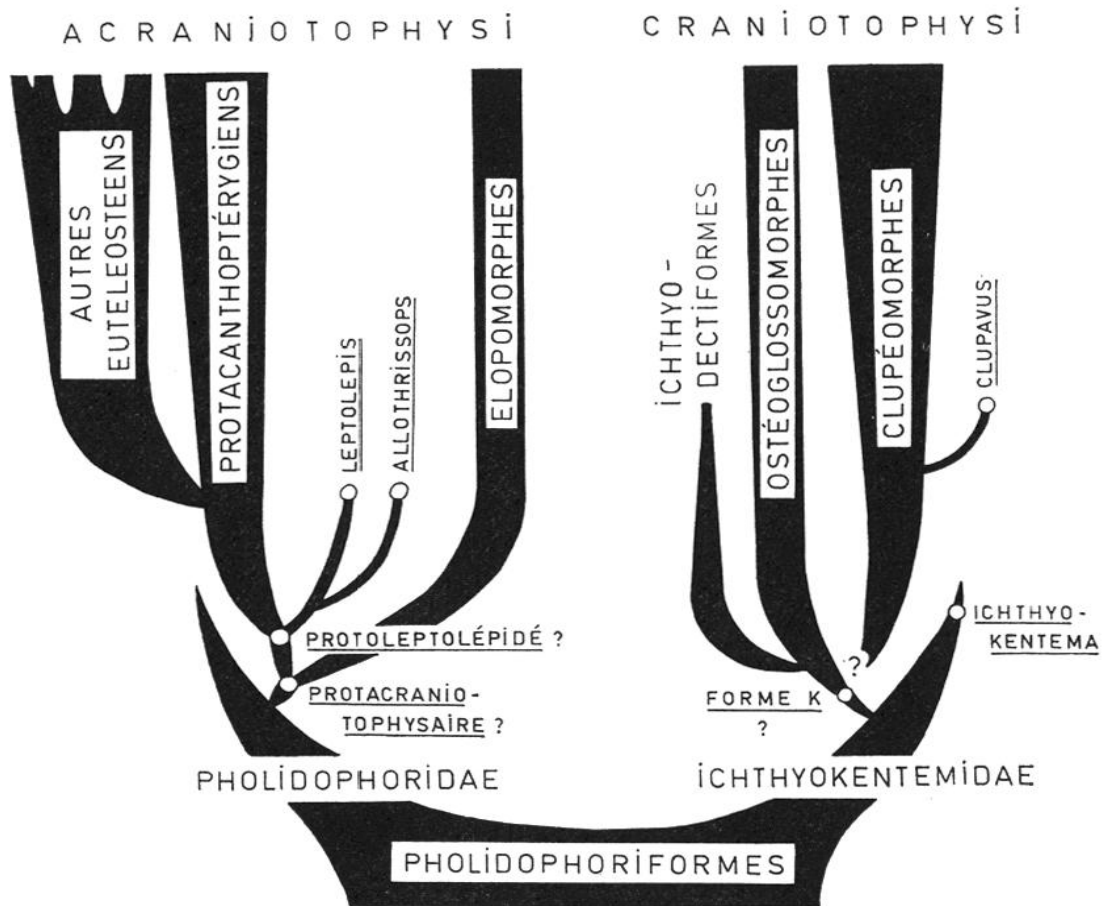


FIG. 17. — Schéma illustrant les conceptions exposées ci-dessus de l'origine et du polyphylétisme des Téléostéens et de la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops*.

préurale II porte encore une neurépine complète. Il y a deux arcs neuraux à la vertèbre urale I. On compte neuf hypuraux, trois ou quatre épuraux, sept paires d'uroneuraux et deux paires d'urodermaux. Il y a de grandes plaques précaudales dorsale et ventrale, ainsi que des fulcres frangeants au lobe dorsal de la queue. On compte dix-neuf grands rayons caudaux segmentés dont dix-sept branchus. Les écailles sont assez grandes, épaisses, garnies de fins *circuli* serrés et à disposition concentrique et dépourvues de *radii*.

Ce *Protacraniotophysaire*, ancêtre commun hypothétique des Elopomorphes et des Protacanthoptérygiens, dériverait, pour sa part, direc-

tement des *Pholidophoridae* ⁽¹⁾, tels que nous les ont fait connaître les travaux de D. H. RAYNER (1948), P. DE SAINT-SEINE (1949), O. NYBELIN (1966) et de C. PATTERSON (1973).

En conclusion de mes travaux ostéologiques concernant les Ostéoglossomorphes actuels et fossiles, j'ai défini, en fonction des caractères des divers représentants fossiles et récents de ce super-ordre, l'ancêtre hypothétique de ces poissons et l'ai appelé *Forme K* (cf. L. TAVERNE, sous presse e). Sans reprendre l'ensemble des caractères de cette *Forme K*, je rappellerai les principaux traits ostéologiques qui l'éloignent de l'hypothétique *Protacraniotophysaire*. Les nasaux sont en complet contact médian. Les diverticules du canal sensoriel circumorbitaire sont réduits. Un canal vertical perce le bélophragme du basisphénoïde et contient les carotides internes. Le myodome est petit, dépourvu d'ouverture postérieure et ne pénètre pas dans le basioccipital. La bulle sacculo-lagénnaire est hypertrophiée. Les dents voméro-parasphénoïdiennes sont très développées et recouvrent la plus grande partie de la surface des deux os concernés. Le cartilage meckélien est complètement ossifié en un préarticulaire. Ces quelques points anatomiques particuliers que devait présenter la *Forme K* sont justement la plupart de ceux qui caractérisent les *Ichthyokentemidae* au sein des Pholidophoriformes (cf. J. GRIFFITH et C. PATTERSON, 1963). Il semble donc tout à fait raisonnable de considérer les Ostéoglossomorphes (ainsi que les Clupéomorphes si L. TAVERNE (1973a) et P. H. GREENWOOD (1973) ont raison de les croire alliés des premiers) comme des descendants de ces *Ichthyokentemidae*. Ils doivent, toutefois, dériver de formes un peu plus primitives encore qu'*Ichthyokentema*, de formes où la fosse subtemporale, l'intercalaire et la fenêtre auditive étaient bien développés, où les rhinaux étaient moins spécialisés ⁽²⁾ et où les ethmoïdes enchondraux étaient séparés.

Le tableau de la figure 17 résume donc les idées que je viens d'émettre à propos de l'origine et du polyphylétisme des Téléostéens et de la position systématique des fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops*.

⁽¹⁾ L'objection qu'on pourrait faire à cette dérivation, à savoir qu'on a toujours décrit le parasphénoïde des *Pholidophoridae* comme édenté (cf. D. H. RAYNER, 1948; P. DE SAINT-SEINE, 1949), ne tient pas. C. PATTERSON (communication personnelle) a, en effet, trouvé des *Pholidophoridae* où le vomer et le parasphénoïde étaient dentés.

⁽²⁾ C. PATTERSON (communication personnelle) m'a appris que le rostral denté d'*Ichthyokentema* signalé dans J. GRIFFITH et C. PATTERSON (1963) résultait d'une erreur d'observation. En fait, il s'agit d'un rostral édenté recouvrant une paire de rhinaux réduits, soudés et portant des dents sur le bord oral.

REMERCIEMENTS

Je tiens à dire ma reconnaissance à M. le Prof. Max POLL, de l'Université Libre de Bruxelles, à M. l'Ir. P. SARTENAER, chef *f.f.* du Département de Paléontologie de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles), au Dr. P. BULTYNCK, chef *f.f.* de la Section des Vertébrés Fossiles du même Institut, et à M. l'Ir. J. LEPERSONNE, chef honoraire du Département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren) qui m'ont permis l'examen des pièces illustrées dans la présente note.

Summary. — The author shows on osteological basis that *Leptolepis* could not be the ancestor of the teleost super-orders *Osteoglossomorpha*, *Clupeomorpha* and *Elopomorpha* but represents an early ofshoot of the teleost super-order *Protacanthopterygii*. It is also established that *Allothrissops* is not a primitive osteoglossomorph fish nor the ancestor of the *Ichthyodectiformes* but a close relative of *Leptolepis* belonging also to the *Leptolepioidei*. *Elopomorpha* and *Protacanthopterygii* seem to arise from the *Pholidophoridae* and *Osteoglossomorpha* and *Clupeomorpha* from the *Ichthyokentemidae* ancestors of *Ichthyokentema*.

ADDENDUM

Alors que la présente note se trouvait sous presse, j'ai eu connaissance de deux importants mémoires parus dans les premiers mois de cette année et consacrés aux *Leptolepidae*, l'un entièrement (cf. O. NYBELIN, 1975) et l'autre partiellement (cf. C. PATTERSON, 1975).

O. NYBELIN (1975) a repris l'étude des *Leptolepidae* du Jurassique européen et s'est attaché à éclaircir les problèmes de leur systématique, ce qu'il a brillamment réussi. En conclusion de son travail, il estime devoir diviser *Leptolepis* en plusieurs genres apparentés, *Leptolepis* pour les espèces toarciennes, *Tharsis* GIEBEL, C. G., 1848 pour *Leptolepis dubia* et *Leptolepides* NYBELIN, O., 1975 pour *Leptolepis sprattiformis*. Il crée *Proleptolepis* NYBELIN, O., 1975 pour de nouvelles espèces sinémuriennes un peu plus archaïques que celles déjà connues jusqu'ici. Il exclut de la parenté des *Leptolepidae* les espèces *Leptolepis talbragarensis* et *Leptolepis voithi* et

réhabilite, pour cette dernière espèce, le genre *Ascalabos* VON MÜNSTER, G., 1839. Comme moi-même (cf. L. TAVERNE, sous presse a), il estime que *Leptolepis africana* n'est pas un *Leptolepis* mais un Pholidophoride. Il montre que le *Leptolepis* sp. du Triassique de Seefeld n'est pas non plus un *Leptolepis* mais également un Pholidophoride pour lequel il crée le genre *Seefeldia* NYBELIN, O., 1975.

Le maintien des *Leptolepis* du Jurassique européen dans un seul genre ou leur éclatement en plusieurs genres est évidemment une question tout à fait subjective et fonction de l'importance que l'on accorde aux caractères qui séparent les différentes espèces. Pour ma part, j'estime ces différences fort peu importantes (mais, dans plusieurs cas, le détail de l'ostéologie profonde n'est pas connu) et ne nécessitant guère plus qu'une coupure subgénérique. En définitive, il s'agit là purement et simplement d'une question de point de vue, celui d'O. NYBELIN (1975) étant aussi défendable que le mien si l'on songe qu'au sein des *Clupeidae*, des *Cichlidae* et des *Cyprinidae* modernes, par exemple, on a créé de nombreux genres sur des différences guère plus importantes et parfois même moins importantes (quelques écailles en plus ou en moins, variations de coloration, nombre de barbillons, changements de formes mineurs des denticules du cinquième cératobranchial, etc.) que celles qui séparent les espèces européennes jurassique du genre *Leptolepis*. En fait, ce qui est important ce ne sont pas les discussions byzantines relatives au statut générique ou subgénérique qu'il faut accorder ou refuser aux différentes espèces de *Leptolepis*, mais bien le fait de leur reconnaître ou non des liens étroits de parenté au sein de la famille des *Leptolepidae*.

Bien que O. NYBELIN (1975) n'essaye pas de définir les relations systématiques et les affinités des *Leptolepidae*, il partage entièrement mon point de vue quant à l'impossibilité de voir en *Leptolepis* l'« Ancêtre » des Téléostéens et reconnaît que «... There are consequently ... no group of primitive teleosts which can with certainty be regarded as descendants of the family Leptolepidae s. str. ... » (cf. O. NYBELIN, 1975, p. 195). Tout comme moi, O. NYBELIN (1975) considère *Allothrissops* comme un proche parent de *Leptolepis*.

C. PATTERSON (1975) a réalisé une monumentale et remarquable monographie consacrée à l'étude du neurocrâne des *Pholidophoridae* et des *Leptolepidae*. Cet ouvrage qui ne s'appuie malheureusement que sur un nombre très restreint de spécimens, est vraiment d'une qualité tout à fait exceptionnelle par le souci de précision et de détail dont a témoigné cet auteur qui s'affirme, sans conteste, comme le meilleur spécialiste mondial actuel de la paléoichthyologie des Holostéens supérieurs et des Téléostéens inférieurs. Nul doute que ce livre ne devienne véritablement la « Bible » de tout ichthyologiste ostéologue. Une deuxième et une troisième monographie du même genre sont annoncées relatives au reste du crâne et au

squelette postcrânien des mêmes poissons ainsi qu'aux conclusions phylogénétiques générales qu'auront apportées ces trois travaux. L'œuvre nous apprend certain détails intéressants et inconnus jusqu'ici de l'ostéologie céphalique des *Leptolepidae*, à savoir que les *Proleptolepis* du Sinémurien et les *Leptolepis* du Jurassique inférieur possèdent encore quelques denticules sur le vomer et le parasphénoïde et que, chez *Proleptolepis*, le supraethmoïde ⁽¹⁾ (dermethmoïde, rostral) est encore indépendant de l'hypoethmoïde dorsal. Cela rapproche donc considérablement *Proleptolepis* de mon *Protoleptolépidé*, ancêtre hypothétique des *Leptolepidae* et des autres Protacanthoptérygiens. Ce dernier reste cependant plus primitif encore que *Proleptolepis* par la conservation d'une denture voméro-parasphénoïdienne plus développée, d'un dermopalatin libre, d'une fenêtre auditive, des rhinaux encore plus ou moins indépendants, une denture ptérygoïdienne, une mandibule moins spécialisée et un premier ptérygophore dorsal non composé.

Les renseignements que C. PATTERSON (1975) et O. NYBELIN (1975) fournissent sur *Proleptolepis* permettent, par contre, de considérer ce poisson comme un ancêtre idéal pour *Allothrissops*; il réunit tous les caractères nécessaires à cela. *Proleptolepis elongata* NYBELIN, O., 1975 du Sinémurien de Lyme Regis (Dorset, Angleterre) possède même un premier ptérygophore dorsal en « V » renversé (c'est-à-dire composé de deux branches) (cf. O. NYBELIN, 1975) comme chez *Allothrissops*, alors que les autres *Leptolepidae* montrent généralement un premier ptérygophore dorsal à trois branches.

Dans son travail, C. PATTERSON (1975) ne traite pas de la position systématique ni des affinités des *Leptolepis*, réservant ce problème aux conclusions de sa troisième monographie (encore en préparation). Il est cependant assez clair qu'il considère les *Leptolepidae* comme intermédiaires entre les *Pholidophoridae* et les autres Téléostéens qui, pour lui, descendent donc des *Leptolepidae*. Il dit, en effet, que « ... This is a most convincing demonstration of the relevance of the leptolepids to the origin and deployment of the existing teleostean cohorts. ... » (cf. C. PATTERSON, 1975, p. 561). Il est tout à fait clair évidemment, pour les multiples raisons exposées en long et en large dans la présente note, que cette conception est entièrement erronée et que, si les *Leptolepidae* se situent bien près de l'origine des Protacanthoptérygiens, ils ne sauraient, par contre, être à la souche des Ostéoglossomorphes, des Elopomorphes, ni des Clupéomorphes. L'erreur de C. PATTERSON (1975) vient probablement de ce que l'on ne connaît, dans l'ensemble, que bien peu de choses sur l'ostéologie détaillée des Téléos-

⁽¹⁾ C. PATTERSON (1975) nomme supraethmoïde l'os que j'appelle hypoethmoïde dorsal et réserve le nom de rostral ou de dermethmoïde à celui que je nomme supraethmoïde, dermethmoïde ou rostral.

Considérations sur la position systématique des genres fossiles

téens modernes primitifs et que les possibilités de comparaison de cet auteur sont ainsi assez limitées.

Il me faut ajouter, pour terminer, que j'ai moi-même remis sous presse, depuis le dépôt du présent article, deux articles (cf. L. TAVERNE, sous presse g, h) consacrés respectivement à *Leptolepis voithi* et à *Leptolepis sprattiformis* et que j'y ai pu compléter de façon très importante les descriptions faites par O. NYBELIN (1975). Les renseignements ostéologiques nouveaux que j'apporte sur *Leptolepis voithi* montrent que, quoiqu'il soit une espèce marginale, il appartient bien à la famille des *Leptolepidae*, contrairement à ce que croyait O. NYBELIN (1975).

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES DU TEXTE

ANG: angulaire	NEUREP: neurépine
ANT: antorbitaire	P. PC. D.: plaque précaudale dorsale
APAL: autopalatin	P. PC. V.: plaque précaudale ventrale
ART + ANG: angulo-articulaire	PHY: parhypural
DN: dentaire	PMX: prémaxillaire
EP 1, 2, 3: épuraux	PS: parasphénoïde
FR: frontal	PUI, II, III: vertèbres préurales I, II, III
HEM: arc hémal	QU: carré
HEMEP: hémépine	RART: rétroarticulaire
HY 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8: hypuraux	RH: rhinal
IORB 1: premier infraorbitaire	SETH + HETH. D.: supraethmoïde (rostral) et hypoethmoïde dorsal soudés
LEP: lépidotriches	U I, II: vertèbres urales I, II
LETH: ethmoïde latéral	UD: urodermal
METH: mésethmoïde	UR 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: uroneuraux
N1UI: premier arc neural de la vertèbre urale I	c. eth.: commissure sensorielle ethmoïdienne
N2UI: deuxième arc neural de la vertèbre urale I	c. m.: canal sensoriel mandibulaire
N1UII: premier arc neural de la vertèbre urale II	p. l. meth.: processus latéral (rhinal soudé) du mésethmoïde
NA: nasal	
NEUR: arc neural	

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG, C., 1950. Nouvelles observations sur les Halécostomes et l'origine des *Clupeidae*. C.R. Acad. Sc., Paris, T. 231, pp. 416-418, 1 fig.
- ARAMBOURG, C. 1954. Les Poissons Crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). Ed. Serv. Géol. Maroc, Not. et Mém., N° 118, 188 pp., 68 fig., 29 pl.
- ARAMBOURG, C., 1968. A propos du genre *Clupavus* ARAMB. (Rectification de nomenclature). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 2^e sér., T. 39, (1967), N° 6, p. 1236.
- BARDACK, D., 1965. Anatomy and evolution of Chirocentrid fishes. Paleont. Contrib. Univ. Kansas, Vert., Art. 10, 88 pp., 27 fig., 2 pl.
- BERG, L. S., 1940. Classification of fishes, both recent and fossil. Trav. Inst. Zool. Acad. Sc. U.R.S.S., (trad. angl., 1955), V. 20, 286 pp., 263 fig.
- CAVENDER, T., 1966. The caudal skeleton of the Cretaceous Teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, and its bearing on their relationship with *Chirocentrus*. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michig., Nr 650, 14 pp., 4 fig., 1 pl.
- CAVENDER, T., 1970. A comparison of Coregonines and other Salmonids with the earliest known Teleostean fishes. In C. C. LINDSEY et C. S. WOODS, Biology of Coregonid fishes, Univ. Manitob. Press, 32 pp., 10 fig.
- DAGET, J., 1964. Le crâne des Téléostéens. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, sér. A, Zool., T. XXXI, F. 2, pp. 163-341, 63 fig.
- DE SAINT-SEINE, P., 1949. Les Poissons des Calcaires Lithographiques de Cerin (Ain). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, F. II, 357 pp., 120 fig., 26 pl.
- DUNKLE, D. H., 1942. A new fossil fish of the family Leptolepidae. Sc. Publ. Clevel. Mus. Nat. Hist., V. VIII, N° 5, pp. 61-64, 1 pl.
- FOREY, P. L., 1973a. A Primitive Clupeomorph Fish from the Middle Cenomanian of Hakel, Lebanon. Canad. Journ. Earth Sc., V. 10, Nr 8, pp. 1302-1318, 9 fig.
- FOREY, P. L., 1973b. — A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Suppl., 10, 222 pp., 92 fig.
- FOREY, P. L., 1973c. Relationships of Elopomorpha. In P. H. GREENWOOD, R. S. MILES et C. PATTERSON, Interrelationships of fishes, Zool. Journ. Linn. Soc., Vol. 53, Suppl. N° 1, pp. 351-358, 5 fig.
- GARDINER, B. G., 1960. A revision of certain Actinopterygian and Coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Vol. 4, N° 7, pp. 239-384, 81 fig., 8 pl.
- GAUDANT, J., 1968. Recherche sur l'anatomie et la position systématique du genre *Lycoptera* (Poisson Téléostéens). Mém. Soc. Géol. France, N.S., T. XLVII, F. I, Mém. N° 109, 41 pp., 18 fig., 6 pl.
- GOSLINE, W. A., 1960. Contributions toward a classification of modern Isospondylous fishes. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., Vol. 6, N° 6, pp. 327-365, 15 fig.
- GREENWOOD, P. H., 1968. The osteology and relationships of the *Denticipitidae*, a family of Clupeomorph fishes. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., Vol. 16, N° 6, pp. 215-273, 34 fig.

Considérations sur la position systématique des genres fossiles

- GREENWOOD, P. H., 1970. On the genus *Lycoptera* and its relationships with the family *Hiodontidae* (Pisces, Osteoglossomorpha). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., Vol. 19, N° 8, pp. 257-285, 10 fig.
- GREENWOOD, P. H., 1973. Interrelationships of Osteoglossomorphs. In P. H. GREENWOOD, R. S. MILES et C. PATTERSON, Interrelationships of fishes, Zool. Journ. Linn. Soc., Vol. 53, Suppl. N° 1, pp. 307-331, 7 fig. 2 pl.
- GREENWOOD, P. H., ROSEN, D. E., WEITZMAN, S. H. et MYERS, G. S., 1966. Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 131, Art. 4, pp. 339-455, 9 fig., 32 c.
- GRIFFITH, J. et PATTERSON, C., 1963. The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Vol. 8, N° 1, pp. 1-43, 14 fig., 4 pl.
- LEHMAN, J.-P., 1966. Actinopterygii. In J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, T. IV., V. 3, pp. 1-242, 211 fig., 9 pl.
- LOOMIS, F. B., 1900. Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. U.S.A. Palaeontogr., Stuttg., B. XLVI, pp. 213-286, 13 fig., 9 pl.
- NYBELIN, O., 1961. *Leptolepis dubia* aus den Torleiten-Schichten des Oberen Jura von Eichstätt. Paläont. Zeitschr., B. 35, 3/4, pp. 118-122, 3 pl.
- NYBELIN, O., 1962. Preliminary note on two species previously named *Leptolepis bronni* Agassiz. Ark. f. Zool., ser. 2, B. 15, Nr 18, pp. 303-306, 1 fig.
- NYBELIN, O., 1963. Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. Ark. f. Zool., ser. 2, B. 15, Nr 35, pp. 485-516, 22 fig.
- NYBELIN, O., 1964. Versuch einer taxonomischen Revision der Jurassischen Fischgattung *Thrissops* Agassiz. Göt. Kungl. Vetens. — O. Vitter.-Samhäl. Handl., Sjä. Följd., ser. B, B. 9, N° 4, 44 pp., 9 pl.
- NYBELIN, O., 1966. On certain Triassic and Liassic representatives of the family *Pholidophoridae* s. str., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Vol. 11, N° 8, pp. 351-432, 16 fig., 15 pl.
- NYBELIN, O., 1971. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other Teleostean fishes. Act. Reg. Soc. Sc. Litt. Gothob., Zool., 7, 52 pp., 5 fig., 12 pl.
- NYBELIN, O., 1973. On the caudal skeleton of *Albula vulpes* (L.) (Pisces, Teleostei). Zool. Scripta, vol. 2, pp. 251-256, 3 fig.
- NYBELIN, O., 1975. A revision of the Leptolepid Fishes. Acta Reg. Soc. Sc. Litt. Gothoburg., Zool., 9, (1974), 202 pp., 37 fig., 30 pl.
- PATTERSON, C., 1967. Are the Teleosts a polyphyletic group?. Coll. Int. C.N.R.S., N° 163, Probl. Act. Paléont. (Evol. Vert.), pp. 93-109, 11 fig.
- PATTERSON, C., 1968. The caudal skeleton in Lower Liassic Pholidophorid fishes. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Vol. 16, N° 5, pp. 203-239, 12 fig., 5 pl.
- PATTERSON, C., 1970a. A Clupeomorph fish from the Gault (Lower Cretaceous). Zool. Journ. Linn. Soc., Vol. 49, N° 3, pp. 161-182, 6 fig. 1 pl.
- PATTERSON, C., 1970b. Two Upper Cretaceous Salmoniform fishes from the Lebanon. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Vol. 19, N° 5, pp. 207-296, 48 fig., 5 pl.

- PATTERSON, C., 1973. Interrelationships of Holosteans. In P. H. GREENWOOD, R. S. MILES et C. PATTERSON, Interrelationships of fishes, Zool. Journ. Linn. Soc., Vol. 53, Suppl. N° 1, pp. 233-305, 27 fig.
- PATTERSON, C., 1975. The braincase of Pholidophorid and Leptolepid fishes with a review of the Actinopterygian braincase. Philos. Trans. Roy. Soc. London, B., Biol. Sc., Vol. 269, Nr 899, pp. 275-579, 151 fig., 13 pl.
- RAYNER, D. H., 1937. On *Leptolepis bronni* Agassiz. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 10, Vol. XIX, pp. 46-74, 14 fig.
- RAYNER, D. H., 1948. The structure of certain Jurassic Holostean fishes with special reference to their neurocrania. Phil. Trans. Roy. Soc., London, ser. B, Biol. Sc., N° 601, Vol. 233, pp. 287-345, 35 fig., 4 pl.
- RIDEWOOD, W. G., 1904. On the cranial osteology of the Clupeoid fishes. Proc. Zool. Soc., Vol. II, N° 29, pp. 448-493, 36 fig.
- SCHAEFFER, B., 1972. A Jurassic Fish from Antarctica. Amer. Mus. Nov., Nr. 2495, 17 pp., 8 fig.
- STARKS, E. C., 1926. Bones of the ethmoid region of the fish skull. Stanf. Univ. Publ., Vol. IV, N° 3, pp. 139-338, 58 fig.
- TAVERNE, L., 1973a. La connexion otophysaire de *Gymnarchus* (Mormyriiformes) et de *Papyrocranus* (Ostéoglossiformes) et la parenté des Ostéoglossomorphes et des Clupéomorphes. Établissement d'une nouvelle systématique des Poissons Téléostéens. Rev. Zool. Bot. Afr., T. 87, N° 2, pp. 391-401, 2 fig.
- TAVERNE, L., 1973b. Étude complémentaire du Téléostéen fossile *Clupavus maroccanus* (Cénomaniens inférieur du Maroc) et considérations sur la position systématique du genre *Clupavus* au sein des Téléostéens primitifs. Rev. Zool. Bot. Afr., T. 87, N° 3, pp. 567-575, 3 fig.
- TAVERNE, L., 1973c. A propos de *Audenaerdia casieri* gen. nov., Clupéidé Crétacé du Zaïre, précédemment décrit dans le genre *Clupavus*. Rev. Zool. Bot. Afr., T. 87, N° 4, pp. 808-814, 4 fig.
- TAVERNE, L., 1973d. Les affinités systématiques des Téléostéens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., Sc. Terre, T. 49, 6, 11 pp., 3 fig.
- TAVERNE, L., 1974. L'ostéologie d'*Elops* LINNÉ, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc., Coll. in-8°, 2° sér., T. XLI, F. 2, 96 pp., 40 fig., 1 pl.
- TAVERNE, L., sous presse a. Étude ostéologique de *Leptolepis caheni*, Téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupavus*. Rev. Zool. Afr., T. 89.
- TAVERNE, L., sous presse b. Sur *Pattersonella formosa* (TRAQUAIR, R. H., 1911) et *Nybelinoides attenuatus* (TRAQUAIR, R. H., 1911), deux Téléostéens Salmoniformes Argentinoïdes du Wealdien inférieur de Bernissart (Belgique) précédemment décrits dans le genre *Leptolepis* AGASSIZ, L., 1832. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., Sc. Terre, T. 51.
- TAVERNE, L., sous presse c. A propos de trois Téléostéens Salmoniformes fossiles du Crétacé inférieur (Wealdien) du Zaïre, précédemment décrits dans les genres *Leptolepis* et *Clupavus*. Rev. Zool. Afr., T. 89.

Considérations sur la position systématique des genres fossiles

- TAVERNE, L. sous presse d. Étude complémentaire de *Wenzia congolensis* (ARAMBOURG, C. et SCHNEEGANS, D., 1935), un Téléostéen Salmoniforme fossile du Wealdien du Gabon, précédemment décrit dans le genre *Leptolepis* AGASSIZ, L., 1832. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Sc. Terre, Paris, Vol. 31.
- TAVERNE, L., sous presse e. Ostéologie des *Hiodontidae*, des *Lycoperidae*, des *Osteoglossidae*, des *Pantodontidae* et des *Singididae*. Phylogénèse et systématique des Téléostéens actuels et fossiles du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc., Coll. in-4°.
- TAVERNE, L., sous presse f. Deuxième note sur la position systématique des Téléostéens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. Bull. Soc. Belg. Géol., Paléont., Hydrol., T. 83.
- TAVERNE, L., sous presse g. Sur *Leptolepis (Ascalabos) voithi* (VON MÜNSTER, G., 1839), Téléostéen fossile du Jurassique supérieur de l'Europe et ses affinités systématiques. Biol. Jaarb. Dodonaea.
- TAVERNE, L., sous presse h. Sur *Leptolepis (Leptolepides) sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818), Téléostéen fossile du Jurassique supérieur de l'Europe. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., Sc. Terre.
- TAVERNE, L., sous presse i. Deuxième note sur l'ethmoïde latéro-basal des Ostéoglossomorphes et son homologie avec le rhinal des Holostéens à la lumière du cas des *Notopteridae*. Rev. Zool. Afr., T. 89.
- TRACY, H. C., 1920. The Clupeoid cranium in its relation to the swimbladder diverticulum and the membranous labyrinth. Journ. Morphol., Vol, 33, pp. 439-474, 3 fig., 5 pl.
- WALDMAN, M., 1971. Fish from the freshwater Lower Cretaceous of Victoria, Australia, with comments on the palaeo-environment. Spec. Pap. Palaeont., Nr 9, Palaeont. Assoc., London, 124 pp., 37 fig., 18 pl.
- WEITZMAN, S. H., 1967. The origin of the Stomioid fishes with comments on the classification of Salmoniform fishes. Copeia, 1967, N° 3, pp. 507-540, 18 fig.
- WENZ, S., 1967. Compléments à l'étude des Poissons Actinoptérygiens du Jurassique français. Cah. Paléont., Ed. C.N.R.S., 276 pp., 110 fig., 48 pl.