

OSTÉOLOGIE ET AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES
DE *LEPTOLEPIDES SPRATTIFORMIS*
(PISCES, TELEOSTEI)
DU JURASSIQUE SUPÉRIEUR DE L'EUROPE

par

LOUIS TAVERNE (*)
Professeur à l'Université du Burundi

RÉSUMÉ

L'auteur étudie l'ostéologie de *Leptolepides sprattiformis* et ses rapports avec les autres Leptolépides du Jurassique supérieur. Les affinités de *Leptolepides sprattiformis* avec certaines lignées de Téléostéens modernes sont également envisagées.

Osteology and systematic affinities
of *Leptolepides sprattiformis*
from Upper Jurassic of Europe

SUMMARY

The author studies the osteology of *Leptolepides sprattiformis* and its relationships with the other Leptolepids from the Upper Jurassic. The affinities of *Leptolepides sprattiformis* and certain modern lineages of Teleosts are also considered.

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES DU TEXTE

ANG :	angulaire (angulo-splénial)
ANT :	antorbitaire
BO :	basioccipital
BRSTG :	rayons branchiostèges
BSPH :	basisphénoïde
CHY :	cératohyal antérieur
CLT :	cleithrum
COR :	hypocoracoïde (coracoïde <i>sensu stricto</i>)
DETH :	dermethmoïde (rostral)
DN :	dentaire (dento-splénial)
ECPT :	ectoptérygoïde
EHY :	cératohyal postérieur (épihyal)
ENPT :	entoptérygoïde (endoptérygoïde, mésoptérygoïde)
EP 1, 2, 3 :	épuraux
EPI :	épiotique
EXO :	exoccipital
FR :	frontal

(*) Université du Burundi, Faculté des Sciences, Département de Biologie, B. P. 2700, Bujumbura, Burundi.

GU :	plaque gulaire
HCLT :	hypercleithrum (supracleithrum)
HEM :	arc hémal
HEMEP :	hémépine (hémacanthé)
HETH :	hypoethmoïde (hypoethmoïde ventral)
HHY :	hypohyal
HY 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 :	hypuraux
HYOM :	hyomandibulaire
IC :	intercalaire (opisthotique)
IOP :	interoperculaire
IORB 1, 2, 3, 4 :	infraorbitaires (circumorbitaires)
LEP :	lépidotriches
LETH :	ethmoïde latéral
MPT :	métaptérygoïde
MX :	maxillaire
NA :	nasal
NEUR :	arc neural
NEUREP :	neurépine (neuracanthé)
NIUI :	premier arc neural de la vertèbre urale I
NPUI :	arc neural de la vertèbre préurale I
OP :	operculaire
OSPH :	orbitosphénoïde
PA :	pariétal
PAL :	palatin (autopalatin)
PCLT :	posteleithrum
PHY :	parhypural
PMX :	prémaxillaire
POP :	préoperculaire
P. PC. D. :	plaque précaudale dorsale
P. PC. V. :	plaque précaudale ventrale
PRO :	prootique
PS :	parasphénoïde
PSPH :	ptérosphénoïde (pleurosphénoïde, alisphénoïde)
PT :	posttemporal
PTO :	ptérotique
PU I, II, III, IV :	vertèbres préurales I, II, III, IV
QU :	carré (quadratique, quadratum)
RART :	rétroarticulaire
RH :	rhinal
SCA :	hypercoracoïde (scapula)
SCL :	anneau osseux sclérotique
SETH :	supraethmoïde (hypoethmoïde dorsal, mésethmoïde)
SMX :	supramaxillaire
SOC :	supraoccipital
SOP :	sous-operculaire
SPH :	sphénotique (autosphénotique)
ST :	supratemporal
SY :	symplectique
U I, II, :	vertèbres urales I, II
UD :	urodermal
UHY :	parahyoïde (urohyal)
UR 1, 2, 3, 4, 5 :	uroneuraux
VO :	vomer
c. circ. :	canal sensoriel céphalique circumorbitaire
c. ext. :	commisure sensorielle céphalique extrascapulaire
c. l. l. :	canal sensoriel de la ligne latérale
c. m. :	canal sensoriel céphalique mandibulaire
c. p. :	commisure sensorielle céphalique pariétale
c. pop. :	canal sensoriel céphalique préoperculaire
c. porb. :	canal sensoriel céphalique postorbitaire
c. sorb. :	canal sensoriel céphalique supraorbitaire
d. a. mx. :	dépression articulaire pour la tête du maxillaire dans le supraethmoïde

f. IV :	foramen du nerf pathétique ou trochléaire (IV)
f. mx. :	facette articulaire du processus latéral du supraethmoïde pour le maxillaire
f. pal. :	facette articulaire du processus latéral du supraethmoïde pour le palatin
f. st. :	fosse subtemporale
f. t. :	fosse temporale
f. t. h. VII :	foramen du <i>truncus hyoïdeomandibularis</i> du nerf facial (VII)
p. b. :	processus basiptérygoïde du parasphénoïde
p. l. meth. :	processus latéral du supraethmoïde

REMERCIEMENTS

Je tiens à dire ma reconnaissance à Mr P. SARTENAER, chef du Département de Paléontologie à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles), ainsi qu'au Dr. P. BULTYNCK, du même Institut, pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont réservé dans leurs laboratoires et pour m'avoir permis de travailler sur les collections dont ils assurent la garde.

I. — INTRODUCTION

Plus de quinze espèces de *Leptolepidae* ont été décrites du Kimméridgien et du Portlandien (Jurassique supérieur) de l'Europe dans le courant du dix-neuvième siècle. A. S. WOODWARD (1895, pp. 509-513) les réduit, par la mise en synonymie, aux seules trois espèces *Leptolepis dubia* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818), *Leptolepis sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818) et *Leptolepis voithi* (VON MÜNSTER, G., 1839). P. DE SAINT-SEINE (1949) considère *Leptolepis sprattiformis* comme la forme juvénile de *Leptolepis dubia* et met les deux espèces en synonymie sous le premier nom. O. NYBELIN (1974) prouve que les deux espèces sont notablement différentes et leur confère même un statut générique particulier au sein de la famille des *Leptolepidae*. Il réhabilite le genre *Tharsis* GIEBEL, C. G., 1848 pour *Leptolepis dubia* et crée le genre *Leptolepides* NYBELIN, O., 1974 pour *Leptolepis sprattiformis*.

Les descriptions de *Leptolepis sprattiformis* par H. D. DE BLAINVILLE (1818) et par A. S. WOODWARD (1895) sont très courtes et fort peu précises et celle de P. DE SAINT-SEINE (1949) se rapporte, en fait, à *Tharsis dubius*. O. NYBELIN (1974) est le premier à donner une description plus précise, encore que peu détaillée de ce poisson. C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977) s'y intéressent également et figurent le squelette céphalique et le complexe urophore.

Mes propres recherches sur les *Leptolepidae* et les *Clupavidae* (L. TAVERNE, 1973a, 1973b, 1975a, 1975b, 1975c, 1975d, 1975e, 1977, sous presse) m'ont amené à étudier les spécimens des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique rapportés à l'espèce *Leptolepides sprattiformis* et déterminés pour la plupart par le Dr E. I. WHITE, chef honoraire du Département de Géologie et de Paléontologie du British Museum (Natural History) de Londres. Un grand nombre de ces spécimens se sont révélés être des jeunes *Tharsis dubius* et seuls une trentaine d'exemplaires appartiennent bien à l'espèce *Leptolepides sprattiformis*. J'ai basé mon étude sur vingt-huit spécimens (I. R. Sc. N. B., N° P. 2358 à P. 2375) provenant du Kimméridgien de Solenhofen, de Kelheim et de Pappenheim en République fédérale Allemande. Parmi ces spécimens, il en est cinq (I. R. Sc. N. B., N° P. 2358, P. 2359, P. 2360, P. 2366 et P. 2373) qui sont presque parfaitement conservés. L'excellente qualité du matériel étudié a permis de compléter et d'appro-

fondir notablement les recherches d'O. NYBELIN (1974) et de C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977).

II. — OSTÉOLOGIE DE *Leptolepides sprattiformis*

Rappelons que *Leptolepides sprattiformis* est un petit poisson allongé dont les plus grands spécimens n'excèdent pas 70 à 80 mm de longueur totale et qui est connu du Kimméridgien de Bavière (République Fédérale Allemande) et de l'Ain (France).

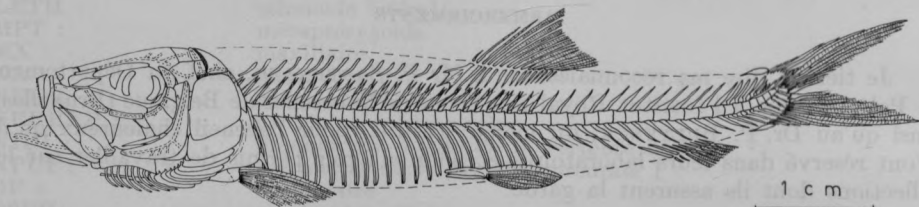


Fig. 1. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818).
Reconstitution d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358, P. 2359, P. 2360, P. 2366 et P. 2373. L'échelle s'applique au spécimen N° P. 2358.

1. Le crâne.

La longueur du crâne représente de 30 à 33 % de la longueur standard. La hauteur occipitale du crâne vaut de 55 à 60 % de sa longueur.

Les frontaux sont grands, allongés, étroits à l'avant et élargis à l'arrière. Le canal sensoriel céphalique supraorbitaire traverse tout le frontal, suit le bord externe de l'os et y reste étroit et fermé sur tout son trajet. Dans la région postérieure du frontal, trois diverticules se détachent du canal principal. Le troisième diverticule qui est aussi le plus long se prolonge sur le pariétal. Il n'y a pas vraiment connexion entre le canal supraorbitaire du frontal et le canal postorbitaire du ptérotique, mais l'extrémité du canal supraorbitaire aboutit juste à côté de l'ouverture antérieure du canal postorbitaire, annonçant donc la fusion des deux canaux qui est de règle chez la grande majorité des Téléostéens mais qui est moins fréquente chez les Lep-tolépides.

Les pariétaux sont grands et en contact médian, déterminant ainsi un crâne de type médiopariétal. Ils recouvrent la plus grande partie du supraoccipital et portent l'extrémité postérieure de la commissure sensorielle pariétale qui se prolonge par une petite « pit-line ». Chez certains spécimens, on note aussi une autre légère « pit-line » postérieure verticale.

Les nasaux sont petits, réduits au composant neurodermique, prolongent antérieurement le canal sensoriel supraorbitaire et encadrent l'extrémité antérieure effilée des frontaux.

Le complexe méséthmoïdien se compose de deux ossifications d'origine enchondrale, le supraéthmoïde (hypoéthmoïde dorsal) et l'hypoéthmoïde (hypoéthmoïde ventral). Les spécimens I. R. Sc. N. B. N° P. 2366 et 2373 montrent une ossification dermique petite et fine, le dermethmoïde (rostral), surplombant l'extrémité antérieure du supraéthmoïde. Sur d'autres exemplaires, le rostral ne paraît pas distinct du supraéthmoïde auquel il est apparemment soudé. Il ne paraît pas y avoir de commissure sensorielle éthmoïdienne. Le supraéthmoïde est massif à l'avant, plus

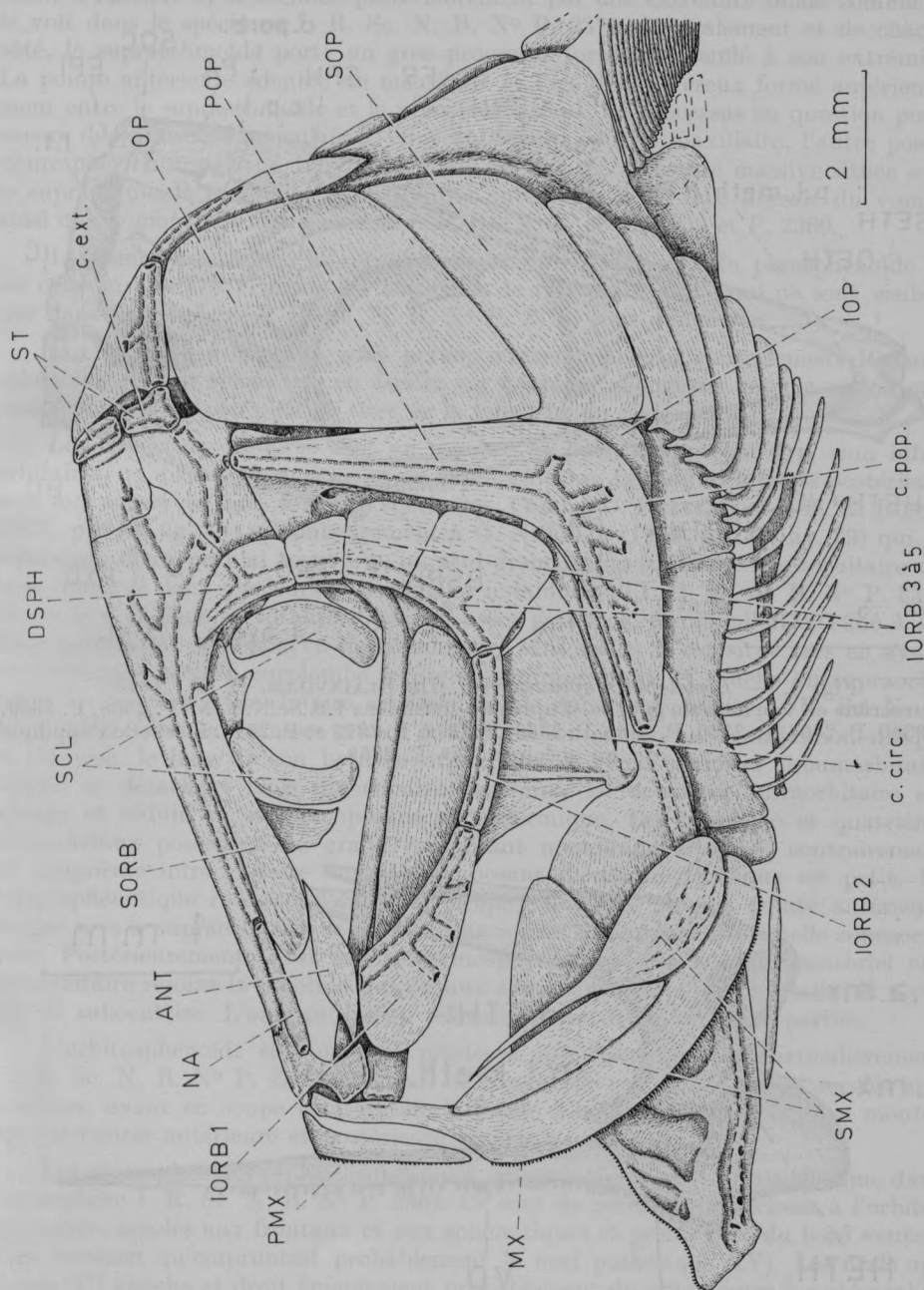


Fig. 2. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818).
Crâne et ceinture scapulaire en vue latérale gauche, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B.
N° P. 2358, P. 2359, P. 2360, P. 2364, P. 2365, P. 2366, P. 2369, P. 2372, P. 2373 et
P. 2375. L'échelle s'applique au spécimen N° P. 2358. Les os repris dans la même position
sur les figures suivantes ne sont pas indiqués dans la légende.

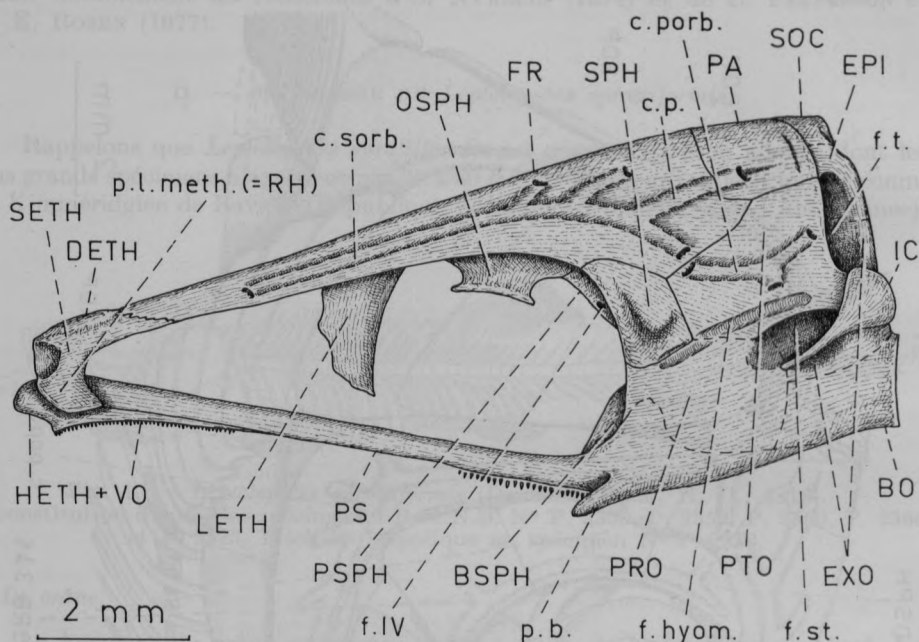


Fig. 3. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818). Neurocrâne en vue latérale gauche, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358, P. 2359, P. 2360, P. 2364, P. 2365, P. 2366, P. 2369, P. 2372, P. 2373 et P. 2375. L'échelle s'applique au spécimen N° P. 2358.

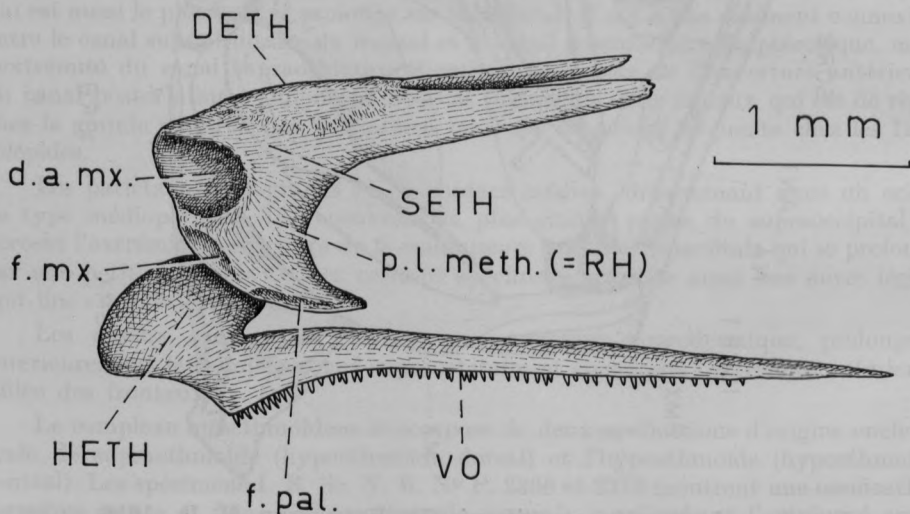


Fig. 4. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818). Région méséthmoïdienne en vue latérale gauche, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358, P. 2359, P. 2366, P. 2372, P. 2373 et P. 2374. L'échelle s'applique au spécimen N° P. 2358.

étroit à l'arrière et se termine postérieurement par une extrémité bifide comme on le voit dans le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2374. Latéralement et de chaque côté, le supraethmoïde porte un gros processus fortement renflé à son extrémité. La pointe antérieure édentée du maxillaire se loge dans le creux formé antérieurement entre le supraethmoïde et le processus latéral. Le processus en question porte encore deux facettes articulaires, l'une antérieure pour le maxillaire, l'autre postérieure pour l'autopalatin. L'hypoethmoïde est une pièce osseuse massive située sous le supraethmoïde et soudée à l'extrémité antérieure de la face dorsale du vomer, ainsi que le montrent les spécimens I. R. Sc. N. B. N° P. 2359 et P. 2369.

Le vomer est allongé et recouvre l'extrémité antérieure du parasphénoïde. Il est orné sur sa face ventrale de denticules de très petite taille qui ne sont visibles que dans l'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2372, sous immersion.

Les ethmoïdes latéraux sont petits, n'atteignent pas ventralement le parasphénoïde et sont situés très en arrière sur le crâne, allongeant ainsi la région ethmoïdienne sur un peu plus du tiers de la longueur du neurocrâne.

Les os circumorbitaires sont au nombre de huit, un antorbitaire, cinq infraorbitaires, un dermosphénotique et un supraorbitaire. Les infraorbitaires postérieurs sont mal conservés dans tous nos spécimens. Comme C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977, p. 148, fig. 49) et contrairement à O. NYBELIN (1974, p. 147, fig. 29) qui en représente deux, je n'ai trouvé qu'un seul grand supraorbitaire. L'antorbitaire est bien conservé dans plusieurs spécimens et notamment l'I. R. Sc. N. B. N° P. 2359 où on le voit dans sa totalité. C'est un assez grand os, étroit, allongé, effilé à ses deux extrémités et dépourvu de commissure sensorielle. Il est situé très en avant de l'ethmoïde latéral, surplombe le premier infraorbitaire et touche au supraorbitaire. Le premier infraorbitaire est bien visible dans l'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2372. C'est un os assez grand, pourvu de son composant membranodermique et traversé, le long de son bord supérieur, par le canal sensoriel circumorbitaire duquel se détachent trois diverticules ventraux. Le deuxième infraorbitaire est allongé et réduit au seul composant neurodermique. Les troisième et quatrième infraorbitaires possèdent un grand composant membranodermique, contrairement au cinquième infraorbitaire dont le composant membranodermique est petit. Le dermosphénotique recouvre l'autosphénotique. Il s'étire en une pointe antérieure dirigée vers le supraorbitaire et portant une courte commissure sensorielle supraoculaire. Postérieurement, c'est sur le dermosphénotique que le canal sensoriel circumorbitaire rejoint la jonction des canaux supraorbitaire et postorbitaire. Il n'y a pas de suboculaire. L'anneau osseux sclérotique est divisé en deux parties.

L'orbitosphénoïde se voit chez plusieurs spécimens et tout particulièrement l'I. R. Sc. N. B. N° P. 2359. C'est un os impair, de très petite taille, accolés aux frontaux, ayant en coupe transversale la forme d'un « V » et dont la base montre des extrémités antérieure et postérieure pointues.

Les ptérosphénoïdes (pleurosphénoïdes, alisphénoïdes) ne sont visibles que dans l'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2364. Ce sont de petits os postérieurs à l'orbitosphénoïde, accolés aux frontaux et aux sphénotiques et percés près du bord ventral d'un foramen qu'empruntait probablement le nerf pathétique (IV). Les nerfs optiques (II) gauche et droit émergeaient probablement du crâne entre les ptérosphénoïdes et l'orbitosphénoïde.

Du basisphénoïde, seul le bélophragme est visible dans quelques spécimens. C'est un bélophragme assez haut de telle sorte qu'il y a lieu de penser que le myodome était, lui aussi, assez haut.

Vu la réduction de l'orbitosphénoïde et des ptérosphénoïdes, la fenêtre optique qui sépare ces os du parasphénoïde est énorme.

Les sphénotiques sont volumineux et portent un processus postorbitaire gros et court.

Les ptérotiques sont grands et en contact avec les frontaux, les sphénotiques et les pariétaux. Le canal postorbitaire traverse le ptérotique et s'ouvre à l'avant à la limite du frontal et à l'arrière à la limite du posttemporal. Un très court diverticule ventral se détache du canal principal et assure la connexion avec le canal sensoriel préoperculaire.

La fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire se creuse sur le ptérotique, le sphénotique et le prootique.

La fosse temporale n'est visible sur aucun spécimen, suite à sa position sur la face arrière du crâne.

Le complexe de la chambre trigémino-faciale et de la *pars jugularis* n'est accessible sur aucun spécimen.

Les prootiques ne sont visibles dans aucun exemplaire; toutefois, le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2366 montre que la région du prootique se creuse d'une vaste fosse subtemporale située juste sous le ptérotique et à la limite probable de l'exoccipital.

Les intercalaires (opisthotiques) sont présents comme on le voit sur l'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2366. L'os se renfle postérieurement et s'étire antérieurement en un étroit pont osseux qui surplombe la fosse subtemporale et s'attache probablement au prootique.

Le supraoccipital est un petit os dépourvu de crête médiane et n'apparaissant pas sur la face dorsale du neurocrâne où les pariétaux le recouvrent presque totalement.

Les supratemporaux sont presque réduits à leur composant neurodermique, comme on peut le voir chez l'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2372, l'un des rares où ils sont conservés. Sous immersion, le supratemporal apparaît composé de deux pièces, l'une basale, l'autre médio-dorsale. Les deux parties de l'os sont traversées par la commissure sensorielle extrascapulaire. La partie basale de l'os sert de support au canal qui fait la jonction entre les canaux sensoriels postorbitaire et de la ligne latérale. C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977, p. 148, fig. 49) représente le supratemporal en une pièce. Il est donc fort possible que chez certains exemplaires, les deux parties de l'os fusionnent en une seule.

Le relief intracrânien en relation avec les organes de l'oreille interne n'est accessible sur aucun spécimen.

Le parasphénoïde est étroit et allongé, soutenant tout le plancher neurocrânien. A hauteur du béliophragme, il s'orne d'une paire de processus basiptérygoïdes. Dans les spécimens I. R. Sc. N. B. N° P. 2360 et P. 2371, sous immersion, on voit quelques denticules de très petite taille sous la région moyenne du parasphénoïde en avant des processus basiptérygoïdes. Ces denticules ne paraissent pas plantés dans le corps de l'os mais simplement situés contre ce dernier; il est vraisemblable que, sur le vivant, ces denticules s'implantaient dans la muqueuse buccale qui recouvrait le parasphénoïde.

Les exoccipitaux ne sont visible sur aucun spécimen.

Du basioccipital, seul se voit le contour ventral situé au même niveau que la base de la première vertèbre. Cela montre que *Leptolepides sprattiformis* ne possède

pas le canal aortique sous-basioccipital que D. H. RAYNER (1937, p. 58, fig. 8, p. 59, fig. 9) et C. PATTERSON (1975, p. 299, fig. 51, p. 301, fig. 52) ont décrit chez des *Leptolepidae* du Sinémurien et du Toarcien.

Les épitiques ne se distinguent sur aucun spécimen.

Les prémaxillaires sont longs et bas et portent de courts processus ascendants au niveau de la symphyse. Les traces d'alvéoles dentaires qu'on trouve sur les prémaxillaires de certains exemplaires indiquent que le bord oral de cet os est garni sur toute sa longueur de petites dents.

Les maxillaires sont énormes et atteignent postérieurement le niveau du carré. Au niveau du prémaxillaire, l'os s'amincit en un long processus antérieur édenté qui surplombe le prémaxillaire et dont la tête touche au supraethmoïde. Ce processus touche également le processus latéral du supraethmoïde et porte une petite fossette articulaire pour l'extrémité antérieure de l'autopalatin. Le processus en question est nettement plus long sur mes spécimens que ne l'indiquent C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977, p. 148, fig. 49), ce qui correspond mieux à la représentation donnée par O. NYBELIN (1974, p. 147, fig. 29). En arrière du prémaxillaire, le maxillaire borde la mâchoire et porte sur toute sa longueur de très petites dents rangées de façon régulière.

Il y a deux grands supramaxillaires qui surplombent le maxillaire. Le premier est allongé et étroit, tandis que le second est plus élevé et plus court et s'orne d'une très longue et très fine pointe antérieure. La face externe du second supramaxillaire est ornée de quelques rides.

La mandibule se compose dans chacune de ses moitiés d'un dentaire, d'un angulaire et d'un rétroarticulaire. Aucun de mes spécimens ne montre la face interne de la mandibule. On sait cependant que l'articulaire était soudé à l'angulaire (cf. C. PATTERSON et D. E. ROSEN, 1977, p. 134, fig. 32 G) comme chez la plupart des *Leptolepidae* où se caractérise est connu (cf. D. H. RAYNER, 1937, p. 53, fig. 4 A; S. WENZ, 1967, p. 215, fig. 100, pl. XLVII, fig. H; etc.). Le coronomeckélien n'est pas visible mais était probablement présent.

Le dentaire est de taille moyenne, ni long, ni court. Mince à son extrémité antérieure, il s'élève régulièrement jusqu'au processus coronoïde où il devient haut. Le processus coronoïde se situe à peu près à mi-longueur de l'os. Immédiatement en avant de ce processus, l'os se creuse d'une minuscule encoche comme c'est d'ailleurs le cas chez la plupart des *Leptolepidae* et comme on le voit dans O. NYBELIN (1974, p. 87, fig. 16, p. 115, fig. 22, p. 129, fig. 24, pl. V, fig. 9) et L. TAVERNE (1975c, fig. 6), encoche toutefois beaucoup plus réduite que chez la plupart des autres *Leptolepidae*. En avant du processus coronoïde, le dentaire se creuse, sur sa face externe, d'une double dépression servant à des insertions ligamentaires. Antérieurement, la dépression est limitée par le bord oral de l'os et, postérieurement, par la travée osseuse verticale qui soutient le processus coronoïde. Une travée osseuse oblique partage la dépression en une partie avant peu étendue et une partie arrière plus vaste. Postérieurement le dentaire se termine par deux avancées osseuses, l'une, dorsale, large et l'autre, ventrale, effilée, entre lesquelles s'insinue l'angulaire. Tout le bord oral du dentaire, depuis l'extrémité antérieure jusqu'au processus coronoïde, est garni de petites dents comme on le voit dans les exemplaires I. R. Sc. N. B. N° P. 2359 et P. 2373 qui montrent, le premier, des dents dans la région située immédiatement en avant du processus coronoïde et, le second, des alvéoles dentaires situées à l'extrémité antérieure du dentaire. Le canal sensoriel mandibulaire suit le bord ventral du dentaire et y reste étroit et fermé sur presque tout son trajet. On

y distingue juste quatre petites ouvertures situées à l'extrémité antérieure du canal. La partie avant du canal sensoriel se loge dans une gouttière creusée à la base du dentaire.

L'angulaire est bien développé, haut à l'avant, étroit à l'arrière et se prolonge légèrement en arrière du condyle du carré. Le canal sensoriel mandibulaire traverse l'angulaire le long de son bord ventral et s'ouvre à la face externe de l'os tout à l'extrémité de ce dernier.

Un petit rétroarticulaire est visible dans plusieurs spécimens sous l'angulaire.

Les autopalatins sont petits mais massifs. Dorsalement, l'autopalatin s'articule au processus latéral supraethmoïde et, antérieurement, au maxillaire. Il n'y a pas trace de dermopalatin ni de denticules, soit que cet os se soude à l'autopalatin, soit que l'état de conservation des exemplaires n'ait pas permis de le distinguer.

Les ectoptérygoïdes sont longs, étroits, édentés et se recourbent postérieurement en une forte pointe ventrale qui s'applique contre le bord antérieur du carré.

Les entoptérygoïdes ou endoptérygoïdes ou mésoptérygoïdes sont longs, édentés et un peu plus larges que les ectoptérygoïdes. L'extrémité postérieure de l'entoptérygoïde surplombe le carré au lieu de rester antérieure à cet os comme c'est le cas le plus usuel dans les Téléostéens.

Les métaptérygoïdes sont bien développés et leur bord dorsal se découpe d'une encoche. La position de l'entoptérygoïde amène le recul de celle du métaptérygoïde.

Les carrés sont grands, de forme triangulaire et terminés ventralement par un gros condyle articulaire pour la mandibule. Le processus quadrato-jugal et long, fin et parallèle au corps de l'os contre lequel il coince le symplectique.

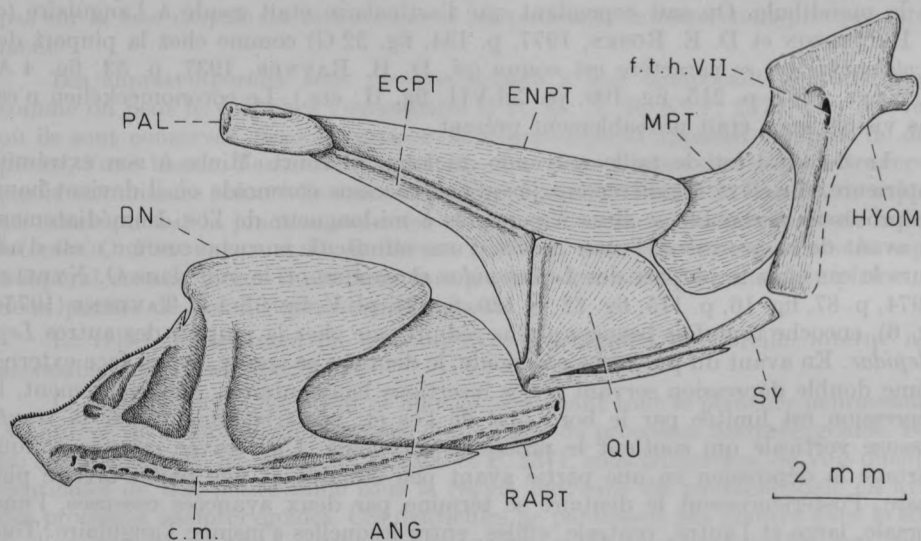


Fig. 5. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818). Splanchnocrâne en vue latérale gauche, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358, P. 2359, P. 2360, P. 2364, P. 2366, P. 2369, P. 2372, P. 2373, P. 2374 et P. 2375. L'échelle s'applique au spécimen N° P. 2358.

La série operculaire comprend, de chaque côté du crâne, un operculaire, un

sous-operculaire, un préoperculaire, un interoperculaire et les rayons branchiostèges ainsi que, médianement, une plaque gulaire.

L'operculaire est grand, arrondi dorsalement, pointu à son extrémité antéro-ventrale et sa limite avec le sous-operculaire est très oblique et remonte vers l'arrière.

Le sous-operculaire est plus allongé mais aussi beaucoup plus bas que l'operculaire. Il est plus large postérieurement qu'antérieurement. Son coin antéro-dorsal s'orne d'une petite apophyse montante pointue qui s'insère entre le préoperculaire et l'operculaire.

Le préoperculaire est bien développé et sa branche horizontale ventrale est à peine moins longue que sa branche verticale dorsale. Le canal sensoriel préoperculaire traverse le préoperculaire dans son intégralité et reste étroit et fermé sur tout son trajet. Quatre ou cinq diverticules se détachent du canal principal, l'un à la base de la branche verticale du préoperculaire et les trois ou quatre autres au niveau de la branche horizontale de l'os. Cette réduction du nombre des diverticules sensoriels du canal préoperculaire se réalise chez plusieurs Leptolépides de la fin du Jurassique. Nous aurons l'occasion d'y revenir.

L'interoperculaire est petit et partiellement caché par le préoperculaire.

Il y a quinze rayons branchiostèges dont huit attachés au cératohyal antérieur ainsi que le montre le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2373 et sept au cératohyal postérieur comme on le voit dans le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2375. Au niveau du cératohyal antérieur, les rayons branchiostèges sont grêles, tandis que, au niveau du cératohyal postérieur, ils s'élargissent considérablement, surtout les derniers.

Le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2369 montre, immédiatement en avant des os hyoïdiens, une petite plaque gulaire dont la longueur n'excède pas celle du tiers de la mandibule.

2. Le squelette hyoïdeo-branchial.

L'hyomandibulaire n'est bien conservé dans aucun exemplaire. Sa partie dorsale est large. Le *processus opercularis* est court. Il ne semble pas — encore que cela ne soit pas certain — que la branche descendante de l'hyomandibulaire soit ornée d'un *processus praeopercularis* tel que D. H. RAYNER (1937, p. 54, fig. 5), P. DE SAINT-SEINE (1949, p. 231, fig. 101), S. WENZ (1967, p. 218, fig. 103, p. 219, fig. 104) et O. NYBELIN (1974, p. 19, fig. 3, p. 87, fig. 16 C, D, p. 129, fig. 24) l'illustrent dans de nombreux *Leptolepidae*. Le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2372 montre, dans la partie dorsale élargie de l'os, le foramen par lequel passe le *truncus hyoïdeomandibularis* du nerf facial (VII).

Le symplectique est une longue et étroite baguette osseuse coincée entre le bord ventral du carré et le processus quadrato-jugal.

Le cératohyal antérieur est allongé, large aux extrémités, très étroit en son centre et surplombé par une fine arche osseuse rattachée à chaque bout de l'os.

Le cératohyal postérieur ou épihyal est plus court, à peine long de la moitié de la longueur du cératohyal antérieur. Il est large à son extrémité antérieure et arrondi à son extrémité postérieure.

L'hypohyal est haut et massif. Il est formé d'une seule pièce et représente la fusion des habituels hypohyaux dorsal et ventral.

Sur aucun exemplaire, on ne voit trace d'un interhyal.

Le parahyoïde ou urohyal est une longue et fine baguette osseuse qui s'élargit postérieurement en une fine membrane d'os.

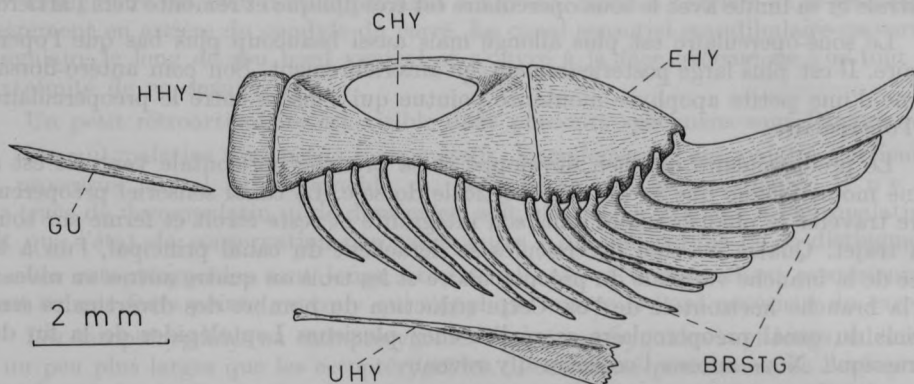


Fig. 6. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818). Partie ventrale de l'arc hyoïdien gauche en vue latérale gauche, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358, P. 2359, P. 2369, P. 2373 et P. 2375. L'échelle s'applique au spécimen I.R.Sc.N.B. N° P. 2358.

De la région du basihyal et du dermentoglosse rien n'est conservé. C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977) signale un dermentoglosse portant des denticules à sa périphérie.

Les seules traces observables du squelette branchial sont, dans certains exemplaires, de longues et fines branchiospines, dépourvues de denticules et fort serrées les unes contre les autres.

3. Les ceintures.

La ceinture scapulaire comprend, dans chacune de ses moitiés, un posttemporal, un hypercleithrum, un cleithrum, plusieurs postcleithra, un hypercoracoïde, un hypocoracoïde et probablement un mésocoracoïde.

Le posttemporal est un os de grande taille, plus ou moins triangulaire, pointu dorsalement et élargi ventralement. Le canal sensoriel postorbitaire venant du supratemporal suit le bord inférieur du posttemporal et, à mi-longueur de l'os, émet un petit diverticule dorsal que l'on voit nettement dans l'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2366.

L'hypercleithrum est étroit, allongé, arrondi dorsalement et pointu ventralement. Le canal sensoriel postorbitaire se prolonge le long du bord postérieur de la moitié dorsale de l'hypercleithrum, avant de passer dans les écailles de la ligne latérale.

Le cleithrum est très grand et montre les habituelles branches dorsale et ventrale. Il montre une forte aile antérieure interne qui passe sous l'extrémité postérieure du sous-operculaire et que l'on distingue très bien dans les spécimens I. R. Sc. N. B. N° P. 2358 et P. 2374. La base de la branche dorsale de l'os est très élargie.

On distingue les restes de plusieurs postcleithra, toutefois leur nombre précis

n'est pas déterminable. L'exemplaire I. R. Sc. N. B. N° P. 2366 montre que le plus ventral des posteleithra est allongé, étroit, pointu et forme une épine qui soutient la nageoire pectorale comme celle que L. TAVERNE (1974, p. 49, fig. 23) a décrit dans *Elops* LINNÉ, C., 1766.

Le massif des os coracoides est visible sur plusieurs spécimens mais la limite entre l'hypercoracoïde ou scapula et l'hypocoracoïde n'apparaît jamais clairement. La présence d'un mésocoracoïde est hautement probable mais pas absolument certaine puisqu'aucun spécimen ne montre la ceinture scapulaire en vue interne.

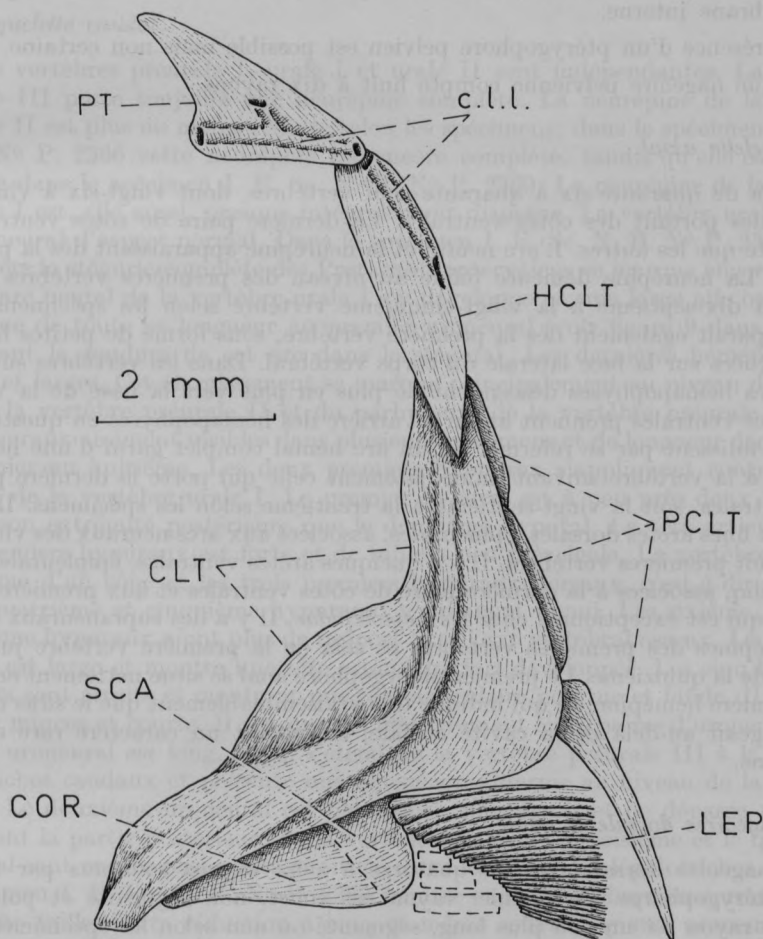


Fig. 7. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818). Ceinture scapulaire en vue latérale gauche, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358, P. 2359, P. 2364, P. 2365, P. 2366, P. 2374. L'échelle s'applique au spécimen N° P. 2358.

La nageoire pectorale est allongée, débute par une épine initiale impaire et montre un premier rayon pectoral un peu plus fort que les suivants et non branchu. La base de la nageoire pectorale est parfaitement conservée dans le spécimen I. R.

Sc. N. B. N° P. 2358; on y compte vingt-deux rayons. Dans les autres spécimens où la conservation est moins bonne, il ne paraît pas y avoir plus de dix-sept ou dix-huit rayons pectoraux.

La ceinture pelvienne occupe une position nettement abdominale. L'origine des nageoires pelviennes ou ventrales se situe à un niveau qui va de la vingtième à la vingt-cinquième vertèbre, niveau qui est soit le même, soit et plus fréquemment un peu postérieur à celui de l'origine de la nageoire dorsale.

Les os pelviens sont allongés, pointus à leur extrémité antérieure et renflés à l'arrière. Chaque os se compose d'une épaisse tige externe à laquelle est accolée une fine membrane interne.

La présence d'un ptérygophore pelvien est possible mais non certaine.

Chaque nageoire pelvienne compte huit à dix rayons.

4. *Le squelette axial.*

Il y a de quarante-six à quarante-neuf vertèbres, dont vingt-six à vingt-neuf abdominales portant des côtes ventrales. La dernière paire de côtes ventrales est plus courte que les autres. L'arc neural et la neurépine apparaissent dès la première vertèbre. La neurépine demeure bifide au niveau des premières vertèbres et cela jusqu'à la dix-septième à la vingt-cinquième vertèbre selon les spécimens. L'arc hémal apparaît également dès la première vertèbre, sous forme de petites hémaphyses situées sur la face latérale du corps vertébral. Dans les vertèbres suivantes, ces courtes hémaphyses descendent de plus en plus vers la base de la vertèbre et les côtes ventrales prennent appui à l'arrière des hémaphyses en question. Ces dernières finissent par se refermer en un arc hémal complet garni d'une hémépine complète à la vertèbre suivant immédiatement celle qui porte la dernière paire de côtes ventrales, soit la vingt-septième à la trentième selon les spécimens. Il y a de longues et fines arêtes dorsales, épineurales, associées aux arcs neuraux des vingt-sept à vingt-huit premières vertèbres. Il y a quelques arêtes ventrales, épipleurales, guère plus de cinq, associées à la dernière paire de côtes ventrales et aux premières hémépinés, ce qui est exceptionnel chez les *Leptolepidae*. Il y a des supraneuraux associés aux neurépinés des premières vertèbres et cela de la première vertèbre jusqu'aux environs de la quinzième. Le premier ptérygophore anal se situe nettement en arrière de la première hémépine, ce qui indique très vraisemblablement que le *situs viscerum* se prolongeait au-delà de la cavité costale, ce qui est un caractère rare dans les Téléostéens.

5. *Les nageoires dorsale et anale.*

La nageoire dorsale possède quatorze à seize rayons soutenus par treize à quinze ptérygophores. Le premier rayon est court, non segmenté et pointu. Le deuxième rayon est un peu plus long, segmenté ou non selon les spécimens et non branchu. Le troisième rayon est encore un peu plus long, segmenté mais non branchu. Le quatrième rayon est le plus long de tous et est segmenté et branchu. Les rayons suivants sont de taille décroissante. L'origine de la nageoire dorsale se situe au niveau de la vingtième à la vingt-deuxième vertèbre, soit au même niveau, soit un peu en avant du niveau de l'origine des nageoires pelviennes. Le premier ptérygophore dorsal est composé de trois branches, supporte les deux premiers rayons dorsaux et se situe dans le prolongement de la neurépine de la dix-huitième ou de la dix-neuvième vertèbre.

La nageoire anale compte huit à neuf rayons soutenus par autant de ptérygophores et reste fort courte. Les deux premiers rayons sont petits, non segmentés et pointus. Le troisième rayon est plus long, segmenté mais non branchu. A partir du quatrième, les rayons sont segmentés et branchus. La nageoire anale occupe une position très postérieure puisque son origine se situe au niveau de la trente-cinquième à la trente-septième vertèbre. Le premier ptérygophore anal reste court et se situe dans le prolongement de l'hémépine de la trente-deuxième ou de la trente-troisième vertèbre et non pas immédiatement après la cavité costale comme c'est le cas chez beaucoup de Téléostéens.

6. *Le squelette caudal.*

Les vertèbres préurale I, urale I et urale II sont indépendantes. La vertèbre préurale III porte toujours une neurépine complète. La neurépine de la vertèbre préurale II est plus ou moins réduite selon les spécimens; dans le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2366 cette neurépine est encore complète, tandis qu'elle est presque disparue dans le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2369. La neurépine de la vertèbre préurale I est, elle aussi, presque intégralement disparue. La vertèbre urale I porte un arc neural d'aspect normal. Dans le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2373, l'évolution vers la stégurie complète des Protacanthoptérygiens se marque encore d'avantage. L'arc neural de la vertèbre urale I s'y développe en une large aile osseuse qui s'applique de toute sa longueur au premier uroneural (voir figure 9 dans le texte) préfigurant la soudure de cet arc dans le stégural. Les dernières hémépines sont longues et larges. Cet élargissement se marque principalement au niveau de l'hémépine de la vertèbre préurale II et du parhypural de la vertèbre préurale I. Il y a huit hypuraux aisément visibles dans plusieurs spécimens et de longueur décroissante du premier au huitième. Les deux premiers hypuraux s'appliquent contre la face ventrale de la vertèbre urale I. Le premier hypural est à peu près deux fois aussi large à son extrémité postérieure que le deuxième hypural. La tête articulaire des deux premiers hypuraux est forte et de taille à peu près égale. La vertèbre urale II a la forme d'un cône et les trois premiers hypuraux dorsaux, c'est-à-dire les troisième, quatrième et cinquième hypuraux, y prennent appui. Les sixième, septième et huitième hypuraux n'ont plus de rapport avec l'axe vertébral osseux. Le troisième hypural est large et montre une tête articulaire fort développée. Les cinq hypuraux ultérieurs sont étroits et montrent une tête articulaire pointue et bifide. Il y a trois épuraux minces et courts. Il y a quatre, très rarement cinq, paires d'uroneuraux. Le premier uroneural est long, large, s'étend de la vertèbre préurale III à la base des lépidotriches caudaux et présente une expansion aliforme au niveau de la vertèbre urale I. Le deuxième uroneural est plus court, plus étroit et ne dépasse pas antérieurement la partie postérieure de la vertèbre urale I. Le troisième et le quatrième uroneural sont encore plus petits et situés entre les bases des lépidotriches caudaux. Le spécimen I. R. Sc. N. B. N° P. 2373 montre encore un cinquième uroneural de très petite taille. Cette réduction à cinq et même souvent quatre uroneuraux distingue *Leptolepides sprattiformis* de la plupart des autres *Leptolepidae* qui possèdent encore généralement sept paires d'uroneuraux. Il y a un urodermal se situant immédiatement en arrière des hypuraux et à cheval sur le grand lépidotriche caudal dorsal segmenté non branchu et le premier rayon segmenté branchu.

La nageoire caudale est bilobée et compte dix-neuf rayons principaux, dix-sept qui sont segmentés et branchus et les deux grands extrêmes qui sont segmentés mais non branchus. La segmentation se marque aussi sur les deux ou trois rayons qui, à chaque lobe, précèdent le grand rayon segmenté non branchu. Dorsalement

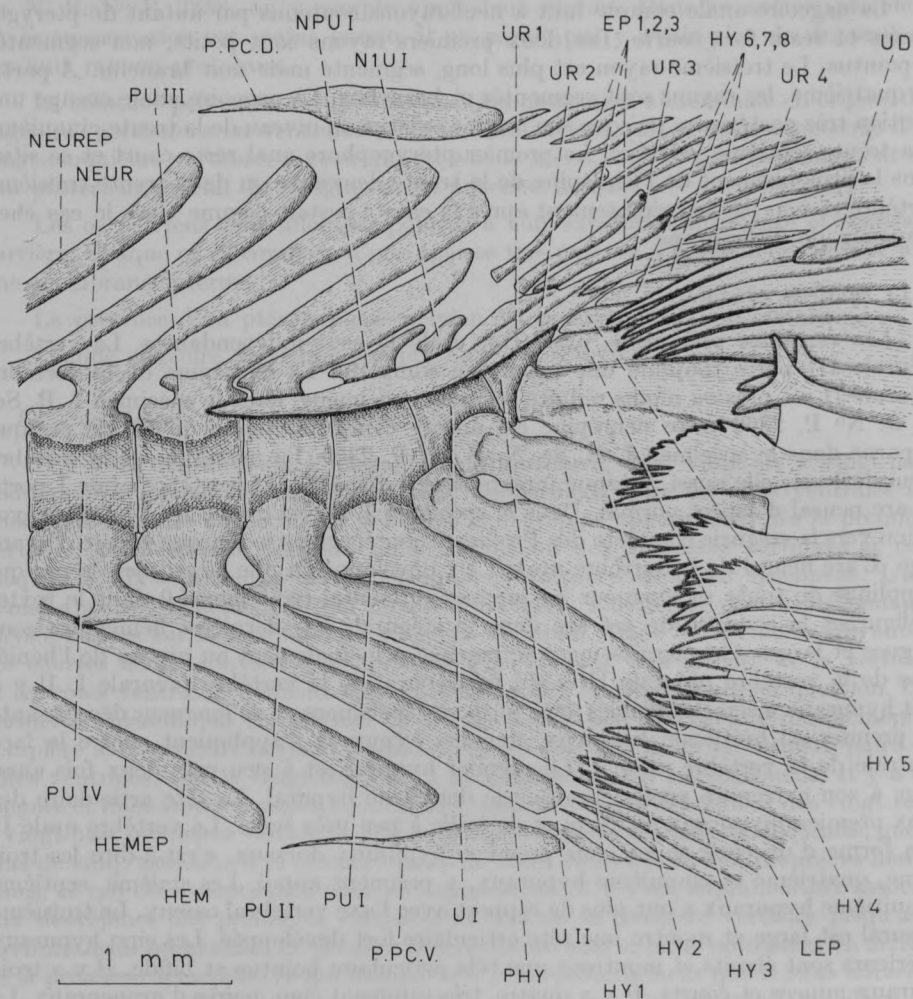


Fig. 8. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818).
Squelette caudal, d'après les spécimens I.R.Sc.N.B. N° P. 2358 (principalement)
et P. 2359.

et ventralement, en avant des premiers petits rayons caudaux non segmentés, il y a une grande plaque précaudale. La base du lépidotriche le plus ventral du lobe dorsal de la queue et celles des deux lépidotriches les plus dorsaux du lobe ventral sont élargies en de vastes palettes aux bords irréguliers et profondément découpées. L'antépénultième et le pénultième rayons du lobe dorsal de la queue portent une petite apophyse montante près de leur base. La suture des articles des grands lépidotriches caudaux segmentés non branchus est sinusoïdale; elle devient plus rectiligne dans les rayons segmentés branchus. Il n'y a pas de fulcras frangeants. Les deux lobes de la queue sont très nettement séparés l'un de l'autre.

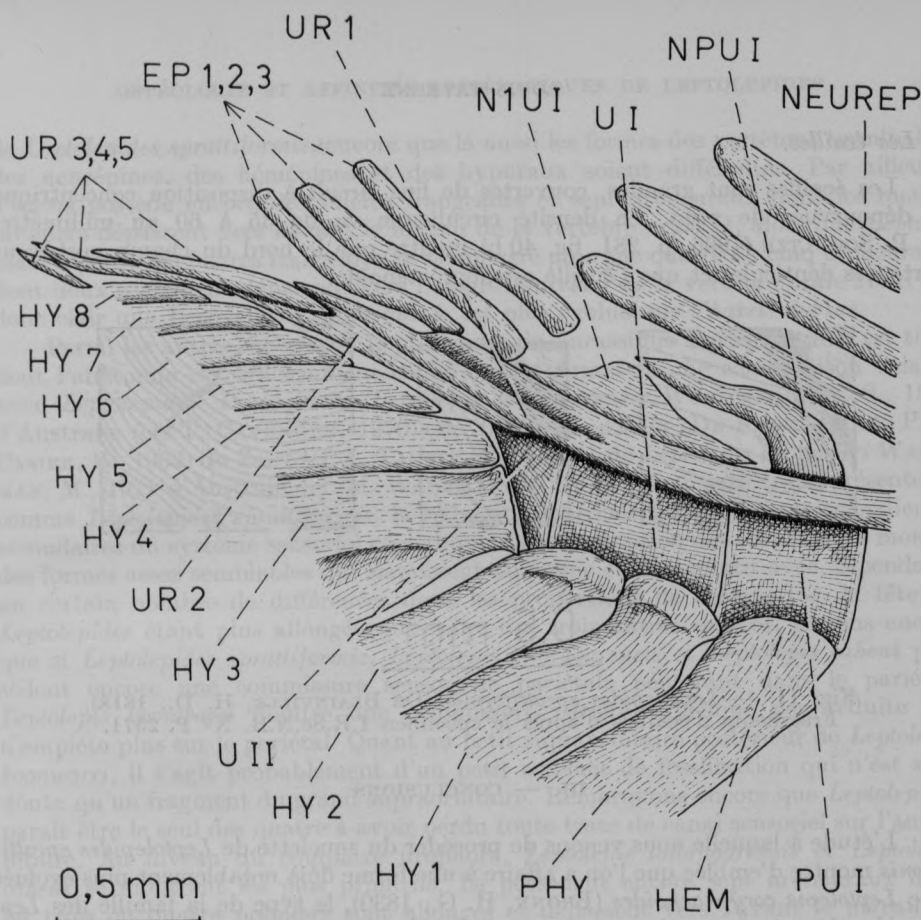


Fig. 9. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818).
Partie du squelette caudal, d'après le spécimen I.R.Sc.N.B. N° P. 2373, montrant un cinquième uroneural et un développement particulier de l'arc neural de la vertèbre urale I.

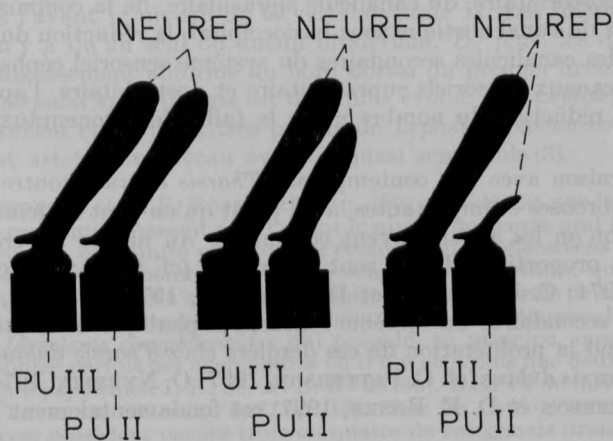


Fig. 10. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818).
Représentation schématique des vertèbres préurales II et III montrant la variation de longueur de la neurépine de la vertèbre préurale II. A droite d'après le spécimen I.R.Sc.N.B. N° P. 2366 ; au milieu d'après le spécimen I.R.Sc.N.B. N° P. 2359 ; à gauche d'après le spécimen I.R.Sc.N.B. N° P. 2369.

7. Les écailles.

Les écailles sont grandes, couvertes de fins *circuli* à disposition concentrique et dépourvues de *radii*. La densité circulienne va de 35 à 60 au millimètre. H. P. SCHULTZE (1966, p. 281, fig. 40 b) montre que le bord du champ postérieur porte des denticules et que l'écaille est donc cténoïde.

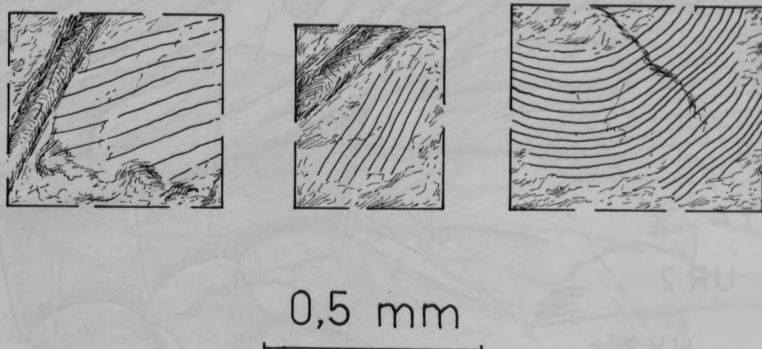


Fig. 11. — *Leptolepides sprattiformis* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818).
Fragments d'écailles d'après le spécimen I.R.Sc.N.B. N° P. 2371.

III. — CONCLUSIONS

L'étude à laquelle nous venons de procéder du squelette de *Leptolepides sprattiformis* montre d'emblée que l'on a affaire à une forme déjà notablement plus évoluée que *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, H. G., 1830), le type de la famille des *Leptolepidae* (1), ainsi que le remarquent O. NYBELIN (1974) et C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977). Par rapport aux caractères connus de *Leptolepis coryphaenoides* (cf. D. H. RAYNER, 1937; S. WENZ, 1967; O. NYBELIN, 1974; C. PATTERSON, 1975; etc.), on remarque chez *Leptolepides sprattiformis* la perte du supraorbitaire postérieur, du postorbitaire, du canalicule spiraculaire, de la commissure sensorielle ethmoïdienne et du canal aortique sous-basioccipital, la réduction du supratemporal et du nombre des canalicules secondaires du système sensoriel céphalique, la quasi-connexion des canaux sensoriels supraorbitaire et postorbitaire, l'apparition des épipleuraux, la réduction du nombre et de la taille des uroneuraux et du nombre des hypuraux.

La comparaison avec son contemporain *Tharsis dubius* montre également des différences nombreuses et importantes, à tel point qu'on peut se demander comment il est possible qu'on les ait si souvent confondus. Au niveau du crâne, les formes générales et les proportions des os sont différentes (cf. C. PATTERSON, 1967, 1975; O. NYBELIN, 1974; C. PATTERSON et D. E. ROSEN, 1977). De plus, à la réduction des canalicules secondaires du système sensoriel céphalique de *Leptolepides sprattiformis* correspond la prolifération de ces derniers chez *Tharsis dubius*. Le complexe urophore de *Tharsis dubius* (cf. C. PATTERSON, 1967; O. NYBELIN, 1974; L. TAVERNE, 1975a; C. PATTERSON et D. E. ROSEN, 1977) est fondamentalement proche de celui

(1) Dans leur cladogramme phylogénétique des Téléostéens, C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977) font éclater la famille des *Leptolepidae* en plusieurs plésions situés à différents niveaux évolutifs.

de *Leptolepides sprattiformis*, encore que là aussi les formes des vertèbres terminales, des neurépine, des hémépine et des hypuraux soient différentes. Par ailleurs, *Tharsis* possède encore des fulcres frangeants et sept uroneuraux dont les quatre premiers dépassent vers l'avant le niveau de la vertèbre urale II, alors que *Leptolepides* a perdu les fulcres frangeants et ne montre plus que quatre ou cinq uroneuraux dont deux seulement dépassent vers l'avant le niveau de la vertèbre urale II. Il est donc clair que *Leptolepides sprattiformis* est plus évolué que *Tharsis dubius*.

Parmi les autres espèces de Leptolépides du Jurassique supérieur, il en est trois dont l'anatomie est suffisamment connue pour permettre une comparaison valable avec *Leptolepides*. Il s'agit de *Leptolepis talbragarensis* WOODWARD, A. S., 1895 d'Australie (cf. T. CAVENDER, 1970), de *Leptolepis caheni* (DE SAINT-SEINE, P. et CASIER, E., 1962) du Zaïre (cf. L. TAVERNE, 1975c) et de *Leptolepis koonwarri* WALDMAN, M., 1971 d'Australie (cf. M. WALDMAN, 1971) qui, toutes les trois, présentent, comme *Leptolepides sprattiformis*, la réduction marquée du nombre des canalicules secondaires du système sensoriel céphalique. La comparaison des crânes nous montre des formes assez semblables qui paraissent au même stade évolutif avec, cependant, un certain nombre de différences dans les proportions de certains os, la tête de *Leptolepides* étant plus allongée que celles des trois autres espèces. Notons encore que si *Leptolepides sprattiformis*, *Leptolepis talbragarensis* et *Leptolepis caheni* possèdent encore une commissure sensorielle pariétale pénétrant dans le pariétal, *Leptolepis koonwarri* montre une commissure pariétale quelque peu réduite qui n'empiète plus sur le pariétal. Quant au petit supraorbitaire postérieur de *Leptolepis koonwarri*, il s'agit probablement d'un petit artefact de fossilisation qui n'est sans doute qu'un fragment du grand supraorbitaire. Remarquons encore que *Leptolepides* paraît être le seul des quatre à avoir perdu toute trace de canal sensoriel sur l'antorbitaire. Au niveau du complexe urophore, *Leptolepis talbragarensis* et *Leptolepis caheni* se montrent les plus primitifs. Ils possèdent encore sept uroneuraux dont les trois ou quatre premiers sont allongés et dépassent vers l'avant le niveau du centre ural II (2), ainsi que des fulcres frangeants et un ou deux urodermaux. C'est donc là un squelette caudal encore typiquement leptolépide. Chez *Leptolepides sprattiformis* et *Leptolepis koonwarri*, nous trouvons un stade plus évolué où il n'y a plus que quatre ou cinq uroneuraux dont seuls les deux premiers ou même le premier dépassent vers l'avant le niveau de la vertèbre urale II. Les fulcres frangeants ont disparu et il n'y a qu'un seul ou aucun urodermal. De plus, les deux espèces présentent un épaississement aliforme du bord dorsal du premier uroneural. Il est donc clair que *Leptolepides sprattiformis* est déjà plus évolué que *Leptolepis talbragarensis* et *Leptolepis caheni* et qu'il est très proche de *Leptolepis koonwarri*, ces deux *Leptolepidae* ayant atteint un niveau évolutif quasi semblable (3).

(2) C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977, p. 130) considèrent que la réduction à deux uroneuraux de ceux qui dépassent vers l'avant le niveau du centre ural II est un caractère important marquant une limite nette dans l'évolution des Téléostéens qui se situe juste avant l'apparition des Elopomorphes. Il me semble, au contraire, que cette limite est beaucoup moins nette et qu'il s'agit plutôt d'une tendance générale de tous les Téléostéens et qu'elle s'est réalisée plusieurs fois indépendamment dans diverses lignées primitives. Par exemple, *Leptolepis coryphaenoides* qui possède, en principe, quatre de ces grands uroneuraux, montre parfois des exemplaires où il n'y en a plus que deux (cf. L. TAVERNE, sous presse, fig. 5 ; spécimen I. R. Sc. N. B. N° 2318a). Il en va de même pour *Leptolepis caheni* (cf. L. TAVERNE, 1975c, p. 842, fig. 12). Chez les Ostéoglossomorphes, aussi, les formes primitives possèdent encore trois ou quatre de ces grands uroneuraux, alors que, chez les formes évoluées, l'évolution se poursuit par la réduction du nombre des uroneuraux et parfois même leur disparition complète (cf. L. TAVERNE, 1979). Ces quelques exemples suffiront à prouver la multiplicité des fois où ce caractère s'est réalisé.

(3) Il y a probablement lieu d'inclure *Leptolepis koonwarri* dans le genre *Leptolepides*.

Parmi les Téléostéens du Crétacé inférieur de l'Europe, il en est plusieurs qui ont l'aspect leptolépide mais seul *Pattersonella formosa* (TRAQUAIR, R. H., 1911) est suffisamment connu au point de vue anatomique (cf. L. TAVERNE, sous presse) pour permettre une comparaison avec *Leptolepides sprattiformis*. Au niveau du crâne, l'espèce du Wealdien de Bernissart (Belgique) offre déjà plusieurs traits évolués qui n'existent pas chez *Leptolepides*, c'est ainsi qu'il y a régression de la commissure sensorielle pariétale, la capture par le pariétal de la partie médio-dorsale de la commissure sensorielle extrascapulaire, la disparition de la dentition maxillo-mandibulaire, l'apparition d'une dentition palato-ptérygoïdienne, le développement du pleurosphénoïde et l'atténuation de la forme leptolépide de la mandibule. Le squelette caudal de *Pattersonella formosa*, quoique primitif (les vertèbres préurale I et urales I et II sont bien développées et non soudées), est également plus évolué que celui de *Leptolepides*. Il n'y a plus que trois paires d'uroneuraux dont une seule grande. Ce premier uroneural est également élargi. Il n'y a plus que six ou sept hypuraux. *Pattersonella formosa* et d'autres formes mal connues à aspect leptolépides du Crétacé inférieur de l'Europe sont vraisemblablement des descendants de *Leptolepides* qui de tous les *Leptolepidae* européens présente le plus de caractères évolués dans un ensemble anatomique encore très primitif.

Si l'on cherche les éventuelles affinités de *Leptolepides sprattiformis* avec les groupes modernes (c'est-à-dire ayant encore des représentants actuels) de Téléostéens primitifs, on voit que l'on peut immédiatement exclure les Ostéoglossomorphes. J'ai exposé ailleurs (L. TAVERNE, 1979) les raisons qui m'incitent à penser que ces poissons dérivent de formes un peu plus primitives que les *Leptolepidae*. Quant aux Elopomorphes, s'ils présentent bien des caractères plus évolués que ceux correspondants de *Leptolepides* (cf. L. TAVERNE, 1974; P. L. FOREY, 1973; etc.), ils en montrent aussi certains plus primitifs, comme la présence d'un canal sensoriel sur l'antorbitaire, la présence d'une commissure sensorielle ethmoïdienne et aucune trace de l'élargissement aliforme de la partie moyenne du bord dorsal du premier uroneural. Il est donc clair là aussi que les Elopomorphes dérivent de *Leptolepidae* plus primitifs que *Leptolepides*. Par contre, les Clupéomorphes et les Protacanthoptérygiens les plus archaïques ne présentent aucun caractère qui soit plus primitif que ceux correspondants exhibés par *Leptolepides*. Ces deux groupes ont donc dû prendre naissance à partir de ce poisson ou de formes très voisines, ce qui est aussi l'opinion de C. PATTERSON et D. E. ROSEN (1977). Dans ces deux grandes lignées téléostéennes, l'évolution des caractères ostéologiques a évidemment considérablement éloigné la plupart des représentants tant fossiles qu'actuels du schéma anatomique encore fort primitif de *Leptolepides*. C'est parmi les Salmoïdes et plus spécialement les *Coregonidae* (ceux à museau pointu et vertèbres préurale I et urale I non soudées) que l'on trouve les formes restées les plus proches du type ostéologique de *Leptolepides*.

Quant à savoir s'il faut ou non laisser *Leptolepides sprattiformis* dans une famille des *Leptolepidae*, la question est évidemment subjective. Il est assez facile quand on traite de poissons actuels de trouver des critères valables pour les séparer en ordres, familles et sous-familles car on s'attaque à une faune figée dans un moment précis de l'évolution. Il en est tout autrement quand on s'occupe de poissons fossiles puisque là le facteur de l'évolution au cours des temps géologiques joue pleinement son rôle. Dans ce cas, fixer les limites d'un ordre, d'une famille ou même d'un genre est quelquefois bien arbitraire et tout à fait subjectif. Pour ma part, il me semble qu'on peut retracer une évolution plus ou moins continue le long d'une lignée leptolépide partant du *Proleptolepis* NYBELIN, O., 1974 du Sinémurien, passant par *Lepto-*

lepis coryphaenoides et plusieurs autres espèces moins archaïques, pour aboutir à *Leptolepides sprattiformis*, la forme la plus évoluée de la lignée. Je garde donc cette espèce dans la famille des *Leptolepidae* et je fixe cette espèce (arbitrairement) comme limite évolutive supérieure de la famille.

BIBLIOGRAPHIE

- 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, pp. 1-32, 10 fig.
- DE BLAINVILLE, H. D. (1818) — Poissons fossiles. In : *Le Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle* ..., Vol. 27, Déterville éd., Paris.
- 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.
- FOREY, P. L. (1973) — A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, Suppl. 10, 222 pp., 92 fig.
- NYBELIN, O. (1974) — A Revision of the Leptolepid Fishes. *Act. Reg. Soc. Sc. Litt. Gothoburg.*, *Zool.*, 9, 202 pp., 37 fig., 30 pl.
- PATTERSON, C. (1967) — Are the Teleosts a polyphyletic group? *Coll. Inter. C. N. R. S.*, n° 163, *Probl. act. Paléont. (Evol. Vert.)*, pp. 93-109, 11 fig.
- PATTERSON, C. (1975) — The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. Biol. Sc.*, Vol. 269, N° 899, pp. 275-579, 151 fig., 13 pl.
- PATTERSON, C. et ROSEN, D. E. (1977) — Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic Teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 158, Art. 2, pp. 81-172, 54 fig.
- RAYNER, D. H. (1937) — On *Leptolepis bronni* Agassiz. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 10, Vol. XIX, pp. 46-74, 14 fig.
- SCHULTZE, H.-P. (1966) — Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Bd. 126, H. 3, pp. 232-314, 59 fig., 5 pl.
- TAVERNE, L. (1973a) — Étude complémentaire du Téléostéens fossile *Clupavus maroccanus* (Cénomanien 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. (1973b) — 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. (1974) — L'ostéologie d'*Elops* LINNÉ, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc.*, Coll. in-8°, 2^e sér., T. XLI, F. 2, 96 pp., 40 fig., 1 pl.
- TAVERNE, L. (1975a) — 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. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sc.*, 5^e sér., T. LXI, 3, pp. 336-371, 17 fig.
- TAVERNE, L. (1975b) — 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, N° 3, pp. 481-504, 10 fig.
- TAVERNE, L. (1975c) — 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, N° 4, pp. 821-853, 13 fig.
- TAVERNE, L. (1975d) — Sur *Leptolepis (Ascalabos) voithi* (VON MÜNSTER, G., 1839), Téléostéen fossile du Jurassique supérieur de l'Europe et ses affinités systématiques. *Biol. Jaarb. Dodonaea*, Vol. 43, pp. 233-245, 6 fig.

- TAVERNE, L. (1975e) — 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*, Vol. 49, N° 344, pp. 229-240, 6 fig.
- TAVERNE, L. (1977) — Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des *Clupavidae* au sein de l'ordre des Clupéiformes *sensu stricto* (Pisces, Teleostei). *Geobios*, Vol. 10, F. 5, pp. 697-722, 12 fig.
- TAVERNE, L. (1979) — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Troisième partie. Évolution des structures ostéologiques et conclusions générales relatives à la phylogénèse et à la systématique du super-ordre. Addendum. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc.*, Coll. in-8°, 2^e sér., T. XLIII, F. 3, 168 pp., 18 fig.
- 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.
- 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.
- WOODWARD, A. S. (1895) — Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part III. *Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 544 pp., 45 fig., 18 pl.