

Ostéologie et relations phylogénétiques de *Steurbautichthys* (“*Pholidophorus*”) *aequatorialis* gen. nov. (Teleostei, “Pholidophoriformes”) du Jurassique moyen de Kisangani, en République Démocratique du Congo

par Louis TAVERNE

TAVERNE, L., 2011 – Ostéologie et relations phylogénétiques de *Steurbautichthys* (“*Pholidophorus*”) *aequatorialis* gen. nov. (Teleostei, “Pholidophoriformes”) du Jurassique moyen de Kisangani, en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 81: 129-173, 40 figs, Brussels, November 30, 2011 – ISSN 0374-6291.

Résumé

L'ostéologie de *Steurbautichthys* (“*Pholidophorus*”) *aequatorialis* gen. nov. du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville, Calcaires de Songa) en République Démocratique du Congo est étudiée en détails. C'est un poisson long d'environ 25 cm, avec une grande tête et un museau assez busqué. Le petit rostral médian ovale n'atteint pas le bout du museau. Les larges nasaux sont en contact antérieurement mais sont séparés postérieurement par les frontaux. L'extrémité antérieure des frontaux reste large et est partiellement couverte par les nasaux. Les pariétaux sont de grands os quadrangulaires qui se touchent sur la ligne médiane et qui portent une petite “pit-line” prolongeant le canal sensoriel supraorbitaire. L'orbitosphénoïde touche les ethmoïdes latéraux antérieurement. Une fenêtre interorbitaire sépare l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes du parasphénoïde, lequel est édenté et montre des processus basiptérygoïdes bien développés. Le foramen pour l'artère efférente pseudobranchiale s'ouvre dans le parasphénoïde à la base du processus basiptérygoïde. Les mâchoires portent des petites dents coniques. Les parties antérieures dentées des latérodermethmoïdes séparent les deux prémaxillaires l'un de l'autre. Les processus nasaux des latérodermethmoïdes sont vastes et couvrent la plus grande partie du mésethmoïde sous-jacent. Le prémaxillaire est petit et dépourvu de processus ascendant. Le maxillaire est long et montre un bord oral légèrement courbe. Il y a deux supramaxillaires. La mandibule est allongée et s'articule avec le carré au niveau du bord postérieur de l'orbite. Le dentaire s'accroît en hauteur vers l'arrière mais son bord oral est à peu près rectiligne avec une petite encoche juste en arrière de la région dentée. L'os meckelien, allongé et épais, repose dans une gouttière de la face interne de la mandibule. Le surangulaire forme un processus coronoïde faiblement marqué. L'entoptérygoïde est large et partiellement denté. L'ectoptérygoïde édenté est plus long et plus étroit que l'entoptérygoïde. Le carré porte un processus quadratique bien développé. Le préoperculaire montre une longue branche dorsale et une branche ventrale large mais très courte. Le

canal sensoriel préoperculaire ne porte que très peu de canalicules secondaires. Le squelette caudal est presque homocercue. Les deux hypuraux ventraux sont étroits. Les premiers hypuraux dorsaux se soudent en une plaque. Il y a au moins 3 uroneuraux. Il y a très peu de fulcres frangeants aux nageoires. Les écailles sont de type lépisostéide, avec une articulation en tenon et mortaise. La surface de la ganoïne est faiblement ornementée et le bord de l'écaille est lisse.

Des comparaisons sont faites avec *Pholidophorus sensu stricto*, quelques espèces de *Pholidophorus sensu lato*, les autres genres de Pholidophoridae et les autres familles de Pholidophoriformes. La validité générique de *Steurbautichthys* est démontrée.

Une ébauche de phylogénie des Pholidophoriformes est proposée. *Steurbautichthys* y est rapporté aux Ankylophoridae, une famille de Pholidophoriformes primitifs caractérisés par ses latérodermethmoïdes avec un processus nasal élargi et une extrémité antérieure plus étroite, dentée ou tuberculée et qui rejette latéralement les prémaxillaires. Les genres *Eurycormus*, *Ankylophorus*, *Lehmanophorus*, *Pholidophoristion*, *Neopholidophoropsis*, *Siemensichthys*, l'espèce “*Pholidophorus*” *germanicus* et probablement les genres *Pholidorhyncodon* et *Eopholidophorus* appartiennent aussi à cette famille.

Mots-clefs: Teleostei, Pholidophoridae, *Steurbautichthys aequatorialis* gen. nov., ostéologie, relations phylogénétiques, Jurassique moyen, Formation de Stanleyville (= Kisangani), République Démocratique du Congo.

Abstract

The osteology of *Steurbautichthys* (“*Pholidophorus*”) *aequatorialis* gen. nov. from the Middle Jurassic of Kisangani (Stanleyville Formation, Songa Limestones) in the Democratic Republic of Congo is studied in detail. This fish, about 25 cm long, is marked by a large head, a rather aquiline snout and a small oval median rostral, which does not reach to the tip of the snout. The broad nasals meet on the mid-line anteriorly, but are separated by the frontals posteriorly. The anterior extremity of the frontals remains broad and is partly covered by the nasals. The parietals are large quadrangular bones meeting medially and bearing a small pit-line, prolonging the supraorbital sensory canal. The orbitosphenoïd joins the lateral ethmoids anteriorly. The interorbital opening between the orbitosphenoïd, the pleurosphenoïds and the parasphenoïd is well developed. The parasphenoïd is toothless, and shows well-

developed basipterygoid processes. The foramen for the efferent pseudobranchial artery is perforated in the parasphenoid at the root of the basipterygoid process. The jaws bear small conical teeth. The toothed narrow anterior parts of the laterodermethmoids compose the tip of the upper jaw and separate the two premaxillae from each other. The nasal processes of the laterodermethmoids are enlarged and cover the greatest part of the underlying mesethmoid. The premaxillary is small and devoid of an ascending process. The maxillary is long and exhibits a slightly curved oral border. There are two supramaxillaries. The lower jaw is elongated and articulates with the quadrate at the level of the orbital posterior border. The dentary increases in height posteriorly but its oral border is almost rectilinear with a small notch just behind the toothed region. The long and stout meckelian bone rests in a groove of the internal face of the lower jaw. The surangular forms a weakly pronounced coronoid process. The entopterygoid is broad and partly toothed. The ectopterygoid is longer, narrower and toothless. The quadrate exhibits a well-developed quadratic process. The preopercle possesses a long dorsal branch and a broad but very short ventral branch. The preopercular sensory canal bears only a few secondary tubules. The caudal skeleton is nearly homocercal. The two ventral hypurals are narrow. The first dorsal hypurals are fused in a plate. There are at least 3 uroneurals. There are only very few fringing fulcra on the fins. The scales are of lepisosteid shape, with a peg and socket articulation. The surface of the ganoin is feebly ornamented and the posterior border of the scale is smooth.

Comparisons are made with *Pholidophorus sensu stricto*, some species of *Pholidophorus sensu lato*, other pholidophorid genera and other pholidophoriform families. The generic validity of *Steurbautichthys* is demonstrated.

A new pholidophoriform phylogeny is proposed in which *Steurbautichthys* is referred to the Ankylophoridae, a family of primitive Pholidophoriformes characterized by its laterodermethmoids with an enlarged nasal process and a smaller anterior toothed or tuberculated tip, rejecting laterally the premaxillae. The genera *Eurycormus*, *Ankylophorus*, *Lehmanophorus*, *Pholidophoristion*, *Neopholidophoropsis*, *Siemensichthys*, the species "*Pholidophorus*" *germanicus* and probably the genera *Pholidorhynchodon* and *Eopholidophorus* also belong to this family.

Keywords: Teleostei, Pholidophoridae, *Steurbautichthys aequatorialis* gen. nov., osteology, phylogenetic relationships, Middle Jurassic, Stanleyville Formation (= Kisangani), Democratic Republic of Congo.

Introduction

L'ichthyofaune fossile des couches de Stanleyville (actuellement Kisangani) en République Démocratique du Congo a été étudiée il y a plus d'un demi-siècle dans trois petites monographies (DE SAINT-SEINE, 1950, 1955; DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Ce gisement longtemps rapporté au Kimméridgien (Jurassique supérieur) est aujourd'hui attribué à un intervalle géologique qui va de l'Aalénien au Bathonien (Jurassique moyen) (COLIN, 1994: 34). La stratigraphie des couches de Stanleyville a fait l'objet de plusieurs études détaillées (PASSAU, 1923; DE SAINT-SEINE,

1955). Le gisement comporte des strates de schistes bitumineux d'origine dulçaquicole et des strates de calcaires fins, les couches de Songa, généralement regardées comme marines.

Aujourd'hui cependant, les spécialistes de la géologie africaine doutent du caractère marin des calcaires de Songa et pensent qu'ils correspondent plutôt aux dépôts d'un lac salé du type de l'actuel lac Tanganyika (Luc Tack, com. pers.). Au Jurassique moyen, l'Amérique du Sud et l'Afrique étaient encore réunies en un seul bloc. Aucune extension marine venant du Paléo-Atlantique, qui se formait à l'époque entre ce bloc et l'Amérique du Nord, n'est donc envisageable. D'autre part, la région de Kisangani était à près de 2.000 km du chenal Trans-érythréen qui commençait alors à séparer le super-continent de Gondwana en un bloc ouest formé par l'Amérique du Sud et l'Afrique et un bloc est composé des Indes, de l'Antarctique et de l'Australie (SMITH *et al.*, 1994: carte 24). Il paraît donc difficile également d'imaginer, comme on l'a souvent fait (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962: 1; CASIER, 1969: 31-33; LEPERSONNE, 1977: 949; SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: 77; GIRESE, 2005: 309), une extension latérale du chenal d'une longueur telle qu'elle aurait amené un bras de mer jusqu'au cœur de l'Afrique centrale. La présence d'*Hybodus* AGASSIZ, 1837 dans le gisement n'est pas un argument irréfutable en faveur de la présence d'une mer à cet endroit et à cette époque puisque ce requin fossile marin peut aussi parfois se retrouver dans des gisements d'origine dulçaquicole (PATTERSON, 1966: 346; MAISEY, 1983: 5). Il en va de même de l'amiiforme marin *Caturus*, aussi présent dans le gisement, puisque il se retrouve également dans les formations purbeckiennes et wealdiennes d'Angleterre dont une grande partie est d'origine dulçaquicole (ALLEN, 1959). Le reste de l'ichthyofaune de Songa est beaucoup trop endémique pour pouvoir décider si elle est marine ou d'eau douce.

Jusqu'ici, seul *Paraclupavus caheni* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, un petit téléostéen de ce gisement, proche de *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830), quoiqu'un peu plus évolué, a fait l'objet d'une nouvelle étude (TAVERNE, 1975, 2001).

Le présent article a pour but la révision d'un deuxième poisson de ces couches de Stanleyville, "*Pholidophorus*" *aequatorialis* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, provenant des calcaires de Songa. Cette espèce est connue par les deux faces d'un exemplaire incomplet, l'holotype, et par deux plaques portant plusieurs os crâniens isolés, des vertèbres et des écailles identiques à celles de l'holotype. L'étude originale de DS SAINT-SEINE & CASIER (1962) est peu détaillée et

comporte de nombreuses erreurs dans l'interprétation et la figuration du crâne.

Rappelons qu'un autre pholidophoridé, *Pholidophorus corneti* LERICHE, 1911, a été décrit jadis sur la base d'un fragment d'écaillure provenant du Trias supérieur de la République Démocratique du Congo (LERICHE, 1911: 195-196, pl. 10, figs 1, 1a). Toutefois, comme DE SAINT-SEINE (1950: 27) l'a fait remarquer, ces quelques écailles de type lépisostéide ne suffisent pas pour établir le genre ou même la famille du poisson auquel elles appartenaient.

L'examen ostéologique de "*Pholidophorus*" *aequatorialis* a montré que cette espèce ne peut pas être rangée dans le genre *Pholidophorus* AGASSIZ, 1832 *sensu stricto* tel que restreint et défini par ZAMBELLI (1986: 7-9) et ARRATIA (2000: 134-135) mais qu'il doit être rapporté à un nouveau genre.

Comme l'a longuement expliqué ARRATIA (2000), le genre "*Pholidophorus*" AGASSIZ, 1832, la famille des "Pholidophoridae", les autres familles de "Pholidophoriformes" et l'ordre lui-même posent problème car ils ne sont pas monophylétiques. Ce sont des taxons hautement hétérogènes. Leurs définitions ne reposent pas sur des apomorphies claires mais sont basées, au contraire, sur des caractères généraux et primitifs. Au fil du temps, les "Pholidophoriformes", les "Pholidophoridae" et "*Pholidophorus*" sont ainsi devenus des groupes "fourre-tout" où l'on a allègrement rangé quantité de petites espèces "pré-téléostéennes" qui ne sont pas nécessairement de proches parents. Quand on traite de ces poissons fossiles et jusqu'à ce que le problème de leurs relations et de leur phylogénie soit enfin éclairci, il y a donc lieu d'écrire de préférence "Pholidophoriformes", "Pholidophoridae" ou "*Pholidophorus*" pour bien marquer l'hétérogénéité des taxons concernés et leur peu de valeur systématique.

Pholidophorus a été créé par AGASSIZ (1832: 145) pour deux espèces du Trias supérieur d'Autriche, *Pholidophorus latiusculus* AGASSIZ, 1832, la première citée et donc l'espèce-type (TAVERNE, 1981: 55; ARRATIA, 2000: 118), ainsi que *Pholidophorus pusillus* AGASSIZ, 1832.

WOODWARD (1895a: 447-478) a été le premier à vraiment essayer de mieux comprendre et de mieux définir le genre et les espèces qui le composent. Toutefois, la nouvelle diagnose générique qu'il proposait ne s'appuyait pas sur des caractères spécialisés mais sur des traits généraux et plésiomorphes.

Par la suite, tout au long du 20^{ème} siècle, de nombreux auteurs ont créé de multiples nouveaux genres pour des espèces jusque là attribuées à *Pholidophorus* ou pour de nouvelles espèces jugées proches parentes

(WOODWARD, 1941; LIU, 1955; LIU & WANG, 1961; NYBELIN, 1966; ZAMBELLI, 1975, 1978, 1980a, b, c, 1986, 1989; GRIFFITH, 1977; WANG, 1977; GAUDANT, 1978; TAVERNE, 1981; SU, 1983, 1985; etc.). Beaucoup de ces "Pholidophoriformes" ne sont connus que de façon très incomplète vu leur piètre état de conservation, la rareté des spécimens et la manière superficielle dont ils ont été décrits. Quelques-uns, très peu nombreux, ont fait l'objet d'études plus détaillées (RAYNER, 1948; GRIFFITH & PATTERSON, 1963; PATTERSON, 1968, 1975; ARRATIA, 2000; ARRATIA & SCHULTZE, 2007). Les relations entre tous ces genres et *Pholidophorus* demeurent incertaines. Les commentaires de DELSATE (1999) à ce sujet n'ont pas apporté de solution au problème. Seule une nouvelle étude moderne de toutes ces espèces permettra de clarifier une situation qui demeure aujourd'hui encore des plus confuses. Les révisions des "Pholidophoriformes" du Trias supérieur italien, entreprises par ARRATIA et TINTORI, et du Jurassique d'Allemagne, par ARRATIA, amèneront probablement un début de réponse à ces questions (ARRATIA & TINTORI, 2003; Gloria Arratia, courriel du 19 août 2010).

Rappelons aussi qu'après avoir été longtemps considéré comme un holostéen évolué (PATTERSON, 1973), *Pholidophorus* est maintenant inclus dans le taxon Teleostei (ARRATIA, 1999: fig. 19, 20) malgré sa morphologie prémaxillo-rostrale et son squelette caudal plus primitifs que celui des téléostéens actuels et de la plupart des formes fossiles. Cela est dû au fait que les téléostéens sont aujourd'hui principalement définis par la présence d'un processus osseux postéro-ventral du carré. ARRATIA & SCHULTZE (1991) ont, en effet, démontré que ce processus n'était pas homologue au quadratojugal des actinoptérygiens inférieurs, comme on l'avait longtemps cru, mais qu'il s'agissait, au contraire, d'un processus quadratique néoformé uniquement présent chez les plus spécialisés des actinoptérygiens, c'est-à-dire les téléostéens. Or, un tel processus quadratique existe déjà chez les "Pholidophoriformes" (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 10; PATTERSON, 1973: fig. 7; ARRATIA, 2000: fig. 8, 14; obs. pers.).

Pour plus de clarté, j'appellerai dans mon texte téléostéens "classiques" *Leptolepis coryphaenoides* et les formes plus spécialisées.

Matériel et méthodes

Le matériel sur lequel porte la présente étude appartient aux collections du Département de Géologie du Musée

Royal de l'Afrique Centrale. Son examen a été réalisé à l'aide d'un stéréomicroscope Leika MZ 8. Les dessins ont été exécutés par l'auteur à l'aide d'une chambre claire (camera lucida). L'observation de certains détails ostéologiques a été améliorée par une immersion dans l'éthanol et par un éclairage en lumière rasante.

Paléontologie systématique

Division Teleostei MÜLLER, 1846
Ordre Pholidophoriformes BERG, 1940
Famille Ankylophoridae GAUDANT, 1978

Diagnose émandée

"Pholidophoriformes" dont les latérodermethmoïdes possèdent un vaste processus nasal très élargi et dont l'extrémité antérieure plus étroite, dentée ou tuberculée, forme le milieu de la mâchoire supérieure et rejette latéralement les prémaxillaires.

Genre *Steurbautichthys* gen. nov.

Espèce-type: *Pholidophorus aequatorialis* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962 (par monospécificité).

Derivatio nominis: Le nom du nouveau genre est dédié au Prof. Dr. Etienne Steurbaut, du Département de Paléontologie de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Le nom « ichthys », poisson en grec, est ajouté à son patronyme.

Diagnose

Voir celle de l'espèce (genre monospécifique).

Steurbautichthys aequatorialis (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962) (Figs 1-18)

Holotype

MRAC RG 8709 a (vue gauche), b (vue droite) [Figs 1-3]. Un exemplaire incomplet auquel manquent la région operculaire et le début du corps. La partie antérieure de la tête est assez bien conservée sauf la mandibule. La hauteur maximale du corps est de 64 mm et la longueur totale du poisson complet devait avoisiner 25 cm.

Autre matériel

MRAC RG 8140 et 8707. Deux plaques portant des débris osseux crâniens, des fragments de vertèbres et des écailles identiques à celles de l'holotype.

Formation et localité

Jurassique moyen (Aalénien ou Bathonien), Formation de Stanleyville, Calcaires de Songa (Kisangani, République Démocratique du Congo).

Diagnose émandée

"Pholidophoridé" d'environ 25 cm de longueur totale. Rostral petit. Latérodermethmoïde denticulé, formant le milieu de la mâchoire supérieure, garni d'un vaste processus nasal couvrant la fosse olfactive et le mésethmoïde. Grands nasaux, jointifs antérieurement, séparés par les frontaux postérieurement. Frontal allongé et large antérieurement. Grand pariétal. Crâne médio-pariétal. Orbitosphénoïde allongé et touchant l'ethmoïde latéral. Pleurosphénoïde et sphénotique petits. Vaste fenêtre interorbitaire. Parasphénoïde édenté, garni de processus basiptérygoïdes et percé

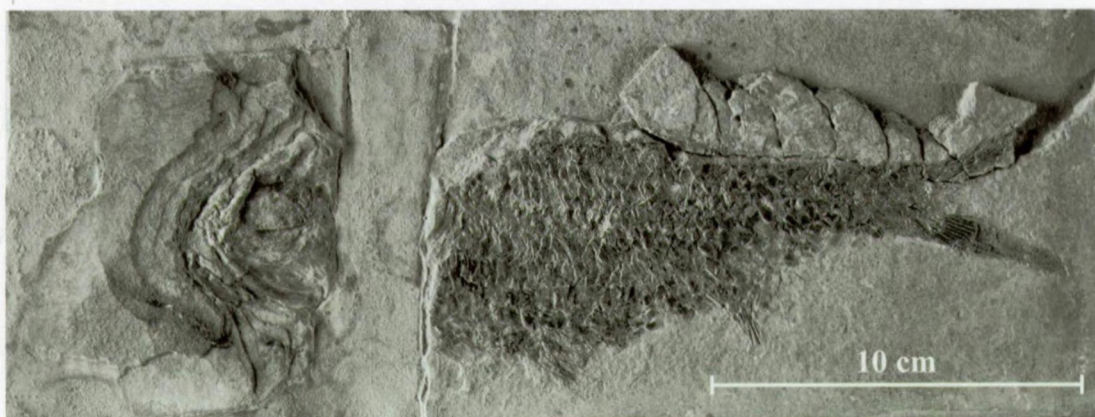


Fig. 1 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). La face RG 8709a (gauche) de l'holotype.

Fig. 1 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Side RG 8709a (left) of the holotype.

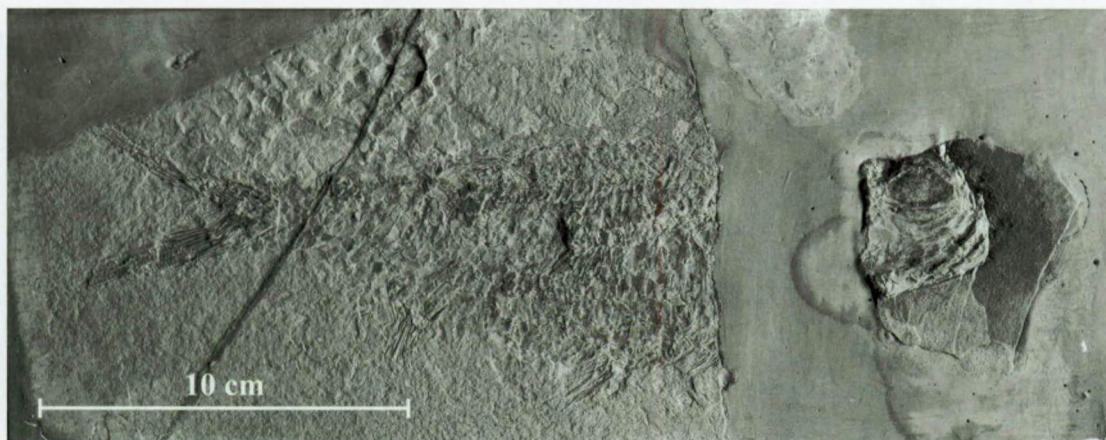


Fig. 2 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). La face RG 8709b (droite) de l'holotype.

Fig. 2 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Side RG 8709b (right) of the holotype.

à la base du processus basiptérygoïde par le foramen de l'artère efférente pseudobranchiale. Myodome postérieur ouvert postérieurement par une fine rainure de la partie postérieure du parasphénoïde. Palatin portant un processus antérieur en crochet servant à l'articulation avec le maxillaire et l'ethmoïde latéral. Vaste entoptérygoïde partiellement denticulé. Ectoptérygoïde long, étroit et édenté. Carré triangulaire, garni d'un processus quadratique. Prémaxillaire petit, garni de petites dents, dépourvu de processus ascendant et rejeté du milieu de la mâchoire par le latérodermethmoïde. Maxillaire très allongé, portant de petites dents. Deux supramaxillaires. Articulation de la mandibule avec le carré au niveau du bord arrière de l'orbite. Bord oral du dentaire presque rectiligne, avec une petite encoche en arrière de la longue zone dentée. Surangulaire présent. Processus coronoïde très peu marqué. Os meckelien présent et situé dans une gouttière du dentaire. Antorbitaire et dermosphénotique petits. Deux supraorbitaires. Troisième infraorbitaire vaste, aussi haut que large. Quatrième infraorbitaire petit. Un postorbitaire présent. Préoperculaire à longue branche dorsale, très courte branche ventrale et à bord postéro-ventral présentant une concavité. Peu de canalicules secondaires sur le canal sensoriel préoperculaire. Une plaque gulaire étroite et allongée. Posttemporal étroit. Nageoires pelviennes plus proches des pectorales que de l'anale et comportant une épine (= fulcre basilaire), environ 10 rayons mous segmentés et branchus et un seul fulcre frangeant. Vertèbres constituées d'un manchon osseux cylindrique entourant la chorde mais incomplètement ossifiées au niveau du squelette caudal. Nageoire dorsale courte, située entre les pelviennes et

l'anale, comptant 10 rayons, dont les trois premiers pointus, et dépourvue de fulcres frangeants. Nageoire anale courte, comptant 8 rayons, dont le premier pointu, et dépourvue de fulcres frangeants. Les deux hypuraux ventraux étroits. Les premiers hypuraux dorsaux fusionnés en une plaque triangulaire. Uro-neuraux fins et allongés. Nageoire caudale bifurquée, comptant 23 rayons principaux tous segmentés et branchus, 12 dans le lobe dorsal et 11 dans le lobe ventral. Une écaille basilaire à chaque lobe. Quelques rayons procurent pointus (= fulcres basilaires). Deux fulcres frangeants dans le lobe ventral et un fulcre frangeant dans le lobe dorsal. Écailles de type lépisostéide, hautes et rectangulaires sur les flancs avec l'articulation en tenon et mortaise (= peg and socket), petites et losangiques le long du dos et du ventre. Couche écailleuse superficielle de ganoïne garnie de légères granulations irrégulières et de faibles ridules dans le coin postéro-ventral. Pas de denticules sur le bord postérieur de l'écaille.

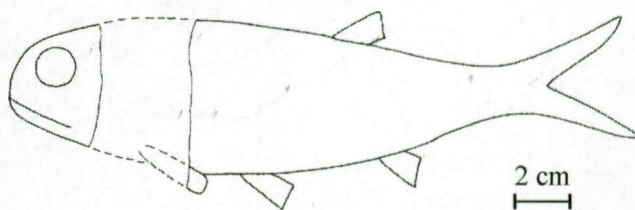


Fig. 3 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). La silhouette du poisson d'après l'holotype.

Fig. 3 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). The outline of the fish according to the holotype.

Étude ostéologique

Le crâne (Figs 4-9)

Le museau est bien conservé sur la face gauche de l'holotype. Les latérodermethmoïdes sont des os de grande taille. Leur large processus nasal couvre la majeure partie de la fosse nasale et du mésethmoïde mais n'est pas percé par un foramen olfactif. Antérieurement, le latérodermethmoïde se prolonge en une languette osseuse plus étroite qui forme, avec son homologue, la partie médiane de l'arcade dentaire supérieure, rejetant ainsi les prémaxillaires en position latérale. De minuscules dents pointues garnissent le bord oral rétréci du latérodermethmoïde et sont visibles au plus important grossissement (x 55) du stéréomicroscope. Le rostral est petit, partiellement enfoncé dans le substrat et semble de forme ovale. Il ne couvre qu'une petite partie des processus nasaux des latérodermethmoïdes. Sa surface est ornée de légères granulations mais on n'y voit pas trace de la commissure sensorielle ethmoïdienne qui passait peut-être dans la profondeur de l'os. Les nasaux sont grands, allongés, épais, plus larges à l'avant qu'à l'arrière et leur surface porte également des petites granulations. Leur bord antérieur est profondément échancré pour la narine antérieure. Leur bord postérieur est arrondi. Les deux nasaux sont jointifs à l'avant mais ils sont séparés par les frontaux à l'arrière. Le canal sensoriel supraorbitaire n'est pas visible sur le nasal. Entre le bord postérieur du processus nasal du latérodermethmoïde et le bord antérieur du nasal, on distingue une très petite partie du mésethmoïde (= supraethmoïde) sous-jacent. L'ethmoïde latéral gauche est partiellement conservé mais brisé en plusieurs fragments. Sa base est articulée sur le palatin. Le vomer n'est pas connu.

Les frontaux sont allongés, un peu plus larges à l'arrière qu'à l'avant où ils se prolongent en dessous des nasaux. La moitié postérieure du nasal gauche ayant été enlevée durant la préparation, on observe que le frontal garde une largeur importante à son extrémité antérieure et qu'il ne se rétrécit pas en une pointe (Fig. 5). Il n'a pas été possible de déterminer si les frontaux touchent ou non le rostral mais ils s'en rapprochent beaucoup. Une partie du canal sensoriel supraorbitaire a laissé une trace sur le frontal. Les pariétaux sont vastes et largement en contact, déterminant un crâne de type médio-pariétal. Une petite trace sur le milieu du pariétal indique l'extrémité postérieure du canal sensoriel supraorbitaire. Le sphénotique est très petit. Le ptérotique n'est que très partiellement conservé. Le supraoccipital et les épérotiques ne sont pas visibles.

L'orbitosphénoïde est allongé et touche à l'avant l'ethmoïde latéral. Les pleurosphénoïdes sont nettement

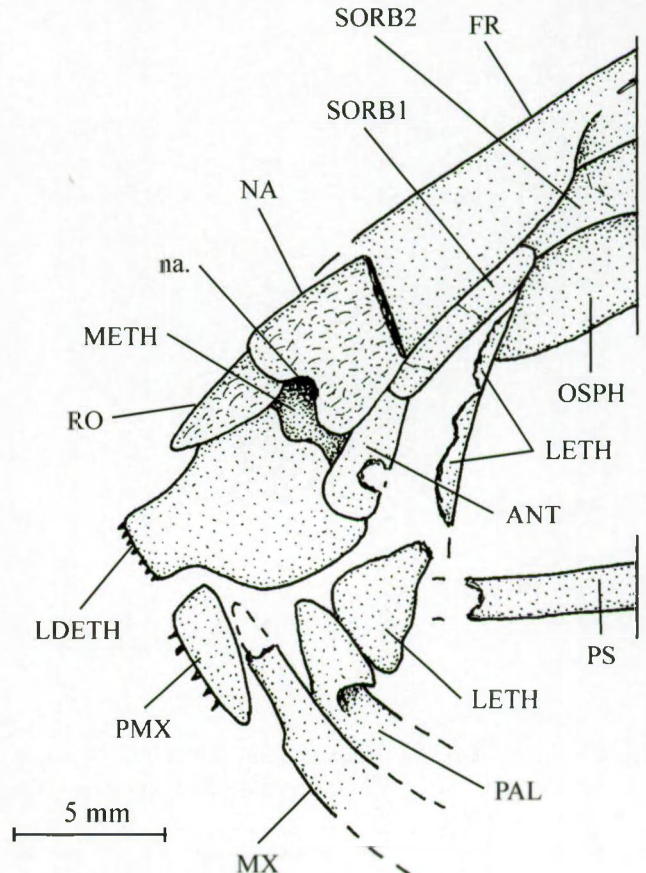


Fig. 5 – *Steurbaulichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Partie antérieure du crâne de l'holotype (face RG 8709a) montrant le large frontal qui se prolonge en dessous du nasal dont l'extrémité postérieure a été enlevée.

Fig. 5 – *Steurbaulichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Anterior part of the skull of the holotype (side RG 8709a) showing the broad frontal prolonged under the nasal of which the posterior part has been removed.

plus réduits. Seuls quelques fragments du basisphénoïde sont préservés. Une vaste fenêtre interorbitaire existe entre l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes, d'une part, et le parasphénoïde, d'autre part. Le parasphénoïde est allongé, édenté et garni de processus basisphénoïdes bien développés. La partie postérieure du parasphénoïde est conservée sur la plaque RG 8707 (Fig. 7). Les processus ascendants sont courts et larges. Malheureusement, leur base est cassée et le foramen de la carotide interne n'est pas visible. Ce spécimen montre aussi que le foramen de l'artère efférente pseudobranchiale est percé dans le parasphénoïde, à la base du processus basiptyrgoïde, et que le milieu de la portion parachordale du parasphénoïde est creusé d'une fine et longue rainure qui correspond probablement à l'ouverture postérieure du myodome.

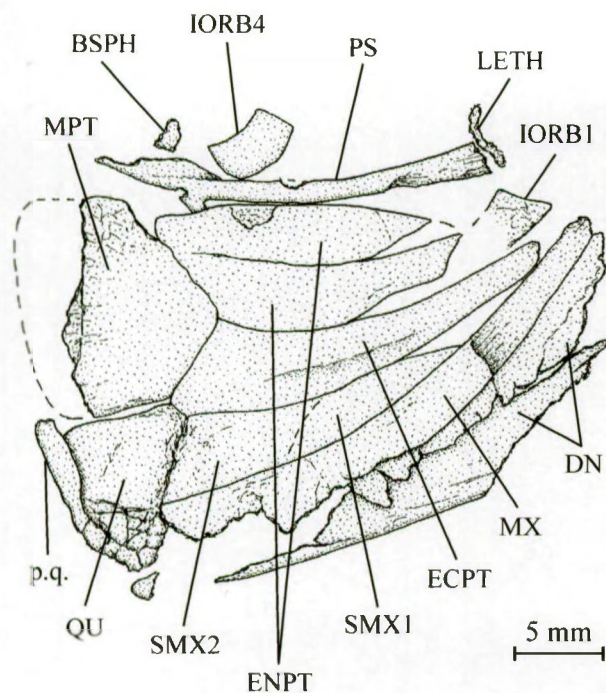


Fig. 6 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Partie du crâne de l'holotype (face RG 8709b).

Fig. 6 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Part of the skull of the holotype (side RG 8709b).

Une partie du prootique et de l'exoccipital droit est présente sur la même plaque, à côté du fragment de parasphénoïde. Le vaste foramen du nerf vague (X) est visible sur ce morceau d'exoccipital. Un court basioccipital, renflé en condyle articulaire pour la première vertèbre, est présent en arrière du parasphénoïde. Les éventuels opisthotique et intercalaire ne sont pas conservés.

L'extrémité antérieure du palatin gauche, visible sur la face RG 8709a de l'holotype, forme un processus en crochet qui s'articule ventralement avec le maxillaire et dorsalement avec l'ethmoïde latéral. Cela rappelle la morphologie du palatin chez *Ichthyokentema purbeckensis* (DAVIES, 1887) du Jurassique terminal d'Angleterre (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 10). Le bord ventral du palatin est couvert par le maxillaire, ce qui ne permet pas de voir si l'os est denté ou non. L'entoptérygoïde est long et large. Sa portion médio-supérieure porte de nombreuses petites traces rondes, restes de l'implantation de petites dents. Sur la face gauche de l'holotype, cette partie denticulée semble être séparée du reste de l'os, ce qui donne l'impression que la partie inférieure de cet os représente l'ectoptérygoïde (Fig. 4). Cette séparation apparente n'est en fait que

le résultat d'une ligne de fracture. La face droite du spécimen montre que cette partie inférieure appartient, elle aussi, à l'entoptérygoïde (Fig. 6). L'ectoptérygoïde, situé juste en dessous, est un os édenté, nettement plus étroit que l'entoptérygoïde mais aussi plus long. Le métaptérygoïde est vaste et c'est sur lui que s'articulent l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde. En revanche, le contact entre le carré et l'ectoptérygoïde est très peu important. Le carré est triangulaire, avec un condyle articulaire bien développé. Son processus quadratique est long et pointu.

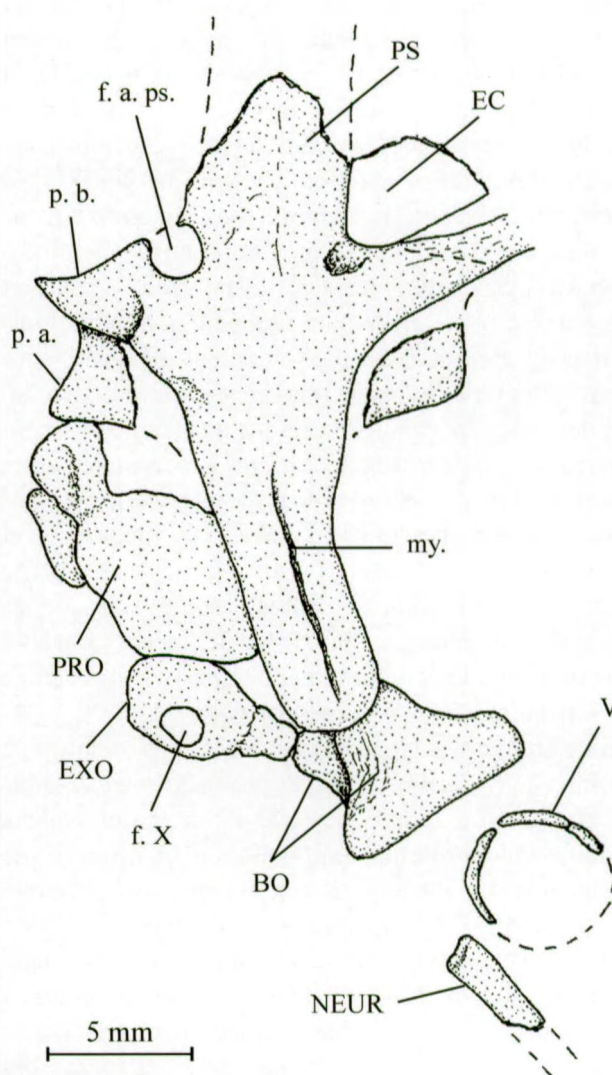


Fig. 7 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Région postérieure partielle du neurocrâne en vue ventrale (RG 8707).

Fig. 7 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Partial posterior region of the neurocranium in ventral view (RG 8707).

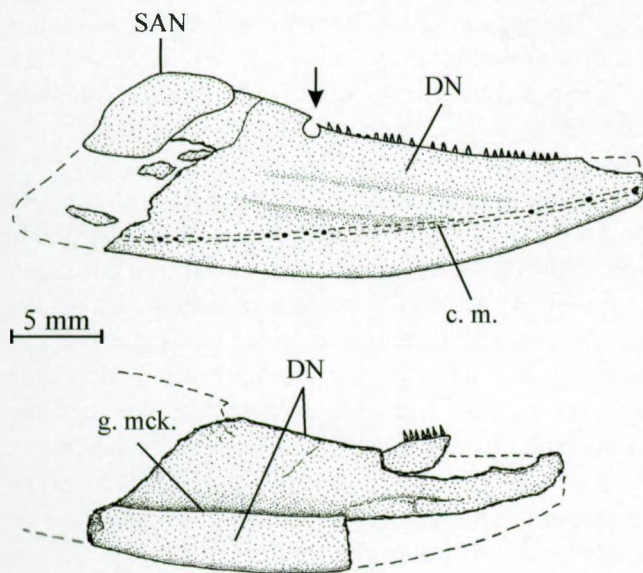


Fig. 8 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Au-dessus: la mandibule droite (RG 8140) en vue externe. La flèche pointe sur l'encoche leptolépide dans le bord oral du dentaire. En dessous: partie de la mandibule gauche (RG 8707) en vue interne.

Fig. 8 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Above: the right lower jaw (RG 8140) in external view. The arrow point to the leptolepid notch in the oral border of the dentary. Below: part of the left lower jaw (RG 8707) in internal view.

Outre les latérodermethmoïdes qui composent sa partie médiane, la mâchoire supérieure est formée, dans chacune de ses moitiés, d'un prémaxillaire, d'un maxillaire et de deux supramaxillaires. Le prémaxillaire est petit, vaguement triangulaire, plus long que haut, mobile, dépourvu de tout processus ascendant. Son bord oral porte quelques très petites dents coniques. Le maxillaire est très allongé, étroit à l'avant, plus large à l'arrière. Quelques très petites dents coniques sont visibles par endroit sur son bord oral. Son extrémité postérieure dépasse un peu celui de la mandibule. Le supramaxillaire antérieur est court, tandis que le postérieur est nettement plus allongé et présente une courte pointe antéro-dorsale qui chevauche quelque peu l'antérieur.

La mandibule de l'holotype est très mal conservée. On y voit des fragments du dentaire et de l'angulo-articulaire. L'articulation de la mandibule avec le carré se situe au niveau du bord arrière de l'orbite. La face RG 8709a montre des débris de l'os meckelien, épaisse tige osseuse accolée à la face interne du dentaire. L'os meckelien est présent chez d'autres "Pholidophoriformes", par exemple *Ichthyokentema*

purbeckensis où il est très développé (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9). La plaque RG 8140 comporte une mandibule droite, en vue externe, assez bien conservée, allongée, mais où l'angulo-articulaire et le rétroarticulaire sont perdus (Fig. 8, au-dessus). Son bord oral est presque rectiligne. Le dentaire est très peu élevé au niveau de la symphyse. La mandibule devient progressivement plus haute vers l'arrière mais le processus coronoïde demeure très peu prononcé. Le surangulaire est bien développé. La plus grande partie du bord oral du dentaire porte des petites dents coniques. Juste en arrière de cette zone denticulée, le bord oral du dentaire est creusé d'une petite encoche leptolépide. On note aussi la présence d'une crête horizontale peu marquée qui s'étire sur presque toute sa surface externe. Quelques pores à la face externe de l'os témoignent du passage du canal sensoriel mandibulaire. La plaque RG 8707 montre une grande partie d'un dentaire gauche en vue interne. Cette face de l'os est creusée d'une longue gouttière destinée à abriter l'os meckelien.

La série des os orbitaires est presque complète sur la face RG 8907a. Il y a deux supraorbitaires. L'antérieur, court et étroit, longe le nasal et touche à l'antorbitaire. Le postérieur, plus long et plus large, borde le frontal au niveau de l'orbitosphénoïde. Vers l'arrière, il est en contact avec le petit dermosphénotique. L'antorbitaire semble peu développé mais il se pourrait que sa partie antéro-ventrale se soit perdue suite aux aléas de la fossilisation. Il a la forme d'une petite barre osseuse verticale. Il ne touche pas le rostral et l'on n'y voit aucune trace de canal sensoriel. Le premier infraorbitaire est large à l'avant, étroit à l'arrière et son extrémité antéro-dorsale forme une pointe. Le deuxième est allongé mais très étroit. Le troisième, le plus vaste de la série, est légèrement plus large que haut. Le quatrième est réduit. Le cinquième n'est pas conservé. Il y a un postorbitaire (= sous-orbitaire, suborbitaire) bien développé et plus haut que large. Le canal sensoriel orbitaire a laissé des traces sur les trois premiers infraorbitaires. Au niveau du troisième, le canal émet trois petits canalicules latéraux.

Le préoperculaire est visible sur la plaque RG 8140. La branche dorsale est étroite et allongée, tandis que la branche ventrale est très courte mais large. Ventralement, le bord postérieur de l'os présente une légère concavité. Des traces du canal sensoriel sont visibles. La partie du préoperculaire située devant et au-dessus du canal est modérément développée. L'operculaire et la plaque gulaire sont conservés sur la plaque RG 8707. L'operculaire est un os de grande taille, plus haut que large, moins large à son sommet qu'à sa

base et anguleux à son coin antéro-ventral. La plaque gulaire est allongée et étroite. Le sous-operculaire, l'interoperculaire et les rayons branchiostèges ne sont pas connus.

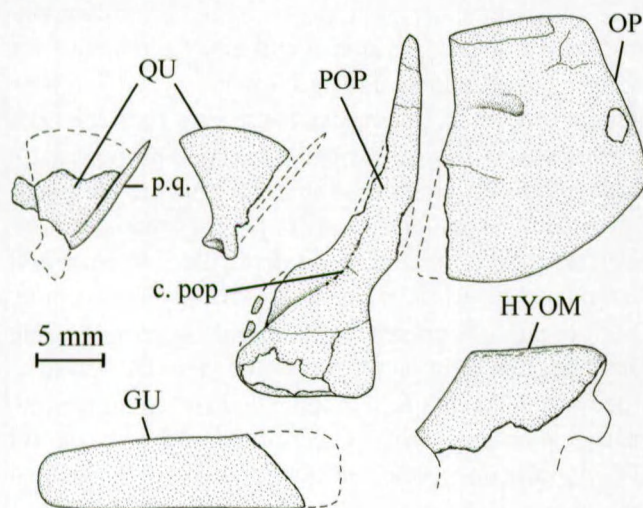


Fig. 9 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Quelques os crâniens isolés (préoperculaire et carré complet: plaque RG 8140; les autres os: plaque RG 8707).

Fig. 9 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Some isolated cranial bones (preopercle and complete quadrate: plate RG 8140; other bones: plate RG 8707).

Le squelette hyoïdeo-branchial (Figs 9, 10)

La partie dorsale de l'hyomandibulaire est visible sur la plaque RG 8707. Le condyle articulaire neurocrânien est rectiligne, indivisé et très large. Le *processus opercularis* n'a laissé que des traces. Il est court mais épais.

Le cératohyal antérieur, préservé sur la plaque RG 8140, est un os massif, allongé, plus large à l'arrière qu'à l'avant, présentant une zone ovale légèrement concave en son milieu mais dépourvu de foramen bérycoïde. Une partie du cératohyal postérieur, également visible

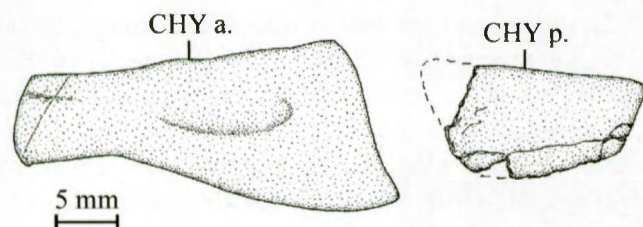


Fig. 10 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Barre hyoïdienne (RG 8140).

Fig. 10 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Hyoid bar (RG 8140).

sur cette plaque, est nettement moins longue que le cératohyal antérieur.

Rien d'autre n'est connu du squelette hyoïdeo-branchial.

Les ceintures (Figs 11-13)

La face RG 8709a de l'holotype a conservé la pointe supérieure du posttemporal. C'est un os étroit qui atteint le niveau du milieu de la voûte crânienne. La plaque RG 8140 montre un cleithrum assez bien conservé. Les branches dorsale et ventrale sont à peu près de même longueur mais la ventrale est notablement plus large que la dorsale. Les autres parties de la ceinture scapulaire ne sont pas connues. Les deux faces de l'holotype montrent l'extrémité distale segmentée et branchue de quelques rayons des nageoires pectorales.

L'os pelvien, dont une partie importante se voit sur la plaque RG 8140, est de grande taille, allongé, assez étroit et présente à sa base un long processus interne pour l'articulation avec son homologue et un processus

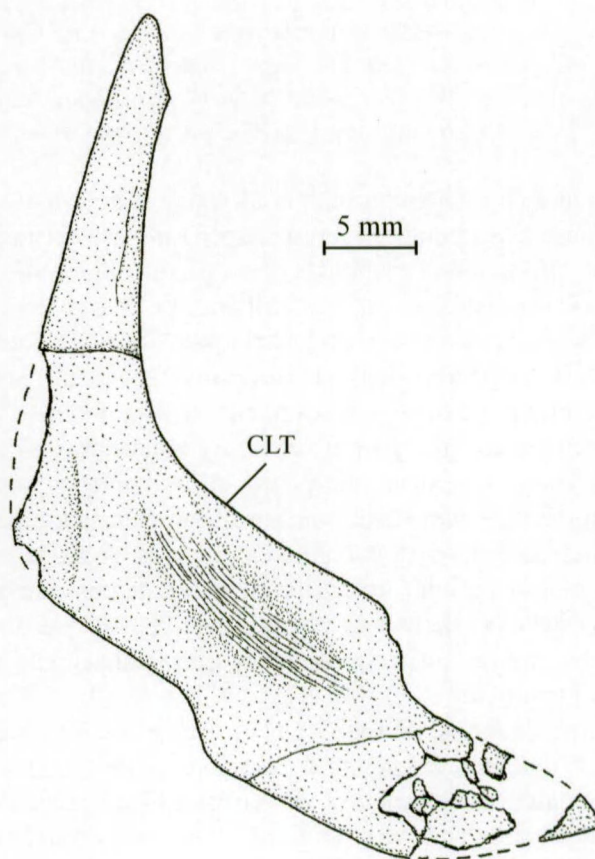


Fig. 11 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Cleithrum (RG 8140).

Fig. 11 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Cleithrum (RG 8140).

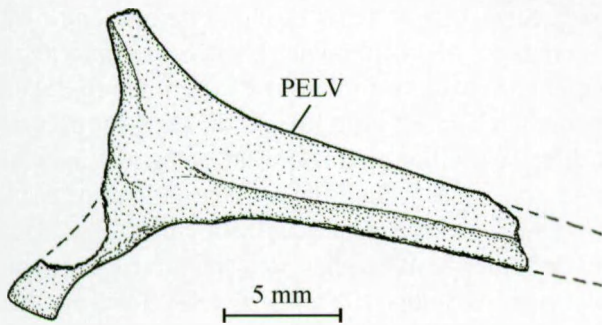


Fig. 12 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Os pelvien (RG 8140).

Fig. 12 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Pelvic bone (RG 8140).

latéral plus court. L'holotype ne montre que quelques débris des os pelviens.

Les nageoires pelviennes, mieux conservées sur la face RG 8709b que sur la face RG 8709a, sont en position abdominale mais plus proches des nageoires pectorales que de la nageoire anale. La nageoire débute par une longue épine (= fulcre basilaire), plus

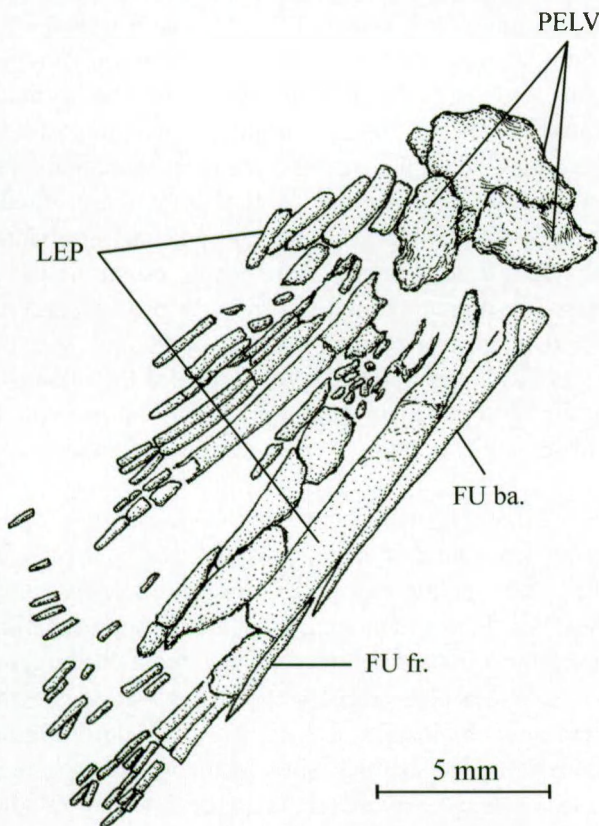


Fig. 13 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Nageoire pelvienne de l'holotype (face RG 8709b).

Fig. 13 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Pelvic fin of the holotype (side RG 8709b).

courte, toutefois, que les rayons ultérieurs, environ une dizaine, qui sont tous segmentés et branchus. Il n'y a apparemment qu'un seul fulcre frangeant qui longe le premier rayon mou, juste en avant de l'épine initiale. Les petits actinotriches de l'extrémité des rayons sont visibles sur la face RG 8709a mais pas sur la face RG 8709b.

Le squelette axial (Figs 7, 14)

Quelques vertèbres sont conservées sur les plaques RG 8140 et RG 8707. Ce sont des cylindres osseux très peu épais qui entourent la notochorde. Les arcs neuraux sont autogènes. On observe quelques débris de côtes allongées, grêles et quelque peu renflées à leur extrémité proximale pour l'articulation avec l'axe vertébral.

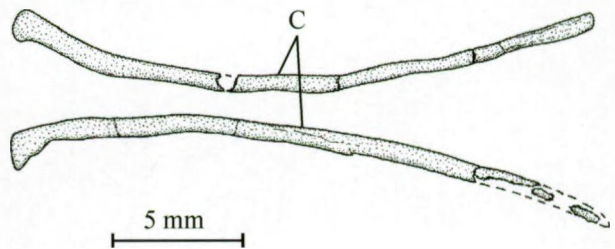


Fig. 14 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Deux côtes (RG 8140).

Fig. 14 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Two ribs (RG 8140).

Les nageoires dorsale et anale (Figs 15-16)

C'est la face RG 8709b qui présente la nageoire dorsale la mieux conservée. Elle est courte, étroite et débute en arrière des nageoires pelviennes mais en avant de la verticale de la nageoire anale. Elle comporte 10 rayons dont au moins les trois premiers sont pointus. Il n'y a pas de fulcres frangeants.

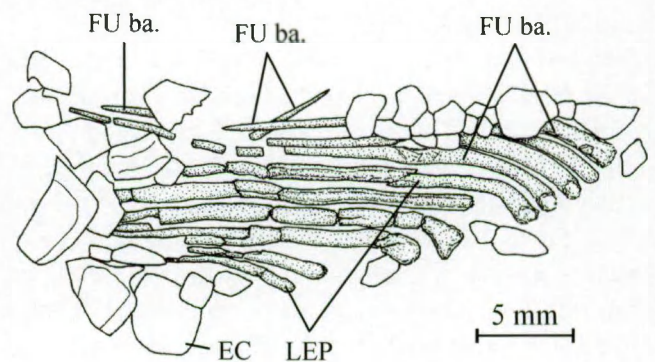


Fig. 15 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Nageoire dorsale de l'holotype (face RG 8709b).

Fig. 15 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Dorsal fin of the holotype (side RG 8709b).

En revanche, la nageoire anale est plus complète sur la face RG 9709a. Elle est également courte et étroite et débute par un rayon épineux plus court que les rayons suivants. Ces rayons ultérieurs sont segmentés et branchus. Ils semblent être au nombre de 7. Les quatre premiers sont représentés par des débris osseux. Les deux suivants n'ont laissé que des empreintes. Le dernier est conservé en os mais a été rejeté en arrière des autres suite aux aléas taphonomiques. Il n'y a pas de fulcres frangeants. On distingue aussi les restes partiels de 6 ptérygophores anaux.

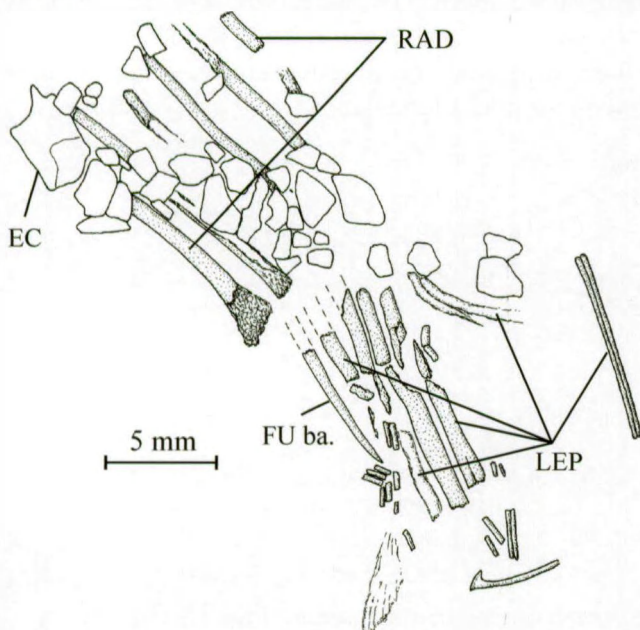


Fig. 16 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Nageoire anale de l'holotype (face RG 8709a).

Fig. 16 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Anal fin of the holotype (side RG 8709a).

Le squelette caudal (Fig. 17)

Une partie du squelette caudal se voit sur la face RG 9709b de l'holotype mais il est mal conservé et en partie recouvert par des débris d'écailles. À ce niveau, il n'y a pas de centres vertébraux ossifiés. Les sept dernières hémépines et les cinq dernières neurépines sont visibles. Les six dernières hémépines, dont le parhypural, sont longues et assez larges, tandis que la première est longue mais plus fine. Les deux hypuraux ventraux demeurent étroits. Les premiers hypuraux dorsaux se soudent en une plaque hypurale large et vaguement triangulaire. Les restes fragmentés d'un autre hypural dorsal s'observent au-dessus de cette plaque. Les neurépines sont longues, grêles et beaucoup plus fines que les hémépines. En arrière des neurépines, on observe trois uroneuraux très fins, allongés mais moins longs que les neurépines

qui précèdent. Il n'y a pas de discontinuité entre les uroneuraux et les neurépines. L'extrémité antérieure du premier uroneural surplombe l'extrémité proximale du parhypural. C'est là le niveau du segment préural 1 et donc la position normale d'un premier uroneural chez les téléostéens. On n'observe pas d'épuraux mais ils sont peut-être cachés par les débris d'écailles. Des restes de petites écailles, chevauchant la base du rayon caudal principal dorsal le plus externe, forment une série d'urodermaux.

À part l'absence de vertèbres ossifiées au niveau de la queue, c'est là un squelette caudal relativement évolué pour un "pholidophoriforme" puisqu'il est proche de l'homocercie et qu'on discerne bien la séparation entre les hypuraux ventraux et dorsaux. Chez beaucoup d'autres "Pholidophoriformes", la morphologie caudale est plus primitive, hétérocercue, avec encore une longue série de petits hypuraux qui se prolongent profondément dans le lobe dorsal de la nageoire caudale, comme c'est le cas chez les Amiiformes ou les Lepisosteiformes.

La nageoire caudale est fourchue avec des lobes allongés, pointus et plutôt étroits. Le lobe ventral est un peu plus long que le dorsal. Il y a 23 rayons principaux, 12 dans le lobe dorsal et 11 dans le lobe ventral. Tous ces rayons sont segmentés et branchus, y compris les deux rayons les plus externes, contrairement aux téléostéens "classiques" dont les rayons caudaux principaux les plus externes sont segmentés et pointus. Une grande écaille basilaire impaire est présente à la base de chaque lobe. Dans le lobe dorsal, cette écaille est suivie par 6 fulcres basilaires pointus (= rayons procurrents) et un seul fulcre frangeant. Dans le lobe ventral, il y a 4 fulcres basilaires pointus après l'écaille. Plus haut, le long du bord du rayon caudal principal le plus ventral, on observe des fragments de deux fulcres frangeants.

Les écailles (Fig. 18)

Les écailles sont de type lépisostéide, épaisses, plus ou moins rectangulaires et plus hautes que longues pour celles des flancs. On note cependant une variation importante du rapport entre la hauteur et la largeur, les écailles les plus dorsales et les plus ventrales étant à peine plus hautes que larges. Au début de la région abdominale, les écailles sont beaucoup plus hautes que les autres. Au niveau de la queue, les écailles sont plus petites, souvent losangiques et deviennent même parfois plus longues que hautes. Les écailles présentent l'articulation en tenon et mortaise (= peg and socket).

La surface des écailles est garnie d'une couche de ganoïne qui touche le bord postérieur de l'écaille mais pas le bord antérieur. Cette ganoïne est ornée

de petites ridules qui rayonnent à partir du centre de l'écaïlle et rejoignent sa base et la partie inférieure de son bord postérieur. Sur certaines écaïlles, ces ridules peuvent s'estomper et même disparaître. Il y a aussi de petites granulations peu prononcées et disposées sans ordre. Le bord postérieur de l'écaïlle est dépourvu des denticules qui s'observent parfois chez d'autres espèces de "pholidophoriformes".

Au début de la région abdominale, entre les nageoires pectorales et pelviennes, on compte, en ligne verticale du dos vers le ventre, 4 rangées de petites écaïlles, 6 rangées d'écaïlles hautes et 5 rangées de petites écaïlles. Les écaïlles de la ligne latérale forment la deuxième rangée de hautes écaïlles en partant du dos et elles se situent au-dessus du niveau de l'axe vertébral.

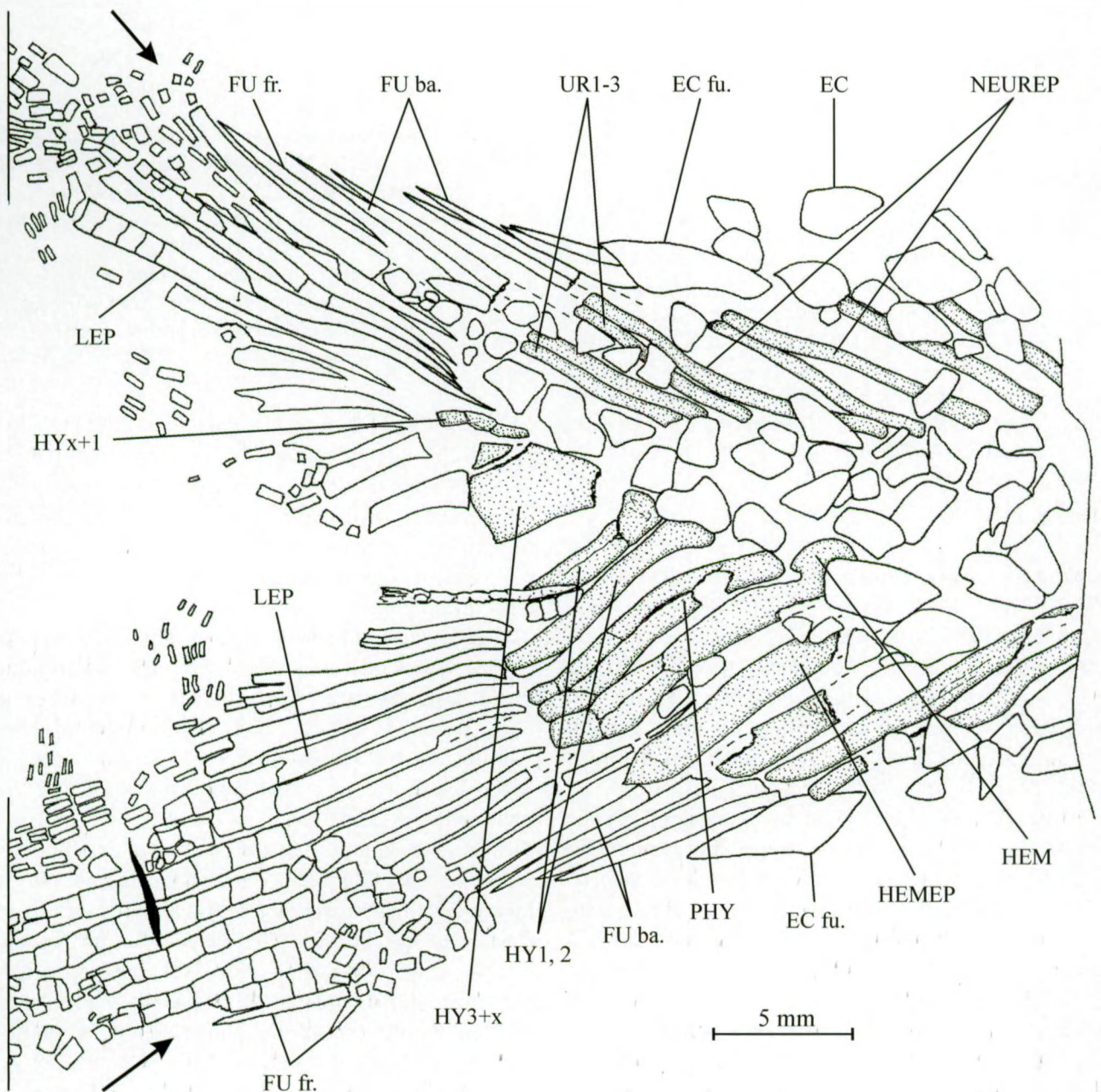


Fig. 17 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Squelette caudal et nageoire caudale de l'holotype (face RG 8709b). Les flèches désignent les lépidotriches caudaux principaux les plus externes.

Fig. 17 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Caudal skeleton and caudal fin of the holotype (side 8709b). The arrows indicate the most external principal caudal rays.

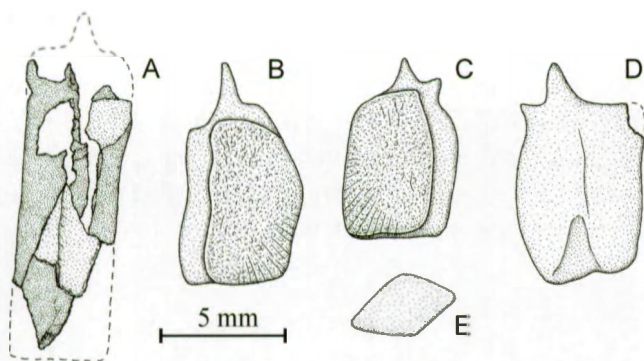


Fig. 18 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). (A) face interne d'une écaille haute des flancs entre les nageoires pectorales et pelviennes (face RG 8709a de l'holotype); (B) et (C) face externe de deux écailles hautes des flancs (RG 8140); (D) face interne d'une écaille haute des flancs (RG 8707); (E) face interne d'une petite écaille ventrale proche de la queue (face RG 8709a de l'holotype).

Fig. 18 – *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). (A) internal face of a deep flank scale between the pectoral and the pelvic fins (side RG 8709a of the holotype); (B) and (C) external face of two deep flank scales (RG 8140); (D) internal face of a deep flank scale (RG 8707); (E) internal face of a small ventral scale near the tail (side RG 8709a of the holotype).

Discussion

Steurbautichthys et *Pholidophorus* sensu stricto (Figs 19-21)

ZAMBELLI (1986: 7-9) a restreint *Pholidophorus* aux deux seules espèces *Pholidophorus bechei* AGASSIZ, 1837 et *Pholidophorus latiusculus* (Fig. 19), tout en considérant erronément la première comme l'espèce-type du genre, ainsi que l'avait fait avant lui WOODWARD (1895, 1941), NYBELIN (1966) et quelques autres.

ARRATIA (2000: 134-135) partage cette opinion mais sans se tromper quant à l'espèce-type. Pour la première fois, elle a proposé une définition de *Pholidophorus* selon la méthode cladistique, basée sur quatre caractères (son "Node C1"): (1) les frontaux larges à l'arrière mais étroits et allongés à l'avant (caractère 126[1]), (2) les écailles des flancs de type lépisostéide, plus hautes que longues, à surface et à bord postérieur lisses (caractère 136[1]), (3) les nasaux séparés par les frontaux (caractère 138[1]) et (4) les extrémités antérieures pointues des frontaux en contact avec le rostral par une zone étroite (caractère 139[1]). Pour elle, seul le quatrième caractère est autapomorphique, les trois autres étant homoplasiques.

Steurbautichthys aequatorialis possède une partie du

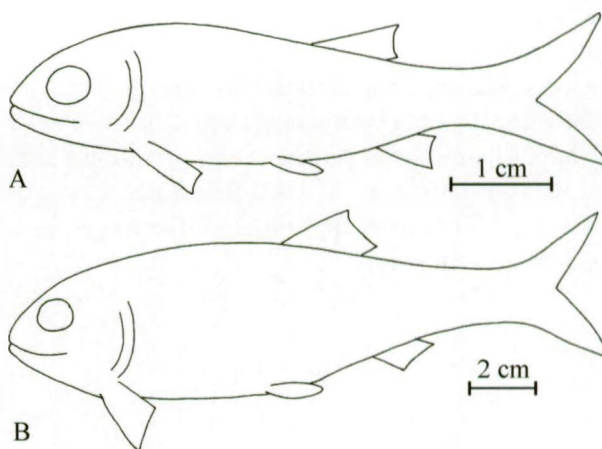


Fig. 19 – Silhouettes de (A) *Pholidophorus latiusculus* AGASSIZ, 1832 (modifié d'après WOODWARD, 1895a: pl. 14, fig. 3) et (B) *Pholidophorus bechei* AGASSIZ, 1837 (modifié d'après WOODWARD, 1895a: pl. 12, fig. 1).

Fig. 19 – Outlines of (A) *Pholidophorus latiusculus* AGASSIZ, 1832 (modified from WOODWARD, 1895a: pl. 14, fig. 3) and (B) *Pholidophorus bechei* AGASSIZ, 1837 (modified from WOODWARD, 1895a: pl. 12, fig. 1).

caractère 136[1] mais pas les caractères 126[1], 138[1] et 139[1]. Le "pholidophoridé" congolais n'appartient donc pas au genre *Pholidophorus* sensu stricto.

Au moins trois autres différences ostéologiques importantes se manifestent d'ailleurs entre ce genre, maintenant restreint à deux espèces, et *Steurbautichthys*, ainsi qu'on le verra ci-après.

Depuis la monumentale monographie de PATTERSON (1975), on connaît bien l'évolution des os dermiques du museau chez les Neopterygii (Fig. 20). Chez les plus primitifs d'entre eux (Parasemionotiformes, Amiiformes, Lepisosteiformes, Semionotiformes, Macrosemiiformes, Ionoscopiformes, etc.), les prémaxillaires, généralement dentés, se touchent, forment le milieu de l'arcade dentaire supérieure et se prolongent par une paire de processus nasaux, plus ou moins développés, qui tapissent une partie des fosses nasales et qui peuvent être percés par un foramen olfactif (Fig. 20A). Ces processus sont recouverts plus ou moins complètement par le rostral, qui porte la commissure sensorielle ethmoïdienne, et parfois partiellement par les nasaux. Chez des Neopterygii plus évolués, comme les Pachycormiformes et certains "Pholidophoriformes", tels *Ichthyokentema purbeckensis*, *Eurycormus speciosus* WAGNER, 1863 ou *Siemensichthys macrocephalus* (AGASSIZ, 1844), le prémaxillaire primitif se divise en deux pièces éventuellement dentées, d'une part, un

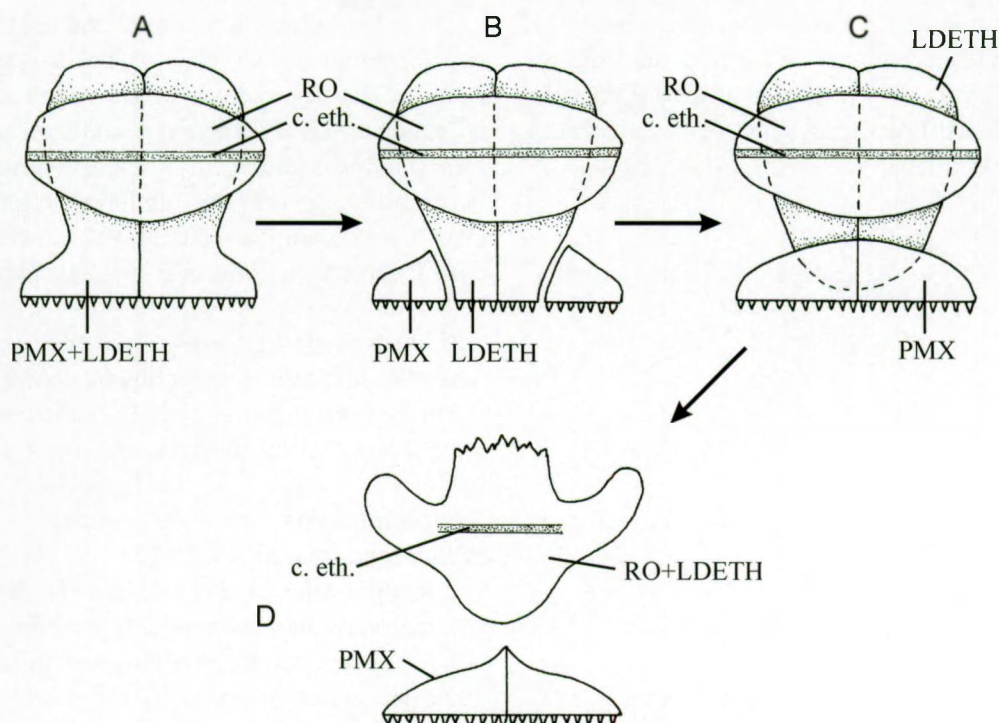


Fig. 20 – Schéma montrant l'évolution des os dermiques du museau chez les Néoptérygiens. (A) néoptérygiens primitifs; (B) *Steurbautichthys* et les trois genres du groupe *Siemenschichthys*; (C) *Pholidophorus sensu stricto*; (D) téléostéens "classiques" primitifs.

Fig. 20 – Diagram showing the evolution of the dermal bones of the snout within neopterygians. (A) primitive neopterygians; (B) *Steurbautichthys* and the three genera of the *Siemenschichthys* group; (C) *Pholidophorus sensu stricto*; (D) primitive "true" teleosts.

latérodermethmoïde médian, formé de la partie médiane de ce prémaxillaire primitif et de son processus nasal, et, d'autre part, un petit prémaxillaire latéral formé de la partie latéro-ventrale du prémaxillaire primitif (Fig. 20B). Le rostral et les nasaux sont toujours présents. Le museau de *Steurbautichthys* correspond à cette situation. Chez des "Pholidophoriformes" plus spécialisés, telles les deux espèces qui forment le genre *Pholidophorus sensu stricto*, l'ostéologie du museau évolue davantage vers la situation téléostéenne normale mais sans l'atteindre tout à fait. Les petits prémaxillaires latéraux se rejoignent sur la ligne médiane, comme le faisaient les prémaxillaires primitifs, et recouvrent les latérodermethmoïdes qui ne participent plus au bord buccal mais qui conservent leur processus nasal (Fig. 20C). Le rostral subsiste également. Chez les téléostéens "classiques" les plus primitifs, la situation a encore évolué. Quand ils existent, le rostral et les latérodermethmoïdes fusionnent pour former le revêtement osseux dermique du mésethmoïde (Fig. 20D) et ils se soudent alors souvent au supraethmoïde d'origine enchondrale. Les prémaxillaires demeurent médians.

Les néoptérygiens évolués les plus proches des "Pholidophoriformes" et donc des téléostéens dans leur ensemble possèdent une mandibule dont le bord oral est à peu près rectiligne et où le processus coronoïde est peu développé, voire inexistant. C'est le cas par exemple chez les Pachycormiformes (MAINWARING, 1978: figs 4, 7, 8; LAMBERS, 1988: fig. 1) ou les Aspidorhynchiformes (TAVERNE, 1981, fig. 4; BRITO, 1997, figs 13, 43). *Steurbautichthys* possède un tel type de mandibule mais une petite encoche (= notch) se creuse dans le bord oral du dentaire, juste en arrière de la zone dentée qui demeure longue (Fig. 21A). Chez beaucoup de "Pholidophoriformes", cette encoche s'approfondit fortement, tandis que la zone dentée du dentaire s'abaisse et se raccourcit, ce qui entraîne le développement d'un vaste processus coronoïde (Fig. 21B-E). C'est le cas notamment chez *Ichthyokentema purbeckensis*, *Pholidophoroides crenulata* (EGERTON, 1843) ainsi que chez *Pholidophorus latiusculus* et *Pholidophorus bechei*, les deux espèces qui constituent le genre *Pholidophorus sensu stricto*. Chez les téléostéens "classiques" les plus archaïques, comme *Leptolepis coryphaenoides*, la mandibule se raccourcit,

le processus coronoïde s'élève, l'encoche persiste et la partie dentée du dentaire reste courte mais s'oriente obliquement depuis la symphyse jusqu'à l'encoche (Fig. 21F). Chez des téléostéens plus évolués, l'encoche disparaît complètement.

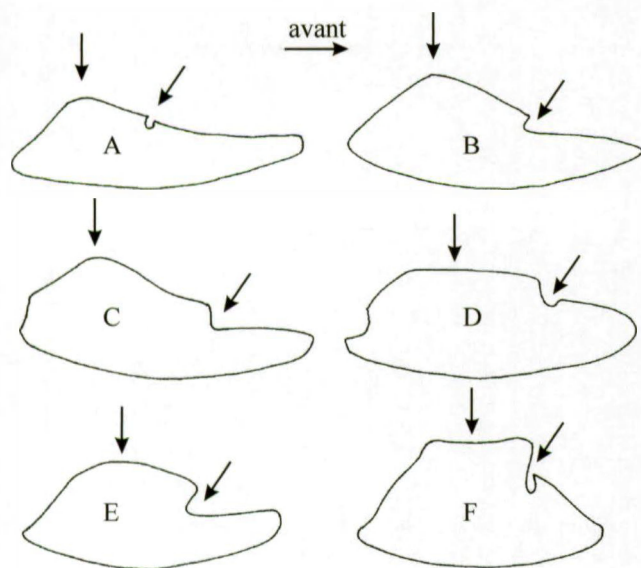


Fig. 21 – Schéma montrant l'évolution de la mandibule chez les "Pholidophoridae" et les Leptolepididae. (A) *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962); (B) *Pholidophorus latiusculus* AGASSIZ, 1832 (modifié d'après NYBELIN, 1966: pl. 15, fig. 7); (C) *Pholidophorus bechei* AGASSIZ, 1832 (modifié d'après NYBELIN, 1966: pl. 3, fig. 5); (D) *Ichthyokentema purbeckensis* (DAVIES, 1887) (modifié d'après GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9); (E) *Pholidophoroides crenulata* (EGERTON, 1843) (modifié d'après NYBELIN, 1966: pl. 15, fig. 5); (F) *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830) (obs. pers.). Pas à l'échelle. Les flèches pointent sur l'encoche leptolépidé du bord oral du dentaire et sur le processus coronoïde.

Fig. 21 – Diagram showing the evolution of the lower jaw within "Pholidophoridae" and Leptolepididae. (A) *Steurbautichthys aequatorialis* (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962); (B) *Pholidophorus latiusculus* AGASSIZ, 1832 (modified from NYBELIN, 1966: pl. 15, fig. 7); (C) *Pholidophorus bechei* AGASSIZ, 1832 (modified from NYBELIN, 1966: pl. 3, fig. 5); (D) *Ichthyokentema purbeckensis* (DAVIES, 1887) (modified from GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9); (E) *Pholidophoroides crenulata* (EGERTON, 1843) (modified from NYBELIN, 1966: pl. 15, fig. 5); (F) *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830) (pers. obs.). Not to scale. The arrows point to the leptolepid notch in the oral border of the dentary and to the coronoid process.

Steurbautichthys a perdu les fulcres frangeants aux nageoires dorsale et anale et ne conserve qu'un ou deux fulcres frangeants sur les nageoires pelviennes et caudale. En revanche, *Pholidophorus bechei* et *Pholidophorus latiusculus* possèdent des nageoires aux bords antérieurs ornés de nombreux fulcres frangeants (WOODWARD, 1895a: 451; NYBELIN, 1966: 367, 375, 376; PATTERSON, 1968: figs 1, 7; ARRATIA, 2008: figs 9, 10).

L'analyse de ces trois caractères, combinée à la nouvelle définition générique d'ARRATIA (2000) confirme donc bien que l'espèce africaine ne peut être rapportée à *Pholidophorus sensu stricto*.

Steurbautichthys et les autres espèces de "Pholidophorus" (Figs 22, 23)

Beaucoup d'espèces attribuées à «*Pholidophorus*» sont mal, voire très mal connues et leur comparaison avec le nouveau genre congolais n'est guère utile. Ces espèces ainsi que celles mises en synonymie ne seront donc pas envisagées ci-après. Quant à celles rangées depuis dans d'autres genres, elles seront évoquées lorsque les genres concernés seront passés en revue.

"*Pholidophorus*" *pusillus* AGASSIZ, 1832 du Trias supérieur d'Autriche possède un troisième infraorbitaire nettement plus long que chez *Steurbautichthys* et son préoperculaire est également de forme très différente, avec une très courte branche dorsale. Le canal sensoriel, situé à mi-largeur de la branche ventrale, est garni de nombreux canalicules secondaires (NYBELIN, 1966: fig. 6).

Selon WOODWARD (1895a: 453), "*Pholidophorus*" *pachysomus* EGERTON, 1852 du Jurassique inférieur d'Angleterre ne diffère de *Pholidophorus bechei* que par sa taille plus grande, ce qui n'est pas un réel critère de séparation spécifique. La première espèce pourrait donc être mise en synonymie de la seconde.

"*Pholidophorus*" *hartmani* EGERTON, 1843, "*Pholidophorus*" *micronyx* AGASSIZ, 1844, "*Pholidophorus*" *higginsii* EGERTON, 1854 et "*Pholidophorus*" *granulatus* EGERTON, 1854 sont des espèces du Trias supérieur et du Jurassique d'Europe. Elles diffèrent toutes de *Steurbautichthys* par leur nageoire dorsale opposée aux pelviennes, leurs écailles à bord postérieur denticulé et par d'autres détails ostéologiques (WOODWARD, 1895a: 462, 470, 473, pl. 13, figs 2, 3; ARAMBOURG, 1935: figs 6, 7).

De toutes les espèces attribuées à "*Pholidophorus*" mais qui n'appartiennent pas au genre *sensu stricto*, "*Pholidophorus*" *germanicus* QUENSTEDT, 1858 du Jurassique inférieur d'Allemagne et d'Angleterre est le seul dont le neurocrâne soit connu de façon détaillée

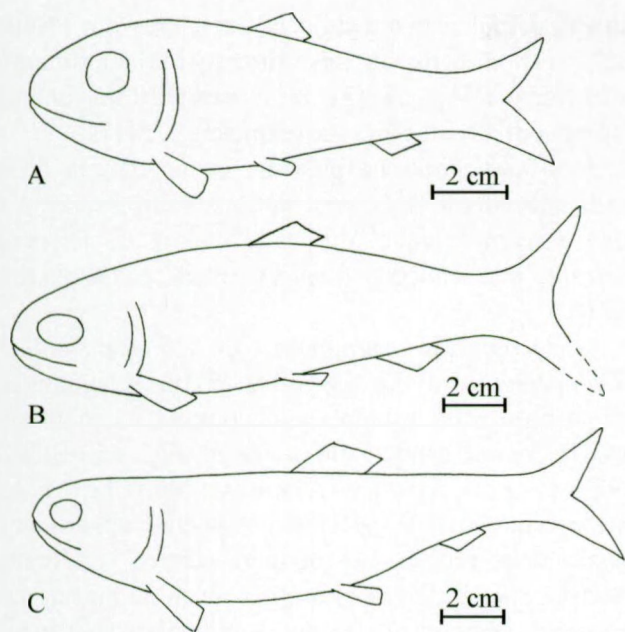


Fig. 22 – Silhouettes de (A) “*Pholidophorus*” *hartmani* EGERTON, 1843 (modifié d’après ARAMBOURG, 1935: pl. 1, fig. 5), (B) “*Pholidophorus*” *germanicus* QUENSTEDT, 1858 (modifié d’après ARAMBOURG, 1935: pl. 3, fig. 3) et (C) “*Pholidophorus*” *gaudryi* SAUVAGE, 1893 (modifié d’après ARAMBOURG, 1935: pl. 3, fig. 2).

Fig. 22 – Outlines of (A) “*Pholidophorus*” *hartmani* EGERTON, 1843 (modified from ARAMBOURG, 1935: pl. 1, fig. 5), (B) “*Pholidophorus*” *germanicus* QUENSTEDT, 1858 (modified from ARAMBOURG, 1935: pl. 3, fig. 3) and (C) “*Pholidophorus*” *gaudryi* SAUVAGE, 1893 (modified from ARAMBOURG, 1935: pl. 3, fig. 2).

grâce à l’ouvrage de PATTERSON (1975). Il diffère de *Steurbautichthys* par ses latérodermethmoïdes édentés mais tuberculés et ses frontaux qui touchent le rostral (ibid., 1975: fig. 121) ainsi que par sa nageoire dorsale opposée aux pelviennes et ses écailles faiblement rugueuses (WOODWARD, 1895a: 459).

“*Pholidophorus*” *gaudryi* SAUVAGE, 1893 du Jurassique inférieur de France se démarque de *Steurbautichthys* par son préoperculaire dont la branche dorsale est plus courte que la ventrale et par sa nageoire dorsale opposée aux pelviennes (ARAMBOURG, 1935: 24, pl. 3, fig. 2).

“*Pholidophorus*” *netchkini* GORIZDRO-KULCZYCKA, 1926 du Jurassique supérieur de Russie se différencie de *Steurbautichthys* par ses prémaxillaires jointifs en avant du rostral, son petit préoperculaire en forme de croissant, sa mandibule brève mais très haute, sa nageoire dorsale opposée aux pelviennes et ses écailles de type lépisostéide, à épaisse couche de ganoïne et

dont certaines sont ornées de ridules parallèles qui aboutissent aux denticules du bord externe (YAKOVLEV, 1962: 90-93, figs 1, 2). La mâchoire inférieure de ce poisson est particulièrement intéressante. Elle est courte, avec une région symphysaire étroite, un bord oral denticulé très raccourci, orienté obliquement, suivi d’une encoche, et un processus coronoïde très large et très élevé (Fig. 23A; YAKOVLEV, 1962: fig. 2). Une telle mandibule ressemble à celle du genre *Proleptolepis* NYBELIN, 1974 du Jurassique inférieur d’Europe et d’Amérique du Sud (Fig. 23B; NYBELIN, 1974: fig. 16A, B, pl. 14, fig. 2; ARRATIA & SCHULTZE, 1999: fig. 8A, B) et se rapproche même déjà beaucoup de celle de *Leptolepis coryphaenoides* (Fig. 21F). Pour ce caractère, “*Ph.*” *netchkini* se montre l’un des plus évolués parmi les “*Pholidophoridae*”. En fait, *Proleptolepis* ne diffère de lui que par ses fines écailles cycloïdes. Il est dommage que le squelette caudal de “*Ph.*” *netchkini* ne soit pas connu et qu’on ne sache pas s’il était de type “*pholidophoride*” ou “*leptolépide*”.

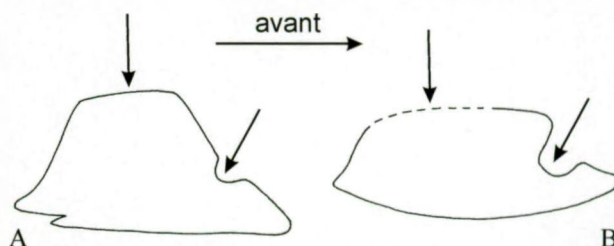


Fig. 23 – Contours des mandibules de (A) “*Pholidophorus*” *netchkini* GORIZDRO-KULCZYCKA, 1926 (modifié d’après YAKOVLEV, 1962: fig. 2) et de *Proleptolepis furcata* NYBELIN, 1966 (modifié d’après NYBELIN, 1966: pl. 14, fig. 2).

Fig. 23 – Outlines of the lower jaws of (A) “*Pholidophorus*” *netchkini* GORIZDRO-KULCZYCKA, 1926 (modified from YAKOVLEV, 1962: fig. 2) and of *Proleptolepis furcata* NYBELIN, 1966 (modified from NYBELIN, 1966: pl. 14, fig. 2).

“*Pholidophorus*” *domeykanus* ARRATIA *et al.*, 1975, du Jurassique supérieur du Chili, est une espèce incomplètement connue mais particulièrement intéressante à comparer avec *Steurbautichthys* car, du point de vue paléogéographique, elle appartient, comme lui, au bloc ouest du Gondwana en fragmentation. Elle diffère du genre congolais par son canal sensoriel préoperculaire qui longe le bord antérieur de l’os et qui supporte plusieurs longs canalicules secondaires, par sa nageoire dorsale opposée aux pelviennes et par ses écailles dont la couche de ganoïne est réduite (ARRATIA *et al.*, 1975: 6, fig. 3).

“*Pholidophorus*” *friedeni* DELSATE, 1999 du

Jurassique inférieur du Grand-Duché de Luxembourg se différencie de *Steurbautichthys* par son large maxillaire, sa mandibule garnie d'un processus coronoïde marqué, ses multiples petits postorbitaires, son préoperculaire en forme de croissant et à branche dorsale courte, son canal sensoriel préoperculaire portant de nombreux canalicules latéraux, ses fulcres aux nageoires impaires et ses écailles à bord postérieur denticulé (DELSATE, 1999: figs 2, 3, 5, 7, 9).

Steurbautichthys et le groupe *Siemensichthys*

(Figs 24, 25)

Siemensichthys ARRATIA, 2000 a été créé pour deux espèces du Jurassique supérieur d'Allemagne, *Pholidophorus macrocephalus* AGASSIZ, 1844, désigné comme l'espèce-type, et *Siemensichthys siemensii* ARRATIA, 2000, une espèce nouvelle. ARRATIA (2000:

fig. 20) définit ce genre par deux caractères (son "Node B2"): (1) la perte du postorbitaire (= suborbitaire) (caractère 21[1]) et (2) la présence d'un unique supramaxillaire très allongé (caractère 135[1]).

Steurbautichthys ne présente aucun de ces deux traits spécialisés et ne peut donc pas être rapporté à *Siemensichthys* lequel diffère d'ailleurs de l'espèce africaine par beaucoup d'autres caractères (ARRATIA, 2000).

Le complexe urophore de *Siemensichthys macrocephalus* a été figuré de façon schématique sur la base d'un exemplaire incomplet ne montrant que la région caudale du poisson (Fig. 25; BIESE, 1927: pl. 8). Cependant, ARRATIA (2000: 125) n'est pas certaine que le spécimen concerné appartienne bien à cette espèce. Les derniers centres vertébraux caudaux sont entièrement ossifiés jusqu'au niveau des hypuraux ventraux mais non jointifs. Ils sont formés d'un chordacentre entouré par les arcocentres dorsaux et ventraux fusionnés (ibid., 2000: 123). La vertèbre préurale 1 porte une neurépine un peu plus courte que les précédentes. Le premier hypural ventral est plus allongé que les suivants et considérablement élargi comme chez les téléostéens "classiques", le deuxième hypural restant étroit. Il y a au moins trois hypuraux dorsaux et probablement plus, les derniers pouvant être cachés sous les lépidotriches. Les uroneuraux sont étroits et allongés mais leur nombre semble très réduit. Aucun épural n'est conservé. Les deux lobes de la nageoire caudale sont identiques et leurs bords sont ornés de nombreux fulcres frangeants. C'est là un complexe urophore notablement différent de celui de *Steurbautichthys*.

ARRATIA (2000: fig. 20) intègre *Siemensichthys* dans un groupe plus vaste qui contient aussi les genres *Ankylophorus* GAUDANT, 1978, du Jurassique supérieur de France, et *Eurycormus* WAGNER, 1863, du Jurassique supérieur d'Allemagne (Fig. 23).

Dans son schéma phylogénétique, *Siemensichthys* et *Ankylophorus* partagent trois caractères (son "Node B1"): (1) le quatrième infraorbitaire très vaste (caractère 20[1]), (2) les canalicules secondaires du canal sensoriel préoperculaire atteignant les bords ventral et postéro-ventral du préoperculaire dans la branche inférieure de l'os (caractère 37[1]) et (3) la présence de trois rangées d'écailles plus hautes que longues entre l'arrière du cleithrum et l'avant de la nageoire anale (caractère 140[1]). *Ankylophorus* se démarque cependant de *Siemensichthys* par la présence de deux supramaxillaires (DE SAINT-SEINE, 1949: fig. 94; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2). Ces deux genres ont, à leur tour, un caractère en commun avec *Eurycormus*

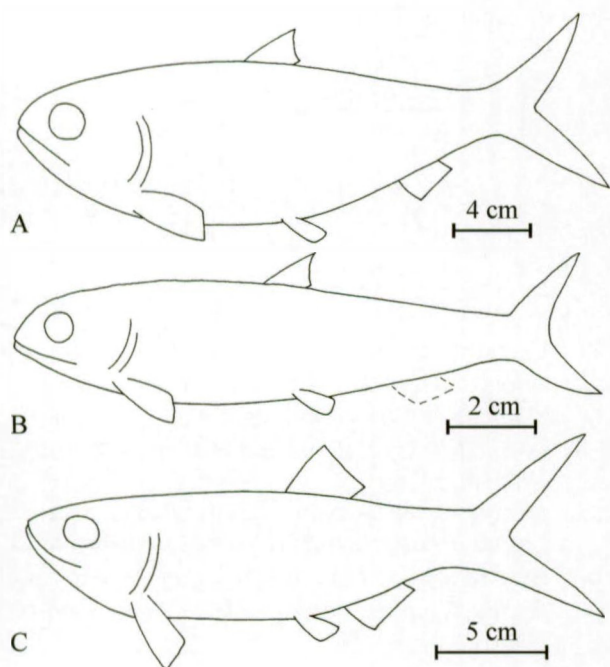


Fig. 24 – Silhouettes de (A) *Siemensichthys macrocephalus* (AGASSIZ, 1844) (modifié d'après LAMBERS, 1999: fig. 7), (B) *Ankylophorus similis* (WOODWARD, 1895) (modifié d'après GAUDANT, 1979: pl. 1, fig. 1) et (C) *Eurycormus speciosus* WAGNER, 1863 (modifié d'après GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421A).

Fig. 24 – Outlines of (A) *Siemensichthys macrocephalus* (AGASSIZ, 1844) (modified from LAMBERS, 1999: fig. 7), (B) *Ankylophorus similis* (WOODWARD, 1895) (modified from GAUDANT, 1979: pl. 1, fig. 1) and (C) *Eurycormus speciosus* WAGNER, 1863 (modified from GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421A).

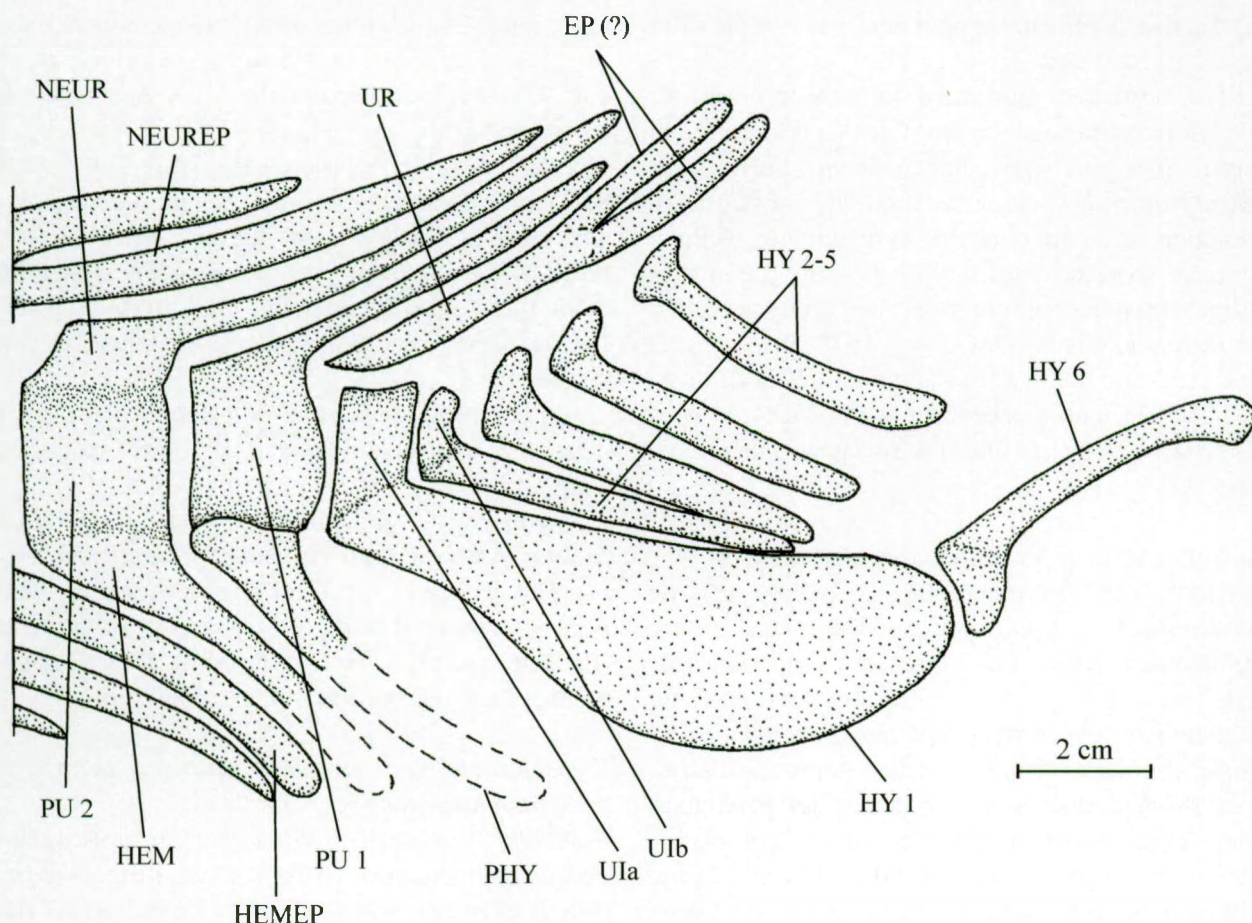


Fig. 25 – Squelette caudal attribué à *Siemenschthys macrocephalus* (AGASSIZ, 1844) par BIESE, 1927 (modifié d'après BIESE, 1927: pl. 8).

Fig. 25 – Caudal skeleton attributed to *Siemenschthys macrocephalus* (AGASSIZ, 1844) by BIESE, 1927 (modified from BIESE, 1927: pl. 8).

(son "Node B"): la pointe antérieure du museau formée par les latérodermethmoïdes qui rejettent latéralement les prémaxillaires (caractère 137[1]).

Steurbautichthys possède le caractère 140[1] mais pas les caractères 20[1] et 37[1]. *Ankylophorus* diffère aussi de l'espèce congolaise par le grand développement de son antorbitaire et de ses infraorbitaires postérieurs, par sa nageoire dorsale qui débute en avant des pelviennes, par la présence de fulcres frangeants aux nageoires et par ses écailles épineuses et décorées de fortes rides (GAUDANT, 1978: 104, 105 et pl. 1, figs 1-3). Ces deux genres sont donc notablement différents.

En revanche, *Steurbautichthys* partage le caractère 137[1] avec les trois genres du groupe *Siemenschthys*. Toutefois, ce caractère est de peu de valeur en matière phylogénétique puisque, comme on l'a vu plus haut, il est simplement un stade intermédiaire dans l'évolution des os dermiques du museau des néoptérygiens. Il ne concerne pas seulement les genres du groupe *Siemenschthys* et *Steurbautichthys* mais

aussi "*Pholidophorus*" *germanicus* (PATTERSON, 1975: fig. 121), les Ichthyokentemidae (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 6; PATTERSON, 1975: fig. 150), les Catervariolidae (obs. pers.) et les Pachycormiformes (PATTERSON, 1975: fig. 139; MAINWARING, 1978: figs 2, 3).

Quant à *Eurycormus*, il se différencie de *Steurbautichthys* par la branche ventrale allongée de son préoperculaire, la présence de trois postorbitaires, l'important développement des canalicules secondaires des canaux sensoriels orbitaire et préoperculaire, ses nageoires dorsale et ventrales dont l'origine se situe au même niveau suite au recul de la ceinture pelvienne vers la nageoire anale, la présence de fulcres frangeants aux nageoires impaires ainsi que par la forme amioïde et épineuse des écailles, ce dernier caractère, rarissime chez les "Pholidophoriformes", le différenciant aussi de *Siemenschthys* et de *Ankylophorus* (WOODWARD, 1895a: 352; NYBELIN, 1963: fig. 13; PATTERSON, 1973: fig. 14; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: figs 1, 2B,

14C). Le fossile africain ne peut donc pas non plus être intégré à *Eurycormus*.

Il faut remarquer également qu'outre le fait qu'ils partagent le même stade évolutif des os dermiques du museau, *Siemensichthys*, *Ankylophorus*, *Eurycormus* et *Steurbauchthys* en sont aussi au même degré d'évolution en ce qui concerne la mandibule. Celle-ci est longue, avec un bord oral du dentaire à peu près rectiligne, un processus coronoïde peu prononcé et une zone dentée allongée (GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2; ARRATIA, 2000: fig. 8, 15E, F; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: 25). On ignore cependant si l'encoche du bord oral existait déjà ou non chez les trois genres du groupe *Siemensichthys*.

Steurbauchthys et les *Ankylophoridae* (Fig. 26)

GAUDANT (1978) rapproche *Ankylophorus* de *Lehmanophorus*. GAUDANT, 1978, un autre "pholidophoriforme" du Jurassique supérieur de France. Les deux genres se ressemblent en effet beaucoup par leur forme générale. *Lehmanophorus* possède, comme *Ankylophorus*, deux supramaxillaires, une nageoire dorsale située en avant des pelviennes et des lépidotriches dorsaux et anaux très élargis au-dessus d'une base étroite (ibid., 1978: pl. 2, fig. 2). Il diffère cependant d'*Ankylophorus* par deux caractères principaux, l'absence de fulcres frangeants aux nageoires dorsale et anale ainsi que la possession d'écailles ganoïdes à surface ornée de fortes granulations disposées en rangées (ibid., 1978: 105, pl. 2, fig. 3), alors qu'*Ankylophorus* possède des fulcres frangeants à la dorsale (anale inconnue) et des écailles ganoïdes ornées de crêtes et à bord postérieur denticulé (ibid., 1978: 103, pl. 1, fig. 3).

GAUDANT (1978: 113) réunit *Ankylophorus* et *Lehmanophorus* dans une nouvelle famille particulière, les *Ankylophoridae*, qu'il définit essentiellement par deux caractères: (1) l'hypertrophie des infraorbitaires

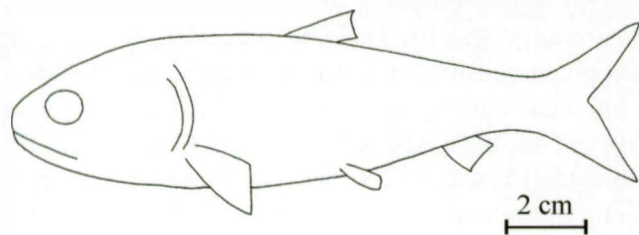


Fig. 26 – Silhouette de *Lehmanophorus segusianus* (DE SAINT-SEINE, 1949) (modifié d'après DE SAINT-SEINE, 1949: pl. 23, fig. B).

Fig. 26 – Outline of *Lehmanophorus segusianus* (DE SAINT-SEINE, 1949) (modified from DE SAINT-SEINE, 1949: pl. 23, fig. B).

postérieurs, lesquels atteignent le préoperculaire, faisant du même coup disparaître le ou les postorbitaires, ainsi que (2) la présence d'un maxillaire denté, long, étroit et à bord oral presque rectiligne.

ARRATIA (2000) ne traite pas de *Lehmanophorus* et ne l'inclut donc pas dans son groupe *Siemensichthys* aux côtés d'*Ankylophorus*. Or, ces deux caractères précités sont partagés par *Siemensichthys* (ARRATIA, 2000: figs 7-9). Il semble donc clair qu'*Ankylophorus*, *Lehmanophorus* et *Siemensichthys* forment une unité taxonomique.

En revanche, *Steurbauchthys* ne présente pas ces deux caractères, ce qui l'exclut de l'unité taxonomique en question.

Eurycormus, le troisième genre du groupe *Siemensichthys* d'ARRATIA (2000), n'appartient pas, lui non plus, à cette unité puisqu'il possède un maxillaire à bord oral courbe et trois postorbitaires (= suborbitaires) (PATTERSON, 1973 : fig. 14; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421C; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 2B).

Steurbauchthys et les autres genres de "Pholidophoridae" (Fig. 27)

Baleiichthys ROHON, 1890 comporte trois espèces, *Baleiichthys graciosa* ROHON, 1890, l'espèce-type, et *Baleiichthys lata* ROHON, 1890 du Jurassique supérieur de Sibérie ainsi que *Baleiichthys antingensis* LIU, 1955 du Crétacé inférieur de Chine. L'ostéologie du genre demeure quasi inconnue. ROHON (1890) n'en dit presque rien et LIU (1955) reste également très superficiel dans sa description. Ce genre diffère de *Steurbauchthys* par la présence de nombreux fulcres frangeants sur les bords des nageoires impaires et par la serrature du bord postérieur des écailles (ibid., 1955: fig. 1a, b).

Pholidophoristion WOODWARD, 1941 est représenté par quatre espèces, *Pholidophoristion ornatus* (AGASSIZ, 1844) du Jurassique supérieur d'Angleterre et de France et du Crétacé inférieur d'Helgoland, l'espèce-type, *Pholidophoristion micronyx* (AGASSIZ, 1844) et *Pholidophoristion ovatus* (WAGNER, 1863), tous deux du Jurassique supérieur d'Allemagne, et *Pholidophoristion spaethi* (TAVERNE, 1981) du Crétacé inférieur d'Helgoland. Leur ostéologie est imparfaitement connue. Ces quatre formes se différencient de *Steurbauchthys* par leur corps trapu, leur nageoire dorsale opposée ou antérieure aux pelviennes et leurs écailles lépisostéides ornées de rides et à bord postérieur fortement denticulé (GAUDANT, 1978: pl. 4, figs 1, 3, 4; TAVERNE, 1981: figs 7-9).

Le genre *Pholidophoroides* WOODWARD, 1941 est composé des espèces *Pholidophoroides crenulata* (EGERTON, 1843), l'espèce-type, et *Pholidophoroides*

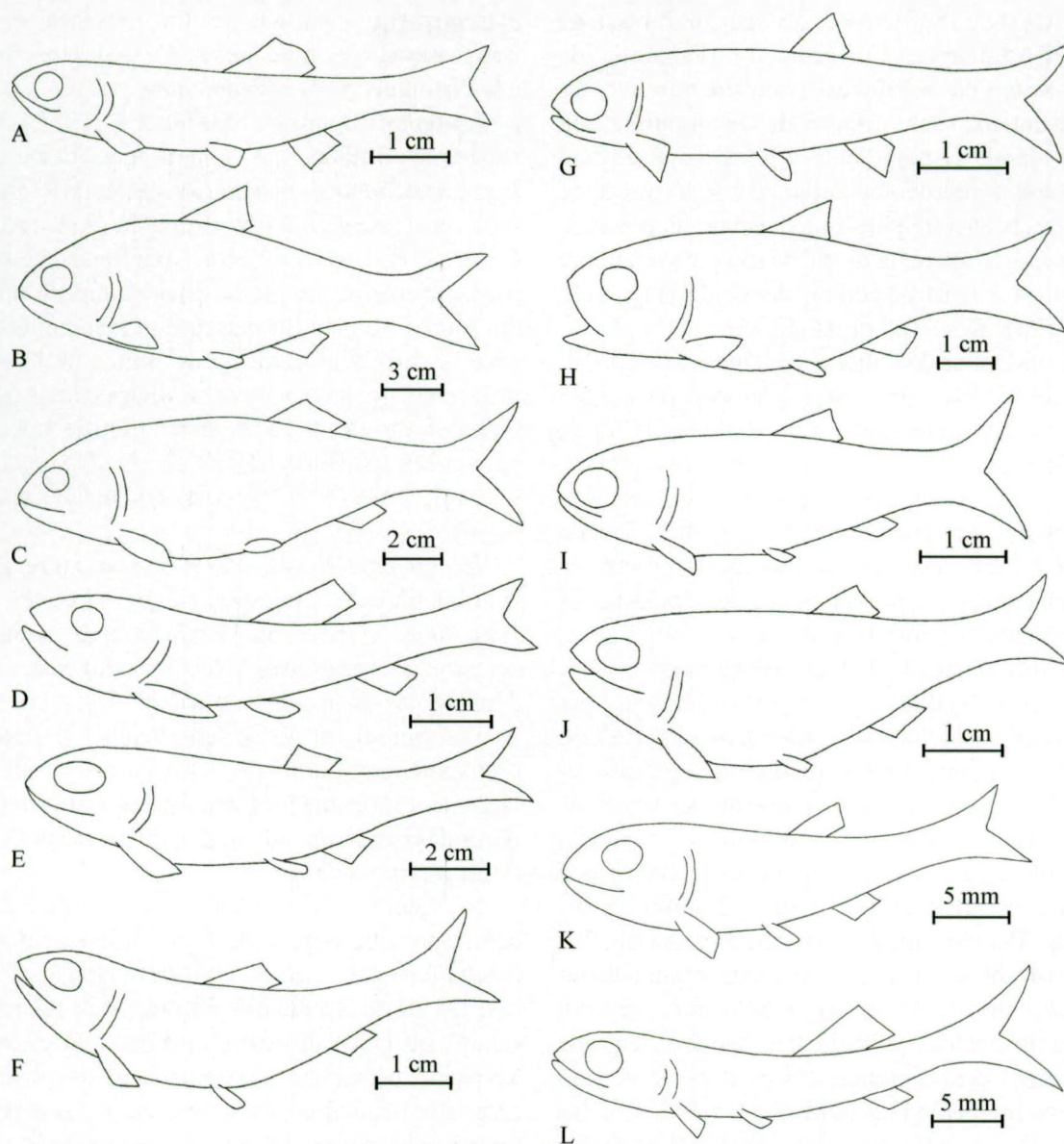


Fig. 27 – Silhouettes de (A) *Baleiichthys graciosa* ROHON, 1890 (modifié d'après ROHON, 1890: pl. 1, fig. 8), (B) *Pholidophoristion ovatus* (WAGNER, 1868) (modifié d'après GAUDANT, 1978: pl. 4, fig. 1), (C) *Pholidophoroides limbata* (AGASSIZ, 1833) (modifié d'après WOODWARD, 1895a: pl. 12, fig. 7), (D) *Hungkiichthys anni* LIU & WANG, 1961 (modifié d'après LIU & WANG, 1961: pl. 1, fig. 1), (E) *Pholidophoropsis maculata* NYBELIN, 1966 (modifié d'après NYBELIN, 1961: pl. 14, fig. 1), (F) *Parapholidophorus nybelini* ZAMBELLI, 1975 (modifié d'après ZAMBELLI, 1975: pl. 1, figs 1-3), (G) *Hengnania gracilis* WANG, 1977 (modifié d'après WANG, 1977: fig. 1), (H) *Pholidophorichthys inermis* GAUDANT, 1978 (modifié d'après GAUDANT, 1978: pl. 3, fig. 1), (I) *Pholidoctenus serianus* ZAMBELLI, 1978 (modifié d'après ZAMBELLI, 1978: pl. 1, figs 1-3), (J) *Pholidorhynchodon malzannii* ZAMBELLI, 1980 (modifié d'après ZAMBELLI, 1980: fig. 1), (K) *Jialingichthys serratus* SU, 1983 (modifié d'après SU, 1983: pl. 2, figs 1, 2) et (L) *Neobaleiichthys chikuensis* SU, 1985 (modifié d'après SU, 1985: pl. 3, figs 1, 3).

Fig. 27 – Outlines of (A) *Baleiichthys graciosa* ROHON, 1890 (modified from ROHON, 1890: pl. 1, fig. 8), (B) *Pholidophoristion ovatus* (WAGNER, 1868) (modified from GAUDANT, 1978: pl. 4, fig. 1), (C) *Pholidophoroides limbata* (AGASSIZ, 1833) (modified from WOODWARD, 1895a: pl. 12, fig. 7), (D) *Hungkiichthys anni* LIU & WANG, 1961 (modified from LIU & WANG, 1961: pl. 1, fig. 1), (E) *Pholidophoropsis maculata* NYBELIN, 1966 (modified from NYBELIN, 1961: pl. 14, fig. 1), (F) *Parapholidophorus nybelini* ZAMBELLI, 1975 (modified from ZAMBELLI, 1975: pl. 1, figs 1-3), (G) *Hengnania gracilis* WANG, 1977 (modified from WANG, 1977: fig. 1), (H) *Pholidophorichthys inermis* GAUDANT, 1978 (modified from GAUDANT, 1978: pl. 3, fig. 1), (I) *Pholidoctenus serianus* ZAMBELLI, 1978 (modified from ZAMBELLI, 1978: pl. 1, figs 1-3), (J) *Pholidorhynchodon malzannii* ZAMBELLI, 1980 (modified from ZAMBELLI, 1980: fig. 1), (K) *Jialingichthys serratus* SU, 1983 (modified from SU, 1983: pl. 2, figs 1, 2) and (L) *Neobaleiichthys chikuensis* SU, 1985 (modified from SU, 1985: pl. 3, figs 1, 3).

limbata (AGASSIZ, 1833), toutes les deux du Jurassique inférieur d'Angleterre. Ce genre se démarque de *Steurbautichthys* par ses nasaux complètement séparés par les frontaux, ses prémaxillaires jointifs, son maxillaire élargi, sa mandibule à bord denté abaissé et à processus coronoïde marqué, son troisième infraorbitaire beaucoup plus long que haut, la présence d'un seul supraorbitaire, la forme de son préoperculaire et ses écailles à bord postérieur denticulé (Fig. 21E; NYBELIN, 1966: figs 9-12, pl. 15, fig. 5).

Le "pholidophoridé" monospécifique *Hungkiichthys* LIU & WANG, 1961 est connu par un unique spécimen du Jurassique moyen du Sinkiang (Chine). C'est un petit poisson à grosse tête, au corps allongé, long de 7 cm, et à longues nageoires pectorales. Son crâne demeure très mal connu. Sa nageoire caudale faiblement bilobée, ses fulcres frangeants ornant les bords des nageoires impaires et ses écailles lépisostéides à bord postérieur pectiné (LIU & WANG, 1961: pl. 1, figs 1-3) le différencient de *Steurbautichthys*.

Pholidolepis NYBELIN, 1966 est représenté par deux espèces, *Pholidolepis dorsetensis* NYBELIN, 1966 du Jurassique inférieur d'Angleterre, l'espèce-type, et *Pholidolepis africana* (GARDINER, 1960) du Trias supérieur de Tanzanie. L'ostéologie crânienne de la seconde espèce est nettement mieux connue que celle de la première dont la tête est mal conservée. Ils diffèrent de *Steurbautichthys* par leurs prémaxillaires jointifs en avant du petit rostral (connu uniquement chez *Ph. africana*), leurs nasaux complètement séparés par l'extrémité antérieure étroite des frontaux, le grand développement des supramaxillaires dont le second devient aussi ou même plus large que le maxillaire, les nombreux canalicules secondaires du canal sensoriel préoperculaire, la nageoire dorsale opposée aux pelviennes, les fulcres frangeants du lobe dorsal de la queue (connus uniquement chez *Ph. dorsetensis*) et leurs fines écailles cycloïdes (GARDINER, 1960: fig. 48; NYBELIN, 1966: figs 7, 8, pl. 7, 1974: fig. 34).

Pholidophoropsis NYBELIN, 1966 comporte deux espèces du Jurassique inférieur d'Angleterre, *Pholidophoropsis caudalis* (WOODWARD, 1895), l'espèce-type, et *Pholidophoropsis maculata* NYBELIN, 1966. Leurs crânes restent assez mal connus vu le mauvais état de conservation des spécimens (NYBELIN, 1966: figs 13-15). Leurs fines écailles amioïdes (SCHULTZE, 1996: fig. 6) les séparent nettement de *Steurbautichthys*.

Le genre monospécifique *Seefeldia* NYBELIN, 1974 du Trias supérieur d'Autriche a été rapporté aux Pholidophoridae mais avec un certain doute. Il demeure très mal connu, NYBELIN (1974: 167-168, fig. 33, pl. 27, 28, fig. 1, 2) n'en ayant donné qu'une description

extrêmement superficielle. La présence de fulcres frangeants sur les nageoires et d'écailles très fines suffit à le distinguer de *Steurbautichthys*.

Parapholidophorus ZAMBELLI, 1975 du Trias supérieur d'Italie est connu par deux espèces, *Parapholidophorus nybelini* ZAMBELLI, 1975, l'espèce-type, et *Parapholidophorus caffii* (AIRAGHI, 1903). Il diffère de *Steurbautichthys* par ses nasaux séparés par les frontaux, ses prémaxillaires jointifs, son rostral qui touche au bout du museau, sa mandibule articulée avec le carré à la verticale du milieu de l'orbite, son préoperculaire à large branche ventrale mais très courte, sa nageoire dorsale opposée aux pelviennes (NYBELIN, 1966: fig. 5; ZAMBELLI, 1975: figs 1-2, 1986: fig. 2C; ARRATIA & HERZOG, 2007: fig. 6).

Hengnanina WANG, 1977 est un autre genre de "pholidophoridé" monospécifique, trouvé dans le Jurassique inférieur du Hunan (Chine) à plus d'une centaine d'exemplaires. C'est un petit poisson qui ne dépasse pas 5 cm de longueur (WANG, 1977: pl. 1). Sa description est assez superficielle. Il possède des prémaxillaires jointifs en avant du rostral, des nasaux largement en contact et des fulcres frangeants sur les bords des nageoires, autant de caractères qui l'éloignent de *Steurbautichthys*.

Le genre *Pholidophoretetes* GRIFFITH, 1977 est connu par une espèce du Trias supérieur d'Autriche, *Pholidophoretetes salvus* GRIFFITH, 1977. Il présente une mâchoire supérieure édentée, des prémaxillaires jointifs en avant du rostral, un maxillaire élargi dans sa partie postérieure, un minuscule supramaxillaire antérieur suivi d'un long supramaxillaire postérieur, un préoperculaire dont la partie ventrale s'allonge nettement en oblique, un canal sensoriel préoperculaire qui porte de nombreux canalicules secondaires à sa base, un operculaire plus petit que le sous-operculaire, des nageoires dorsale et anale opposées l'une à l'autre et des fulcres frangeants sur les bords de toutes les nageoires (GRIFFITH, 1977: fig. 28), autant de caractères qui éloignent ce genre de *Steurbautichthys*.

Pholidophorichthys GAUDANT, 1978 du Jurassique supérieur de France n'est représenté que par une espèce, *Pholidophorichthys inermis* GAUDANT, 1978. C'est un petit poisson à tête volumineuse et corps assez court (GAUDANT, 1978: pl. 3, fig. 1). Il diffère de *Steurbautichthys* par ses proportions corporelles, ses prémaxillaires jointifs, sa mandibule pourvue d'un processus coronoïde bien marqué, sa nageoire dorsale qui débute en avant des pelviennes, ses fulcres frangeants bordant le lobe dorsal de la nageoire caudale et ses écailles au bord postérieur pectiné.

Le “pholidophoridé” *Philodactenus* ZAMBELLI, 1978 est représenté par une unique espèce du Trias supérieur de l’Italie, *Philodactenus serianus* ZAMBELLI, 1978. Il se différencie de *Steurbaulichthys* par ses prémaxillaires jointifs en avant du rostral, son supramaxillaire antérieur atrophié, ses nombreux os crâniens et scapulaires ornés d’épines, son préoperculaire divisé en deux parties, sa mandibule à bord oral denté abaissé et à processus coronoïde bien marqué, ainsi que par ses écailles des flancs à bord postérieur épineux (ZAMBELLI, 1978: figs 1, 2, 5).

Pholidorhynchodon ZAMBELLI, 1980 est un autre “pholidophoridé” monospécifique du Trias supérieur d’Italie. *Pholidorhynchodon malzannii* ZAMBELLI, 1980 possède une mandibule semblable à celle de *Steurbaulichthys* et des genres du groupe *Siemensichthys*, avec un bord oral rectiligne, un processus coronoïde peu développé et une encoche derrière la partie dentée (ZAMBELLI, 1980b: fig. 5B). Les prémaxillaires sont séparés par les latérodermethmoïdes dentés mais ceux-ci ont fusionnés entre eux et avec le rostral (ibid., 1980b: fig. 2), ce qui différencie ce genre du groupe *Siemensichthys* et de *Steurbaulichthys*. La soudure des latérodermethmoïdes dentés à la face interne du rostral est connue chez les *Pachycormiformes* (PATTERSON, 1975: fig. 139; MAINWARING, 1978: fig. 3) et, en vue externe, le rostral paraît alors denté. Il se pourrait, néanmoins, que l’apparente soudure des latérodermethmoïdes et du rostral chez *Pholidorhynchodon* ne soit qu’une fausse apparence et que le rostral recouvre simplement de façon complète les latérodermethmoïdes dont seules les dents dépassent. Le même phénomène s’observe chez de multiples spécimens du “pholidophoriforme” africain *Catervariolus* DE SAINT-SEINE, 1955 qui possèdent cependant des latérodermethmoïdes dentés indépendants du rostral édenté. Dans ce dernier cas, le museau de *Pholidorhynchodon* serait identique à celui de *Steurbaulichthys* et des genres du groupe *Siemensichthys*. *Pholidorhynchodon* diffère aussi du taxon congolais par la présence d’un processus ascendant sur le prémaxillaire, ses frontaux à extrémité antérieure étroite qui séparent les deux nasaux, l’important allongement du troisième infraorbitaire et la largeur considérable de la courte branche ventrale du préoperculaire (ZAMBELLI, 1980b: figs 1, 2, 5C).

Neopholidophoropsis TAVERNE, 1981 est un genre monospécifique de l’Aptien inférieur marin d’Helgoland et donc l’un des plus récents parmi les “Pholidophoriformes”. *Neopholidophoropsis serrata* TAVERNE, 1981 n’est connu que par un seul exemplaire mal conservé et dont la tête manque. Complet, le poisson

devait mesurer aux environs de 25 cm de long. Son squelette caudal encore assez hétérocerque, avec huit ou neuf hypuraux étroits et quatre à cinq uroneuraux allongés, et surtout ses écailles amioïdes à bord postérieur épineux (TAVERNE, 1981: figs 11, 12) suffisent à le distinguer de *Steurbaulichthys*. En revanche, ces écailles si particulières de *Neopholidophoropsis* se retrouvent quasi à l’identique chez un autre “pholidophoriforme”, *Eurycormus* (ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 14C). Cela indique très probablement une relation de proche parenté entre ces deux genres. Le squelette caudal du «pholidophoriforme» d’Helgoland est d’ailleurs assez similaire à celui d’*Eurycormus* (PATTERSON, 1973: fig. 15; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 12A, B). *Neopholidophoropsis* diffère cependant d’*Eurycormus* par la position plus avancée de sa nageoire dorsale et surtout par la perte des fulcres frangeants de la nageoire caudale. Il n’est pas exclu, cependant, que *Neopholidophoropsis serrata* ne soit qu’une espèce particulière du genre *Eurycormus*.

Jialingichthys SU, 1983 n’est représenté que par une seule espèce du Trias supérieur de Sichuan (Chine), *Jialingichthys serratus* SU, 1983. C’est un poisson long de 3 à 6 cm, à grosse tête et corps allongé (SU, 1983: pl. 2, figs 1, 2). Son museau n’est pas connu. Son préoperculaire est large, dépourvu de branche ventrale, avec une courte branche dorsale, tandis que ses operculaire et sous-operculaire sont très petits (ibid., 1983: fig. 4). Ses écailles sont de type lépisostéide avec deux à quatre fortes épines sur le bord postérieur (ibid., 1983: fig. 6). Ces traits le différencient de *Steurbaulichthys*.

Le genre *Neobaleichthys* SU, 1985 est connu par une unique espèce du Crétacé inférieur de Chine, *Neobaleichthys chikuensis* SU, 1985. C’est un très petit poisson de 3,5 cm de long, avec un corps élancé, des prémaxillaires jointifs, un préoperculaire étroit dont les deux longues branches font un angle marqué, une nageoire dorsale dont l’arrière surplombe l’origine de la nageoire anale, ces deux nageoires étant dépourvues de fulcres frangeants, des écailles de type lépisostéide peu épaisses dont certaines ont le bord postérieur denticulé et une nageoire caudale fourchue dont les bords sont garnis de fulcres frangeants (SU, 1985: fig. 4, pl. 3, fig. 1). Ce sont encore une fois des caractères différents de ceux de *Steurbaulichthys*. En revanche, *Neobaleichthys* présente une suture presque horizontale entre l’operculaire et le sous-operculaire (ibid., 1985: fig. 4), ce qui incite à le ranger parmi les *Archaeomaenidae*, aucun de ses autres caractères n’excluant cette hypothèse.

Eopholidophorus ZAMBELLI, 1989 est un

“pholidophoridé” monospécifique du Trias supérieur d’Italie. *Eopholidophorus forojuliensis* ZAMBELLI, 1989 montre des prémaxillaires séparés par un rostro-latérodermethmoïde denté et une mandibule au bord oral rectiligne, comme chez *Pholidorhyncodon* dont il se distingue cependant par ses nasaux jointifs (ZAMBELLI, 1989: figs 1-2). Ici aussi, il se pourrait que le rostral recouvre simplement les latérodermethmoïdes dont seules les dents seraient visibles. *Eopholidophorus* diffère de *Steurbautichthys* par l’hypertrophie du troisième infraorbitaire, l’élargissement du postorbitaire et le raccourcissement de la branche dorsale du préoperculaire (ibid., 1989: fig. 1).

Steurbautichthys et les *Ichthyokentemidae*

(Figs 20B, 21D, 28)

Les *Ichthyokentemidae* sont une famille de “Pholidophoriformes” qui comporte deux genres, *Ichthyokentema* WOODWARD, 1941 du Jurassique supérieur d’Angleterre et *Elpistichthys* GRIFFITH, 1977 du Trias supérieur d’Autriche. L’ostéologie du premier est connue de façon détaillée grâce aux travaux de GRIFFITH & PATTERSON (1963) et PATTERSON (1975), tandis que la connaissance du second reste beaucoup plus superficielle (GRIFFITH, 1977) au point que son intégration aux *Ichthyokentemidae* demeure incertaine.

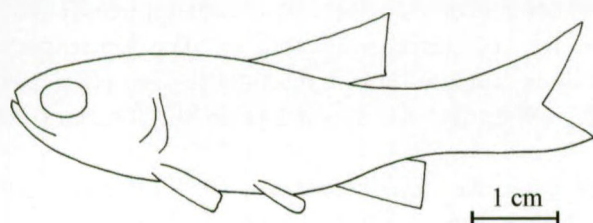


Fig. 28 – Silhouette d’*Ichthyokentema purbeckensis* (DAVIES, 1887) (modifié d’après GRIFFITH & PATTERSON, 1963: pl. 1, fig. 1).

Fig. 28 – Outline of *Ichthyokentema purbeckensis* (DAVIES, 1887) (modified from GRIFFITH & PATTERSON, 1963: pl. 1, fig. 1).

Ce sont des poissons au corps fusiforme, assurément téléostéens puisque leur carré est garni d’un processus quadratique. Au niveau du museau, l’architecture osseuse est fondamentalement la même que chez *Steurbautichthys* et les genres du groupe *Siemensichthys*, avec des petits prémaxillaires rejetés latéralement par les latérodermethmoïdes dentés (Fig. 20B). Cependant, chez les *Ichthyokentemidae*, les deux latérodermethmoïdes sont soudés et leurs processus nasaux considérablement réduits (PATTERSON, 1975: fig. 126). Ils se différencient aussi de *Steurbautichthys* par

divers caractères dont la présence d’un parasphénoïde fortement denté, d’un très long deuxième infraorbitaire réduit au composant neurodermique, d’un maxillaire édenté, d’un seul supramaxillaire, d’un processus coronoïde très développé, de fulcres frangeants aux nageoires. Le squelette caudal n’est pas connu.

Steurbautichthys ne peut donc pas être assimilé à l’un de ces deux genres.

Steurbautichthys et les *Archaeomaenidae*

(Figs 29, 30)

Les *Archaeomaenidae* sont des “Pholidophoriformes” du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur d’Australie et du Jurassique inférieur de l’Antarctique et de Chine. Ils mesurent jusqu’à 15 cm de longueur totale. Ils comprennent cinq genres: *Archaeomaene* WOODWARD, 1895, *Madariscus* WADE, 1941, *Wadeichthys* WALDMAN, 1971, *Oreochima* SCHAEFFER, 1972 et *Zaxilepis* SU, 1994. Ce sont des poissons au corps allongé et peu élevé. La nageoire dorsale est opposée à l’anale (*Archaeomaene* et *Madariscus*) ou située entre les niveaux des pelviennes et de l’anale (*Wadeichthys*, *Oreochima* et *Zaxilepis*). Les écailles sont cycloïdes et fines (*Archaeomaene* et *Madariscus*) ou rhombiques et épaisses (*Wadeichthys*, *Oreochima* et *Zaxilepis*).

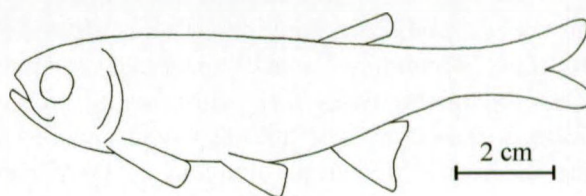


Fig. 29 – Silhouette d’*Archaeomaene tenuis* WOODWARD, 1895 (modifié d’après WOODWARD, 1895b: pl. 2, fig. 5).

Fig. 29 – Outline of *Archaeomaene tenuis* WOODWARD, 1895 (modified from WOODWARD, 1895b: pl. 2, fig. 5).

Les diagnoses proposées pour cette famille par différents auteurs (WADE, 1941: 73; WALDMAN, 1971: 20-21; SCHAEFFER, 1972: 2-3) sont toutes assez “pauvres” et ne reposent que sur des caractères généraux. Tout au plus, peut-on dire qu’ils diffèrent des “Pholidophoridae” par le fait qu’ils ont la suture entre l’operculaire et le sous-operculaire presque horizontale, tandis qu’elle est très oblique chez les premiers (WADE, 1941: figs 2, 5; WALDMAN, 1971: figs 7A, 8, 9, 15; SCHAEFFER, 1972: fig. 3B; SU, 1994: fig. 4).

Au niveau du museau, les *Archaeomaenidae* présentent une mâchoire supérieure où les deux prémaxillaires se rejoignent en avant du rostral

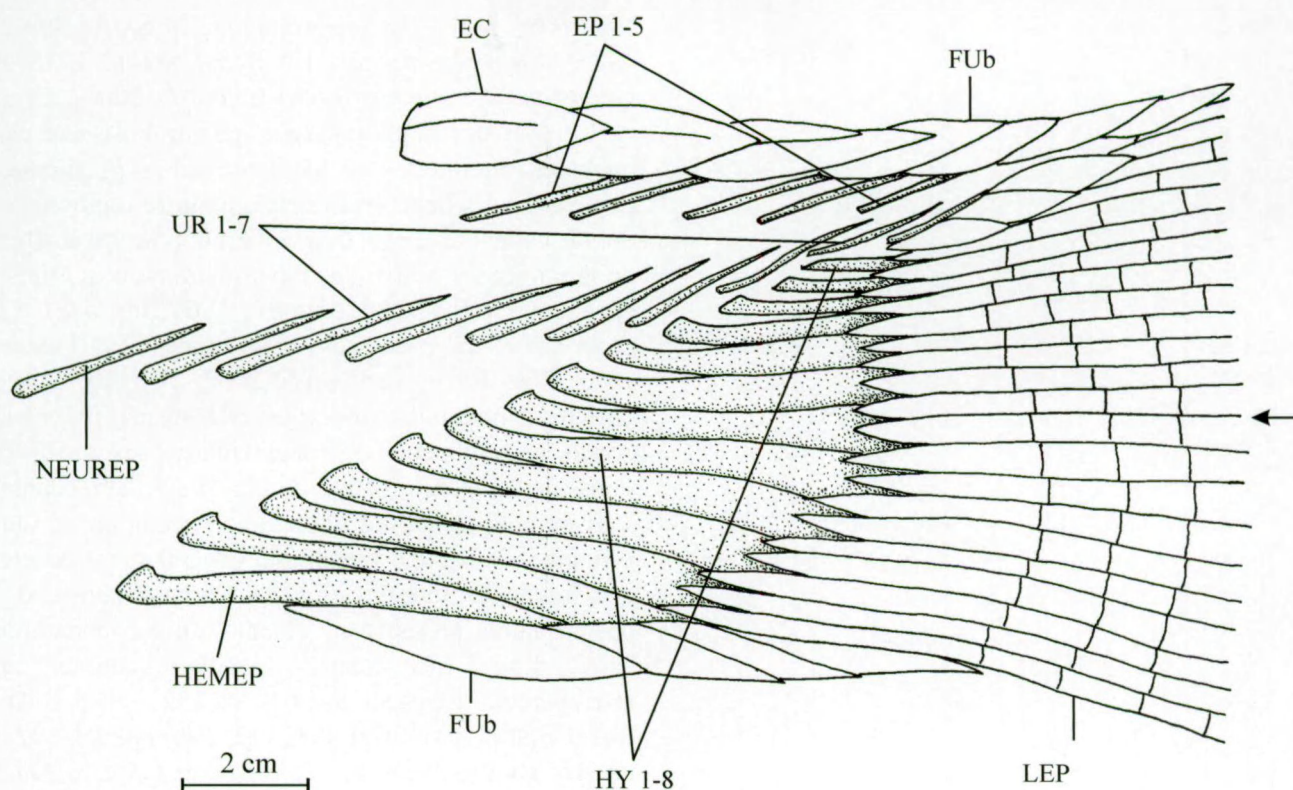


Fig. 30 – Squelette caudal d'*Archaeomaene tenuis* WOODWARD, 1895 (modifié d'après WOODWARD, 1895b: pl. 2, fig. 6).
Fig. 30 – Caudal skeleton of *Archaeomaene tenuis* WOODWARD, 1895 (modified from WOODWARD, 1895b: pl. 2, fig. 6).

(WADE, 1941: figs 1, 2, 5, 6; WALDMAN, 1971: fig. 8; SCHAEFFER, 1972: fig. 3B). Pour ce caractère, ils sont donc plus évolués que *Steurbautichthys*.

Leur squelette caudal est connu chez *Archaeomaene* et *Wadeichthys* (Fig. 30; WOODWARD, 1895b: pl. 2, fig. 6; WALDMAN, 1971: fig. 17, pl. 7, fig. 1). Il est nettement hétérocerque. On ne trouve pas de centres vertébraux ossifiés. Les hémépines sont allongées, étroites et se poursuivent par de nombreux hypuraux qui se raccourcissent progressivement et remontent loin dans le lobe dorsal de la nageoire caudale. Les neurépines sont longues et fines et se poursuivent par les uroneuraux, lesquels se prolongent profondément dans le lobe caudal supérieur. Chez *Archaeomaene*, on ne peut pas différencier ces uroneuraux des ultimes neurépines qui les précèdent. En revanche, chez *Wadeichthys*, les uroneuraux paraissent nettement plus courts que les dernières neurépines. Cinq ou six épuraux sont aussi situés dans le lobe dorsal de la queue ainsi que des urodermaux. On trouve des écailles basilaires et des fulcres frangeants sur les deux bords de la nageoire caudale. C'est là un complexe urophore très éloigné de celui de *Steurbautichthys*.

Steurbautichthys se distancie donc nettement des *Archaeomaenidae* et ne peut leur être rapporté.

Steurbautichthys, les *Aphnelepidae* et les *Aetheolepidae* (Fig. 31)

Les *Aphnelepidae* et les *Aetheolepidae* sont deux autres familles de "Pholidophoriformes". Elles ont été créées par WADE (1941: 78, 80) pour deux genres du Jurassique supérieur d'Australie, *Aphnelepis* WOODWARD, 1895 et *Aetheolepis* WOODWARD, 1895.

Ces deux poissons ont été fréquemment inclus dans les *Archaeomaenidae*. Ils en diffèrent cependant par plusieurs caractères marquants qui me paraissent d'ailleurs les apparenter de près ainsi que le pensent GRIFFITH & PATTERSON (1963: 39). Leur corps est nettement plus élevé que celui des *Archaeomaenidae*, surtout chez *Aetheolepis* qui montre véritablement une silhouette de pycnodontiforme. Les nageoires dorsale et anale sont très grandes et plus encore chez *Aetheolepis* que chez *Aphnelepis*. Les deux genres présentent aussi un caractère particulier et remarquable au niveau des écailles des flancs. Depuis l'arrière de la tête jusqu'à une ligne oblique passant par les origines des nageoires dorsale et anale, ces écailles sont rhombiques et très épaisses, tandis qu'elles deviennent très fines au-delà de cette ligne (WOODWARD, 1895b: pl. 3, fig. 1, pl. 4, fig. 1).

Au niveau de la mâchoire supérieure, les deux

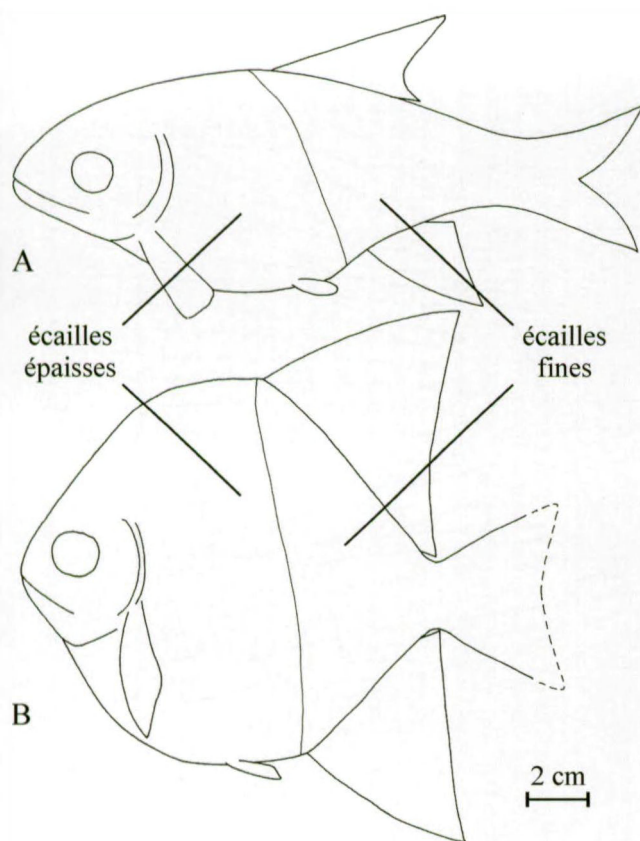


Fig. 31 – Silhouettes de (A) *Aphnelepis australis* WOODWARD, 1895 et (B) *Aetheolepis mirabilis* WOODWARD, 1895 (modifié d'après WOODWARD, 1895b: pl. 3, fig. 1 et pl. 4, fig. 1).

Fig. 31 – Outlines of (A) *Aphnelepis australis* WOODWARD, 1895 and (B) *Aetheolepis mirabilis* WOODWARD, 1895 (modified from WOODWARD, 1895b: pl. 3, fig. 1 and pl. 4, fig. 1).

prémaxillaires sont jointifs en avant du rostral chez *Aphnelepis* (WADE, 1941: fig. 6). Ce poisson est donc plus évolué que *Steurbautichthys* pour ce caractère. Les prémaxillaires de *Aetheolepis* ne sont pas connus.

Le squelette caudal des deux genres n'a jamais été bien décrit mais, d'après ce qui en a été figuré (WOODWARD, 1895b: pl. 3, figs 1, 6, pl. 4, fig. 1), il semble identique à celui des Archaeomenidae.

Ce sont là autant de caractères qui éloignent nettement ces deux genres de *Steurbautichthys*.

Steurbautichthys et les *Pleuropholidae* (Fig. 32)

Les *Pleuropholidae* sont une autre famille attribuée aux «Pholidophoriformes». Ils sont connus dans le Jurassique moyen d'Afrique, le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur d'Europe et le Jurassique supérieur ou le Crétacé inférieur d'Amérique du Sud. On compte quatre genres, *Pleuropholis*

EGERTON, 1858, *Parapleuropholis* DE SAINT-SEINE, 1955, *Austropleuropholis* DE SAINT-SEINE, 1955 et *Gondwanapleuropholis* BRITO & GALLO, 2002.

Ce sont des petits poissons qui ne dépassent pas quelques centimètres de longueur, au corps allongé, peu élevé, aux nageoires dorsale et anale opposées et dont le caractère le plus frappant est d'avoir les écailles de la rangée du milieu des flancs extrêmement étirées en hauteur (Fig. 32; SCHULTZE, 1966: fig. 43a). Le carré porte un processus quadratique (PATTERSON, 1973: 269; BRITO & GALLO, 2002: 701, fig. 2), ce qui en fait indubitablement des téléostéens. Ils ont la bouche souvent petite, des prémaxillaires courts, hauts et jointifs en avant du rostral, un large maxillaire édenté, souvent court et à bord oral courbe, aucun ou un seul supramaxillaire, une mandibule généralement courte, une fréquente multiplication des supraorbitaires, des postorbitaires présents ou absents, un préoperculaire garni d'une très longue branche ventrale, un interoperculaire très allongé (BIESE, 1927: pls 5, 6; DE SAINT-SEINE, 1949: figs 111, 112; PATTERSON, 1973: fig. 16; BRAVI, 1988: fig. 2; BRITO & GALLO, 2002: fig. 2).

Leur rostral présente une paire de processus internes (PATTERSON, 1973: 269) que l'on peut interpréter comme des latérodermethmoïdes qui lui sont soudés, ce qui les rapprochent de *Leptolepis coryphaenoides* et des téléostéens "classiques" primitifs (Fig. 20D).

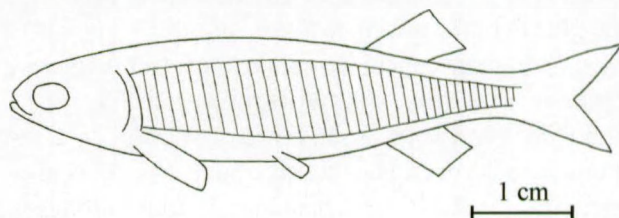


Fig. 32 – Silhouette de *Pleuropholis jamotti* DE SAINT-SEINE, 1955 (modifié d'après DE SAINT-SEINE, 1955: fig. 62).

Fig. 32 – Outline of *Pleuropholis jamotti* DE SAINT-SEINE, 1955 (modified from DE SAINT-SEINE, 1955: fig. 62).

Le squelette caudal est connu chez les espèces *Pleuropholis longicaudata* EGERTON, 1858 et *Gondwanapleuropholis longimaxillaris* BRITO & GALLO, 2002 (PATTERSON, 1973: fig. 17; BRITO & GALLO, 2002: fig. 4). Il tend vers l'homocercie et montre des centres vertébraux incomplètement ou complètement ossifiés et jusque huit hypuraux, le premier n'étant pas élargi. Il y a de deux à six épuraux et cinq à six uroneuraux allongés. Quand les épuraux sont nombreux, ils surplombent les dernières neurépines qui

demeurent très courtes. Quand ils sont en nombre réduit, les neurépine sont longues jusqu'au centre préural 1 compris, ce qui indique la capture des épuraux les plus antérieurs par les neurépine. Ce dernier cas rappelle aussi les téléostéens "classiques".

La morphologie squelettique des Pleuropholidae est donc très éloignée de celle de *Steurbaulichthys*.

Steurbaulichthys et les *Catervariolidae* (Fig. 33)

Les *Catervariolidae* sont des "Pholidophoriformes" du Jurassique moyen de l'Afrique centrale. Ils ne comptent qu'un seul genre, *Catervariolus* DE SAINT-SEINE, 1955, lequel a fait l'objet d'une toute récente révision (TAVERNE, 2011a). C'est un poisson qui mesure quelques centimètres de long, qui appartient manifestement aux téléostéens puisque son carré porte un processus quadratique bien développé et qu'il possède un dermobasihyal et un dermobasibranchial impairs et tous deux dentés.

Au niveau du museau, les prémaxillaires sont rejetés latéralement par les latérodermethmoïdes dentés qui sont soudés l'un à l'autre et dont les processus nasaux sont très réduits. C'est là une morphologie identique à celle d'*Ichthyokentema* et donc assez proche aussi de celle des genres du groupe *Siemensichthys* et de *Steurbaulichthys*.

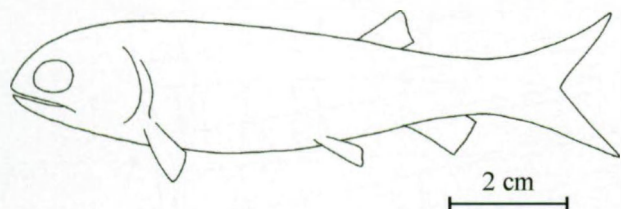


Fig. 33 – Silhouette de *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955 (modifié d'après DE SAINT-SEINE, 1955: fig. 5).

Fig. 33 – Outline of *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955 (modified from DE SAINT-SEINE, 1955: fig. 5).

Catervariolus se différencie de *Steurbaulichthys* par de nombreux caractères, tels son parasphénoïde élargi et fortement denté, la fermeture de la fenêtre interorbitaire suite à l'extension ventrale de l'orbitosphénoïde et du pleurosphénoïde, la fusion des infraorbitaires postérieurs, l'existence de trois vastes postorbitaires, son unique petit supramaxillaire, son préoperculaire très étroit et à bord postérieur denticulé, ses centres vertébraux ossifiés au niveau de la queue et ses nageoires aux bords ornés de fulcres frangeants.

Steurbaulichthys ne peut donc pas être assimilé à *Catervariolus*.

Steurbaulichthys et les *Siyuichthyidae* (Fig. 34)

Les *Siyuichthyidae* sont des "Pholidophoriformes" du Crétacé de Chine qui comptent cinq genres, *Siyuichthys* SU, 85, *Wukungia* SU, 1985, *Dsungarichthys* SU, 1985, *Bogdaichthys* SU, 1985 et *Manasichthys* SU, 1985.

Ils ont les prémaxillaires jointifs en avant du rostral, des nasaux contigus et non séparés par les frontaux, un processus coronoïde peu important mais présent, de nombreux postorbitaires, un préoperculaire étroit et dont les branches dorsale et ventrale sont longues, un canal sensoriel préoperculaire dépourvu de canalicules secondaires, de nombreux et très larges rayons branchiostèges et des écailles de type lépisostéide (SU, 1985: nombr. figs). Leur squelette caudal n'est pas connu.

C'est donc une ostéologie différente de celle de *Steurbaulichthys*.

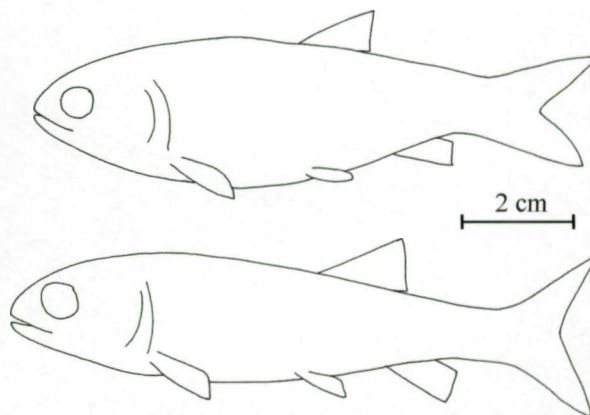


Fig. 34 – Silhouettes de (A) *Siyuichthys ornatus* SU, 1985 et (B) *Wukungia huoyanshanensis* SU, 1985 (modifié d'après SU, 1985: pl. 4, fig. 2, pl. 8, fig. 1, pl. 9, fig. 1).

Fig. 34 – Outlines of (A) *Siyuichthys ornatus* SU, 1985 and (B) *Wukungia huoyanshanensis* SU, 1985 (modified from SU, 1985: pl. 4, fig. 2, pl. 8, fig. 1, pl. 9, fig. 1).

Steurbaulichthys et les *Oligopleuridae* (Figs 35, 36)

Les *Oligopleuridae* sont des poissons du Jurassique supérieur de France. Ils sont souvent considérés comme des "Pholidophoriformes" (DE SAINT-SEINE, 1949: 355; GARDINER, 1960: 350). La famille, telle que comprise aujourd'hui, ne comporte qu'un seul genre: *Oligopleurus* THIOLLIÈRE, 1850. C'est un poisson qui peut atteindre 45 cm de longueur totale pour 12 cm de hauteur maximale du corps. Sa silhouette rappelle beaucoup celle du brochet. Il a la tête allongée, un frontal très long et très étroit dans la région orbitaire et préorbitaire, un museau pointu, un vaste méséthmoïde, une orbite en position reculée sur la tête, un prémaxillaire et un maxillaire édentés, une mandibule légèrement

prognathe, dentée et articulée avec le carré en avant de l'orbite, un processus coronoïde présent, les canaux sensoriels supraorbitaire et otique en continuité, un petit préoperculaire, un canal sensoriel préoperculaire orné de nombreux canalicules secondaires allongés, des nageoires dorsale et anale reculées vers l'arrière du corps et opposées l'une à l'autre, des fulcres frangeants aux nageoires impaires, une nageoire caudale bilobée et à lobes égaux ainsi que de grandes écailles cycloïdes (THIOLLIÈRE, 1850: 154-158; 1852: pl. 7; DE SAINT-SEINE, 1949: 246-249, fig. 110A).

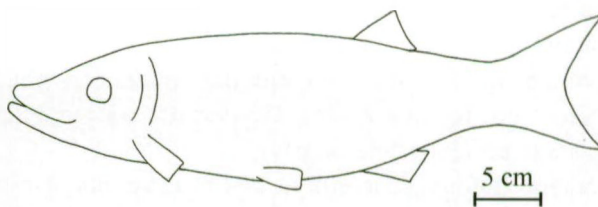


Fig. 35 – Silhouette d'*Oligopleurus esocinus* THIOLLIÈRE, 1850 (modifié d'après THIOLLIÈRE, 1852, pl. 7).

Fig. 35 – Outline of *Oligopleurus esocinus* THIOLLIÈRE, 1850 (modified from THIOLLIÈRE, 1852, pl. 7).

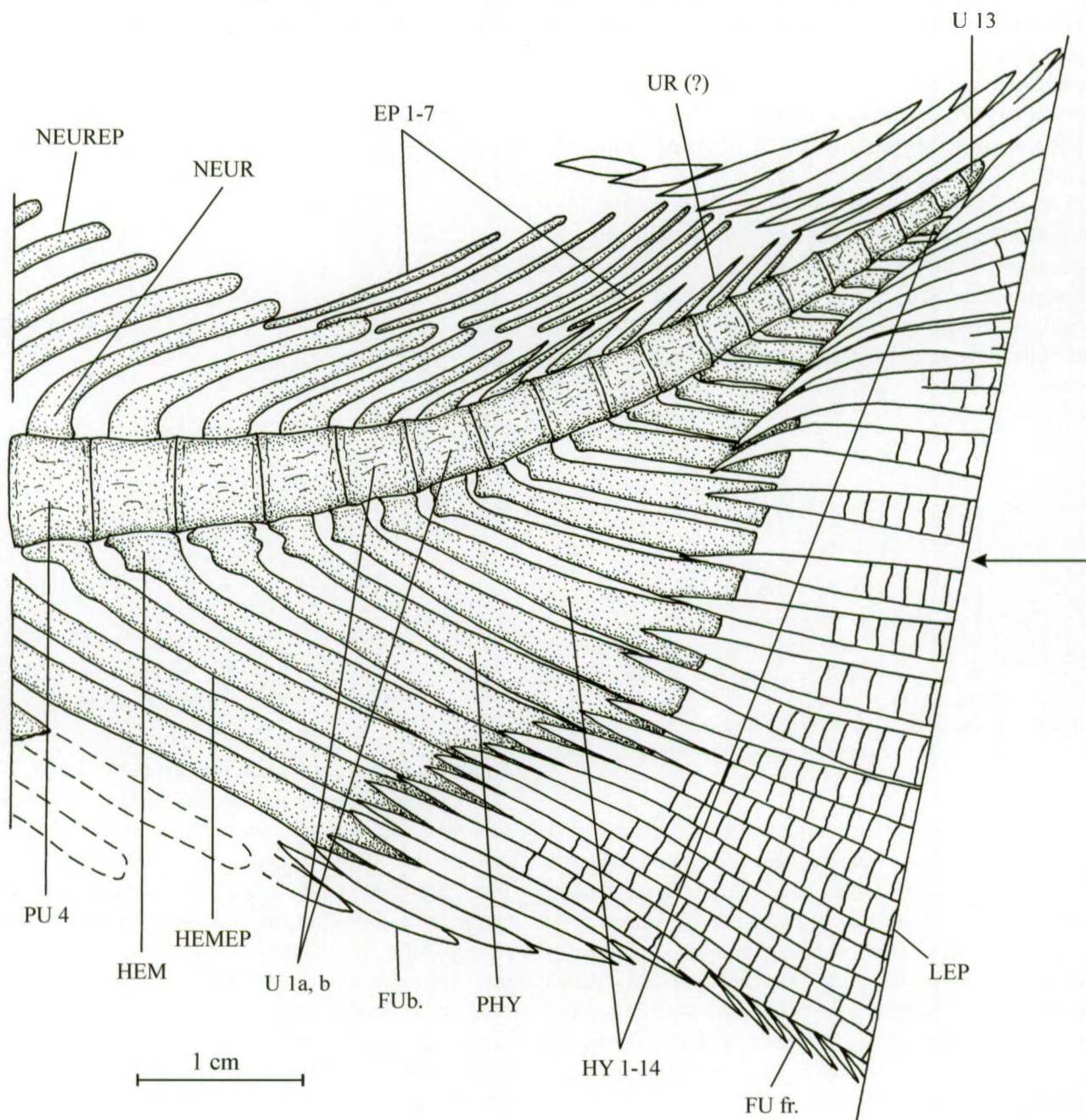


Fig. 36 – Squelette caudal d'*Oligopleurus esocinus* THIOLLIÈRE, 1850 (modifié d'après THIOLLIÈRE, 1852, pl. 7).

Fig. 36 – Caudal skeleton of *Oligopleurus esocinus* THIOLLIÈRE, 1850 (modified from THIOLLIÈRE, 1852, pl. 7).

Le squelette caudal paraît primitif pour un néoptérygien (Fig. 36). Les centres vertébraux de la queue sont ossifiés, très nombreux et remontent très loin dans le lobe dorsal de la nageoire. Les hypuraux sont nombreux et restent étroits. Ils remontent, eux aussi, très loin dans le lobe dorsal. Les neurépines sont longues et grêles. Elles passent sans transition aux uroneuraux à peine plus courts mais qui s'amenuisent au fur et à mesure que l'on s'approche de l'extrémité de l'axe vertébral. Il y a une série de six ou sept épuraux longs et grêles. C'est une situation qui rappelle le cas des Amiiiformes et des Lepisosteiformes.

Cette morphologie squelettique est très différente de celle de l'espèce africaine. Aucun rapport direct ne se marque donc entre *Oligopleurus* et *Steurbautichthys*.

Il est, toutefois, intéressant de constater que le milieu de la mâchoire supérieure d'*Oligopleurus* est occupé par os qui porte une rangée de dents marginales et qui est considéré par DE SAINT-SEINE (1949: 248) comme le vomer. Cet os est situé en avant d'un vaste nasal traversé par un canal sensoriel. Le petit prémaxillaire édenté est rejeté latéralement sous le maxillaire et donc séparé de son homologue de l'autre hémi-mâchoire par ce vomer (ibid., 1949: fig. 110A). C'est là une position vraiment inhabituelle pour un vomer mais, en revanche, comme on l'a vu plus haut, c'est la position normale du latérodermethmoïde chez certains néoptérygiens. Il y a donc de grandes chances pour que ce "vomer" soit en réalité un latérodermethmoïde denté. Quant au large "nasal", qui suit ce "vomer", il est également étonnant de le trouver associé à un frontal extrêmement étroit à ce niveau. Il est probable, au contraire, que cet os soit le rostral. Dans ce cas, l'organisation des os dermiques du museau d'*Oligopleurus* serait identique à celle de *Steurbautichthys* et des trois genres du groupe *Siemensichthys* (Fig. 20B) et donc plus primitive que chez *Pholidophorus sensu stricto* (Fig. 20C).

***Steurbautichthys* et les *Galkiniidae* (Fig. 37)**

La famille des *Galkiniidae* a été innovée par YAKOVLEV (1962) et rapportée aux "Pholidophoriformes". Elle contient les genres *Galkinia* BERG, 1949 du Jurassique supérieur de Russie et *Ceramurus* EGERTON, 1845 du Jurassique supérieur d'Angleterre, deux poissons de petite taille au corps fusiforme. Leur ostéologie a été étudiée de façon très superficielle (WOODWARD, 1919: 111-113, pl. 22, fig. 7; YAKOVLEV, 1962: 93-99, figs 3-5).

Galkinia présente des nasaux jointifs sur toute leur longueur, des infraorbitaires postérieurs hypertrophiés, un prémaxillaire denté, un maxillaire édenté, un seul supramaxillaire, un dentaire uniquement denté au

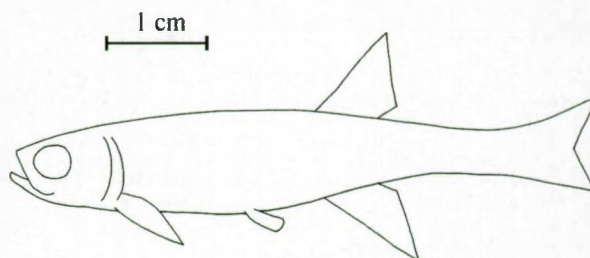


Fig. 37 – Silhouette de *Galkinia nuda* BERG, 1949 (modifié d'après YAKOVLEV, 1962: fig. 4).

Fig. 37 – Outline of *Galkinia nuda* BERG, 1949 (modified from YAKOVLEV, 1962: fig. 4).

niveau de l'avant du bord oral, un préoperculaire aux branches dorsale et ventrale formant un angle droit, un vaste operculaire surmontant un petit sous-operculaire, des grandes nageoires dorsale et anale opposées l'une à l'autre, des fulcres frangeants sur les bords des nageoires et une nageoire caudale faiblement fourchue. L'écaillure régresse et n'est plus représentée que par des très petites écailles, portant chacune une épine, le long des flancs.

Ceramurus possède un carré qui porte un processus quadratique, ce qui en fait assurément un téléostéen. Son parasphénoïde est épais et porte de grandes dents, tandis que sa mandibule a la même forme que celle d'*Ichthyokentema*. Ces deux caractères amènent d'ailleurs PATTERSON (1973: 270-271) à douter de sa parenté avec *Galkinia* et à y voir plutôt des affinités avec les *Ichthyokentemidae*. Les vertèbres sont des cylindres osseux entourant la notochorde. La nageoire dorsale est opposée aux pelviennes. L'écaillure a disparu mais de fortes écailles fulcrales sont conservées dans la région de la queue. Au niveau du complexe urophore, les centres vertébraux ne sont pas ossifiés. Il y a de nombreux hypuraux assez étroits qui remontent loin dans le lobe dorsal de la nageoire caudale. Les uroneuraux sont allongés et l'on compte au moins cinq épuraux.

Steurbautichthys se démarque donc très nettement de ces deux genres.

***Steurbautichthys*, les *Ligulellidae*, les *Majokiidae*, les *Lombardinidae* et les *Signeuxellidae* (Fig. 38)**

Les *Ligulellidae*, les *Majokiidae*, les *Lombardinidae* et les *Signeuxellidae* sont des familles monogénériques du Jurassique moyen de l'Afrique centrale qui ont parfois été regardées comme des "Pholidophoriformes". Ces familles demeurent très mal connues et méritent d'être réétudiées.

Ligulella DE SAINT-SEINE, 1955 vient de faire l'objet d'une révision (TAVERNE, 2011b). C'est

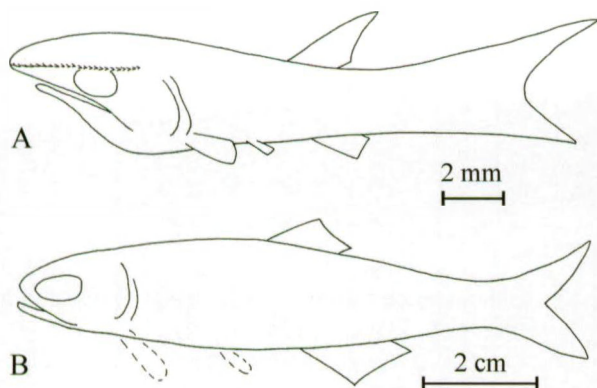


Fig. 38 – Silhouettes de (A) *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955 et (B) *Lombardina decorata* DE SAINT-SEINE, 1955 (modifié d'après DE SAINT-SEINE, 1955: figs 59, 84).

Fig. 38 – Outlines of (A) *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955 and (B) *Lombardina decorata* DE SAINT-SEINE, 1955 (modified from DE SAINT-SEINE, 1955: figs 59, 84).

un très petit haléostome assez remarquable, avec une rangée de crochets sur les bords du rostral, des frontaux et des ptérotiques. Il est plus primitif que les “Pholidophoriformes”. Son carré est dépourvu de processus quadratique et son symplectique s'articule encore sur la mandibule, comme le carré (obs. pers.).

Majokia DE SAINT-SEINE, 1955 est un petit poisson au corps fusiforme, au maxillaire court, courbe, édenté et très large, aux vastes nasaux à bord latéro-postérieur épineux, dont le milieu de la mâchoire supérieure est formé par une paire de latérodermethmoïdes très allongés, dépourvu de supramaxillaire, à très longue branche ventrale du préoperculaire et aux écailles de type lépisostéide à surface lisse et bord non denticulé (ibid., 1955: fig. 85).

Lombardina DE SAINT-SEINE, 1955 est un petit poisson au corps fusiforme, aux mâchoires fortement dentées, dépourvu de supramaxillaire et de postorbitaire, au préoperculaire quasi sans branche ventrale, au vaste operculaire et petit sous-operculaire et aux écailles de type lépisostéide à bord postérieur épineux (ibid., 1955: figs 59, 60).

Signeuxella DE SAINT-SEINE, 1955 est un poisson minuscule, à grosse tête et corps très court, aux mâchoires bien dentées, aux prémaxillaires jointifs, dépourvu de supramaxillaire, de centres ossifiés au niveau du squelette axial et d'écailles (ibid., 1955: fig. 61).

Ces familles ne présentent donc aucun rapport avec *Steurbautichthys*.

Steurbautichthys et les *Palaeolabridae*

Les *Palaeolabridae* sont des poissons du Crétacé supérieur des États-Unis et du Paléocène de l'Europe

occidentale. Ils ne sont connus que par des fragments crâniens et des vertèbres. Ils ne comptent qu'un seul genre, *Palaeolabrus* CASIER, 1967. PATTERSON (1973: 272) trouve certaines affinités “pholidophorides” à ce poisson d'abord décrit comme un labridé (CASIER, 1967), puis comme un amiiforme (ESTES, 1969). Ses vomers pairs suffisent cependant pour montrer qu'à ce niveau-là, il est moins évolué que les “Pholidophoriformes” et que *Steurbautichthys* dont il diffère aussi par les fortes dents qui ornent certains de ses os.

La validité de *Steurbautichthys*

L'examen comparatif effectué ci-dessus montre clairement que *Steurbautichthys aequatorialis* ne peut être rapporté à aucun genre connu de “Pholidophoriformes” et qu'il mérite donc bien son statut générique particulier.

La phylogénie des “Pholidophoriformes”, les relations de *Steurbautichthys* et la résurrection des *Ankylophoridae* (Figs 39, 40)

Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut guère présenter plus qu'une ébauche de phylogénie des “Pholidophoriformes”, ébauche qui sera complétée et certainement modifiée au fur et à mesure des progrès apportés par les futures études relatives à cet ordre très hétérogène. Certaines familles, plusieurs genres et de nombreuses espèces de “*Pholidophorus*” ne seront donc pas pris en compte dans cette ébauche car trop partiellement ou trop imparfaitement connus pour qu'on puisse les intégrer valablement dans cette phylogénie.

Le nombre très important d'homoplasies rencontrées chez les néoptérygiens ne facilite pas non plus l'établissement d'une telle phylogénie. Deux caractères au moins me paraissent néanmoins trop remarquables pour qu'on puisse les considérer comme homoplasiques. Ces deux caractères peuvent fournir ainsi un fil conducteur pour comprendre l'évolution des “Pholidophoriformes”. Il s'agit de la bipartition du prémaxillaire primitif et de son processus nasal en deux os distincts, le latérodermethmoïde et le prémaxillaire secondaire, et de la transformation radicale de la forme de la mandibule avec l'infléchissement de la partie antérieure dentée par rapport à la région postérieure coronoïde située en arrière de l'encoche leptolépide.

Les Pachycormiformes sont choisis comme groupe externe comparatif plésiomorphe, de préférence aux Pycnodontiformes et aux Aspidorhynchiformes trop spécialisés au niveau crânien, bien que ces deux ordres soient aujourd'hui souvent considérés comme proches des “Pholidophoriformes” et des téléostéens, voire même parfois intégrés aux téléostéens.

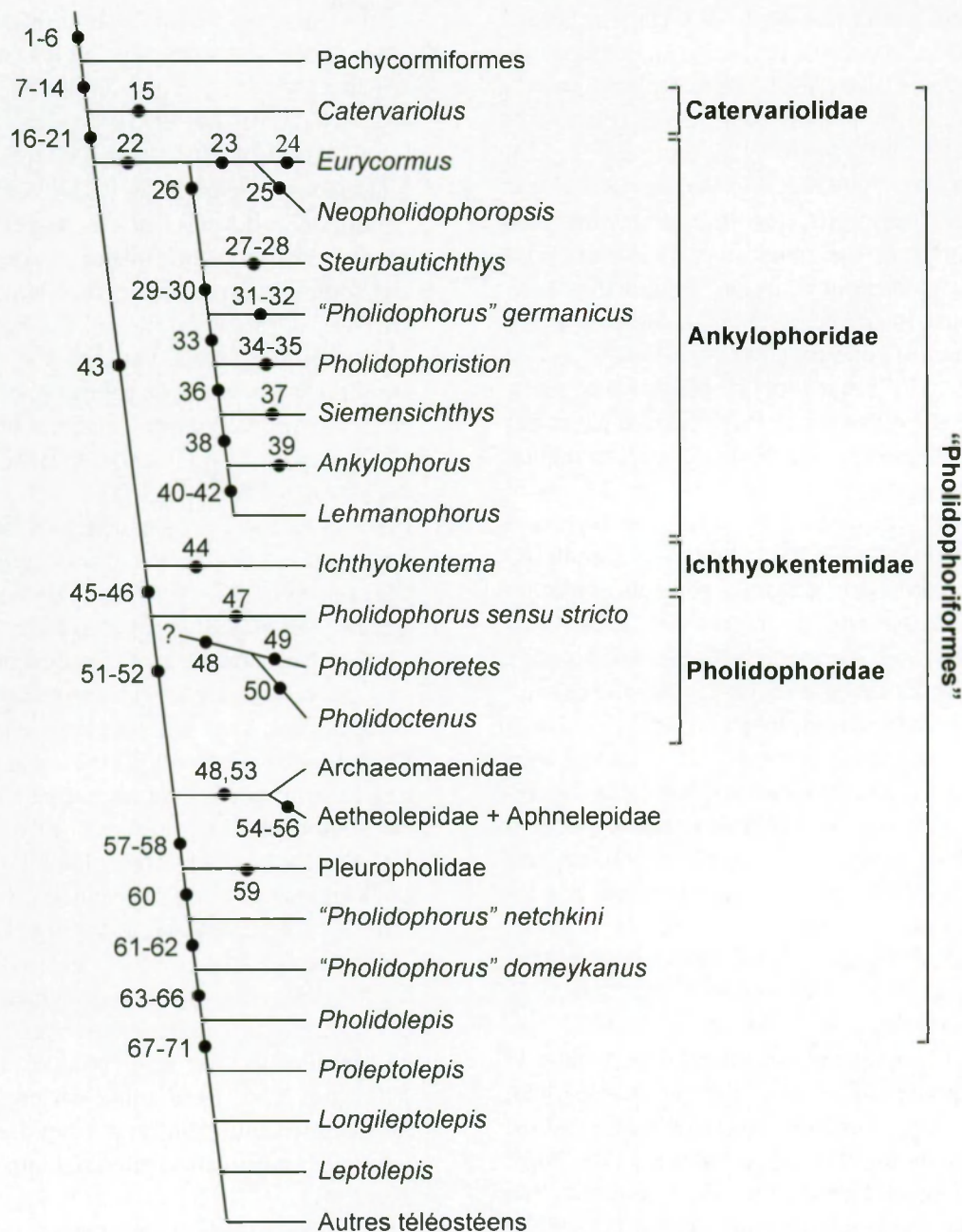


Fig. 39 – Ébauche d'une phylogénie des "Pholidophoriformes", les Pachycormiformes étant choisi comme groupe externe plésiomorphe. Les numéros correspondent aux caractères discutés dans le texte.

Fig. 39 – Outline of the phylogeny of the "Pholidophoriformes", the Pachycormiformes being chosen as plesiomorphic outgroup. The numbers correspond to the characters discussed in the text.

Les Pachycormiformes partagent avec les "Pholidophoriformes" et les téléostéens plus évolués quelques synapomorphies absentes chez les holostéens (Amiiformes, Lepisosteiformes et ordres apparentés).

- (1) Les prémaxillaires garnis d'un processus nasal plus ou moins long, tels qu'ils existent chez les holostéens, se divisent chacun en deux pièces, un petit prémaxillaire secondaire mobile

et un latérodermethmoïde qui conserve le processus nasal (Fig. 20). Primitivement, ces latérodermethmoïdes sont dentés, forment le milieu de la mâchoire supérieure et séparent l'un de l'autre les prémaxillaires secondaires qui sont ainsi repoussés latéralement. Chez les Pachycormiformes, les latérodermethmoïdes dentés se soudent à la face interne du rostral qui

- paraît ainsi porter des dents (PATTERSON, 1975: fig. 139; MAINWARING, 1978: fig. 3), tandis qu'ils restent libres chez les "Pholidophoriformes", même quand ils perdent leurs dents (Figs 4, 5; PATTERSON, 1973: fig. 4, 1975: figs 82, 121, 124, 125; ARRATIA, 1999: fig. 6). Chez les téléostéens "classiques" primitifs, les latérodermethmoïdes sont édentés et fusionnés avec le rostral pour former le revêtement dermique du mésethmoïde.
- (2) La carotide interne emprunte un foramen percé dans le parasphénoïde (RAYNER, 1948: fig. 18; PATTERSON, 1975: figs 106, 141, 142; MAINWARING, 1978: fig. 5). Chez les holostéens, elle passe par une faible encoche du bord du parasphénoïde (GRANDE & BEMIS, 1998: figs 28, 34; entre autres). Il y a cependant au moins une exception puisque SCHAEFFER (1971: figs 5, 7) signale un foramen carotidien dans le parasphénoïde du caturidé *Macrepistius arenatus* COPE, 1894. Chez les Aspidorhynchiformes, c'est aussi une encoche peu prononcée du bord du parasphénoïde qui sert au passage de la carotide interne (BRITO, 1992: figs 1, 2; BARTHOLOMAI, 2004: fig. 7C), comme chez les holostéens. Quelques actinoptérygiens fossiles plus primitifs que les holostéens font cependant exception et présentent eux aussi un foramen pour la carotide interne dans le parasphénoïde, tels les Saurichthyidae (STENSIÖ, 1932: figs 31, 33A, B; GARDINER, 1960: fig. 21; WENZ, 1967: fig. 4) et le "paléonisciforme" *Boreosomus* STENSIÖ, 1921 (NIELSEN, 1942: figs 62, 63; LEHMAN, 1952: figs 47, 48). Un foramen carotidien ouvert dans le parasphénoïde existe aussi chez le néoptérygien *incertae sedis Hulettia americana* (EASTMAN, 1899) du Jurassique de l'Amérique du Nord (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: figs 8A, 10) et chez les Pycnodontiformes (NURSALL, 1999a: figs 18, 19).
- (3) Chez les Pachycormiformes, il y a un vaste dermobasibranchial denté impair qui surplombe la région basibranchiale et qui est suivi par une plus petite plaque dentée postérieure aux basibranchiaux (MAINWARING, 1978: 35, 37, 41). Un grand dermobasibranchial denté impair, éventuellement suivi d'autres petites plaques dentées impaires, existe aussi chez certains "Pholidophoriformes" (Fig. 40; ARRATIA, 1999: fig. 7) ainsi que chez divers téléostéens primitifs (TAVERNE, 1974: fig. 22, 1977: figs 17, 56, 85, 109, 136). Chez les holostéens, on ne trouve pas de grands dermobasibranchiaux impairs au niveau des arcs branchiaux mais il y a parfois plusieurs petites plaques dermobasibranchiales dentées, agglomérées les unes aux autres, en arrière de ces arcs (NELSON, 1969: pl. 79, fig. 2; OLSEN & McCUNE, 1991: fig. 9; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 55; GRANDE, 2010: figs 65, 66).
- (4) A la nageoire pectorale des Pachycormiformes, des "Pholidophoriformes" et des autres téléostéens, on ne compte plus que quatre ptérygophores et le proptérygium est fusionné avec le premier rayon (JESSEN, 1972: pl. 25, fig. 1; MAINWARING, 1978: 83), ce qui n'est pas le cas chez les holostéens qui conservent davantage de ptérygophores pectoraux et où le proptérygium demeure libre (JESSEN, 1972: nombr. figs; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 88; GRANDE, 2010: fig. 103).
- (5) Les arcs neuraux des dernières vertèbres s'étirent pour former des paires d'uroneuraux allongés (PATTERSON, 1973: fig. 19; MAINWARING, 1978: fig. 28; ARRATIA & LAMBERS, 1996: figs 3A, 4B, 8B, 11). Cependant, ce caractère est homoplasique et s'est réalisé à plusieurs reprises et de façon indépendante chez les néoptérygiens supérieurs. Chez les Aspidorhynchiformes, par exemple, on trouve des espèces dont les derniers arcs neuraux ne s'allongent que très peu (TAVERNE, 1998: fig. 4; BRITO, 1999: figs 4B, 5B) et d'autres où l'allongement en uroneuraux est important (ARRATIA & LAMBERS, 1996: fig. 15; TAVERNE, 1998: fig. 3; BRITO, 1999: figs 1B, 3B). Chez les "Pholidophoriformes" également, on trouve des formes où l'allongement des arcs neuraux en uroneuraux est très modéré (PATTERSON, 1968: figs 1, 2, 5), d'autres où cet allongement est marqué (ibid., 1968: fig. 6) et d'autres encore montrant une situation intermédiaire (ibid., 1968: figs 3, 4).
- (6) Les rayons caudaux principaux segmentés et branchus sont au moins au nombre de 20 et dépassent même souvent nettement la vingtaine (WENZ, 1967: 132, fig. 63; PATTERSON, 1968: 414-415; LAMBERS, 1988: 376, pl. 4, figs C, D), alors qu'ils sont inférieurs à 20 et souvent de beaucoup chez les holostéens (BARTRAM, 1973: 192, 1977: figs 19A, 21, 30B, 40B; OLSEN & McCUNE, 1991: 284; GRANDE & BEMIS, 1998: 127, table 15; GRANDE, 2010: figs 74, 89, 92, 93, 94). Ce nombre redescend à 17 chez les téléostéens "classiques" primitifs.
- Les "Pholidophoriformes" se distinguent des Pachycormiformes par plusieurs nouveaux caractères spécialisés.

- (7) Le vomer est impair et médian, tandis qu'il est pair chez les Pachycormiformes (MAINWARING, 1978: fig. 6) et les holostéens (GRANDE & BEMIS, 1998: figs 24C, 28, 34; GRANDE, 2010: fig. 38). Quelques rares exceptions existent chez certains holostéens fossiles qui possèdent également un vomer impair. C'est le cas chez divers Semionotidae (JAIN & ROBINSON, 1963: fig. 8), où les vomers pairs des spécimens juvéniles se soudent en une seule pièce chez les adultes. Un vomer impair existe aussi chez *Hulettia americana* (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 8), chez les Pycnodontiformes (NURSALL, 1999b: figs 1, 3) et chez les Aspidorhynchiformes (BRITO, 1992: fig. 2).
- (8) Les nasaux se rapprochent fortement l'un de l'autre, au moins dans leur région antérieure (Figs 4, 5; NYBELIN, 1966: nombr. figs). Le contact du rostral avec les frontaux est alors très réduit. Ces nasaux deviennent même souvent jointifs dans leur partie antérieure ou sur toute leur longueur. Dans ce cas, le rostral perd complètement sa connexion avec les frontaux. En revanche, les nasaux demeurent largement séparés l'un de l'autre par le rostral et les frontaux chez les Aspidorhynchiformes (TAVERNE, 1981: fig. 4; BRITO, 1997 : figs 31, 43; BRITO & EBERT, 2009: figs 4, 5) et chez les Pachycormiformes (LEHMAN, 1949: figs 1, 2, pl. 1, 2; WENZ, 1967: figs 50, 51; LAMBERS, 1988: fig. 1; KEAR, 2007: fig. 1E). Le pachycormidé *Euthynotus* WAGNER, 1860 du Jurassique supérieur d'Europe fait cependant exception et ses vastes nasaux jointifs séparant le rostral des frontaux (WENZ, 1967: fig. 67) préfigurent la morphologie rostro-nasale de nombreux "Pholidophoriformes". Chez les Pycnodontiformes, les nasaux disparaissent à la seule exception de *Turbomesodon* POYATO-ARIZA & WENZ, 2004 du Crétacé inférieur d'Espagne qui possède de petits nasaux réduits à leur composant neurodermique, séparés l'un de l'autre et rejetés de part et d'autre de la crête du mésethmoïde (POYATO-ARIZA & WENZ, 2004: figs 5, 6). Chez *Hulettia*, les nasaux restent disjoints mais l'extrémité postérieure du rostral s'étrécit et le contact avec les frontaux s'amoindrit (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 11).
- (9) Une profonde encoche circulaire ou un foramen pour l'artère efférente pseudobranchiale est percé de chaque côté du parasphénoïde à la base du processus basiptérygoïde (Fig. 7; RAYNER, 1948: fig. 29B; GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 3; PATTERSON, 1975: figs 141[au-dessus], 142a, c, 150). Ce foramen persiste chez divers Leptolepididae (RAYNER, 1937: figs 9, 10, 11; PATTERSON, 1975: figs 141[en dessous], 142b, d, 143, 144) mais disparaît chez la plupart des autres téléostéens. Chez les Pachycormiformes, un tel foramen ou une telle profonde encoche circulaire n'existe pas (RAYNER, 1948: fig. 18; MAINWARING, 1978: fig. 5). Ce foramen manque également chez les holostéens (GRANDE & BEMIS, 1998: figs 24C, 28, 34; GRANDE, 2010: fig. 38) quoiqu'il y ait quelques rares exceptions. BARTRAM (1977: fig. 5) signale, en effet, un foramen pour l'artère efférente pseudobranchiale chez *Macrosemius rostratus* AGASSIZ, 1844. Quant à RAYNER (1948: fig. 13b) et OLSEN & McCUNE (1991: fig. 8E1, F1), ils montrent une profonde encoche pour cette artère dans le bord du parasphénoïde de certains Semionotidae. Toutefois, dans ce dernier cas, il s'agit probablement d'une erreur d'interprétation car l'encoche en question correspond exactement à celle qu'emprunte la branche postérieure du *ramus palatinus* du nerf facial (VII) dans le bord du parasphénoïde chez *Amia* LINNÉ, 1766 et *Lepisosteus* DE LACEPÈDE, 1803 (GRANDE & BEMIS, 1998: figs 28, 34; GRANDE, 2010: fig. 38). Un foramen parasphénoïdien pour l'artère efférente pseudobranchiale est également présent chez *Hulettia americana* (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 8A, 10), chez les Pycnodontiformes (NURSALL, 1999a: figs 18, 19) et chez les Aspidorhynchiformes (BRITO, 1992: figs 1, 2; BARTHOLOMAI, 2004: fig. 7C).
- (10) Un supraoccipital ossifié et autogène est présent (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 4; PATTERSON, 1975: nombr. figs). Chez les Pachycormiformes, un creux existe entre les deux épitiques à l'emplacement du supraoccipital (MAINWARING, 1978: fig. 20), creux vraisemblablement comblé par du cartilage comme chez beaucoup d'holostéens (GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 36C; GRANDE, 2010: fig. 40). Ici aussi, quelques exceptions sont connues. C'est ainsi, par exemple, que BELTAN (1963: fig. 1) illustre un petit supraoccipital dermique chez un spécimen de saurichthyidé et que SCHAEFFER (1971: fig. 2) montre un vaste supraoccipital d'origine endochondrale et paire entre les épitiques chez un caturidé. Ni *Hulettia americana* (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 9) ni les Aspidorhynchiformes (BRITO, 1992 : fig. 5) ne présentent de supraoccipital individualisé. Le cas des Pycnodontiformes est plus problématique.

Ils présentent généralement un ou plusieurs supraoccipitaux dermiques et, pour certains, il y aurait aussi un supraoccipital d'origine endochondrale chez ces poissons (NURSALL, 1999a: fig. 22) mais d'autres considèrent l'os concerné comme un supraotique et non pas comme un vrai supraoccipital (MAISEY, 1999; MACHADO, 2008: figs 2B, 8).

- (11) Le carré porte un processus quadratique osseux qui lui est soudé par sa base et qui reste libre sur le reste de son trajet (Figs 6, 9; PATTERSON, 1973: fig. 7; ARRATIA, 2000: fig. 15D; entre autres). Le symplectique est alors coincé entre ce processus et le corps du carré. Chez les Aspidorhynchiformes, le bord ventral du carré développe souvent un bourrelet osseux (BRITO, 1997: fig. 15A) qui peut même parfois s'individualiser en un véritable processus (TAVERNE, 1981: fig. 5). Chez les Pachycormiformes, certains semblent aussi posséder ce processus (MAINWARING, 1978: figs 8, 9), alors que d'autres ne présentent qu'un bourrelet osseux à ce niveau (PATTERSON, 1973: fig. 18). Un processus assez semblable, entièrement ou partiellement soudé au carré, existe chez quelques holostéens moins proches des téléostéens que les "Pholidophoriformes", tels certains Amiidae, Caturidae, Ionoscopidae où il est alors souvent interprété comme un quadratojugal rattaché au carré (PATTERSON, 1973: fig. 20D; BARTRAM, 1977: fig. 48; LAMBERS, 1992, chap. 5: figs 33, 34B). *Amia calva* LINNÉ, 1766, le seul Amiidae actuel, possède également un petit processus quadratique sur le carré mais ce processus demeure cartilagineux (GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 48). Le carré de *Hulettia americana* ne présente pas de processus mais un simple bourrelet osseux (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 14). Le carré des Pycnodontiformes est dépourvu d'un tel processus ou de bourrelet osseux (KRIWET, 2005: fig. 27A, B, C, D).
- (12) Un dermobasihyal impair denté ou denticulé est présent (Fig. 40). Un tel os impair n'est pas connu chez les Amiiformes et les ordres apparentés (GRANDE & BEMIS, 1998: figs 53B, 54B, D, 55A, B), tandis qu'il est constitué de nombreuses petites plaques paires chez les Lepisosteiformes (WILEY, 1976: fig. 10; GRANDE, 2010: fig. 38). Il n'est pas non plus signalé chez les Pachycormiformes, les Aspidorhynchiformes et les Pycnodontiformes mais il est présent chez *Hulettia americana* (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 13). En revanche, ce dermobasihyal impair denté ne paraît

pas être associé à un basihyal ossifié chez les "Pholidophoriformes" et chez *Hulettia americana*. Chez ces poissons, la région basihyale restait probablement cartilagineuse. Pour NELSON (1969: 504), un basihyal ossifié est une apomorphie des téléostéens "classiques".

- (13) L'urohyal acquiert une forme très particulière, avec une section en forme de "T" renversé dont la plaque ventrale est denticulée (PATTERSON, 1977a: fig. 5A-F). Cet auteur (ibid., 1977a: 106-110, fig. 7A) interprète cette plaque ventrale denticulée comme le résultat de la soudure de l'interclavicule des ostéichthyens primitifs à un urohyal formé d'une lame verticale. Un tel urohyal à section en "T" renversé subsiste chez certains téléostéens "classiques" archaïques, comme divers Elopiformes, Albuliformes et Clupeiformes mais la denticulation est perdue (TAVERNE, 1974: fig. 21; KUSAKA, 1974: nombr. figs; PATTERSON, 1977a: fig. 7B).
- (14) De longs et fins épineuraux ossifiés sont soudés aux arcs neuraux des vertèbres abdominales (LUND, 1966: figs 1, 2; SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 17D; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 9C; obs. pers.). De telles structures ne sont pas connues chez les holostéens, ni chez les Pachycormiformes, les Aspidorhynchiformes ou les Pycnodontiformes. En revanche, des épineuraux ossifiés, soudés aux arcs neuraux des vertèbres abdominales mais plus courts et nettement plus épais sont connus chez quelques actinoptérygiens primitifs, comme les "paléonisciformes" *Australosomus* PIVETEAU, 1930 et *Boreosomus* (NIELSEN, 1949: figs 41, 42, 43, 47, 48), le caturidé *Caturus chirotes* AGASSIZ, 1842 (GARDINER, 1960: fig. 33) et *Hulettia americana* (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 17C).

Parmi les "Pholidophoriformes", *Catervariolus* paraît le genre le plus primitif. Il montre plusieurs caractères archaïques, tels la présence d'un seul petit supramaxillaire, le fort rétrécissement ou la fermeture de la fenêtre interorbitaire par la série des os sphénoïdes, la présence de trois vastes postorbitaires (= sous-orbitaires, suborbitaires) et celle de trois coronoïdes dentés à la mandibule (TAVERNE, 2011a: nombr. figs), que les autres membres de l'ordre ont déjà perdus mais qui rappellent le cas des Pachycormiformes (RAYNER, 1948: figs 17, 18; LEHMAN, 1949: figs 2, 13, 14; MAINWARING, 1978: figs 2, 26). Le dentaire de *Catervariolus* ne présente aussi qu'une encoche leptolépide à peine ébauchée et même inexistante chez certains spécimens (obs. pers.).

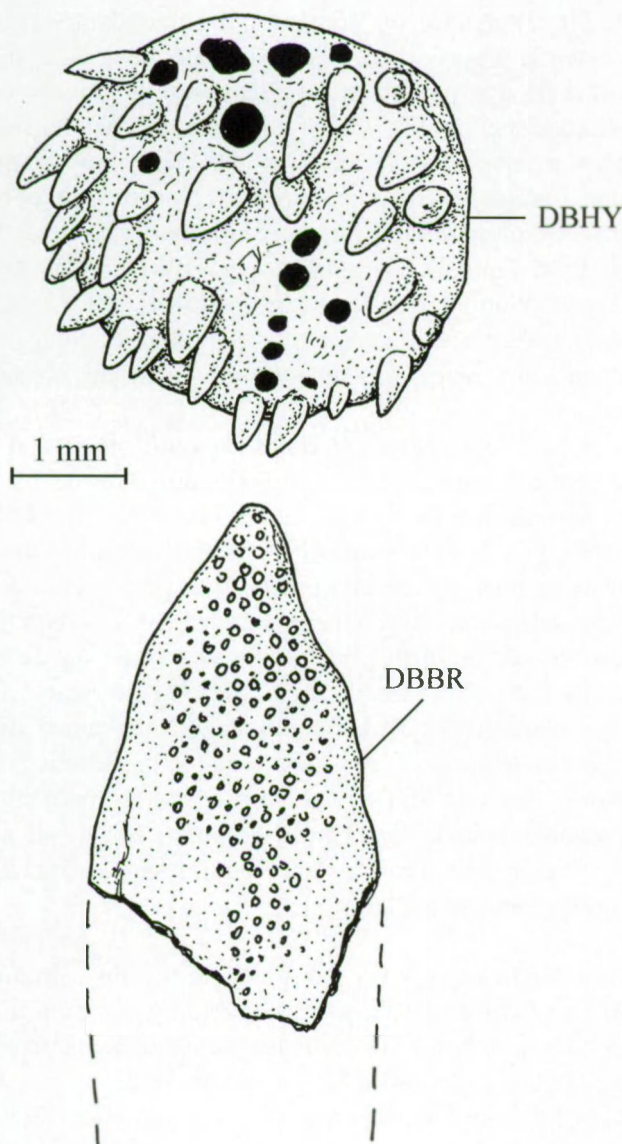


Fig. 40 – Le “pholidophoriforme” *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955 du Jurassique moyen de la République Démocratique du Congo. Dermobasihiyal (spécimen MRAC RG 7725) et dermobasibranchial (spécimen MRAC RG 7489a).

Fig. 40 – The “pholidophoriform” *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955 from the Middle Jurassic of the Democratic Republic of Congo. Dermobasihiyal (specimen MRAC RG 7725) and dermobasibranchial (specimen MRAC RG 7489a).

- (15) Pour ce qui est des diverses autapomorphies de *Catervariolus*, je renvoie à mon article concernant ce genre (TAVERNE, 2011a).

Les autres “Pholidophoriformes” se démarquent de *Catervariolus* par aux moins six caractères.

- (16) Le maxillaire est surplombé par deux supra-maxillaires (NYBELIN, 1966: figs 1, 3, 6, 7, 9, 12-14).
- (17) Une très large fenêtre interorbitaire sépare l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes du parasphénoïde (RAYNER, 1948: fig. 28; PATTERSON, 1975: fig. 56).
- (18) Il n'y a plus qu'un seul vaste postorbitaire, parfois surmonté d'un ou de deux très petits supraorbitaires dorsaux accessoires (NYBELIN, 1966: figs 1, 3, 6, 7, 9, 12-14).

Les Pleuropholidae font cependant exception. Ils possèdent souvent encore plusieurs postorbitaires mais c'est là vraisemblablement un caractère spécialisé lié au fait que tous leurs os orbitaires, infraorbitaires et supraorbitaires, ont tendance à se multiplier (BIESE, 1927: pl. 5, fig. 1a, pl. 6, fig. 1a; DE SAINT-SEINE, 1955: figs 65, 76, 79, 80A; PATTERSON, 1973: fig. 16; BRAVI, 1988: fig. 2). Pour le reste, les Pleuropholidae semblent plutôt évolués au sein des “Pholidophoriformes” puisqu'ils ont les prémaxillaires jointifs et même parfois fusionnés [caractère (50) ci-après] (BIESE, 1927: pl. 5, fig. 1b, pl. 6, fig. 1c) et que leur mandibule est assez courte avec une région coronoïde élevée [partie du caractère (43) ci-après] (DE SAINT-SEINE, 1955: figs 66, 77; BRAVI, 1988: fig. 2; BRITO & GALLO, 2002: fig. 2).

Les Siquichthyidae possèdent également plusieurs vastes postorbitaires, comme les *Catervariolidae*, ainsi qu'un seul petit supramaxillaire, jusqu'à trois supraorbitaires, un préoperculaire réduit à un simple croissant osseux et un bord oral mandibulaire à peu près rectiligne, dépourvu d'encoche et à zone dentée allongée (SU, 1985: figs 5, 9, 10, 12, 14, 15, 18, 22). Ce sont là autant de caractères qui les rapprochent également des *Catervariolidae*. Toutefois, SU (1985) les figure avec les prémaxillaires jointifs, soit un stade évolutif plus avancé que chez *Catervariolus*. Un réexamen des prémaxillaires et des latérodermethmoïdes des Siquichthyidae s'impose donc pour vérifier leur réelle morphologie et cela d'autant plus que l'un d'entre eux (ibid., 1985: fig. 15) présente, en avant du rostral, un petit prémaxillaire impair qui rappelle beaucoup le cas des latérodermethmoïdes de *Catervariolus*. Il se pourrait donc que les Siquichthyidae soient apparentés aux *Catervariolidae*.

- (19) À la face interne de la mandibule, les coronoïdes disparaissent ou ne comptent plus qu'une seule unité [cas de *Ichthyokentema*] (Fig. 8; GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9; ARRATIA, 2000: fig. 15F), contre trois chez *Catervariolus* (DE SAINT-

SEINE, 1955: fig. 39A). Dans de très rares cas, un coronoïde denticulé et soudé au dentaire peut réapparaître chez des téléostéens "classiques" (TAVERNE, 1977: 217, fig. 134).

- (20) Le prootique et l'intercalaire se connectent par un pont osseux qui surplombe une fosse subtemporale. La région postéro-ventrale du neurocrâne est rarement accessible chez les "Pholidophoriformes" vu les aléas de la fossilisation. Néanmoins, ce caractère est connu chez *Siemensichthys macrocephalus*, "*Pholidophorus*" *germanicus*, *Pholidophorus bechei* et le "*Pholidophorus*" sp. du Callovien d'Angleterre (PATTERSON, 1975: figs 46, 56, 67, 68, 71, 84). Chez les téléostéens "classiques" primitifs, ce pont osseux se perd parfois, comme chez *Leptolepis coryphaenoides* (RAYNER, 1937: fig. 9; PATTERSON, 1975: fig. 89). Dans d'autres cas, il se conserve, comme chez certains Elopiformes (TAVERNE, 1974: figs 2, 4), certains Osteoglossiformes (TAVERNE, 1977: figs 43, 45, 72, 74, 125, 127, 1978: figs 3, 5, 21) et quelques autres. En revanche, ce pont osseux n'existe pas chez *Ichthyokentema*. Sa disparition chez ce genre est probablement liée au développement des organes de l'oreille interne qui gonflent les prootiques et le basioccipital (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: figs 2, 3) et empêchent ainsi la formation de ce pont.
- (21) En arrière de la zone dentée, le bord oral du dentaire se creuse d'une encoche leptolépide bien marquée (Figs 8 [au-dessus], 21).

Steurbaulichthys s'intègre dans un groupe primitif de "Pholidophoriformes", groupe qui comprend aussi "*Pholidophorus*" *germanicus*, *Pholidophoristion*, *Ankylophorus*, *Lehmanophorus*, *Eurycormus*, *Siemensichthys*, ainsi que *Pholidorhynchodon* et *Eopholidophorus*. Ces genres ont gardés la condition plésiomorphe de deux importants caractères au sein de l'ordre. C'est ainsi que le bord buccal de leur mandibule est à peu près droit, avec une zone dentée longue, suivie d'une encoche leptolépide, et un processus coronoïde peu prononcé, voire absent (Fig. 8; DE SAINT-SEINE, 1949: figs 94, 96; PATTERSON, 1973: fig. 7; GAUDANT, 1978: 111; ZAMBELLI, 1980b: fig. 5B; ARRATIA, 2000: figs 6, 15E, F). Leurs latérodermethmoïdes dentés ou tuberculés rejettent latéralement les prémaxillaires et forment l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure (Figs 4, 5; PATTERSON, 1973: figs 4, 14, 1975: figs 121, 125; ARRATIA, 1999: fig. 6C, 2000: fig. 15A). Ce dernier caractère n'est pas signalé chez *Pholidophoristion*. Cependant, GAUDANT (1978: pl.

4, fig. 2) montre un petit os qui paraît denté, situé devant le prémaxillaire rejeté plus latéralement, et qui est donc très probablement l'extrémité antérieure du latérodermethmoïde. Ce groupe englobe des formes plus primitives pour certains caractères importants que *Pholidophorus sensu stricto* et ne devrait donc pas être rapporté à la famille des Pholidophoridae. Je propose d'utiliser pour tous ces genres le taxon familial Ankylophoridae créé jadis par GAUDANT (1978) pour *Ankylophorus* et *Lehmanophorus*, famille dont j'ai donné une diagnose émondée au début du présent article.

Chez *Pholidorhynchodon* et *Eopholidophorus*, il y a peut-être soudure des latérodermethmoïdes dentés à la face interne du rostral (ZAMBELLI, 1980: figs 1, 2, 1989: figs 2, 3), comme chez les Pachycormiformes, mais ce n'est pas certain puisqu'il se pourrait que les latérodermethmoïdes soient simplement couverts et cachés par le rostral ne laissant dépasser que leurs dents. Dans ce cas, ces deux genres devraient également être intégrés aux Ankylophoridae. Le réexamen des "Pholidophoridae" du Trias supérieur d'Italie du Nord (ARRATIA & TINTORI, en préparation) permettra probablement de trancher la question. En attendant, je n'intégrerai pas ces deux genres dans l'analyse phylogénétique qui suit.

Steurbaulichthys, les trois genres du groupe *Siemensichthys*, *Lehmanophorus*, *Pholidophoristion* (?) et "*Pholidophorus*" *germanicus* partagent un caractère particulier, la forme du latérodermethmoïde.

- (22) La partie postérieure des latérodermethmoïdes s'élargit considérablement et couvre la plus grande partie de la fosse nasale, tandis que la partie antérieure s'étire en une étroite languette osseuse qui porte de petites dents ou des tubercules (Fig. 4; WENZ, 1967: fig. 77B; PATTERSON, 1973: fig. 4, 1975: figs 121, 125; ARRATIA, 1999: fig. 6C, 2000: fig. 15A). Le crâne de *Neopholidophoropsis* n'est pas connu mais, compte tenu de sa très probable parenté avec *Eurycormus*, il est supposé posséder également ce caractère (22).

Eurycormus pourrait être le membre le plus primitif de ce groupe. Il a, en effet, conservé un préoperculaire à branche ventrale bien développée et il possède toujours trois postorbitaires comme chez *Catervariolus*, même si les deux pièces supérieures sont réduites (PATTERSON, 1973: fig. 14; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421C).

Eurycormus et *Neopholidophoropsis* se différencient par l'acquisition d'un caractère spécialisé et rare.

- (23) Les écailles deviennent non seulement amioïdes mais elles sont garnies de fortes épines (TAVERNE, 1981: fig. 12; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 14C).

Eurycormus se caractérise aussi par plusieurs traits particuliers (PATTERSON, 1973; ARRATIA & SCHULTZE, 2007) dont:

- (24) La ceinture pelvienne est reculée très près de la nageoire anale, ce qui amène les nageoires pelviennes en dessous de la dorsale mais sans qu'il y ait avancée antérieure de cette dernière (Fig. 24C).

Neopholidophoropsis se différencie d'*Eurycormus* par un caractère particulier.

- (25) Les fulcres frangeants à la nageoire caudale sont perdus (TAVERNE, 1981: 60). Mais, ainsi qu'on l'a dit plus haut, ce genre ne représente peut-être qu'une espèce particulière d'*Eurycormus*. Ce caractère est homoplasique et se retrouve chez divers autres "Pholidophoriformes".

Steurbautichthys, *Pholidophoristion*, *Ankylophorus*, *Lehmanophorus*, *Siemensichthys* et "*Pholidophorus*" *germanicus* se démarquent d'*Eurycormus* par au moins un caractère.

- (26) Il n'y a plus qu'un seul postorbitaire qui peut même parfois disparaître ou être incorporé aux infraorbitaires postérieurs.

Steurbautichthys offre deux caractères spécialisés.

- (27) Le rostral est réduit et laisse voir la plus grande partie du latérodermethmoïde.
(28) les premiers hypuraux dorsaux sont soudés en une plaque.

Pholidophoristion, *Ankylophorus*, *Lehmanophorus*, *Siemensichthys* et "*Pholidophorus*" *germanicus* partagent deux apomorphies absentes chez *Steurbautichthys* et *Eurycormus*.

- (29) La partie dentée du bord oral du maxillaire est à peu près droite (ARAMBOURG, 1935: pl. 3, fig. 3; WOODWARD, 1941: 90; DE SAINT-SEINE, 1949: fig. 96; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2, pl. 2, fig. 1, pl. 4, fig. 2; ARRATIA, 2000: figs 7-9).
(30) La nageoire dorsale migre vers l'avant, surplombe les nageoires pelviennes et débute même en avant de ces dernières (Figs 24A, B, 26; ARAMBOURG, 1935: pl. 3, fig. 3; GAUDANT, 1978: pl. 4, fig. 1).

"*Pholidophorus*" *germanicus* se différencie des autres

membres de ce groupe primitif de "Pholidophoriformes" par deux autapomorphies, dont une très particulière.

- (31) Les latérodermethmoïdes perdent leurs dents qui sont remplacées par une plage de tubercules (PATTERSON, 1975: fig. 121).
(32) Il y a six rangées de hautes écailles le long des flancs (WOODWARD, 1895a: 459).

Pholidophoristion, *Ankylophorus*, *Lehmanophorus* et *Siemensichthys* offrent une nouvelle synapomorphie.

- (33) Les infraorbitaires postérieurs sont très vastes et atteignent le bord antérieur du préoperculaire, ce qui entraîne la disparition du ou des postorbitaires (DE SAINT-SEINE, 1949: fig. 96; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2, pl. 4, fig. 2; ARRATIA, 2000: figs 7-9). Il est possible que le postorbitaire, plutôt que de disparaître, soit fusionné avec les infraorbitaires postérieurs.

Pholidophoristion se caractérise par au moins deux traits particuliers.

- (34) Le corps est trapu et parfois même très élevé (GAUDANT, 1978: pl. 4, fig. 1; TAVERNE, 1981: fig. 8, pl. 9, 10).
(35) Le canal sensoriel de la ligne latérale forme un gros bourrelet horizontal sur les écailles de la région caudale (WOODWARD, 1895a: 472, 1941: 90; GAUDANT, 1978: 112).

Ankylophorus, *Lehmanophorus* et *Siemensichthys* partagent une autre apomorphie.

- (36) Les infraorbitaires 4 et 5 sont fusionnés en un os unique (DE SAINT-SEINE, 1949: fig. 94; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2; ARRATIA, 2000: fig. 9 [le dermosphénotique y est appelé "infraorbitaire 5"]).

Notons aussi que les os circumorbitaires de "*Pholidophorus*" *germanicus* n'ont jamais été bien décrits et qu'il est donc possible que cette espèce présentait les caractères (33) et (36). Quant à *Pholidophoristion*, il possédait peut-être aussi le caractère (36).

Siemensichthys diffère d'*Ankylophorus* et de *Lehmanophorus* par au moins un caractère.

- (37) Les deux supramaxillaires se soudent en un os unique, très allongé, qui surplombe le maxillaire et s'étend sur presque toute la longueur de ce dernier (ARRATIA, 2000: figs 7-9, 14, 15C).

Ankylophorus et *Lehmanophorus* partagent une nouvelle apomorphie.

- (38) Les rayons dorsaux et anaux (seule la nageoire dorsale est connue chez *Ankylophorus*) montrent une base normale, plutôt étroite, puis s'élargissent fortement (GAUDANT, 1978: pl. 2, fig. 2).

Ankylophorus présente un trait particulier.

- (39) Les canalicules secondaires du canal sensoriel infraorbitaire sont bifurqués et s'ouvrent donc par deux pores différents (ibid., 1978: 102).

Lehmanophorus se distingue d'*Ankylophorus* par au moins trois caractères.

- (40) Les infraorbitaires 2 à 5 se soudent en os unique (DE SAINT-SEINE, 1949: fig. 96; GAUDANT, 1978: 106).
 (41) Les fulcres frangeants des nageoires dorsale et anale disparaissent (DE SAINT-SEINE, 1949: 224; GAUDANT, 1978: 107). C'est un trait homoplasique qui se retrouve chez d'autres "Pholidophoriformes".
 (42) La surface externe des écailles des flancs est ornée de rangées horizontales de gros tubercules (GAUDANT, 1978: pl. 2, fig. 3).

Un grand nombre de "Pholidophoriformes", tels *Ichthyokentema*, *Pholidophorus sensu stricto*, *Pholidophoroides*, *Pholidoctenus*, *Pholidophorichthys*, présentent une apomorphie tout à fait remarquable et qui les démarque nettement du groupe précédent.

- (43) La partie antérieure dentée de la mandibule, en avant de l'encoche leptolépide, se raccourcit et s'abaisse par rapport à la partie postérieure non dentée qui demeure élevée, ce qui rend le processus coronoïde saillant (Fig. 21B-E; RAYNER, 1948: fig. 27D; NYBELIN, 1968: pl. 3, fig. 1, 5, pl. 15, figs 5-8; ZAMBELLI, 1978: fig. 5; GAUDANT, 1978: pl. 3, fig. 2).

Parmi ces "Pholidophoriformes" plus évolués, *Ichthyokentema* paraît être le genre le plus primitif car il conserve encore des latérodermethmoïdes dentés, soudés entre eux, qui forment le milieu de la mâchoire supérieure et qui rejettent latéralement les prémaxillaires (PATTERSON, 1975: fig. 126).

- (44) Pour les nombreuses autapomorphies d'*Ichthyokentema*, je renvoie à GRIFFITH & PATTERSON (1963) et PATTERSON (1975).

Chez *Pholidophorus sensu stricto*, la morphologie de la mâchoire supérieure est spécialisée par rapport à la situation chez *Ichthyokentema*.

- (45) Les prémaxillaires se rejoignent au-dessus des latérodermethmoïdes mais cette jonction est

limitée à un seul point, juste en avant du rostral qui touche encore pratiquement le bord buccal (connu chez *Pholidophorus latiusculus*, ZAMBELLI, 1980a: fig. 2, 1986: fig. 5H).

- (46) Les latérodermethmoïdes perdent leurs dents ou leurs tubercules mais leur extrémité antérieure s'étire encore en un rostre rudimentaire à surface ornementée (connu chez *Pholidophorus bechei*, PATTERSON, 1975: 484).

Pholidophorus sensu stricto se caractérise aussi par un trait particulier.

- (47) Les frontaux, larges à l'arrière, montrent des extrémités antérieures très allongées, très étroites, pointues et qui rejoignent le rostral, séparant l'un de l'autre les deux nasaux (combinaison des caractères 126(1), 138(1) et 139(1) d'ARRATIA, 2000).

Pholidoctenus et *Pholidophoretetes* partagent le caractère

- (45) avec *Pholidophorus sensu stricto* (GRIFFITH, 1977: 76; ZAMBELLI, 1986: fig. 5G) mais on ne connaît pas les latérodermethmoïdes de ces deux genres. On ignore donc s'ils présentaient également le caractère (46) ou plutôt le (51) [voir ci-après].

Pholidoctenus et *Pholidophoretetes* se distinguent de *Pholidophorus sensu stricto* par un caractère qu'ils ont en commun.

- (48) Les nasaux sont jointifs et séparent nettement les frontaux du rostral (GRIFFITH, 1977: figs 27, 28; ZAMBELLI, 1978: fig. 2). Ce caractère est très homoplasique et s'est réalisé chez d'autres "Pholidophoriformes". Il se retrouve même parfois chez des téléostéens "classiques".
 (49) Pour les caractères particuliers de *Pholidophoretetes*, je renvoie au travail de GRIFFITH (1977).

Pholidoctenus se différencie à la fois de *Pholidophorus sensu stricto* et de *Pholidophoretetes* par un trait particulier.

- (50) Plusieurs os crâniens montrent des bords épineux (ibid., 1978: figs 1, 2).

Je propose de réserver le taxon familial Pholidophoridae pour les trois genres *Pholidophorus sensu stricto*, *Pholidophoretetes* et *Pholidoctenus* et de définir cette famille par le caractère (45).

Les autres "Pholidophoriformes" évolués, c'est-à-dire un groupe qui inclut notamment les Archaeomaenidae, les Aetheolepidae, les Aphnelepidae, les Pleuropholidae,

Pholidophoroides, *Pholidolepis*, “*Pholidophorus*” *netchkini*, *Parapholidophorus*, *Hengnania*, *Pholidophoretas*, *Pholidophorichthys*, *Pholidoctenus*, *Neobaleichthys*, *Signeuxella* et peut-être aussi les *Siyuichthyidae*, partagent deux nouvelles apomorphies importantes qui seront conservées par les téléostéens.

(51) Les prémaxillaires se rejoignent au milieu de la mâchoire supérieure en une large jonction qui sépare nettement le rostral du bord buccal.

(52) Les latérodermethmoïdes édentés sont complètement exclus de la formation du bord buccal supérieur et demeurent masqués par les prémaxillaires, le rostral et parfois les nasaux.

Les *Archaeomaenidae*, les *Aetheolepidae* et les *Aphnelepidae* sont probablement apparentés et paraissent représenter l'ensemble le plus primitif de ce groupe si l'on en juge par leur squelette caudal assez peu spécialisé et fortement hétérocerque. Il n'y a pas de vertèbres ossifiées à ce niveau, les hypuraux sont étroits et ne se démarquent pas des hémépines précédentes, tandis que les uroneuraux poursuivent exactement la série des neurépines sans s'en différencier et il peut y avoir jusqu'à six épuraux (Fig. 30; WALDMAN, 1971: fig. 17). Ces trois familles présentent au moins deux caractères évolués en commun.

(48) Les nasaux sont jointifs et séparent le rostral des frontaux (WADE, 1941: figs 1-3, 5-7; WALDMAN, 1971: figs 7A, 8; SCHAEFFER, 1972: fig. 3A, B). Comme on l'a vu dans le cas de *Philoctenus* et de *Pholidophoretas*, ce caractère est hautement homoplasique.

(53) La suture entre l'operculaire et le sous-operculaire est à peu près horizontale (WADE, 1941: figs 2, 5-7; WALDMAN, 1971: figs 7A, 8-10, 15; SCHAEFFER, 1972: fig. 3B) au lieu d'être nettement oblique comme chez presque tous les autres “*Pholidophoriformes*”.

Les *Aetheolepidae* et les *Aphnelepidae* diffèrent des *Archaeomaenidae* par trois autapomorphies.

(54) Le corps est très élevé (Fig. 31).

(55) Les nageoires dorsale et anale sont très grandes (Fig. 31).

(56) La partie abdominale de leur corps est couverte d'écailles épaisses de type lépisostéide, alors que leur région caudale ne porte que des écailles très fines (Fig. 31).

Les *Pleuropholidae* partagent deux nouveaux caractères avec *Leptolepis coryphaenoides* et les téléostéens “classiques”.

(57) Les latérodermethmoïdes se soudent au rostral dont ils deviennent des simples processus latéraux (connu chez *Pleuropholis serrata* EGERTON, 1858, PATTERSON, 1973: 269).

(58) La “pit-line” de l'angulaire, présente chez un grand nombre de “*Pholidophoriformes*”, est perdue.

(59) Pour ce qui est des nombreux caractères spécialisés des *Pleuropholidae*, je renvoie aux travaux de BIESE (1927), DE SAINT-SEINE (1949, 1955), PATTERSON (1973), BRAVI (1988) et BRITO & GALLO (2002).

“*Pholidophorus*” *netchkini*, qui possède encore des écailles de type lépisostéide, montre une nouvelle apomorphie qui le rapproche encore plus de *Leptolepis coryphaenoides*.

(60) La mandibule se raccourcit davantage et son bord oral en avant de l'encoche leptolépide prend une orientation oblique, tandis que le processus coronoïde s'élève fortement (Fig. 23A; YAKOVLEV, 1962: fig. 2).

“*Pholidophorus*” *domeykanus* se rapproche de *Pholidoctenus*, de *Proleptolepis*, de *Longileptolepis* ARRATIA, 2003 (= *Paraleptolepis* ARRATIA & THIES, 2001, non *Paraleptolepis* YABUMOTO, 1994), de *Leptolepis coryphaenoides* et des téléostéens plus évolués par deux apomorphies nouvelles.

(61) Le canal sensoriel préoperculaire longe le bord antérieur du préoperculaire (NYBELIN, 1966: fig. 7, 1974: figs 15A, 17, 18, 20; ARRATIA, 1975: fig. 3; ARRATIA & THIES, 2001: figs 4B, 5).

(62) Les écailles ne présentent qu'une couverture réduite de ganoïne et portent des *circuli* (ARRATIA *et al.*, 1975: 6).

Pholidolepis se démarque des formes précédentes et partage avec *Leptolepis coryphaenoides* et les autres téléostéens au moins quatre nouveaux caractères évolués.

(63) Le squelette caudal ne compte plus que trois ou quatre épuraux (PATTERSON, 1968: figs 3, 4; PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 31).

(64) Les deux hypuraux ventraux s'élargissent aux dimensions que ces os montrent chez les *Leptolepididae* et d'autres téléostéens archaïques.

(65) Le lobe dorsal de la nageoire caudale comporte 10 rayons principaux segmentés, le plus externe pointu, les 9 autres branchus (PATTERSON, 1968: 215).

(66) Les écailles sont fines, cycloïdes et de type téléostéen (*ibid.*, 1968: 216).

Proleptolepis partage plusieurs nouvelles apomorphies avec *Longileptolepis*, *Leptolepis coryphaenoides* et un certain nombre de téléostéens plus avancés.

- (67) À la mandibule, le préarticulaire est perdu (PATTERSON, 1977b: 215 [son caractère 26], fig. 19).
- (68) Le cératohyal antérieur est percé d'un foramen bérycoïde (RAYNER, 1937: fig. 6; ARRATIA & SCHULTZE, 1999: fig. 7b).
- (69) Les deux centres vertébraux soutenant les deux premiers hypuraux se soudent pour former une vertèbre unique, la vertèbre urale 1 (NYBELIN, 1974: fig. 19; TAVERNE, 2001: fig. 8; As & THIES, 2001: figs 10, 11).
- (70) La nageoire caudale comporte 19 rayons principaux, les deux extrêmes segmentés et pointus, les 17 autres segmentés et branchus (NYBELIN, 1974: pl. 17; obs. pers.).
- (71) Pour les autres apomorphies qui conduisent des "Pholidophoriformes" évolués vers *Proleptolepis*, puis vers *Longileptolepis* et enfin *Leptolepis coryphaenoides* et aux autres téléostéens archaïques, je renvoie à l'analyse détaillée faite dans TAVERNE (2001).

Remerciements

J'exprime ma vive reconnaissance au Dr. D. Baudet, conservateur de la collection de fossiles du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren), pour m'avoir permis l'accès au matériel étudié ci-avant. Ma gratitude va aussi à Madame M. Moreels, technicienne au même musée, et à Monsieur H. De Potter, technicien principal à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, pour leur aide technique, ainsi qu'à Monsieur W. Miseur, également de l'Institut, qui a réalisé les photographies du présent article. Je remercie enfin le Dr. M. Gayet (Lyon) qui a bien voulu lire, commenter et améliorer mon manuscrit.

Abréviations utilisées dans les figures

AN + ART: angulo-articulaire

ANT: antorbitaire

BO: basioccipital

BSPH: basisphénoïde

C: côte

CHY a., p.: cératohyal antérieur, postérieur

CLT: cleithrum

DBBR: dermobasibranchial

DBHY: dermobasihyal

DN: dentaire

DSPH: dermosphénétique

EC: écaille

EC fu.: écaille fucrale

ECPT: ectoptérygoïde

ENPT: entoptérygoïde

EP 1-7: épuraux 1 à 7

EXO: exoccipital

FR: frontal

FU ba.: fulcre basilaire (= rayon procurrent)

FU fr.: fulcre frangeant

GU: plaque gulaire

HEM: arc hémal (= hémarcual)

HEMEP: hémépine (= hémacanthé)

HY 1, 2: hypuraux ventraux

HY 3 + x, x + 1: hypuraux dorsaux

IORB 1-4: infraorbitaires 1 à 4

LDETH: latérodermethmoïde

LEP: lépidotriche

LETH: ethmoïde latéral

MCK: os meckelien

METH: mésethmoïde

MPT: métaptérygoïde

MX: maxillaire

NA: nasal

NEUR: arc neural (= neurarcual)

NEUREP: neurépine (= neuracanthé)

OP: operculaire

OSPH: orbitosphénoïde

PA: pariétal

PAL: palatin

PELV: os pelvien

PHY: parhypural

PMX: prémaxillaire

POP: préoperculaire

PORB: postorbitaire (= suborbitaire)

PRO: prootique

PS: parasphénoïde

PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)

PTE: ptérotique

PU4: vertèbre préurale 4

QU: carré (= quadratique)

RAD: ptérygophore (= radial)

RO: rostral (= dermethmoïde)

SAN: surangulaire

SMX 1, 2: supramaxillaires 1 et 2

SORB 1, 2: supraorbitaires 1 et 2

SPH: sphénétique (= autosphénétique)

ST: supratemporal (= extrascapulaire)

U1a, b: vertèbres urales 1 antérieure et postérieure

U13: vertèbre urale 13

V: vertèbre

c. eth.: commissure sensorielle ethmoïdienne

c. m.: canal sensoriel mandibulaire

c. pop.: canal sensoriel préoperculaire

c. sorb.: canal sensoriel supraorbitaire

f. X: foramen du nerf vague (X)

f. a. ps.: foramen de l'artère pseudobranchiale

g. meck.: gouttière meckelienne

my.: ouverture du myodome postérieur

na.: narine

- p. a.: processus ascendant du parasphénoïde
 p. b.: processus basiptérygoïde du parasphénoïde
 p. l.: "pit-line"
 p. q.: processus quadratique du carré

Références

- AGASSIZ, L., 1832. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias-Formation. *Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, Heidelberg, **3**: 139-149.
- ALLEN, P., 1959. The Wealden environment: Anglo-Paris Basin. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, series B, *Biological Sciences*, **242**: 283-346.
- ARAMBOURG, C., 1935. Contribution à l'étude des poissons du Lias supérieur. *Annales de Paléontologie*, **24**: 3-32.
- ARRATIA, G., 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (editors), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 265-334.
- ARRATIA, G., 2000. New teleostean fishes from the Jurassic of southern Germany and the systematic problems concerning the "pholidophoriforms". *Paläontologische Zeitschrift*, **74** (1/2): 113-143.
- ARRATIA, G., 2008. Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies. In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M.V.H. (editors), *Mesozoic Fishes 4. Homology and Phylogeny*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 49-101.
- ARRATIA, G., CHANG, A. & CHONG, G., 1975. *Pholidophorus domeykanus* n. sp. del Jurassico de Chile. *Revista Geológica de Chile*, **2**: 1-9.
- ARRATIA, G. & HERZOG, A., 2007. A new halecomorph fish from the Middle Triassic of Switzerland and its systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27** (4): 838-849.
- ARRATIA, G. & LAMBERS, P., 1996. The caudal skeleton of pachycormiforms: parallel evolution. In: ARRATIA, G. & VIOHL, H.-P. (editors), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 191-218.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 1991. The palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, **208**: 1-81.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 1999. Mesozoic fishes from Chile. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (editors), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 565-593.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 2007. *Eurycormus* – *Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. *Fossil Record*, **10** (1): 17-37.
- ARRATIA, G. & THIES, D., 2001. A new teleost (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Early Jurassic *Posidonia* shale of Northern Germany. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, **4**: 167-187.
- ARRATIA, G. & TINTORI, A., 2003. Early radiation of "pholidophoriform" fishes, with special reference to the Italian forms. *Revista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, **22**: 67-68.
- BARTHOLOMAI, A., 2004. The large aspidorhynchid fish, *Richmondichthys sweeti* (Etheridge Jnr and Smith Woodward, 1891) from Albion marine deposits of Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum*, **49** (2): 521-536.
- BARTRAM, A.W.H., 1973. The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **56** (3): 183-205.
- BARTRAM, A.W.H., 1977. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **29** (2): 137-234.
- BELTAN, L., 1963. Sur l'existence d'un supraoccipital dermique chez un *Saurichthys* de l'Éotrias de Madagascar. *Compte rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **257**: 1318-1320.
- BIESE, W., 1927. Ueber einige Pholidophoriden aus den lithographischen Schiefer Bayerns. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **58**, Beilage-Band, Abteilung B, *Geologie und Paläontologie*, Stuttgart: 50-100.
- BRAVI, S., 1988. Contributo allo studio del giacimento ad ittioliti di Pietraraja (Benevento). I. *Pleuropholis decastroi* n. sp. (Pisces, Actinopterygii, Pholidophoriformes). *Memorie della Società Geologica Italiana*, **41**: 575-586.
- BRITO, P.M., 1992. L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Brésil. *Annales de Paléontologie (Vertébrés – Invertébrés)*, **78** (3): 129-157.
- BRITO, P.M., 1997. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, **19** (4): 681-772.
- BRITO, P.M., 1999. The caudal skeleton of aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi): phylogenetic implications. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (editors), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 249-264.
- BRITO, P.M. & EBERT, M., 2009. A new aspidorhynchid fish (Teleostei: Aspidorhynchiformes) from the Upper Jurassic of Ettling, Solnhofen, Bavaria, Germany. *Comptes rendus Palevol*, **8**: 395-402.
- BRITO, P.M. & GALLO, V., 2002. A new pleuropholid, *Gondwanapleuropholis longimaxillaris* n. g., n. sp.

- (Actinopterygii: Teleostei) from the Jurassic of north-east Brazil. *Comptes rendus Palevol*, **1**: 697-703.
- CASIER, E., 1967. Le Landénien de Dormaal (Brabant) et sa faune ichthyologique. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **156**: 1-66.
- CASIER, E., 1969. Sur les conditions de dépôt de quelques-unes des formations mésozoïques du bassin du Congo. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale*, Tervuren (Belgique), Série in-8°, *Sciences Géologiques*, **62**: 31-47.
- COLIN, J.-P., 1994. Mesozoic-Cenozoic lacustrine sediments in Zaire Interior Basin. In: GIERLOWSKI-KORDESCHAND, E. & KELTZ, K. (editors), *Global Geological Record of Lake Basins*, I.G.C.P. Project 324, Cambridge University Press, Cambridge, **1**: 31-36.
- DELSATE, D., 1999. Un Pholidophoridae nouveau (Osteichthyes, Actinopterygii) du Toarcien (Jurassique inférieur) luxembourgeois. *Travaux Scientifiques du Musée National d'Histoire Naturelle du Luxembourg*, **32**: 141-205.
- DE SAINT-SEINE, P. 1949. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, **2**: I-VII et 1-357.
- DE SAINT-SEINE, P. 1950. Contribution à l'étude des vertébrés fossiles du Congo Belge. *Annales du Musée Royal du Congo Belge*, Tervuren (Belgique), Série in-8°, *Sciences Géologiques*, **5**: 1-32.
- DE SAINT-SEINE, P., 1955. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Première partie. La faune des argilites et schistes bitumineux. *Annales du Musée Royal du Congo Belge*, Tervuren (Belgique), Série in-8°, *Sciences Géologiques*, **14**: 1-126.
- DE SAINT-SEINE, P. & CASIER, E., 1962. Poissons fossiles des couches de Stanleyville (Congo). Deuxième partie. La faune marine des Calcaires de Songa. *Musée Royal de l'Afrique Centrale*, Tervuren, Belgique, Série in-8°, *Sciences Géologiques*, **44**: 1-52.
- ESTES, R. D., 1969. Two new Late Cretaceous fishes from Montana and Wyoming. *Breviora*, **335**: 1-15.
- GARDINER, B.G., 1960. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, **4**(7): 239-384.
- GAUDANT, J., 1978. Essai de révision taxonomique des « Pholidophorus » (Poissons Actinoptérygiens) du Jurassique supérieur de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire naturelle de Lyon*, **16**: 101-121.
- GIRESSÉ, P., 2005. Mesozoic-Cenozoic history of the Congo Basin. *Journal of African Earth Sciences*, **43**: 301-215.
- GRANDE, L., 2010. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei. *Copeia*, supplementary issue, **10** (2A): 1-871.
- GRANDE, L. & BEMIS, W.E. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18** (Supplement 1, Memoir 4): 1-690.
- GRIFFITH, J., 1977. The Upper Triassic fishes from Polzberg bei Lunz, Austria. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **60** (1): 1-93.
- GRIFFITH, J. & PATTERSON, C., 1963. The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentemurbeckensis*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, **8** (1): 1-43.
- JAIN, S.L. & ROBINSON, P.L., 1963. Some new specimens of the fossil fish *Lepidotes* from the English Upper Jurassic. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **141** (1): 119-135.
- JESSEN, H., 1972. Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. *Fossils and Strata*, **1**: 1-101.
- KEAR, B.P., 2007. First record of a pachycormid fish (Actinopterygii: Pachycormiformes) from the Lower Cretaceous of Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27** (4): 1033-1038.
- KRIWET, J., 2005. A comprehensive study of the skull and dentition of pycnodont fishes. *Zitteliana*, **A15**: 135-188.
- KUSAKA, T., 1974. The urohyal of fishes. University of Tokyo Press: I-XIV + 1-320.
- LAMBERS, P., 1988. *Orthocormus teyleri* nov. sp., the first pachycormid (Pisces, Actinopterygii) from the Kimmeridge lithographic limestone at Cerin (Ain), France; with remarks on the genus *Orthocormus* Weitzel. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, series B, **91** (4): 369-391.
- LAMBERS, P., 1992. On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany), Rijksuniversiteit Groningen, Doctoraat Proefschrift: I-X + 1-336.
- LAMBERS, P., 1999. The actinopterygian fish fauna of the Late Kimmeridgian and Early Tithonian "Plattenkalke" near Solnhofen (Bavaria, Germany). *Geologie en Mijnbouw*, **78**: 215-229.
- LEHMAN, J.-P., 1949. Étude d'un *Pachycormus* de Normandie. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Fjärde Serien, **1** (2): 1-44.
- LEHMAN, J.-P., 1952. Étude complémentaire des poissons de l'Éotrias de Madagascar. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Fjärde Serien, **2** (6): 1-201.
- LEPERSONNE, J., 1977. Structure géologique du bassin intérieur du Zaïre. *Académie Royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences*, 5^e série, **63** (12): 941-965.

- LERICHE, M., 1911. Les Poissons des couches du Lualaba (Congo Belge). *Revue Zoologique Africaine*, **1** (2): 190-197.
- LIU, H.-T., 1955. A new *Baleichthys* from Shensi. *Acta Palaeontologica Sinica*, **3** (4): 317-321 (en chinois avec résumé anglais).
- LIU, H.-T. & WANG, T.-K., 1961. A new pholidophorid fish from Sinkiang, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **9** (3): 266-270 (en chinois, avec résumé anglais).
- LUND, R., 1966. Intermuscular bones in *Pholidophorus bechei* from the Lower Lias of England. *Science*, **152** (3720): 348-349.
- MACHADO, L.P., 2008. The braincase of *Neoprosclerites penzancei* (Pycnodontiformes, Pycnodontidae). In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M.V.H. (editors), *Mesozoic Fishes 4. Homology and Phylogeny*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 167-180.
- MAINWARING, A.J., 1978. Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, a family of Mesozoic fossil fishes. Ph. D. thesis (unpublished), University of London: 1-162.
- MAISEY, J.G., 1983. Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. *American Museum Novitates*, **2758**: 1-64.
- MAISEY, J.G., 1999. The supraotic bone in neopterygian fishes (Osteichthyes, Actinopterygii). *American Museum Novitates*, **3267**: 1-52.
- NELSON, G.J., 1969. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **141** (4): 475-552.
- NIELSEN, E., 1942. Studies on Triassic fishes from East Greenland. I. *Glaucolepis* and *Boreosomus*. *Palaeozoologica Groenlandica*, **1**: 1-403.
- NIELSEN, E., 1949. Studies on Triassic fishes from East Greenland. II. *Australosomus* and *Birgeria*. *Meddelelser om Gronland, Kommissionen for Videnskabelige Undersogelser I Gronland*, **146** (1): 1-309.
- NURSALL, J.R., 1999a. The family +Mesturidae and the skull of pycnodont fishes. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (editors), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 153-188.
- NURSALL, J.R., 1999b. The pycnodontiform bauplan: the morphology of a successful taxon. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (editors), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 189-214.
- NYBELIN, O., 1963. Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskettes der Actinopterygier. *Arkiv för Zoologi*, serie 2, **15** (35): 485-516.
- NYBELIN, O., 1966. On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s. str. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **11** (8): 351-432.
- NYBELIN, O., 1974. A revision of the leptolepid fishes. *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, **9**: 1-202.
- OLSEN, P.E. & McCUNE, A., 1991. Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark supergroup of eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11** (3): 269-292.
- PASSAU, G., 1923. La géologie du Bassin de schistes bitumineux de Stanleyville (Congo Belge). Imprimerie H. Vaillant-Carmanne, Liège: 1-155.
- PATTERSON, C., 1966. British Wealden sharks. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **11** (7): 281-350.
- PATTERSON, C., 1968. The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **16** (5): 201-239.
- PATTERSON, C., 1973. Interrelationships of holosteans. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **53**, Supplement 1: 233-305.
- PATTERSON, C., 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **269** (899): 275-579.
- PATTERSON, C., 1977a. Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: ANDREWS, S. M., MILES, R. S. & WALKER, A. D. (editors), *Linnean Society Symposium Series*, **4**: 77-121.
- PATTERSON, C., 1977b. The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. In: HECHT, M. K., GOODY, P. C. & HECHT, B. M. (editors), *Major patterns in vertebrate evolution*, Plenum Publishing Corporation, New York: 579-643.
- PATTERSON, C. & ROSEN, D.E., 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleosts and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **158** (2): 81-172.
- POYATO-ARIZA F.J. & WENZ, S., 2004. The new pycnodontid fish genus *Turbomesodon*, and a revision of *Macromesodon* based on new material from Lower Cretaceous of Las Hoyas, Cuenca, Spain. In: ARRATIA, G. & TINTORI, A. (editors), *Mesozoic Fishes 3. Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 341-378.
- RAYNER, D.H., 1937. On *Leptolepis bronni* Agassiz. *Annals and Magazine of Natural History*, series 10, **19**: 46-74.
- RAYNER, D.H., 1948. The structure of certain Jurassic holosteans fishes, with special reference to their neurocrania. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **233**(601): 287-345.
- ROHON, J.V., 1890. Die Jura-Fische von Ust-Balei in Ost-Sibirien. *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St.-Petersbourg*, 7^{ème} série, **38** (1): 1-15.

- SCHAEFFER, B., 1971. The braincase of the holostean fish *Macrepistius*, with comments on neurocranial ossification in the Actinopterygii. *American Museum Novitates*, **2459**: 1-34.
- SCHAEFFER, B., 1972. A Jurassic fish from Antarctica. *American Museum Novitates*, **2495**: 1-17.
- SCHAEFFER, B. & PATTERSON, C., 1984. Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *American Museum Novitates*, **2796**: 1-86.
- SCHULTZE, H.-P., 1966. Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **126** (3): 232-314.
- SCHULTZE, H.-P., 1996. The scales of Mesozoic actinopterygians. In: ARRATIA, G. & VIOHL, G. (editors), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 83-93.
- SMITH, A.G., SMITH, D.G. & FUNNELL, B.M., 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic coelacanths. Cambridge University Press: 1-99.
- STENSIÖ, E.A., 1932. Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish expeditions in 1929 – 1931. *Meddelelser om Grønland, Kommissionen for Videnskabelige Undersøgelser I Grønland*, **83** (3): 1-305.
- SU, D., 1983. Late Triassic actinopterygians from East Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica*, **21** (4): 275-285 (en chinois avec résumé anglais).
- SU, D., 1985. On late Mesozoic fish fauna from Xinjiang (Sinkiang), China. *Memoirs of the Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica*, **17**: 61-136 (en chinois avec résumé anglais).
- SU, D., 1994. New Early Jurassic actinopterygians from Weixin, Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, **32** (3): 151-165 (en chinois avec résumé anglais).
- TAVERNE, L., 1974. L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences, Collection in-8°, 2^e série*, **42** (3): 1-96.
- TAVERNE, L., 1975. Étude ostéologique de *Leptolepis caheni*, téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupavus*. *Revue de Zoologie Africaine*, **89** (4): 821-853.
- TAVERNE, L., 1977. Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycopera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences, Collection in-8°, 2^e série*, **41** (2): 1-235.
- TAVERNE, L., 1978. Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des ostéoglossomorphes. Deuxième partie. Ostéologie des genres *Phareodus*, *Phareoides*, *Brychaetus*, *Musperia*, *Pantodon*, *Singida*, *Notopterus*, *Xenomystus* et *Papyrocranus*. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences, Collection in-8°, 2^e série*, **42** (6): 1-213.
- TAVERNE, L., 1981. Les actinoptérygiens de l'Aptien inférieur (Töck) d'Helgoland. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **51**: 43-82.
- TAVERNE, L., 1998. Les poissons crétacés de Nardo. 6°. *Belonostomus* sp. (Aspidorhynchidae) et considérations sur les relations entre les Aspidorhynchiformes et les téléostéens (Pisces, Actinopterygii). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **22**: 275-290.
- TAVERNE, L., 2001. Position systématique et relations phylogénétiques de *Paraclupavus* (« *Leptolepis* ») *caheni*, téléostéen marin du Jurassique moyen de Kisangani (Calcaires de Songa, Étage de Stanleyville), République Démocratique du Congo. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (Belgique), Département de Géologie et Minéralogie, Rapport Annuel 1999-2000*: 55-76.
- TAVERNE, L., 2011a. Ostéologie et relations phylogénétiques de *Catervariolus* (Teleostei, "Pholidophoriformes") du Jurassique moyen de Kisangani en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 175-212.
- TAVERNE, L., 2011b. Ostéologie et relations phylogénétiques de *Ligulella* (Halecostomi, Ligulelliformes nov. ord.), poisson du Jurassique moyen de Kisangani en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 213-233.
- THIOLLIÈRE, V., 1850. Seconde notice sur le gisement et les fossiles d'origine organique des calcaires lithographiques dans le Jura du département de l'Ain. *Annales des Sciences Physiques et Naturelles, d'Agriculture et de l'Industrie*, Lyon, 2^{ème} série, **3**: 111-184.
- THIOLLIÈRE, V., 1852. Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. *Annales des Sciences Physiques et Naturelles, d'Agriculture et de l'Industrie*, Lyon, 2^{ème} série, **4**: 353-446.
- WADE, R.T., 1941. The Jurassic fishes of New South Wales. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, **75**: 71-84.
- WALDMAN, M., 1971. Fish from the freshwater Lower Cretaceous of Victoria, Australia, with comments on the palaeo-environment. *Special Papers in Palaeontology*, **9**: 1-124.
- WANG, N.-Ch., 1977. Les poissons jurassiques du Hunan, Chine. Première partie. *Vertebrata Palasiatica*, **15** (3): 177-183 (en chinois).

- WENZ, S., 1967. Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. *Cahiers de Paléontologie, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique*, Paris: 1-276.
- WILEY, E.O., 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, **64**: 1-111.
- WOODWARD, A.S., 1895a. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part III. Trustees of the British Museum (Natural History), London: I-XXXIX + 1-544.
- WOODWARD, A.S., 1895b. The fossil fishes of the Talbragar beds (Jurassic ?). *Memoirs of the Geological Survey of New South Wales, Sidney, Paleontology*, **9**: I-XIII + 1-27.
- WOODWARD, A. S., 1919. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. Part III. The Palaeontographical Society (editor), London: 105-148.
- WOODWARD, A.S., 1941. The Mesozoic ganoid fishes of the genus *Pholidophorus* Agassiz. *Annals and Magazine of Natural History*, series 11, **8** (8): 88-91.
- YAKOVLEV, V. N., 1962. Jurassic fishes of the order Pholidophoriformes from Karatau. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **3**: 90-101.
- ZAMBELLI, R., 1975. Note sui Pholidophoriformes. I. – *Parapholidophorus nybelini* gen. n. sp. nov. *Istituto Lombardo, Academia di Scienze e Lettere, Rendiconti, Classe di Scienze (B)*, Milano, **109**: 3-49.
- ZAMBELLI, R., 1978. Note sui Pholidophoriformes. II. *Pholidoctenus serianus* gen. n. sp. n. *Accademia Nazionale dei Lincei, Rendiconti*, Roma, serie 5, **3**, (1977-1978): 101-124.
- ZAMBELLI, R., 1980a. Note sui Pholidophoriformes. III contributo: *Pholidophorus gervasuttii* sp. n. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, **1**: 5-37.
- ZAMBELLI, R., 1980b. Note sui Pholidophoriformes. IV contributo: *Pholicorhyncodon malzannii* gen. nov. sp. nov. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, **2**: 129-167.
- ZAMBELLI, R., 1980c. Note sui Pholidophoriformes. V contributo: I Pholidophoridae dell'Alta Valvestino (Brescia, Italia). *Natura Bresciana, Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Brescia*, **17**: 77-88.
- ZAMBELLI, R., 1986. Note sui Pholidophoriformes. VI contributo. Pholidophorinae subfamiglia nuova del Triassico Superiore. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, **10**: 1-32.
- ZAMBELLI, R., 1989. Note sui Pholidophoriformes. VII contributo: *Eopholidophorus forojuliensis* n. g., n. sp. *Gortiana – Atti del Museo Friulano di Storia Naturale*, Udine, **11**: 63-76.

L. TAVERNE
 Résidence « Les Platanes »
 Boulevard du Souverain, 142 (Boîte 8)
 B-1170 Bruxelles, Belgique
 E-mail: louis.taverne@gmail.com

Typescript submitted: January 31, 2011
 Revised typescript received: June 6, 2011

