

Osorioichthys marginis, “Paléonisciforme” du Famennien de Belgique, et la phylogénie des Actinoptérygiens dévonien (Pisces)

Osorioichthys marginis, “paleonisciform” from the Famennian of Belgium, and the phylogeny of the Devonian actinopterygians (Pisces)

par Louis TAVERNE

Résumé

L'ostéologie d'*Osorioichthys marginis*, “Paléonisciforme” du Famennien de Belgique, est étudiée de façon détaillée. La phylogénie des Actinoptérygiens du Dévonien est revue. *Osorioichthys* apparaît plus apomorphe que *Dialipina*, *Cheirolepis* et les Polyptérides et représente le groupe-frère plesiomorphe d'un ensemble qui groupe *Howqualepis*, *Mimia*, *Moythomasia*, *Tegeolepis*, *Stegotrachelus* et *Kentuckia*.

Mots-clefs: *Osorioichthys marginis*, Actinoptérygiens, Famennien, Dévonien, Belgique, phylogénie.

Abstract

The osteology of the “paleoniscid” *Osorioichthys marginis* from the Famennian of Belgium is studied in detail. The phylogeny of the Devonian actinopterygians is revised. *Osorioichthys* appears to be more apomorphic than *Dialipina*, *Cheirolepis* and the polypteriforms, and represents the plesiomorphic sister-group of a clade including *Howqualepis*, *Mimia*, *Moythomasia*, *Tegeolepis*, *Stegotrachelus* and *Kentuckia*.

Key-words: *Osorioichthys marginis*, actinopterygians, Famennian, Devonian, Belgium, phylogeny.

Introduction

Les Actinoptérygiens regroupent la majeure partie des poissons actuels (Téléostéens, Lépidostéens, Amies, Esturgeons et Polyodontes). Ils apparaissent au Silurien terminal en Europe et en Chine mais seules des écailles ainsi que des fragments osseux sont connus de cette époque (GROSS, 1968; JANVIER, 1971, 1978; WANG & DONG, 1989). Ce n'est qu'au Carbonifère, après la disparition de certaines autres lignées de poissons (Céphalaspides, Galéaspides, Anaspides, Ptéraspides, Placodermes), que les Actinoptérygiens prennent véritablement leur essor et leur position dominante dans l'ichtyofaune. Au Dévonien, les Actinoptérygiens restent rares quoique leur expansion soit déjà mondiale. Les espèces dévonien dont l'ostéologie a pu être étudiée sont moins d'une dizaine (GARDINER, 1963, 1984; DUNKLE, 1964; DUNKLE & SCHAEFFER, 1973; JESSEN, 1968; PEARSON & WESTOLL, 1979; LONG, 1988; ARRATIA

& CLOUTIER, 1996). L'une de ces rarissimes formes dévonien a été mise au jour en Belgique: *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952).

Le seul exemplaire connu a été découvert le 3 juillet 1951 par P. SARTENAER lors de fouilles menées dans les terrains du Dévonien supérieur belge (SARTENAER, 1960, par exemple). Le spécimen a été prélevé dans une lentille située au milieu de schistes verdâtres très peu fossilifères, à mi-hauteur d'un talus de 6 m. La direction de cette lentille est N148°W et son inclinaison 16°NW. Sa prolongation géométrique aboutit à un point situé à 649 m au Sud du km 107 du chemin de fer de Senzeilles à Mariembourg, soit à quelques mètres du viaduc de la route qui joint la grand'route Philippeville-Mariembourg au lieu-dit Le Fraity (feuille 57/3-4 de Froidchapelle-Senzeilles au 1/25.000; coordonnées: x = 159.625, y = 91.425) (Fig. 1A).

La strate concernée est située dans le Famennien inférieur, au début de la partie supérieure de la Formation de la Famenne, au sommet du tiers inférieur de ce qu'on appelait autrefois l'Assise de Mariembourg (Fa1b) (Fig. 1B). Elle correspond aux biozones à *Ptychomaletoechia dumonti* (GOSSELET, 1877) (Brachiopodes) et à *Palmatolepis crepida* SANNEMAN, 1955 (Conodontes).

Si l'on se réfère aux reconstitutions récentes des mers et des continents à la fin du Dévonien (LI *et al.*, 1993, par exemple), *Osorioichthys marginis* vivait dans les eaux marines côtières de la marge Sud du super-continent des Vieux Grès Rouges (Old Red Sandstone) qui incluait l'Ardenne à l'époque. L'état fragmentaire du poisson et l'importante abrasion subie indiquent peut-être une origine dulcicole ou lagunaire et un transport *post mortem* vers la mer ainsi que CASIER (1952: 15) l'a suggéré.

L'unique spécimen d'*Osorioichthys marginis* est réduit à sa partie antérieure. On y voit la tête sous toutes ses faces quoiqu'écrasée ainsi que la région pectorale en norme ventrale (Fig. 2). La pièce complète est longue de 134 mm et la région céphalique seule mesure 75 mm de longueur depuis l'extrémité antérieure du museau jusqu'au bord postérieur du sous-operculaire. La région rostro-prémaxillaire gauche a été fracturée mais s'est ressoudée au reste de la tête durant la fossilisation. La



Fig. 1 — Localisation d'*Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). A: le lieu de la découverte en Belgique; B: dans les Formations stratigraphiques et les Biozones à Conodontes du Famennien du Massif de Philippeville (inspiré de BOULVAIN & MARION, 1994: fig. 2).

Fig. 1 — Localisation of *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). A: the discovery place in Belgium; B: in the stratigraphic formations and conodont biozones of the Famennian from the Massive of Philippeville (after BOULVAIN and MARION, 1994: fig. 2).

nageoire pectorale gauche est la seule conservée. Le fossile est fort abrasé et l'ornementation externe des os et des écailles s'est en grande partie perdue. La contre-empreinte du spécimen est très partielle, presqu'effacée et ne montre que la série des os operculaires ainsi que la portion postérieure de la mandibule. Notons encore que la partie manquante du poisson n'est pas incluse dans le nodule. Ce dernier porte à sa surface deux exemplaires de Brachiopodes, un *Cyrtiopsis murchisoniana* (de VERNEUIL, 1845) de taille moyenne et un *Cyrtospirifer verneuili* (MURCHISON, 1840) de petites dimensions.

Dans un premier temps, CASIER (1952: 3) a nommé le "Paléonisciforme" nouvellement découvert *Stereolepis marginis* nov. gen., nov. sp. Cependant, le nom générique *Stereolepis* était préoccupé par un Téléostéen Percoïde actuel des côtes californiennes, *Stereolepis gigas* AYRES, 1863. Dans une courte note additionnelle, CASIER (1954: 2) a donc rebaptisé le fossile *Osorioichthys marginis*, créant ainsi le nouveau genre *Osorioichthys*. *Stereolepidella* WHITLEY, 1954 est un synonyme junior d'*Osorioichthys*. Aujourd'hui, *Osorioichthys marginis* constitue le seul membre de la famille des Osorioichthyidae créée par GARDINER (1967: 175).

Les fouilles intensives pratiquées dans les terrains du Dévonien supérieur belge durant des années n'ont pas permis de mettre au jour de nouveaux spécimens d'*Osorioichthys marginis*. On connaît, toutefois, quelques écailles isolées et des fragments osseux de "Paléonisciformes" dans le Frasnien et le Famennien de Belgique (LEHMAN, 1973: 11; DERYCKE *et al.*, 1995: 346-348). Les familles des Mimiidae, des Canobiidae et des Palaeoniscidae ont ainsi été identifiées avec plus ou moins de certitude dans le Dévonien supérieur belge, d'autres restes demeurant d'attribution familiale incertaine. Cepen-

Etage	Formations	Zones Conodontes
FAMMENNIEN	Etroeungt	<i>Siph. praesulcata</i>
	Ciney	<i>Pa. trachytera</i>
	Souverain-Pré	<i>Pa. marginifera</i>
	Esneux	
	Aye	<i>Pa. rhomboidea</i>
	Famenne	"Assise de Mariembourg" "Assise de Senzelles"
		<i>Pa. crepida</i> <i>Pa. triangularis</i>

dant, aucune pièce de ce matériel restreint et partiel ne paraît pouvoir se rapporter à *Osorioichthys marginis* si l'on en juge d'après les photographies montrées par DERYCKE-KHATIR (1994). Les descriptions de CASIER (1952, 1954) sont brèves et n'apportent que peu d'informations anatomiques sur le crâne d'*Osorioichthys marginis*. Cette pauvreté des données explique pourquoi l'espèce belge est restée quasi ignorée de la plupart des publications récentes traitant des "Paléonisciformes" et qu'elle n'est guère prise en compte, si ce n'est parfois une citation, dans les travaux qui discutent de la phylogénie des Actinoptérygiens primitifs (KAZANTSEVA-SELEZNEVA, 1981; GARDINER, 1984; GARDINER & SCHAEFFER, 1989; LONG, 1988; SCHULTZE, 1992). Un réexamen de l'holotype au moyen d'appareils optiques plus performants que celui utilisé jadis par E. CASIER a pourtant montré que la presque totalité du dermocrâne et une partie de l'endocrâne sont conservées et peuvent être reconstituées.

L'objet du présent article est donc de décrire de façon détaillée l'ostéologie d'*Osorioichthys marginis* et de situer celui-ci dans la phylogénie des "Paléonisciformes" primitifs.

De grandes discordances existent dans la littérature en matière de nomenclature ostéologique chez les Actinoptérygiens inférieurs. Pour l'essentiel, j'ai suivi celle de GARDINER (1984) et GARDINER & SCHAEFFER (1989).

Précisons encore que le terme de "Paléonisciformes" est employé ici sans formalisme taxinomique puisque des recherches récentes ont montré que l'ordre des Palaeonisciformes HAY, 1929 était paraphylétique (PATTERSON, 1982; LAUDER & LIEM, 1983; VERAN, 1988, parmi d'autres).

Matériel et méthode

Holotype et seul exemplaire, IRSNB P 1.340, conservé à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles.

Le spécimen a été étudié à l'aide de stéréomicroscopes WILD M5 et M10 et les dessins réalisés par l'auteur à la chambre claire. Les reconstitutions (Fig. 7 à 10) ont été dessinées à partir d'un modèle agrandi, en trois dimensions, en papier fort, chaque os ayant été représenté à l'échelle, découpé et assemblé par collage avec les autres os. Certains détails ostéologiques ont été observés sous immersion dans l'eau et dans l'éthanol.

Etude anatomique

Dermocrâne

Proportions générales de la tête

Le museau est busqué mais néanmoins plus pointu que chez beaucoup de "Paléonisciformes". La reconstitution de la tête indique que celle-ci était quasi aussi haute que large et que sa hauteur dans la région occipitale entrait 1,7

fois dans sa longueur, operculaire compris. Le museau est court, l'orbite petite et la région postorbitaire fort longue. En pourcentage de la longueur de la tête, les longueurs préorbitaire, postorbitaire et le diamètre de l'orbite valent respectivement 17, 66 et 18%.

Museau (Fig. 3 à 10)

Cinq grands os dermiques couvrent le museau: une paire de prémaxillo-antorbitaires, un rostral impair et une paire de nasaux. A cela s'ajoute encore une paire de minuscules adnasaux.

Le **rostral** est court et large. Il se recourbe antérieurement vers la bouche mais ne l'atteint cependant pas car les fines extrémités symphysaires des deux prémaxillo-antorbitaires occupent le bord buccal. On ne voit pas de canal sensoriel à la surface du rostral. On note néanmoins un fin sillon horizontal sur la partie antérieure gauche. C'est probablement la marque du passage en profondeur de la commissure ethmoïdienne mais aucun pore n'est toutefois visible.

Le **prémaxillo-antorbital** est vaste, plus allongé que haut, large vers l'arrière mais effilé dans sa portion antérieure qui passe sous le rostral. La pièce droite est complète mais la plus grande partie du bord oral de la pièce gauche fait défaut. L'extrémité ventro-postérieure

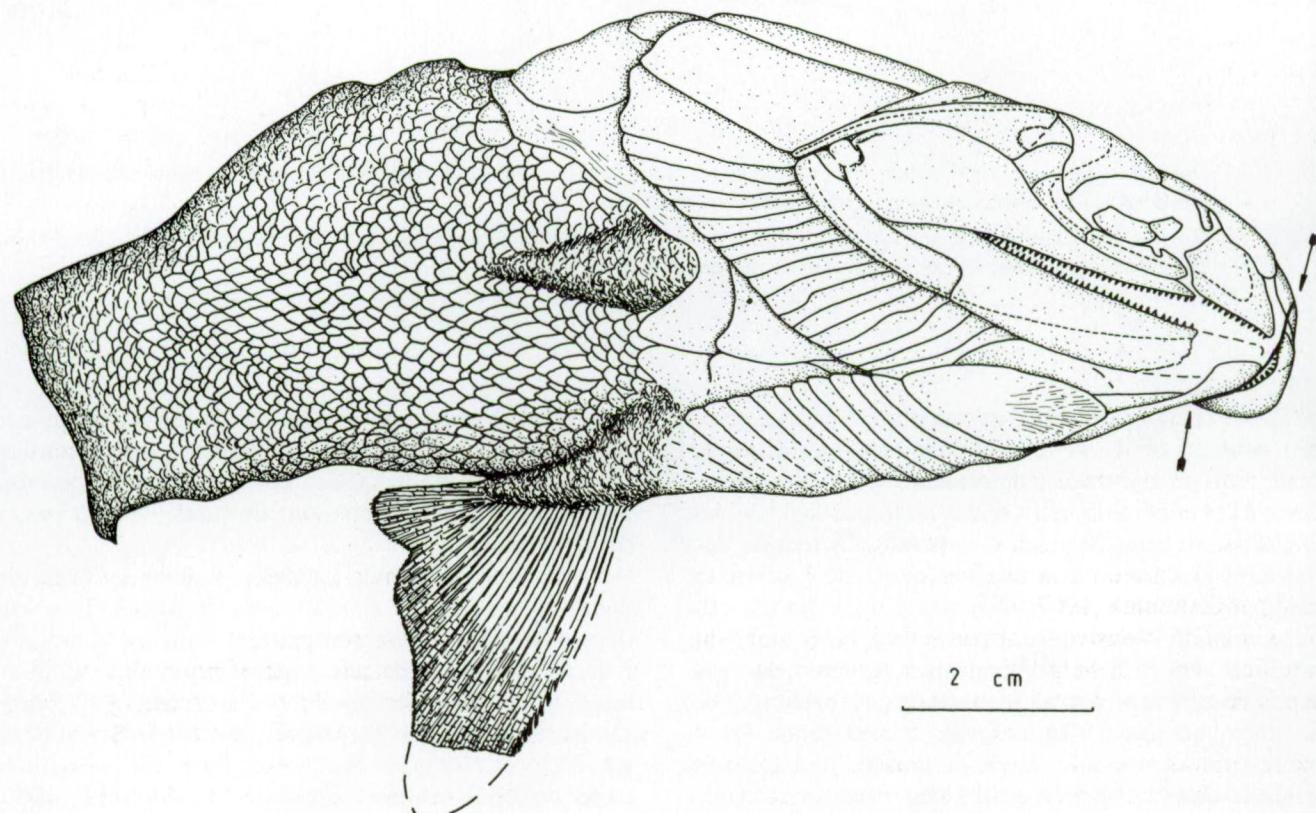


Fig. 2 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Face ventro-latérale droite de l'holotype. Les deux flèches indiquent la ligne de fracture du museau.

Fig. 2 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Right ventro-lateral view of the holotype. The two arrows point to the broken line of the snout.

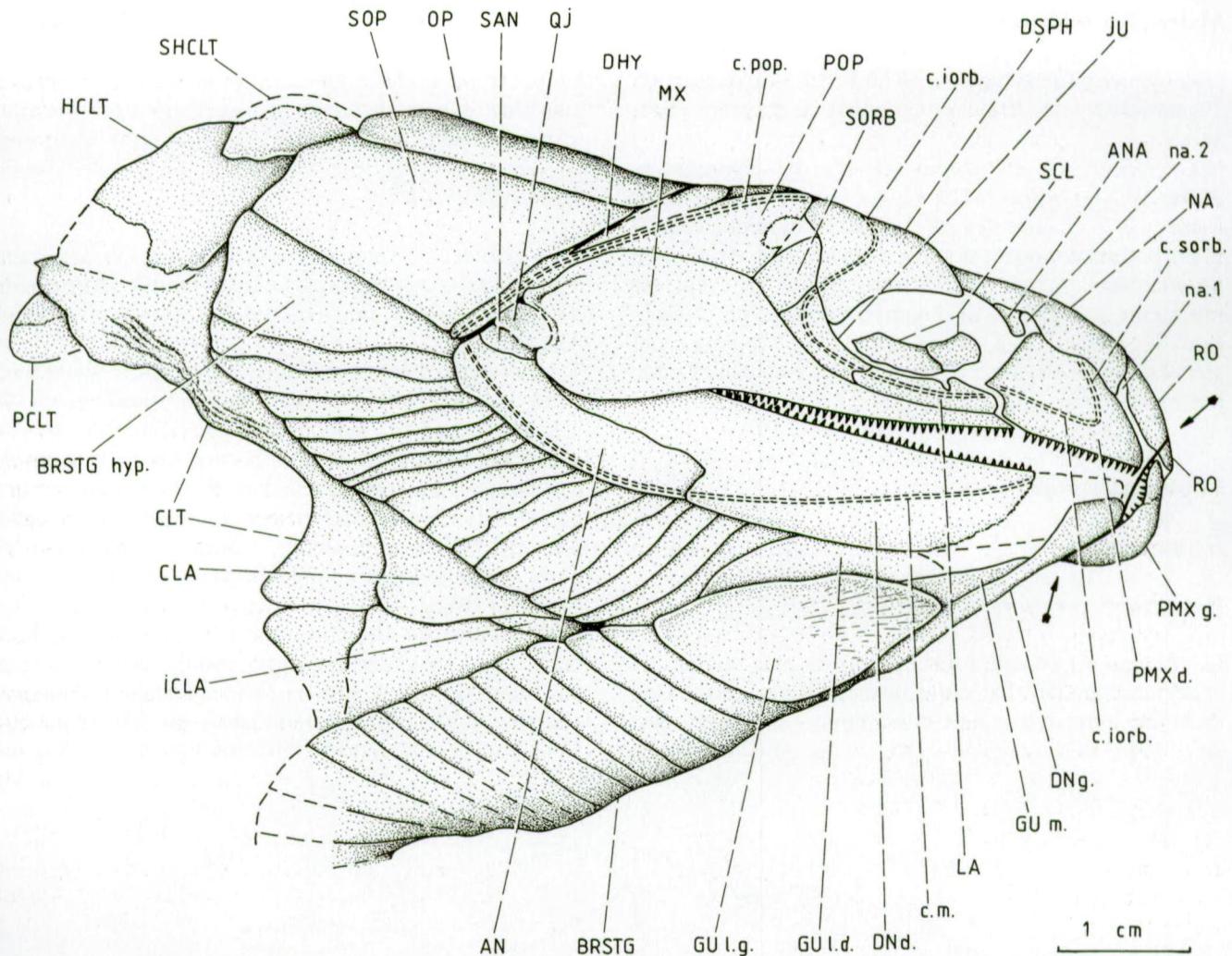


Fig. 3 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Tête et ceinture scapulaire de l'holotype vues par la face ventro-latérale droite. Les deux flèches indiquent la ligne de fracture du museau.

Fig. 3 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Head and shoulder girdle of the holotype seen from the right ventro-lateral view. The two arrows point to the broken line of the snout.

de l'os se découpe en une large encoche en quart de cercle où s'insère le bord antérieur du premier infraorbitaire. Le bord oral du prémaxillo-antorbitaire porte des petites dents fines et pointues dont seules les traces sont visibles. L'une de ces dents a conservé sa pointe d'acrodine. Vers l'arrière, l'os forme la limite antérieure de l'orbite. Le canal infraorbitaire se prolonge sur une grande part du prémaxillo-antorbitaire, près de son bord oral, puis bifurque vers le haut, formant ainsi le début du canal supraorbitaire qui rejoint le nasal et s'y prolonge. On ne distingue pas de commissure ethmoïdienne sur le prémaxillo-antorbitaire. Celle-ci restait probablement confinée dans la profondeur de l'os, avant de rejoindre le rostral.

Le **nasal** droit est complet, tandis que seules les parties antérieure et postérieure de l'os sont visibles du côté gauche suite à la fracture du museau. Le nasal est long et large, s'articule avec le rostral et le prémaxillo-ant-

bitaire vers l'avant et, vers l'arrière, longe la plus grande partie du bord latéral du frontal, formant ainsi la portion antérieure du bord dorsal de l'orbite. Le canal supraorbitaire traverse la partie antérieure du nasal, avant de passer dans le frontal.

La **marine antérieure** inhalante s'ouvre à l'avant du nasal, au niveau de la suture avec le rostral, juste au-dessus du prémaxillo-antorbitaire.

Un minuscule **adnasal** est appendu au bord latéral du nasal. Un adnasal bien développé existe chez les "Paléonisciformes" les plus archaïques, tels *Cheirolepis* AGASSIZ, 1835 et *Dialipina* SCHULTZE, 1968, où il exclut le nasal du bord orbitaire (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 2g, 3a, c, d, h, 4a, e, g, 20a, b, c, e, f, g; SCHULTZE, 1992: fig. 6, 9; ARRATIA & CLOUTIER, 1996: fig. 5, 6B, D, 8B, C, 9A, B, 11A). Ces différents auteurs nomment toutefois cet os "supraorbitaire", contrairement à GARDINER & SCHAEFFER (1989: fig. 7A) qui le traitent d'ad-

nasal, dénomination justifiée par le fait que cet os se situe à côté du nasal, tandis qu'un véritable supraorbitaire longe le bord du frontal. Le supraorbitaire ne paraît pas exister chez les "Paléonisciformes" primitifs à grand dermosphénétique touchant au nasal. Le ou les supraorbitaires traditionnels apparaissent chez des formes plus évoluées, vraisemblablement par fractionnement de la partie antérieure du grand dermosphénétique primitif. Un adnasal bien développé se trouve également chez les Redfieldiiformes, des "Paléonisciformes" du Trias et du Jurassique inférieur (SCHAEFFER & MANGUS, 1970: fig. 1A, B; SCHAEFFER, 1984: fig. 4B; HUTCHINSON, 1973: fig. 9, 10, 12, 19 à 24, 26, 27, 1978: fig. 1, 2). Les Redfieldiiformes étant un groupe évolué et tardif, on ignore si cette présence chez eux d'un adnasal indique qu'ils dérivent d'un ancêtre où cet os était présent ou s'il s'agit de l'apparition d'un nouvel os similaire à l'ancien adnasal.

La **narine postérieure** exhalante s'ouvre nettement en arrière du niveau de la narine antérieure. Elle est bordée dorsalement par le nasal légèrement encoché à cet endroit, ventralement par le prémaxillo-antorbitaire et postérieurement par le petit adnasal qui se rabat sur le prémaxillo-antorbitaire. La narine postérieure est ainsi isolée de l'orbite, ce qui est une situation exceptionnelle chez les "Paléonisciformes" sauf *Cheirolepis* où l'adnasal et le préorbitaire jouent le même rôle (PEARSON et WESTOLL, 1979: fig. 2a, b, c, e, f, g). D'autres exceptions existent également, comme chez *Birgeria groenlandica* STENSIO, 1932 du Trias du Groenland où un processus dorsal de l'antorbitaire isole la narine postérieure de l'orbite (NIELSEN, 1949: fig. 69).

Toit crânien (Fig. 4, 5, 7, 8, 10)

Le toit crânien dermique est formé principalement par deux paires d'os: les frontaux et les pariétaux. Latéralement au pariétal et de chaque côté de la tête, on trouve aussi un intertemporal et un supratemporal. A l'arrière du crâne et de chaque côté également, on observe deux extrascapulaires.

Les **frontaux** couvrent la moitié antérieure du toit crânien. Ils sont étroits à l'avant, dans leur zone de contact avec le rostral, et s'élargissent progressivement vers l'arrière. Le frontal demeure séparé de l'orbite par le nasal vers l'avant et le dermosphénétique vers l'arrière. Le canal supraorbitaire qui vient du nasal traverse le frontal sur toute sa longueur et y reste étroit. Dans la partie antérieure de l'os, de fines striations en éventail émergent de la région du canal et paraissent indiquer que des diverticules se détachaient à ce niveau du canal principal. Il n'y a pas trace d'orifice pinéal entre les frontaux.

Les **pariétaux** occupent la moitié postérieure du toit crânien. Ils sont aussi longs que les frontaux. Le bord antérieur de chaque pariétal est convexe et recouvre le bord postérieur du frontal correspondant. Le bord médian du pariétal gauche chevauche le bord médian du pariétal droit. Le fin canal supraorbitaire se prolonge sur le pariétal où il se termine sans rejoindre la partie otique du canal infraorbitaire. On ne trouve pas trace des trois petites lignes de fossettes sensorielles (pit-lines) pariétales habituelles. C'est probablement dû à la forte abrasion que le crâne a subie dans cette région où la couche externe des os a été littéralement rabotée.

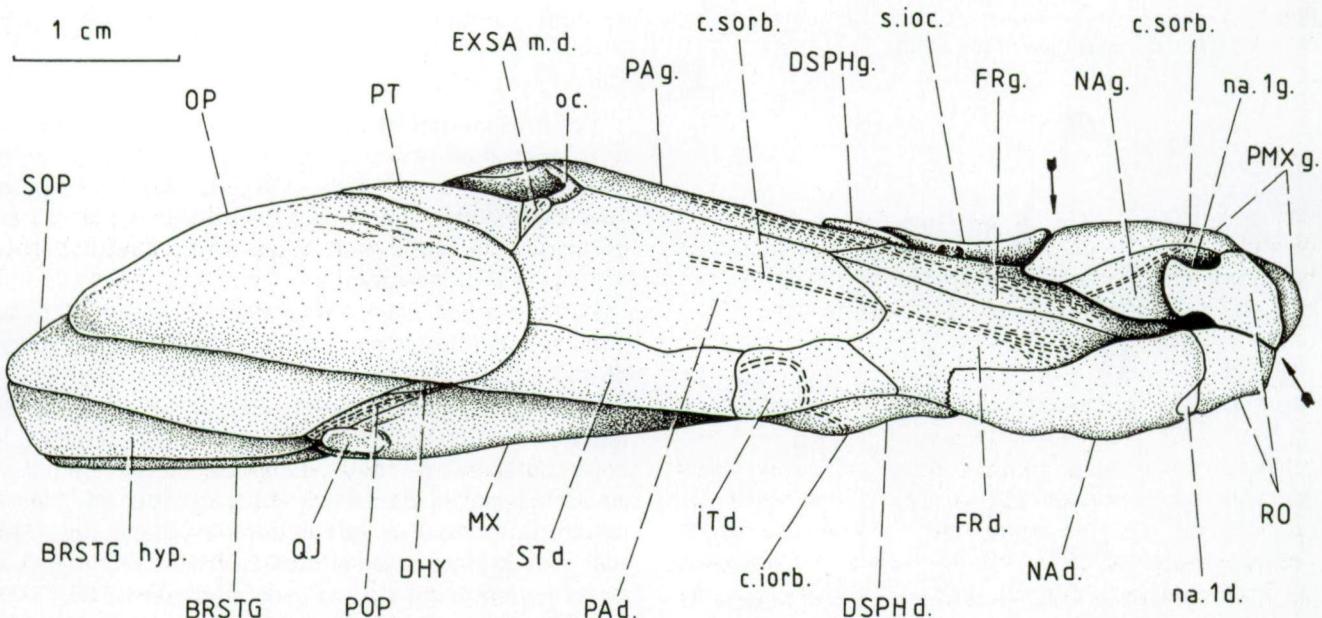


Fig. 4 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Tête de l'holotype vue par sa face dorsale. Les deux flèches indiquent la ligne de fracture du museau.

Fig. 4 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Head of the holotype seen from the dorsal view. The two arrows point to the broken line of the snout.

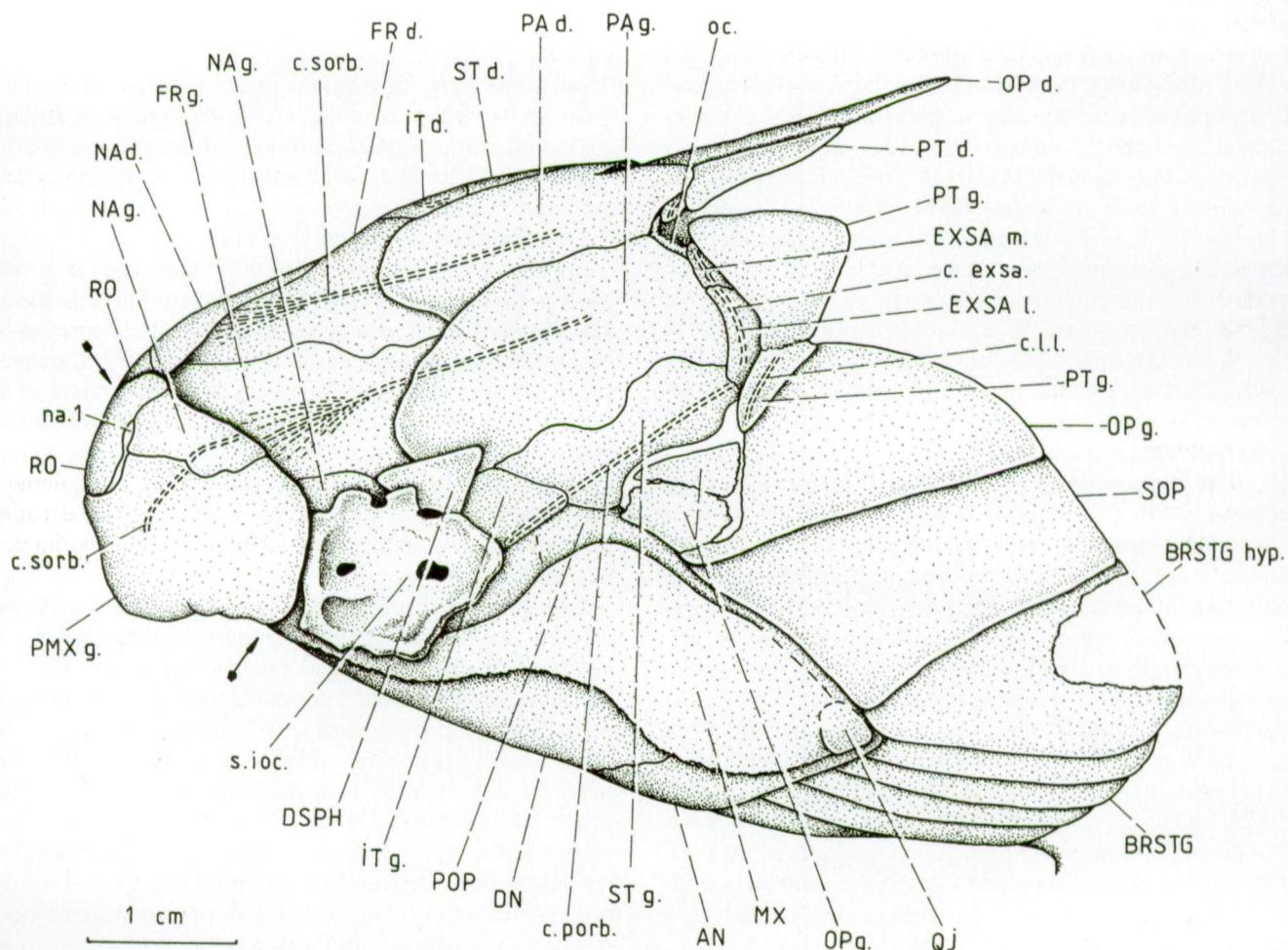


Fig. 5 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Tête de l'holotype vue par sa face dorso-latérale gauche. Les deux flèches indiquent la ligne de fracture du museau.

Fig. 5 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Head of the holotype seen from the left dorso-lateral view. The two arrows point to the broken line of the snout.

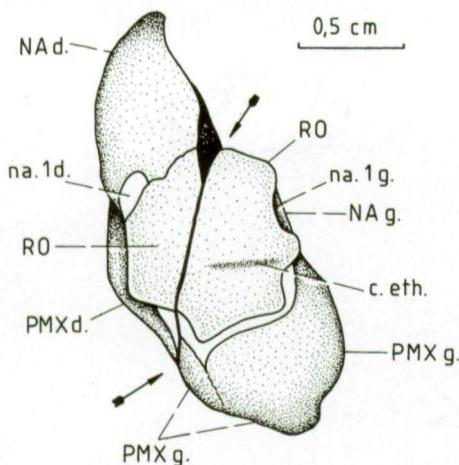


Fig. 6 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Museau de l'holotype vu de face. Les deux flèches indiquent la ligne de fracture.

Fig. 6 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Snout of the holotype in anterior view. The two arrows point to the broken line.

Les **intertemporaux** sont petits, longent la partie antérieure du bord latéral des pariétaux, touchent les frontaux mais n'ont pas de contact avec les nasaux. La pièce gauche est visible en totalité, tandis que la droite ne l'est que partiellement. La partie otique du canal infraorbitaire débute sur l'intertemporal.

La fente spiraculaire devait s'ouvrir entre l'intertemporal et le dermosphénétique mais l'état de conservation du spécimen ne permet pas de l'observer.

Les **supratemporaux** sont plus allongés que les intertemporaux et suivent, en arrière de ces derniers, le bord latéral des pariétaux. La pièce gauche est mieux conservée que la droite et permet de voir que cet os montre la forme d'un sablier étiré, avec une zone centrale plus étroite que les régions antérieure et postérieure et qui correspond à l'articulation sous-jacente de l'hyomandibulaire sur l'endocrâne. L'étroite portion otique du canal infraorbitaire traverse complètement le supratemporal.

Les **extrascapulaires** marquent la limite arrière du crâne. Ils sont très mal conservés mais ceux du côté

gauche peuvent néanmoins s'observer sous immersion. Il y a, de chaque côté de la tête, un extrascapulaire latéral et un extrascapulaire médian, tous deux très étroits et traversés par la fine commissure supratemporale. Les extrascapulaires médians gauche et droit ne se rejoignent pas sur la ligne médiane du crâne mais laissent, au contraire, subsister un petit espace libre entre eux à ce niveau.

Série orbitaire (Fig. 3 à 5, 7, 8, 10)

Les os orbitaires apparaissent au complet du côté droit du crâne. Seuls quelques fragments sont conservés du côté gauche. La série orbitaire comprend deux infraorbitaires, un dermosphénotique et un sous-orbitaire. Il n'y a pas de supraorbitaire.

Le **premier infraorbitaire** (lacrymal) est étroit, allongé, accolé à la branche antérieure du maxillaire et légèrement encastré à l'avant dans le prémaxillo-anterior. Il limite ventralement l'orbite. On remarque une petite encoche qui découpe son bord supérieur dans sa

partie antérieure. Une telle encoche n'a jamais été décrite chez d'autres "Paléonisciformes" et son rôle demeure inconnu.

Le **deuxième infraorbitaire** (jugal) est petit, plus court et un peu plus large que le premier, surtout dans sa région postérieure. Il ne borde qu'une petite partie du bord ventral de l'orbite car toute sa portion postérieure est ventrale par rapport au dermosphénotique et rejoint le sous-orbitaire.

Le **dermosphénotique** est de grande taille, à la fois haut et large. Il affecte la forme d'un "T". Il limite l'orbite postérieurement et dans la région postérieure de son bord dorsal. La branche horizontale du "T" touche le nasal vers l'avant, le préoperculaire vers l'arrière et le supratemporal, l'intertemporal ainsi que le frontal dorsalement.

On observe un petit **sous-orbitaire** unique, vaguement triangulaire, coincé entre le préoperculaire, le dermosphénotique, le deuxième infraorbitaire et le maxillaire.

Dans l'orbite droite, on trouve des vestiges de deux larges **plaques sclérotiques**, la ventrale et l'antérieure.

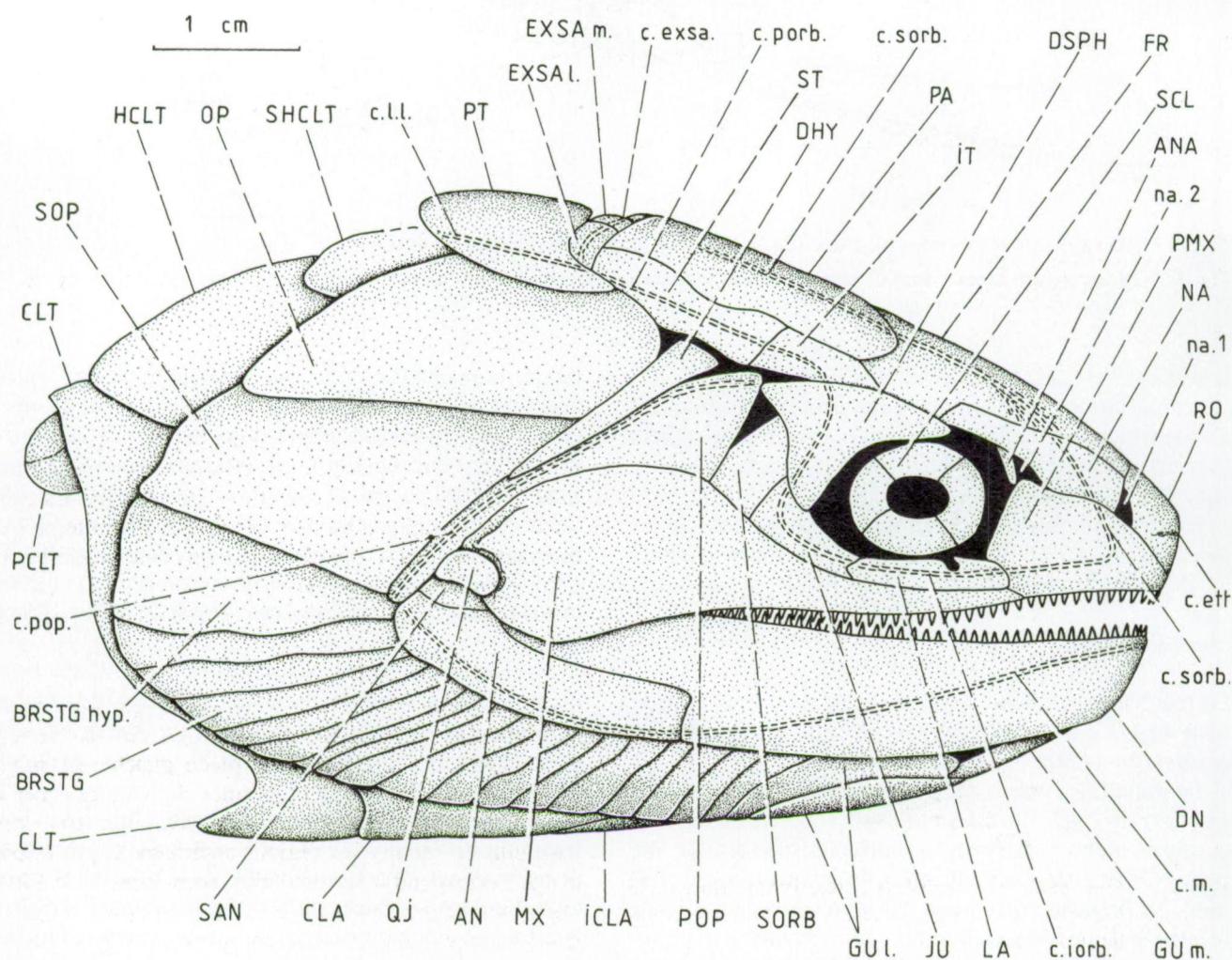


Fig. 7 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstitution de la tête et de la ceinture scapulaire en vue latérale droite.
Fig. 7 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstruction of the head and shoulder girdle in right lateral view.

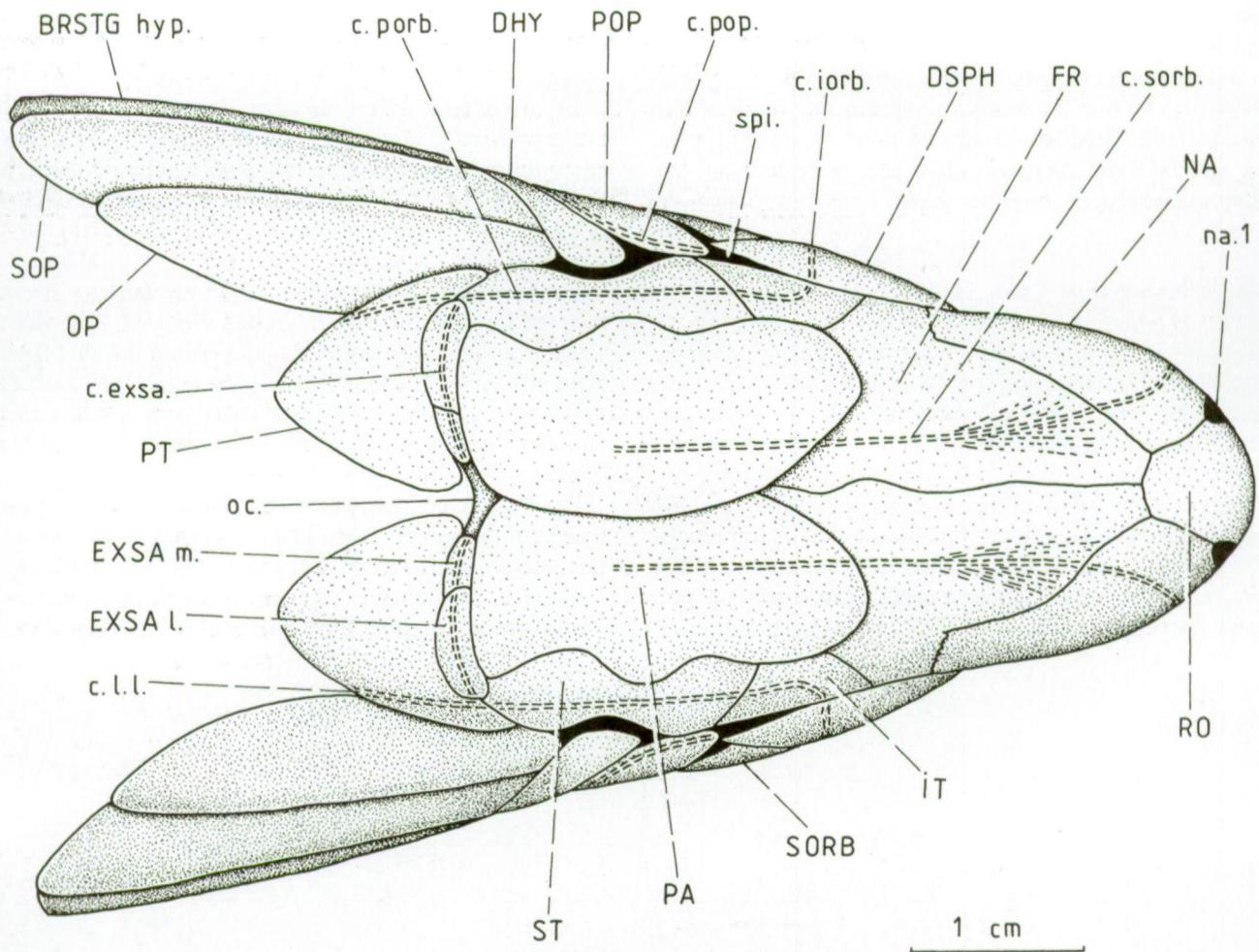


Fig. 8 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstitution de la tête en vue dorsale.

Fig. 8 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstruction of the head in dorsal view.

Les plaques dorsale et postérieure ne sont pas conservées. Le canal infraorbitaire traverse les deux infraorbitaires, remonte dans le dermosphénotique puis bifurque vers l'arrière dans la partie supérieure de cet os pour rejoindre ensuite l'inter temporal.

L'orbite, en elle-même, paraît plutôt petite par rapport aux proportions qu'elle atteint chez beaucoup d'autres "Paléonisciformes".

Mâchoires (Fig. 3, 4, 6, 7, 9, 10)

La mâchoire supérieure est bien conservée du côté droit mais très dégradée du côté gauche. Elle est formée des prémaxillo-antorbitaires et des maxillaires.

Le **maxillaire** comporte, comme chez tous les "Paléonisciformes", une branche antérieure sous-orbitaire basse et une branche postérieure postorbitaire élevée. Sa fine pointe antérieure s'articule avec le prémaxillo-antorbitaire. Sa branche postérieure est moins élevée que chez beaucoup de "Paléonisciformes" mais fort longue, ce qui détermine l'orientation très oblique du préoperculaire et des os de la série operculaire. On note aussi l'absence d'angle postéro-inférieur marqué de cette branche posté-

rieure du maxillaire, alors que, chez nombre de "Paléonisciformes", cet angle forme un processus qui recouvre et masque la zone articulaire de la mandibule et l'extrémité postérieure de son bord oral. Les deux tiers antérieurs du bord buccal du maxillaire sont garnis de petites dents du même type que celles du prémaxillo-antorbitaire mais trop mal préservées pour pouvoir être comptées. Le bord postérieur du maxillaire se creuse d'une petite dépression où se loge un **quadrato-jugal** de petites dimensions.

La mandibule est vue sur sa face externe et est beaucoup mieux conservée du côté droit que du gauche. Chaque hémimandibule se compose du dentaire (= dento-splénial), de l'angulaire (= angulo-splénial) et du surangulaire.

Le **dentaire** est très allongé et forme à lui seul le bord buccal mandibulaire qui est orné d'une rangée de petites dents coniques identiques à celles de la mâchoire supérieure. Le tiers postérieur du dentaire surmonte l'angulaire et est nettement moins large que ses deux tiers antérieurs. Ce rétrécissement de la face externe du dentaire se marque de façon brusque et non pas progressive. L'**angulaire** est long et forme le tiers postérieur du bord

ventral de la mandibule ainsi que son extrémité arrière située très postérieurement par rapport à l'orbite. Un petit **surangulaire** s'observe entre l'angulaire et le quadratogugal. Sa limite avec l'angulaire se voit clairement sous immersion et les traces d'ornementation à la surface de ce petit surangulaire sont orientées différemment que celles de l'angulaire.

Le canal mandibulaire qui se distingue de l'os environnant par une différence de teinte, reste étroit et fermé sur tout son trajet. Au niveau de l'angulaire, il suit le bord ventral de la mandibule. Sur le dentaire, il s'éloigne progressivement de ce bord ventral pour rejoindre, au contraire, le bord mandibulaire dorsal au niveau de la symphyse.

Couverture dermique de la joue (Fig. 3 à 5, 7 à 10)

Le **préoperculaire** est incliné obliquement vers l'avant et suturé sur presque toute sa longueur avec le maxillaire, comme chez tous les "Paléonisciformes". Sa branche postéro-ventrale est très étroite, tandis que son extrémité antérieure s'élargit en une petite palette triangulaire qui touche au dermosphénotique et au sous-orbi-

taire. Le fin canal préoperculaire traverse l'os sur toute sa longueur.

Le **dermohyal** est un petit os étroit et allongé qui s'intercale entre le préoperculaire et l'operculaire. Seule la pointe ventrale du dermohyal droit est bien visible. Le sommet de l'os est, par contre, très dégradé. Le dermohyal gauche n'est pas conservé.

Série operculo-gulaire (Fig. 3 à 5, 7 à 10)

La série operculo-gulaire compte, de chaque côté du crâne, un operculaire, un sous-operculaire, un rayon branchiostège élargi, dix-sept rayons branchiostèges normaux et une plaque gulaire latérale. A cela s'ajoute encore une petite plaque gulaire antérieure médiane.

L'**operculaire** est grand, deux fois plus long que haut. Son extrémité postérieure forme un angle aigu. Le **sous-operculaire** est encore plus vaste, plus long que haut, lui aussi, et plus haut à l'avant qu'à l'arrière.

En dessous du sous-operculaire, on observe un **rayon branchiostège triangulaire**. Son extrémité antérieure s'insère derrière l'angulaire, en dessous du préoperculaire et n'est pas plus large que celle des autres rayons bran-

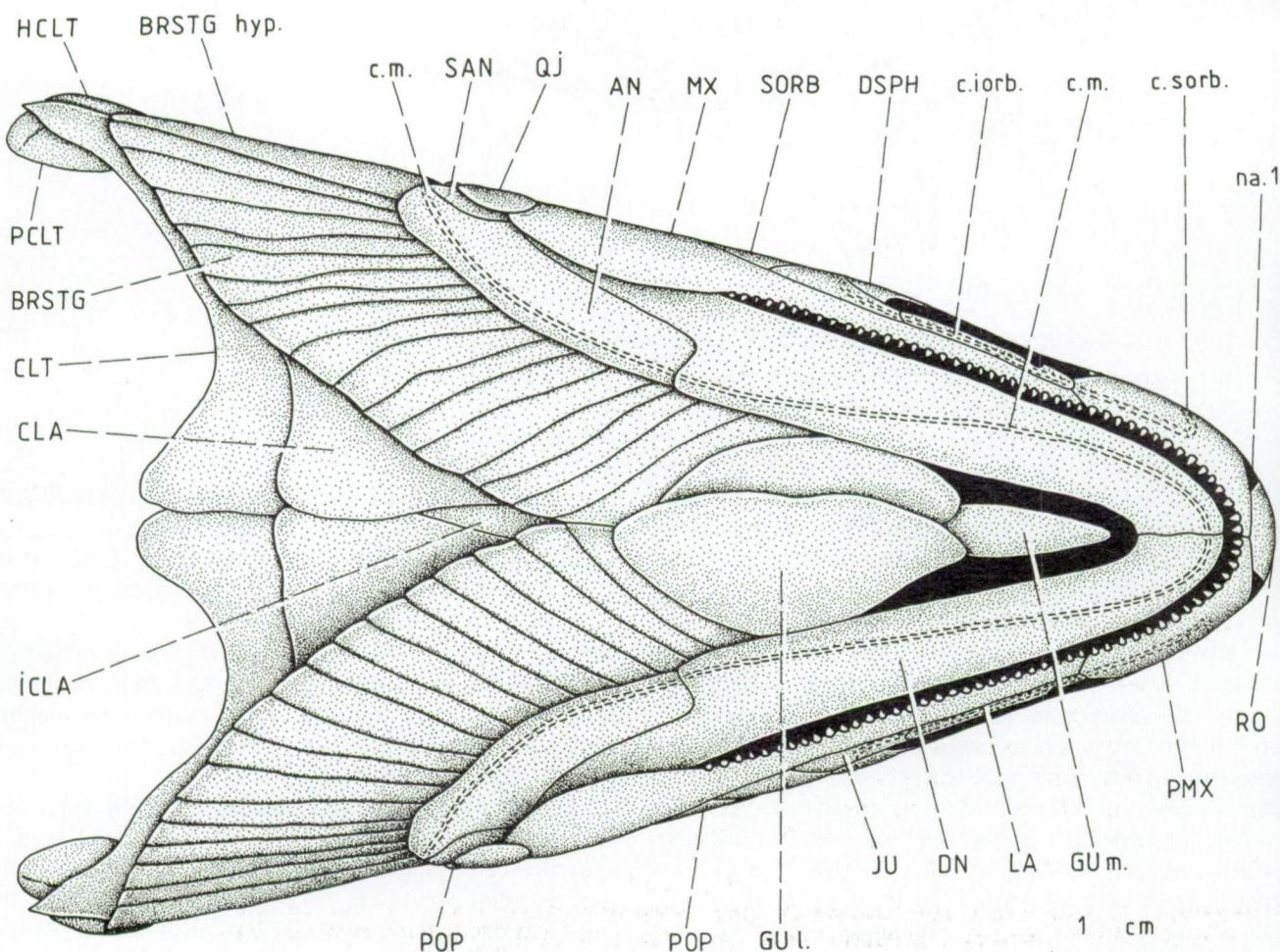


Fig. 9 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstitution de la tête et de la ceinture scapulaire en vue ventrale.
Fig. 9 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstruction of the head and shoulder girdle in ventral view.

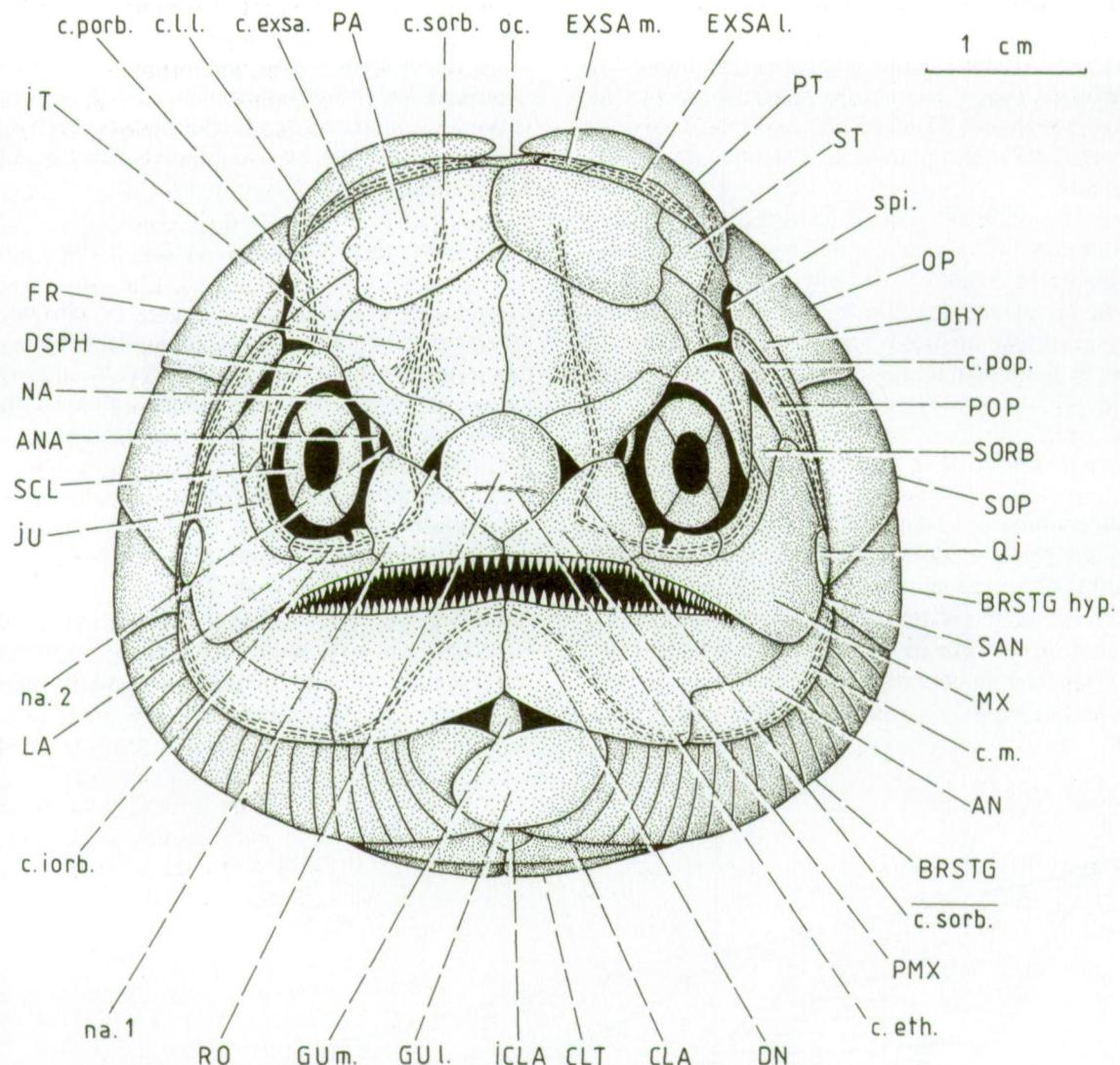


Fig. 10 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstitution de la tête en vue antérieure.

Fig. 10 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Reconstruction of the head in anterior view.

chiostèges. Par contre, son extrémité postérieure s'élargit considérablement. GARDINER (1967: 175) a identifié cette pièce comme le sous-operculaire et le sous-operculaire comme un operculaire accessoire, à la manière de ce qui se passe chez les Rhabdolepididae (GARDINER, 1963: fig. 9, 10). Je préfère l'interprétation de CASIER (1952, 1954). En effet, chez les "Paléonisciformes" où un operculaire accessoire sépare complètement l'operculaire du sous-operculaire, cet os est rectangulaire avec des extrémités antérieure et postérieure aussi larges l'une que l'autre. De plus, l'extrémité antérieure du sous-operculaire est, dans ce cas, située derrière et non pas en dessous du préoperculaire comme chez *Osorioichthys marginis*. Un tel élargissement du premier rayon branchiostège n'a d'ailleurs rien d'exceptionnel chez les "Paléonisciformes" (C. POPLIN, communication personnelle). On l'observe, par exemple, chez *Nozamichthys contorta* SCHULTZE & BARACK, 1987 et *Elonichthys peltigerus* NEWBERRY, 1856 du

Carbonifère supérieur des Etats-Unis (SCHULTZE & BARACK, 1987: fig. 3B, 11A) et chez *Howqualepis rostridens* LONG, 1988 du Frasnien d'Australie (LONG, 1988: fig. 10B, 14A). Pour KAZANTSEVA-SELEZNEVA (1977: 105-107) l'observation de CASIER (1952, 1954) est sans doute erronée et "ses" operculaire et sous-operculaire ne représenteraient que les deux fragments d'un grand operculaire brisé à la fossilisation. L'examen du matériel montre clairement la présence de deux pièces distinctes et non d'une seule fracturée.

La série formée par l'operculaire, le sous-operculaire et le rayon branchiostège élargi est inclinée vers l'avant et orientée très obliquement par rapport à l'axe dorso-ventral du poisson.

Il y a dix-sept paires de **rayons branchiostèges** normaux. Les antérieurs sont assez courts. Les postérieurs s'allongent nettement.

Devant les rayons branchiostèges, on trouve une

paire de grandes **plaques gulaires latérales**. CASIER (1952: 7) n'en signale qu'une seule. En fait, la plaque gauche recouvre en grande partie la droite. Une petite **plaqué gulaire antérieure médiane** les précède. Sur le spécimen, elle est accolée au bord ventral du dentaire gauche, dans sa partie antérieure, et est mal conservée.

Ornementation

Malgré la forte usure que le spécimen a subie, quelques traces de l'ornementation des os dermiques subsistent. On observe des restes de tubercles sur la partie antérieure du rostral et des prémaxillo-anorbitaires ainsi que des rides sur la portion postérieure de ces derniers os. Il y a de longues rides horizontales qui courent sur toute l'étendue du premier infraorbitaire. De vagues traces de tubercles se remarquent çà et là à la surface des frontaux et des pariétaux. De faibles rides mêlées de tubercles se devinent aussi par endroits sur le maxillaire, le dentaire, l'angulaire, le surangulaire, l'operculaire, le sous-operculaire et le rayon branchiostège élargi. De fines rides transversales, évoquant celles des écailles, ornent les rayons branchiostèges normaux.

Neurocrâne (Fig. 5, 11)

L'écrasement de la tête durant la fossilisation et le glissement vers le haut du toit crânien dermique ont déchiré

le neurocrâne sous-jacent et ramené une petite partie de celui-ci à la surface de la pièce du côté gauche. On peut ainsi observer le septum interorbitaire sur presque toute son étendue. Il est complètement ossifié et percé seulement d'un foramen pour le nerf optique (II) dans son coin ventro-postérieur. A l'avant, on note un double renflement, l'un dorsal et creusé d'un petit foramen, l'autre ventral. Ce sont les deux myodomes antérieurs dorsal et ventral. Le bord supérieur du septum interorbitaire est percé de deux petits forams. L'antérieur servait sans doute au passage de la veine cérébrale antérieure et le postérieur à celui du nerf pathétique (IV). Le bord ventro-postérieur du septum se recourbe vers l'extérieur sans que se marquent la moindre dépression pour l'entrée d'un myodome postérieur impair. Il ne paraît pas y avoir eu non plus de petits myodomes postérieurs pairs mais cela est moins assuré, compte tenu de la conservation partielle du septum dans cette région.

Un septum interorbitaire osseux complet et l'absence du ou des myodomes postérieurs sont des traits primitifs au sein des "Paléonisciformes" (GARDINER, 1984: fig. 7, 13). Chez de nombreux "Paléonisciformes" du Carbonifère et des périodes géologiques plus récentes, le septum reste largement ouvert et le myodome postérieur est présent (RAYNER, 1951: fig. 7, 8; POPLIN, 1974: fig. 13, 15, entre autres exemples).

Sur la ligne médiane de la tête, juste en arrière des pariétaux, on observe sous immersion un petit bourrelet osseux sous-jacent. Il s'agit du sommet de la portion occipitale du neurocrâne.

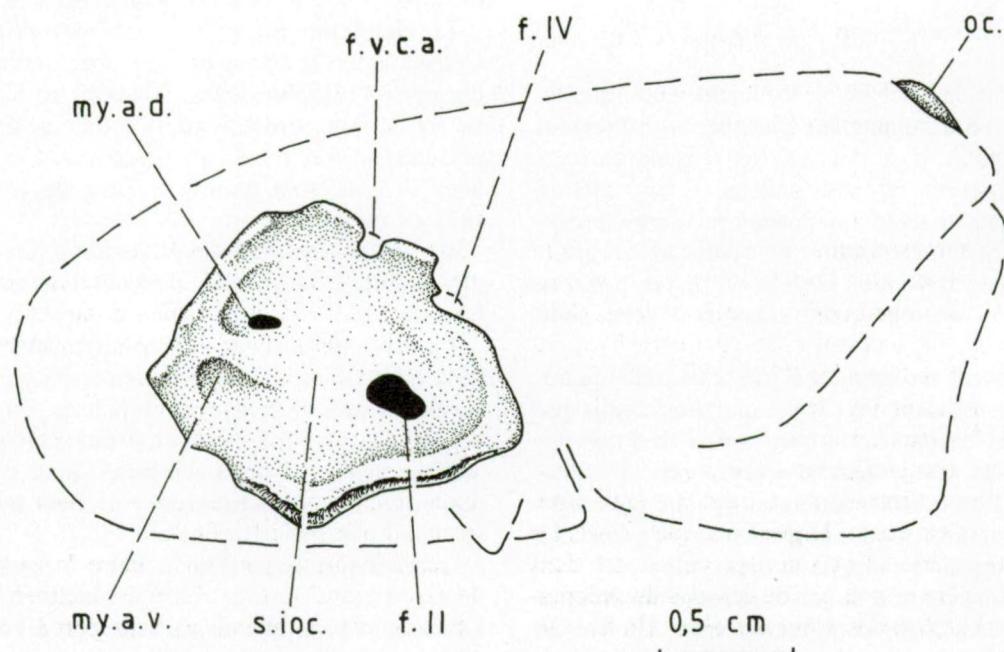


Fig. 11 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Septum interorbitaire et région occipitale du neurocrâne de l'holotype en vue latérale gauche.

Fig. 11 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). Interorbital septum and occipital region of the neurocranium of the holotype in left lateral view.

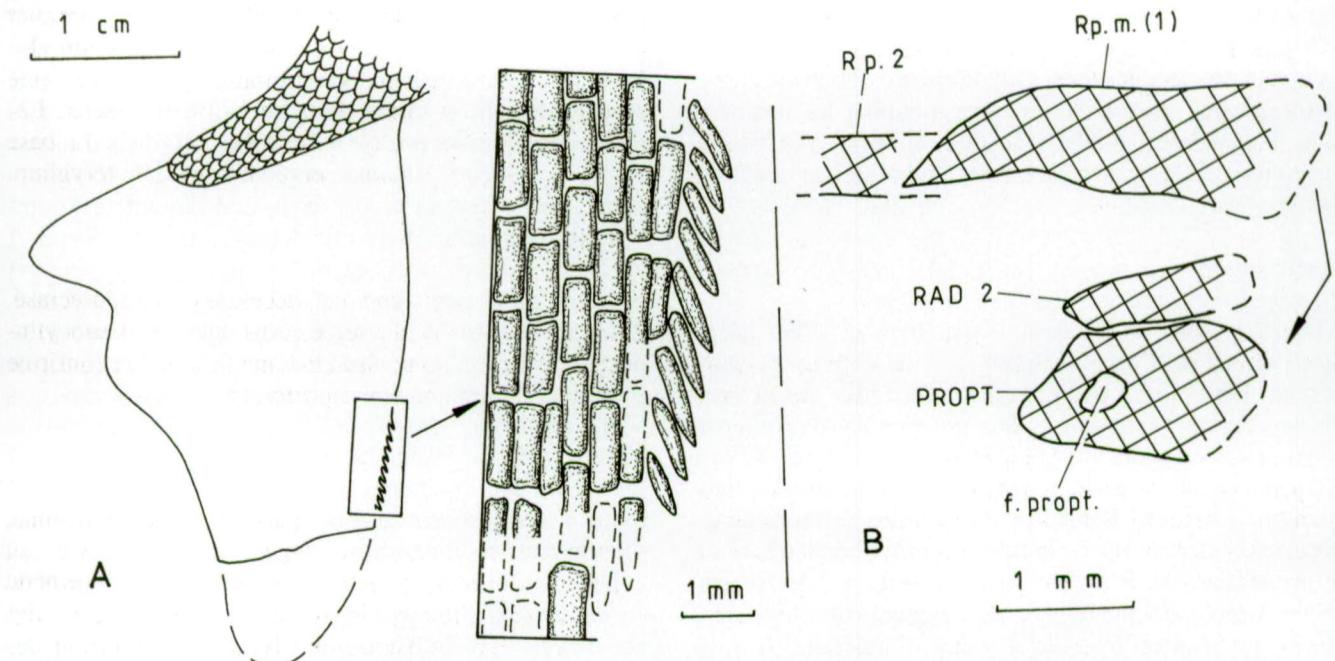


Fig. 12 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). A: représentation schématique de la nageoire pectorale gauche (à gauche) et d'un détail du bord antérieur de cette nageoire (à droite); B: représentation schématique du rayon pectoral marginal et d'un petit morceau du deuxième rayon de la nageoire pectorale droite (en haut) ainsi que des deux premiers ptérygophores de cette nageoire (en bas). La flèche indique que le rayon pectoral marginal enveloppe le proptérygium.

Fig. 12 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). A: schematic representation of the left pectoral fin (on the left) and of a part of the anterior margin of this fin (on the right); B: schematic representation of the marginal pectoral ray and of a fragment of the second ray of the right pectoral fin (above) and of the first two radials of this fin (below). The arrow shows that the pectoral propterygium is embraced by the marginal ray.

Ceinture scapulaire et nageoires pectorales

Ceinture scapulaire dermique (Fig. 3 à 5, 7 à 10)

Rien n'est connu de la ceinture scapulaire endosquelettique. La ceinture dermique est presque complètement préservée du côté droit du poisson. Seuls quelques fragments sont conservés du côté gauche. Cette ceinture comporte de chaque côté un posttemporal, un présupracleithrum, un supracleithrum, un cleithrum, un postcleithrum et une clavicule. Une petite pièce impaire médio-ventrale, l'interclavicule, s'ajoute à cette série d'os pairs.

Le **posttemporal** est vaste et à peu près triangulaire. Son bord antérieur touche les extrascapulaires, tandis que son bord ventral chevauche le bord dorsal de l'operculaire. La pièce gauche, mieux conservée que la droite, montre la portion otique du canal infraorbitaire provenant du supratemporal qui se prolonge tout au long de son bord ventral, initiant ainsi le canal de la ligne latérale.

Seule une petite portion du vaste **présupracleithrum** (= postspiraculaire) droit est préservée mais sa forme ne peut être précisée. Cet os est petit chez la plupart des "Paléonisciformes".

Le **supracleithrum** (= hypercleithrum) est grand, vaguement rectangulaire et recouvre tout le sommet du cleithrum. Je n'y ai pas trouvé trace du passage du canal

de la ligne latérale mais la pièce est assez abîmée, ce qui explique peut-être cette apparente absence.

Le **cleithrum** est le plus vaste des os scapulaires. Il s'étend depuis le niveau du sous-operculaire jusqu'à celui des rayons branchiostèges. Son bord postérieur est garni de fortes rides irrégulières. Ventralement, le cleithrum présente un fort processus postérieur. Les processus de deux cleithra sont jointifs le long de la ligne médio-ventrale du poisson.

Le **postcleithrum** est représenté par une écaille ovale plus grande et de forme différente que les écailles environnantes.

La **clavicule** prolonge antérieurement la portion ventrale du cleithrum qu'elle recouvre en partie. Les deux clavicules sont en contact étroit le long de la ligne médio-ventrale de l'animal. Une petite **interclavicule** étroite se distingue entre les deux clavicules, juste en arrière de la région gulaire qui la recouvre partiellement.

Nageoires pectorales (Fig. 2, 12)

La nageoire pectorale est soutenue par un pédoncule basal charnu et écailleux très développé, à la manière de *Cheirolepis* AGASSIZ, 1835 (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 16). Seule la nageoire gauche est conservée, encore que son extrémité distale soit perdue et que la base de son bord antérieur soit très abîmée. Du côté droit, la nageoire

manque mais le pédoncule est présent. Toutefois, la recherche des structures de soutien de la nageoire a nécessité le creusement de ce pédoncule droit et donc sa disparition concomitante.

La nageoire pectorale est grande, large à sa base, triangulaire et compte une quarantaine de rayons dont la plupart s'implantent du côté externe du pédoncule écaillieux. Une échancrure dans le bord postérieur de la nageoire, près de sa base, détermine un petit lobe postérieur formé des derniers rayons qui restent assez courts et qui s'attachent sur le bout du pédoncule.

La segmentation en articles et la dichotomie en branches ne se marquent que dans la moitié distale des rayons. Il n'y a pas de véritables écailles formant des fulcres frangeants le long du bord antérieur de la nageoire. Cependant, dans la partie distale de ce bord, les articles terminaux des lépidotriches se recouvrent vers l'extérieur, formant ainsi une bordure qui imite quelque peu de vrais fulcres. Une situation similaire existe chez *Cheirolepis* (LEHMAN, 1947: fig. 16; PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 19a) et chez *Howqualepis rostridens* (LONG, 1988: fig. 27B, C).

En grattant au bistouri le pédoncule écaillieux droit, j'ai pu obtenir des coupes successives au niveau de la base du bord antérieur de la nageoire et en observer les structures endosquelettiques. La nageoire débute par un rayon marginal impair, très court, à extrémité distale pointue et un

peu plus large que les rayons ultérieurs. Le premier ptérygophore pectoral se renfle en un proptérygium globuleux, creusé d'un canal vasculo-nerveux. Le deuxième ptérygophore a la forme d'un fin bâtonnet osseux. Les autres ptérygophores n'ont pas pu être observés. La base du rayon marginal embrasse et recouvre le proptérygium.

Corps

Seul le début du tronc est accessible quoiqu'écrasé. D'après la forme de la tête, le corps devait être subcylindrique, indiquant un poisson bon nageur, ce que confirme d'ailleurs la vaste nageoire pectorale.

Squamation (Fig. 2, 13)

Les écailles sont rhombiques, épaisses, de taille moyenne, légèrement plus larges que longues sur les flancs et, au contraire, plus longues que larges sur le ventre. Une nette ligne de démarcation s'observe entre les écailles des flancs et celles du ventre au niveau de l'insertion des nageoires pectorales, comme c'est d'ailleurs généralement le cas chez les "Paléonisciformes". En effet, les rangées d'écailles latérales sont légèrement inclinées vers l'avant du bas vers le haut, alors que, sur l'abdomen, elles sont orientées vers l'arrière depuis la ligne médio-ventrale jusqu'au niveau pectoral. Comme chez la plupart des

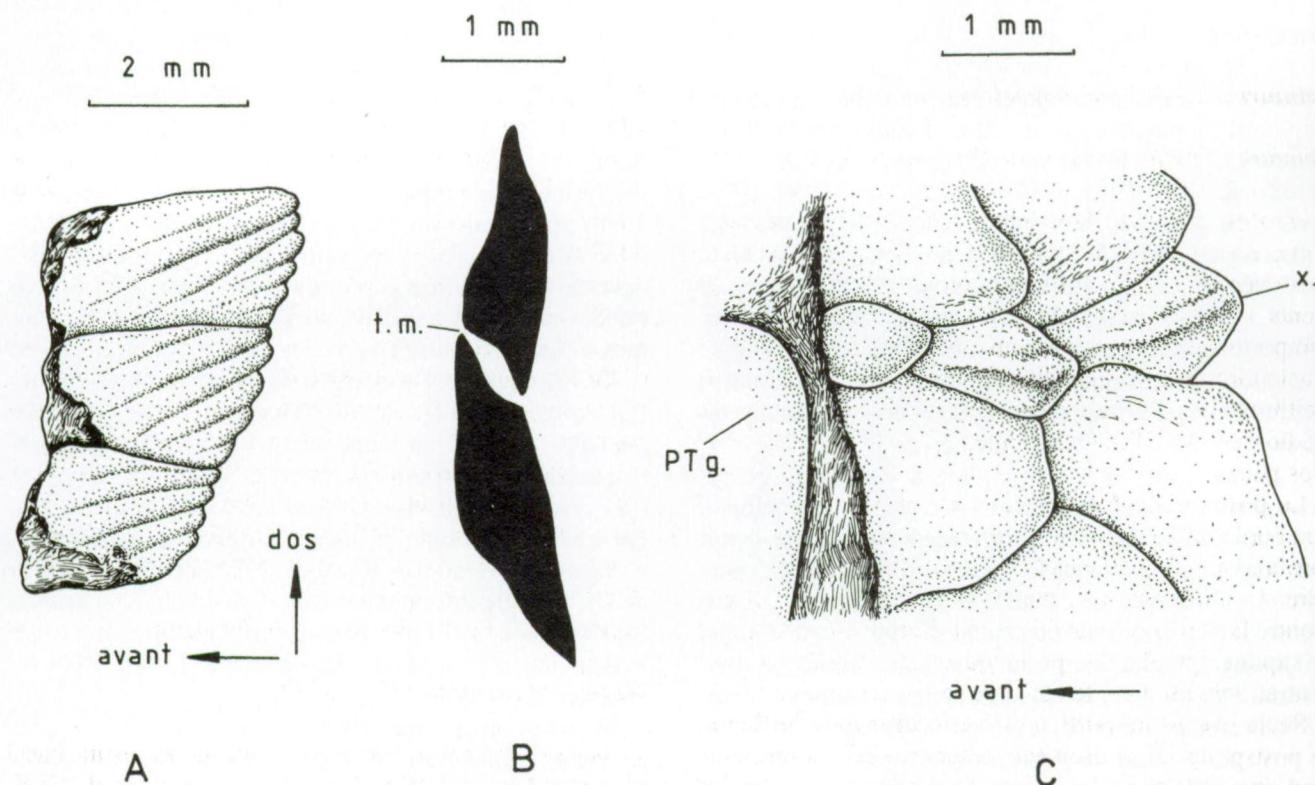


Fig. 13 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). A: trois écailles de la région abdominale gauche; B: coupe schématique de deux écailles du lobe pectoral montrant l'articulation en tenon et mortaise; C: rangée des premières écailles faîtières dorsales.

Fig. 13 — *Osorioichthys marginis* (CASIER, 1952). A: three scales from the left abdominal region; B: schematic section of two scales from the pectoral lobe showing the peg-and-socket articulation; C: row of the first dorsal ridge scales.

“Paléonisciformes”, les écailles latérales offrent des coins antéro-dorsaux et postéro-ventraux en angle aigu, tandis que ce sont les coins antéro-ventraux et postéro-dorsaux qui forment un angle aigu sur les écailles ventrales.

L’articulation des écailles en tenon et mortaise (peg-and-socket), typique chez les “Paléonisciformes”, n’est pas visible sur le spécimen. Cependant, lors de la préparation du lobe pectoral droit, certaines écailles de cette région sont apparues en coupe. Elles montraient clairement cette articulation en tenon et mortaise (Fig. 13B).

Juste en arrière de la région occipitale, l’exemplaire montre les premières écailles dorsales qui sont de dimensions comparables à celles des flancs et du ventre. Toutefois, la ligne faîtière du dos est occupée par une rangée de minuscules écailles losangiques impaires, beaucoup plus petites que les écailles environnantes et un peu plus longues que larges. Cela tranche nettement d’avec les grandes écailles dorsales faîtières que présentent beaucoup de “Paléonisciformes”.

Malgré l’abrasion subie par le fossile, l’ornementation des écailles demeure partiellement visible au niveau de l’abdomen. Les écailles les plus voisines de la ligne médio-ventrale sont ornées de six à huit fines côtes horizontales. Celles qui sont proches du niveau pectoral montrent trois ou quatre côtes horizontales plus épaisses. Les écailles les moins altérées offrent un bord postérieur légèrement festonné.

Discussion

L’anatomie et les apomorphies des Actinoptérygiens primitifs ont été maintes fois décrites et commentées (WATSON, 1925, 1928; NIELSEN, 1942, 1949; RAYNER, 1951; GARDINER, 1960, 1963, 1967, 1984; JESSEN, 1968, 1972; POPLIN, 1974, 1984; PATTERSON, 1975, 1982; SCHAEFFER & DALQUEST, 1978; WILEY, 1979; PEARSON & WESTOLL, 1979; ROSEN *et al.*, 1981; PEARSON, 1982; LAUDER & LIEM, 1983; VERAN, 1988; GARDINER & SCHAEFFER, 1989; SCHULTZE, 1992; POPLIN & LUND, 1995; POPLIN & VERAN, 1996; ARRATIA & CLOUTIER, 1996, et d’autres encore). Il n’est donc pas nécessaire de s’y étendre davantage.

L’appartenance d’*Osorioichthys* à ces Actinoptérygiens primitifs est clairement attestée par sa morphologie. L’absence de squamosal, le développement de la partie postérieure du maxillaire, la présence d’un vaste préoperculaire suturé avec ce maxillaire et touchant la région orbitaire, le grand développement du dermophénétique qui atteint le nasal, l’anneau sclérotique composé d’un petit nombre de grandes plaques, le canal supraorbitaire qui se termine dans le pariétal, la jonction du canal préoperculaire avec la partie otique du canal infraorbitaire dans l’inter temporal et non pas avec la partie orbitaire de ce canal, le canal mandibulaire porté par le dentaire et l’angulaire et non pas par des spléniaux indépendants, la présence d’un surangulaire, l’existence d’un dermohyal, le grand nombre de fins rayons branchiostè-

ges, la présence d’un présupracleithrum, l’existence d’un proptérygium pectoral bien différencié ainsi que la disposition en éventail des rayons pectoraux sont autant de caractères qui éloignent *Osorioichthys* des Sarcoptérygiens et le rangent sans doute possible parmi les Actinoptérygiens et plus particulièrement les “Paléonisciformes”.

Osorioichthys est même un “Paléonisciforme” spécialement archaïque puisqu’il montre encore un museau court opposé à une région postorbitaire allongée, une orbite plutôt petite, une forme arrondie de la tête en coupe transversale, de vastes pariétaux aussi longs que les frontaux, un petit intertemporal indépendant du supratemporal et dépourvu de tout contact avec le nasal, le prémaxillaire et l’antorbitaire fusionnés, un petit adnasal situé latéralement au nasal et qui isole la narine postérieure de l’orbite, la série infraorbitaire composée de deux os: le lacrymal et le jugal, un grand dermophénétique en forme de “T” dont l’extrémité antérieure touche le nasal, un septum interorbitaire osseux complet et percé seulement du foramen pour le nerf optique (II), une petite plaque gulaire antéro-médiane et deux grandes plaques gulaires latérales, un lobe pectoral assez allongé, des lépidotriches pectoraux nombreux dont la majorité sont situés d’un seul côté de ce lobe ainsi que l’absence de vrais fulcres frangeants le long du bord antérieur de la nageoire pectorale. De plus, il ne paraît pas y avoir développement d’un myodome postérieur et, comme on l’a dit, le corps était probablement allongé et subcylindrique.

Il n’est guère possible de comparer valablement *Osorioichthys* aux espèces siluro-dévonniennes les plus primitives d’Actinoptérygiens qui ne sont connues que par des écailles (GROSS, 1968; SCHULTZE, 1968, 1977; JANVIER, 1971, 1978; WANG et DONG, 1989; BURROW, 1995). SCHULTZE (1992: fig. 11) en a établi la phylogénie sur des bases histologiques.

Par contre, si l’on veut préciser la position systématique d’*Osorioichthys* au sein des “Paléonisciformes” dévoniens, huit autres genres de cette époque sont connus par des restes osseux suffisants pour permettre la comparaison. Ce sont, outre *Cheirolepis* de l’Eifélien d’Ecosse et du Frasnien de l’Amérique du Nord et *Dialipina* du Lochkovien de Sibérie et du Canada déjà cités, *Tegeolepis* MILLER, 1892 du Famennien des Etats-Unis, *Stegotrachelus* WOODWARD et WHITE, 1926 du Givétien d’Ecosse, *Moythomasia* GROSS, 1950 du Frasnien et du Famennien d’Europe, d’Asie, d’Amérique du Nord et d’Australie, *Kentuckia* RAYNER, 1951 du Famennien et du Carbonifère inférieur des Etats-Unis, *Mimia* GARDINER & BARTRAM, 1977 du Frasnien d’Australie et (?) du Famennien d’Europe et *Howqualepis* LONG, 1988 du Frasnien d’Australie.

De tous ces genres, c’est *Dialipina* qui est le plus ancien et le plus primitif. Il possède, en effet, des pariétaux plus longs que les frontaux (SCHULTZE, 1992: fig. 5, 6) et ses écailles ne sont couvertes que par une unique couche de ganoïne (SCHULTZE, 1968: fig. 8, 9, 10, 1977: fig. 4b2), deux caractères pour lesquels les autres formes dévonniennes sont déjà plus évoluées. Parmi les autres

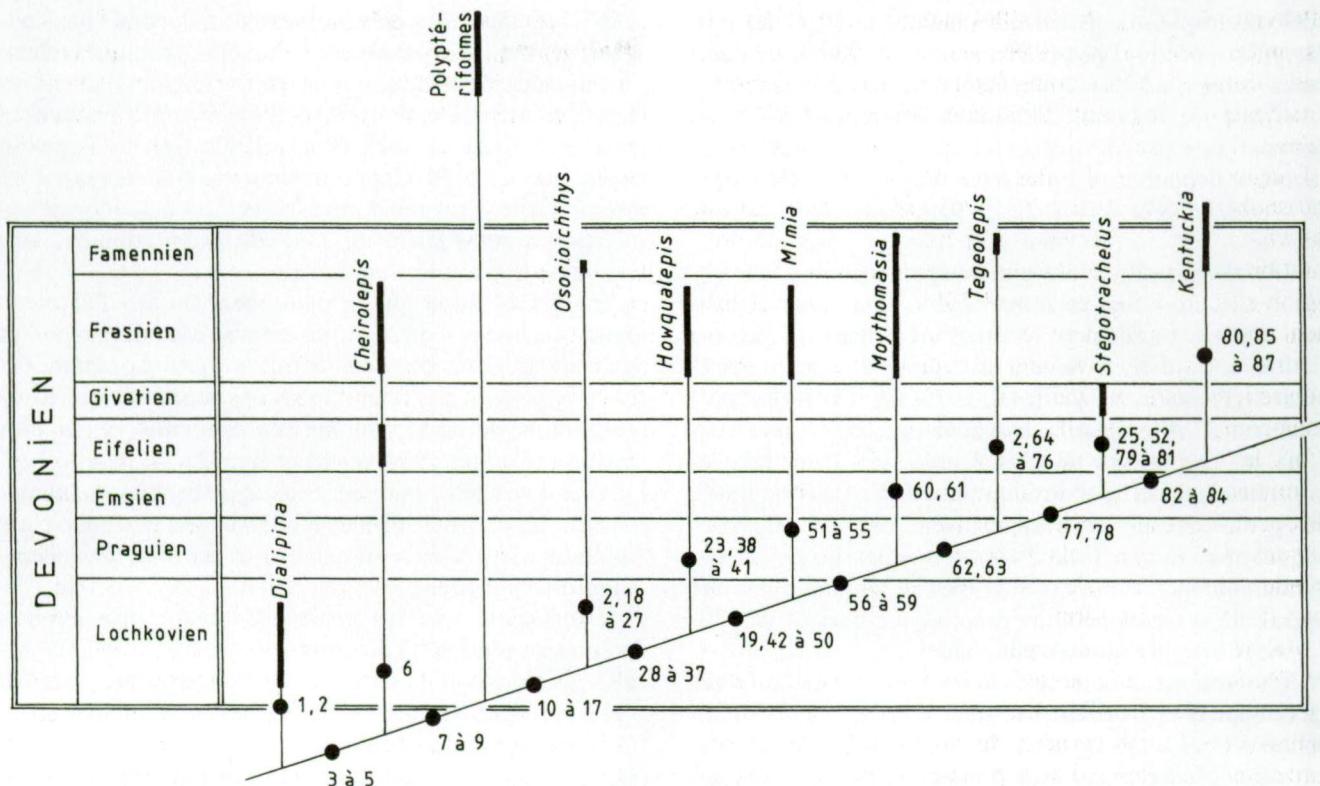


Fig. 14 — Phylogénie des Actinoptérygiens dévoniens, incluant *Osorioichthys* CASIER, 1954, et des Polyptériformes, replacée dans le cadre stratigraphique adéquat. Les chiffres font références aux caractères discutés dans le texte.

Fig. 14 — Phylogeny of the Devonian actinopterygians, including *Osorioichthys* CASIER, 1954, and polypteriforms, placed in an

traits archaïques de *Dialipina*, on peut citer son vaste rostro-pinéal encastré entre les frontaux et son grand adnasal (= "supraorbitaire" in SCHULTZE, 1992: fig. 5). *Dialipina* est aussi le premier Actinoptérygien à présenter l'articulation des écailles en tenon et mortaise (peg-and-socket) avec le tenon fin et long (SCHULTZE, 1992: fig. 11). *Dialipina* offre au moins deux autapomorphies:

(1) le développement d'un processus antéro-latéral pointu sur le pariétal (= "postpariétal" in SCHULTZE, 1992: fig. 5).

(2) la perte de l'orifice pinéal (SCHULTZE, 1992: fig. 5, 6). Le trou pinéal qui est une structure ostéichthysienne plésiomorphe, se conserve chez quelques Actinoptérygiens primitifs mais disparaît chez la majorité d'entre eux.

Si l'on prend *Dialipina* comme point de départ, la phylogénie des genres dévoniens concernés s'établit selon le schéma de la Figure 14 et les explications données ci-après.

Par rapport à *Dialipina*, *Cheirolepis* offre certaines apomorphies partagées avec les Actinoptérygiens plus évolués, sauf cas de nouvelles modifications ultérieures:

(3) la longueur des pariétaux se réduit et devient égale à celle des frontaux (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 20c, e; ARRATIA & CLOUTIER, 1996: fig. 9A, B, 10A, B, C, D).

(4) la présence d'un surangulaire (LEHMAN, 1947: fig. 5, 6, pl. 3, 6; PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 10a, b).

GARDINER & SCHAEFFER (1989: 155) situent l'apparition du surangulaire chez *Moythomasia* car cet os manque chez *Mimia*, les Polyptériformes et, selon eux, *Cheirolepis*. Pourtant, le surangulaire a bien été décrit chez *Cheirolepis* (voir les citations d'auteurs ci-avant) et il existe aussi chez *Hawqualepis* (LONG, 1988: fig. 24) ainsi que chez *Osorioichthys*, deux autres genres plus primitifs que *Mimia*. Dans ces conditions, il est plus parcimonieux de considérer l'absence du surangulaire chez *Mimia* et les Polyptériformes comme le résultat d'une perte et donc comme une autapomorphie réversive de ces formes. Des arguments existent d'ailleurs pour penser que les ancêtres dévoniens des Polyptériformes possédaient un surangulaire (TAVERNE, sous presse). Remarquons également que la mandibule de *Dialipina* n'est pas connue et qu'il est donc possible que l'apparition du surangulaire se situe encore avant *Cheirolepis* dans le groupe des Actinoptérygiens.

(5) l'écaillle est couverte par plusieurs couches de ganoiné superposées (GOODRICH, 1907: fig. 202A, C).

Malgré ces apomorphies, *Cheirolepis* demeure très primitif puisqu'il conserve plusieurs rostraux dont un rostro-pinéal, plusieurs paires de nasaux, un grand adnasal, un préorbitaire, une petite plaque gulaire antéro-médiane et deux grandes plaques gulares latérales, une tête aplatie en coupe transversale, un corps allongé et

subcylindrique, un pédoncule pectoral allongé, un protérygium pectoral peu différencié et dépourvu de canal vasculo-nerveux, des nageoires pelviennes à longue base ainsi que les segments terminaux des lépidotriches qui forment des pseudo-fulcres et que son parasphénoïde demeure dépourvu de toute trace de processus (LEHMAN, 1947; PEARSON & WESTOLL, 1979; ARRATIA & CLOUTIER, 1996).

Cheirolepis offre aussi une autapomorphie:

(6) les écailles sont micromériques, rhombiques, épaisses, renflées basalement et ornées de crêtes de ganoïne fusionnées qui se terminent par quelques épines postérieures (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 15; ARRATIA & CLOUTIER, 1996: fig. 4C). L'articulation en tenon et mortaise est perdue sauf sur les écailles des deux rangées supérieures de la queue (GARDINER & SCHAEFFER, 1989: 157). Ces écailles fort spécialisées ont été regardées longtemps comme primitives et proches de celles des Acanthodiens mais GROSS (1966) a montré que cette apparente ressemblance morphologique cachait des différences histologiques considérables.

Remarquons encore que si le rostro-pinéal est bien développé chez *Cheirolepis trailli* AGASSIZ, 1835 de l'Éifélien d'Ecosse (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 20c), il est déjà fort réduit, parfois fragmenté, parfois isolé des autres rostraux ou même absent chez *Cheirolepis canadensis* du Frasnien d'Amérique du Nord (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 3d, g, h, 20e; ARRATIA & CLOUTIER, 1996: fig. 9A, B, 10A, B, C, D). Quant à l'orifice pinéal, il peut être présent ou absent selon les spécimens.

PATTERSON (1982), VERAN (1988), GARDINER (1984) et GARDINER & SCHAEFFER (1989) situent l'émergence des Polyptériformes juste après *Cheirolepis*. Ces poissons partagent avec les Actinoptérygiens plus évolués plusieurs apomorphies:

(7) les dents sont pourvues d'une pointe d'acrodine (ORVIG, 1978; PATTERSON, 1982: 249).

(8) l'interhyal s'épaissit et devient cylindrique (VERAN, 1988: 21).

(9) le rostro-pinéal est perdu.

GARDINER & SCHAEFFER (1989: 158) mentionnent une quatrième apomorphie: le postcleithrum différencié des écailles antérieures des flancs. Toutefois, ce caractère existe déjà chez *Cheirolepis* (LEHMAN, 1947: fig. 5, pl. 1, 2A, B; PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 16a, 20a). De plus, si l'anocleithrum des Sarcoptérygiens est homologue au postcleithrum des Actinoptérygiens, comme on le croit généralement, le postcleithrum doit alors être une structure ostéichthysienne.

Les Polyptériformes sont connus en Afrique et en Amérique du Sud depuis le Crétacé supérieur (STROMER, 1936; SCHAAL, 1984; GAYET *et al.*, 1988; GAYET & MEUNIER, 1991a, 1991b, 1992) mais uniquement par des fragments osseux et des écailles et non pas par des crânes. Compte-tenu de leurs rapports avec les autres Actinoptérygiens archaïques, les Polyptériformes doivent remonter jusqu'au Dévonien mais aucun reste de cette époque n'a été mis au jour. Les deux genres actuels, *Polypterus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1802 et *Calamoichthys* SMITH,

1865, sont des poissons extrêmement spécialisés mais qui gardent néanmoins quelques caractères primitifs comme de posséder plusieurs paires de nasaux (ALLIS, 1922, pl. V, fig. 6, entre autres exemples) et d'exhiber encore, dans de rares cas, deux rostraux (POLL, 1941: fig. 7). TAVERNE (sous presse) a développé quelques arguments qui font croire que les Polyptériformes pourraient descendre d'ancêtres qui possédaient un adnasal, un préorbitaire, plusieurs rostraux et un surangulaire.

Rappelons aussi que le parasphénoïde des Polyptériformes actuels s'orne de processus basiptérygoïdes et descendants. Toutefois, ces derniers sont très complexes et ne paraissent pas homologues des processus qui apparaissent sur le parasphénoïde des Actinoptérygiens plus évolués (JARVIK, 1954: 60-64 et fig. 32A, B, C).

Quant aux très nombreuses autapomorphies qui caractérisent les Polyptériformes moderne, une très abondante littérature leur a été consacrée. Il n'est donc pas nécessaire de s'y étendre.

Osorioichthys et les genres dévoniens plus évolués présentent plusieurs apomorphies:

- (10) la réduction du nombre des rostraux à un.
- (11) la réduction du nombre des nasaux à une paire.
- (12) l'atrophie de l'adnasal.
- (13) la perte du préorbitaire ou sa fusion avec le prémaxillo-antorbitaire, ce qui amène ce dernier os en contact avec la narine postérieure et avec l'orbite. Chez *Cheirolepis*, le prémaxillo-antorbitaire est séparé de l'orbite par le préorbitaire (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 20a, f) mais, chez certains spécimens, le préorbitaire se perd ou se soude au prémaxillo-antorbitaire, ce qui conduit alors cet os à border la narine postérieure et l'orbite (GARDINER, 1984: fig. 49) comme chez *Osorioichthys*.
- (14) la perte de l'operculaire accessoire. Cet os, présent chez *Cheirolepis* (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 20a, f), manque chez *Osorioichthys*, *Howqualepis* (LONG, 1988: fig. 14A), *Mimia* (GARDINER, 1984: fig. 101), certaines espèces de *Moythomasia* (GARDINER, 1984: fig. 103) mais pas toutes (JESSEN, 1968: fig. 1), *Tegeolepis* (DUNKLE & SCHAEFFER, 1973: fig. 3) et *Stegotrachelus* (GARDINER, 1963: fig. 12). Par contre, il existe chez *Kentuckia* (RAYNER, 1951: fig. 2B; DUNKLE, 1964: fig. 4) et divers "Paléonisciformes" plus récents. Ce caractère connaît donc de nombreuses réversions et peut varier au sein d'un même genre, ce qui lui ôte beaucoup d'importance en matière de phylogénie des Actinoptérygiens.
- (15) le proptérygium pectoral est différencié et creusé d'un canal vasculo-nerveux.
- (16) le rayon pectoral marginal est court, large et enveloppe le proptérygium.
- (17) les écailles de la ligne faîtière dorsale sont différencierées par rapport à celles des flancs.

Osorioichthys présente de multiples autapomorphies:

- (18) la branche verticale du dermosphénétique s'étire vers le bas et le jugal subit une réduction concomitante. Chez les "Paléonisciformes" primitifs, la branche verticale du dermosphénétique est courte et le vaste jugal

remonte postérieurement jusqu'au niveau du sommet du préoperculaire (JESSEN, 1968: fig. 1; PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 20a, f; GARDINER, 1984: fig. 101, 103; LONG, 1988: fig. 14A, entre autres exemples). Ce type de jugal inclut manifestement le composant embryonnaire postorbitaire de la série infraorbitaire (PEHRSON, 1947: fig. 16). Chez *Osorioichthys*, le petit jugal se situe à un niveau inférieur par rapport au sommet du préoperculaire et c'est la branche verticale du dermosphénétique qui descend jusqu'au bas du préoperculaire et qui capture donc le composant embryonnaire postorbitaire de la série infraorbitaire, à l'inverse du cas des autres Actinoptérygiens archaïques.

(19) la partie postérieure de la branche horizontale du dermosphénétique se raccourcit et ne touche plus au dermohyal. Ce caractère paraît s'être réalisé à de nombreuses reprises chez les Actinoptérygiens inférieurs. LONG (1988: 58) accorde de l'importance à ce trait anatomique qu'il considère comme une synapomorphie de *Mimia* et des genres plus évolués. En fait, il semble que l'intérêt de ce caractère soit plutôt spécifique que générique puisqu'au sein du genre *Moythomasia*, l'espèce *M. nitida* GROSS, 1953 du Frasnien de l'Europe montre un long dermosphénétique qui touche le dermohyal (JESSEN, 1968: fig. 1), tandis que cet os est beaucoup plus court chez *M. durgaringa* GARDINER & BARTRAM, 1977 du Frasnien d'Australie et ne touche plus au dermohyal (GARDINER, 1984: fig. 103). De plus, des réversions de ce caractère existent puisque *Stegotrachelus* et *Kentuckia*, pourtant plus évolués à bien des égards que *Mimia* et *Moythomasia*, montrent à nouveau un dermosphénétique très allongé vers l'arrière (GARDINER, 1963: fig. 12; DUNKLE, 1964: fig. 4).

(20) le quadrato-jugal se situe devant la branche inférieure du préoperculaire et se loge dans une fossette articulaire de l'extrémité postérieure du maxillaire.

(21) il y a apparition d'un sous-orbitaire. GARDINER & SCHAEFFER (1989: 158) considèrent la présence d'un tel os comme une synapomorphie de *Kentuckia* et des formes plus avancées. En fait, ces os anamnestiques font leur apparition de façon sporadique chez les premiers "Paléonisciformes", avant de se généraliser chez les autres Actinoptérygiens puis de se perdre chez les Téléostéens. Des variations intragénériques s'observent même. C'est ainsi que *Moythomasia nitida* offre deux sous-orbitaires (JESSEN, 1968: fig. 1), alors que *M. durgaringa* en est dépourvu (GARDINER, 1984: fig. 103). Ce caractère semble donc de peu d'importance dans la phylogénie des Actinoptérygiens du Dévonien.

(22) la branche inférieure du préoperculaire devient extrêmement étroite.

(23) le rayon branchiostège situé sous le sous-operculaire devient triangulaire, étroit à l'avant, très large à l'arrière.

(24) le nombre des paires de rayons branchiostèges augmente jusqu'à dix-huit.

(2) l'orifice pinéal est perdu, comme chez *Dialipina*, certains exemplaires de *Cheirolepis* et un grand nombre d'autres "Paléonisciformes".

(25) les extrascapulaires deviennent très étroits.

(26) le présupracleithrum est grand.

(27) les écailles des flancs sont ornées de trois ou quatre grosses crêtes de ganoïne et le bord postérieur est légèrement festonné.

Howqualepis et les genres dévoniens plus spécialisés partagent les nouvelles apomorphies suivantes:

(28) l'adnasal disparaît et la narine postérieure entre en contact avec l'orbite (LONG, 1988: fig. 14A).

(29) les pariétaux deviennent plus courts que les frontaux (LONG, 1988: fig. 13A).

(30) le bord supérieur de l'hyomandibulaire forme un angle en son milieu, ce qui marque probablement l'endroit d'une attache ligamentaire avec l'operculaire (LONG, 1988: fig. 23A, B).

(31) le paraphénoïde acquiert des processus ascendants (LONG, 1988: fig. 16, 18). Ce caractère explique la raison du classement d'*Howqualepis* dans le groupe de *Moythomasia* par GARDINER et SCHAEFFER (1989: 167) puisque ces deux auteurs considèrent que *Mimia* n'offre pas encore de tels processus. Ce problème n'avait pas échappé à LONG (1988) qui propose deux possibilités de situer *Howqualepis*, soit comme taxon-frère plésiomorphe de *Moythomasia* (ibid.: fig. 50A), soit comme taxon-frère plésiomorphe de *Mimia* (ibid.: fig. 50B). Toutefois, *Mimia* développe parfois un processus ascendant de forte taille sur son paraphénoïde (GARDINER, 1984: fig. 50). L'absence de ce processus sur le paraphénoïde d'autres exemplaires de *Mimia* pourrait peut-être s'expliquer par la fragilité de cette structure et sa difficulté à se conserver à l'état fossile. De plus, *Mimia* partage déjà avec les "Paléonisciformes" dévoniens plus évolués de nombreuses apomorphies qui n'existent pas encore chez *Howqualepis*. Si l'on met en balance ces multiples apomorphies, d'une part, et l'unique caractère de ces processus ascendants du paraphénoïde, d'autre part, la parcimonie commande de considérer *Howqualepis* comme le groupe-frère primitif de *Mimia* et des genres dévoniens plus spécialisés.

(32) la plaque gulaire antéro-médiane s'agrandit et les plaques gulaires latérales se réduisent (LONG, 1988: fig. 13B).

(33) le pédoncule pectoral se raccourcit (LONG, 1988: fig. 27B, C).

(34) le nombre des rayons pectoraux diminue et se situe entre 18 et 25 (LONG, 1988: 32; GARDINER, 1984: 371, 374, entre autres exemples).

(35) de grandes écailles faîtières dorsales (= fulcres basaux) se développent en une rangée continue entre la nageoire dorsale et la queue (LONG, 1988: fig. 26A).

(36) quelques grandes écailles faîtières dorsales se développent en une rangée continue devant la nageoire dorsale mais elles ne se prolongent pas jusqu'à la région occipitale (LONG, 1988: 35).

(37) de grandes écailles médio-ventrales se développent en une rangée continue entre les nageoires pelviennes et la nageoire anale ainsi qu'entre cette dernière et la queue (LONG, 1988: fig. 26A, B). Chez *Cheirolepis*, il n'y a

qu'une écaille agrandie devant la nageoire anale et quelques écailles du même type dont la plupart encore paires devant la base de la queue (PEARSON & WESTOLL, 1979: fig. 16B).

Il est possible que les caractères (31), (35), (36) et (37) existaient déjà chez *Osorioichthys* mais les régions concernées sont inconnues chez ce poisson.

Howqualepis se caractérise par quelques autapomorphies:

(38) le rostral denté s'intercale entre les deux prémaxillo-antorbitaires et borde la mâchoire supérieure dans la région symphysaire (LONG, 1988: fig. 14B).

(39) l'intertemporal est légèrement réduit (LONG, 1988: fig. 10B).

(40) les dents symphysaires de la mandibule acquièrent un développement particulier (LONG, 1988: fig. 10A).

(23) le dernier rayon branchiostège est élargi distalement (LONG, 1988: fig. 10B, 14A) comme chez *Osorioichthys* mais de manière nettement moins prononcée.

(41) les écailles des flancs sont ornées de fines rides obliques irrégulières, éventuellement anastomosées, qui débutent au bord antérieur et se prolongent jusqu'au bord postérieur, y déterminant une fine serrature composée d'une douzaine de courtes épines (LONG, 1988: fig. 33).

Mimia et les genres dévoniens plus évolués partagent un grand nombre d'apomorphies:

(42) deux plaques denticulées sont associées au vomer (GARDINER, 1984: fig. 50, 51).

(43) la partie otique du neurocrâne est creusée de chaque côté d'un canal latéral (GARDINER, 1984: 113; GARDINER & SCHAEFFER, 1989: 143) qui contiendrait un organe hémopoïétique selon JARVIK (1980: fig. 252). Ce caractère existait peut-être déjà chez *Osorioichthys* et *Howqualepis* mais la portion neurocrânienne concernée n'est pas connue chez ces deux poissons.

(44) le bord postérieur de l'hyomandibulaire acquiert un léger renflement en son milieu qui initie le *processus opercularis* (GARDINER, 1984: fig. 104, 105).

(19) la partie postérieure de la branche horizontale du dermosphénotique se raccourcit (GARDINER, 1984: fig. 101, 103), comme chez *Osorioichthys*, mais, ainsi qu'on l'a vu plus haut, ce caractère connaît des réversions ultérieures.

(45) la région moyenne de la ceinture scapulaire endosquelettique présente un processus antérieur et est perforée par un canal pour les nerfs et les vaisseaux pectoraux antérieurs (JESSEN, 1972: 80; PATTERSON, 1982: 244). Ce caractère se rencontrait peut-être déjà chez *Osorioichthys* et *Howqualepis* mais leur ceinture scapulaire profonde n'est pas connue.

(46) le métapterygium pectoral s'allonge (GARDINER, 1984: fig. 137, 138). Chez *Howqualepis*, ce métapterygium restait encore court (LONG, 1988: fig. 27C).

(47) la base des nageoires pelviennes se raccourcit (JESSEN, 1968: fig. 4A; GARDINER, 1984: fig. 145).

(48) le bord antérieur des nageoires pectorales, pelviennes, dorsale et anale est orné de fulcres frangeants (GARDINER, 1984: 394).

(49) le corps se raccourcit et s'élève (JESSEN, 1968: fig. 4A; GARDINER, 1984: fig. 145).

(50) la rangée de grandes écailles faîtières dorsales (= fulcres basaux) s'allonge et occupe toute la ligne médiane du dos entre la région occipitale et la nageoire dorsale (JESSEN, 1968: fig. 4A; GARDINER, 1984: fig. 145; WOODWARD & WHITE, 1926: fig. 7, entre autres exemples).

Mimia présente peu d'autapomorphies:

(51) la région antérieure du lacrymal s'amincit considérablement (GARDINER, 1984: fig. 71).

(52) la partie supérieure du préoperculaire est raccourcie et élargie (GARDINER, 1984: fig. 101).

(53) la portion postorbitaire élargie du maxillaire est raccourcie (GARDINER, 1984: fig. 101), ce qui est lié au caractère précédent.

(54) le surangulaire est perdu (GARDINER, 1984: fig. 90).

(55) les écailles des flancs sont ornées de quatre à dix fortes rides de ganoïne qui n'atteignent pas le bord antérieur mais qui se prolongent par de petites pointes sur le bord postérieur (GARDINER, 1984: fig. 140B, 141A, pl. 2b).

Moythomasia et les formes dévoniennes plus spécialisées se distinguent de *Mimia* par diverses synapomorphies:

(56) le museau se raccourcit (JESSEN, 1968: fig. 1; GARDINER, 1984: fig. 103).

(57) la narine postérieure perd le contact avec le prémaxillo-antorbital et se situe entre le nasal et l'orbite (JESSEN, 1968: fig. 1; GARDINER, 1984: fig. 103).

(58) le processus ascendant du parasphénoïde couvre la gouttière spiraculaire (GARDINER, 1984: fig. 51).

(59) le parasphénoïde commence à envelopper le processus basiptérygoïde endocrânien (GARDINER, 1984: fig. 51, 52).

Moythomasia offre quelques autapomorphies:

(60) l'extrémité antérieure du lacrymal s'élargit (GARDINER, 1984: fig. 74). Ce caractère atteint son développement maximum chez *M. nitida* où le lacrymal isole complètement le prémaxillo-antorbital de l'orbite (JESSEN, 1968: fig. 1).

(61) les écailles des flancs sont ornées de quelques crêtes de ganoïne plus ou moins anastomosées qui se prolongent jusqu'au bord postérieur où elles forment une serrature. Ces crêtes n'atteignent pas le bord antérieur mais s'élargissent vers l'avant et se divisent en ridules (JESSEN, 1968: fig. 4B; GARDINER, 1984: fig. 141B, 142B, pl. 2e, 3a).

Moythomasia nitida et *M. durgaringa* sont les deux espèces les mieux connues du genre. Elles se différencient aisément l'une de l'autre. La première montre un long dermosphénotique qui surplombe le dermohyal, un lacrymal qui remonte antérieurement jusqu'au nasal et isole le prémaxillo-antorbital de l'orbite, un operculaire accessoire ainsi que deux sous-orbitaires (JESSEN, 1968: fig. 1), tandis que la seconde offre un dermosphénotique raccourci, un prémaxillo-antorbital qui borde l'orbite et est dépourvue d'operculaire accessoire et de sous-orbitaire (GARDINER, 1984: fig. 103).

Tegeolepis et les genres dévoiens plus évolués partagent deux apomorphies:

(62) le jugal primitif se divise en deux ou trois os et n'incorpore plus le ou les composants postorbitaires de la série infraorbitaire à l'état adulte (DUNKLE & SCHAEFFER, 1973: fig. 3; GARDINER, 1963: fig. 12; DUNKLE, 1964: fig. 4).

(63) le *processus opercularis* de l'hyomandibulaire est complètement différencié (RAYNER, 1951: 59; GARDINER, 1963: fig. 13).

Tegeolepis possède de nombreuses autapomorphies:

(64) la taille adulte s'accroît et atteint près du mètre (GARDINER, 1963: 300).

(65) le rostral s'hypertrophie en un rostre pointu (DUNKLE & SCHAEFFER, 1973: fig. 2, 3, 4).

(66) l'antorbitaire ne se soude pas au prémaxillaire à l'état adulte (ibid.: fig. 3). Ce caractère, exceptionnel chez les formes dévoiennes, devient la règle chez les "Paléonisciformes" évolués et les Actinoptérygiens supérieurs.

(67) des crocs se différencient dans la denture des mâchoires (ibid.: fig. 3).

(68) l'extrémité symphysaire de la mandibule acquiert une forme courbée (ibid.: fig. 3).

(69) le dermohyal est perdu (ibid.: fig. 3).

(70) l'orifice pinéal est perdu (ibid.: fig. 2), comme chez *Dialipina*, *Osorioichthys*, certains spécimens de *Cheirolepis* et la plupart des espèces post-dévoiennes.

(71) le nombre des paires de rayons branchiostèges se multiplie jusqu'à la trentaine (ibid.: 157).

(72) les plaques gulaires latérales sont perdues (ibid.: fig. 4).

(73) le nombre des rayons de la nageoire pectorale augmente considérablement et atteint 80 (ibid.: 157).

(74) les fulcres frangeants sont perdus aux nageoires pectorales, pelviennes, dorsale et anale (ibid.: 157).

(75) des petits rayons inarticulés forment le bord antérieur de la nageoire pectorale (ibid.: 157).

(76) les écailles sont micromériques, rhombiques, très fines mais elles conservent l'articulation en tenon et mortaise (GARDINER, 1963: 302; DUNKLE & SCHAEFFER, 1973: 157).

Stegotrachelus, *Kentuckia* et les formes plus évoluées se distinguent des genres dévoiens précédents par deux apomorphies:

(77) l'allongement antérieur de l'intertemporal qui acquiert une suture avec le nasal (RAYNER, 1951: fig. 2A, B; GARDINER, 1963: fig. 12; DUNKLE, 1964: fig. 2, 3, 4; chez ces trois auteurs, l'intertemporal est appelé erronément "dermosphénétique").

(78) les grandes écailles médio-ventrales (= fulcres basaux) se prolongent vers l'avant en une rangée continue jusqu'au niveau des nageoires pectorales (WOODWARD & WHITE, 1926: fig. 7). Ce caractère subit de nombreuses réversions chez les Actinoptérygiens plus évolués.

Stegotrachelus offre plusieurs autapomorphies:

(79) le dernier infraorbitaire est très vaste et s'allonge vers l'arrière (GARDINER, 1963: fig. 12).

(80) la partie supérieure du préoperculaire est raccourcie (ibid.: fig. 12), comme chez *Mimia*, ce qui est lié au caractère précédent.

(81) la partie postérieure de la branche horizontale du dermosphénétique reste allongée (ibid.: fig. 12), ce qui est une réversion du caractère (19).

(82) il n'y a plus que six paires de très larges rayons branchiostèges (ibid.: 297; cet auteur inclut les deux plaques gulaires latérales dans le compte des rayons branchiostèges ainsi portés à sept paires).

(83) les extrascapulaires deviennent très étroits (ibid.: fig. 12), comme chez *Osorioichthys* mais, compte tenu des très nombreux caractères qui les séparent, cela ne doit pas être regardé comme le reflet d'une quelconque proche parenté entre ces deux poissons.

Kentuckia partage avec les "Paléonisciformes" plus évolués les apomorphies suivantes:

(84) il y a développement d'une large fenêtre interorbitaire (RAYNER, 1951: fig. 7). Ce caractère connaît de multiples réversions dans l'histoire des Actinoptérygiens.

(85) il y a développement d'un myodome postérieur pair (ibid.: fig. 8).

(86) les fosses de Bridge commencent à se développer (ibid.: fig. 6).

Kentuckia présente également quelques autapomorphies:

(87) la région symphysaire de la mandibule est amincie (ibid.: fig. 2B; DUNKLE, 1964: fig. 4).

(88) la partie postérieure de la branche horizontale du dermosphénétique demeure allongée (DUNKLE, 1964: fig. 4), ce qui, comme chez *Stegotrachelus*, est une réversion du caractère (19).

(89) les écailles des flancs sont ornées de très fines striations parallèles et obliques sur leur pourtour mais gardent une région centrale lisse ou couvertes de petits tubercles (DUNKLE, 1964: 13, 14 et fig. 5).

(90) le coin antéro-ventral des écailles des flancs est arrondi (DUNKLE, 1964: fig. 5).

Au sein du genre *Kentuckia*, *K. hlavini* se distingue de *K. deani* (EASTMAN, 1908) par une curieuse autapomorphie. La narine postérieure migre sous le nasal et perd son contact avec l'orbite (DUNKLE, 1964: fig. 2, 4).

Notons encore que la définition de la famille des Osorioichthyidae proposée par GARDINER (1967: 175) peut être améliorée en y incluant les autapomorphies d'*Osorioichthys* (caractères 18 à 27) que nous avons exposées ci-avant.

Conclusion

Osorioichthys marginis apparaît donc comme l'un des "Paléonisciformes" les plus primitifs décrits à ce jour. Quoiqu'il soit d'âge famennien, divers genres du Givé-

tien et du Frasnien montrent déjà une ostéologie plus évoluée. Seuls *Dialipina* et *Cheirolepis* sont encore plus plésiomorphes que lui.

Remerciements

Je tiens à remercier D. NOLF de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique pour l'accueil chaleureux qu'il m'a réservé dans son laboratoire ainsi que P. SARTENAER et P. BULTYNCK du même Institut pour les informations stratigraphiques qu'ils m'ont communiquées. C. POPLIN de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, et A. BLIECK de l'Université des Sciences et Technologies de Lille ont bien voulu lire et commenter le présent manuscrit. J'adresse à tous deux ma très vive gratitude.

Liste des abréviations des figures

AN: angulaire (= angulo-splénial)
 ANA: adnasal
 BRSTG: rayons branchiostèges
 BRSTG (hyp.): rayon branchiostège élargi et triangulaire
 CLA: clavicule (= hypocleithrum)
 CLT: cleithrum
 DHY: dermohyal
 DN (d., g.): dentaire (droit, gauche) (= dento-splénial, dentalo-splénial)
 DSPH (d., g.): dermosphénotique (droit, gauche)
 EXSA (l., m., d.): extrascapulaire (latéral, médian, droit)
 FR (d., g.): frontal (droit, gauche)
 GU m.: plaque gulaire antérieure médiane
 GU l. (d., g.): plaque gulaire latérale (droite, gauche)
 HCLT: supracleithrum (= hypercleithrum)
 ICLA: interclavicule
 IT (d., g.): intertemporal (droit, gauche)
 JU: jugal (= deuxième infraorbitaire)
 LA: lacrymal (= premier infraorbitaire)
 MX: maxillaire

NA (d., g.): nasal (droit, gauche)
 OP (d., g.): operculaire (droit, gauche)
 PA (d., g.): pariétal (droit, gauche)
 PCLT: postcleithrum
 PMX (d., g.): prémaxillo-antorbitaire (droit, gauche)
 POP: préoperculaire
 PROPT: proptérygium pectoral (= premier ptérygophore pectoral)
 PT (d., g.): posttemporal (droit, gauche)
 QJ: quadrato-jugal
 RAD 2: deuxième ptérygophore pectoral
 Rp. 2: deuxième rayon pectoral
 Rp. m. (1): rayon pectoral marginal élargi et raccourci
 RO: rostral
 SAN: surangulaire (= supra-angulaire)
 SCL: anneau sclérotique
 SHCLT: présupracleithrum
 SOP: sous-operculaire
 SORB: sous-orbitaire
 ST (d., g.): supratemporal (droit, gauche)
 c. eth.: commissure ethmoïdienne
 c. exsa.: commissure supratemporale (= extrascapulaire)
 c. iorb.: partie orbitaire du canal infraorbitaire
 c. l. l.: canal de la ligne latérale
 c. m.: canal mandibulaire
 c. pop. : canal préoperculaire
 c. porb.: partie postorbitaire (= otique) du canal infraorbitaire
 c. sorb.: canal supraorbitaire
 f. II: foramen du nerf optique (II)
 f. IV: foramen du nerf pathétique ou trochléaire (IV)
 f. propt.: canal vasculo-nerveux du proptérygium pectoral
 f. v. c. a.: foramen de la veine cérébrale antérieure
 my. a. d.: myodome antérieur dorsal
 my. a. v.: myodome antérieur ventral
 na. 1 (d., g.): narine antérieure (droite, gauche)
 na. 2: narine postérieure
 oec.: région occipitale du neurocrâne
 s. ioc.: septum interorbitaire du neurocrâne
 spi.: fente spiraculaire
 t. m.: articulation en tenon et mortaise (peg-and-socket) des écailles
 x.: rangée des écailles faîtières dorsales

Index bibliographique

- ALLIS, E. P., 1922. The cranial anatomy of *Polypterus*, with special reference to *Polypterus bichir*. *Journal of Anatomy*, **56**: 189-294.
- ARRATIA, G. & CLOUTIER, R., 1996. Reassessment of the morphology of *Cheirolepis canadensis* (Actinopterygii). In: H. P. SCHULTZE & R. CLOUTIER (ed.): Devonian Fishes and Plants of Miguasha, Quebec, Canada, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 165-197.
- BOUVAIN, F. & MARION, J.-M., 1994. Philippeville - Rosée. Carte géologique de Wallonie. Echelle: 1/25.000. Notice explicative. Ministère de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement, Namur: 55 p.
- BURROW, C. J., 1995. A new palaeoniscoid from the Lower Devonian Trundle Beds of Australia. In: H. LELIEVRE, S. WENZ, A. BLIECK & R. CLOUTIER (coord.): Premiers vertébrés et vertébrés inférieurs, Paris, 4-9 septembre 1995, *Geobios, Mémoire spécial*, **19**: 319-325.
- CASIER, E., 1952. Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. X. - Un Paléoniscoïde du Famennien inférieur de la Fagne: *Stereolepis marginis* n. gen., n. sp. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **28** (47): 1-17.
- CASIER, E., 1954. Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. XI. - Note additionnelle relative à "Stereolepis" (= *Osorioichthys* nov. nom.) et à l'origine de l'interoperculaire. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **30** (2): 1-12.
- DERYCKE, C., CLOUTIER, R. & CANDILIER, A.-M., 1995. Palaeozoic vertebrates of Northern France and Belgium: Part II - Chondrichthyes, Acanthodii, Actinopterygii (Uppermost Silurian to Carboniferous). In: H. LELIEVRE, S. WENZ, A. BLIECK & R. CLOUTIER (coord.): Premiers vertébrés et vertébrés inférieurs, Paris, 4-9 septembre 1995, *Geobios, Mémoire spécial*, **19**: 343-350.
- DERYCKE-KHATIR, C., 1994. Microrestes de Vertébrés du Pa-

- léozoïque supérieur de la Manche au Rhin. Biodiversité - Biostratigraphie - Biogéographie. Thèse de doctorat de l'Université des Sciences et des Techniques de Lille: 248 p.
- DUNKLE, D. H., 1964. Preliminary description of a paleoniscoid fish from the Upper Devonian of Ohio. *Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History*, New Series, **3** (1): 1-16.
- DUNKLE, D. H. & SCHAEFFER, B., 1973. Tegeolepis clarki (Newberry), a palaeonisciform from the Upper Devonian Ohio Shale. *Palaeontographica*, A, **143** (1-6): 151-158.
- 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.
- GARDINER, B. G., 1963. Certain palaeoniscoid fishes and the evolution of the snout in actinopterygians. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, **8** (6): 255-325.
- GARDINER, B. G., 1967. Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, **14** (5): 143-206.
- GARDINER, B. G., 1984. The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of Mimia and Moythomasia from the Upper Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology series*, **37** (4): 173-428.
- GARDINER, B. G. & SCHAEFFER, B., 1989. Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **97**: 135-187.
- GAYET, M., MEUNIER, F. J. & LEVRAT-CALVIAC, V., 1988. Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans le gisement sénonien d'In Becetem (Niger). *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série II, **307**: 205-210.
- GAYET, M. & MEUNIER, F. J., 1991a. First discovery of Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) outside of Africa. *Geobios*, **24** (4): 463-466.
- GAYET, M. & MEUNIER, F. J., 1991b. Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) from the Late Cretaceous and Early Paleocene of Bolivia. In: R. SUAREZ-SORUCO (ed.): *Fosiles y facies de Bolivia - Vol. I - Vertebrados*, *Revista Técnica de YPFB*, **12** (3-4): 495-498.
- GAYET, M. & MEUNIER, F. J., 1992. Polyptériformes (Pisces, Cladistia) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie. *Geobios, Mémoire spécial*, **14**: 159-168.
- GOODRICH, E. S., 1907. On the scales of fishes, living and extinct, and their importance in classification. *Proceedings of the Zoological Society*, London, **1907** (2): 751-774.
- GROSS, W., 1966. Kleine Schuppenkunde. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, **125**: 29-48.
- GROSS, W., 1968. Fragliche Actinopterygier-Schuppen aus dem Silur Gotlands. *Lethaia*, **1** (2): 184-218.
- HUTCHINSON, P., 1973. A revision of the redfieldiiform and perleidiform fishes from the Triassic of Bekker's Kraal (South Africa) and Brookvale (New South Wales). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, **22** (3): 233-354.
- HUTCHINSON, P., 1978. The anatomy and phylogenetic position of Helichthys, a redfieldiiform fish from the Triassic of South Africa. *Palaeontology*, **21** (4): 881-891.
- JANVIER, P., 1971. Nouveau matériel d'Andreolepis hedei Gross, Actinoptérygien énigmatique du Silurien de Gotland (Suède). *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série D, **273**: 2223-2224.
- JANVIER, P., 1978. On the oldest known teleostome fish Andreolepis hedei Gross (Ludlow of Gotland), and the systematic position of the lophosteids. *Eesti Nsv Teaduste Akadeemia Toimetised, Köide Geoloogia*, **27** (3): 88-95.
- JARVIK, E., 1954. On the visceral skeleton in Eusthenopteron with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handligar, Fjärde Serien*, **5** (1): 1-104.
- JARVIK, Z., 1980. Basic Structure and Evolution of Vertebrates. Volume 1. Academic Press, London: 575 p.
- JESSEN, H., 1968. Moythomasia nitida Gross und M. cf. striata Gross, Devonische Palaeonisciden aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach - Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontographica*, A, **128** (4-6): 87-114.
- JESSEN, H., 1972. Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. *Fossils and Strata*, **1**: 1-101.
- KAZANTSEVA-SELEZNEVA, A. A., 1977. System and phylogeny of the order Palaeonisciformes. In: *Studies in the phylogeny and systematics of agnathans and fishes*, Akademia Nauk, CCP, Moscou: 98-116 (en russe).
- KAZANTSEVA-SELEZNEVA, A. A., 1981. The phylogeny of Lower Actinopterygians. *Journal of Ichthyology*, **21** (4): 1-16.
- LAUDER, G. V. & LIEM, K. F., 1983. The Evolution and Interrelationships of the Actinopterygian Fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **150** (3): 95-197.
- LEHMAN, J.-P., 1947. Description de quelques exemplaires de Cheirolepis canadensis (Whiteaves). *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handligar, Tredje Serien*, **24** (4): 1-40.
- LEHMAN, J.-P., 1973. Un nouveau coccostéomorphe, Belgiosetus mortelmansi. *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, Paris, **59** (1): 1-14.
- LI, Z.-X., POWELL, C. McA. & TRENCH, A., 1993. Palaeozoic global reconstructions. In: J. A. LONG (ed.): *Palaeozoic vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*, Belhaven Press, London: 25-53.
- LONG, J. A., 1988. New palaeoniscoid fishes from the Late Devonian and Early Carboniferous of Victoria. In: P. A. JELL (ed.): *Devonian and Carboniferous fish studies*, *Memoirs of the Association of the Australasian Paleontologists*, **7**: 1-64.
- NIELSEN, E., 1942. Studies on Triassic fishes from East Greenland. I. Glaucolepis and Boreosomus. *Palaeozoologica Groenlandica*, Kobenhavn, **1**: 1-403.
- NIELSEN, E., 1949. Studies on Triassic fishes from East Greenland. II. Australosomus and Birgeria. *Meddelelser om Gronland*, Kobenhavn, **146** (1): 1-309.
- ORVIG, T., 1978. Microstructure and Growth of the Dermal Skeleton in Fossil Actinopterygian Fishes: Nephrotus and Cobolodus, with Remarks on the Dentition in Other Forms. *Zoologica Scripta*, **7**: 297-326.
- 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, B, Biological Sciences*, **269** (899): 275-579.
- PATTERSON, C., 1982. Morphology and Interrelationships of Primitive Actinopterygian Fishes. *American Zoologist*, **22**: 241-259.
- PEARSON, D. M., 1982. Primitive bony fishes, with especial reference to Cheirolepis and palaeonisciform actinopterygians. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **74**: 35-67.
- PEARSON, D. M. & WESTOLL, T. S., 1979. The Devonian acti-

- nopterygian *Cheirolepis* Agassiz. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **70**: 337-399.
- PEHRSON, T., 1947. Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. *Acta Zoologica*, Stockholm, **28**: 399-455.
- POLL, M., 1941. Contribution à l'étude systématique des Polypteridae (Pisces). *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, **35** (2): 141-179.
- POPLIN, C., 1974. Etude de quelques Paléoniscidés Pennsylvaniens du Kansas. *Cahiers de Paléontologie, Editions du Centre National de la Recherche Scientifique*, Paris: 1-151.
- POPLIN, C., 1984. *Lawrenciella schaefferi* n. g., n. sp. (Pisces: Actinopterygii) and the use of endocranial characters in the classification of the Palaeonisciformes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **43** (3): 413-421.
- POPLIN, C. & LUND, R., 1995. Fates of the rostral, postrostral and premaxillary in the early history of actinopterygians. In: H. LELIEVRE, S. WENZ, A. BLIECK & R. CLOUTIER (coord.): Premiers vertébrés et vertébrés inférieurs, Paris, 4-9 septembre 1995, *Geobios, Mémoire spécial*, **19**: 225-230.
- POPLIN, C. & VERAN, M., 1996. A revision of the actinopterygian fish *Coccocephalus wildi* from the Upper Carboniferous of Lancashire. *Special Papers in Palaeontology*, **52**: 7-29.
- RAYNER, D. H., 1951. On the Cranial Structure of an Early Palaeoniscid *Kentuckia*, gen. nov. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **62** (1), 3: 53-83.
- ROSEN, D. E., FOREY, P. L., GARDINER, B. G. & PATTERSON, C., 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **167** (4): 159-276.
- SARTENAER, P., 1960. Visage 1960 de la "tranchée de Senzeilles" (partie famennienne). *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **68** (3): 430-442.
- SCHAAL, S., 1984. Oberkretazische Osteichthyes (Knochenfische) aus dem Bereich von Bahariya und Kharga, Agypten, und ihre Aussagen zur Paläökologie und Stratigraphie. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **53**: 1-79.
- SCHAEFFER, B., 1984. On the Relationships of the Triassic-Liassic Redfieldiform Fishes. *American Museum Novitates*, **2795**: 1-18.
- SCHAEFFER, B. & DALQUEST, W. W., 1978. A Palaeonisciform Braincase from the Permian of Texas, With Comments on Cranial Fissures and the Posterior Myodome. *American Museum Novitates*, **2658**: 1-15.
- SCHAEFFER, B. & MANGUS, M., 1970. *Synorichthys* sp. (Palaeonisciformes) and the Chinle-Dockum and Newark (Upper Triassic) fish faunas. *Journal of Paleontology*, **44** (1): 17-22.
- SCHULTZE, H. P., 1968. Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **16** (7): 341-368.
- SCHULTZE, H. P., 1977. Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläontologisches Zeitschrift*, **51** (3,4): 152-168.
- SCHULTZE, H. P., 1992. Early Devonian actinopterygians (Osteichthyes, Pisces) from Siberia. In: E. MARK-KURIK (ed.): *Fossil fishes as living animals*, Academy of Sciences of Estonia: 233-242.
- SCHULTZE, H. P. & BARDACK, D., 1987. Diversity and size changes in palaeonisciform fishes (Actinopterygii, Pisces) from the Pennsylvanian Mazon Creek Fauna, Illinois, U. S. A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **7** (1): 1-23.
- STROMER, E., 1936. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Agyptens. VII. Baharje-Kessel und -Stufe mit deren Fauna und Flora. Eine ergänzende Zusammenfassung. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, München, Neue Folge, **33**: 1-102.
- TAVERNE, L., sous presse. Ostéologie et position systématique des Tarrasiiformes, Actinopterygiens (Pisces) du Carbonifère. *Biologisch Jaarboek Dodonea*.
- VERAN, M., 1988. Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Ostéichthys) fossiles et actuels. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Sciences de la Terre*, Paris, **54**: 11-98.
- WANG, N.-Z. & DONG, Z.-Z., 1989. Discovery of Late Silurian microfossils of Agnatha and fishes from Yunnan, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **28** (2): 192-206.
- WATSON, D. M. S., 1925. The Structure of Certain Palaeoniscids and the Relationships of that Group with other Bony Fishes. *Proceedings of the Zoological Society*, London, **1925** (54): 815-870.
- WATSON, D. M. S., 1928. On some Points in the Structure of Palaeoniscid and allied Fish. *Proceedings of the Zoological Society*, London, **1928** (4): 49-70.
- WILEY, E. O., 1979. Ventral gill arch muscles and the interrelationships of gnathostomes, with a new classification of the Vertebrata. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, **67**: 149-179.
- WOODWARD, A. S. & WHITE, E. I., 1926. The Fossil Fishes of the Old Red Sandstone of the Shetland Isles. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **54** (3), 12: 567-571.

L. TAVERNE
 Université Libre de Bruxelles
 Faculté des Sciences
 Département de Biologie
 animale
 Laboratoire de Morphologie
 fonctionnelle (C.P. 160/11)
 Avenue F. Roosevelt, 50
 B-1050 Bruxelles
 BELGIQUE

Manuscrit remis le 20 juin 1996
 Manuscrit corrigé remis le 5.11.1996.