

# Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques

**Paulo M. BRITO**

Département de Biologie Animale et Végétale, Université d'État de Rio de Janeiro  
et Chercheur du CNPq,  
rua São Francisco Xavier 524, Rio de Janeiro, 20559-900 (Brésil)

Brito P. M. 1997. — Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas* 19 (4) : 681-772.

## RÉSUMÉ

Le présent travail a pour but l'étude anatomique, systématique et phylogénétique des poissons Aspidorhynchidae, famille ubiquiste connue du Jurassique moyen au Crétacé supérieur. La première partie de ce travail est consacrée à la description détaillée du squelette, crânien et post-crânien, des trois genres d'Aspidorhynchidae : *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*. La description de chaque genre, fondée sur l'espèce-type, est introduite par un bref historique et par l'énoncé de sa distribution spatio-temporelle. Elle est suivie d'une revue des autres espèces avec mise en évidence des caractères originaux qui permettent de préciser la définition du genre et de justifier la validité des espèces. Cet inventaire détaillé conduit à recenser les espèces valides, les espèces mises en synonymie et les espèces exclues du genre. La seconde partie est consacrée à une analyse phylogénétique des Aspidorhynchidae. Ceux-ci forment, au sein des Teleostei, un groupe monophylétique où *Belonostomus* et *Vinctifer* sont réunis dans un groupe monophylétique. Les Teleostei sont considérés comme formant un clade bien différencié dont les Aspidorhynchidae sont le taxon le plus basal. En revanche, les relations de parenté entre les lignées majeures de Neopterygii ne sont pas résolues. Une analyse de la biogéographie historique des Aspidorhynchidae indique une répartition paléogéographique pangéenne, qui remonte au moins au Jurassique inférieur.

## MOTS CLÉS

Pisces,  
Aspidorhynchidae,  
taxonomie,  
systématique,  
biogéographie,  
Mésozoïque.

**ABSTRACT**

The aim of this work is the anatomical, systematic and phylogenetic study of the Aspidorhynchidae, which is a widespread family known from the Middle Jurassic until the Upper Cretaceous. The first part of this work is devoted to the detailed description of the cranial and post-cranial skeleton of the three genera of Aspidorhynchidae: *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* and *Vinctifer*. The description of each genus, based on the type species, starts with a brief historical review and the spatio-temporal distribution. Follows a review of the other species with a diagnosis based on characters that define the genus and justify the validity of the species. This detailed inventory leads to a census of valid species, synonymous species as well as to species excluded from the genus. The second part is concerned with the phylogenetic analysis of the Aspidorhynchidae. These form a monophyletic group within the teleosts, whereby *Belonostomus* and *Vinctifer* are affirmed as a monophyletic group. The teleosts are considered as a differentiated clade in which the aspidorhynchids form the basal taxa. On the other hand, the interrelationships among the major lineages of Neopterygii (halecomorphs, semionotiforms *sensu* Olsen & McCune 1991, pachycormids and teleosts) are unresolved. Finally, the historical biogeographic analysis of the aspidorhynchids indicates a Pangeal-type relationship, dating as far back as the Lower Jurassic.

**KEY WORDS**

Pisces,  
Aspidorhynchidae,  
taxonomy,  
systematic,  
biogeography,  
Mesozoic.

**RESUMO**

O presente trabalho tem por finalidade o estudo anatômico, sistemático e filogenético dos peixes da família Aspidorhynchidae, conhecidos do Jurássico médio até o Cretáceo superior, em todos os continentes. A primeira parte do trabalho se consagra à descrição detalhada do esqueleto craniano e pós-craniano dos três gêneros da família: *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* e *Vinctifer*. Esta descrição é baseada na espécie tipo de cada gênero e nela são dados um breve histórico e uma sinópsese da distribuição espaço-temporal. Esta descrição é seguida de uma revisão das outras espécies onde se destacam os caracteres que permitem precisar a definição do gênero e de justificar a validade das diversas espécies. Este inventário nos conduz a confirmar as espécies validas, colocar algumas espécies em sinonímia assim como excluir espécies dos gêneros. A segunda parte do trabalho se consagra a uma análise filogenética dos Aspidorhynchidae. Estes formam, no interior do Clado Teleostei, um grupo monofilético onde *Belonostomus* e *Vinctifer* formam um grupo irmão. Os Teleosteos por sua vez são considerados como um clado bem definido do qual a família Aspidorhynchidae representa o taxon basal. Por outro lado, as relações filogenéticas entre os grandes grupos de Neopterygii (*cf.* Halecomorfes, Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune 1991, Pachycormidae e Teleosteos) não estão resolvidas. Uma análise da biogeografia histórica dos Aspidorhynchidae indica uma relação do tipo "Pangea" remontando, pelo menos, ao Jurássico inferior.

**PALAVRAS CHAVE**

Pisces,  
Aspidorhynchidae,  
taxonomia,  
sistemática,  
biogeografia,  
Mesozóico.

## AVANT-PROPOS

La première partie de ce travail est consacrée à l'étude anatomique et systématique des genres et espèces d'Aspidorhynchidae, en axant la description sur le genre *Vinctifer* qui provient essentiellement de l'Albien du nord-est brésilien. Au cours des dernières années, de nombreux spécimens de ce genre mal défini sont venus enrichir les collections du monde entier. Souvent conservé en trois dimensions, *Vinctifer* se prête particulièrement bien à la préparation à l'acide, ce qui a permis de compléter utilement nos connaissances, voire de décrire des structures inconnues jusqu'ici.

La seconde partie de ce travail est consacrée à une analyse phylogénétique des Aspidorhynchidae à l'aide des méthodes de la systématique phylogénétique. Elle met en évidence les caractères prouvant la monophylie et les relations phylogénétiques du groupe au sein des Neopterygii *sensu* Patterson (1973).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens étudiés appartiennent aux institutions suivantes :

AMNH	American Museum of Natural History, New York ;
BHN2P	Musée d'Histoire naturelle de Boulogne-sur-Mer (France) ;
BMNH	Natural History Museum, Londres ;
DGM	Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro ;
FMNH	Field Museum of Natural History, Department of Geology, Chicago ;
JM	Jura Museum, Eichstätt ;
LHN	Musée d'Histoire naturelle, Lyon (France) ;
MACN	Division de Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
NR	Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und historische Geologie, Munich ;
PMB-UERJ	matériel en cours de dégagement,

	Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro ;
USNM	Division of Paleontology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.

La partie du matériel étudié provenant d'une gangue calcaire (Formation Santana, Brésil ; Formation Morelos, Mexique ; Province de Piñar del Rio, Cuba ; Solnhofen, Allemagne) a été préparée chimiquement avec une solution d'acide formique à 10 % (Rixon 1976). Cette solution a été saturée par du phosphate tricalcique, limitant ainsi le risque de perte du matériel. Quelques spécimens ont été ainsi préparés après inclusion dans une résine polyester (méthode de Toombs & Rixon 1959). Le reste du matériel a été dégagé au marteau-piqueur à air comprimé ou à l'aiguille montée sous la loupe binoculaire. Les os ont été consolidés par imprégnation d'une colle soluble dans l'acétate d'éthyle ou l'acétone (plexigum ou paraeloïde).

Pour mettre à jour les moulages naturels des neurocrânes, sur les spécimens de *Vinctifer comptoni* qui s'y prêtaient, les os dermiques et endocrâniens ont été éliminés avec une aiguille montée.

La surface externe de la ganoïne des écailles et des os dermiques a été observée au microscope électronique à balayage. Les tubercules de ganoïne ont ensuite été mesurés selon la méthode de Gayet & Meunier (1986). Des coupes transversales de 150 mm d'épaisseur ont été réalisées dans les écailles de diverses espèces selon la méthode de Malrajt *et al.* (1967), modifiée par Meunier & Castanet (1978).

Pour chaque photographie, les pièces ont été recouvertes de vapeur d'oxyde de magnésium pour donner un meilleur contraste et mettre en évidence certains détails qui n'apparaîtraient pas sans cette technique.

Lorsqu'ils s'y prêtaient, les fossiles ont été photographiés sous lumière UV pour mettre en évidence le contraste entre la gangue et les os.

La méthode de l'analyse phylogénétique ou cladistique (Hennig 1966) a été appliquée pour l'analyse des caractères. Elle comprend plusieurs phases organisées telles que : (1) la détermination

des extra-groupes ; (2) la détermination des relations topographiques entre les structures composant les complexes morphologiques choisis ; (3) l'établissement de la distribution, au sein des Neopterygii et des groupes externes, des états présents pour chacun des caractères ; (4) la construction d'une matrice de caractères fondée sur les informations de l'analyse des caractères ; (5) l'analyse de parcimonie utilisant la version 3.1 du programme PAUP (Swofford 1993) ; (6) la construction des arbres phylogénétiques qui représentent les hypothèses sur la phylogénie du groupe étudié.

Pour l'évaluation des arbres les plus parcimonieux, les options « *exhaustive* » et « *branch and bound* » du programme PAUP 3.1 (Swofford 1993) ont été retenues. La matrice de caractères a été analysée utilisant le « *accelerated transformation optimization* » = ACCTRAN.

## INTRODUCTION

Les Aspidorhynchidae constituent un groupe monophylétique, comprenant les trois genres

*Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*. Ils sont connus dans des dépôts marins et continentaux du Jurassique moyen au Crétacé supérieur, avec une citation douteuse au Paléocène (Bryant 1987), en Europe, en Amérique du Nord, en Amérique du Sud, en Afrique, en Asie, en Australie et en Antarctique (Figs 1, 2).

Les membres de cette famille sont aisément reconnaissables à leur long rostre formé par l'étiement des prémaxillaires et celui plus ou moins prononcé de la mandibule. Celle-ci comprend un os supplémentaire, le prédentaire, dont l'allongement est caractéristique de chaque genre : court chez *Aspidorhynchus* et *Vinctifer*, aussi long que le rostre, ou presque, chez *Belonostomus*. Les écailles des flancs sont rectangulaires, plus hautes que larges. La position des nageoires dorsale et anale est très reculée, dans le quart postérieur du corps. La famille Aspidorhynchidae a été créée par Nicholson *et* Lydekker en 1889 pour des poissons décrits par Agassiz en 1833 (*Aspidorhynchus*) et en 1834 (*Belonostomus*) comme des « ganoïdes » et considérés plus tard comme des Teleostei par Thiollière (1854, 1858). Woodward (1895) les rangea dans un nouveau sous-ordre,



FIG. 1. — Répartition géographique des genres de la famille des Aspidorhynchidae. ●, *Aspidorhynchus*, ■, *Belonostomus*, \*, *Vinctifer*. Fonds cartographique d'après Owen 1983.

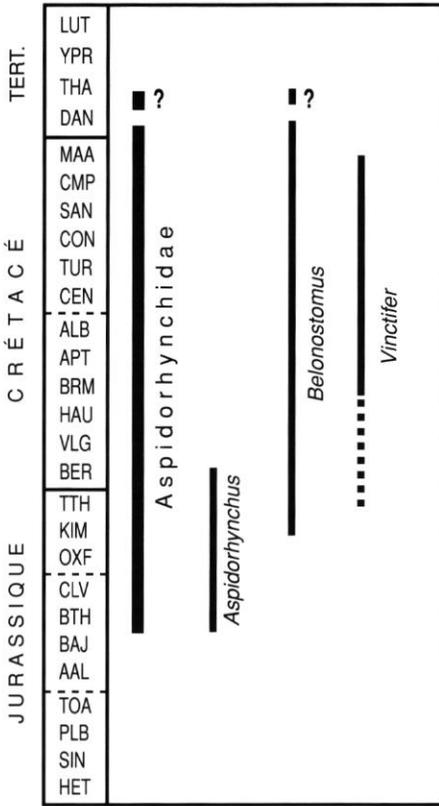


Fig. 2. — Répartition stratigraphique des genres de la famille des Aspidorhynchidae.

celui des Aethospondyli (Aspidorhynchidae + Lepisosteidae). Par la suite, les Aspidorhynchidae furent tour à tour classés parmi les Paleoniscidae (Selezneva 1985), les Holostei (Berg 1940 ; Bardack 1968) ou les Halecostomi<sup>1</sup> (Saint-Seine 1949 ; Arambourg & Bertin 1958 ; Santos 1985a, b). Patterson (1973), qui les considérait comme des Teleostei, a noté que « *there are no ural centra and the paired ural neural arches are*

*elongated into rudimentary uroneurals which do not extend anteriorly on the pre-ural centra [...]* » et que « *the pre-ural centra are chordal [...]* ». Patterson (1977) confirme leur position au sein des Teleostei et les identifie au groupe-frère de l'ensemble : Pleuropholidae + *Ichthyokentema* + Pholidophoridae + autres Teleostei. Par la suite, divers auteurs ont placé les Aspidorhynchidae parmi les Teleostei primitifs (Patterson & Rosen 1977 ; Mainwaring 1978 ; Richter & Thomson 1989 ; Maisey 1991 ; Brito 1992, 1995a, b ; Pinna 1996). Wenz & Brito (1990) mettent en doute la validité de certaines des synapomorphies qui seraient partagées par les Aspidorhynchidae et les Teleostei et considèrent le groupe comme des Halecostomi *incertae sedis*.

Santos (1990) crée une nouvelle famille, celle des Vincitferidae, pour le seul genre *Vincitfer*. Cependant, la diagnose proposée est un mélange :

1. De synapomorphies des Aspidorhynchidae : « présence d'un rostre allongé [...] qui dépasse la limite antérieure du prédentaire » et « absence d'interopercule ».

2. De caractères mineurs trouvés au moins chez deux des genres d'Aspidorhynchidae : « petites dimensions des os circumorbitaires et grandes des postorbitaires [...], os dermiques du crâne et écailles avec ganoïne [...], préopercule avec le bord inférieur étendu vers l'avant et vers l'arrière [...], rayons branchiostèges courts et larges » et « dents uniformes de taille variée sur les os maxillaires et mandibulaires ».

3. De caractères propres au genre *Vincitfer* : « grand maxillaire avec l'extrémité postérieure très élevée, et qui recouvre la région coronoïde de la mandibule » et « trois séries d'écailles, hautes, sur les flancs du corps ».

4. D'autres également probablement mal interprétés, par exemple : « présence d'un supramaxillaire ».

Après examen, les deux caractères qui ne sont pas plésiomorphes ou partagés par au moins un autre Aspidorhynchidae (« maxillaire caractérisé par la présence d'une grande plaque postérieure qui recouvre la région coronoïde de la mandibule » et « trois séries d'écailles, hautes, sur les flancs du corps ») ne justifient pas une coupure systématique à un niveau plus élevé que générique.

1. Le terme « Halécostome » prête à confusion car il n'est pas utilisé dans le même sens par les différents auteurs. Regan (1923), Saint-Seine (1949), Arambourg & Bertin (1958) et Santos (1985c) l'opposent au terme « Holostéen » et l'emploient pour réunir des formes intermédiaires entre ces derniers et les Teleostei vrais. Patterson (1973) introduit une nouvelle acception du terme et l'utilise pour rassembler *Amia* et formes affines (= Halecomorphi) et Teleostei. C'est dans ce sens précis que ce terme est aujourd'hui utilisé, exception faite de Santos (1985c).

## SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Classe OSTEICHTHYES  
 Sous-classe ACTINOPTERYGII  
 Division HALECOSTOMI  
 (*sensu* Patterson, 1973)  
 Subdivision TELEOSTEI  
 (*sensu* Patterson, 1973)  
 Famille ASPIDORHYNCHIDAE  
 Nicholson *et* Lydekker, 1889

Rhynchodontidae Heineke, 1906 : 185.  
 Vincitferidae Santos, 1990 : 252.

GENRES INCLUS. — *Aspidorhynchus* Agassiz, 1833 ;  
*Belonostomus* Agassiz, 1834 ; *Vincitfer* Jordan, 1919.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Halecostomi caractérisés par quatre synapomorphies non-ambiguës : présence d'un prémaxillaire en forme de tube rostral allongé, denté, s'encastant vers l'arrière dans la région ethmoïdienne du neurocrâne ; prédentaire denté ; un processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique et une position très postérieure du canal préoperculaire, et la combinaison des caractères suivants : absence d'interopercule ; présence ou non d'un supramaxillaire ; forme triangulaire du préopercule ; position très reculée des nageoires dorsale et anale ; taille réduite de la nageoire caudale ; présence d'au moins quatre hypuraux, les deux premiers infradiastémiques ; trois paires d'uroneuraux ; présence de trois rangées longitudinales d'écaillés hypertrophiées beaucoup plus hautes que larges ; os du crâne recouverts de ganoïne ; présence ou absence de ganoïne sur la surface des écaillés.

Genre *Vincitfer* Jordan, 1919

*Aspidorhynchus* Agassiz, 1841 : 83.  
*Belonostomus* Woodward, 1890a : 630.

ESPÈCE-TYPE. — *Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, 1841.

ESPÈCES INCLUSES. — *Vincitfer comptoni* (espèce-type), *V. lonirostris*, *V. sweeti* et *V. araripensis*.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aspidorhynchidae au prémaxillaire édenté chez les individus adultes ; maxillaire muni d'une grande plaque postérieure, longue et haute ; supramaxillaire absent ; liaison mandibule-palatocarré assurée par le carré et par le symplectique ; parasphénoïde dépourvu de dents ; prédentaire court ; axonostes des nageoires dorsale et anale longs, atteignant les centres vertébraux ; écaillés de la ligne laté-

rale principale plus hautes que celles des rangées immédiatement inférieures et supérieures ; présence de ganoïne sur les écaillés ; hypuraux 1 et 2 fusionnés par leurs extrémités proximales et appendus à un centre ural unique.

### INTRODUCTION

Le genre *Vincitfer* est l'un des poissons fossiles le plus connus du Crétacé d'Amérique du Sud. Jusqu'à présent, *Vincitfer* a été trouvé dans les bassins du Crétacé inférieur du nord-est du Brésil (? Barrémien-Albien), du Venezuela et de Colombie (Aptien-Albien), du Mexique (Albien), d'Argentine (Campanien terminal) et d'Australie (Albien). D'autres Aspidorhynchidae, signalés sous le nom de *Belonostomus* sp. Taverne, 1969 ; *Aspidorhynchus* sp. Richter *et* Thomson, 1989 ; *Belonostomus* sp. Leanza *et* Zeiss, 1990, sont également connus des continents de l'hémisphère Sud. Ces déterminations sont sujettes à caution et, dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne s'oppose au rattachement de ces formes au genre *Vincitfer*.

I. M. Brito (1984) a défini une biozone à *Vincitfer*, marquant le passage entre l'Alagoano<sup>2</sup> et un probable Aptien supérieur. Martill (1988) doute de la validité de cette biozone tandis que Maisey (1991), après l'avoir lui aussi mise en doute, en accepte l'existence mais la date du passage Aptien-Albien (Maisey 1992 ; Moody & Maisey 1994). D'après les nouvelles données stratigraphiques et palynologiques sur le Crétacé inférieur brésilien, en particulier celles sur la Formation Santana (Pons *et al.* 1990), les âges de dépôt de divers bassins et Formations, autrefois considérés comme identiques, sont actuellement reconnus comme différents (*cf.* Formations Codó, Santana, Marizal, Muribeca) ; la biozone à *Vincitfer* semble alors difficile à utiliser. Ceci est confirmé par le manque de fiabilité des informations biostratigraphiques fournies par les poissons mésozoïques.

L'espèce-type, *Vincitfer comptoni*, provient de la Chapada do Araripe, plateau de 120 km de long situé à la limite des États de Ceará, Pernambuco

2. L'étage Alagoano est un étage local qui marque la phase de sédimentation salifère lors de la formation des bassins sédimentaires et de l'ouverture de l'Atlantique Sud.

et Piauí (NE Brésil). Les nodules ayant livré ces restes de poissons proviennent de la partie inférieure du Membre Romualdo de la Formation Santana (= Albien : Lima 1979 ; Pons *et al.* 1990). Aujourd'hui *Vinctifer* est également connu des schistes de la partie inférieure du Membre Romualdo (Viana *et al.* 1989) ainsi que de la Formation Missão Velha (Brito *et al.* 1994). La première citation d'un probable *Vinctifer* a été donnée par Spix & Martius (1823), qui le considèrent comme un serpent fossile. Postérieurement, *V. comptoni* a été sommairement décrit par Agassiz (1841) sous le nom d'*Aspidorhynchus comptoni*. Woodward (1890a) complète la description et estime qu'il s'agit d'un *Belonostomus*. Jordan (1919) propose pour cette même espèce la création d'un nouveau genre, *Vinctifer*, en se fondant sur la forme des écailles de la ligne latérale et sur la robustesse des mâchoires. D'Erasmus (1938) confirme les observations de Jordan mais estime qu'il ne s'agit pas de différences d'ordre générique ; il n'admet donc pas la validité de *Vinctifer* et replace l'espèce dans le genre *Belonostomus*. Santos (1945) note que le museau est plus allongé que la mandibule chez l'espèce de la Chapada do Araripe, alors qu'ils sont sub-égaux chez les *Belonostomus*, et qu'il existe trois séries d'écailles principales sur les flancs et non deux comme l'avait décrit D'Erasmus. Pour ces raisons, Santos considère l'aspidorhynchidé de la Chapada comme un *Aspidorhynchus*. Par la suite, Santos (1985c) admet la validité du genre *Vinctifer* et en donne une diagnose dont l'élément essentiel est la forme du maxillaire. Dans un autre travail, le même auteur (1985b) crée une seconde espèce, *V. punctatus*, pour des poissons de la Formation Muribeca (Sergipe) et signale, sans la nommer, une troisième espèce dans la Formation Marizal (Bahia) ; ces deux dernières espèces seraient d'âge aptien. À partir des données du suspensorium et des mâchoires de l'espèce-type, Brito (1988) confirme la validité du genre *Vinctifer*. Santos (1990) nomme l'espèce de la Formation Marizal, *V. longirostris*. Maisey (1991) tente une révision du genre *Vinctifer* et laisse les Aspidorhynchiformes dans une position *incertae sedis* au sein des Teleostei. J'ai décrit le neurocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer*, analysé les synapomorphies

des Aspidorhynchidae et des Teleostei recensées par Patterson (1977) et réfuté une partie d'entre elles mais, en attendant une révision de l'ensemble de ces problèmes, j'ai laissé provisoirement les Aspidorhynchidae dans la position basale que leur avait attribué Patterson (Brito 1992). Les relations phylogénétiques de *Vinctifer* et celles des Aspidorhynchidae au sein des Neopterygii ne sont pas encore élucidées.

Les distributions géographique et stratigraphique de *Vinctifer* sont élargies par les récentes découvertes dans la Formation Missão Velha, Barrémien de la Chapada do Araripe (Brito *et al.* 1994), dans la Formation Apon, Aptien/Albien du Venezuela (Maisey 1992 ; Moody & Maisey 1994) ; dans la Province de Villa de Leiva, Aptien de Colombie (Schultze & Stöhr 1996) ; dans les carrières de Tlayúa, Formation Morelos, Albien de Puebla, Mexique (Applegate 1996 ; Brito & Grande en prép.) et dans le Campanien terminal de Patagonie (Brito en prép.), alliées à la nouvelle interprétation de *Belonostomus sweeti*, connu dans la Formation Rolling Dawn, Albien d'Australie et rapporté à *Vinctifer* (Bartholomai comm. pers.).

### *Vinctifer comptoni* (Agassiz, 1841)

Synonymie<sup>3</sup> :

*Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, 1841 : 83. – Santos 1945 : 1. – Santos & Valença 1968 : 349.

*Belonostomus comptoni* Woodward, 1890a : 629. – D'Erasmus 1938 : 5. – Estes 1964 : 27. – Taverne & Ross 1973 : 102.

*Vinctifer comptoni* – Jordan 1919 : 210. – Santos 1985a : 141. – Santos 1985c : 151.

*Belonostomus* sp. Taverne, 1969 : 263.

*Vinctifer punctatus* Santos, 1985b : 147.

NÉOTYPE. — BMNH P-47892 (Fig. 3).

LOCALITÉ-TYPE. — Jardim, Ceará, Brésil.

FORMATION-TYPE. — Membre Romualdo, partie supérieure de la Formation Santana, Crétacé inférieur, Albien.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — *V. comptoni* a

3. J'ai limité la synonymie à une version résumée dans laquelle je présente seulement la première mention de l'espèce et les auteurs qui ont modifié la nomenclature du taxon.

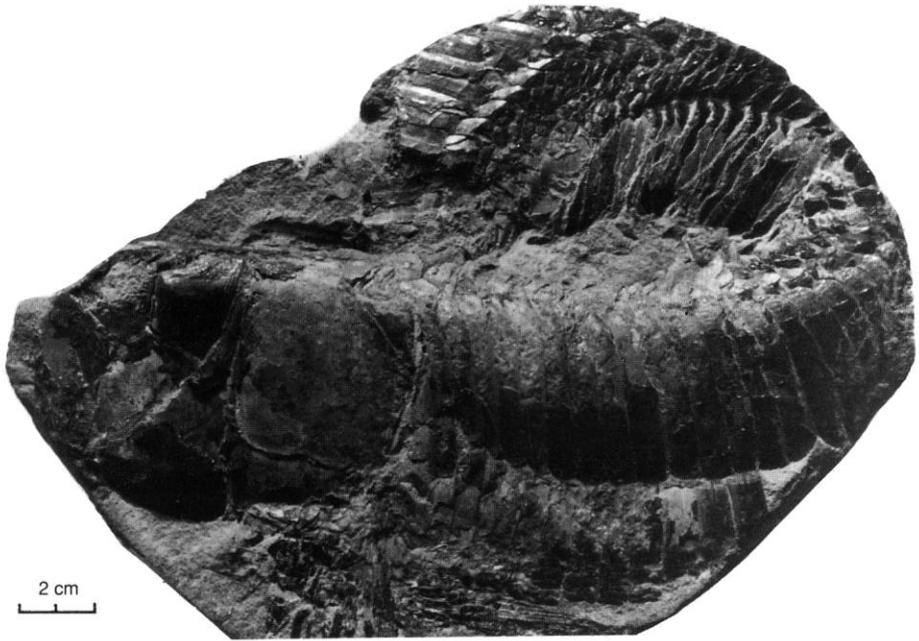


FIG. 3. — *Vincitifer comptoni*. BMNH 47892 (néotype).

été découvert dans la Formation Santana, Albién du bassin d'Araripe ; Formation Codó, Aptien/Albién du bassin du Parnaíba ; Formation Muribeca (Aptien) et Formation Riachuelo (Albién) des bassins de Sergipe et Alagoas ainsi que dans la Formation Apon, Aptien du Venezuela et dans la Formation Morelos, Albién de Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexique.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Vincitifer* atteignant une longueur d'environ 80 cm ; prémaxillaires allongés correspondant environ au tiers de la longueur totale du crâne, édentés chez les individus adultes ; prédentaire court, à peine plus long que haut, représentant un cinquième de la longueur du dentalosplénial ; dents très petites ; ornementation des os dermiques et des écailles variable, formée de stries, rides et tubercules.

GÉNÉRALITÉS

La forme générale du corps est allongée, subcylindrique (Fig. 4A, B) ; la longueur standard ne semble pas dépasser 80 cm. Le tronc diminue graduellement de hauteur jusqu'au pédoncule caudal (ce dernier représentant environ 25 % de la hauteur maximale, elle-même atteinte juste en arrière de la tête).

La tête est très longue et étroite. Elle se prolonge par un rostre effilé, formé à la fois par l'allonge-

ment des prémaxillaires et des mandibules, les premiers sensiblement deux fois et demie plus longs que les secondes. La longueur de la tête représente environ le tiers de la longueur du poisson, mesurée jusqu'à la nageoire caudale. Sans le rostre, la tête est deux fois plus longue que sa hauteur maximale qui est atteinte au niveau de l'opercule. L'articulation quadrato-mandibulaire est située au niveau du milieu de l'orbite. Les écailles sont ganoïdes, celles des flancs étant plus hautes que les autres. On peut compter soixante-huit rangées transversales d'écailles depuis le bord postérieur du supracleithrum jusqu'au bord postérieur du pédoncule caudal. La nageoire pelvienne commence avec la vingt-huitième rangée transversale d'écailles, l'anale avec la quarante-cinquième, la dorsale avec la quarante-septième, la caudale avec la soixante-et-unième. La formule ptérygienne (Westoll 1944 ; Heyler 1968) est la suivante :

	47		68
28	45	61	

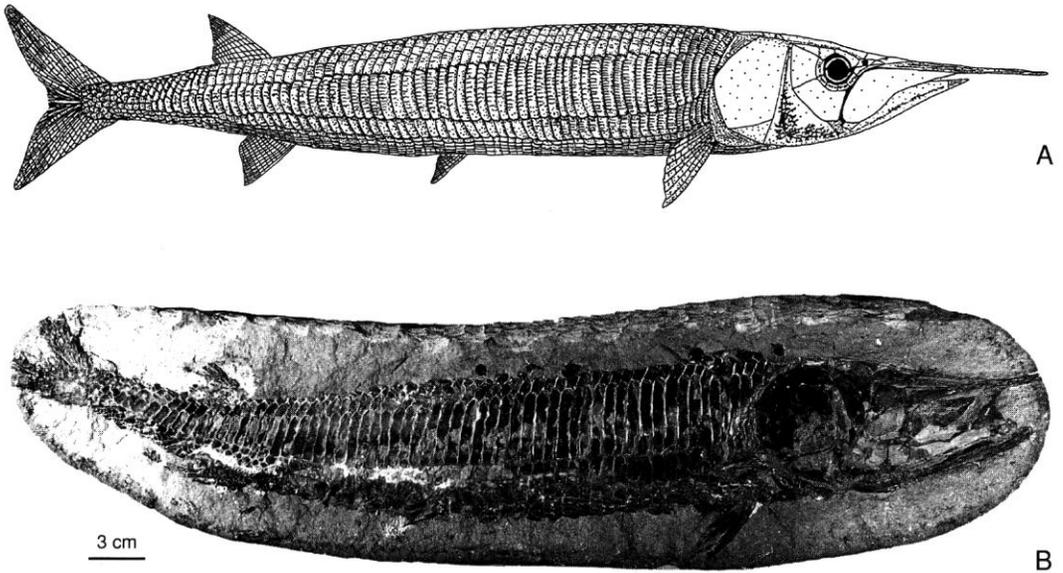


FIG. 4. — *Vinctifer comptoni* : **A**, reconstitution du corps d'après divers exemplaires ; **B**, vue générale du corps d'un individu adulte (FMNH-10380a).

Les nageoires sont, d'une façon générale, très reculées. La nageoire pelvienne est peu développée et s'insère au milieu du corps, légèrement plus près de l'anale que de la pectorale. Les nageoires dorsale et anale sont presque opposées et très reculées ; elles sont insérées sur le quart postérieur du corps. La nageoire caudale est petite et fourchue.

Les mensurations des trois spécimens les plus complets sont indiquées à la figure 5.

#### DESCRIPTION DU SQUELETTE CRÂNIEN

##### *Rostre*

Long et effilé il est formé du prémaxillaire pair, du rostral impair et d'une seule paire de nasaux. La narine est située à la base du rostre juste en avant de l'orbite. Le rostre n'est pas sujet à variations.

**Prémaxillaires (Pmx).** Constituant l'essentiel du rostre, ils sont formés de deux régions : l'une, superficielle, est ornée de petites stries longitudinales (Fig. 6A-C) ; l'autre, profonde, lisse, recouverte par les os dermiques adjacents, forme le « tube rostral » (Brito 1992), qui s'encastre dans la masse ethmoïdienne endocrânienne

(m.eth, Figs 6B, 7D, E).

Les extrémités effilées des prémaxillaires sont jointives le long de la ligne médiodorsale, donnant l'impression d'une ossification impaire (Brito 1988, fig. 1 ; 1992). En réalité elles sont distinctes sur toute leur longueur (Fig. 7A-E). Ventralement, les prémaxillaires reposent sur le vomer, impair, court, correspondant environ au tiers antérieur du rostre, puis sur le parasphénoïde. Vers l'arrière ils encadrent le rostral, surmontent les marges dorsales des maxillaires et atteignent le nasal. C'est à ce niveau que chaque prémaxillaire se prolonge par le tube rostral, profond, recouvert par le rostral, les extrémités antérieures du frontal et le nasal. Un tel prémaxillaire est fixe.

Les prémaxillaires sont édentés chez les individus adultes de toutes les espèces de *Vinctifer* que j'ai pu examiner. Chez le spécimen PMB-UERJ 07, un juvénile de 12 cm de longueur standard, j'ai observé des dents sur le bord oral de l'os (Fig. 8). Ce caractère ontogénique, retrouvé chez les individus adultes des deux autres genres, sert à polariser ce caractère lors de l'analyse phylogénétique au sein de la famille.

Les rapports du prémaxillaire avec les os voisins

	1	2	3	4	5	6	6'	7	7'	8	8'	9	10	11
<i>V. comptoni</i> (USU 49)	75,0	70,0	19,0	13,0	8,0	55,0	49,0	54,6	48,6	47,0	41,0	3,6	4,0	1,4
<i>V. comptoni</i> (USU 07)	12,0	11,6	5,0	1,6	0,9	8,7	5,3	8,4	5,4	?	?	?	?	?
<i>V. comptoni</i> (FMNH PF 13486)	27,0	26,0	8,8	?	1,5	21,5	?	21,3	?	16,6	?	1,7	1,9	?
<i>V. longirostris</i> (USU 47)	9,8	8,0	3,9	2,2	0,7	6,8	5,1	6,6	4,9	5,3	3,6	?	?	?
<i>V. longirostris</i> (DGM 462 P)	?	?	11,0	6,0	2,0	?	?	?	?	?	?	?	?	0,9
<i>A. acutirostris</i> (MNHN R.350-b)	68,0	60,0	13,6	9,6	6,0	50,5	46,5	48,2	44,2	38,6	34,6	9,3	?	1,7
<i>B. tenuirostris</i> (MNHN-CRN 7)	34,0	31,0	9,5	/.	2,1	26,0	/.	25,7	/.	19,7	/.	2,4	2,6	0,8

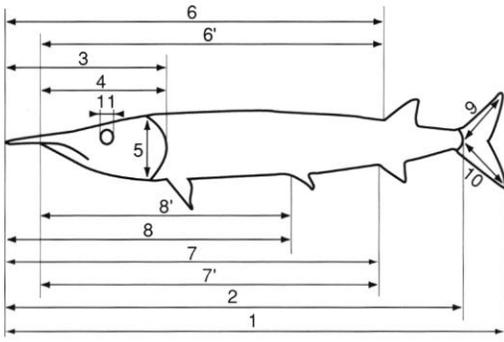


Fig. 5. — Représentation hypothétique d'un poisson aspiderhynchidé, avec ses valeurs morphométriques en centimètres.

sont illustrés par la série de coupes sagittales de la figure 7. Celle-ci montre que la partie superficielle et la partie profonde de l'os sont constituées d'une plaque basale osseuse recouverte par une couche de ganoïne pluristratifiée. Cette couche superficielle est traversée par des canalicules de Williamson (Fig. 7F), démontrant ainsi le caractère dermique de l'os.

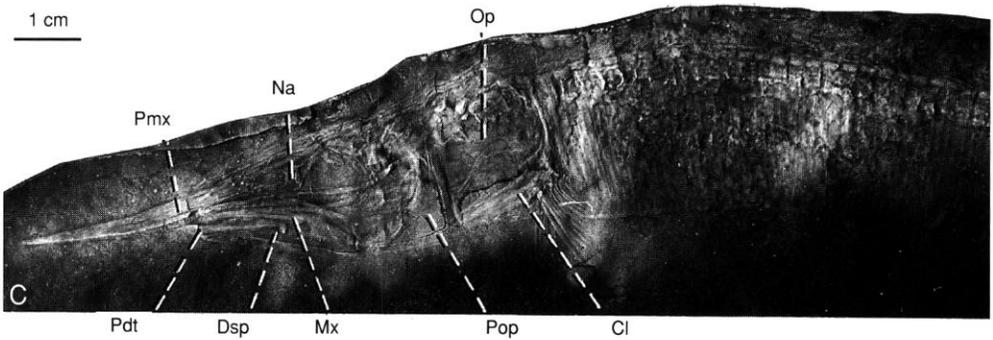
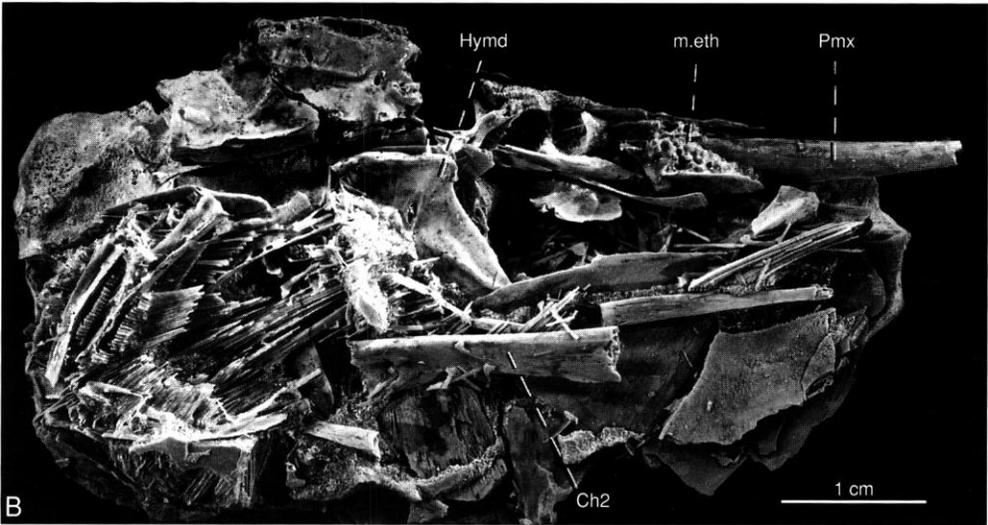
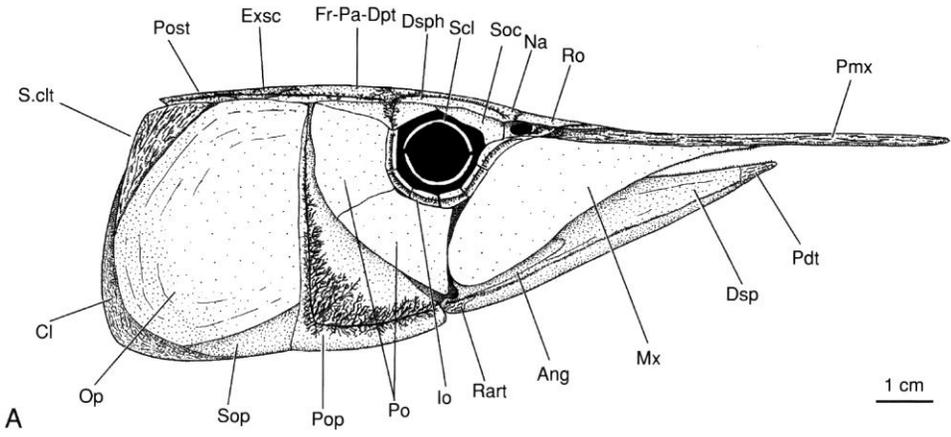
**Rostral (Ro).** (Figs 6A, 9A, C) Impair, fortement convexe et deux fois plus long que large, il s'insère entre les branches postérieures des prémaxillaires et recouvre très largement la marge antérieure des frontaux. Le canal infraorbitaire pénètre l'os au niveau de son tiers antérieur pour former la commissure ethmoïdienne. Cette dernière est convexe vers l'avant et envoie une dizaine de petits canalicules simples (BCE 342) ou plus ou moins divisés (PMB-UERJ-P.5), qui s'ouvrent en avant de la commissure.

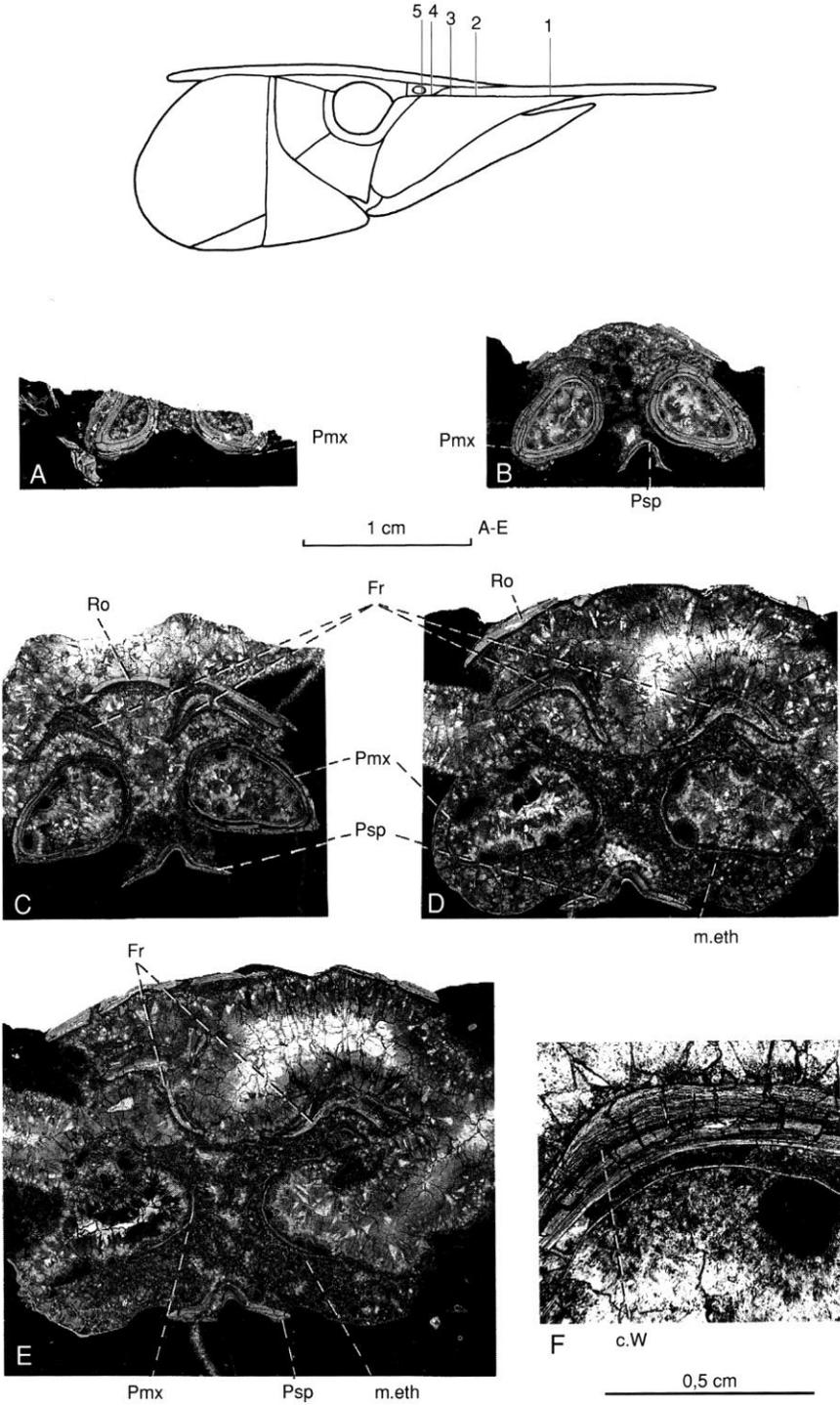
**Nasal (Na).** (Fig. 6 A, B) Ce petit os est limité dorsalement par le rostral et le frontal, antérieurement par l'extrémité postérieure de la partie superficielle du prémaxillaire et postérieurement par le premier infraorbitaire et le supraorbitaire.

Le nasal est traversé par le canal infraorbitaire en avant de la narine et, en arrière d'elle, par l'extrémité antérieure du canal supraorbitaire. Il n'y a pas de connexion préorbitaire des canaux supra- et infraorbitaire.

Cette interprétation du rostre diffère des précédentes. Pour Santos (1945), le rostre est formé dans sa totalité par un os rostral, d'avantage nommé d'après la topographie du rostre que d'après ses rapports avec la commissure ethmoïdienne. Santos (1985c) considère que le rostre est formé de quatre unités : (1) un os allongé formant l'essentiel du rostre, qu'il appelle rostral (= prémaxillaire du présent travail *pro parte*) ; (2) un os traversé par la commissure ethmoïdienne (= rostral du présent travail) appelé soit mésethmoïde (Santos 1985c, pl. 1, fig. 2) soit rostral (Santos 1985c, pl. 1, fig. 3) ; (3) un petit prémaxillaire denté situé à la base du rostre (= ectoptérygoïde *pro parte* du présent travail) ; (4) un grand anténasal (probablement la partie profonde du prémaxillaire du présent travail). Il est très fréquent que, par suite de la fragilité du rostre, les os soient dissociés et déplacés de sorte que la partie profonde du prémaxillaire et/ou l'ectoptérygoïde sont accidentellement exposés. Ceci

Fig. 6. — *Vinctifer comptoni* : **A**, reconstitution de la tête en vue latérale d'après les spécimens MNHN BCE-240, FMNH Tlayua 1 et FMNH 10380 ; **B**, vue latérale droite du neurocrâne où une partie de la région ethmoïdienne et du protoïque a été enlevée (MNHN - BCE 331) ; **C**, vue générale de la tête et de la partie antérieure du corps (n° provisoire FMNH Tlayua 1). **Ang**, angulaire ; **Ch2**, cératohyal distal ; **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptéroïque ; **Hynd**, hyomandibulaire ; **Io**, infraorbitaire ; **m.eth**, masse ethmoïdienne ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **Rart**, rétroarticulaire ; **Ro**, rostral ; **Scl**, anneau sclérotique ; **S.clt**, supracleithrum ; **Soc**, supraoccipital ; **Sop**, sousopercule.





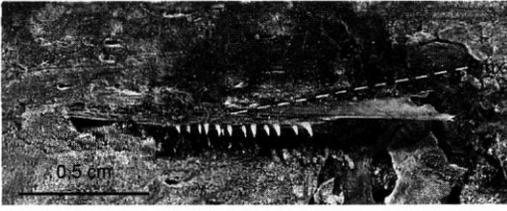


FIG. 8. — *Vincitifer comptoni*, PMB-UERJ 07 : face externe du prémaxillaire gauche d'un individu jeune. **Pmx**, prémaxillaire.

semble être le cas du spécimen figuré par Santos (1985c) ; le prémaxillaire correspondrait à l'ectoptérygoïde et l'anténasal très probablement au tube rostral.

Maisey (1991), d'après *Vincitifer comptoni*, a considéré la partie antérieure du toit crânien des Aspidorhynchidae comme un rostrodermethmoïde, qu'il a comparé à celui des Pachycormidae, et la partie profonde du prémaxillaire comme la paroi extérieure de l'ethmoïde latéral, ce qui est démenti par la structure histologique de l'os. Ces mêmes os ont été interprétés par Taverner (1981) comme des mésethmoïdes chez *Belonostomus helgolandicus*.

#### Toit crânien

L'examen d'un nouveau matériel permet de compléter et de modifier les descriptions de Santos (1945, 1985c) et de Maisey (1991). On observe de très nombreuses variations d'un individu à l'autre, voire d'un côté à l'autre d'un même individu. La distribution la plus générale se présente comme suit : un rostral impair, des fronto-pariétodermoptérotiques, une paire d'extrascapulaires et une paire de post-temporaux, tous individualisés (Fig. 9A, B, D).

#### Fronto-pariétodermoptérotiques (Fr-Pa-Dpt).

(Figs 6A, 9A, B, D, 10) Ce sont les plus grands os du toit crânien. Ils s'étendent du rostral à l'extrascapulaire, donc jusqu'au niveau du premier tiers de l'opercule. Leur largeur est pratiquement constante, s'élargissant légèrement en arrière de l'orbite en une apophyse postorbitaire.

Ils sont nettement asymétriques, la suture étant située à droite ou à gauche de la ligne médiodorsale du crâne.

La soudure des frontaux avec les pariétaux et les dermoptérotiques a déjà été notée chez *Besania* (Brough 1939), *Parasemionotus* (Lehman 1952) et *Dapedium* (Wenz 1968 ; Thies 1988).

**Canal supraorbitaire (css).** (Fig. 10) Il longe le bord latéral de l'os et s'incurve au niveau de l'apophyse postérieure pour rejoindre le canal infraorbitaire. Je n'ai pas observé de branche antérieure du canal supraorbitaire pénétrant le rostral et atteignant la commissure ethmoïdienne, ni d'anastomose postorbitaire, entre ce canal et le canal infraorbitaire, sur le frontal, comme l'a figuré Santos (1985c).

**Extrascapulaires (Exsc).** (Figs 6A, 9A-D) *V. comptoni*, comme tous les autres Aspidorhynchidae, comporte une seule paire d'extrascapulaires. Ils sont jointifs sur la ligne médiodorsale, un peu plus longs que larges et asymétriques comme les fronto-pariétodermoptérotiques. La portion postorbitaire du canal infraorbitaire et la portion céphalique de la ligne latérale principale suivent le bord latéral, la commissure extrascapulaire longe le bord antérieur.

**Post-temporaux (Post).** (Figs 6A, 9A-D, 11) Ils sont traités avec le toit crânien, car ils en sont indissociables, et non avec la ceinture pectorale. Ce sont de grandes plaques plus ou moins rectangulaires, très asymétriques, au moins aussi longues, voire même plus longues, que les extrascapulaires, jointives sur la ligne médiane. Les post-temporaux reposent sur l'intercalaire mais leur face inférieure est dépourvue du processus interne caractéristique des Teleostei et de certains Halecomorphi. La ligne latérale céphalique suit le bord latéral.

#### Variations du toit crânien

Elles sont très fréquentes et affectent le nombre des composants osseux, le tracé des sutures, la forme et/ou l'extension de chaque os.

Les frontaux peuvent être individualisés (Figs 9C, 11) et limités, vers l'arrière, par des pariétodermoptérotiques (Pa-Dpt). Je n'ai jamais observé d'individualisation du pariétal et du dermoptérotique.

La suture séparant les éléments droit et gauche

FIG. 7. — *Vincitifer comptoni* : **A-E**, coupe du prémaxillaire d'après le spécimen PMB-UERJ 66 ; **F**, détail de la coupe C. **c.W**, canal de Williamson ; **Fr**, frontal ; **m.eth**, masse ethmoïdienne ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Psp**, parasphénoïde ; **Ro**, rostral.

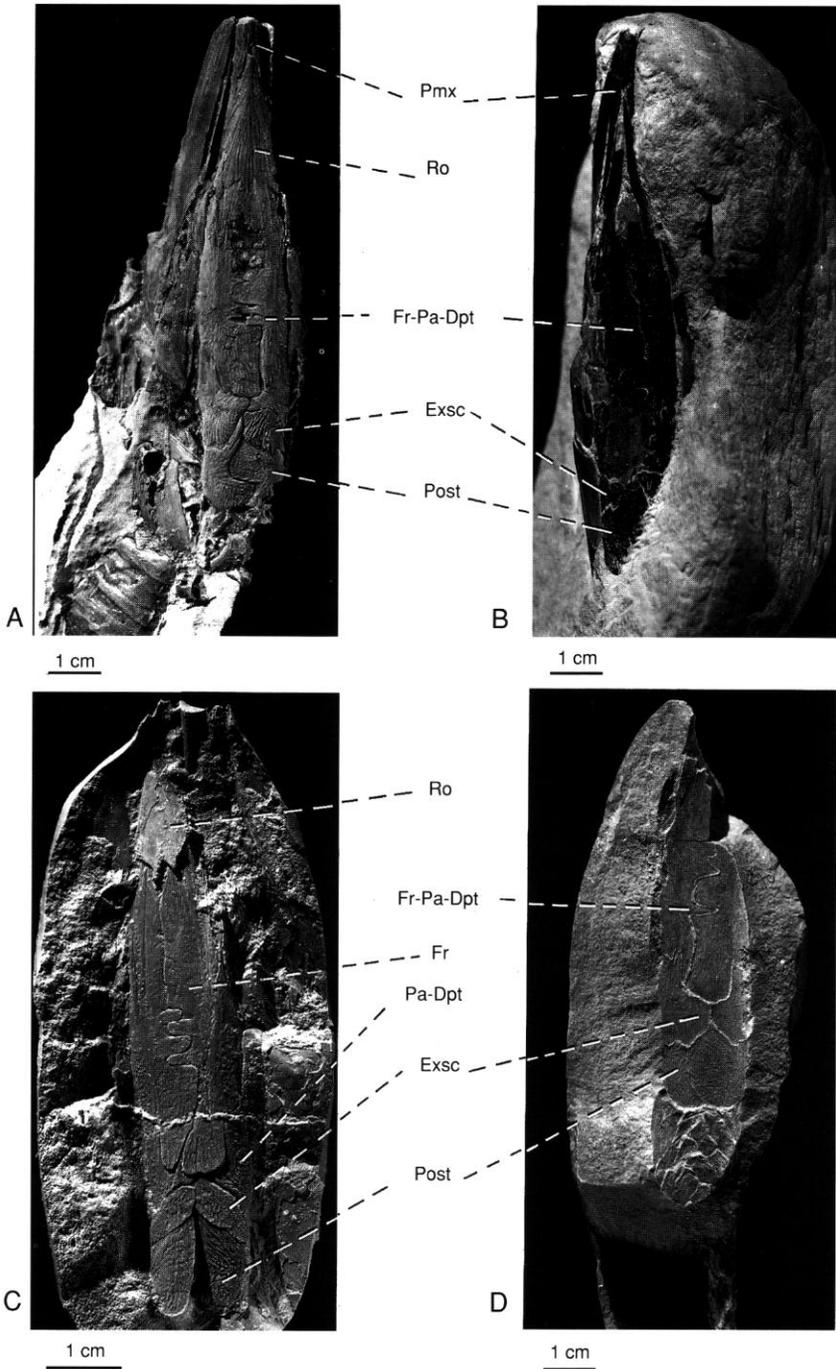


FIG. 9. — Toit crânien de *Vinctifer comptoni* : **A**, MNHN-BCE 342 ; **B**, MNHN-BCE 240 ; **C**, MNHN-BCE 5b, toit crânien ; **D**, MNHN-BCE 6a, toit crânien. **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Pa-Dpt**, pariéto-dermoptérotique ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Post**, post-temporal ; **Ro**, rostral.

du toit crânien est décalée par rapport à la ligne médiadorsale du crâne indifféremment vers l'un ou l'autre côté, ce qui entraîne la dissymétrie fréquemment observée chez *Vinctifer* et les Aspidorhynchidae en général.

La suture médiane est le plus souvent rectiligne dans la moitié antérieure et sinueuse vers l'arrière. Dans cette région, elle présente de grandes variations d'un individu à l'autre, avec trois à cinq profondes indentations.

Le plan des ossifications décrit ici pour le toit crânien de *V. comptoni* est le même chez les autres Aspidorhynchidae. Les proportions relatives de divers os sont comparables chez

*Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*.

Dans sa reconstitution, Santos (1985c, fig. 1) présente les pariétaux et les dermoptérotiques séparés, disposition que je n'ai jamais observée. Maisey (1991) présente une fusion entre le pariétal et le dermoptérotique chez *Vinctifer* en se fondant sur l'arrangement du canal sensoriel. Des os pariétaux et dermoptérotiques ont été illustrés par Taverner (1981) chez *Belonostomus helgolandicus*.

*Joue*

L'orbite est encerclée par la série infraorbitaire, le dermosphénotique et le supraorbitaire. L'anneau sclérotique (Scl) comprend deux plaques.



FIG. 10. — *Vinctifer comptoni* : vue générale de la tête (MNHN-BCE 1b). **cio**, canal infraorbitaire ; **com.et**, commissure ethmoïdienne ; **cpop**, canal préoperculaire ; **css**, canal sensoriel supraorbitaire ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Po**, postorbitaire ; **Ro**, rostral.

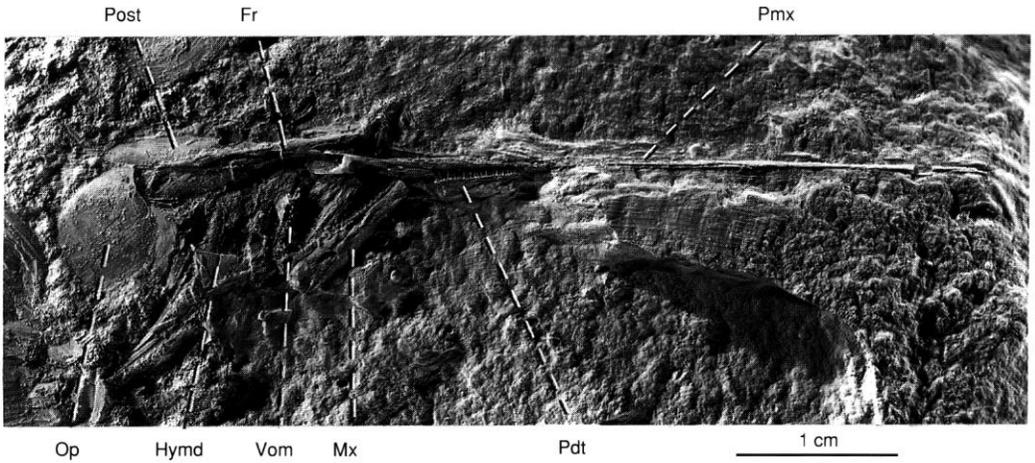


Fig. 11. — *Vincitifer comptoni* : vue générale de la tête (PMB-UERJ 07). **Fr**, frontal ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Post**, post-temporal ; **Vom**, vomer.

**Série infraorbitaire (Io).** (Figs 6A, 12) Elle comprend cinq à sept éléments, petits et rectangulaires. Le premier et le dernier sont les plus allongés (trois ou quatre fois plus hauts que larges). L'antérieur atteint vers l'avant le nasal et le supraorbitaire, surmonte le maxillaire et constitue la région antéro-inférieure de l'orbite. Les suivants (Io 2-6) contournent l'orbite, surmontant le maxillaire et recouvrant les postorbitaires. Le postérieur est l'os le plus allongé et le plus étroit de toute la série.

**Canal infraorbitaire (cio).** (Fig. 10) Il présente un grand nombre de canalicules plus ou moins divisés. Il traverse la série infraorbitaire à la suite de l'os nasal et pénètre le dermosphénotique dans son tiers antérieur où il se joint au canal supraorbitaire.

**Supraorbitaire (So).** (Fig. 6A) Trois fois plus long que haut, il forme la marge antéro-supérieure de l'orbite et longe le bord latéral du frontal entre le nasal et le dermosphénotique.

**Dermosphénotique (Dsph).** (Figs 6A, 12) Il est remarquablement long vers l'avant, où il atteint le supraorbitaire au niveau du milieu de l'orbite, et vers l'arrière, avec un long processus effilé entre le frontal et le postorbitaire supérieur jusqu'à la branche verticale du préopercule.

Il existe une liaison postorbitaire entre les canaux infra- et supraorbitaire située, soit sur le dermosphénotique, soit sur le frontal. La profusion de

canalicules secondaires au niveau de la courbure du canal infraorbitaire interdit d'être plus précis. Maisey (1991) considère que le dermosphénotique de *Vincitifer* et d'*Aspidorhynchus*, séparé du préopercule par le postorbitaire supérieur, représente la disposition primitive qu'il relève également chez *Lepisosteus*, *Amia*, *Pachycormus* et *Hulettia*. La disposition de *Belonostomus*, dont le dermosphénotique atteint le préopercule (Saint-Seine 1949 ; Taverner 1981), a été retrouvée chez *Vincitifer*, au moins chez certains individus ; il s'agirait donc là d'une variation individuelle.

**Plaques postorbitaires (Po).** (= suborbitaires) En général deux grandes plaques postorbitaires recouvrent la marge antérieure du préopercule (Fig. 6A). La forme des plaques varie d'un individu à l'autre et plus rarement leur nombre. Il peut exister trois plaques au lieu de deux (Fig. 12), disposition variant parfois même d'un côté à l'autre du même individu. Une variation similaire a été observée sur *Amia calva* (Shufeldt 1883 ; Moy-Thomas 1938 ; Jain 1985), *Amia munieri* (Dechaseaux 1937) et *Pachycormus curtus* (Wenz 1968).

**Préopercule (Pop).** (Figs 3, 6A, C, 10, 12) Très développé, il est triangulaire. Cette forme se distingue nettement de la forme en croissant de la plupart des Halecomorphi et ressemble plus au préopercule à deux branches des Teleostei.

**Canal préoperculaire (cpop).** (Fig. 10) Il longe

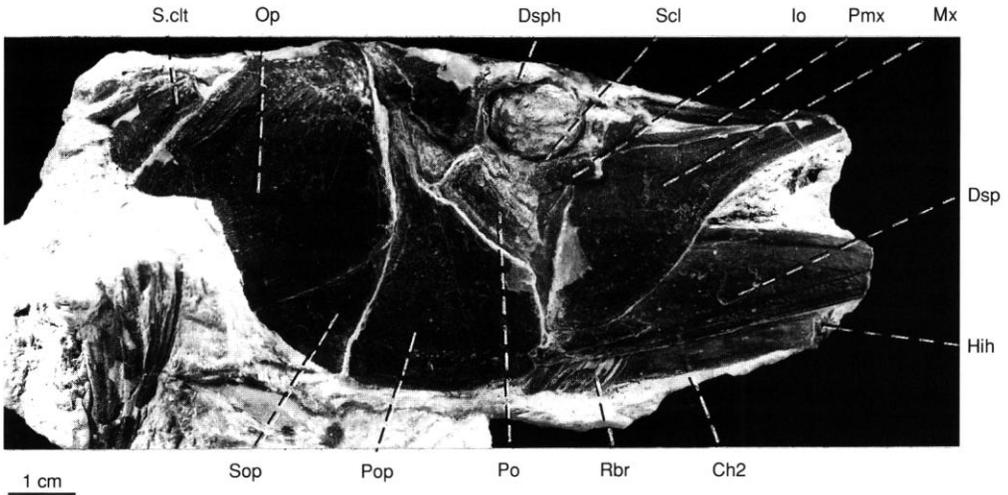


FIG. 12. — *Vincitifer comptoni* : vue générale de la tête (MNHN-BCE 240). **Ch2**, cératohyal distal ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénétique ; **Hih**, hypohyal ; **lo**, infraorbitaire ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Scl**, anneau sclérotique ; **S.clt**, supracleithrum ; **Sop**, sousopercule.

les bords inférieur et postérieur de l'os en formant un angle de  $90^\circ$  ; cette position semble être une autapomorphie pour les Aspidorhynchidae (Maisey 1991). Le canal donne de part et d'autre de nombreux canalicules très ramifiés (plus de trois fois) et ouverts à l'extérieur par un bouquet de pores. Cette disposition n'est pas un caractère lié à l'âge car on trouve la même ramification chez des individus de tailles différentes. Chez les autres genres de la famille, les canalicules du canal préoperculaire sont simples.

#### Série operculaire

Elle est caractérisée par l'absence d'interopercule.

**Opercule (Op).** (Figs 3, 4A, B, 6A, C, 11, 12) Il est presque une fois et demie plus haut que large, avec le bord ventral plus long que le dorsal et le bord postérieur fortement convexe.

**Sousopercule (Sop).** Petit et triangulaire, il est coincé entre le préopercule et l'opercule qui le recouvrent largement (Figs 6A, 12).

**Interopercule.** Je n'ai jamais observé celui décrit par Jordan (1921) malgré le grand nombre de spécimens examinés. Je considère que l'interopercule est absent chez *Vincitifer* comme chez tous les Aspidorhynchidae, et qu'il s'agit d'une disparition secondaire propre à la famille.

**Rayons branchiostèges (Rbr).** (Fig. 12) On en

compte treize, entre le sousopercule et l'angle postéro-inférieur de la mandibule. Il n'existe aucune plaque gulaire.

#### Canaux sensoriels

Ces canaux sont remarquables par la profusion de petits canalicules dont la division est poussée à l'extrême, notamment sur le préopercule (Figs 6A, 10). Je n'ai jamais observé d'invasion par les canalicules des os normalement dépourvus de canaux.

#### Mâchoire supérieure (Figs 6A, C, 11, 13)

**Maxillaire (Mx).** Il est formé d'une partie antérieure, longue et effilée, et d'une grande plaque postérieure dont la massivité est accentuée par une courbure du bord oral dirigée vers le bas et vers l'arrière (Fig. 13). La pointe effilée double la moitié postérieure du prémaxillaire, elle est dépourvue de processus antérieur s'articulant sur la face interne du prémaxillaire, ce qui limite la mobilité de l'ensemble. Le maxillaire est libre vers l'arrière, il atteint les postorbitaires à peu près au niveau du milieu de l'orbite, mais est nettement séparé du préopercule. Il recouvre largement la partie postérieure de la mandibule. Le bord oral du maxillaire est denté sur presque toute sa longueur.

**Supramaxillaire.** Il n'y en a pas. Santos (1945, pl. 1, fig. 1 ; 1985c, pl. 1, fig. 2) figure un supra-maxillaire chez *Vinctifer comptoni*, occupant l'angle postéro-supérieur du maxillaire. Par la suite, Santos (1990) cite comme caractère diagnostique de la famille « Vinctiferidae » la présence d'un supra-maxillaire et figure chez *V. longirostris* un supra-maxillaire ayant la forme, l'extension et la position de celui figuré chez *V. comptoni*. L'examen des espèces de *Vinctifer* ne m'a jamais permis de mettre en évidence un supra-maxillaire indépendant. En revanche, il apparaît fréquemment qu'à la suite de la fossilisation, les os de la région palato-carrée se sont déplacés les uns par rapport aux autres. Le supra-maxillaire décrit par Santos est en fait, au moins dans certains cas, la partie postérieure de l'ectoptérygoïde (obs. pers.). Le supra-maxillaire est présent chez les autres genres d'Aspidorhynchidae. Son absence ainsi que la grande plaque postérieure du maxillaire sont des caractères autapomorphiques du genre *Vinctifer* (Brito 1988 ; Maisey 1991).

*Mâchoire inférieure*

**Prédentaire (Pdt).** (Figs 6A, C, 11, 13) Cet os médian coiffe les extrémités antérieures des deux

mandibules. Il est denté, court, triangulaire, avec un bord oral à peine plus long que le bord postérieur. En dehors des Aspidorhynchidae, le prédentaire n'est présent que chez les Xiphiidae, Tetrapturidae (Firestone & Applegate 1968), et chez l'Ichthiodectidae *Saurodon*.

**Mandibule.** (Fig. 13) Elle est caractérisée par une symphyse relativement élevée, unie au prédentaire par une suture verticale, un processus coronoïde peu développé et situé en position reculée. Le dentalosplénial (Dsp) forme la majeure partie de la face latérale, l'angulaire (Ang, Fig. 14A, B) est réduit, le susangulaire n'a pas été observé et ne devait pas se présenter comme un élément indépendant. La fossette d'articulation pour le carré et pour le symplectique est située sur le bord supérieur de la mandibule à la base du processus coronoïde. Elle est limitée latéralement par l'angulaire et formée médialement par l'articulaire (Art). Un court processus prolonge la mandibule en arrière de la fossette : il est formé par l'articulaire et le rétroarticulaire (Rart, Fig. 14A, B). Ce dernier est également visible en vue latérale sous forme d'une mince lamelle doublant le bord postéro-inférieur de l'angulaire. Dentalosplénial et angulaire sont traversés par le canal mandibulaire qui sort à l'angle postéro-médian de l'angulaire.

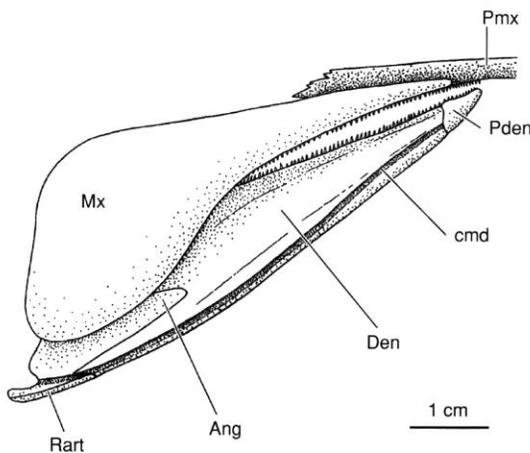


FIG. 13. — *Vinctifer comptoni* : mâchoires en vue latérale d'après le spécimen MNHN BCE-240. **Ang**, angulaire ; **cmd**, canal mandibulaire ; **Den**, dentalosplénial ; **Mx**, maxillaire ; **Pden**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Rart**, rétroarticulaire.

*Ornementation des os dermiques*

Elle varie d'un os à l'autre et même d'un individu à l'autre ; elle est formée de rides et/ou de tubercules.

À part le rostral qui semble lisse, les os du toit crânien peuvent être ornementés par des stries bien marquées (cf. prémaxillaires) ou par de fortes rides ondulantes et convergentes, surtout sur les os postérieurs (cf. extrascapulaires et post-temporaux).

L'opercule présente des tubercules épars sur toute sa surface et des stries sur les bords postérieur et inférieur qui se retrouvent sur le sousopercule. Le préopercule porte des stries très marquées, surtout sur les bords postérieur et ventral ; elles se mélangent aux canalicules du canal préoperculaire, donnant un aspect rugueux à l'os.

Dans l'état actuel de nos connaissances, compte tenu des variations dues à l'âge et/ou aux varia-

tions individuelles, l'ornementation des os dermiques et des écailles de *Vinctifer* ne peut être utilisée comme caractère diagnostique de l'espèce.

### Denture

La denture de marginale est très discrète. L'extrémité postérieure des prémaxillaires et les maxillaires sont garnis d'un seul rang de très petites

dents, fines et pointues, dépourvues de capuchon d'acrodine. Le dentalosplénial et le prédentaire portent des dents un peu plus fortes. Une telle denture ne se retrouve que chez l'espèce *V. sweeti* de l'Albien d'Australie.

### Suspensorium et arc hyoïde

La liaison mandibule-neurocrâne est assurée par l'hyomandibulaire, le carré et le symplectique (Figs 14, 15).

**Hyomandibulaire (Hymd).** Il est redressé, sa fossette d'articulation sur l'endocrâne étant horizontale et son extrémité distale légèrement orientée vers l'avant. La face latérale est parcourue par une crête saillante qui limite vers l'avant une grande lamelle antérieure (la) contre laquelle s'appuie le métaptérygoïde. Le bord postérieur porte un processus operculaire (pr.op) court et haut placé. Le corps de l'os est percé par le grand foramen livrant passage au tronc hyoïdéomandibulaire du nerf facial. L'extrémité distale présente une surface dirigée vers l'avant et le bas, sur laquelle s'appuient, d'avant en arrière, le carré et le symplectique, et une surface dirigée vers l'arrière, en contact avec le cératohyal proximal (Ch1, Fig. 15A). L'interhyal n'a pas été observé jusqu'ici, il pourrait avoir été cartilagineux. Le cératohyal distal (Ch2) est allongé et aplati latéralement, environ trois fois plus long que haut. Il est dépourvu de fenêtré, de canal ou de sillon pour le passage de l'artère efférente hyoïdienne. À l'avant, il s'articule avec l'hypohyal (Hih, Fig. 12).

**Hypohyal (Hih).** Un seul est présent. Sa taille diminue et il semble être accolé à son symétrique. Dorsalement, il présente une rainure sur sa partie supéro-médiane.

Aucun basihyal n'a été observé.

**Carré (Qu).** (Figs 14, 15) Triangulaire, il est dépourvu de processus postéro-ventral. Partiellement séparé du corps de l'os, il dépasse son bord supérieur tel qu'on le connaît chez les Teleostei. L'angle antéro-supérieur s'encastre dans une profonde encoche de l'ectoptérygoïde. Dorsalement, l'os est en contact avec le métaptérygoïde et l'hyomandibulaire. Le bord postéro-inférieur du carré se recourbe vers l'extérieur et forme un mur contre lequel bute le symplec-

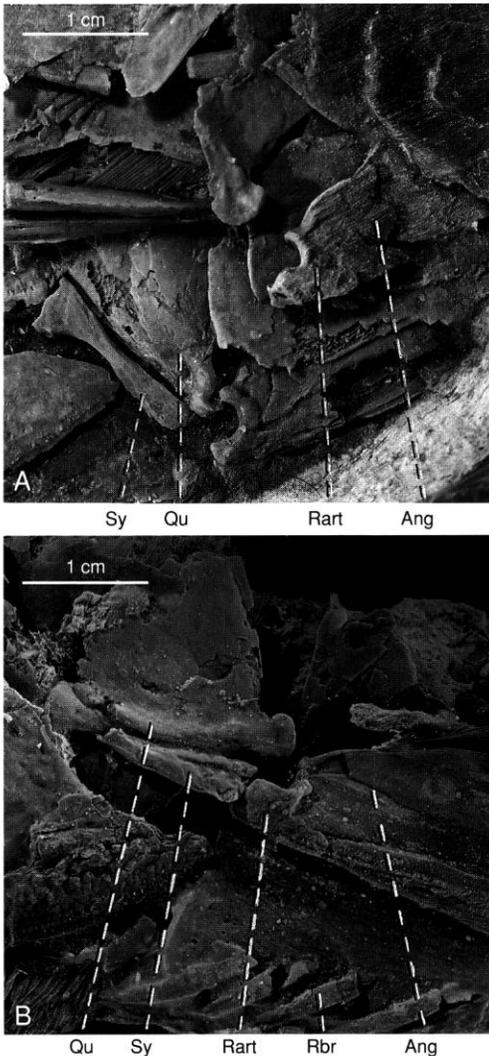


Fig. 14. — *Vinctifer comptoni*, rapports carré-symplectique : **A**, DGM-1279-P ; **B**, PMB-UERJ 05. **Ang**, angulaire ; **Qu**, carré ; **Rart**, rétroarticulaire ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Sy**, symplectique.

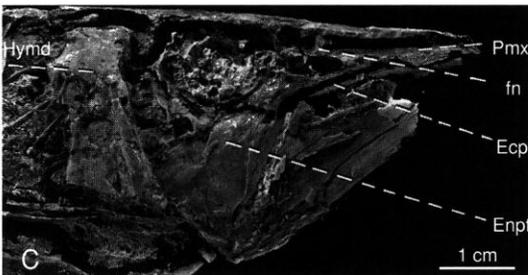
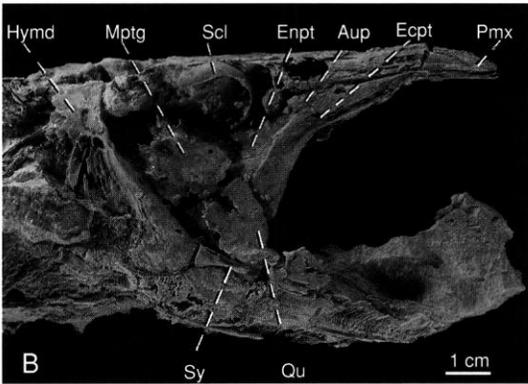
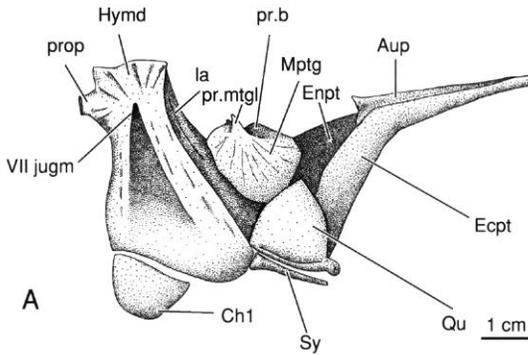


FIG. 15. — *Vinctifer comptoni*: **A**, suspensorium en vue latérale d'après les spécimens PMB-UERJ 03 et PMB-UERJ 63 ; **B**, région ptérygo-carrée (PMB-UERJ 03) ; **C**, région ptérygo-carrée (PMB-UERJ 63). **Aup**, autopalatin ; **Ch1**, cératohyal proximal ; **Ecpt**, ectoptérygoïde ; **Enpt**, entoptérygoïde ; **fn**, fosse nasale ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **la**, lamelle antérieure de l'hyomandibulaire ; **Mptg**, métaptérygoïde ; **Pmx**, prémaxillaire ; **pr.b**, processus basalis du métaptérygoïde ; **pr.mtgl**, processus métaptérygoïdien lateralis ; **prop**, processus operculaire ; **Qu**, carré ; **Scl**, anneau sclérotique ; **Sy**, symplectique ; **VII jugm**, tronc jugulohyomandibulaire du nerf facial.

tique. Le condyle articulaire est orienté vers le bas et vers l'avant.

**Symplectique (Sy)**. Complètement indépendant du carré, il occupe une situation postéro-inférieure par rapport à ce dernier. C'est une fine tige élargie à l'extrémité qui atteint l'hyomandibulaire et dont la longueur n'excède pas celle du bord postérieur du carré (Fig. 15A).

Carré et symplectique s'articulent tous deux directement sur la mandibule (*contra* Gardiner *et al.* 1996), le premier dans la fossette d'articulation de la mandibule délimitée latéralement par l'angulaire et médialement par l'articulaire, le second immédiatement en arrière de la fossette à la limite de l'articulaire et du rétroarticulaire (Fig. 14).

**Autopalatin (Aup)**. (Fig. 15A, B) Situé à la base du rostre, il est allongé et effilé vers l'avant avec un bord postérieur concave à peine plus élevé que le reste de l'os. Emboîté dans le bord dorsal de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde, il est à peine plus court que cette dernière. L'autopalatin est caractérisé par un méplat de son bord dorsal sur lequel reposent la « masse ethmoïdienne » et le tube prémaxillaire. J'ai indiqué la présence d'une surface articulaire pour le palatin située à la base de l'ethmoïde latéral (Brito 1992 : 135, pl. I, fig. 1). L'autopalatin tel qu'il vient d'être décrit confirme cette interprétation et la position reculée, à la base du rostre, de l'articulation palatine.

**Ectoptérygoïde (Ecpt)**. (Figs 15, 16) Il comprend deux branches formant entre elles un angle d'environ 90° à 110°, la branche antérieure, légèrement plus allongée, se prolonge au-delà de l'autopalatin. La branche postérieure recouvre l'entoptérygoïde et est recouverte par le bord antérieur du carré. L'ectoptérygoïde porte des dents sur sa face interne. Un tel ectoptérygoïde en deux branches, allongé et denté, est présent chez les autres Aspidorhynchidae.

**Métaptérygoïde (Mptg)**. (Figs 15A, B, 16) À peine plus long que haut, il est formé d'une plaque latérale, s'appuyant sur le carré, la lamelle antérieure de l'hyomandibulaire et l'entoptérygoïde, et d'une lamelle réfléchie, toutes deux séparées par une profonde encoche par laquelle passe le nerf trijumeau. Cette encoche délimite vers l'avant le processus basalis (pr.b) et vers

l'extérieur le processus métaptérygoïdien lateralis (pr.mtgl). Une disposition semblable est trouvée chez les autres Aspidorhynchidae, chez *Australosomus*, *Pachycormus*, *Lepidotes*, *Leptolepis coryphaenoides*, *Ascalabos*, *Leptolepides*, *Elops* et quelques Osteoglossomorpha actuels (Arratia & Schultze 1991). Je conviens avec Maisey (1991) que l'os figuré d'après un matériel restreint (Brito 1988, fig. 2), a été déplacé de sa position originale.

**Entoptérygoïde (Enpt).** Il double le bord dorsal de l'ectoptérygoïde sans atteindre son extrémité antérieure et dépasse son bord postérieur. Il est appliqué contre la face interne du métaptérygoïde et, à un moindre degré, contre celle du carré. Postérieurement, il atteint l'angle antéro-inférieur du corps de l'hyomandibulaire (Fig. 15A, B). Au contraire des autres Aspidorhynchidae, la face interne de l'entoptérygoïde de *Vinctifer* semble être dépourvue de dents. Chez les actinoptérygiens, des entoptérygoïdes dépourvus de dents n'existent que chez les Acipensériformes et chez les Teleostei évolués (Arratia & Schultze 1991).

**Arc branchial.** Sa forme de panier bien développé suggère qu'il s'agissait d'un organisme filtrant.

### Neurocrâne

L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* ont été publiés (Brito 1992).

Sur le neurocrâne, j'ajouterai que selon des spécimens où le « rostre » est préservé, le parasphénoïde est plus allongé vers l'avant que celui décrit précédemment (Fig. 17).

L'endocrâne de cette espèce, au même titre que le neurocrâne des autres Aspidorhynchidae, est fortement ossifié, les sutures n'étant visibles que chez les jeunes individus. Dans ce cas, l'endocrâne comprend les unités suivantes : ethmoïdes latéraux, ptérosphénoïdes, autosphénotiques, prootiques, opisthotiques, autoptérotiques, intercalaires, épitiques et exoccipitaux pairs, orbitosphénoïde, basisphénoïde, basioccipital et supraoccipital impairs.

La morphologie de la cavité endocrânienne est préservée grâce au remplissage naturel de cette cavité par la gangue calcaire.

L'étude de ce complexe permet d'analyser les relations phylétiques de *Vinctifer* et des Aspidorhynchidae au sein des Actinopterygii. Les résultats de ce travail posent certains problèmes quant aux interprétations des synapomorphies

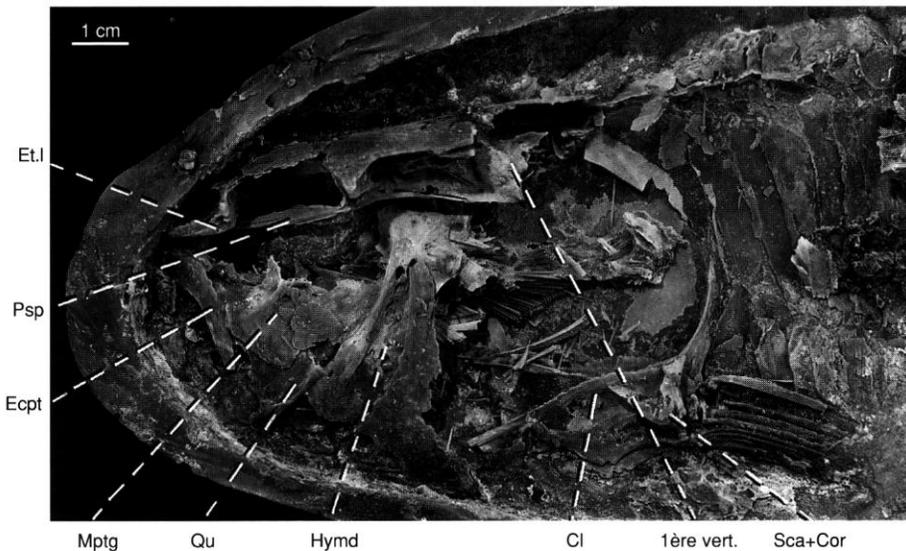


FIG. 16. — *Vinctifer comptoni* : vue générale du neurocrâne, région ptérygo-carrée et endosquelette de la nageoire pectorale (DGM-1234-P). Cl, cleithrum ; Ecpt, ectoptérygoïde ; Et.l, ethmoïde latéral ; Hymd, hyomandibulaire ; Mptg, métaptérygoïde ; Psp, parasphénoïde ; Qu, carré ; Sca+Cor, scapulo + coracoïde ; 1ère vert., première vertèbre.

téléostéennes relevées par Patterson (1977) chez les Aspidorhynchiformes, tels que les rapports entre la carotide interne et le parasphénoïde ainsi que l'importance d'un vomer impair. Toutefois, quelques caractères confirmés par Brito (1992) permettent, au moins en utilisant le complexe neurocrânien, de laisser les Aspidorhynchiformes parmi les Teleostei primitifs.

*Squelette post-crânien*

**Colonne vertébrale.** Elle comprend en tout soixante-cinq à soixante-douze vertèbres (Fig. 18A-C), en comptant les vertèbres dissimulées par l'opercule ( $\pm 4$ ) et les centres participant au soutien de l'exosquelette caudal (cinq centres préuraux et trois centres uraux). Ces derniers seront traités avec l'endosquelette de la nageoire caudale.

L'écart entre les nombres minimum et maximum de vertèbres peut sembler anormalement élevé, représentant une variation de 9 à 10 % du nombre total de vertèbres. Une telle variation est comparable à celle de certains Teleostei primitifs tels qu'*Anguilla anguilla* chez lequel le nombre des vertèbres varie de 110 à 119 (Schmidt 1914). Les centres sont entièrement ossifiés, plus hauts que longs, en forme de sablier, et présentent une très petite perforation notochordale (Fig. 18D). La paroi externe du centre vertébral est lisse, dépourvue de quilles longitudinales (Fig. 18E).

Chez les adultes, une vertèbre antérieure du tronc présente des arcs neuraux soudés au centre vertébral, constituant ainsi un canal neural fermé. Ce dernier supporte des épines neurales doubles, fines et allongées. Elles restent doubles jusqu'au

niveau de la nageoire dorsale, soit jusqu'à environ la quarante-cinquième vertèbre. Chaque arc hémal est distinct du corps vertébral, double

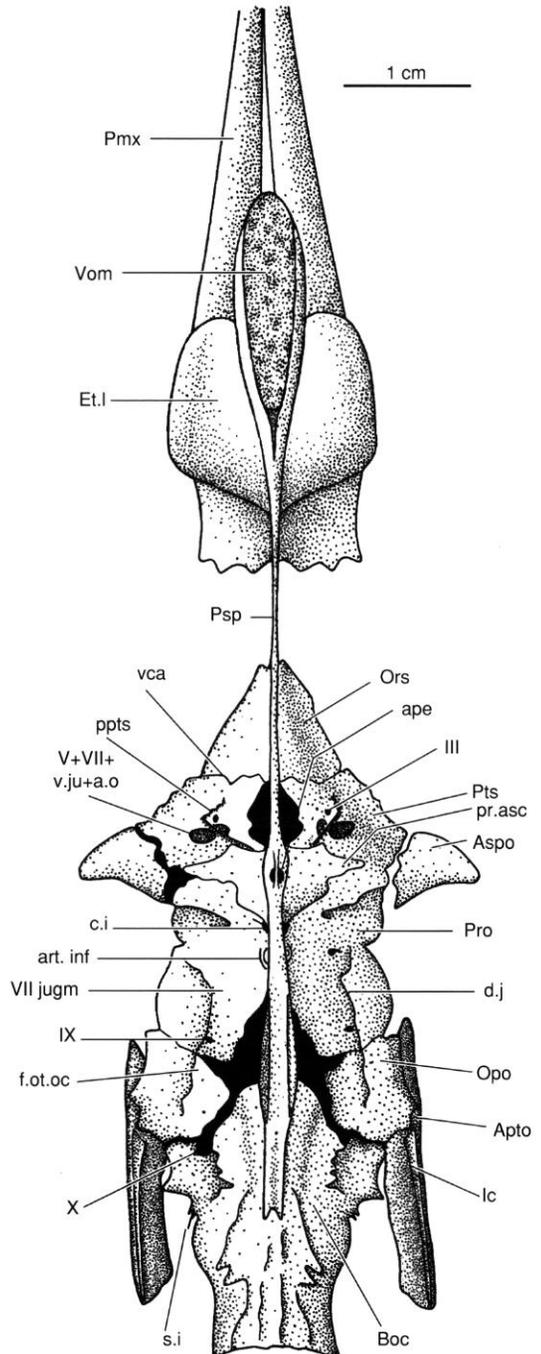


Fig. 17. — *Vincitifer comptoni*: neurocrâne en vue ventrale d'après le spécimen PMB-UERJ 04. a.o., foramen pour l'artère orbitaire ; ape, foramen pour l'artère pseudo-branchiale éfférente ; Apto, autoptérotique ; art. inf, zone articulaire pour le premier infrapharyngobranchial ; Aspo, autosphénoïde ; Boc, basioccipital ; c.i, foramen pour l'artère carotide interne ; d.j, dépression jugulaire ; Et.I, ethmoïde latéral ; f.ot.oc, fissure otico-occipitale ; Ic, intercalaire ; Nerfs : III, nerf moteur oculaire commun ; V, nerf trijumeau ; VII, nerf facial ; VII.jugm, tronc jugulohyomandibulaire du nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague ; Opo, opisthotique ; Ors, orbitosphénoïde ; Pmx, prémaxillaire ; ppts, pédicule du ptérosphénoïde ; pr.asc, processus ascendant du parasphénoïde ; Pro, prootique ; Psp, parasphénoïde ; Pts, ptérosphénoïde ; s.i, zone d'insertion d'un septe intermusculaire ; vca, foramen pour la veine cérébrale antérieure ; v.ju, foramen pour la veine jugulaire ; Vom, vomer.

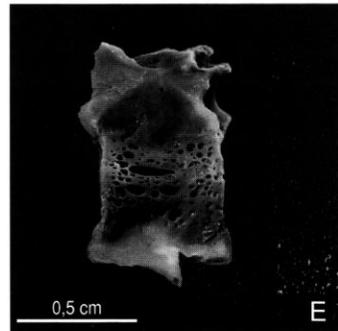
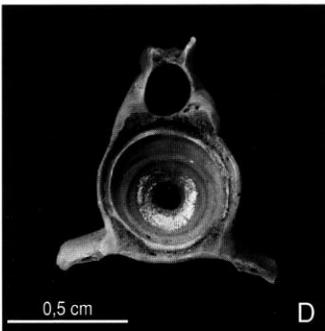
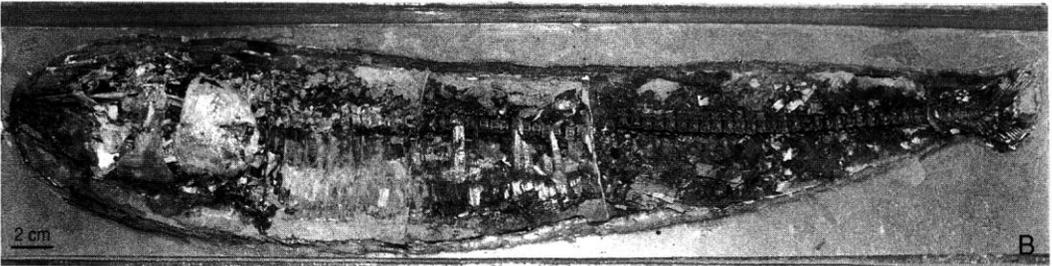


FIG. 18. — *Vincifer comptoni* : **A**, vue générale du corps (AMNH 12868) ; **B**, vue générale du corps (AMNH 12827) ; **C**, vue générale du corps (AMNH 12392) ; **D**, vertèbre antérieure du tronc, vue frontale ; **E**, vertèbre antérieure du tronc, vue latérale.

toute la base de ce dernier, et porte en son milieu un fort processus sur lequel s'articule la côte dont la longueur n'a pu être précisée. Chez les jeunes, le canal neural reste ouvert vers le haut. Je n'ai jamais observé d'épineux ou d'épipleuraux.

*Nageoires paires*

**Nageoires pectorales.** Outre le post-temporal, traité avec le toit crânien, la ceinture dermique de la nageoire pectorale comprend le supracleithrum et le cleithrum.

**Supracleithrum (S.ct).** (Figs 6A, 12) C'est un grand os triangulaire. La portion céphalique de la ligne latérale traverse la moitié dorsale, tous les pores s'ouvrant au-dessus du canal. Il est orné de stries parallèles à son bord postérieur.

**Cleithrum (Cl).** (Fig. 6A, C) Il comprend deux branches formant entre elles un angle d'environ 90°. La branche verticale est courte et étroite. La branche horizontale est longue, atteignant le niveau du préopercule ; elle est munie d'une forte lame réfléchi formant la paroi postérieure de la cavité branchiale. La portion exposée à l'extérieur est étroite et ornée de stries parallèles à son bord externe.

L'endosquelette de la ceinture scapulaire est très ossifié. Il est formé d'une seule pièce chez les adultes (Fig. 19A) ; en revanche on observe, chez les individus jeunes, trois ossifications indépendantes : la scapula, le coracoïde et le mésocoracoïde.

**Scapula (Sca).** (Fig. 19B) Petite, massive, elle est rétrécie en son milieu. Le bord antérieur est échancré par le foramen scapulaire qui reste ouvert vers l'avant. L'os entre en contact antérieurement avec le coracoïde à l'endroit où passe le foramen pour les rameaux nerveux de la région moyenne de la nageoire pectorale. Postérieurement, la scapula sert de point d'attache à la nageoire pectorale.

**Coracoïde (Cor).** Os le plus massif de l'endosquelette, il est accolé à la paroi interne de la branche horizontale du cleithrum et présente, vers l'avant, un long processus antérieur. Vers l'arrière, le coracoïde entre en contact avec le bord inférieur du mésocoracoïde.

**Mésocoracoïde (Mcor).** (Fig. 19C) Rectangulaire, il est appliqué ventralement au coracoïde. Il

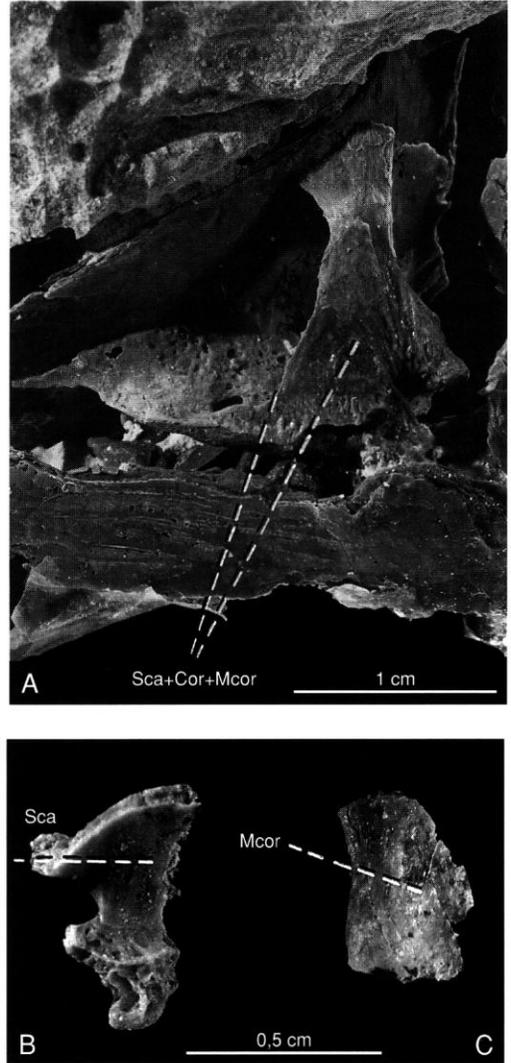


FIG. 19. — *Vincifer comptoni* : **A**, scapulo-coracoïde droite (PMB-UERJ O5) ; **B**, vue interne de la scapula droite (PMB-UERJ 64b) ; **C**, vue externe du mésocoracoïde droit (PMB-UERJ 64b). **Cor**, coracoïde ; **Mcor**, mésocoracoïde ; **Sca**, scapula.

entre en contact antéro-dorsalement avec le cleithrum et postéro-dorsalement avec la scapula pour former l'arc mésocoracoïde, sous lequel passait le muscle dorsal de la nageoire pectorale.

**Proptérygium (Propt).** Avec quatre radiaux (Rd) en forme de petit sablier allongé, un proptérygium libre assure l'articulation des lépidotriches de la nageoire pectorale. Patterson (1977)

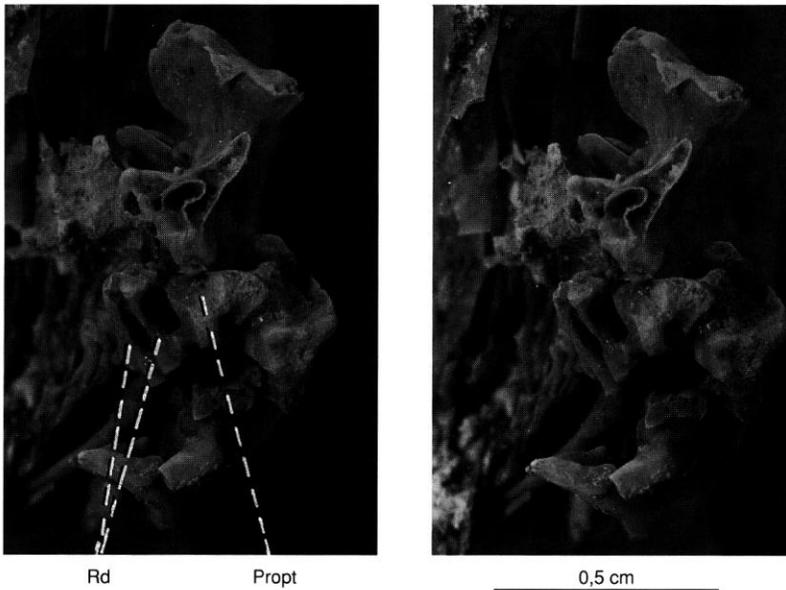


FIG. 20. — *Vincitifer comptoni*, photo stéréoscopique : proptérygium et radiaux de la nageoire pectorale droite (PMB-UERJ 64d). **Propt**, proptérygium ; **Rd**, radial.

a indiqué que le proptérygium de la pectorale des Aspidorhynchidae est fusionné au premier rayon de cette nageoire. Sur le spécimen PMB-UERJ 64 (Fig. 20), on remarque que le proptérygium est libre comme chez les Halecomorphii et les Pachycormidae (Jessen 1972, pl. 25, fig. 2 ; Arratia & Lambers 1996).

**Rayons de la nageoire pectorale.** Relativement courte, la nageoire pectorale est formée de sept rayons, dont l'antérieur est le plus robuste. Le bord d'attaque de la nageoire est dépourvu de fulcres. Les rayons sont contigus sauf à leur extrémité tout à fait distale. Ils sont segmentés uniquement sur le tiers distal de leur longueur. La première division longitudinale apparaît dans la région dorsale du rayon et divise le rayon primaire en deux rayons secondaires, l'un dorsal et étroit, l'autre ventral et plus large. Les divisions longitudinales successives, au moins quatre, sont très rapprochées et n'intéressent que les rayons larges.

**Nageoire pelvienne.** Petite et fragile, elle s'insère au niveau de la vingt-huitième rangée transversale d'écaillés, un peu plus proche de l'anale que de la pectorale.

**Ceinture pelvienne.** Présentant une grande complexité dans sa forme et son relief, elle est composée d'une baguette proximale allongée, fine, de section arrondie, et d'une partie distale élargie en éventail avec un relief complexe du bord postérieur sur lequel les lépidotriches s'insèrent directement. La baguette proximale est dépourvue des ailes aplaties que l'on observe sur la plupart des plaques pelviennes. La partie distale est traversée par une crête longitudinale située dans le prolongement de la baguette osseuse. Un processus ovale latéral et un long processus interne se détachent de l'os, à la limite de ses deux composants (Fig. 21).

Il n'y a pas de métaptérygium ; tous les lépidotriches, au nombre de six, s'insèrent directement sur la plaque pelvienne.

#### *Nageoires impaires*

**Nageoire dorsale.** De forme triangulaire, elle comporte quinze lépidotriches dont les deux premiers ne sont ni articulés, ni dichotomisés. Quatre dichotomies successives de type classique (division du lépidotriche en deux parties équivalentes) s'observent à partir du troisième lépido-

triche. Les troisième et quatrième lépidotriches sont les plus longs, les suivants diminuant progressivement de longueur jusqu'au dernier. L'endosquelette comprend deux séries d'éléments, les axonostes, longs et effilés, et les baséostes, petits, en forme de sablier et formant entre eux un angle obtus. Les axonostes de *Vinctifer* se signalent par leur longueur : ils doublent les courtes épines neurales et atteignent presque les centres vertébraux.

**Nageoire anale.** Également de forme triangulaire, elle compte seize lépidotriches. La longueur maximale de la nageoire est atteinte par le cinquième d'entre eux, elle décroît à partir du septième. On dénombre quatre dichotomies successives pour les lépidotriches de la région antérieure, de même type que celles de la dorsale. Les éléments endosquelettiques de la nageoire anale sont comparables à ceux de la nageoire dorsale, également avec des axonostes particulièrement allongés.

*Nageoire caudale*

Elle est petite, nettement fourchue avec les deux lobes égaux (Fig. 4). Le lobe supérieur est composé d'avant en arrière de trois courts rayons insegmentés, de quatre rayons segmentés, le quatrième atteignant la longueur maximum, et de neuf rayons segmentés et dichotomisés. Le lobe inférieur comprend quatre rayons non segmentés, cinq segmentés, le cinquième atteignant la longueur maximum et dix segmentés et dichotomisés. Les vingt et un rayons signalés par Richter & Thomson (1989) comme caractéristiques de *V. comptoni* correspondent aux deux rayons segmentés transversalement et atteignant le maximum de longueur (= rayons marginaux de Richter & Thomson) plus les dix-neuf rayons dichotomes. Chez *V. comptoni* le nombre des lépidotriches principaux de la caudale semble effectivement fixe.

L'endosquelette de la nageoire caudale de *Vinctifer*, et des autres *Aspidorhynchidae*, est peu connu, soit à cause de la mauvaise conservation, soit parce que les fulcres et la base des rayons cachent les éléments endosquelettiques. La présente réinterprétation de l'endosquelette caudal est fondée sur quatre spécimens préparés à l'acide, et dont les lépidotriches d'un côté ont été

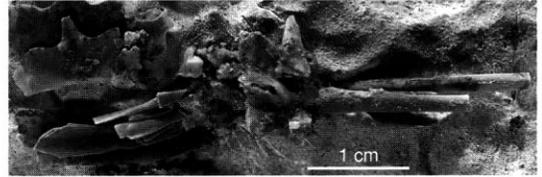
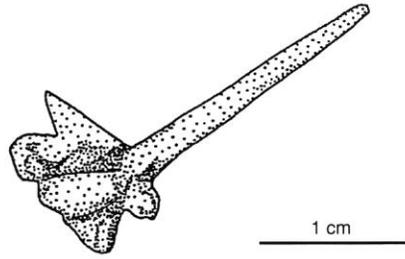


FIG. 21. — *Vinctifer comptoni* : ceinture pelvienne d'après le spécimen BHN2P-2.

enlevés. L'endosquelette caudal comprend huit centres distincts, cinq préuraux (Pu 5-1) et trois centres uraux, les deux premiers (U1 + U2) étant fusionnés, ce qui n'est pas le cas des individus jeunes où les centres U1 et U2 sont individualisés. La flexion dorsale du rachis est nette à partir de U1.

**Vertèbres préurales.** En règle générale, les centres préuraux (Pu) sont ossifiés, les arcs neuraux et hémaux leur étant alors fusionnés (Figs 22, 23). Dans ce cas, ces centres décroissent en dimension et en degré d'ossification vers l'extrémité caudale (Fig. 23A, B). Toutefois, un nombre non négligeable de spécimens présentent des centres vertébraux préuraux non ossifiés et cela indépendamment de l'âge.

Il existe cinq paires d'arcs neuraux et d'arcs hémaux correspondant aux centres préuraux, que ceux-ci soient ossifiés ou non (Figs 22, 23). Lorsque ces derniers existent, les arcs neuraux et hémaux leur sont fusionnés. Tous les centres préuraux supportent des épines neurales (n.Pu) complètes mais diminuant progressivement vers l'arrière. Les épines hémales (h.Pu) sont élargies par rapport aux épines libres qui les précèdent, et deviennent progressivement plus courtes.

**Vertèbres urales.** Comme les vertèbres préurales, elles peuvent être bien ossifiées ou pas du tout. Ces centra sont orientés vers le haut, à partir de U1. Les centres uraux 1 et 2 sont fusionnés. La

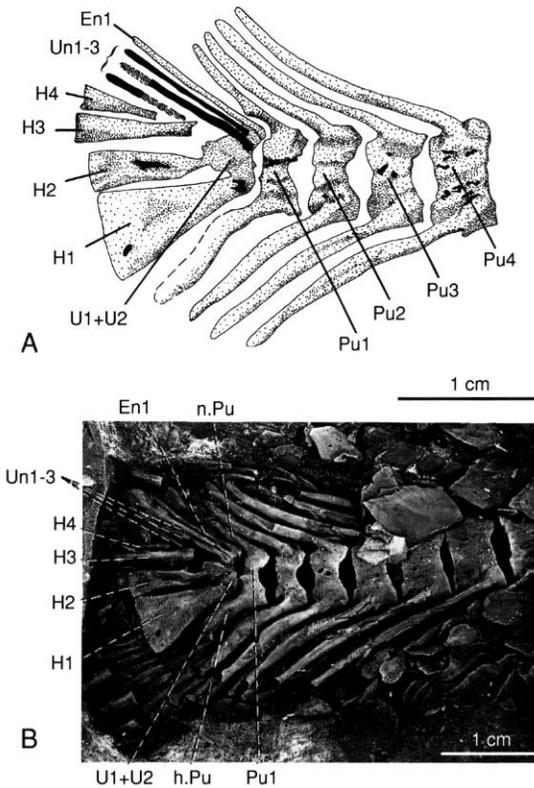


FIG. 22. — *Vincifer comptoni* : **A, B**, endosquelette de la nageoire caudale (spécimen PMB-UERJ 50). **En**, épine neurale ; **H**, hypural ; **h.Pu**, épine hémale d'une vertèbre préurale ; **n.Pu**, épine neurale d'une vertèbre préurale ; **Pu**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.

première vertèbre urale supporte un arc neural plus étroit que ceux qui le précèdent, développé seulement au-dessus de U1 et prolongé par un épine neurale allongée (En1), complète, semblable à celles des vertèbres préurales. La deuxième vertèbre urale (U2) ne supporte pas d'épine neurale.

**Hypuraux.** Le nombre total d'hypurales atteint quatre (H1-4), le premier et le second occupant une position infradiastémique et étant associés au même centrum (U1 + U2). Cette disposition est un caractère typiquement téléostéen (Patterson 1968). L'hypural 1, le plus robuste (H1), est triangulaire et possède une extrémité distale très élargie ; l'hypural 2 (H2) est moins développé. L'hypural 3 (H3) diminue de longueur et

d'épaisseur et est fusionné avec le centre ural 3 ; et l'hypural 4 (H4) est le plus petit et n'est, apparemment, associé à aucune ossification urale.

**Uroneuraux.** Trois paires d'uroneuraux (Un1-3) sont présentes. L'uroneural 1 (Un1), fin et étiré, atteint le centrum de la première vertèbre préurale. Le second uroneural (Un2), aussi long que le premier, ne dépasse pas le bord antérieur de U1 + U2. L'uroneural 3 (Un3), nettement le plus étroit et le plus court, atteint le bord postérieur de U1 + U2.

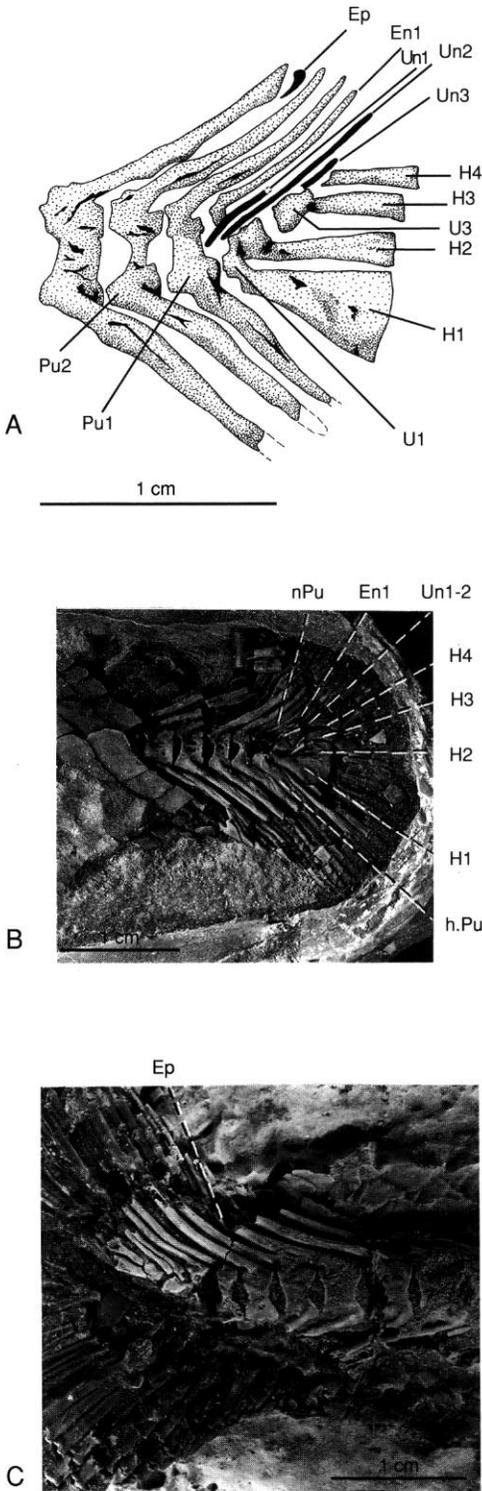
De petites baguettes incomplètes (les extrémités ne sont pas conservées) et impaires, associées aux extrémités distales des épines neurales de la vertèbre préurale 4 et des vertèbres qui lui font suite, pourraient être interprétées comme des épuraux (Ep, Fig. 23A, B). Je n'ai jamais observé plus de deux de ces éléments sur un même spécimen mais comme ils sont associés au moins aux épines neurales 2 à 4, leur nombre a pu monter à trois, voire plus.

Dans l'ensemble, à quelques détails près, l'endosquelette caudal est proche de ce que Maisey (1991) a figuré (nombre des éléments épi- et hypochordaux, développement des épines neurales et hémales). Les différences portent sur le degré d'ossification des centres vertébraux (variations individuelles), la fusion des arcs neurales et hémals avec les centres, la forme et l'extension des uroneuraux. Par la présence d'uroneuraux pairs, cette disposition de l'endosquelette caudal est typiquement téléostéenne.

#### Écailles

Disposées en rangées longitudinales (Figs 3, 4), elles sont épaisses, recouvertes de ganoïne, lisses ou ornementées de rides et de stries suivant les régions du corps considérées. Chaque écaille s'articule, par un processus de son bord dorsal, dans une dépression du bord ventral interne de l'écaille qui lui est supérieure (articulation « *peg and socket* » ou « *tenon et mortaise* » en français). Chaque écaille recouvre fortement les écailles qui lui sont postérieure et inférieure.

Les flancs sont couverts de trois rangées longitudinales d'écailles hypertrophiées. La rangée médiane est la plus importante, formée d'écailles quatre à cinq fois plus hautes que larges, qui sont traversées par la ligne latérale principale dans leur



quart supérieur. Ces écailles diminuent de hauteur vers l'arrière. Au niveau du pédoncule caudal, elles sont à peine plus hautes que larges.

Les rangées immédiatement supérieure et inférieure sont formées d'écailles deux fois plus hautes que larges dans la région antérieure du corps. Elles diminuent de hauteur de l'avant vers l'arrière, si bien qu'elles sont aussi hautes que larges dans la région caudale.

La région dorsale est couverte de deux rangées de petites écailles à peine plus hautes que larges, et de la rangée d'écailles faitières. Ces dernières sont hexagonales, à bord postérieur arrondi et articulées sur les rangées d'écailles droite et gauche par l'intermédiaire de la pointe caractéristique de l'articulation « *peg and socket* ».

Dans la région ventrale, on trouve cinq rangées de petites écailles rectangulaires plus larges que hautes. La rangée d'écailles faitières ventrales n'a pas été observée.

L'ornementation des écailles est très variable. Celles du flanc peuvent être lisses ou ornées de rides parallèles au bord postérieur de l'écaille et/ou de tubercules dispersés sur toute la surface. Les écailles plus dorsales ainsi que les écailles faitières portent des rides ondulées tandis que les écailles ventrales sont lisses. Les variations de l'ornementation sont liées à la position de l'écaille sur le corps et à des variations individuelles indépendantes de l'âge du spécimen.

Un spécimen (collection privée) montre des anomalies concernant la forme et la disposition des écailles. La régularité des trois rangées longitudinales du flanc, celle de la ligne latérale principale et de deux rangées immédiatement supérieures et inférieures, est perturbée juste en avant de la nageoire anale. Sur une longueur correspondant à cinq ou six rangées transversales d'écailles, on observe une multiplication et une distribution chaotique des écailles, alors de forme irrégulière et plus petites, la hauteur de chacune d'entre elles représentant un huitième à deux tiers de celle d'une écaille non modifiée de la ligne latérale principale. Il semble qu'il s'agisse là d'un phéno-

FIG. 23. — *Vincitifer comptoni*, endosquelette caudal : **A, B**, spécimen PMB-UERJ 51 ; **C**, spécimen BHN2P-2. **En**, épine neurale ; **Ep**, épural ; **H**, hypural ; **h.Pu**, épine hémale d'une vertèbre préurale ; **n.Pu**, épine neurale d'une vertèbre préurale ; **Pu**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.

mène pathologique avec reconstitution des écailles du vivant de l'animal à la suite d'un choc ou d'une morsure.

**Microstructure des écailles.** En coupe sagittale, les écailles sont constituées d'une plaque basale osseuse recouverte par une couche de ganoïne pluristratifiée, toutes deux traversées par des canalicules de Williamson (Fig. 24A). Elles sont donc de type lépisostéoïde (Schultze 1966). La couche la plus profonde (plaque basale) est épaisse, pratiquement avasculaire et constituée d'os cellulaire. La couche superficielle, pluristratifiée et acellulaire, est constituée de ganoïne. Une structure histologique identique a été retrouvée chez les autres espèces de *Vinctifer* et chez *Belonostomus* (*B. tenuirostris*, *B. munsteri*). Schultze (1966) a noté l'absence de ganoïne sur les écailles d'*Aspidorhynchus*. Ce caractère, ultérieurement utilisé par divers auteurs (Richter & Thomson 1989 ; Maisey 1991), a été ici confirmé.

L'étude de la surface externe de la ganoïne au microscope électronique à balayage montre la présence, classique pour les écailles du type ganoïde, de tubercules microscopiques (Fig. 24B, C) qu'il ne faut pas confondre avec les tubercules d'ornementation. Chez *Vinctifer*, les tubercules sont très petits (environ 4,0  $\mu\text{m}$ ) et les espaces relativement grands (environ 7,0  $\mu\text{m}$ ).

Ces caractéristiques morphologiques ont été proposées comme des caractères utilisables pour la définition des familles, des genres et même des espèces (Gayet & Meunier 1986 ; Gayet *et al.* 1988 ; Meunier & Gayet 1992). J'ai essayé d'utiliser ces caractères de la ganoïne pour l'identification spécifique de *Vinctifer* (*V. comptoni* et *V. longirostris*). Les mesures relevées sur des écailles de la même région du corps (écailles de la ligne latérale principale correspondant à la troisième ou à la quatrième rangée transversale d'écailles) chez les deux espèces sont comparables et, dans ce cas précis, ne peuvent être utilisées (Fig. 24B, C).

Une caractéristique importante de *V. comptoni* concerne la présence d'un grand nombre d'odontodes implantés sur la surface externe et le long des bords libres des écailles, au moins dans la région caudale (Fig. 24D). Ces odontodes, minuscules (0,1 à 0,3 mm) et en forme de crochets, tous dirigés vers l'arrière, s'articulent à la

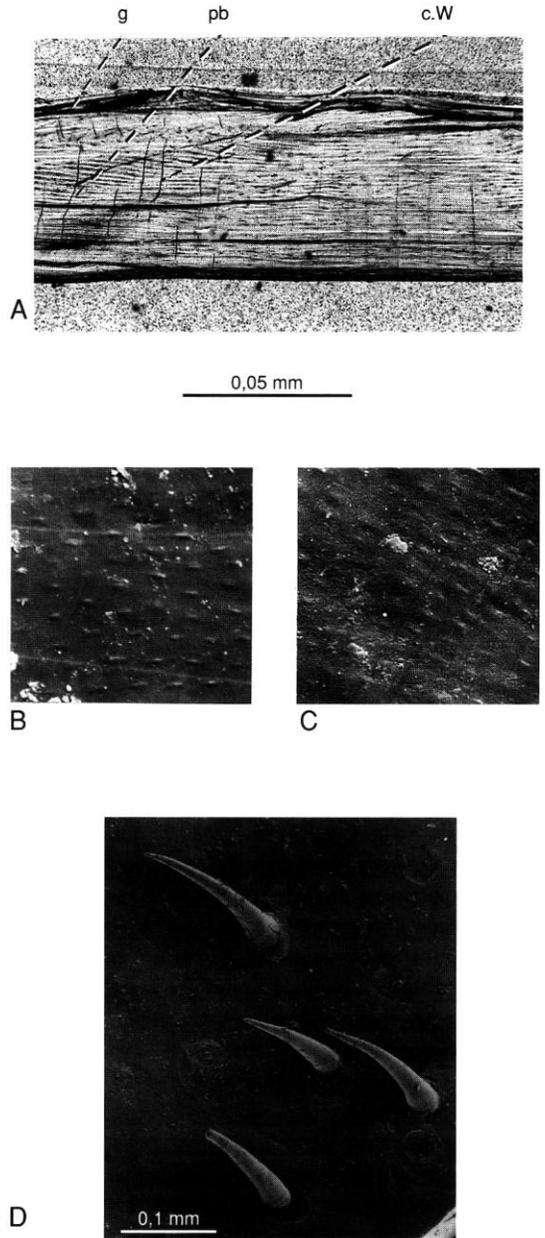


FIG. 24. — A, lame mince d'une écaille de *Vinctifer comptoni*, en lumière naturelle ; B, *V. comptoni*, détail des tubercules de ganoïne de la surface d'une écaille latérale du tronc au microscope électronique à balayage ; C, *V. longirostris*, détail des tubercules de ganoïne de la surface d'une écaille latérale du tronc au microscope électronique à balayage ; D, *V. comptoni*, détail des odontodes de la surface d'une écaille latérale de la partie postérieure du tronc au microscope électronique à balayage. c.W, canal de Williamson ; g, ganoïne ; pb, plaque basale osseuse.

surface des écailles dans de petites cupules arrondies, auxquelles ils devaient être reliés par des ligaments. Des odontodes similaires sont connus sur les bords postérieurs des écailles des Polyptéridae actuels et sur la surface externe des écailles chez les individus jeunes de Lépisostéidae actuels (Meunier 1995, comm. pers.) ainsi que sur d'autres Actinopterygii primitifs (Schultze 1992, comm. pers.).

ESPÈCE MISE EN SYNONYMIE AVEC *V. comptoni*

***Vinctifer punctatus* Santos, 1985b**

*Vinctifer* sp. Santos, 1976 : 788.

*Vinctifer longirostris* Brito, 1984 : 289 (nommé seulement).

*Vinctifer punctatus* Santos, 1985b : 147, pl. 1, figs 1-3.

HOLOTYPE. — DBAV-UERJ, PZ 20 a, b.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Muribeca, Crétacé inférieur, Aptien/Albien, État d'Alagoas, Brésil.

DISCUSSION

L'espèce *V. punctatus* a été fondée par Santos (1985b) pour un exemplaire unique dont le rostre et la partie caudale du corps ne sont pas conservés.

La diagnose présentée par cet auteur concerne :

1. Des caractères trouvés chez l'espèce-type du genre tels que : orbite petite, située au milieu de la longueur de la tête, sans le rostre ; opercule occupant le quart de la longueur de la tête mesurée jusqu'au bout de la mandibule ; mandibule robuste, avec des dents minuscules disposées en une série unique, simple ; origine des nageoires pelviennes située au début du troisième tiers de la région thoracico-abdominale ; origine de la nageoire dorsale au niveau de celle de l'anale ; écailles de la série centrale des flancs du corps hautes (trois fois plus hautes que les écailles de la série inférieure).

2. Des caractères mineurs : os de la tête ornés essentiellement de petits tubercules dispersés ou disposés sur la ligne de croissance des os ; les écailles des trois séries principales des flancs également ornées de tubercules minuscules appa-

remment disposés en rangs dans le sens de la hauteur de l'écaille.

3. Un caractère non observé (« rostre apparemment court »).

REMARQUES

Dans sa conclusion, Santos (1985b) considère que *V. punctatus* est aisément reconnaissable à l'ornementation en petits tubercules des os de la tête et des écailles des flancs du corps (Santos 1985b, pl. 1, fig. 2). En raison des grandes variations de l'ornementation des os dermiques et des écailles de *V. comptoni*, ce caractère ne me semble pas déterminant.

Le rostre « apparemment court » décrit et figuré par Santos (1985b, pl. 1, fig. 1a et Fig. 25A du présent travail) n'est pas un caractère distinctif puisque cette région n'est pas conservée (Fig. 25B). En l'absence d'autapomorphies, je considère que *V. punctatus* Santos, 1985b est synonyme de *V. comptoni*. De plus, *V. punctatus* de la Formation Muribeca est associé à des taxons caractéristiques du Crétacé inférieur du Brésil et communs à tous les Bassins (*Cladocyclus*, *Dastilbe*, Clupéomorphes). La Formation Riachoelo, du même Bassin de Sergipe-Alagoas, a fourni une faune identique à celle du Bassin d'Araripe (déjà citée par Santos 1985a), et elle est apparemment très proche de celle de la Formation Muribeca, voire identique. Il ne faut donc pas s'étonner de la mise en synonymie de *V. punctatus* et *V. comptoni*.

AUTRES ESPÈCES DE *Vinctifer*

***Vinctifer longirostris* Santos, 1990**

*Vinctifer longirostris* Santos, 1972 : 33, *nomen nudum* ; 1990 : 251, fig. 1, pls 1, 2.

*Vinctifer* sp. Viana, Brito et Silva-Telles, 1989 : 210, fig. 4.

HOLOTYPE. — Numéro 460-P DGM.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Marizal (Aptien) du bassin de Tucano, État de Bahia, et dans les argiles noires de la partie inférieure de la Formation Santana (Albien) du bassin d'Araripe.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Vinctifer* de taille moyenne atteignant une longueur d'environ 45 cm ; prémaxil-

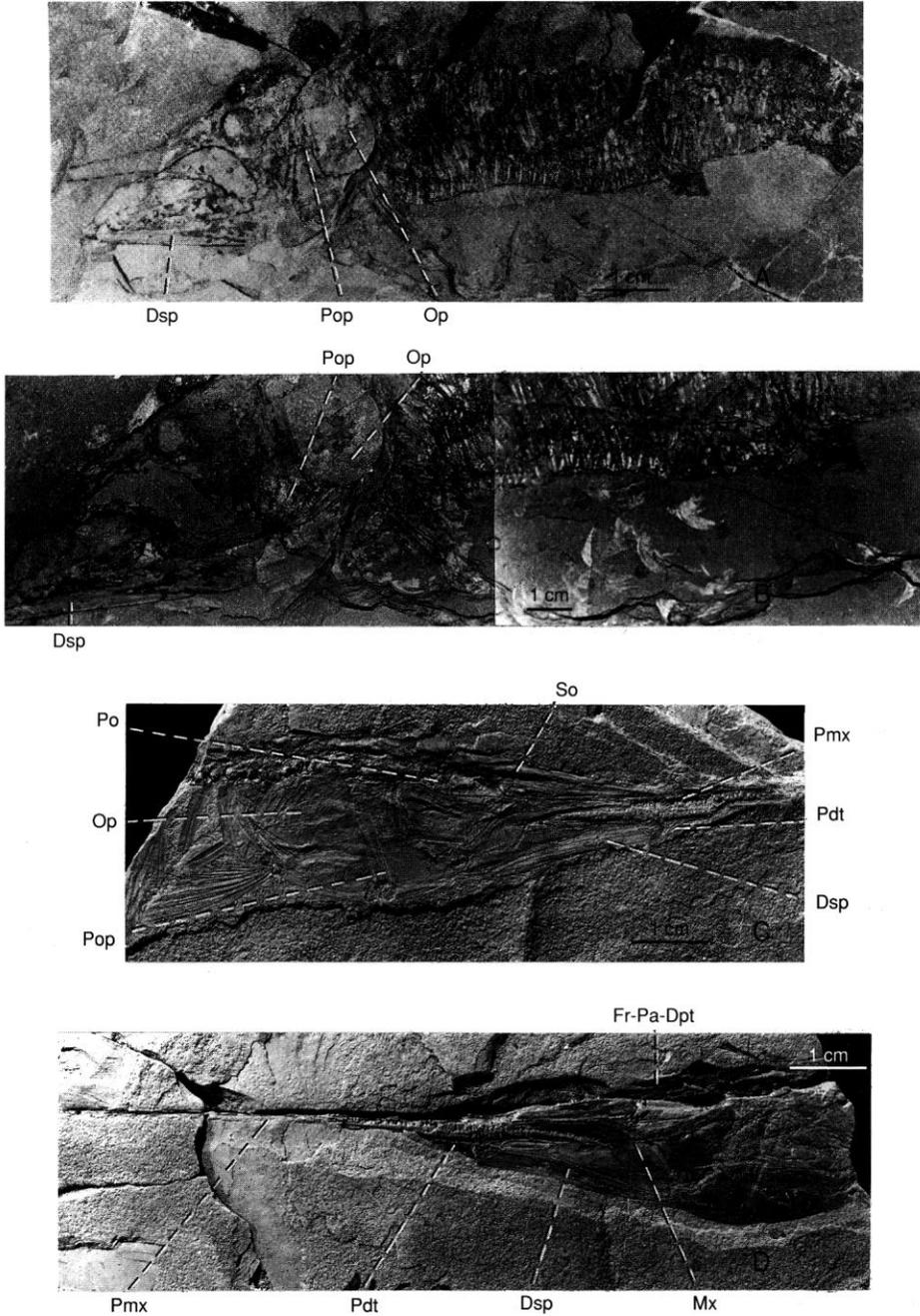


FIG. 25. — **A**, vue générale du corps de *Vincifer punctatus* (DBAV-UERJ, PZ 20a) figurée par Santos (1985b, pl. 1, fig. 1a) ; **B**, vue générale du corps du même spécimen (DBAV-UERJ, PZ 20a) ; **C, D**, *Vincifer longirostris*, vue générale de la tête (DGM-462-Pa, b). **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptéroïque ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **So**, supraorbitaire.

lares très allongés, correspondant à la moitié de la longueur totale du crâne ; prédaire allongé, deux fois et demi plus long que haut, représentant un tiers de la longueur du dentalosplénial ; prémaxillaire édentée ; dents maxillaires et mandibulaires fortes, celles du prédaire plus importantes que les autres ; os dermiques et écailles lisses.

DISCUSSION

Tous les spécimens de cette espèce étant incomplets, la description de ce taxon est essentiellement fondée sur des caractères crâniens.

*V. longirostris* se différencie des autres espèces de *Vinctifer* par la présence : (1) d'un rostre très allongé (Fig. 25D) ; (2) d'un grand prédaire, de longueur équivalente au tiers de celle de la mandibule ; (3) de dents fortes et par les dents du prédaire, plus développées que celles des autres os des mâchoires (Fig. 25C, D). L'exosquelette de la nageoire caudale n'est connu que sur

un spécimen. La nageoire, fourchue et équilobée, est composée de vingt rayons principaux (les deux marginaux compris). L'endosquelette n'est pas connu. Alors que Santos (1990 : 252 et figure du texte 1) signale la présence d'un supramaxillaire, je n'ai jamais observé de suture à l'angle postéro-supérieur du maxillaire, isolant un supramaxillaire. Comme chez *V. comptoni* le maxillaire présente une plaque postérieure élevée (autapomorphie du genre) correspondant au maxillaire isolé figuré par Santos (cf. pl. 1, fig. 2 de son article) et à l'ensemble maxillaire plus supramaxillaire indiqué par son dessin.

REMARQUES

Moody & Maisy (1994) ont signalé *V. longirostris* dans les argiles noires de la partie inférieure de la Formation Santana. Le spécimen figuré par Viana *et al.* (1989 ; Fig. 26 du présent travail)

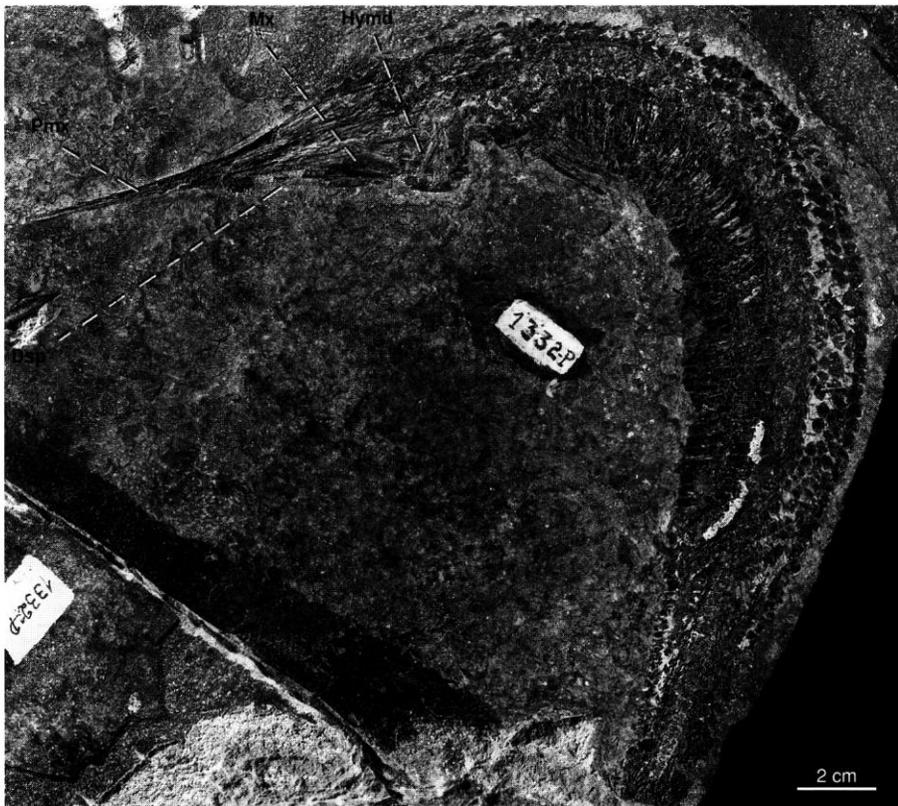


FIG. 26. — *Vinctifer longirostris* : vue générale du corps (DGM-1332-P). **Dsp**, dentalosplénial ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Mx**, maxillaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

sans détermination spécifique, est ici rapporté à *V. longirostris* dont il présente les caractères du prédentaire et de la dentition.

***Vinctifer sweeti* (Etheridge et Woodward, 1892)**

*Belonostomus sweeti* Etheridge et Woodward, 1892 : 1, pl. 1, figs 1-7.

« *Belonostomus* » *sweeti* Maisey, 1993 : 439. — Moody & Maisey 1994 : 4.

*Vinctifer sweeti* Turner 1993 : abstract.

HOLOTYPE. — BMNH P-62533.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Rolling Downs, Crétacé inférieur, Albién, Queensland, Australie.

REMARQUES

L'espèce australienne, rapportée lors de sa création au genre *Belonostomus*, est aujourd'hui considérée comme un *Vinctifer* (Bartholomai comm. pers. ; Turner 1993). L'étude de *V. sweeti* est le sujet d'un travail en préparation mené par le Dr. Alan Bartholomai du Queensland Museum en Australie, qui m'a aimablement fourni les photographies présentées ici (Fig. 27). Woodward (1895) a déjà noté la grande similitude dans la forme et les proportions de l'espèce australienne avec *Vinctifer comptoni*. Toutefois, il

a admis la validité de l'espèce fondée uniquement sur l'ornementation des écailles. J'ai examiné le neurocrâne de *V. sweeti* (Brito 1992, pl. 2, figs 4, 5), ainsi qu'une partie des os dermiques du crâne et le suspensorium. À part ses plus grandes proportions, je n'ai trouvé aucune différence avec *V. comptoni* et, à plus forte raison, aucune autamorphie permettant la séparation des espèces.

***Vinctifer araripensis* Santos, 1994**

*Vinctifer longirostris* Santos, 1972 : 34, figs 3, 4, pls 1-3. *nomen nudum*.

HOLOTYPE. — Numéro 811-P, DGM.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Santana (Albién) du bassin d'Araripe.

DISCUSSION

Comme je n'ai examiné aucun spécimen de cette espèce, les commentaires suivants s'appuient sur les seules données issues de la littérature. Dans sa description de *V. araripensis*, Santos (1994) indique comme caractères diagnostiques : (1) petite taille (22 cm de longueur totale) ; (2) tête d'environ un tiers de la longueur totale du corps ; (3) rostre fin et allongé, se prolongeant très en avant de la symphyse mandibulaire ; (4) longueur du rostre une fois et demie supérieure à celle de la mandibule ; (5) prédentaire deux fois et demie plus petit que le dentaire ; (6) os du crâne (à l'exception de la série operculaire et du rostre) sans ornementation ; (7) opercule avec stries parallèles aux bords ; (8) rostre avec des stries longitudinales ; (9) grandes dents, rectilignes et pointues ; (10) dents du prémaxillaire davantage développées ; (11) deux rangées d'écailles hautes sur les flancs, celles de la rangée inférieure correspondant au tiers de la hauteur des écailles de la rangée supérieure ; (12) écailles latérales du corps avec le bord postérieur sans striation ; (13) ornementation des écailles constituée de lignes concentriques avec une crête médiane verticale dirigée vers le processus supérieur de l'articulation (« peg »).

On constate que :

1. Les caractères 2, 3, 7 et 8 sont des caractères génériques de *Vinctifer*.
2. Les caractères 11 et 12 semblent être d'import-

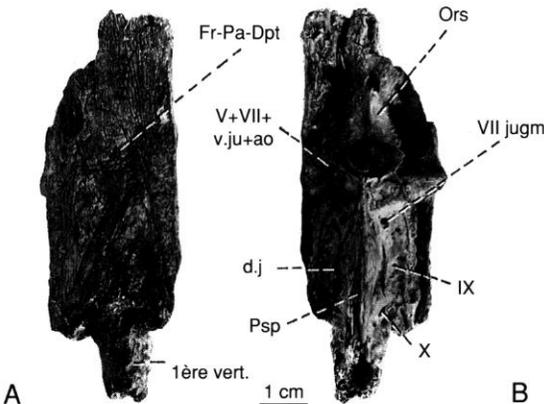


FIG. 27. — *Vinctifer sweeti*, spécimen Rb 7321-2 : **A**, toit crânien ; **B**, vue ventrale du neurocrâne. **d.j.**, dépression jugulaire ; **Fr-Pa-Dpt.** fronto-pariétéo-dermoptérotique ; Nerfs : **V+VII+ v.ju+ao**, nerf trijumeau + nerf facial + foramen pour la veine jugulaire + foramen pour l'artère orbitaire ; **VII jugm**, tronc jugulo-hyomandibulaire du nerf facial ; **IX**, nerf glossopharyngien ; **X**, nerf vague ; **Ors**, orbitosphénoïde ; **Psp**, parasphénoïde ; **1ère vert.**, première vertèbre.

tance mineure. Les deux rangées d'écaillés hautes correspondent à la rangée de la ligne latérale principale et à la rangée longitudinale qui lui est immédiatement inférieure. Chez les autres espèces du genre, comme très probablement chez *V. araripensis*, la rangée immédiatement supérieure est elle aussi élevée. Je considère donc que le caractère 11 est lui aussi propre à *Vinctifer*.

3. Les caractères 1, 4, 5, 6, 9, 10 et 13 justifient la création du nouveau taxon. Deux d'entre eux, les caractères 10 et 13 (présence de dents sur les prémaxillaires et présence d'une crête médiane verticale dirigée vers le processus supérieur de l'articulation), pourraient être des caractères juvéniles. En effet, ils sont également connus chez des individus jeunes de *V. comptoni* atteignant 12 cm de longueur standard.

L'endosquelette de la nageoire caudale, présenté par Santos (*op. cit.*), semble très proche de celui de *V. comptoni*, la seule différence étant la présence d'un cinquième hypural (Santos 1994, fig. 4).

REMARQUE

Il est difficile d'interpréter les figures de Santos (1994) compte tenu des importantes retouches faites sur les figures.

AUTRES RESTES ATTRIBUÉS À *Vinctifer*

Taverne (1969) a décrit un *Belonostomus* sp. provenant du Crétacé de Guinée Équatoriale. Ce spécimen est connu uniquement par la région postérieure du corps avec des nageoires dorsale,

anale et caudale incomplètes. La disposition des écaillés du flanc (trois rangées longitudinales d'écaillés plus hautes que larges, la rangée de la ligne latérale principale beaucoup plus haute que les deux autres) est du type rencontré chez *Belonostomus* et *Vinctifer*. En accord avec Maisey (1991), je pense qu'il s'agit bien d'un *Vinctifer*.

Pour les mêmes raisons, un spécimen, attribué à *Aspidorhynchus* sp. par Richter & Thomson (1989) et récolté dans les terrains jurassiques de la Formation Nordenkjöld, Antarctique (Fig. 28), pourrait être un *Vinctifer*.

Des prédentaires et des écaillés isolées, plus hautes que larges, notamment celles de la ligne latérale principale, ont été découverts dans la Formation Missão Velha (? Barrémien) de la Chapada do Araripe (Brito *et al.* 1994) et attribués à *Vinctifer* sp.

Un neurocrâne très ossifié, comparable à ceux de *V. comptoni* et de *V. sweeti*, a été découvert dans le Campanien terminal de Patagonie (Brito *en prep.*) et attribué à *Vinctifer* (Fig. 29A, B).

Ces découvertes prouvent l'existence du genre *Vinctifer* probablement dès le Jurassique (Antarctique) et, en tout cas, du Barrémien (Brésil) au Campanien terminal (Patagonie). Elles ont donc, en plus de leur signification biogéographique, une importance stratigraphique puisqu'elles éliminent définitivement l'utilisation de *Vinctifer* comme fossile marqueur du passage Aptien-Albien et infirment la validité de la biozone à *Vinctifer*.

DONNÉES ENVIRONNEMENTALES  
(HABITAT ET NUTRITION)

À l'exception de *Vinctifer* sp. provenant du Barrémien de la Formation Missão Velha, NE Brésil (Brito *et al.* 1994), *Vinctifer* est uniquement connu de dépôts marins.

Tous les *Vinctifer* sont issus de localités gondwaniennes sauf le *Vinctifer comptoni* du Mexique.

Jusqu'au début des années 1980, *Vinctifer* a été considéré comme restreint au Crétacé inférieur du NE du Brésil et plus récemment de l'Afrique de l'Ouest. Santos (1991a, b) affirma l'existence d'une série de connections marines, durant le Crétacé inférieur, reliant les bassins du Recôncavo-Tucano-Jatobá, Sergipe-Alagoas, les bassins intérieurs (= Araripe) et Parnaíba, expli-

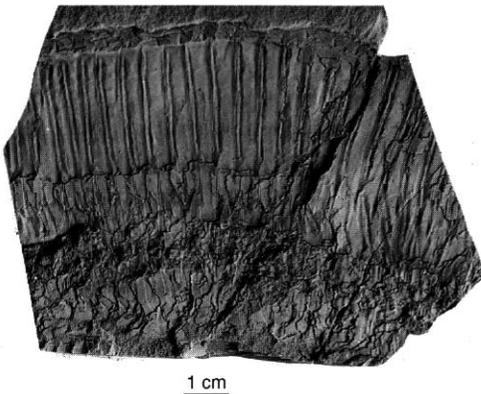


FIG. 28. — « *Aspidorhynchus* » sp. « 1 », BMNH BAS P1001, du Jurassique d'Antarctique : partie médiane du tronc.

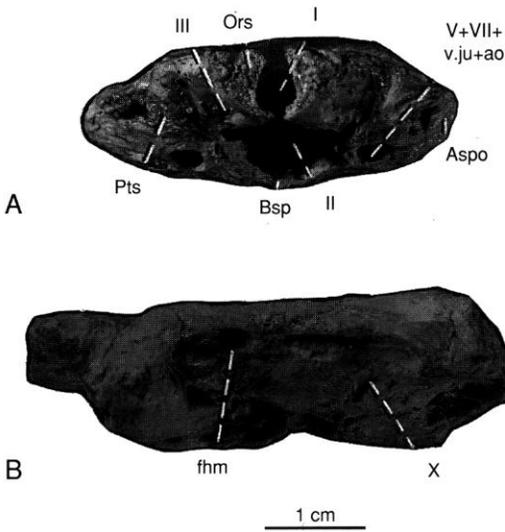


FIG. 29. — *Vincitifer* sp., neurocrâne du Campanien terminal de Patagonie : **A**, vue antérieure ; **B**, vue latérale gauche (s/n°). **Aspo**, autosphénotique ; **Bsp**, basisphénoïde ; **fhm**, fosse articulaire pour l'hyomandibulaire ; Nerfs : **I**, nerf olfactif ; **II**, nerf optique ; **III**, nerf moteur oculaire commun ; **V+VII+v.ju+ao**, nerf trijumeau + nerf facial + foramen pour la veine jugulaire + foramen pour l'artère orbitaire ; **X**, nerf vague ; **Ors**, orbitosphénoïde ; **Pts**, ptérosphénoïde.

quant ainsi la distribution de ce genre en relation avec l'ouverture de l'Atlantique Sud. La partie la plus méridionale de cet ensemble supposé marin étant la plus ancienne.

Des objections à ce schéma biogéographique peuvent être formulées pour des raisons stratigraphiques et/ou paléontologiques. Beurlen & Mabesoone (1969), suivis par Berthou (1990), ont démontré le caractère marin du bassin d'Araripe et sa connexion avec l'Atlantique Nord par l'ouest, à travers le bassin du Parnaíba.

La découverte ultérieure de *Vincitifer* au Venezuela (Moody & Maisey 1994), en Colombie (Schultze & Stöhr 1996) et au Mexique offre un nouveau scénario dans lequel une connexion marine a existé entre la Téthys et les bassins intérieurs et marginaux du Brésil durant l'Aptien et peut-être également l'Albien. Cette hypothèse est confirmée par les données fournies par les foraminifères suggérant un échange des eaux superficielles entre le bassin du

Sergipe et la « Téthys centrale nord-Atlantique » (Koutsoukos 1992 ; Moody & Maisey 1994).

La présence de *Vincitifer* au Queensland (Australie) constitue la première citation Pacifique de ce poisson. Cette donnée, complétée par la présence de *Vincitifer* dans le Crétacé supérieur d'Argentine, confirme l'idée de Moody & Maisey (1994) en supposant une distribution étendue tout autour des limites du continent gondwanien.

Les dents de *Vincitifer* sont minuscules et disposées sur une seule rangée. Maisey (1994) considère *Vincitifer* comme un organisme filtreur se nourrissant de plancton. Cette interprétation est fondée sur les comparaisons avec les Actinopterygii modernes, tels que *Polyodon*, qui, comme *Vincitifer*, présentent des prémaxillaires et des maxillaires peu mobiles, une denture réduite, un système de fentes branchiales bien développé et dont les différentes régions de la bouche ne sont pas protractiles. Wilby & Martill (1992) ont signalé la présence d'un poisson désarticulé dans la région viscérale d'un *Vincitifer*. Le contenu stomacal de l'un des spécimens que j'ai observé comportait des restes d'un ou de plusieurs petits poissons désarticulés (essentiellement os dermiques, vertèbres et écailles d'un petit téléostéen indéterminé). Ceci confirme l'observation de Wilby & Martill et indique un régime piscivore comme celui des autres membres de la famille.

Famille ASPIDORHYNCHIDAE  
Nicholson *et* Lydekker, 1889

Genre *Aspidorhynchus* Agassiz, 1833

*Esox* Blainville, 1818 : 332.

*Aspidorhynchus* Agassiz, 1833 : 14.

*Sauropsis* Agassiz, 1844 : 122 (nommé seulement).

*Pholidophorus* Phillips, 1871 : 180.

*Belonostomus* (?) Phillips, 1871 : fig. 3.

ESPÈCE-TYPE. — *Esox acutirostris* Blainville, 1818.

ESPÈCES INCLUSES. — *Aspidorhynchus acutirostris* (espèce-type), *A. euodus*, *A. fisheri*, *A. crassus*, *A. sphenodes*, *A. antarcticus* et *Aspidorhynchus* sp. « 1 ».

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aspidorhynchidae caractérisé par les dents bien développées sur les prémaxillaires ; un supramaxillaire présent ; le maxillaire effilé avec

une expansion lamellaire émise par le bord dorsal ; les os du neurocrâne non fusionnés ; le parasphénoïde denté ; le lobe inférieur de la nageoire caudale plus long que le supérieur ; les centres uraux 1 et 2 individualisés ; les hypuraux 1 et 2 indépendants, appendus chacun à un centre vertébral ; les écailles de la ligne latérale principale de même dimension que celles des rangées immédiatement supérieure et inférieure ; l'absence de ganoïne sur les écailles.

## INTRODUCTION

Le genre *Aspidorhynchus* fait partie des plus anciens poissons fossiles décrits, puisqu'il a été figuré par Knorr (1775, pl. XXIII, XXIV). Ce genre, connu dans les couches datées du Bathonien jusqu'au Tithonien d'Europe, de Cuba et d'Antarctique, a été également signalé dans le Crétacé inférieur d'Australie (Etheridge 1872), bien que cette indication, sans description ni figuration, nécessite d'être confirmée. Le genre *Aspidorhynchus* fut créé par Agassiz (1833) pour désigner le poisson du Tithonien de Solnhofen en Bavière, décrit précédemment comme *Esox acutirostris* par Blainville (1818) et Kruger (1823). Les *Aspidorhynchus* de Solnhofen ont déjà fait l'objet de nombreuses études et ont été signalés à diverses reprises avec différents noms d'espèce : *A. longissimus* par Münster (1842) ; *A. speciosus* par Agassiz (1844a) ; *A. mandibularis* par Agassiz (1844b) et par Wagner (1863) ; *A. ornatissimus* par Agassiz (1842-1844) et par Winkler (1871) ou confondus avec une espèce du genre *Belonostomus*, *B. microcephalus* Winkler (1861). Egerton (1845) a décrit *A. eodus* du Callovien de Grande-Bretagne. Puis, deux autres espèces furent signalées en Angleterre : *A. fisheri* Egerton (1854) du Purbeckien et *A. crasus* Woodward (1890b) du Bathonien, donc le plus ancien *Aspidorhynchidae*. Par la suite, Sauvage (1893) décrit *A. sphekodes* du Kimméridgien de l'Ain, France. Une bonne mise au point des connaissances acquises au XIX<sup>e</sup> siècle peut être consultée dans le *Catalogue of Fossil Fishes* de Woodward (1895).

En 1906, Assmann a effectué une révision anatomique de *A. acutirostris* de Solnhofen ; la même année, Heineke (1906) signale la présence de cette espèce dans les calcaires de Nüßlingen, Allemagne. Quelques années plus tard, Woodward (1916) a révisé les *Aspidorhynchidae* du Wealdien et du Purbeckien anglais. Dans le

même travail il décrit le neurocrâne d'un poisson considéré par lui comme un *Aspidorhynchus* sp., spécimen qui sera postérieurement étudié par Rayner (1948). Patterson (1975) a démontré qu'il s'agissait d'un *Caturidae*. White (1942) a signalé la présence d'*Aspidorhynchus* à Cuba. Ce matériel sera discuté plus loin. Saint-Seine (1949) a démontré à Cerin la présence d'*Aspidorhynchus acutirostris* et de *Belonostomus tenuirostris* en les comparant avec les faunes de Solnhofen. Schultze (1966) a décrit l'histologie des écailles d'*Aspidorhynchus* et de *Belonostomus* et a signalé l'absence de ganoïne chez le premier. Richter & Thomson (1989) ont décrit deux *Aspidorhynchidae* de l'île James Ross en Antarctique. Le premier, un spécimen incomplet, a été désigné comme l'holotype d'*A. antarcticus*, en se fondant essentiellement sur la forme et l'histologie des écailles. Le second a été rapporté à *Aspidorhynchus* sp. d'après l'histologie des écailles (absence de ganoïne).

## *Aspidorhynchus acutirostris* (Blainville, 1818)

Figuré seulement, Knorr 1775 : 38, pls XXIII, XXIV.  
*Esox acutirostris* Blainville, 1818 : 332.  
*Aspidorhynchus acutirostris* Agassiz, 1833 : 478 ; 1844 : 136, pl. XLVI. — Wagner 1863 : 680. — Vetter 1881 : 83. — Woodward 1895 : 419, fig. 42.  
*Aspidorhynchus longissimus* Münster, 1842 : 44.  
*Aspidorhynchus speciosus* Agassiz, 1844 : 137, pl. XLV.  
*Aspidorhynchus ornatissimus* Agassiz, 1842-1844 : 138, pl. XLVII. — Winkler 1871 : 183, figs 11, 12.  
*Aspidorhynchus mandibularis* Agassiz, 1844 : 138. — Wagner 1863 : 684.  
*Belonostomus microcephalus* Winkler, 1861 : 26, fig. 4.  
*Aspidorhynchus* Reis 1887 : 151, pl. I, figs 1-3, 6, 7 ; pl. II, figs 1-4, 7.

HOLOTYPE. — As.V.509a, b, NR.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Tithonien de Solnhofen, Bavière, Allemagne.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Calcaires lithographiques de l'Ain, France (Kimméridgien supérieur), de Solnhofen (Tithonien<sup>4</sup> de Bavière) et de Nüßlingen.

4. À l'origine, le terme correctement utilisé pour le stratotype est le Portlandien (Grande-Bretagne), mais ce stratotype, incomplet, entraîne de grandes difficultés d'interprétation avec les terrains d'Allemagne et de France. Le terme de « Tithonique » employé par les Allemands sera remplacé par celui de « Tithonien », actuellement en cours de validation par le UISG.

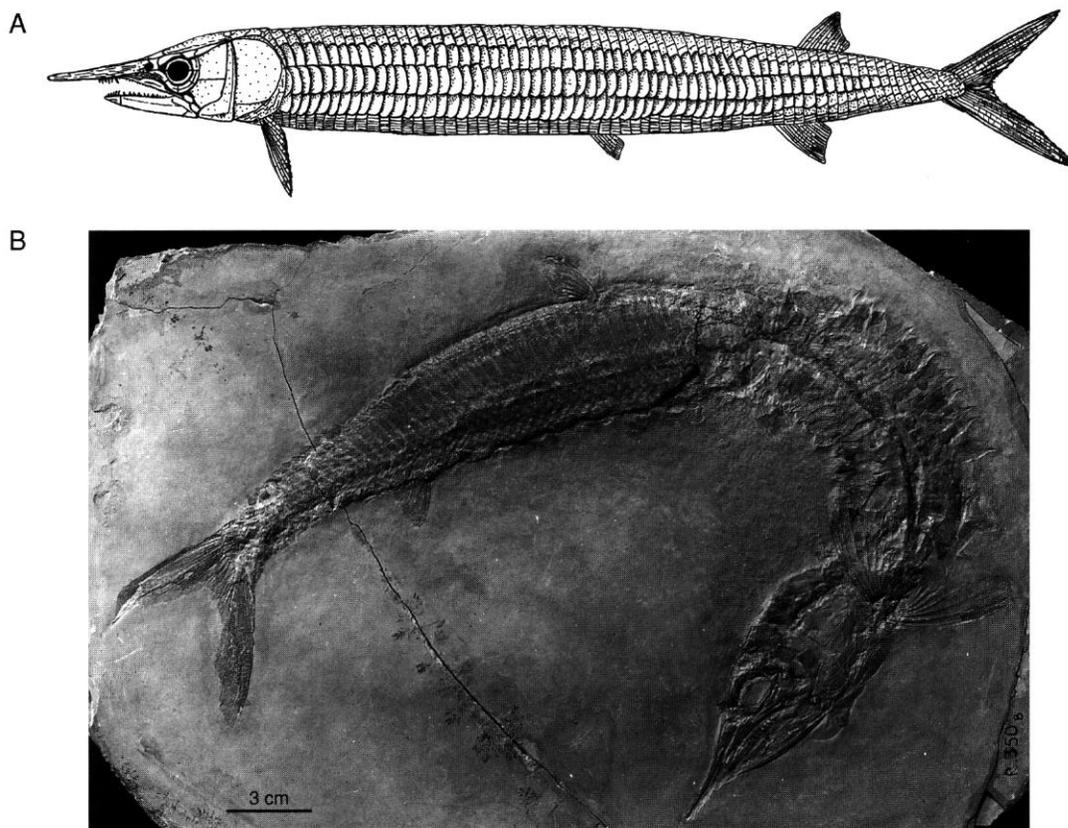


FIG. 30. — *Aspidorhynchus acutirostris* : **A**, reconstitution du corps d'après le spécimen FMNH-UC2033 ; **B**, vue générale du corps (MNHN R-350b).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de grandes dimensions, atteignant une longueur d'environ 1 m ; hauteur maximum du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un huitième de la longueur standard ; prémaxillaires correspondant approximativement au quart de la longueur totale du crâne ; pré-dentaire, cinq fois plus long que haut, représentant le quart de la longueur du dentalosplénial ; dents du maxillaire petites ; lobe inférieur de la nageoire caudale de 5 à 15 % plus allongé que le lobe supérieur ; ornementation des os dermiques et des écailles discrète, formée de stries chez les individus adultes.

MENSURATIONS. — Les mensurations prises sur le spécimen le plus complet d'*A. acutirostris* sont indiquées dans le tableau de la figure 5.

#### GÉNÉRALITÉS

*Aspidorhynchus acutirostris* (Fig. 30) est le plus grand représentant de la famille des Aspidorhyn-

chidae. Le rostre est relativement court par rapport à ceux de *Vinctifer* ou de *Belonostomus*. Il atteint une longueur totale équivalant au quart de la longueur de la tête. Cette dernière représente, elle-même, environ un quart de la longueur du poisson mesurée depuis l'extrémité du rostre jusqu'à la nageoire caudale.

Les écailles de la ligne latérale ont une taille identique à celles des rangées immédiatement supérieure et inférieure. Les écailles sont disposées selon approximativement soixante-dix rangées transversales depuis le bord postérieur du supra-cléithrum jusqu'à l'origine de la caudale. La nageoire pelvienne s'insère au niveau de la trente et unième rangée transversale d'écailles, la nageoire anale correspond à la quarante-neuvième rangée et la nageoire dorsale à la cinquante-

deuxième rangée. La formule ptérygienne est la suivante :

$$\begin{array}{r} 52 \\ \hline 31 \quad 49 \quad 64 \end{array} \quad 70$$

Le lobe inférieur de la nageoire caudale est de 5 à 15 % plus long que le lobe supérieur.

#### DESCRIPTION

*A. acutirostris* a fait l'objet de nombreux travaux (Reis 1887 ; Zittel 1887 ; Woodward 1895 ; Assmann 1906). Pour cette raison, la présente description se concentre sur les différences d'interprétation entre ces auteurs. Elle est comparative afin de préciser les caractères autapomorphes du genre et de l'espèce, afin également de discuter les caractères partagés au minimum avec un autre taxon appartenant à la même famille.

#### DESCRIPTION DU SQUELETTE CRÂNIEN

##### *Os du toit crânien*

Le crâne d'*A. acutirostris* présente la même disposition et les mêmes variations que chez les autres *Aspidorhynchidae*.

Assmann (1906, fig. 5) a discuté et présenté une reconstitution du toit crânien d'*A. acutirostris*, bien que les sutures du spécimen étudié soient difficilement discernables. Il a admis la présence d'un rostral, d'une paire de frontaux, d'un pariétal impair, et d'une paire d'« *occipitalia superiora* ». Le moulage du spécimen (n° ASI1242, Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und historische Geologie, Munich) et la majorité des spécimens que j'ai observés révèlent que la disposition la plus fréquente d'*A. acutirostris* est identique à celle de *V. comptoni*, avec en particulier une paire d'extrascapulaires et une paire de post-temporaux (respectivement « pariétal impair » et « *occipitalia superiora* » de Assmann).

**Prémaxillaires.** Ils se présentent sous forme des tubes rostraux, un peu plus petits que chez *Vinctifer* et munis de dents bien développées sur presque toute leur longueur.

Je n'ai jamais observé le petit os appelé « prémaxillaire » par Assmann (1906) et placé latéralement à la base du rostre. Maisey (1991) a noté l'absence de prémaxillaire libre chez *A. acutiros-*

*tris* et *B. tenuirostris* et suggéré l'éventuelle fusion de cet os avec le rostre, formé lui-même par le rostral, les dermoethmoïdes latéraux et le vomer. Il signale, en effet, la présence de dents sur le rostre qui pourraient impliquer l'existence d'un composant prémaxillaire, tout en envisageant que ces dents soient portées par le vomer ou les dermoethmoïdes latéraux. Que le prémaxillaire soit libre (Assmann 1906), fusionné au rostre (Maisey 1991 ; Lambers 1991) ou éventuellement absent (possibilité envisagée par Maisey), sa participation à la formation du rostre était accessoire selon tous ces auteurs. Pour moi, chez *Aspidorhynchus* comme chez *Vinctifer*, le rostre est essentiellement formé par les prémaxillaires, le rostral étant court et indépendant.

##### *Os de la joue*

La série des infraorbitaux (Io, Fig. 31) comprend cinq os, le premier (Io 1) et le dernier (Io 5) étant les plus allongés comme chez *Vinctifer*. L'infraorbitaire antérieur (Io 1) entre en contact ventralement avec l'expansion lamellaire du maxillaire qui est située à mi-longueur de l'os et s'accole au nasal antéro-dorsalement. La partie postéro-inférieure de l'os et le second infraorbitaire (Io 2) doublent le bord dorsal de l'entoptérygoïde. Les infraorbitaux 3, 4 et 5 recouvrent, comme chez les autres *Aspidorhynchidae*, le bord antérieur des postorbitaux.

Les os circumorbitaires sont complétés au-dessus de l'orbite par un supraorbital et un dermosphénotique dont la forme et l'extension sont comparables à celles de *V. comptoni*.

Il existe deux grands postorbitaux recouvrant le bord antérieur du préopercule.

Reis (1887), Zittel (1887) et Woodward (1895) ont indiqué l'existence d'un os supplémentaire, de forme triangulaire, situé entre le postorbitaire supérieur et le préopercule (l'os X de Reis 1887). Woodward (1918) n'admet pas son existence, estimant qu'il s'agit d'une cassure et non d'une suture. J'ai observé que la branche verticale du préopercule était toujours exposée à l'extérieur, ce qui donne raison à Woodward.

Le dermosphénotique (Fig. 31) atteint le préopercule vers l'arrière, contrairement à l'opinion de Maisey (1991).

Le rameau horizontal du préopercule semble plus

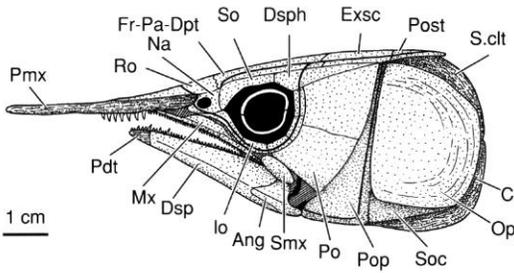


FIG. 31. — *Aspidorhynchus acutirostris* : reconstitution du crâne d'après MNHN R-350b. **Ang**, angulaire ; **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénétique ; **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariététo-dermoptérotique ; **lo**, infraorbitaire ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **Ro**, rostral ; **S.clt**, supraoccipital ; **Smx**, supramaxillaire ; **So**, supraorbitaire ; **Soc**, supraoccipital.

court que chez *Vinctifer*. Contrairement à *V. comptoni*, le canal préoperculaire envoie des canalicules relativement peu nombreux et simples.

#### Série operculaire

L'opercule et le sous-opercule se rapprochent beaucoup de ce qui a été décrit chez *Vinctifer comptoni*.

#### Mâchoire supérieure

**Maxillaire (Mx).** (Figs 31, 32) Plus court que la mandibule, il a une hauteur constante, exception faite d'une expansion lamellaire arrondie émise par le bord dorsal de l'os à mi-longueur. En coupe transversale, l'os est comprimé latéralement dans sa partie postérieure et dorso-ventralement dans son tiers antérieur. Le bord oral est muni d'une rangée de petites dents de mêmes dimensions.

**Supramaxillaire (Smx).** (Fig. 31) Unique, il est ovale, sa longueur correspond au quart de celle du maxillaire ; il est situé au-dessus de l'angle postéro-supérieur du maxillaire. Chez *Aspidorhynchus* et *Belonostomus*, l'os considéré comme un supramaxillaire ne se trouve pas dans la même disposition que chez les autres Actinopterygii. Je le considérerai donc comme étant homologue au supramaxillaire d'*Amia* et des Teleostei, d'autant plus que cette homologie reste à prouver.

La mâchoire supérieure se distingue donc de celle de *Vinctifer* par l'absence de grande plaque posté-

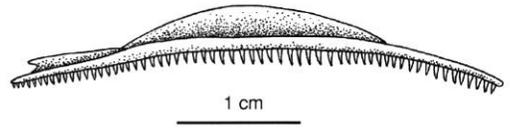


FIG. 32. — *Aspidorhynchus acutirostris* : reconstitution du maxillaire.

rieure au maxillaire et par la présence d'un supra-maxillaire.

#### Mâchoire inférieure

Le prédentaire (Fig. 31), comme chez *Vinctifer comptoni*, est beaucoup plus court que les prémaxillaires. Il est cinq fois plus long que haut et sa longueur est égale au quart de celle du dentalosplénial. Il est triangulaire et uni au reste de la mandibule par une suture verticale. Les bords oraux du prédentaire sont munis d'une rangée de dents de grandes dimensions alternant avec des dents plus petites. Le dentalosplénial est bas au niveau de la symphyse, il s'accroît vers l'arrière pour former le processus coronoïde, peu marqué mais plus développé que celui de *Vinctifer comptoni*. Les dents sont toutes de mêmes dimensions, grandes, bien que légèrement plus petites que celles du prédentaire. L'angulaire est réduit, il est semblable à celui de *V. comptoni*. Je n'ai pas distingué d'os susangulaire comme Assmann (1906). L'articulaire est en forme de cheville et forme avec l'angulaire la fossette d'articulation pour le carré. Contrairement à *Vinctifer comptoni*, le rétroarticulaire n'a pu être observé et semble être fusionné à l'articulaire.

#### Ornementation

L'ornementation de la surface des os crâniens est beaucoup plus discrète que chez *Vinctifer*, bien que des stries puissent être présentes notamment chez les plus grands individus.

#### Denture

On distingue deux sortes de dents : les grosses dents, alternant avec des dents de petites dimensions et visibles sur le bord oral du dentalosplénial, du prédentaire et du prémaxillaire et les dents plus faibles, de même dimension et disposées sur les maxillaires, le vomer et les palatins.

Ce type de denture se retrouve chez les autres espèces d'*Aspidorhynchus* et chez *Belonostomus* (exception faite de *B. helgolandicus*). Il est très différent de celui de *Vinctifer* dont les dents sont toutes semblables et très faibles, y compris celles du dentalosplénial.

#### *Suspensorium et arc hyoïde*

Le carré, triangulaire et dépourvu de processus postero-ventral, est caractérisé par un épaississement de son bord postérieur contre lequel s'appuie le symplectique. L'extrémité distale de ce dernier n'atteint pas la mandibule, seul le carré assure l'articulation quadrato-mandibulaire. Cette disposition, trouvée également chez *Belonostomus*, est différente de celle de *Vinctifer* (double articulation).

Je n'ai pas observé l'autopalatin. L'ectoptérygoïde est moins trapu que celui de *Vinctifer*, il comprend une branche antérieure et une branche postérieure un peu plus courte qui recouvre l'entoptérygoïde et est recouverte partiellement par le carré. Le métaptérygoïde est très semblable à celui de *Vinctifer*. Contrairement à ce dernier, l'entoptérygoïde est entièrement couvert de dents minuscules comme celles de l'ectoptérygoïde. L'hyomandibulaire est trapu, moins haut que celui de *V. comptoni*, et présente une lamelle antérieure très développée, presque aussi large que le corps de l'os. Le cératohyal proximal, le cératohyal distal et l'hypohyal sont comparables à ceux de *Vinctifer*. L'interhyal n'a pas été observé. On peut compter treize rayons branchiostèges, semblables à ceux de *Vinctifer*.

#### *Neurocrâne*

Le modèle d'ossification neurocrânien (Fig. 33) est identique à celui décrit chez *Vinctifer* et *Belonostomus* (Brito 1992). Les différences concernent le degré d'ossification. Chez *A. acutirostris*, comme chez l'*Aspidorhynchus arawaki* du Jurassique de Cuba, les os de l'endocrâne ne sont jamais fusionnés, même chez les individus de grande taille (BMNH P.972b, P.37777).

Le parasphénoïde (Fig. 33) est fin, fragile, il a une section transversale en forme de « T » en arrière de la région ethmoïdienne. Vers l'avant, au-delà de la région ethmoïdienne, l'os, fourchu, est aplati dorso-ventralement. Comme chez

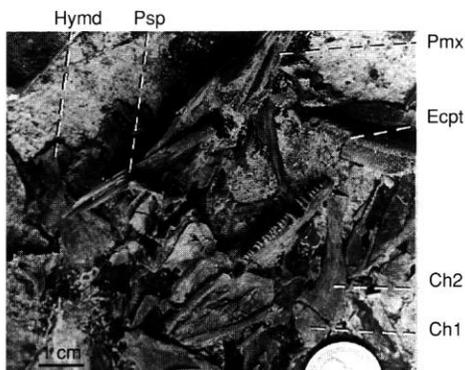


FIG. 33. — *Aspidorhynchus acutirostris*, spécimen BMNH 972-P : vue générale du neurocrâne. Ch1, cératohyal proximal ; Ch2, cératohyal distal ; Ecpt, ectoptérygoïde ; Hymd, hyomandibulaire ; Pmx, prémaxillaire ; Psp, parasphénoïde.

*V. comptoni* il porte une seule paire de processus ascendants avec, à mi-longueur de chacun, un foramen pour l'artère pseudo-branchiale efférente. Contrairement au parasphénoïde de *V. comptoni*, celui de *A. acutirostris* présente une plage dentée au niveau du processus ascendant.

Je n'ai pas observé le vomer, mais Assmann (1906) l'a décrit chez une espèce « proche » du Lias<sup>5</sup>. Il s'agit d'un vomer impair, en forme de baguette très fine et fragile, mesurant 12 mm de longueur et présentant un grand nombre de dents. Chez l'espèce d'*Aspidorhynchus* du Jurassique de Cuba que j'ai examinée (Fig. 34), le vomer est massif, trois fois plus long que large, arrondi vers l'avant. Il est garni de nombreuses dents minuscules et présente latéralement un bord déprimé net correspondant aux zones recouvertes par les extrémités du parasphénoïde.

#### *Squelette post-crânien*

##### *Nageoires paires*

La ceinture scapulaire est identique à celle de *V. comptoni*. Les nageoires pectorales, bien développées, comprennent dix lépidotriches dont le premier est dichotomisé dans sa région distale et les suivants segmentés quatre fois longitudinalement. Les pelviennes sont plus grandes que celles

5. Le vomer semble bien appartenir à un *A. acutirostris*. Un doute subsiste quant à l'exactitude de l'âge du spécimen en question.

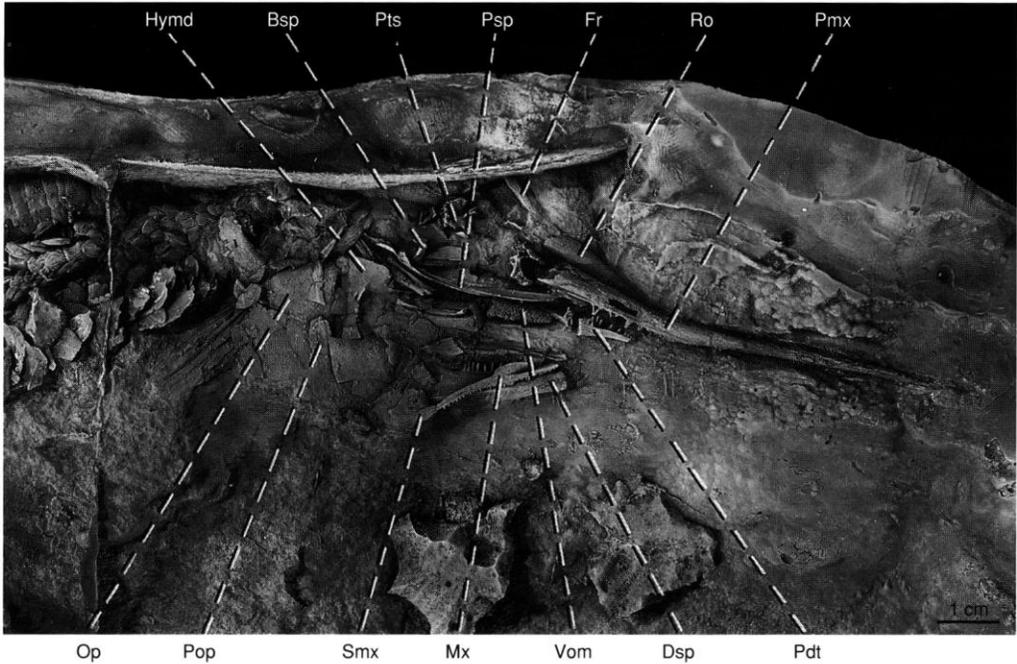


FIG. 34. — *Aspidorhynchus arawaki* n.sp. n° USNM-018648, holotype du Jurassique de Cuba : crâne et partie antérieure du corps. **Bsp**, basisphénoïde ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr**, frontal ; **Hymd** ; hyomandibulaire ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **Psp**, parasphénoïde ; **Pts**, ptérosphénoïde ; **Ro**, rostral ; **Smx**, supramaxillaire ; **Vom**, vomer.

de *V. comptoni*. Elles comptent neuf lépidotriches. Les nageoires pectorales et pelviennes sont garnies de nombreux petits fulcres.

#### *Nageoires impaires*

Triangulaires, elles sont placées très en arrière du corps.

La nageoire dorsale est composée de quinze lépidotriches dont les deux premiers ne sont pas bifurqués. La nageoire anale compte seize lépidotriches ; comme chez *Vinctifer*, la longueur maximale de la nageoire est atteinte par le cinquième lépidotriche.

À cause de la conservation imparfaite de l'endosquelette, les éléments endochondraux du squelette des nageoires dorsale et anale sont très difficiles à mettre en évidence. Les axonostes sont allongés mais, contrairement à *Vinctifer*, n'atteignent pas les centres vertébraux.

#### *Nageoire caudale*

Le lobe inférieur est de 5 % à 15 % plus long

que le supérieur (Richter & Thomson 1989). Ce dernier est composé d'avant en arrière de trois rayons courts et non segmentés, de quatre rayons segmentés transversalement, le quatrième atteignant la longueur maximale, et de huit ou neuf rayons segmentés et dichotomes. Le lobe inférieur comprend environ quatre rayons non segmentés, quatre ou cinq rayons segmentés transversalement, le quatrième ou le cinquième atteignant la longueur maximale et neuf à onze rayons segmentés et dichotomes. Ces observations confirment celles de Richter & Thomson (1989) qui ont admis une variation de dix-neuf à vingt-et-un du nombre des « rayons principaux » de l'espèce de Solnhofen.

De nombreux spécimens n'ont pas de centres uraux, parfois même de centres préuraux, ossifiés. Les quatre éléments préuraux (Fig. 35A, B) sont des arcs neuraux et des épines neurales complètes et des arcs hémaux et des épines hémales à peine modifiées par rapport à celles qui les précèdent.

**Éléments uraux.** Il y a deux centres uraux (Fig. 35A, B). La flexion dorsale du rachis est nette à partir du premier (U1) au-dessus duquel je n'ai pas vu d'arc neural, mais cela peut être une question de conservation. Contrairement à *Vinctifer*, les centres uraux 1 et 2 ne sont pas fusionnés.

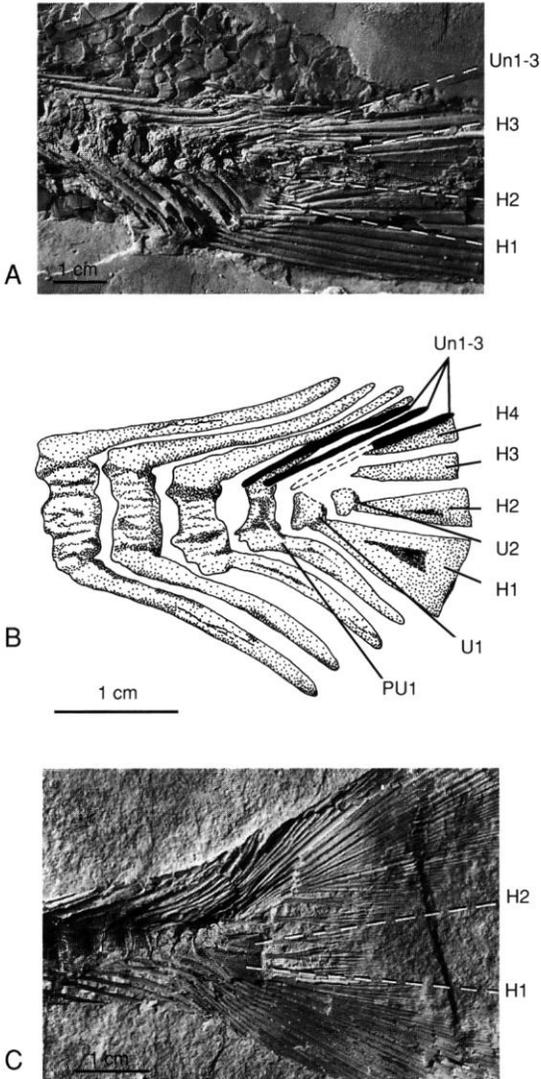


FIG. 35. — *Aspidorhynchus acutirostris*, **A**, endosquelette caudal (FMNH 25074) ; **B**, reconstitution simplifiée de l'endosquelette de la nageoire caudale d'après les spécimens FMNH 25074 et FMNH 25304 ; **C**, endosquelette caudal (FMNH 25304). **H**, hypural ; **PU**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uro-neural.

Les hypuraux (Fig. 35A-C) sont au minimum au nombre de quatre, les deux premiers étant infra-diastémiques. L'hypural 1, triangulaire, est élargi, les suivants diminuent régulièrement de longueur et de largeur. La présence d'un éventuel hypural 5 est possible mais non prouvée, l'élément ainsi interprété étant à la fois discret et recouvert par la base des rayons dermiques. Les deux premiers hypuraux sont indépendants l'un de l'autre, y compris dans leur région proximale, contrairement à *Vinctifer* où ils sont fusionnés et, lorsque les centres vertébraux sont ossifiés, appendus à un centre unique (= U1 + U2).

**Uroneuraux.** Trois paires d'uroneuraux sont présentes (Fig. 35A- C). L'uroneural 1 (Un1) atteint le premier centre préural (PU1), le deuxième (Un2), de même dimension, ne dépasse pas le bord postérieur du premier centre préural. Le troisième est cassé vers l'avant.

Arratia & Lambers (1996) ont figuré le complexe caudal d'*Aspidorhynchus* sp. Ces auteurs ont décrit, chez les Pachycormidae, des « uroneuraux » impairs et médians correspondant à une épine neurale complète + un arc incomplet d'une vertèbre préurale ou urale. Les guillemets indiquent qu'ils ne sont pas les homologues des uroneuraux des Teleostei ; cette hypothèse ne pourrait être confirmée que par l'ontogénie. Arratia & Lambers (1996) ont appliqué cette interprétation aux Aspidorhynchidae en réinterprétant l'illustration de la nageoire de *V. comptoni* présentée par Maisey (1991). En outre, pour ces auteurs, le parhypural serait fusionné aux hypuraux 1 et 2, l'arc et l'épine neurale du centre urale 1 (*sensu* Maisey 1991) seraient alors ceux du centre préural 1.

Mes observations sur la disposition des éléments caudaux d'*A. acutirostris* montrent que celle-ci est très semblable à celle de *Vinctifer*, l'unique différence étant la non-fusion des hypuraux 1 et 2 et leur attachement à deux centres uraux indépendants. Mon interprétation diffère donc de celle d'Arratia & Lambers (*op. cit.*) par la présence d'uroneuraux pairs comparables aux uroneuraux des Teleostei (Patterson 1968, 1973 ; Arratia 1991). Elle est proche de l'interprétation de Maisey dont elle ne diffère que par l'aspect de la région proximale des hypuraux 1 et 2. Je n'ai pas observé d'arc neural et d'épine neurale complète

au-dessus du centre ural 1 chez *Aspidorhynchus*, structure qui existe chez les autres genres. Il peut s'agir là d'une question de fossilisation.

### Écailles

Les écailles sont de type « ganoïde », très épaisses, et montrent bien l'articulation « *peg and socket* ». Les écailles du flanc du corps sont formées de trois rangées de mêmes dimensions. Elles sont ornées de tubercules et/ou de rides suivant les spécimens. Dorsalement, par rapport aux écailles du flanc, on trouve deux rangées de petites écailles ornées de tubercules et l'écaille faîtière portant des stries parallèles longitudinales serrées. Plus ventralement on compte cinq ou six rangées de petites écailles rectangulaires et lisses, identiques à celles de *Vinctifer*.

**Microstructure des écailles.** En microscopie électronique à balayage, la surface externe des écailles diffère de celle de *Vinctifer* par l'absence de petits tubercules de ganoïne. Schultz (1966, fig. 46d) a observé que les écailles d'*Aspidorhynchus* sont dépourvues de ganoïne et sont formées d'une plaque basale constituée d'os cellulaire et traversée par de nombreux canalicules de Williamson. Sur les écailles de la ligne latérale principale d'un individu juvénile, j'ai observé la présence d'une fine couche superficielle très semblable à de la ganoïne (Fig. 36). Il en ressort que la présence de ganoïne sur les écailles d'individus jeunes et sur les os dermiques d'*Aspidorhynchus* rend difficile l'utilisation de ce caractère pour la systématique.

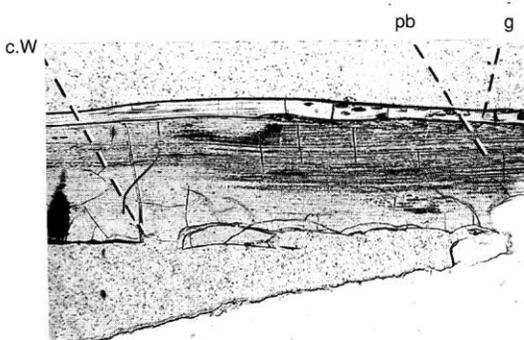


FIG. 36. — *Aspidorhynchus acutirostris* : lame mince d'une écaille en lumière naturelle. c.W, canal de Williamson ; g, ganoïne ; pb, plaque basale osseuse.

### AUTRES ESPÈCES D'*Aspidorhynchus*

#### *Aspidorhynchus euodus* Egerton, 1845

*Aspidorhynchus euodus* Egerton, 1845 : 431.

HOLOTYPE. — BMNH. P-40518.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Callovien de Christian Melford, Wiltshire et de Peterborough, Cambridgeshire, Angleterre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de moyennes dimensions, atteignant une longueur d'environ 40 cm ; prémaxillaires correspondant environ au tiers de la longueur totale du crâne ; dents du maxillaire grandes ; prédentaire trois fois plus long que haut ; une grande dent médiane à la partie postérieure du prédentaire ; os du crâne et écailles ornements de petites rugosités.

#### DESCRIPTION

*A. euodus* (Fig. 37) est une espèce dont la nageoire caudale reste inconnue.

Le rostre représente un tiers de la longueur totale du crâne ; le prédentaire est allongé, sa longueur étant égale à trois fois sa hauteur maximale. Cet os présente une grande dent médiane localisée à sa partie postérieure. Les os crâniens sont ornés de granulations et de rugosités. Les écailles présentent une forte rugosité (Richter & Thomson 1989).

Les différences significatives vis-à-vis des autres espèces du genre sont : (1) la présence d'une grande dent médiane localisée dans la partie postérieure du prédentaire, ne différant de celle de l'espèce du Jurassique de Cuba que par sa taille plus importante ; (2) les grandes dimensions des dents du maxillaire ; (3) l'ornementation des écailles.

#### *Aspidorhynchus fisheri* Egerton, 1854

*Aspidorhynchus fisheri* Egerton, 1854 : 434, pl. VI.

HOLOTYPE. — Dorchester Museum.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Kimméridgien de Swanage, Dorsetshire, Angleterre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de moyennes dimensions, atteignant une longueur d'environ

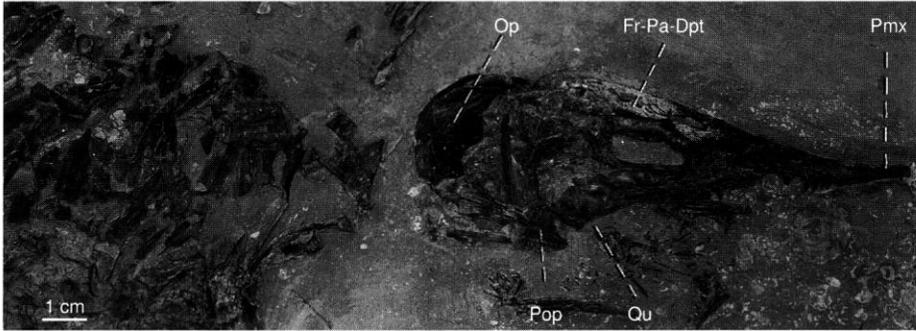


FIG. 37. — *Aspidorhynchus euodus* BMNH 40518-P : crâne et partie antérieure du corps. **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariétéo-dermoptérotique ; **Op**, opercule ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **Qu**, carré.

40 cm ; hauteur maximum du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un septième de la longueur standard ; prémaxillaires correspondant environ au tiers de la longueur totale du crâne ; dents du maxillaire petites ; prédentaire petit, aussi long que haut, représentant un septième de la longueur du dentalosplénial ; os dermiques ornés de tubercules minuscules ; écailles ornées de stries perpendiculaires au bord postérieur.

La formule ptérygienne est la suivante :

$$\begin{array}{ccc} & 50 & \\ \hline 34 & 47 & 63 \end{array} \quad ?$$

Les écailles du flanc sont ornées de stries développées sur le bord postérieur (Woodward 1895 ; Richter & Thomson 1989).

DESCRIPTION

Cette espèce diffère de l'espèce-type par la forme plus allongée de son corps et ses dimensions inférieures. Le rostre (= prémaxillaire, Fig. 38) représente environ le tiers de la longueur du crâne. Le prédentaire, de très petites dimensions, aussi long que haut, représente un septième de la longueur du dentalosplénial.

REMARQUE

L'espèce a fait l'objet d'une excellente redescription par Woodward (1918) sur laquelle il n'est pas nécessaire de revenir, exception faite de l'interprétation du toit crânien. Woodward estime que ce dernier est composé d'un rostral impair, d'une paire de grands frontaux, d'une paire de pariétaux, petits et larges, parcourus pos-

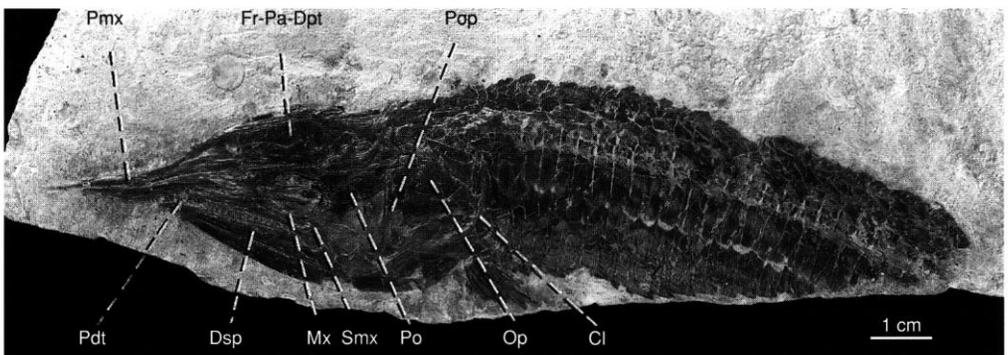


FIG. 38. — *Aspidorhynchus fisheri* BMNH 28621-P : crâne et partie antérieure du corps. **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariétéo-dermoptérotique ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Smx**, supramaxillaire.

térieurement par le « canal transversal » et suivis d'une masse osseuse écrasée représentant probablement les épitotiques fusionnés. Je pense plutôt que, comme chez les autres *Aspidorhynchidae*, le spécimen en question présente des fronto-pariétodermoptérotiques, suivis d'une paire d'extrascapulaires traversés par la commissure supratemporale, et d'une paire de post-temporaux, mal conservés. L'ensemble du crâne est ainsi comparable à celui d'*A. acutirostris*.

### *Aspidorhynchus crassus* Woodward, 1890b

*Sauropsis mordax* Agassiz, 1844 : 122 (nommé seulement).

*Pholidophorus minor*? Phillips, 1871 : 180.

*Belonostomus flexuosus* Phillips, 1871 : fig. 3.

*Aspidorhynchus* sp. Woodward, 1888 : 355.

*Aspidorhynchus crassus* Woodward, 1890b : 295.

SYNTYPES. — BMNH. P-39199 et P-39200 ; P-877a, b ; P-4274 ; P-8594 ; P-3720a-f ; P-11095 ; P-11184 ; P-41294 ; P-45483 ; P-45484 ; P-45485 ; P-45486 ; P-45487 ; P-45488P-45489 ; P-99901.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Bathonien d'Oxfordshire, Angleterre.

### DESCRIPTION

Cette espèce, connue par son squelette crânien, est la plus ancienne de la famille des *Aspidorhynchidae*.

Le crâne a une longueur totale de 3,5 cm ; le rostre (Fig. 39), formé par les prémaxillaires, est égal aux deux tiers de la longueur totale du crâne. Compte tenu des proportions du crâne, et par comparaison avec ce que l'on connaît des autres *Aspidorhynchus*, on peut admettre qu'*A. crassus* ne dépassait pas 20 cm de longueur totale. Ces mesures comparatives sont proches de celles d'autres espèces d'*Aspidorhynchus*

d'Angleterre (*A. euodus* et *A. fisheri*) et de l'espèce connue en France (*A. sphekodes*). Les dents marginales sont disposées selon une rangée unique. Celles du prémaxillaire sont grandes, diminuant de longueur vers l'avant. Les dents du maxillaire sont plus petites. Les dents du dentalosplénial sont grandes, trapues et décroissent vers l'avant.

### REMARQUES

Le fait que l'espèce *A. crassus* soit découverte au Bathonien ne paraît pas constituer un argument pour la validité de ce taxon. Aucune autapomorphie n'ayant encore été retenue pour cette espèce, la validité taxinomique d'*A. crassus* me paraît donc douteuse et nécessite une confirmation.

### *Aspidorhynchus sphekodes* Sauvage, 1893

*Aspidorhynchus sphekodes* Sauvage, 1893 : 431, pl. VIII, fig. 1.

HOLOTYPE. — Numéro 1224 de la collection Roche du Muséum d'Histoire naturelle d'Autun.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Kimméridgien supérieur des calcaires d'Orbagnoux, Ain, France.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de petites dimensions, atteignant une longueur d'environ 27 cm ; corps très effilé dont la hauteur maximale, au niveau de l'opercule, correspond à environ un treizième de la longueur standard ; prémaxillaires correspondant environ à la moitié de la longueur totale du crâne ; dents des os maxillaires et mandibulaires petites, de mêmes dimensions ; ornementation des os dermiques et des écailles formée de tubercules et de stries.

### DISCUSSION

L'espèce *A. sphekodes* a été créée par Sauvage (1893) pour un spécimen unique, caractérisé par ses faibles dimensions et un rapport entre la hauteur maximale du corps et la longueur standard d'environ un douzième. Ce spécimen (Fig. 40) est presque complet. Seuls manquent le prédentaire, une partie de la nageoire pectorale, la nageoire anale et le lobe supérieur de la nageoire caudale. La tête est très longue et étroite et représente environ le quart de la longueur totale du poisson ; le rostre lui-même (prémaxillaires + rostral) atteint une longueur totale équivalente à la moitié de la longueur de la tête. Le maxillaire est



FIG. 39. — *Aspidorhynchus crassus* BMNH-P-39199 : prémaxillaire en vue latérale. Pmx, prémaxillaire.



FIG. 40. — *Aspidorhynchus sphaekodes* n° 1224 du Muséum d'Autun : vue générale du corps. **Dsp**, dentalsplénial ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Smx**, supramaxillaire.

long et présente, comme l'espèce-type, une expansion lamellaire arrondie émise par le bord dorsal de l'os. Le supramaxillaire, petit, correspond à environ un cinquième de la longueur du maxillaire. La partie postérieure des prémaxillaires, les maxillaires ainsi que le dentalsplénial portent des dents marginales très discrètes de mêmes dimensions et semblables à celles de *Vinctifer*. Les écailles du flanc sont disposées sur trois rangées de mêmes dimensions. Elles sont lisses et dépourvues de ganoïne.

*A. sphaekodes* se différencie par son corps très allongé et effilé. Toutefois, c'est la petite taille des dents maxillaires et mandibulaires qui semble être l'autapomorphie la plus marquante.

REMARQUES

Les formes associées à *A. sphaekodes* sont les mêmes que dans le gisement de Cerin, et la forme effilée du corps de cette espèce peut aboutir à une confusion avec *Belonostomus tenuirostris*, l'une des espèces les plus communes à Cerin. Il est possible qu'un examen attentif de certains spécimens attribués à *B. tenuirostris*, examen portant sur la denture, la forme et les proportions relatives des écailles des rangées principales du flanc, ainsi que sur la microstructure des écailles,

permettra de reconnaître la présence d'*A. sphaekodes* à Cerin.

*Aspidorhynchus antarcticus*  
Richter et Thomson, 1989

*Aspidorhynchus antarcticus* Richter et Thomson, 1989 : 57, fig. 4.

HOLOTYPE. — BAS P. 1000a et b, BMNH (ex D.841170 British Antarctic Survey).

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Le bloc renfermant le poisson possède les caractéristiques lithologiques de la Formation Nordenkjöld (Jurassique supérieur) ; il a été découvert dans la Formation Whisky Bay (Albien), au nord de Tumbledown Cliffs, dans l'île de James Ross, péninsule Antarctique.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de moyennes dimensions, atteignant 22 cm du bord antérieur des pelviennes à l'extrémité de la nageoire caudale ; lobe inférieur de la nageoire caudale environ 24 % plus allongé que le lobe supérieur ; écailles lisses.

DESCRIPTION

Le spécimen (Fig. 41) est représenté par la région postérieure d'un individu isolé mesurant 22 cm, du bord antérieur des pelviennes à l'extrémité de la nageoire caudale. Compte tenu des données

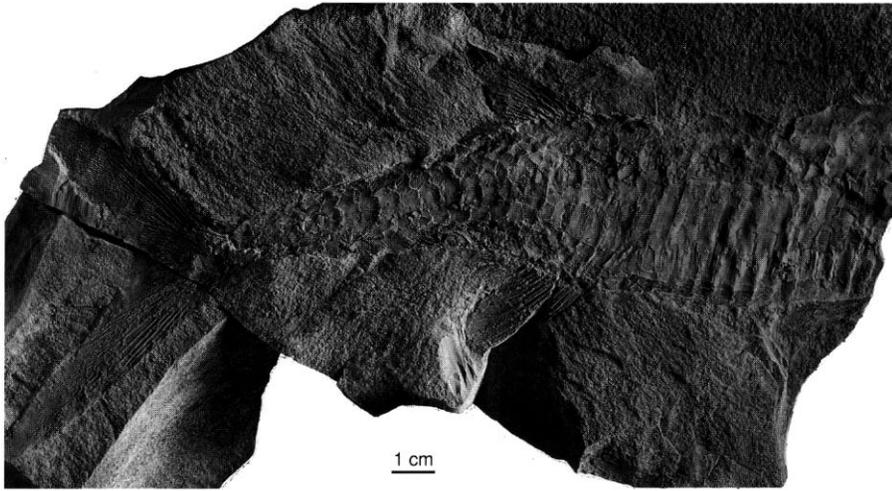


FIG. 41. — *Aspidorhynchus antarcticus* BMNH BAS P1000 : partie postérieure du corps.

méristiques et par comparaison avec *A. acutirostris*, on peut admettre qu'*A. antarcticus* ne dépassait pas 50 cm de longueur totale.

La nageoire pelvienne est incomplète et seuls quatre rayons ont pu être dénombrés. La nageoire anale possède quinze rayons dichotomisés et la dorsale onze. La nageoire caudale est fourchue. Le lobe inférieur dépasse d'environ 24 % le lobe supérieur. Celui-ci compte d'avant en arrière huit rayons non dichotomes, le huitième atteignant la longueur maximale, et huit rayons segmentés et dichotomes. Le lobe inférieur comprend sept rayons non dichotomes, le septième atteignant la longueur maximale et huit rayons segmentés et dichotomes (= les dix-huit rayons principaux de Richter & Thomson). Je n'ai pas pu faire de différence entre les rayons segmentés ou non. Cinq arcs hémaux préuraux et deux uroneuraux constituent les seuls éléments préservés de l'endosquelette caudal.

Il existe trois rangées d'écaillles longitudinales plus hautes que larges ; les deux supérieures sont comparables ; la rangée inférieure est nettement plus petite et à peine plus haute que large. Plus dorsalement, on trouve quatre ou cinq rangées de petites écaillles plus une d'écaillles faîtières. Ventralement on compte six rangées de petites

écaillles rectangulaires. Toutes les écaillles sont lisses et dépourvues de ganoïne.

#### REMARQUES

L'espèce a été créée sur la base de la morphologie des écaillles, de l'inégalité des lobes de la nageoire caudale ainsi que sur le nombre de rayons de cette nageoire. L'ensemble de ces caractères semble être suffisant pour la création d'un taxon. Un second spécimen, attribué à *Aspidorhynchus* sp., sur des critères histologiques (absence de ganoïne), a été récolté *in situ* dans la Formation Nordenkjöld (Richter & Thomson 1989). Ce spécimen est ici considéré comme un probable *Vinctifer*.

#### *Aspidorhynchus arawaki* n.sp.

HOLOTYPE. — Individu conservé à la Smithsonian Institution de Washington, sous le numéro USNM 018648 (Fig. 34).

MATÉRIEL. — En plus de l'holotype, 3 spécimens sont conservés à la Smithsonian Institution : USNM 018645, USNM 018647 et USNM 018653.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Oxfordien supérieur, Basin de Viñales, Province de Piñar del Río, Cuba.

DERIVATIO NOMINIS. — *Arawaki*, référence au peuple qui vécut originellement dans la région : les Arawaks.

DIAGNOSE. — *Aspidorhynchus* de dimensions moyennes (longueur du crâne d'environ 14 cm) ; le prémaxillaire correspond environ aux deux tiers de la longueur du crâne ; les dents maxillaires sont grandes, presque autant développées que celles des autres os maxillaires et mandibulaires ; le prédentaire, trois fois plus long que haut, représente le tiers de la longueur du dentalosplénial ; présence d'une grande dent médiane dans la partie postérieure du prédentaire, beaucoup plus marquée que chez les autres espèces du genre.

REMARQUE

White (1942) a été le premier à signaler la présence d'*Aspidorhynchus* à Cuba. Cette espèce, connue jusqu'à présent par des crânes associés à la région antérieure du corps, se distingue de toutes les autres espèces du genre par la longueur importante du rostre, par des dents de mêmes dimensions sur les os maxillaires et mandibulaires, et par la présence d'une grande dent médiane dans la partie postérieure du prédentaire.

Il s'agit du plus occidental des *Aspidorhynchus* connu avec certitude et précision car identifié sur la base des synapomorphies du genre.

DONNÉES ENVIRONNEMENTALES  
(HABITAT ET NUTRITION)

*Aspidorhynchus* est connu uniquement de dépôts marins.

Selon Viohl (1994) qui a discuté la taphonomie des poissons de Solnhofen (d'où provient l'espèce-type *A. acutirostris*), le milieu de dépôt a été caractérisé par une tranche d'eau inférieure, hypersaline, mal oxygénée et azoïque et une tranche d'eau supérieure moins salée et aérée. L'activité de courants étant minimale sur le fond, ce fut probablement l'action des tempêtes qui fut responsable de la mort brutale des poissons.

La présence d'*A. acutirostris* (ainsi que d'autres taxons dont des Aspidorhynchidae) en divers gisements du Jurassique supérieur de Bavière (Solnhofen, Eichstätt, etc.), de l'Ain (Cerin) et de Nüßlinger (Württemberg), permet de disposer d'une base de comparaison solide pour cette faune durant le Jurassique européen.

*Aspidorhynchus arawaki* de Cuba représente le témoignage le plus occidental de ce genre dans la

Téthys. La majorité des autres espèces restent limitées aux bras de mer épicontinentaux de la Téthys en France, en Allemagne et en Angleterre. Seule l'espèce *A. antarcticus*, connue dans la partie la plus méridionale du Gondwana, montre que la distribution de ce genre pouvait être cosmopolite. Un certain nombre de ces composantes fauniques ont eu leur mouvement limité, vraisemblablement par des barrières biologiques, et un rayon d'action plus restreint (espèces endémiques de divers gisements) ; d'autres (tels les Aspidorhynchidae) étaient capables de grands déplacements tout en restant dépendants des côtes (Wenz *et al.* 1994). Ceci devait probablement être le biotope des autres espèces d'*Aspidorhynchus*.

Des spécimens d'*A. acutirostris* ont été découverts avec, dans l'appareil digestif, des restes de proies rapportés à ? *Anaethalion mayri*, *Pholidophorus macrocephalus*, *Anaethalion* sp., confirmant ainsi le mode de vie prédateur et le régime piscivore de cette espèce (Viohl 1987). Ceci devait être le régime alimentaire des autres espèces du genre, y compris d'*A. sphaekodes* dont les dents mandibulaires sont de petites dimensions.

Famille ASPIDORHYNCHIDAE  
Nicholson *et* Lydekker, 1889

Genre *Belonostomus* Agassiz, 1834

*Aspidorhynchus* Agassiz, 1833.

*Belonostomus* Agassiz, 1834.

*Ophirachis* Costa, 1856 : 13.

*Hemirhynchus* Kner, 1867 : 182.

*Diphyodus* – Lambe 1902 : 30.

ESPÈCE-TYPE. — *Aspidorhynchus tenuirostris* Agassiz, 1833.

ESPÈCES INCLUSES. — *Belonostomus tenuirostris* (espèce-type), *B. münsteri*, *B. cinctus*, *B. crassirostris*, *B. dorsetensis*, *B. longirostris*, *B. hooley*, *B. belgolandicus*, *Belonostomus* sp. « 1 », *Belonostomus* sp. « 2 » et *Belonostomus* sp. « 3 ».

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aspidorhynchidé caractérisé par la présence de dents sur les prémaxillaires ; prédentaire de taille identique ou légèrement inférieure à celle du prémaxillaire ; un supramaxillaire présent ; maxillaire effilé avec une expansion lamellaire émise par le bord dorsal ; os du neurocrâne fusionnés ;

écailles de la ligne latérale principale plus hautes que celles des rangées immédiatement inférieure et supérieure ; présence de ganoïne sur les écailles ; hypuraux 1 et 2 fusionnés par leurs extrémités proximales et appendus à un centre ural unique.

## INTRODUCTION

Le genre *Belonostomus* est très largement distribué du Kimméridgien au Maastrichtien et avec des citations au Tiffanien (Paléocène inférieur). Connu en Europe et en Amérique du Nord, il est également signalé avec doute en Inde et en Amérique du Sud. *Belonostomus* se distingue aisément des autres genres de la famille par son corps plus effilé, la présence d'un prédentaire aussi long, ou presque, que les prémaxillaires et celle de dents sur toute la longueur des prémaxillaires, ainsi que par trois séries d'écailles hautes, sur les flancs, comme *Vinctifer*.

La première mention de *Belonostomus* est celle de Baier (1757 : 10, pl. VI, fig. 4). Il figure un spécimen de Solnhofen qu'il considère comme un *Serpens marinus*. Il est amusant de noter que, comme le premier *Vinctifer*, *Belonostomus* a été confondu avec un serpent.

Le genre *Belonostomus* a été créé par Agassiz (1834) pour une espèce du Tithonien de Solnhofen qu'il avait signalée une année plus tôt sous le nom d'*Aspidorhynchus tenuirostris*. Agassiz a décrit, également en 1834, deux autres espèces d'*Aspidorhynchus* : *A. münsteri* et *A. lepturus* provenant des mêmes calcaires de Solnhofen. Les deux espèces ont été placées ultérieurement par le même auteur dans le genre *Belonostomus* comme *B. münsteri* (1837) et *B. kochi* (1834). Agassiz (1837) a ajouté une quatrième espèce pour le Tithonien de Solnhofen appelée *B. sphyraenoides* et créé en 1844 l'espèce *B. cinctus* du Turonien anglais. Postérieurement, Münster (1842), Giebel (1848), Winkler (1861), Wagner (1863), Vetter (1881) et Walther (1904) ont étudié les espèces de *Belonostomus* du Jurassique de Bavière. Costa (1853, 1856) a décrit *B. crassirostris* du Cénomaniens de Dalmatie en Italie. Plus tard, Bassani (1882) a décrit *B. lesinaensis* pour le taxon antérieurement placé par Kner (? 1867) dans le genre *Hemirhynchus* (Woodward, 1895). Felix (1891) nomme *B. ornatus*, une espèce du Crétacé mexicain, en se fondant sur des os isolés

de la mandibule, du maxillaire et sur quelques écailles. Woodward (1895) ajouta une espèce supplémentaire du Kimméridgien d'Angleterre, appelée *B. dorsetensis*.

Lambe (1902) a décrit un fragment de rostre de la Formation Old-man, Alberta, sous le nom de *Diphyodus longirostris*. Ce matériel sera par la suite attribué au genre *Belonostomus* par Estes (1964). Woodward décrit *B. cinctus* (1908) du Turonien et créa, en 1916, *B. hooley* du Néocomien de Grande-Bretagne. En 1949, Saint-Seine effectua une révision de *B. longirostris* de Cerin, décrit précédemment avec d'autres espèces (cf. *B. münsteri* et *B. sphyraenoides*) par Thiollière (1849, 1850, 1873), puis par Eastman (1914). Arambourg (1954) signale la présence d'un *B. aff. crassirostris* dans des couches de Jebel Tselfat (Crétacé du Maroc), espèce précédemment connue des gisements du Cénomaniens de Dalmatie. Gardiner (1960) a discuté et présenté une reconstitution du crâne de *B. tenuirostris* et attiré l'attention sur les ressemblances existant entre les Aspidorhynchidae et les Pholidophoridae.

Ultérieurement, beaucoup de spécimens fragmentaires de *Belonostomus* ont été décrits et considérés comme des *Belonostomus* sp., en Amérique du Nord (Bardack 1968 ; Thurmond 1974 ; Whetstone 1978) et en Europe (Dumontet & Wenz 1979).

À partir des données crâniennes, Taverne & Ross (1973) créent l'espèce *B. helgolandicus* de l'Aptien inférieur de Töck. Taverne (1981) redécrit avec plus de détails le dermocrâne et le neurocrâne de ce taxon, confirmant ainsi la validité de l'espèce. Bryant (1987, 1989) signale la présence de *Belonostomus* sp. au Tiffanien (Paléocène inférieur) dans la Formation Tongue River au nord du Dakota. S'il s'agit de spécimens en place, la famille serait donc présente au Cénozoïque inférieur.

### *Belonostomus tenuirostris* (Agassiz, 1833)

*Aspidorhynchus tenuirostris* Agassiz, 1833 : T. II, 14.  
*Belonostomus tenuirostris* Agassiz, 1834 : 388 ; 1844 : 143, 297. – Wagner 1863 : 691.  
*Belonostomus tubulatus* Agassiz, 1837 : 127 ; 1844 : 143, 297.  
*Belonostomus sphyraenoides* (?) Thiollière, 1849 : 43.

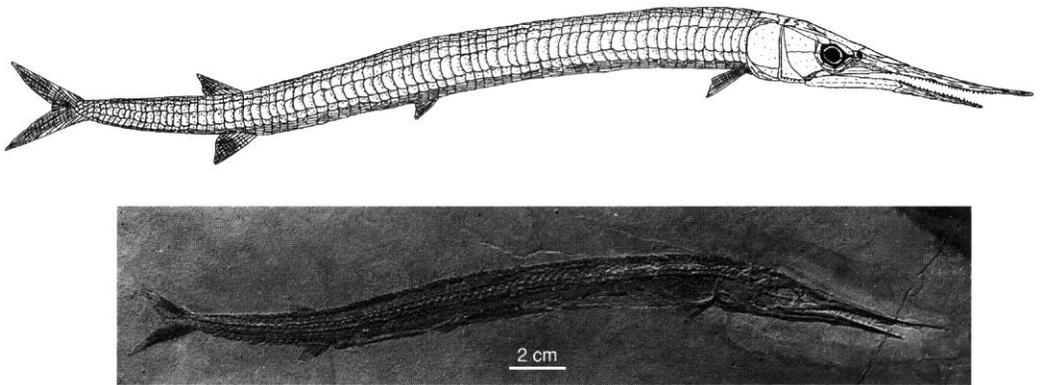


FIG. 42. — *Belonostomus tenuirostris* MNHN CRN-7 : vue générale du corps.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Tithonien de Solnhofen, Bavière, Allemagne.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Calcaires lithographiques de l'Ain, France (Kimméridgien supérieur) et de Solnhofen, Bavière (Tithonien).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de petites dimensions, atteignant une longueur standard d'environ 30 cm ; hauteur maximale du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un quinzième de la longueur standard ; crâne occupant environ un tiers de la longueur standard ; rostre 25 % plus long que la mandibule ; prémaxillaires correspondant approximativement à la moitié de la longueur totale du crâne ; prédentaire dix fois plus long que haut et représentant 65 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial articulé avec le prédentaire par une surface convexe ; dents du maxillaire petites ; dents mandibulaires grandes.

GÉNÉRALITÉS

*B. tenuirostris* est une petite espèce, au corps très allongé (Fig. 42) et plus effilé que ceux d'*Aspidorhynchus* et de *Vinctifer*.

Les écailles des flancs sont plus hautes que les autres et disposées selon trois séries longitudinales ; celles de la ligne latérale principale, quatre à cinq fois plus hautes que larges, sont nettement plus hautes que les autres.

La formule ptérygienne s'établit donc comme suit :

51	75
32	49
70	

Les nageoires sont très reculées et peu développées et semblent plus réduites que chez les autres espèces de la famille.

DESCRIPTION

*Belonostomus tenuirostris*, connu depuis les travaux d'Agassiz (1833, 1834, 1837 et 1844) et de Thiollière (1849, 1850), a fait l'objet de diverses descriptions anatomiques, telles que celles de Wagner (1863), Vetter (1881), Woodward (1895), Eastman (1912, 1914) et Saint-Seine (1949). Ainsi, la présente description est-elle essentiellement comparative avec les interprétations des auteurs précédents.

DESCRIPTION DU SQUELETTE CRÂNIEN

*Os dermiques du crâne*

Bien que les sutures des os dermiques soient difficiles à observer, le toit crânien de *B. tenuirostris* présente les mêmes dispositions et variations que chez les autres *Aspidorhynchidae*.

Saint-Seine (1949) a discuté et présenté une reconstitution de la partie postérieure du toit crânien, cette interprétation étant surtout fondée sur le trajet des canaux sensoriels. Pour cet auteur (Saint-Seine 1949, fig. 11) le toit crânien est formé, en arrière du rostre, par des frontaux allongés, des pariétaux très réduits, un supra-temporal étroit et allongé antéro-postérieurement, qui « inclut probablement, sans suture visible, un élément dermosphénotique... » et un post-temporal allongé.

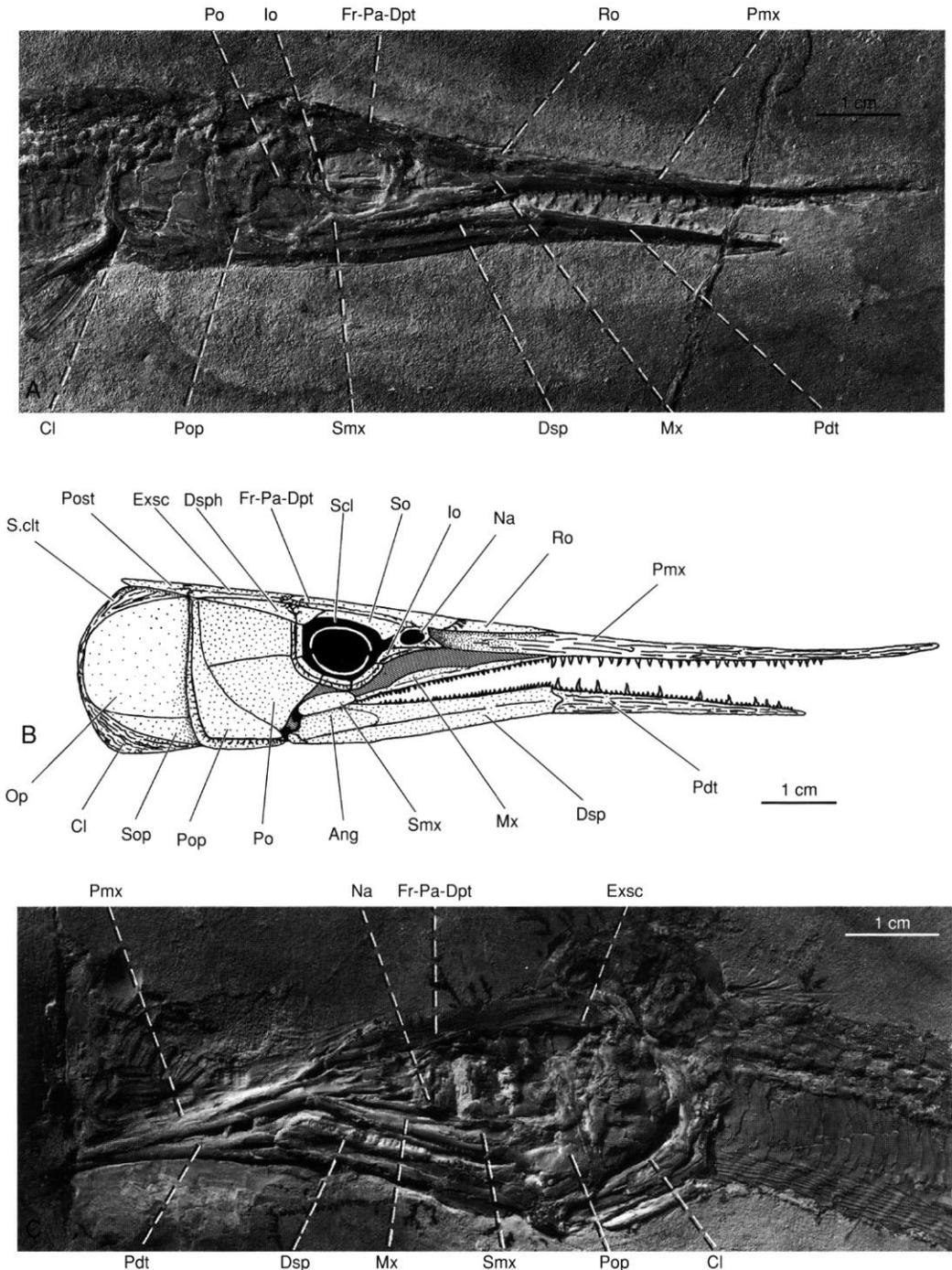


FIG. 43. — *Belonostomus tenuirostris*, vue générale de la tête : **A**, **B**, spécimen n° MNHN CRN-7 ; **C**, spécimen n° MNHN CRN-8. **Ang**, angulaire ; **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariétodermoptéroïque ; **lo**, infraorbitaire ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **Ro**, rostral ; **Scl**, anneau sclérotique ; **S.clt**, supracléithrum ; **Smx**, supramaxillaire ; **So**, supraorbitaire ; **Sop**, sousopercule.

Pour Gardiner (1960), la région postorbitaire du toit crânien de *B. tenuirostris* est constituée d'une paire de frontaux, des éléments dits « infraorbito-dermosphénotiques » latéraux par rapport au toit crânien (= postorbitaire supérieur de Saint-Seine), des pariétaux, des dermoptérotiques et des post-temporaux.

Je suis d'accord avec Gardiner (1960) concernant l'interprétation du dermosphénotique. En revanche, j'ai observé la présence d'un os rostral court et indépendant comparable à celui des autres *Aspidorhynchidae*. De plus, à la différence des auteurs précédents, je pense que, chez le spécimen examiné par Saint-Seine (1949), le frontal est fusionné au pariéto-dermoptérotique et que le « dermoptérotique » et le « pariétal » sont en fait des extrascapulaires.

Les prémaxillaires de *B. tenuirostris* dépassent la mandibule sur environ un tiers de leur longueur et sont munis de dents sur leurs deux tiers postérieurs.

#### *Os de la joue* (Fig. 43A-C)

Il existe cinq ou six infraorbitaux (Io), dont le premier est le plus allongé et le dernier le plus élevé, et deux plaques postorbitaires. Les infra-orbitaux situés en arrière de l'œil et les postorbitaires ne sont pas fusionnés, au moins sur certains individus. Saint-Seine (1949) et Gardiner (1960) ont figuré une seule série en arrière de l'œil traversée par le canal infraorbitaire ; il s'agit de circumorbitaux pour Saint-Seine et d'un élément correspondant à la fusion des sousorbitaux + des infraorbitaux postérieurs pour Gardiner. La présence d'une série unique en arrière de l'œil chez certains individus n'est pas exclue mais n'a pu être prouvée. Néanmoins une telle fusion existe au moins chez les espèces de *Belonostomus* du Crétacé inférieur mexicain et du Crétacé supérieur d'Israël. L'anneau circumorbitaire est complété au-dessus de l'orbite par un supraorbitaire et un dermosphénotique (circumorbital supérieur de Saint-Seine 1949) identiques à ceux des autres *Aspidorhynchidae*.

Les deux postorbitaires atteignent le bord antérieur du préopercule, formant une couverture dermique complète. Le préopercule ressemble à celui d'*Aspidorhynchus* par sa forme grêle et par la disposition du canal préoperculaire.

#### *Série operculaire*

La série operculaire est très semblable à celles de *Vinctifer* et *Aspidorhynchus*. Un interopercule a été figuré, sans discussion, par Gardiner (1960, fig. 76). Il s'agit là du seul interopercule observé chez les *Aspidorhynchidae*.

#### *Mâchoire supérieure*

Le maxillaire (Mx) est comparable à celui d'*Aspidorhynchus*, il garde la même hauteur sur toute sa longueur, sauf au niveau de l'expansion lamellaire qui est plus basse et étendue que celle d'*Aspidorhynchus*. Il porte une rangée de dents marginales petites, pointues, et de même taille.

Il existe un supramaxillaire à l'angle postéro-supérieur. Il a une forme ovale et sa longueur correspond au quart de celle du maxillaire.

#### *Mâchoire inférieure*

Le prédentaire est dix fois plus long que haut, plus long que le dentalosplénial et plus court que les prémaxillaires. Il est muni d'une rangée de grandes dents médianes encadrées par une rangée latérale de petites dents implantées sur les bords de l'os.

Les dentalospléniaux sont bas au niveau de la symphyse prédentaire et forment, vers l'arrière, un processus coronoïde peu élevé comparable à celui d'*Aspidorhynchus*. Ils portent de grandes dents, de même taille, légèrement plus petites que celles du prédentaire. Au niveau de la symphyse, les dentalospléniaux droit et gauche forment une surface convexe unique qui s'engage dans la concavité postérieure du prédentaire.

Les autres os dermiques de la mandibule (angulaire et articulaire) semblent identiques à ceux décrits chez les autres membres de la famille. Le rétroarticulaire n'a pu être observé et devait être fusionné à l'articulaire.

#### *Ornementation des os dermiques*

Les os dermiques sont remarquablement bien ornés, d'une manière qui semble très constante d'un individu à l'autre pour un même os. Des rides très fortes s'observent sur les prémaxillaires. Les extrascapulaires et les postorbitaux présentent des rides très marquées, surtout le long des bords postérieurs.

Les fronto-pariéto-dermoptérotiques et les os de

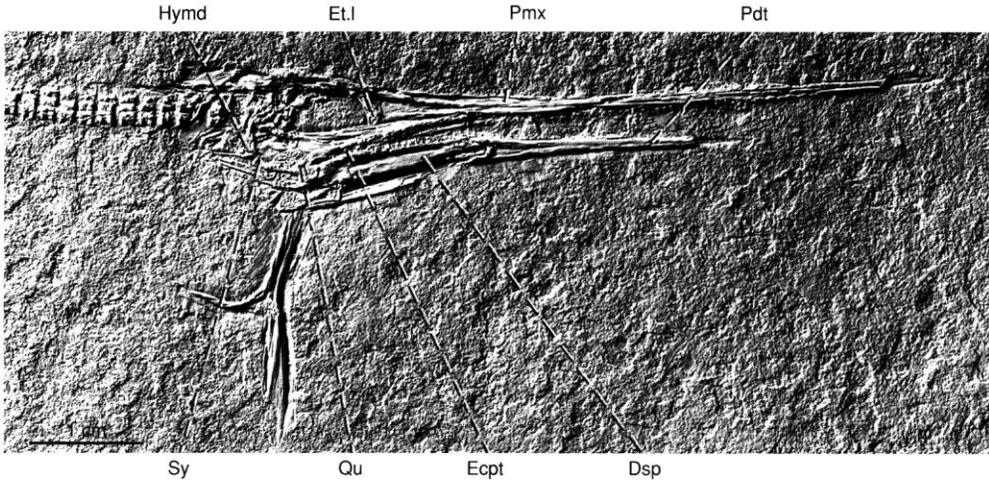


FIG. 44. — *Belonostomus tenuirostris*, spécimen n° JM 2844 : vue générale de la tête. **Dsp**, dentalosplénial ; **Ecpt**, ectoptérygoïde ; **Et.l**, ethmoïde latéral ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Qu**, carré ; **Sy**, symplectique.

la joue présentent des tubercules épars sur toute leur surface ainsi que l'opercule. Le rostral, les os maxillaires et mandibulaires sont lisses.

#### Denture

On distingue deux sortes de dents : les dents robustes, visibles sur le bord oral du dentalosplénial, sur la série médiane du prédentaire et sur le prémaxillaire et les dents plus ténues, toutes de même dimension, sur les maxillaires, les bords du prédentaire et les palatins. Ce type de denture se retrouve chez presque toutes les autres espèces du genre (exception faite de *B. helgolandicus*, *B. longirostris* et l'espèce « 3 » de l'Albien du Mexique).

#### Suspensorium et arc hyoïde

L'articulation de la mandibule est assurée uniquement par le carré (Fig. 44), le symplectique s'appuyant contre le bord postérieur du carré sans atteindre le niveau de l'articulation.

Il m'a été impossible d'identifier l'autopalatin.

L'ectoptérygoïde, comme celui d'*Aspidorhynchus*, comprend une branche antérieure allongée et une branche postérieure qui recouvre l'ectoptérygoïde et est partiellement recouverte par le carré. Il porte une plage dentée sur toute sa face interne. Bien que ses limites soient difficiles à observer, le métaptérygoïde semble très proche de celui de *Vinctifer*.

L'entoptérygoïde ressemble également à celui des

autres Aspidorhynchidae. Contrairement à *Vinctifer*, et comme chez *Aspidorhynchus*, sa face mésiale est entièrement couverte de dents minuscules comme l'ectoptérygoïde.

L'hyomandibulaire de *B. tenuirostris* est trapu, moins haut que celui de *Vinctifer* et présente une lamelle antérieure très développée, aussi large que le corps de l'os.

Les autres composants de l'arc hyoïde identifiés (cératohyal proximal et cératohyal distal), ainsi que les treize rayons branchiostèges, sont identiques à ceux décrits chez *Vinctifer*.

#### Neurocrâne

Le neurocrâne est comparable dans ses grandes lignes à celui de *Vinctifer*, notamment par son degré d'ossification (Brito 1992).

Le parasphénoïde, fin et fragile, est proche de ceux de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*. Il est fourchu et aplati dorso-ventralement au niveau de la région ethmoïdienne. Postérieurement il est plus trapu et présente une section transversale en forme de « T ». Je n'ai pas pu observer les processus ascendants. Comme chez *Aspidorhynchus* et contrairement à *Vinctifer*, l'os présente une plage dentée au niveau du processus ascendant.

Le vomer n'est pas visible.

#### DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

Le nombre total des vertèbres oscille autour de

soixante-dix-huit, en comptant les trois ou quatre vertèbres dissimulées par l'opercule, ainsi que les quelque cinq centres préuraux qui participent au soutien de la nageoire caudale et deux éléments uraux.

Les centres vertébraux sont plus hauts que longs, avec une grande lumière notochordale. D'après Saint-Seine (1949) les vertèbres laissent entre elles un espace « apparemment dépourvu de calcification ». Ce degré d'ossification a été utilisé comme caractère diagnostique pour distinguer *B. tenuirostris* des autres formes de Solnhofen.

#### *Nageoires paires*

L'endosquelette scapulaire n'a pas été observé. Le supracleithrum bien développé et le cleithrum à deux branches sont comparables à ceux de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*. Au contraire, la nageoire pectorale est moins développée. Elle comprend sept lépidotriches insegmentés à la base, le premier est segmenté longitudinalement dans sa région distale et les suivants sont quatre fois dichotomes.

La nageoire pelvienne est beaucoup plus réduite que la pectorale et située au niveau de la trente-quatrième rangée verticale d'écaïlles. On compte environ six lépidotriches de même type que ceux de la nageoire pectorale.

#### *Nageoires impaires*

Les nageoires impaires sont moins développées que celles de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*.

La nageoire dorsale est composée d'environ neuf lépidotriches dont les deux premiers ne sont pas bifurqués ; le troisième et le quatrième sont les plus longs et les suivants diminuent de longueur jusqu'au dernier.

La nageoire anale compte au moins dix rayons. Comme chez *Vinctifer* et *Aspidorhynchus*, la longueur maximale de la nageoire est atteinte dès le troisième lépidotriche et décroît ensuite.

Les quelques axonostes observés de ces deux nageoires sont allongés mais, comme chez *Aspidorhynchus*, n'atteignent pas les centres vertébraux.

La nageoire caudale (Fig. 42A, B) est moins grande que celles de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*. Les deux lobes sont égaux. Le lobe inférieur est constitué de trois rayons non segmentés, quatre rayons segmentés, le quatrième atteignant

la longueur maximale, et de sept rayons branchus. Le lobe supérieur est constitué de trois rayons non segmentés, trois ou quatre rayons segmentés et de sept rayons branchus. La nageoire caudale est soutenue par cinq centres préuraux et par deux éléments uraux (Fig. 45). Les vertèbres préurales sont ossifiées. Chaque vertèbre supporte un arc neural et une épine neurale complète ainsi qu'un arc hémal et une épine hémale, cette dernière peu modifiée par rapport à la précédente. Les deux premiers centres uraux sont fusionnés. Je n'ai pas observé d'arc neuraux ni d'épuraux : il s'agit d'artéfacts de fossilisation.

On trouve quatre hypuraux identiques à ceux de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus* : l'hypural 1, le plus grand, a une forme triangulaire, les suivants diminuent régulièrement de largeur (Fig. 45A, B). Les hypuraux 1 et 2, infradiastémiques, sont associés au même centre vertébral. Les deux autres (H3 et H4) sont fusionnés à leur base ; la présence d'un second centre ural individualisé est problématique. Les trois paires d'uroneuraux (Un1-3) sont courtes et ont l'extrémité distale élargie. Les uroneuraux ont donc une forme différente de ceux de *Vinctifer* et *Aspidorhynchus*. L'uroneural 1 atteint le bord postérieur du centre préural 3 ; l'uroneural 2 atteint le centre préural 2 et l'uroneural 3 n'atteint que la marge postérieure du centre préural 2 (Fig. 45).

#### *Écaïlles*

Trois séries longitudinales d'écaïlles, plus hautes que les autres, recouvrent les flancs. Celle de la ligne latérale principale est composée d'écaïlles quatre à cinq fois plus hautes que larges. Celles des rangées supérieure et inférieure sont approximativement deux fois plus hautes que larges. Toutes diminuent de hauteur de l'avant vers l'arrière, devenant aussi hautes que larges dans la région caudale. La région dorsale est couverte de trois rangées de petites écaïlles, écaïlles faitières comprises ; les écaïlles de la région ventrale sont formées par cinq rangées de petites écaïlles rectangulaires.

Les formes et les dispositions des écaïlles sont les mêmes que chez *Vinctifer*.

**Microstructure des écaïlles.** La ganoïne, au microscope électronique à balayage, présente de minuscules tubercules comme chez *Vinctifer*. En

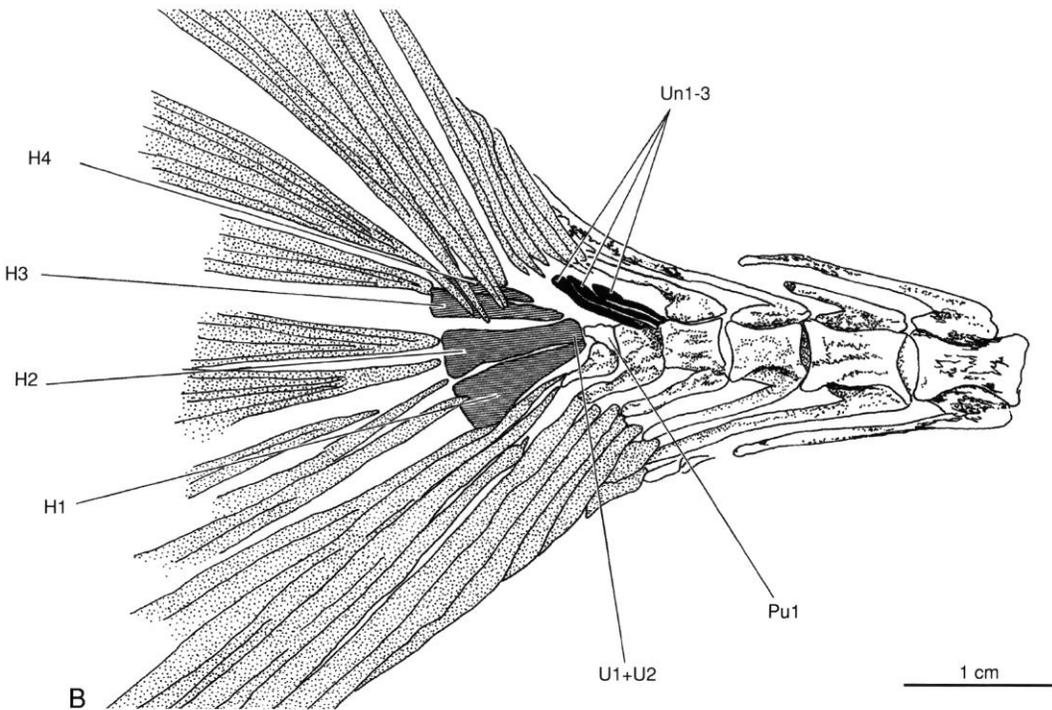


FIG. 45. — *Belonostomus tenuirostris*, spécimen n° NR 1964.XXIII.518 : **A, B**, nageoire et endosquelette caudal. **H**, hypural ; **Pu**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.



FIG. 46. — *Belonostomus münsteri*, MNHN SLN-174 : joue. **Pdt**, préopercle ; **Pmx**, prémaxillaire.

coupe sagittale, les écailles présentent une plaque basale osseuse épaisse recouverte par une couche de ganoïne pluristratifiée ; les deux couches sont traversées par de nombreux canalicules de Williamson (Schultze 1966).

AUTRES ESPÈCES DE *Belonostomus*

***Belonostomus münsteri*** (Agassiz, 1834)

*Aspidorhynchus münsteri* Agassiz, 1834 : 70 (nommé seulement).

*Belonostomus münsteri* Agassiz, 1837 : 127 (nommé seulement) ; 1844 : 141, pl. XIVIIa, fig. 2.

*Belonostomus speciosus* Wagner, 1863 : 689.

*Belonostomus muensteri* Woodward, 1895 : 429.

HOLOTYPE. — BMNH P-505.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Calcaires lithographiques de Solnhofen (Tithonien), Bavière, Allemagne.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de moyennes dimensions, d'environ 40 cm de longueur standard ; hauteur maximale du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un quinzième de la longueur standard ; crâne occupant environ un quart de la longueur standard ; rostre aussi long que la mandibule ; prémaxillaire correspondant approximativement aux trois cinquièmes de la longueur totale du crâne ; préopercle douze fois plus long que haut et représentant 60 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial s'articulant avec le préopercle par une surface convexe ; dents maxillaires petites ; dents mandibulaires grandes.

DISCUSSION

Très fréquente dans le calcaire lithographique de Solnhofen, cette espèce se différencie de l'espèce-type par sa taille, sa morphologie (plus robuste que *B. tenuirostris*), et par la longueur subégale des prémaxillaires et des mandibules.

Les prémaxillaires sont grêles, avec une seule rangée de dents sur toute la longueur de leur bord oral (Fig. 46). Le préopercle présente une concavité du bord postérieur dans laquelle s'encastre la convexité des dentalospléniaux. Les autres caractères crâniens sont très proches de ceux de l'espèce-type. Par rapport à *B. tenuirostris*, les nageoires pectorales sont plus grandes et les écailles de la ligne latérale principale sont moins hautes (trois fois plus hautes que larges) et celles des rangées supérieures et inférieures sont deux fois plus hautes que larges. La nageoire anale et les nageoires impaires sont comparables à celles décrites chez l'espèce-type.

REMARQUES

Les deux autres espèces, décrites à Solnhofen, semblent très proches de *B. münsteri* : *B. kochii*, créée par Agassiz (1834) comme une « espèce voisine à certains égards du *B. münsteri* mais moins allongée... » ; et *B. sphyraenoides*, créée par ce même auteur (1837) sur la base de la robustesse de la mâchoire. Ces données méristiques semblent être beaucoup trop faibles pour caractériser des taxons distincts. L'absence d'autapomorphies pour le maintien de ces espèces me fait

mettre en doute leur validité. Par ailleurs, seule une révision complète des taxons de Solnhofen permettrait d'établir des synonymies.

***Belonostomus cinctus* Agassiz, 1837-1843**

*Belonostomus cinctus* Agassiz, 1837 : pl. IXVI, figs 10-13 ; 1843 : Poiss. Foss. V. II, 142. – Woodward 1888 : 145, pl. VII, figs 7-13.

*Belonostomus attenuatus* Dixon, 1850 : 367, pl. XXXV, fig. 4.

HOLOTYPE. — BMNH P-4266.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Turonien du Sussex et du Kent, Angleterre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions, prémaxillaires atteignant une longueur d'environ 20 cm ; rostre aussi long que la mandibule ; prédentaire de section triangulaire, environ quinze fois plus long que haut et représentant 65 % de la longueur de la mandibule, avec une gouttière longitudinale sur les parois latérales du prédentaire ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une suture en biseau.

DISCUSSION

*B. cinctus* a été créée par Agassiz (1837-1843) pour d'« énormes écailles, ayant un pouce de long et au-delà, sur un quart de pouce de large... » (Agassiz 1843 : 142), associées à des fragments de mandibule et de mâchoire. Sa description est donc essentiellement fondée sur des caractères de la mandibule (Dixon 1850 ; Woodward 1888, 1895).

Woodward (1908) a proposé une diagnose spécifique fondée sur : (1) l'allongement du rostre, probablement pas moins de 24 cm ; (2) la forme très allongée de la mandibule, recouvrant la symphyse mandibulaire avec une suture oblique ; (3) l'ornementation en forme de fines gouttières longitudinales des prémaxillaires (= rostre) et du prédentaire ; (4) la présence de grandes dents pointues, coniques et bien espacées sur la série médiane du prédentaire et sur le bord oral des prémaxillaires ; (5) la présence de dents obtuses et mamelonnées sur la surface orale du splénial et d'autres os ; (6) les écailles des flancs lisses, celles de la région dorsale marquées de stries longitudinales ; (7) les écailles de la ligne latérale tronquées sur leur face inférieure et dépassant en profondeur

la série située plus bas ; (8) celles de la portion antérieure de la région abdominale environ quatre fois plus profondes que larges.

Toutefois sur cette diagnose :

1. Les caractères 3, 7 et 8 et une partie des autres caractères sont des caractères génériques.

2. Seule la combinaison des caractères 1, 2, 4, 5 et 6 (*pro parte*), auxquels il faut ajouter la présence d'une gouttière longitudinale dans la paroi latérale du prédentaire, justifient le maintien de cette espèce.

REMARQUE

*B. cinctus* se différencie des espèces jurassiques du genre par sa suture en biseau entre le prédentaire et le dentalosplénial. Ce caractère semble être un caractère commun à toutes les espèces de *Belonostomus* du Crétacé.

***Belonostomus crassirostris* Costa, 1853**

*Belonostomus crassirostris* Costa, 1853 : 29, pl. 2, figs 1, 2.

*Belonostomus gracilis* Costa, 1853 : 31, pl. 2, fig. 3.

HOLOTYPE. — Muséum de l'université de Naples.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Cénomanien inférieur de Pietrarroia, Italie et de Jebel Tselfat, Maroc.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions, atteignant une longueur standard d'environ 55 cm ; hauteur maximale du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un quinzième de la longueur standard ; crâne occupant environ un cinquième de la longueur standard ; rostre dépassant la mandibule sur environ un cinquième de sa longueur ; prédentaire dix fois plus long que haut et représentant 45 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial articulé avec le prédentaire par une suture en biseau ; os maxillaires et mandibulaires garnis de dents de petites dimensions, identiques.

Costa (1853, 1856) a décrit *B. crassirostris* sur la base d'un spécimen complet d'environ 60 cm de longueur totale dont la description a été complétée par Bassani (1882) et D'Erasmus (1911, 1915). Arambourg (1954) décrit *B. aff. crassirostris* (Fig. 47) du Cénomanien du Maroc en utilisant comme caractères d'identification la hauteur

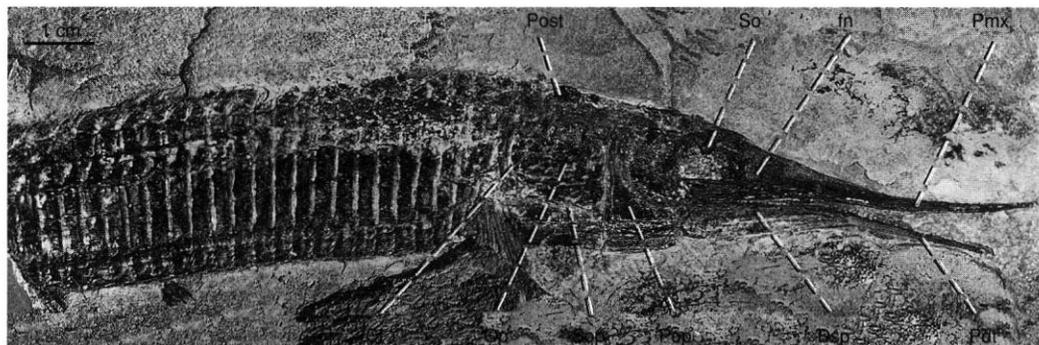


FIG. 47. — *Belonostomus crassirostris*, T. 114g : crâne et partie antérieure du corps figurée par Arambourg (1954, pl. 1, fig. 1). Cl, cleithrum ; Dsp, dentalosplénial ; fn, fosse nasale ; Op, opercule ; Pdt, prédentaire ; Pmx, prémaxillaire ; Po, postorbitaire ; Pop, préopercule ; Post, post-temporal ; So, supraorbitaire ; Sop, sousopercule.

des écailles du flanc, l'absence d'ornementation des écailles ainsi que le faible développement du « rostre ».

#### DESCRIPTION

En plus des caractères diagnostiques, la tête est courte, le rostre, formé par des prémaxillaires relativement courts, représente la moitié de la longueur totale du crâne. Le prédentaire, presque aussi long que le rostre, représente environ le quart de la longueur totale de ce dernier.

La nageoire pectorale, bien développée, fait environ le sixième de la longueur standard du poisson. Elle est formée par huit rayons, ramifiés dans leur partie distale (Arambourg 1954).

Les écailles du flanc sont distribuées selon trois rangées. Celles de la ligne latérale principale, les plus développées, sont environ cinq fois plus hautes que larges. Les écailles et les os dermiques ne présentent pas d'ornementation.

#### REMARQUES

*B. lesinaensis* a été créée par Bassani (1882) pour une espèce de petites dimensions (d'environ 30 cm), très proche de *B. crassirostris* et antérieurement placée dans ce taxon (Bassani 1879).

Je n'ai pas examiné le type de l'espèce et, pour cette raison, les commentaires suivants sont uniquement fondés sur les données bibliographiques. Dans sa description originale, Bassani (1882) a indiqué que cette espèce se différenciait de l'espèce *B. crassirostris* par la robustesse du corps, ainsi que par des différences au niveau de la nageoire

pectorale, de la forme des écailles et de la nageoire caudale. En observant la figure du type (Bassani 1882, pl. 1, fig. 10) je ne peux pas faire la différence entre les écailles de cette espèce et celles de *B. crassirostris*. La petite dimension des nageoires pectorale et caudale me semble plutôt être un problème de conservation. À mon avis, ce taxon doit être un synonyme de *B. crassirostris*.

#### *Belonostomus dorsetensis* Woodward, 1895

*Belonostomus dorsetensis* Woodward, 1895 : 433, pl. XIV, fig. 2.

HOLOTYPE. — BMNH P-6175.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Kimméridgien de Dorsetshire, Angleterre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de moyennes dimensions, le rostre atteignant une longueur d'environ 10 cm et dépassant la mandibule sur environ 20 % de sa longueur ; prédentaire cinq fois plus long que haut et représentant 50 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial articulé avec le prédentaire par une surface convexe ; prémaxillaire et os mandibulaires garnis de grandes dents.

#### DESCRIPTION

Espèce connue par des os isolés, maxillaires et mandibulaires bien préservés (Fig. 48A-C).

Les prémaxillaires sont plus allongés que le prédentaire. Ils sont dentés sur les trois quarts postérieurs de leur longueur et présentent des dents de grandes dimensions diminuant de taille vers

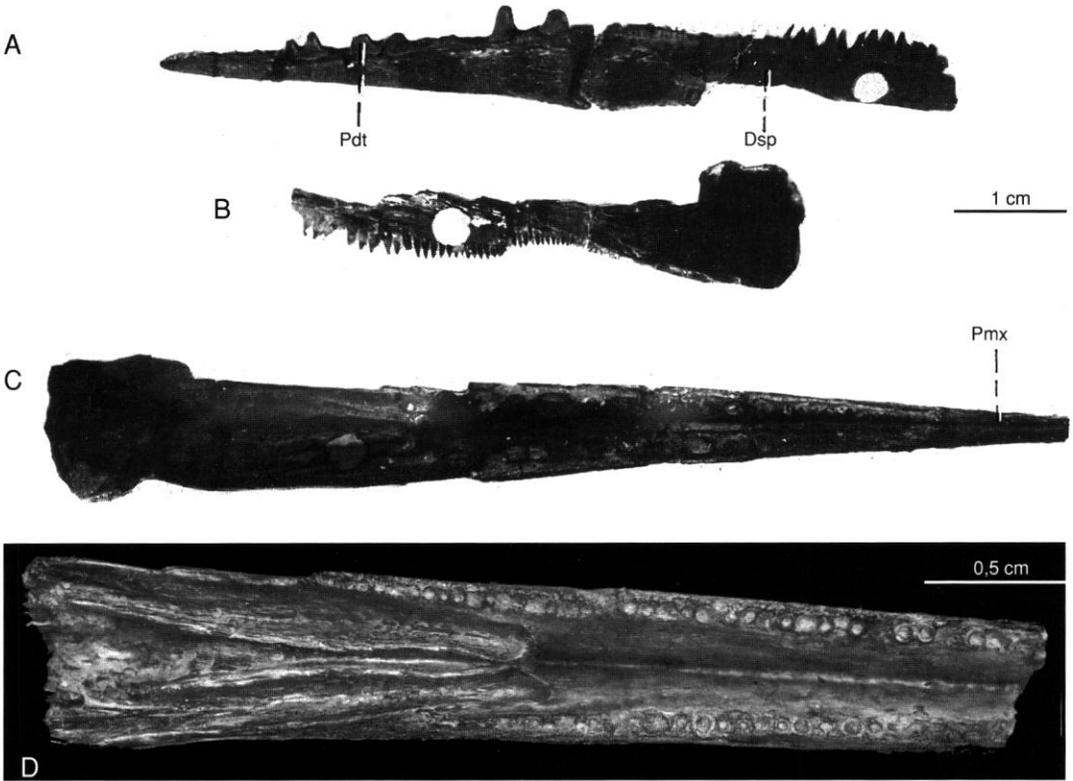


FIG. 48. — *Belonostomus dorsetensis*, BMNH P.6175 : **A**, mandibule ; **B**, ectoptérygoïde gauche ; **C**, prémaxillaires en vue ventrale. **D**, *B. longirostris*, AMNH 11601 : prémaxillaires en vue ventrale. **Dsp**, dentalosplénial ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

l'avant. Le prédentaire est de même longueur que le dentalosplénial. Il présente une rangée médiane de grandes dents qui diminuent de taille vers l'avant. Cette rangée médiane est encadrée, comme chez les autres espèces, par une rangée latérale de petites dents. Le dentalosplénial porte des dents de même taille, légèrement plus petites que celles du prédentaire. Contrairement aux observations de Estes (1964), la surface articulaire du prédentaire est concave, celle du dentalosplénial convexe, comme chez les autres espèces du Jurassique.

Woodward (1895, pl. XIV, fig. 2a) signale et figure un ectoptérygoïde gauche mal préservé où l'on note l'existence d'une rangée unique de petites dents diminuant de taille vers l'arrière.

### *Belonostomus longirostris* Lambe, 1902

*Diphyodus longirostris* Lambe, 1902 : 30.

*Belonostomus longirostris* Estes, 1964 : 22, figs 12-14.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Cénomaniens d'Amérique du Nord.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions, prémaxillaires atteignant une longueur d'environ 15 cm ; rostre aussi long que la mandibule ; prédentaire ellipsoïdal en coupe transversale, environ vingt fois plus long que haut et représentant 65 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une suture en biseau ; canal longitudinal dans la paroi latérale du prédentaire.

En 1902, Lambe a fondé le genre monospéci-

fique *Diphyodus longirostris* sur du matériel fragmentaire, sans discuter de ses affinités. Par la suite, Hatches (1905), Brown (1907) et Cockerell (1908, 1919) ont signalé la présence de cette espèce au Crétacé supérieur des États-Unis. Estes (1964) complète sa description et la place dans le genre *Belonostomus*.

DESCRIPTION

Cette espèce n'est connue que par des spécimens fragmentaires (os isolés du crâne, notamment prémaxillaires, prédentaires et écailles) avec très peu d'éléments articulés tels que la mandibule.

Les prémaxillaires et le prédentaire sont subégaux et, au moins chez les individus de grande taille, couverts de ganoïne (Fig. 48D). Comme chez tous les *Aspidorhynchidae*, les prémaxillaires ont une partie superficielle, nettement ornementée de sillons subparallèles, et une partie profonde, identifiée par Estes (1964) comme des « *paired tubular "ethmoid" ossification* ». Leurs dents sont disposées sur une seule rangée (contrairement à la description de Estes), sur les deux tiers postérieurs de leur longueur, et sont plus petites que celles du prédentaire.

Le prédentaire est un os grêle, ellipsoïdal en coupe transversale, qui présente, comme chez les autres espèces, une rangée médiane de dents larges et pointues, encadrées par des petites dents marginales. L'os présente une gouttière longitudinale visible à mi-hauteur de la face latérale sur les deux tiers postérieurs, connue chez *B. cinctus*. La suture entre le prédentaire et le dentalosplénial est en biseau comme chez *B. crassirostris*, *B. helgolandicus* et *B. cinctus* et contrairement aux espèces du Jurassique.

Les écailles de la ligne latérale principale semblent être trois fois plus hautes que les autres écailles des flancs selon Estes (1964). Il m'a été difficile de vérifier l'exactitude de ce caractère sur des écailles isolées.

Les écailles et les os dermiques du crâne sont couverts de ganoïne mais ne présentent aucune ornementation.

REMARQUES

Les éléments rapportés à *B. longirostris* semblent être très proches de ceux de *B. cinctus* : présence d'une gouttière longitudinale sur la paroi latérale

du prédentaire, forme en biseau de la suture entre prédentaire et dentalosplénial et dents seulement sur les deux tiers postérieurs du prémaxillaire. Les deux espèces se différencient par la forme ellipsoïdale du prédentaire en coupe et l'absence d'ornementation sur les écailles.

Par ailleurs, des restes attribués à *Belonostomus* sp. sont très communs dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Bardack 1968 ; Whetstone 1978 ; Bryant 1987, 1989 ; Wilson & Chalifa 1989) ; ils se distinguent de *B. longirostris* soit par la présence de dents sur toute la longueur des prémaxillaires, soit par la forme du prédentaire en coupe. Les dimensions de ces restes isolés, notamment celles des prémaxillaires et du prédentaire sont comprises entre 3 et 15 cm. Il est possible que la forme du prédentaire en coupe comme la longueur du bord oral denté dépendent de l'âge du spécimen considéré, ce qui jette un doute sur la validité spécifique de tels caractères.

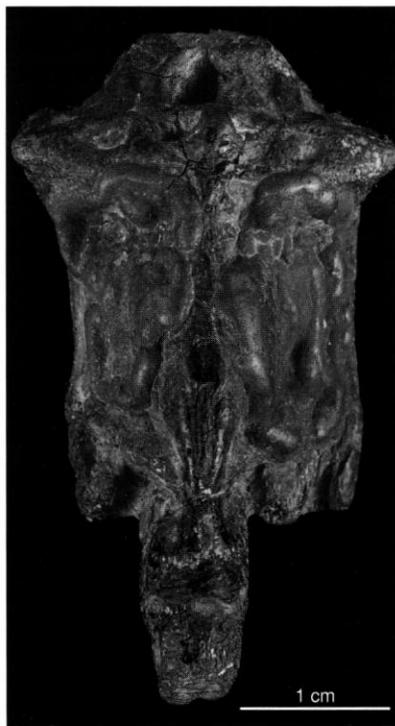


FIG. 49. — *Belonostomus hooley*, BMNH P-28419 : vue ventrale du neurocrâne.

***Belonostomus hooley*** Woodward, 1916

*Belonostomus hooley* Woodward, 1916 : 100, pl. XVI, figs 1-7.

PARATYPE. — BMNH P-28419.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Néocomien de l'île de Wight, Angleterre.

## DESCRIPTION

Cette espèce est connue par des neurocrânes (Fig. 49), des fragments d'os crâniens, des vertèbres et des écailles articulées ou isolées.

Les neurocrânes sont fortement ossifiés en une boîte endocrânienne sans sutures et de même taille que celles de *Vinctifer*. Compte tenu de ces données, on peut estimer la longueur standard de cette espèce à environ 60 cm.

Le premier centre vertébral est fusionné au neurocrâne. Les centres vertébraux, entièrement ossifiés, sont plus hauts que longs et semblent identiques à ceux de *Vinctifer*. Les restes d'os dermiques du toit crânien sont ornés de rides irrégulières et de tubercules allongés. Les écailles de la ligne latérale principale sont plus hautes que leurs voisines ; elles sont lisses et présentent un bord postérieur crénelé, caractère utilisé par Woodward (1916), avec le degré d'ossification des vertèbres, pour établir cette nouvelle espèce. En fait, cette crénelure semble être la seule autpomorphie de cette espèce, mais ce caractère ne constitue pas un argument suffisant pour assurer la validité de *Belonostomus hooley*.

***Belonostomus helgolandicus***

Taverne et Ross, 1973

*Belonostomus helgolandicus* Taverne et Ross, 1973 : 100, fig. 2, pl. I, figs 1, 2.

HOLOTYPE. — Geologisch Institut der Universität Kiel s/n°.

LOCALITÉ-TYPE. — Aptien inférieur (Töck), Helgoland, Allemagne.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions dont le crâne atteint environ 19 cm de long ; rostre aussi long que la mandibule ; prémaxillaire correspondant approximativement à la moitié de la longueur totale du crâne ; prédentaire dix fois plus long que haut, représentant environ 50 % de la lon-

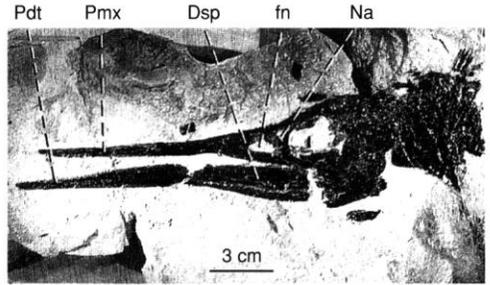


FIG. 50. — *Belonostomus helgolandicus*, holotype : vue générale de la tête figurée par Taverne (1973, pl. 1, fig. 1). **Dsp**, dentalosplénial ; **fn**, fosse nasale ; **Na**, nasal ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

gueur de la mandibule ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une suture en biseau ; dents maxillaires et mandibulaires discrètes.

## DESCRIPTION

Je n'ai examiné aucun spécimen de cette espèce, et mes commentaires s'appuient donc sur les données issues de la littérature.

L'espèce a été fondée par Taverne et Ross (1973) pour un spécimen dont seuls le crâne et la partie antérieure du corps sont préservés (Fig. 50). Taverne (1981) revient sur la description et la figuration originale grâce à la découverte de deux nouveaux spécimens.

En plus de ses caractères diagnostiques, *B. helgolandicus* se différencie des autres espèces par ses grandes proportions et la possession de dents de mêmes dimensions sur les os mandibulaires et maxillaires. La mandibule occupe 74 % de la longueur totale du crâne et le prédentaire de 9 cm de longueur correspond à 64 % de la longueur de la mandibule. L'endocrâne est formé d'une seule ossification massive. Contrairement aux autres espèces, la dentition de *B. helgolandicus* est discrète. Les os maxillaires et mandibulaires sont garnis de petites dents fines et pointues distribuées, au moins pour le prémaxillaire, le maxillaire et le dentalosplénial, sur une seule rangée. Les écailles de la ligne latérale principale sont plus hautes que les écailles supérieures et inférieures. Elles ne présentent aucun type d'ornementation.

## REMARQUES

Les reconstitutions faites par Taverne (1981) sem-



FIG. 51. — *Belonostomus* sp. « 1 », MNHN 1990-4-6a : vue générale du corps. **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Ro**, rostral.

blent très proches des dispositions des Aspidorhynchidae que j'ai examinés, les seules différences étant la présence d'un processus quadratojugal et la présence d'un mésethmoïde allongé. Comme l'absence de quadratojugal semble être un caractère de la famille et que Taverne (*op. cit.*, fig. 5) représente cet os très postérieurement au carré et attaché à ce dernier uniquement par la base, je suppose qu'il s'agit là d'un symplectique déplacé. Le mésethmoïde représente, quant à lui, la partie profonde du prémaxillaire comme je l'avais déjà discuté (Brito 1992).

#### NOUVELLES ESPÈCES DE *Belonostomus*

Les trois espèces suivantes sont en cours d'étude en collaboration avec Lance Grande. J'en donne ici une brève description sans les nommer. Toutes les trois présentent des caractères significatifs du genre *Belonostomus* : forme du maxillaire et présence d'un supramaxillaire, écailles de la ligne latérale beaucoup plus hautes que celles des rangées immédiatement supérieure et inférieure et hypuraux 1 et 2 fusionnés à leurs bases.

#### *Belonostomus* sp. « 1 »

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN 1990-4-6 (3 exemplaires).

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Crétacé supérieur, Nammoura, Liban.

#### DESCRIPTION

Ce *Belonostomus* est plus petit que les autres espèces (14 cm de longueur). Le corps est très effilé, la longueur standard représentant dix-sept fois et demie la hauteur maximum du corps, atteinte au niveau de l'opercule. La tête représente environ la moitié de la longueur standard. Le rostre, formé par des prémaxillaires très longs, correspond aux deux tiers de la longueur de la tête et est deux fois et demie plus long que la mandibule. Il s'agit là de la plus grande différence entre les extrémités du rostre et de la mandibule qui ait été observée chez *Belonostomus*. Le prédentaire, grêle et court, environ dix fois plus long que haut, s'articule avec le dentalosplénial par une suture en biseau. Le prémaxillaire est garni de dents, fortes, présentes seulement sur les deux tiers postérieurs de l'os. Prémaxillaire et os mandibulaires sont également garnis de grandes dents, celles du dentalosplénial étant plus petites que celles du prédentaire. Les dents du maxillaire sont plus faibles (Fig. 51).

Comme chez les autres espèces, les écailles du flanc forment trois rangées, plus hautes que les autres, celles de la ligne latérale étant les plus

hautes. La formule ptérygienne est la suivante :

$$\begin{array}{ccc} & 70 & ? \\ \hline 2 & 67 & 88 \end{array}$$

La colonne vertébrale comprend un nombre total de quatre-vingt-douze ou de quatre-vingt-treize vertèbres, en comptant les quatre vertèbres dissimulées par l'opercule et les centres participant au soutien de l'exosquelette caudal (quatre centres préuraux et deux ou trois éléments uraux).

La nageoire caudale est comparable à celle de *B. tenuirostris*. Les deux lobes sont égaux. Le lobe supérieur est constitué de six rayons non segmentés, le sixième atteignant la longueur maximale, et de cinq ou six rayons dichotomisés. Le lobe inférieur est constitué de sept rayons non segmentés, le septième atteignant la longueur maximale, et de six rayons dichotomisés. La nageoire caudale est soutenue par quatre centres préuraux et par deux ou trois éléments uraux. Chaque vertèbre préurale supporte un arc neural et une épine neurale complète ainsi qu'un arc hémal et une épine hémale, cette dernière peu modifiée par rapport à celle qui précède. Comme chez *B. tenuirostris*, les deux premiers centres uraux semblent être fusionnés. On peut observer quatre hypuraux identiques ainsi que trois paires d'uro-neuraux (Un1-3) courts, avec leurs extrémités

distales élargies. Ces éléments sont très semblables à ceux de *B. tenuirostris*.

#### REMARQUES

Même s'il s'agit d'une forme juvénile (les rapports crâne/longueur standard et rostre/crâne semblent proches de ceux décrits sur les individus jeunes de *V. comptoni*, atteignant 12 cm de longueur standard), les caractères évoqués plus haut justifient la séparation de la forme du Liban des autres espèces.

#### *Belonostomus* sp. « 2 »

MATÉRIEL. — Numéros FMNH-PF 13880, FMNH-PF 13881, FMNH-PF 13882 et FMNH-PF 13883.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Amminadav, Crétacé supérieur, Cénomanien, Ein-Yabrud, 20 km au nord de Jérusalem, Israël.

#### DESCRIPTION

Cette petite espèce (environ 36 cm de longueur standard) se différencie des autres espèces du Crétacé par sa forme plus trapue et par ses proportions (Fig. 52). La longueur standard correspond à environ douze fois la hauteur maximum du corps au niveau de l'opercule. Le crâne occupe environ le quart de la longueur standard ; le rostre (= prémaxillaires) occupe environ la moitié de la longueur totale de la tête. Le prédentaire est long et représente 60 % de la longueur totale de la mandibule. Il s'articule avec le dentalosplénial par une suture en biseau.

Il y a environ soixante-neuf vertèbres, sans compter les trois ou quatre vertèbres dissimulées par l'opercule et les vertèbres participant au soutien de l'exosquelette caudal, qui ne sont pas visibles ou conservées.

Ces éléments permettent de différencier l'espèce israélienne de toutes les autres espèces du Crétacé. Les écailles du flanc sont ornées de rides parallèles au bord postérieur des écailles. La constance de ce caractère pourrait constituer une différence supplémentaire avec les autres espèces.

#### *Belonostomus* sp. « 3 »

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Numéro provisoire FMNH (voir appendice 2).



Fig. 52. — *Belonostomus* sp. « 2 », FMNH-13883 : vue générale du corps.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Morelos, Crétacé inférieur, Albien, « Tlayua Quarry », Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexique.

DESCRIPTION

Applegate (1996) signale la présence de *Belonostomus* dans la Formation Morelos, mais sans donner explicitement de caractères séparant la forme mexicaine des autres espèces. Cette espèce, très fréquente dans le calcaire de la Formation Morelos, est actuellement en cours de description par Brito & Grande. Je peux indiquer ici que l'espèce mexicaine se différencie des autres espèces nord-américaines par ses faibles dimensions (longueur standard d'environ 25 cm). Le crâne occupe environ un tiers de la longueur totale du corps (Fig. 53A) ; le rostre occupe environ la moitié de la longueur totale de la tête ; le rostre et la mandibule sont subégaux. Le prémaxillaire, grêle, correspond à la moitié de la longueur totale du crâne. Le maxillaire est identique à celui décrit

chez les autres espèces. Le supramaxillaire, dont la longueur correspond au quart de celle du maxillaire, est situé à l'angle postéro-supérieur de ce dernier et est de forme ovale. Contrairement aux autres espèces, le supramaxillaire est perpendiculaire à l'axe postérieur du maxillaire (Fig. 53B, C). Le prédataire est environ deux fois plus court que la mandibule, il est quinze fois plus long que haut et s'articule avec le dentalosplénial par une suture en biseau.

Comme *B. helgolandicus* et *B. longirostris*, la forme mexicaine présente une denture très discrète formée de petites dents fines, distribuées sur une seule rangée sur le bord oral des os maxillaires et mandibulaires.

Les trois rangées d'écaillés principales du flanc sont plus hautes que les autres ; celles de la ligne latérale étant les plus hautes. On compte environ soixante-douze ou soixante-treize rangées verticales d'écaillés depuis le bord postérieur du

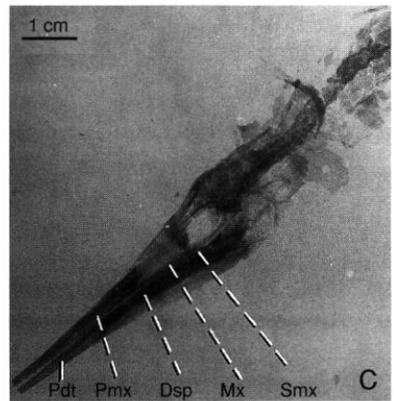
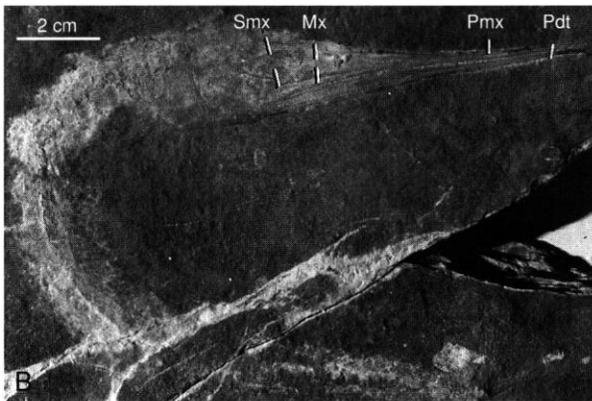
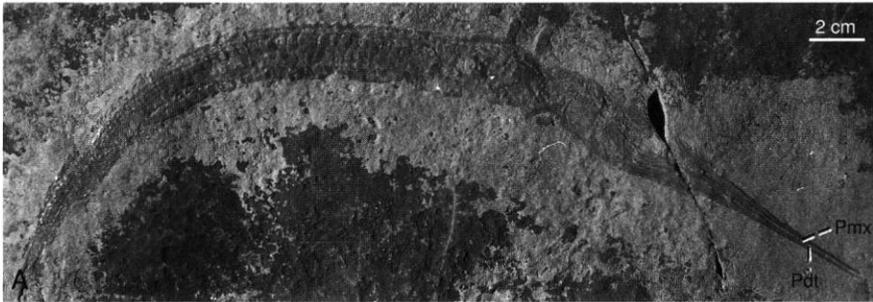


FIG. 53. — *Belonostomus* sp. « 3 » : **A**, vue générale du corps (FMNH 13483) ; **B**, vue générale du corps (FMNH 13484) ; **C**, vue générale du crâne (FMNH 13489). **Dsp**, dentalosplénial ; **Mx**, maxillaire ; **Pdt**, prédataire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Smx**, supramaxillaire.

supracleithrum dont huit ou neuf estimées juste en avant de la caudale. La nageoire pelvienne débute avec la vingt-huitième rangée verticale d'écaillés, l'anale avec la quarante-cinquième et la dorsale avec la quarante-huitième.

Les caractères qui viennent d'être évoqués ici justifient la séparation de la forme mexicaine de toutes les autres espèces du genre.

#### REMARQUES

Une autre espèce, *B. ornatus* (Felix, 1891), a été signalée dans le Néocomien du Mexique à partir d'un matériel fragmentaire. Cette grande espèce partage un caractère avec *B. cinctus* et *B. longirostris* (le prédentaire présentant une gouttière longitudinale visible à mi-hauteur de la face latérale et sur ses deux tiers postérieurs) et ne peut en aucun cas être confondue avec *Belonostomus* sp. « 3 » de l'Albien du Mexique.

La localité d'où proviennent les spécimens de *B. ornatus* n'a pas été retrouvée (Applegate comm. pers. 1993).

#### AUTRES RESTES ATTRIBUÉS À *Belonostomus*

Des restes attribués à *Belonostomus* peuvent être classés en quatre catégories.

La première est constituée par des restes isolés (os maxillaires et mandibulaires, écaillés) rapportés au genre *Belonostomus*, sans détermination spécifique. Elle inclut le taxon décrit du Kimméridgien du Havre (Dumontet & Wenz 1979) ainsi que tous les restes attribués à ce genre découverts en Amérique du Nord (Bardack 1968 ; Whetstone 1978 ; Bryant 1987, 1989 ; Wilson & Chalifa 1989).

La deuxième catégorie groupe des espèces nominales créées à partir d'un matériel fragmentaire. Connue par un fragment de mandibule, (?) *B. leptosteus* du Bathonien d'Oxfordshire, Angleterre, nommée par Agassiz (1844) et postérieurement décrite et figurée par Phillips (1871), doit très probablement appartenir à *Aspidorhynchus crassus*. *B. genevensis* Pictet (1850) du Néocomien de Suisse a été fondée sur la base d'un tronc mal préservé et *B. ornatus* Felix (1891) du Néocomien du Mexique a été nommée à partir d'os isolés : maxillaires, prédentaires et dentalopléuraux, écaillés et vertèbres. Ces deux der-

nières espèces sont des *Belonostomus* incontestables d'après la forme des écaillés (*B. genevensis* et *B. ornatus*) et celle du prédentaire (*B. ornatus*). Aucun élément ne permet d'en assurer la détermination spécifique. *B. ornatus*, qui présente la gouttière longitudinale connue chez *B. cinctus* et *B. longirostris*, pourrait tomber en synonymie avec ce dernier.

La troisième catégorie groupe des espèces mal définies et qui devraient tomber en synonymie telles que *B. pygmaeus* Winkler, 1871, fondée sur un exemplaire immature des calcaires lithographiques de Solnhofen et que rien ne distingue de *B. tenuirostris* ou de *B. münsteri*. *B. matteuzi* et *B. dalmaticus* du (?) Cénomaniens de Croatie (Kramberger-Gorjanovic 1895) sont probablement synonymes de *B. crassirostris* Costa (1856). La quatrième concerne des restes attribués à *Belonostomus* mais que, pour des raisons paléobiogéographiques, je rapporte au genre *Vinctifer*. Il s'agit de *Belonostomus* sp. du Kimméridgien d'Argentine (Leanza et Zeiss, 1990) et de *Belonostomus* sp. du Crétacé de Guinée Équatoriale (Taverne, 1969).

#### ESPÈCE RETIRÉE DU GENRE *Belonostomus*

##### « *Belonostomus* » *carinatus*

Mawson et Woodward, 1907

HOLOTYPE. — BMNH 10062-P.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Formation Candeias, Groupe Bahia, (?) Barrémien, Salvador, État de Bahia, Brésil.

Mawson & Woodward (1907) ont rapporté des écaillés articulées provenant du Crétacé inférieur de Bahia, Brésil, à l'espèce « *Belonostomus* » *carinatus*, qu'ils ont comparées à celles de *B. sweeti* (= *Vinctifer sweeti*). *B. carinatus* fut, par la suite, citée par de nombreux auteurs comme une espèce valide de *Belonostomus* (voir Carvalho 1982).

Les écaillés de la région postérieure du corps (Fig. 54) sont de grandes dimensions avec une carène simple et aiguë émergeant aux alentours du centre et s'étendant postérieurement par une épine proéminente. Le reste de la surface exposée

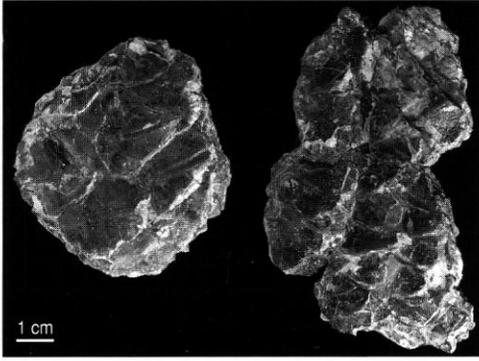


FIG. 54. — « *Belonostomus* » *carinatus*, BMNH 10062-P : écaillés.

est lisse ou marqué par des rides très fines. D'après mes observations, ces écaillés sont très différentes de celles des *Aspidorhynchidae* et peuvent plutôt être rapportées à de nombreux groupes d'« *Holostéens* ».

#### DONNÉES ENVIRONNEMENTALES (HABITAT ET NUTRITION)

La plupart des espèces de *Belonostomus* ont été trouvées dans des couches d'origine marine. Seul *Belonostomus longirostris* du Maastrichtien d'Amérique du Nord et le *Vinctifer* sp. du Barrémien de la Formation Missão Velha (NE Brésil) proviennent de sédiments réputés d'eau douce. Il est probable que ces formes ont été capables d'incursions en eau douce ou étaient même adaptées à une vie franchement dulçaquicole.

*Belonostomus* a occupé, très probablement, les mêmes biotopes cosmopolites qu'*Aspidorhynchus*. Des spécimens de *B. tenuirostris* comportent des restes de proies dans l'appareil digestif : cf. *Leptolepides* sp., *Notagodus* sp., et même un Rhynchocéphale appartenant probablement à *Homoeosaurus* (Eastman 1914 ; Saint-Seine 1949). Ceci confirme le mode de vie prédateur et le régime piscivore de cette espèce, comme ceux des autres espèces du genre.

#### ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

L'objectif de cette deuxième partie est de fournir une hypothèse sur les relations phylogénétiques

des *Aspidorhynchidae* au sein des *Neopterygii*, en se fondant sur les données morphologiques extraites de divers complexes ostéologiques. Ces relations seront analysées en utilisant la méthode cladistique de Hennig (1966).

#### CHOIX DES GROUPES-FRÈRES

Suivant les auteurs, les *Aspidorhynchidae* ont été diversement classés à l'intérieur des *Actinopterygii*. Les interprétations de Patterson (1973, 1977), Patterson & Rosen (1977) et Mainwaring (1978) sur les *Aspidorhynchidae*, en tant que *Teleostei* primitifs, restent les plus reconnues actuellement.

Établir le groupe-frère primitif des *Teleostei* (dont les *Aspidorhynchidae* semblent faire partie) est problématique, car il n'existe pas de consensus sur la phylogénie des *Neopterygii*. Fondamentalement, il existe deux points de vue divergents concernant le groupe-frère des *Teleostei*. La première hypothèse, proposée par Patterson (1973, 1975, 1977), Wiley (1976), Schultze & Wiley (1984) et résumée par Lauder & Liem (1983), considère les *Halecomorphi* (*Amiiformes*, *Caturidae*, *Ophiopsidae*, *Parasemionotidae*) comme le groupe-frère des *Teleostei*, ces deux taxons formant le clade des *Halecostomi* ; les *Ginglymodi* (= *Lepisostidae*) sont considérés comme le groupe-frère des *Halecostomi* (Fig. 55A).

Des idées différentes ont été proposées par Olsen (1984), Vérant (1988) et Olsen & McCune (1991). Les premiers considèrent les *Semionotiformes* (clade formé par les *Semionotidae* + *Lepisosteidae* + *Macrosemiidae*) comme le groupe-frère des *Teleostei* ; les *Halecomorphi* comme le groupe-frère des *Semionotiformes* + *Teleostei* ; les *Parasemionotidae* forment le groupe-frère des (*Halecomorphi* (*Semionotiformes* + *Teleostei*)), l'ensemble formant les *Neopterygii* (Fig. 55B).

La seconde, Vérant (1988) s'oppose à l'interprétation d'Olsen (1984), Olsen & McCune (1991), et n'accepte pas les *Lepisosteidae* comme le groupe-frère des *Macrosemiidae* et des *Semionotidae*. Dans cette interprétation, les *Lepisosteidae* (*Ginglymodi sensu* Patterson 1973) représentent le clade de *Neopterygii* le plus primitif et seraient donc le groupe-frère de

l'ensemble (Parasemionotidae + (Halecomorphi + (Macrosemiidae + (Semionotidae + Teleostei)))). Les deux points de vue diffèrent sur l'interprétation de l'articulation de la mâchoire. Chez les Teleostei et les Semionotidae, le symplectique se termine directement avec le carré, ce qui est considéré comme une synapomorphie des Teleostei. Chez les Halecomorphi, par contre, le symplectique fait partie de l'articulation de la mâchoire, ce qui est considéré comme l'état primitif par Véran (1988), mais comme état dérivé par Olsen (1984) et Olsen & McCune (1991). Les relations phylogénétiques entre les Neopterygii sont donc controversées. Afin d'avancer une hypothèse quant à ces relations, j'ai été conduit à faire établir une matrice de données concernant la définition de l'intra-groupe (appendice 1) et à l'analyser tous PAUP.

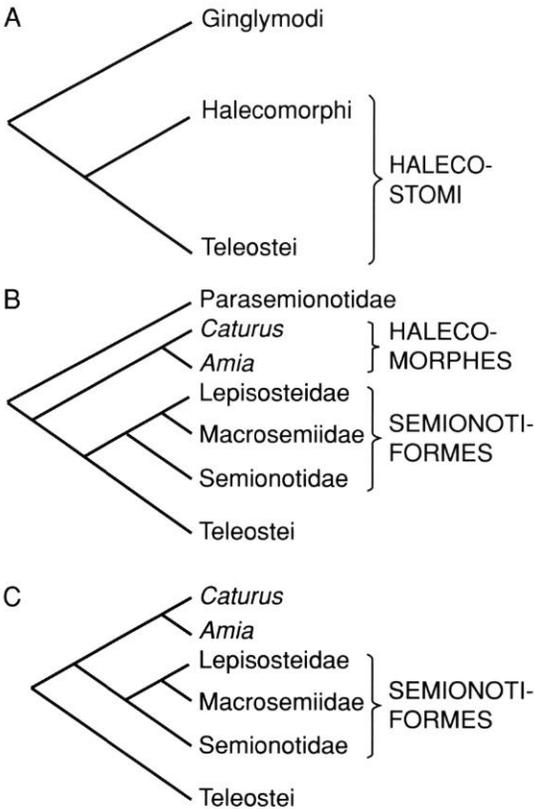


FIG. 55. — Résumé des relations phylogénétiques des Neopterygii proposés par **A**, Patterson (1973) ; **B** et **C**, Olsen & MacCune (1991).

#### CHOIX DES EXTRA-GROUPES

J'utiliserai plus d'un extra-groupe afin de réduire la possibilité qu'une synapomorphie du premier extra-groupe soit plésiomorphe (Watrous & Wheeler 1981 ; Maddison *et al.* 1984).

Les extra-groupes ont été choisis sur la base des analyses cladistiques précédentes des Actinopterygii fossiles (Olsen 1984 ; Gardiner & Schaeffer, 1989 ; Olsen & McCune 1991) et des connaissances anatomiques les plus complètes possibles en s'adressant à des espèces spécialement bien conservées : cf. *Pteronisculus* (Nielsen 1942) et *Watsonulus* (Lehman 1952 ; Olsen 1984).

#### CHOIX DES TAXONS TERMINAUX

Pour l'analyse des Neopterygii, j'ai pris en compte un certain nombre de taxons (12) dans le but de tester la monophylie des Neopterygii. La raison pour laquelle j'utilise ces taxons (sauf les exceptions mentionnées auparavant) au niveau générique est liée aux limites opérationnelles trouvées pour cette analyse. Le choix du genre en tant qu'unité de base de mon analyse est donc un choix méthodologique qui permettra d'offrir un plus large éventail des variations morphologiques.

#### SÉRIE DE TRANSFORMATIONS DES CARACTÈRES

Cette analyse phylogénétique repose sur trente-sept caractères anatomiques, pris de différents complexes, et deux caractères histologiques. La correspondance topographique entre les unités osseuses est utilisée comme première évidence d'homologie. La polarisation fondée sur l'extra-groupe ou sur l'ontogénie est utilisée comme deuxième pas dans cette même analyse. Pour les états de caractères, voir l'appendice 1 (matrice de caractères).

Seules les analyses qui ont résulté d'un test de parcimonie peuvent supporter l'état de monophylie défini par les synapomorphies (Hennig 1966 ; Patterson 1982 ; Rieppel 1988 ; Pinna 1991).

De nombreux caractères sont extraits de la littérature comme indiqué ci-après. Dans la liste qui suit, les caractères 4, 6, 8 et 14 sont ordonnés.

#### LISTE DE CARACTÈRES

**1.** Rapport entre les os du neurocrâne chez les individus adultes :

0 - oblitération des sutures.

1 - os non fusionnés.

**2. Myodome antérieur :**

0 - présent.

1 - absent.

**3. Région ethmoïdienne (modifié d'après Olsen & McCune 1991) :**

0 - ossifiée.

1 - ossification réduite.

2 - type Téléostéen (avec au moins trois ossifications : un supraethmoïde et une paire d'ethmoïdes latéraux).

Selon Olsen & McCune (1991), la réduction de l'ossification ethmoïdienne est une synapomorphie des Semionotidae + Macrosemiidae + Lepisosteidae. Elle peut être expliquée par l'absence de myodome antérieur. Ce caractère homoplasique est aussi présent chez *Amia*, où seuls les ethmoïdes latéraux et les pré-ethmoïdes sont connus. Chez les Teleostei, en plus des ethmoïdes latéraux, il y a une série d'os supplémentaires, parmi lesquels le supraethmoïde médian (Patterson 1973, 1975).

**4. Myodome postérieur :**

0 - présent, confiné au prootique.

1 - présent, pénétrant dans le basioccipital.

2 - absent.

La présence d'un myodome postérieur pair est un caractère primitif des Actinopterygii. L'augmentation de taille de ces myodomes a entraîné leur confluence, provoquant également la migration postérieure de la fissure otico-ventrale. Chez les Teleostei, le myodome traverse la fissure otico-ventrale et pénètre dans le basioccipital.

**5. Fosse de Bridge (Olsen & McCune 1991) :**

0 - présente.

1 - confluyente avec la fosse post-temporale.

**6. Fosse post-temporale :**

0 - absente.

1 - présente.

La fermeture de la fissure crânienne provoque des changements concomitants dans le neurocrâne. Les caractères suivants (7, 8, 9 et 11) concernent cette fermeture. En vue dorsale, le supraoccipital et l'épioccipital s'étendent vers l'avant dans la

région otique, l'épioccipital déplaçant le ptérotique de sorte que ce dernier s'ossifie à partir d'un centre situé au-dessus de la facette hyomandibulaire et du canal semicirculaire externe. En vue latérale, les régions subvagale et supravagale de l'exoccipital s'étendent dans la région otique, avec perte, d'abord de l'opisthotique, puis de la partie endochondrale de l'intercalaire.

**7. Opisthotique (Olsen & McCune 1991) :**

0 - individualisé.

1 - absent.

**8. Supraoccipital :**

0 - absent.

1 - présent et dans la région occipitale.

2 - présent et dans la région otique.

**9. Intercalaire enchondral (Olsen & McCune 1991) :**

0 - présent.

1 - absent.

La présence d'un intercalaire enchondral situé postéro-dorsalement par rapport au foramen du vague, et qui se développe comme un composant latéral de l'arc occipital est l'état primitif chez les Actinopterygii.

**10. Intercalaire de type Amiidae :**

0 - présent.

1 - absent.

**11. Position du foramen du nerf vague (X) par rapport à l'exoccipital (Olsen & McCune 1991) :**

0 - situé dans la fente.

1 - inclus dans l'exoccipital.

**12. Processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique :**

0 - absent.

1 - présent.

**13. Vomer :**

0 - (plaque osseuse) indifférencié.

1 - pair.

2 - impair.

Il n'y a pas de vomer chez *Polypterus* ni chez les chondrostéens actuels. La structure paire nommée « vomer » chez *Pteronisculus* semble tout

simplement être une plaque osseuse située entre l'entoptérygoïde et le parasphénoïde.

**14.** Extension du parasphénoïde sous la fissure otico-ventrale :

0 - atteint la fissure otico-ventrale.

1 - s'étend au-delà de la fissure otico-ventrale, sous la moitié antérieure du basioccipital.

2 - s'étend au-delà de la fissure otico-ventrale, jusqu'à la partie postérieure du basioccipital.

Le caractère 14 a été ordonné comme suit. L'allongement progressif de la partie postérieure du parasphénoïde forme une série de transformations morphologiques évidentes :

- chez quelques Paleoniscidae du Dévonien, le parasphénoïde se termine postérieurement, au niveau de la fissure otico-ventrale située immédiatement en arrière de la fosse hypophysaire ;

- chez d'autres Paleoniscidae et un certain nombre d'Actinopterygii plus évolués, le parasphénoïde se termine également au niveau de la fissure otico-ventrale mais celle-ci est située plus en arrière que chez les formes précédentes ;

- chez *Pholidophorus bechei*, le parasphénoïde se termine sous la moitié antérieure du basioccipital, à mi-chemin entre les foramens des nerfs glossopharyngien et vague ;

- chez tous les autres Actinopterygii, le parasphénoïde s'étend jusqu'à la partie postérieure du basioccipital, au-delà du foramen du vague.

**15.** Dents du parasphénoïde :

0 - parasphénoïde denté en avant du processus ascendant.

1 - plage dentée sur la partie postérieure du parasphénoïde.

2 - parasphénoïde édenté.

**16.** Position du foramen de la carotide interne (Patterson 1977) :

0 - situé dans une encoche du parasphénoïde.

1 - inclus dans le parasphénoïde.

**17.** Prémaxillaire :

0 - fixe, présent en dessous du rostral.

1 - fixe en forme de tube rostral qui s'insère dans la région ethmoïdienne du neurocrâne.

2 - mobile, présent latéralement par rapport au rostral.

3 - se situe latéralement ou en dessous du rostro-dermethmoïde.

Ce caractère n'a pas été ordonné en raison du fait que l'état (2) ou l'état (3) ne sont vraisemblablement pas dérivés de l'état (1), mais que tous trois dérivent de l'état (0).

**18.** Maxillaire :

0 - fixe.

1 - mobile.

**19.** Supramaxillaire :

0 - absent.

1 - un.

2 - deux.

La présence d'un supramaxillaire est considérée comme une synapomorphie des Halecostomi (Patterson 1973). La présence de deux supramaxillaires est un caractère dérivé des Teleostei.

**20.** Extrascapulaires :

0 - plusieurs paires.

1 - une paire.

Ce caractère a été considéré par Olsen & McCune (1991) comme une synapomorphie des Lepisosteidae + Macrosemiidae. En réalité, ce caractère n'est pas exclusif de ce groupe car il est également retrouvé chez de nombreux Paleoniscidae, chez quelques Amiidae, chez *Dapedium* et chez quelques espèces de *Lepidotes* (Wenz & Brito 1996).

**21.** Préopercule :

0 - en forme de croissant.

1 - à deux branches.

**22.** Position du canal préoperculaire :

0 - parallèle au bord antérieur.

1 - proche du bord postérieur.

**23.** Interopercule :

0 - absent.

1 - présent.

Olsen & McCune (1991) ont proposé comme caractère « interopercule réduit ou absent ». Depuis Patterson (1973), la présence d'un interopercule est considérée comme une synapomorphie des Halecostomi. Étant donné que la réduction de l'interopercule est un caractère diffi-

cile à définir, deux états peuvent exister : la présence et l'absence. Un espace séparant la mâchoire de l'interopercule est observé chaque fois que la mandibule est de petite taille comme chez les Teleostei et les Macrosemiidae.

**24. Prédentaire :**

0 - absent.  
1 - présent.

**25. Processus coronoïde :**

0 - absent.  
1 - présent.

**26. Susangulaire :**

0 - présent.  
1 - absent.

**27. Gulaire :**

0 - présente.  
1 - absente.

**28. Forme du suspensorium :**

0 - facette d'articulation pour l'hyomandibulaire inclinée.  
1 - facette d'articulation pour l'hyomandibulaire horizontale.

**29. Articulation entre le symplectique et la mandibule (Patterson 1973 ; Véran 1988) :**

0 - le symplectique s'articule avec la mandibule.  
1 - le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule.

**30. Articulation entre le symplectique et l'hyomandibulaire (Véran 1988) :**

0 - s'articule directement.  
1 - un joint de tissu fibreux remplace l'articulation.

**31. Processus postéro-ventral du carré :**

0 - absent.  
1 - présent.

**32. Quadratojugal :**

0 - présent.  
1 - absent.

Chez les Actinopterygii primitifs, le quadratojugal est un petit os dermique situé ventralement par

rapport à la branche verticale du préopercule et supportant une ligne sensorielle verticale. Chez *Lepisosteus*, le quadratojugal apparaît latéralement comme un petit élément (Wiley 1976 ; Arratia & Schultze 1991). Une épine indépendante interprétée comme un quadratojugal est mentionnée chez *Semionotus*, *Dapedium*, *Tetragonolepis*, *Hulletia* et *Prohalecites* (cf. Lambers 1992) et chez les Macrosemiidae (Véran 1988, fig. 28e).

Le quadratojugal est perdu chez les Halecomorphi et les Teleostei (Patterson 1973). Chez ces derniers, le processus postéro-ventral situé sur le carré était habituellement interprété comme un quadratojugal. Comme ce processus ne présente pas de canal sensoriel vertical, et comme il n'y a pas de preuve ontogénétique d'une homologie entre le processus membraneux du carré et le quadratojugal, cette structure ne peut être définie comme un quadratojugal (cf. Arratia & Schultze 1991 pour la discussion). C'est le cas d'*Ichthyokentema* (Griffith & Patterson 1963), des Pachycormidae (Lambers 1992), des Pholidophoridae (Patterson 1973), des Leptolepidae et des Teleostei évolués.

**33. Clavicule :**

0 - présente.  
1 - absente ou réduite.

Chez les chondrostéens, il existe de grandes clavicules qui précèdent les cleithrums et qui s'affrontent médianement. Chez les Actinopterygii les plus évolués, les clavicules sont absentes ou réduites.

**34. Propterygium de la nageoire pectorale (Patterson 1977) :**

0 - libre.  
1 - fusionné avec le premier rayon de la nageoire.

**35. Arcs uraux neuraux (Patterson 1977) :**

0 - non modifiés.  
1 - modifiés en uroneuraux.

Les arcs uraux neuraux modifiés en uroneuraux de type Teleostei ont été considérés comme homologues des « uroneuraux de type particulier » des Pachycormidae et de *P. bechei* (Patterson 1973, 1977). Cette homologie est mise en doute par Arratia & Lambers (1996), lesquels estiment que ces structures ont des ori-

gines différentes. Le problème est loin d'être résolu, toutefois mon analyse considérera les « uroneuraux » des Pachycormidae, de *P. bechei* ainsi que de *Belonostomus* comme étant différents de ceux du type Teleostei.

**36.** Présence de liaison « *peg-and-socket* » sur les écailles :

- 0 - présente.
- 1 - absente.

**37.** Canalicules de Williamson :

- 0 - présents.
- 1 - absents.

Les tissus osseux des « sub-holostéens » et des holostéens sont caractérisés par la présence de structures qui n'existent pas dans les os des autres poissons et des tétrapodes : les canalicules de Williamson. Ces canaux contiennent des processus cytoplasmiques des cellules situées à la surface de l'os qui ne sont pas incluses dans les tissus durant la croissance.

**38.** Type d'écaille :

- 0 - ganoïde.
- 1 - élasmoïde.
- 2 - cycloïde.

**39.** Hypuraux 1 et 2 des individus adultes (Arratia 1991) :

- 0 - associés aux centres uraux 1 et 2 séparés.
- 1 - associés à un composant ural unique (centres uraux 1 et 2 fusionnés).

## RÉSULTATS

Les résultats de cette analyse utilisant l'option « *Branch-and-bound search* » du programme PAUP 3.1 (Swofford 1993) ont généré trois arbres également parcimonieux (Fig. 56A-C), d'une longueur de soixante-dix-neuf pas (ci = 0,60, ri = 0,70). L'arbre de consensus strict de ces trois topologies (Fig. 57) retient un total de huit noeuds pour quatorze taxons terminaux.

## MONOPHYLIE DES NEOPTERYGII

Les résultats obtenus confirment la monophylie des Neopterygii. Ceux-ci constituent un clade monophylétique fondé sur les cinq synapomorphies suivantes :

1. L'état (1) du caractère 33 (clavicule absente ou réduite).
2. L'état (2) du caractère 14 (extension du parasphénoïde au-delà de la fissure otico-ventrale, sous la partie postérieure du basioccipital), *P. bechei* présente l'état (1) de ce caractère

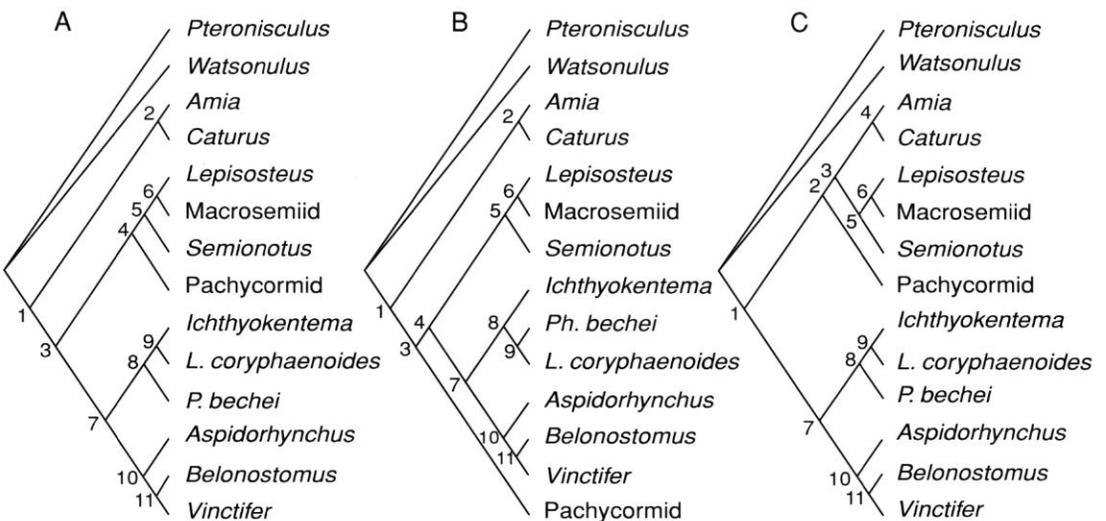


FIG. 56. — Les trois arbres les plus parcimonieux. Longueur de 79 pas (ci, 0,60 ; ri, 0,70).

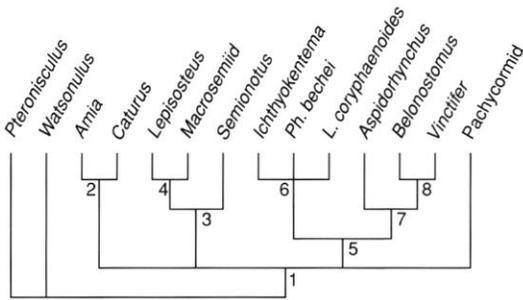


FIG. 57. — Arbre de consensus strict.

comme chez l'extra-groupe *Watsonulus*.

**3.** L'état (1) du caractère 15 (présence d'une plage dentée sur la partie postérieure du parasphénoïde), avec une réversion chez *Caturus* et *Ichthyokentema* (= état (0) denté sur toute sa longueur, à partir du processus ascendant), et chez *Vinctifer* (= état (2) parasphénoïde édenté).

**4.** L'état (1) du caractère 21 (préopercule en deux branches) avec une réversion chez *Amia*.

**5.** L'état (1) du caractère 32 (absence de quadrato-jugal) avec une réversion chez les Semionotiformes.

Dans la topologie 2, l'état (1) du caractère 1 (os du neurocrâne non fusionnés) est, lui aussi, une apomorphie des Neopterygii ; dans cette topologie, ce caractère subira donc une réversion chez *Caturus*, *P. bechei*, *L. coryphaenoides* et *Belonostomus* + *Vinctifer*.

Dans la topologie 3, l'état (1) du caractère 29 (le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule) étaye, lui aussi, le nœud 1. Ceci pourrait impliquer une double réversion chez les Halecomorphi et chez *Vinctifer*, où l'articulation mandibulaire est assurée par le carré et par le symplectique.

#### RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES NEOPTERYGII

La première grande différence structurale (= topologie) intervient au niveau des relations entre les trois groupes majeurs de Neopterygii (cf. Halecomorphi, Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune 1991, et Teleostei) et la posi-

tion des Pachycormidae parmi eux. Trois hypothèses concurrentes se dégagent :

**1.** Dans la première topologie (Fig. 56A), les Teleostei constituent le groupe-frère des Pachycormidae + Semionotiformes.

**2.** Dans la deuxième topologie (Fig. 56B), les Pachycormidae forment le groupe-frère des Teleostei + Semionotiformes.

**3.** Dans la troisième topologie, les Pachycormidae sont le groupe-frère des Halecomorphi + Semionotiformes (ces derniers constituant les Holostei, nœud 3) (Fig. 56C).

L'existence de trois hypothèses de relations de parenté à ce niveau basal serait liée aux différences d'interprétations des séries de transformations des états des caractères 1, 7, 9, 27 et 29.

Dans la première topologie (Fig. 56A), le nœud 3 (Teleostei (Pachycormidae + Semionotiformes)) est étayé par l'état (1) du caractère 29 (le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule) qui présente une réversion chez *Vinctifer*. Les Pachycormidae et Semionotiformes forment un groupe monophylétique sur la base de l'état (1) du caractère 1 (os du neurocrâne non fusionnés), homoplasique chez *Amia*, *Ichthyokentema* et *Aspidorhynchus* ; et de l'état (1) du caractère 9 (absence d'intercalaire enchondral) codé « ? » pour les Pachycormidae, et homoplasique chez *Amia* et *L. coryphaenoides*.

Dans cette topologie, le caractère 7 étaye séparément la monophylie des Halecomorphi (nœud 2) et celle des Semionotiformes (nœud 5). Le caractère 27 étaye seulement celle des Semionotiformes et est homoplasique chez les Aspidorhynchidae (nœud 10) et chez *Ichthyokentema*.

Dans la deuxième topologie (Fig. 56B), le nœud 3 (Pachycormidae (Teleostei + Semionotiformes)) est, comme dans l'arbre précédent, étayé par l'état (1) du caractère 29 (le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule) réversé chez *Vinctifer*. La monophylie des (Teleostei + Semionotiformes) est étayée par l'état (1) du caractère 27 (absence de gulaire) avec une réversion chez *P. bechei* et *L. coryphaenoides*.

Dans cette topologie, le caractère 1 se trouve à un niveau plus basal (nœud 1) et est considéré comme une réversion chez *Caturus*, le nœud 9

(*P. bechei* + *L. coryphaenoides*) et le nœud 11 (*Belonostomus* + *Vinctifer*) ; le caractère 7 étaye séparément les monophylies des Semionotiformes et des Halecomorphi mais est homoplasique chez *L. coryphaenoides* ; le caractère 9 étaye, lui aussi, le nœud 5, homoplasique chez *Amia* et *L. coryphaenoides*.

Dans le troisième arbre (Fig. 56C), le nœud 2 (Pachycormidae (Halecomorphi + Semionotiformes)) est soutenu par l'état (1) du caractère 1 (os du neurocrâne non fusionnés), homoplasique chez *Ichthyokentema* et *Aspidorhynchus* et avec une réversion chez *Caturus* ; et par l'état (1) du caractère 9 (absence d'intercalaire enchondral), douteux chez les Pachycormidae et homoplasique chez *L. coryphaenoides*. *Caturus* présente une réversion pour ce caractère. Le nœud 3 (Halecomorphi + Semionotiformes) est défini par l'état (1) du caractère 7 (opisthotique absent), homoplasique chez *L. coryphaenoides*.

Dans cette topologie, le caractère 27 étaye la monophylie des Semionotiformes (mais il est homoplasique chez *Ichthyokentema* et chez les Aspidorhynchidae) et le caractère 29 soutient le nœud 1 (niveau basal des Neopterygii) avec une réversion chez les Halecomorphi et chez *Vinctifer*.

Les trois groupes majeurs de Neopterygii (cf. Halecomorphi, Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune 1991, et Teleostei) apparaissent bien comme des clades sur les trois topologies obtenues.

Les Halecomorphi forment un groupe monophylétique fondé, au moins, sur les trois synapomorphies communes aux trois topologies ; ce sont :

1. L'état (1) du caractère 10 (présence d'intercalaire de type Amiidé).
2. L'état (1) du caractère 36 (absence de liaison « *peg-and-socket* » sur les écailles), homoplasique chez les Halecomorphi et chez *L. coryphaenoides* (et tous les Teleostei plus dérivés).
3. L'état (1) du caractère 38 (type élasmoïde des écailles).

Dans les topologies 1 et 2 (Fig. 56A, B), l'état dérivé du caractère 7 (absence d'opisthotique) définit les Halecomorphi, il est par contre homoplasique chez les Semionotiformes et chez *L. coryphaenoides*.

Dans la topologie 3, l'état plésiomorphe du caractère 29 (double articulation de la mandibule) est une réversion qui étaye la monophylie des Halecomorphi ; cet état de caractère est également présent chez *Vinctifer*.

Les Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune (1991) sont considérés comme un groupe monophylétique sur la base de quatre autapomorphies :

1. L'état (1) du caractère 2 (absence de myodome antérieur).
2. L'état (1) du caractère 3 (réduction des ossifications de la région ethmoïdienne).
3. L'état (1) du caractère 11 (foramen du nerf vague dans l'exoccipital), ce dernier caractère étant homoplasique car on le retrouve chez *L. coryphaenoides*.
4. L'état plésiomorphe du caractère 32 (présence de quadratojugal) considéré comme une réversion.

L'état (1) du caractère 7 étaye la monophylie des Semionotiformes sur les topologies 1 et 2, étant homoplasique chez les Halecomorphi et chez *L. coryphaenoides*. Sur la topologie 2, l'état (1) du caractère 9 est une synapomorphie au niveau du clade Semionotiformes, il est homoplasique pour *Amia* et *L. coryphaenoides* ; finalement, sur les topologies 1 et 3, l'absence de gulaire (état (1) du caractère 27) définit, elle aussi, la monophylie des Semionotiformes et est une homoplasie pour *Ichthyokentema* et les Aspidorhynchidae.

Les Teleostei forment un groupe monophylétique incontestable sur la base de cinq synapomorphies :

1. La présence de supraoccipital.
2. L'état (2) du caractère 13 (vomer impair).
3. L'état (2) du caractère 17 (prémaxillaire mobile) postérieurement transformé chez les Aspidorhynchidae (état (1) : prémaxillaire fixe, en forme de tube rostral).
4. L'état (1) du caractère 31 (présence d'un processus postéro-ventral du carré).
5. L'état (1) du caractère 35 (arcs uraux neuraux modifiés comme des uroneurax).

Un autre état de caractère étaye, lui aussi, dans la deuxième topologie, la monophylie des Teleostei. Il s'agit de :

6. La présence de susangulaire, qui présente une réversion chez *P. bechei* et *L. coryphaenoides*.

Une analyse phylogénétique qui utilise la biologie moléculaire (r RNA) et concerne *pro parte* les Actinopterygii, a été présentée par Patterson au Symposium « *Phylogenetic problems concerning major groups of fish* » à Copenhague (août 1994). Ses résultats admettent l'existence du clade (*Lepisosteus* + *Amia*), correspondant à la seconde topologie présentée ici.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES TELEOSTEI

Deux niveaux de résolution sont présentés pour les Teleostei. L'arrangement trouvé chez les topologies 1 et 3 est le suivant : (((*Ichthyokentema* + *L. coryphaenoides*) *P. bechei*) + (*Aspidorhynchus* (*Belonotomus* + *Vinctifer*))) (Fig. 56A, C).

L'arrangement du deuxième arbre présente : (((*P. bechei* + *L. coryphaenoides*) *Ichthyokentema*) + (*Aspidorhynchus* (*Belonotomus* + *Vinctifer*))) (Fig. 56B).

Dans les topologies 1 et 3, *Ichthyokentema* et *L. coryphaenoides* forment un groupe monophylétique dont la définition repose sur quatre synapomorphies :

1. L'état (2) du caractère 8 (supraoccipital présent et dans la région otique).
2. L'état (2) du caractère 38 (type d'écaille cycloïde).
3. L'état (1) du caractère 5 (fosse de Bridge confluyente avec la fosse post-temporale, homoplasique avec *Pachycormus*).
4. L'état (1) du caractère 39 (hypuraux 1 et 2 associés à un composant ural unique chez les individus adultes). Ce caractère est, en réalité codé « ? » chez *Ichthyokentema*. De ce fait, pour *Ichthyokentema*, l'état de ce caractère est équivoque. Je ne considère pas qu'il soit valable de discuter en détail les résolutions potentielles de ce caractère ; le plus économique est de supposer qu'*Ichthyokentema* présente l'état dérivé (1) de ce caractère. Si tel est le cas, ce caractère serait restreint à une apparition indépendante au niveau de ce clade et à une autre, homoplasique, au niveau du clade 11 (*Belonostomus* + *Vinctifer*).

Le clade 8, correspondant au nœud ((*Ichthyokentema* + *L. coryphaenoides*) + *P. bechei*), est étayé par six synapomorphies :

1. L'état (2) du caractère 3 (région ethmoïdienne de type Téléostéen).
2. L'état (1) du caractère 16 (foramen de la carotide inclus dans le parasphénoïde).
3. L'état (1) du caractère 34 (propterygium de la nageoire pectorale fusionné avec le premier rayon de la nageoire), homoplasique chez les Macrosemiidae.
4. L'état (2) du caractère binaire 19 (présence de deux supramaxillaires), avec une réversion à l'état « 1 » (présence d'un seul supramaxillaire) chez *Ichthyokentema*.
5. L'état (1) du caractère 4 (myodome postérieur pénétrant dans le basioccipital), avec une réversion chez le taxon terminal *Ichthyokentema*.
6. L'état (2) du caractère 17 (prémaxillaire mobile, présent latéralement par rapport au rostral).

Dans la deuxième topologie (Fig. 56B), le clade 9, correspondant au nœud (*P. bechei* + *L. coryphaenoides*), est étayé par les cinq synapomorphies suivantes :

1. L'état plésiomorphe du caractère 1 (oblitération des sutures des os du neurocrâne).
2. L'état (1) du caractère 4 (myodome postérieur pénétrant dans le basioccipital).
3. L'état (2) du caractère 19 (présence de deux supramaxillaires).
4. L'absence de susangulaire (état (1) du caractère 26), ici interprété comme une réversion au sein des Teleostei.
5. L'état (0) du caractère 27 (présence de gulaire), homoplasique chez les Halecomorphi et les Pachycormidae.

Sur cette topologie, le clade 8 ((*P. bechei* + *L. coryphaenoides*) + *Ichthyokentema*) est étayé par six synapomorphies :

1. L'état (2) du caractère 3 (région ethmoïdienne de type Téléostéen).
2. L'état (1) du caractère 5 (fosse de Bridge confluyente avec la fosse post-temporale), homoplasique avec *Pachycormus* et avec une réversion chez *P. bechei*.
3. L'état (2) du caractère 8 (supraoccipital pré-

sent, dans la région otique), avec une réversion à l'état (1) chez *P. bechei*.

4. L'état (1) du caractère 16 (foramen de la carotide inclus dans le parasphénoïde).

5. L'état (2), du caractère 17 (prémaxillaire mobile, présent latéralement par rapport au rostral).

6. L'état (2) du caractère 38 (type d'écaille cycloïde) avec une réversion chez *P. bechei*.

La topologie de l'arbre 2 est identique à celle des résultats précédents (Patterson 1977 ; Patterson & Rosen 1977 ; Mainwaring 1978).

#### MONOPHYLIE DES ASPIDORHYNCHIDAE

Les Aspidorhynchidae forment un groupe monophylétique, défini dans les trois arbres par quatre synapomorphies non-ambiguës, qui sont :

1. L'état (1) du caractère 12 (présence d'un processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique).

2. L'état (1) du caractère 17 (prémaxillaires fixes en forme de tube rostral qui s'insère dans la région ethmoïdienne du neurocrâne).

3. L'état (1) du caractère 22 (position postérieure du canal préoperculaire).

4. L'état (1) du caractère 24 (présence du prédentaire).

Trois autres synapomorphies étayent les Aspidorhynchidae :

5. L'état (0) du caractère 23 (absence de l'interopercule), caractère qui est une réversion chez les Aspidorhynchidae et chez *Lepisosteus*.

6. L'état plésiomorphe du caractère 26 (présence de susangulaire), homoplasique avec les Halecomorphi et avec *Ichthyokentema* (topologies 1 et 3).

7. L'état (1) du caractère 27 (absence de gulaire), homoplasique avec les Semionotiformes et avec *Ichthyokentema* (arbres 1 et 3).

#### MONOPHYLIE DE *Belonostomus* + *Vinctifer*

Elle est étayée par les synapomorphies suivantes :

1. L'état (1) du caractère 39 (hypuraux 1 et 2 associés à un composant ural unique, chez les individus adultes), homoplasique au moins avec *L. corhyphaenoides*.

*Belonostomus* et *Vinctifer* sont différents d'*Aspidorhynchus* et ressemblent à *L. coryphae-*

*noides* par la présence d'une fusion des deux premiers centres uraux (U1 et U2), qui supportent les deux premiers hypuraux. La présence d'un composant ural unique supportant deux hypuraux peut être due, soit à la fusion des centres uraux 1 et 2, soit, chez quelques Teleostei, à la perte de n'importe lequel des centres uraux (Schultze & Arratia 1988, 1989 ; Arratia 1991).

Un seul centre ural composé (1 et 2), portant deux hypuraux et deux arcs hémaux, est présent chez quelques spécimens de *L. coryphaenoides*, le « Teleostei sp. 1 », *Doneykos*, *Lusiichthys* et *Pachythrissops laevis* selon Arratia (1991).

Deux centres uraux distincts, non fusionnés et portant chacun un hypural, sont présents chez *Aspidorhynchus* ainsi que chez le juvénile de *Vinctifer* (état plésiomorphe du caractère). Les deux centres uraux se sont donc fusionnés au cours de l'ontogénie produisant le composant ural unique U1 + U2. Chez les Halecomorphi, les Pachycormidae et les Pholidophoridae, les centres uraux 1 et 2 ne sont pas fusionnés (Arratia 1991).

2. Dans le deuxième arbre, l'état plésiomorphe du caractère 1 (fusion et même oblitération des sutures des os neurocrâniens chez les individus adultes) subit, dans cette topologie, une réversion. Il est homoplasique, chez les Caturidae et le clade 9 (*P. bechei* + *L. corhyphaenoides*).

La monophylie du clade confirme la non-validité de la famille des Vinctiferidae proposée par Santos (1990). Toutefois, une diagnose pour ce clade demanderait la découverte de nouveaux caractères et une meilleure résolution des relations de parenté entre les espèces de *Belonostomus* et de *Vinctifer*, dont quelques-unes sont très mal conservées.

Finalement, *Vinctifer* présente trois autapomorphies qui sont :

1. L'état (2) du caractère 15 (parasphénoïde édenté).

2. L'état plésiomorphe du caractère 19 (absence de supramaxillaire). Depuis le travail de Patterson (1973), la présence d'un supramaxillaire a été considérée comme une synapomorphie des Halecostomi (Halecomorphi + Teleostei). L'absence de supramaxillaire chez *Vinctifer* est homoplasique chez *Lepisosteus* et les Macrosemiidae, et chez les Actinopterygii primitifs (*Pteronisculus*). Cet état de caractère chez

*Lepisosteus* + Macrosemiidae peut ne pas avoir exactement la même valeur phylogénétique que chez les formes plus primitives (Wenz & Brito 1996) ; chez *Vinctifer*, l'absence de supramaxillaire est plutôt une autapomorphie liée au fait que le maxillaire se projette vers l'arrière par sa grande plaque postérieure.

3. La réversion du caractère 29 (double articulation symplectique/carré avec la mandibule). Chez les Neopterygii, la double articulation a été considérée comme la principale synapomorphie des Halecomorphi (Patterson 1973). *Vinctifer* présente une réversion de ce caractère, homoplasique chez les Halecomorphi et chez les Actinopterygii primitifs. Cette observation prouve, du moins pour les Aspidorhynchidae, la possibilité de réversion d'un caractère au sein d'une même famille. Une autre solution pour l'interprétation de ce caractère a été donnée par Véran (1988), qui estime qu'il présente un degré de généralité plus élevé.

#### DISCUSSION

Les seuls résultats publiés dans une optique cladistique sur la phylogénie des Aspidorhynchidae au sein des Actinopterygii sont ceux de Patterson (1973, 1977), de Patterson & Rosen (1977) et de Maisey (1991).

Patterson (1973) a le premier placé les Aspidorhynchidae dans la subdivision des Teleostei, même s'il ne discute pas de manière approfondie le problème de la famille au sein des Teleostei. Il justifie ce rapprochement par la structure de l'endosquelette caudal. Comme chez les Pholidophoridae *sensu stricto*, les centres préuraux sont chordaux et les centres uraux, non ossifiés, présentent des arcs neuraux pairs, allongés et modifiés en uroneuraux rudimentaires qui ne s'étendent pas vers l'avant sur les centres préuraux. Il conclut que la famille représente un groupe monophylétique et utilise la présence d'uroneuraux rudimentaires pour montrer que Saint-Seine (1949) a correctement envisagé la place des Aspidorhynchidae avec les Pholidophoridae et les Leptolepidae. Ultérieurement, Patterson (1977) propose une phylogénie pour les Teleostei où les Aspidorhynchidae sont placés, après les Pachycormidae, à la base de ce clade.

Cet auteur dénombre cinq synapomorphies pour les Aspidorhynchidae dont un certain nombre mérite d'être commenté.

1. Arcs uraux neuraux modifiés en uroneuraux au lieu d'être non-modifiés. Comme il a été montré précédemment, les uroneuraux des Aspidorhynchidae (cf. *Belonostomus* et *Vinctifer*) sont homologues de ceux de *Leptolepis coryphaenoides*. Arratia & Lambers (1996) ont montré que la morphologie des « uroneuraux » des Pachycormidae diffère de celle des uroneuraux des Teleostei par le fait que, chez les Pachycormidae, ces éléments seraient impairs et médians.

2. Prémaxillaire mobile et petit, en position latérale par rapport au rostral, au lieu d'être fixe, et situé en dessous du rostral. Les prémaxillaires des Aspidorhynchidae sont allongés, situés en avant et en dessous du rostral, fixes et forment des tubes qui s'emboîtent dans la région ethmoïdienne (Brito 1992). Chez les Pachycormidae, les prémaxillaires se situent latéralement ou en dessous du rostrodermethmoïde (Lambers 1992), c'est cette disposition qui permettrait probablement au maxillaire d'être légèrement mobile. Un prémaxillaire mobile est observé chez les Pholidophoridae ainsi que chez *Leptolepis coryphaenoides*. Le maxillaire des Aspidorhynchidae n'est pas mobile.

3. Foramen de la carotide interne inclus dans le parasphénoïde, au lieu d'être représenté par une encoche dans le bord du parasphénoïde. En réalité, la carotide interne passe dans une encoche du bord du parasphénoïde (Brito 1992). Cette disposition, qui est une synapomorphie, est inconnue chez presque tous les Pachycormidae (Arratia & Lambers 1996). Ce caractère est, de plus, observé chez certains poissons non-Teleostei tels que *Hulettia*, *Dapedium*, *Tetragonolepis* ainsi que d'autres Actinopterygii (Arratia & Lambers *op. cit.*).

4. Propterygium de la nageoire pectorale fusionné avec le premier rayon de la nageoire, au lieu d'être libre. Le propterygium est libre chez les Aspidorhynchidae ainsi que chez les Pachycormidae (Jessen 1972, pl. 25, fig. 2 ; Arratia & Lambers 1996).

5. Sept épuraux, au lieu de huit ou plus. Même s'ils sont difficiles à trouver, il semble y avoir moins de sept épuraux chez les Aspidorhynchidae.

À ces cinq caractères, il faut ajouter le problème posé par le vomer (caractère 8 de Patterson *op. cit.*, vomer impair médian au lieu de vomer pair). Patterson a décrit la présence d'un vomer impair à partir du clade *Ichthyokentema*. En réalité, il existe un vomer impair chez tous les Aspidorhynchidae (Brito 1992). À l'exception d'*Hiodon* et d'*Osmerus*, un vomer médian est connu chez tous les Teleostei à partir du grade Pholidophoridae. Un vomer impair est également connu chez d'autres Actinopterygii comme *Lepidotes*, *Dapedium*, les Pycnodontidae et *Bobasatrania*. Une telle disposition est probablement liée à une alimentation de type broyeur (Patterson 1975 ; Brito 1992). Bien que la présence d'un vomer impair soit reconnue comme un caractère partagé par la majorité des Teleostei, il existe chez les Aspidorhynchidae et pourrait être lié à la forme allongée du museau.

Dans un autre travail, Patterson & Rosen (1977) avaient retenu seulement trois synapomorphies pour les Teleostei (les caractères 1 et 2, ci-dessus, plus la présence de « plaques basibranchiales dentigères impaires »). Ce dernier caractère est inconnu chez les Aspidorhynchidae. Comme il a été indiqué précédemment, seul l'un des caractères, invoqué par Patterson (1977) et Patterson & Rosen (1977) pour regrouper les Aspidorhynchidae avec les autres Teleostei (*cf.* caractère 1), peut être retenu.

Bien qu'elle repose sur une seule synapomorphie, la monophylie des Teleostei (*sensu* Patterson *op. cit.*) reste l'hypothèse la plus acceptable dans l'état actuel de nos connaissances.

Dans son travail sur *Vinctifer*, Maisey (1991) assure, lui aussi, que les Aspidorhynchidae sont des Teleostei primitifs. Il propose trois hypothèses pour leurs relations phylogénétiques : (1) « les Aspidorhynchidae représentent le groupe-frère de tous les autres Teleostei (incluant les Pachycormidae, les « Pholidophoridae » et les « Leptolepidae ») » ; (2) « les Aspidorhynchidae représentent le groupe-frère des Pachycormidae (d'après la morphologie du rostre) » ; (3) « les Aspidorhynchidae occupent une position phylogénétique plus évoluée par rapport aux Pachycormidae et aux « Pholidophoridae » (sug-

géré par la morphologie de la nageoire caudale ; cette position ne correspond pas aux autres caractères cladistiquement primitifs du groupe) ». Dans le même article, Maisey a présenté le premier cladogramme fondé sur les caractères des différents genres d'Aspidorhynchidae, cladogramme qui ne diffère topologiquement pas du cladogramme obtenu dans mon analyse.

#### DISTRIBUTION DES ASPIDORHYNCHIDAE ET REMARQUES PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Notre étude des Aspidorhynchidae, d'après des données essentiellement morphologiques, produit un cladogramme de taxons (Fig. 58A) à partir duquel on peut construire un autre

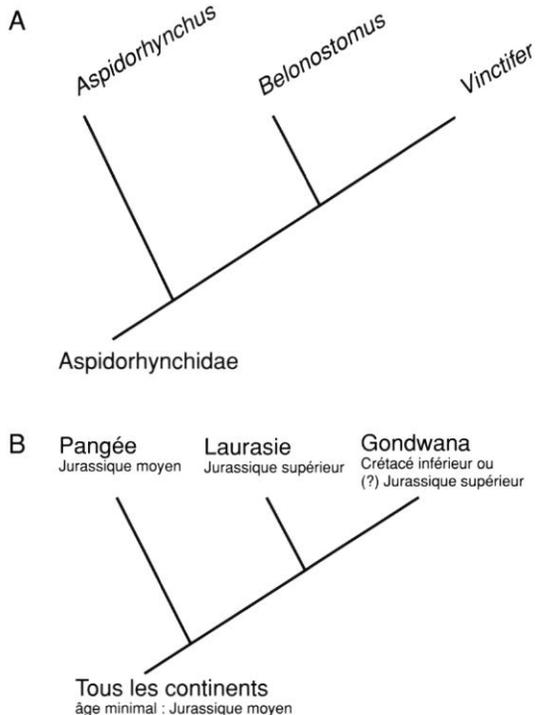


FIG. 58. — Relations phylogénétiques et biogéographiques des Aspidorhynchidae. **A**, cladogramme des relations phylogénétiques des genres d'Aspidorhynchidae ; **B**, cladogramme précédent avec la distribution géographique et l'âge minimal pour chaque genre.

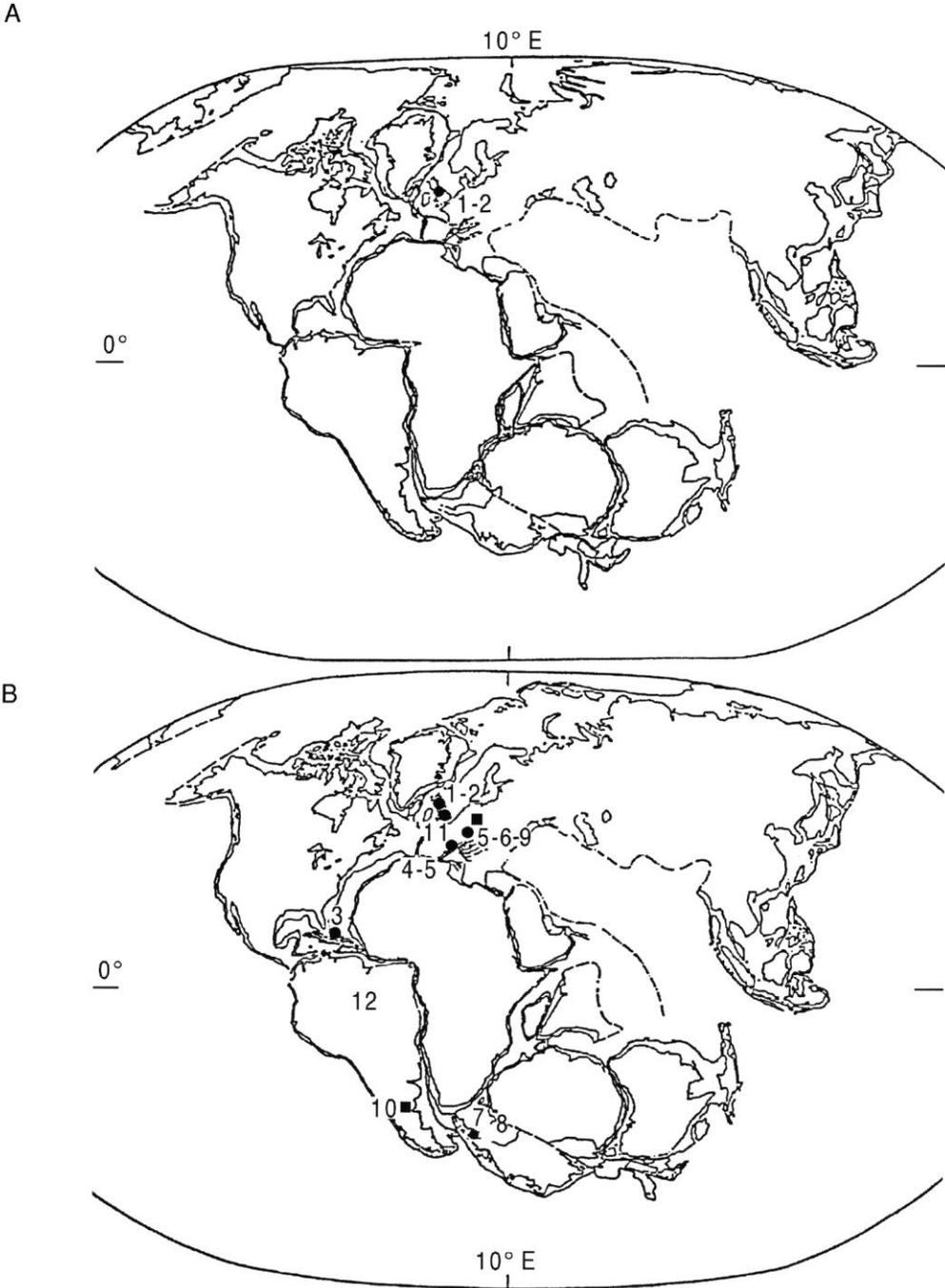


FIG. 59. — Distribution des Aspidorhynchidae. **A**, au Jurassique moyen (Bathonien à Callovien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Triassique/Jurassique) : 1, *Aspidorhynchus crassus* ; 2, *A. euodus*. **B**, au Jurassique supérieur et au Crétacé inférieur (Oxfordien au Barrémien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Oxfordien) : 1, *Aspidorhynchus fisheri* ; 2, *Belonostomus dorsetensis* ; 3, *Aspidorhynchus* sp. ; 4, *A. spehodes* ; 5, *A. acutirostris* ; 6, *B. tenuirostris* ; 7, *A. antarcticus* ; 8, *Vinctifer* sp. ; 9, *B. muensteri* ; 10, ? *Belonostomus* sp. ; 11, *B. hoolei* ; 12, *Vinctifer* sp.

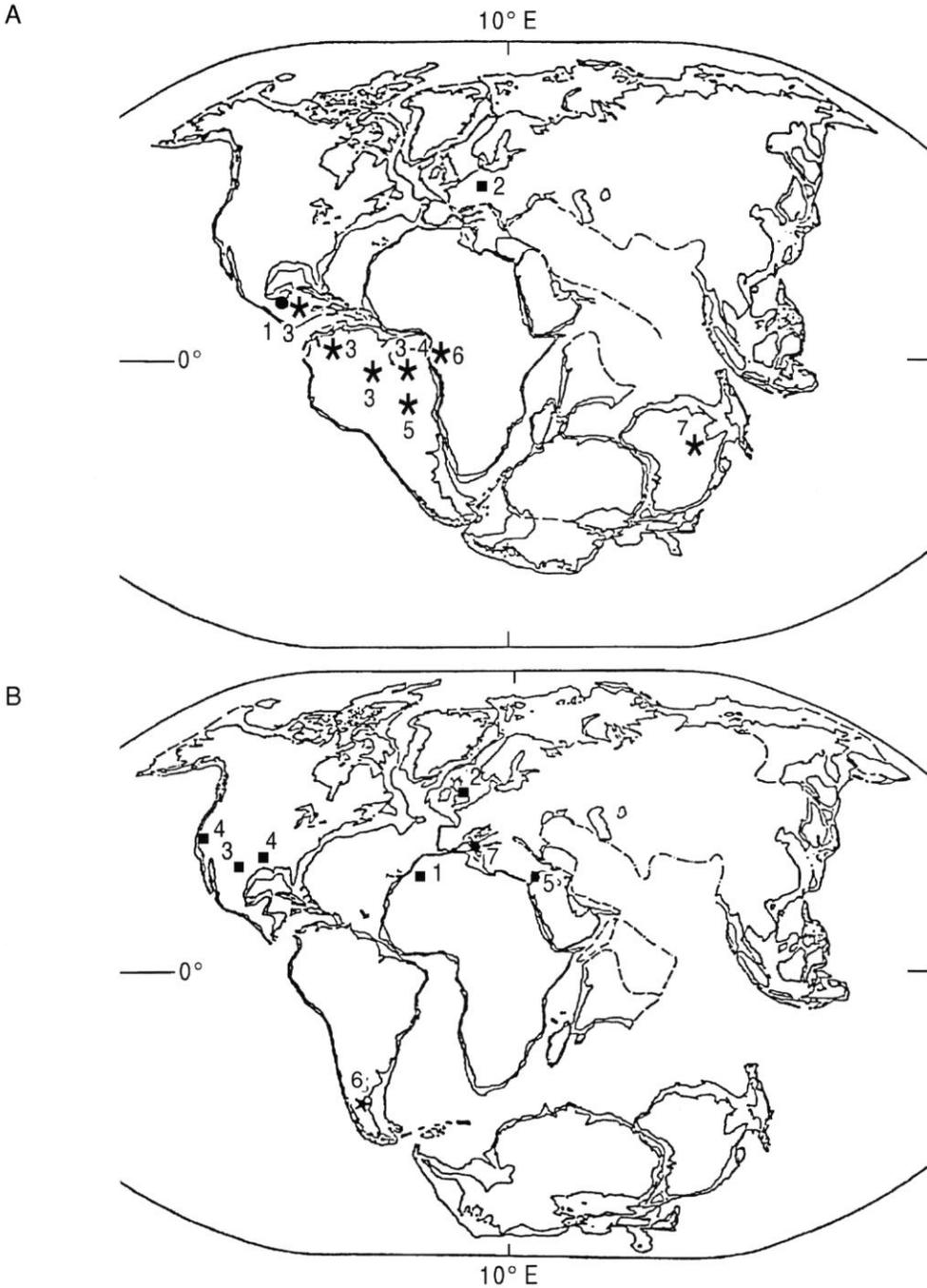


FIG. 60. — Distribution des Aspidorhynchidae. **A**, au Crétacé moyen (Aptien, Albien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Hauterivien) : 1, *Belonostomus* sp. « 3 » ; 2, *B. helgolandicus* ; 3, *Vinctifer comptoni* ; 4, *V. araripensis* ; 5, *V. longirostris* ; 6, *Vinctifer* sp. ; 7, *V. sweeti*. **B**, au Crétacé supérieur (Cénomanien à Maastrichtien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Turonien) : 1, *Belonostomus crassirostris* ; 2, *B. cinctus* ; 3, *Belonostomus* sp. ; 4, *Belonostomus longirostris* ; 5, *Belonostomus* sp. « 1 » ; 6, *Vinctifer* sp. ; 7, *Belonostomus* sp. « 2 ».

cladogramme d'aires de répartition et de distribution spatio-temporelle. Ceci s'effectue en remplaçant les taxons terminaux par les aires de répartition de ces mêmes taxons (Fig. 58B). L'âge minimal pour chacun d'entre eux a été également précisé sur le cladogramme d'aires de répartition. Le remplacement des taxons terminaux par leurs aires de répartition conduit à une distribution de vicariance stricte (ex. *Vinctifer* pour les terrains d'origine gondwanienne, d'âge Jurassique supérieur minimum). Cette disposition suppose qu'il n'y a pas eu ou qu'il y a eu très peu de dispersion, ce qui est une situation de départ favorable pour la biogéographie historique analytique, qui n'envisage qu'un minimum de suppositions pour les données prises en compte.

En terme de présence ou absence de données, la biogéographie historique des *Aspidorhynchidae* peut être résumée comme suit : les restes d'*Aspidorhynchidae* sont connus sur presque tous les continents (Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud, Afrique, Antarctique et Australie). *Aspidorhynchus* est connu au Jurassique moyen/Jurassique supérieur d'Europe, de Cuba et de l'Antarctique. *Belonostomus* est connu du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur (Paléocène ?) d'Europe, du Moyen-Orient et d'Amérique du Nord. Des restes attribués au genre *Belonostomus* sont signalés en Amérique du Sud, en Afrique et en Australie (voir discussion suivante). Finalement, *Vinctifer* est connu sans doute à partir du Jurassique supérieur d'Antarctique et du Crétacé inférieur d'Amérique du Sud, d'Afrique et d'Australie. La famille indique donc une répartition de type Pangea, remontant au moins au Jurassique inférieur.

Des restes d'*Aspidorhynchidae* sont connus depuis le Jurassique moyen (Fig. 59A). Il s'agit d'*Aspidorhynchus crassus* Woodward (1890b), jusqu'à présent le plus ancien représentant de la famille (Bathonien d'Angleterre) et d'*A. euodus* Egerton (1845) du Callovien anglais.

Depuis le Jurassique supérieur (Fig. 59B), les *Aspidorhynchidae* sont abondamment distribués en Europe, à Cuba, en Amérique du Sud et en Antarctique. Dès cette époque, des *Aspidorhynchus* et des *Belonostomus* sont connus. Au Kimméridgien sont connus *A. fisheri*

d'Angleterre, *A. spekodes* de France, *A. acutirostris* de Bavière. On connaît *Aspidorhynchus arawaki* de Cuba et *A. antarcticus*, au Portlandien d'Antarctique. Les plus anciens représentants du genre *Belonostomus* sont datés du Kimméridgien d'Angleterre (*B. dorsetensis*), de Bavière (*B. sphyraenoides*, *B. munsteri*, *B. kochi* et *B. tenuirostris*) et de France (*B. tenuirostris*). Un *Belonostomus* sp. est également signalé en Argentine (Leanza & Zeiss 1990) ; mais sa détermination est sujette à caution. *Belonostomus* est signalé au Crétacé inférieur (Fig. 60A) : à l'Aptien d'Allemagne (*B. helgolandicus*) et à l'Albien du Mexique (*Belonostomus* sp.).

En revanche, dans les terrains d'origine gondwanienne, ne sont trouvés que les représentants du genre *Vinctifer* : « *Aspidorhynchus* » sp. (= *Vinctifer* sp.) du Jurassique supérieur d'Antarctique ; *Vinctifer* sp. du (?) Barrémien du Brésil ; à l'Aptien le genre est connu du nord-est brésilien (*V. longirostris*) ; de l'Albien (*V. comptoni* au Brésil, au Venezuela et au Mexique ; *V. sweeti* en Australie et *Vinctifer* sp. en Guinée équatoriale).

À partir du Crétacé supérieur (Fig. 60B), la situation des *Aspidorhynchidae* se maintient, avec un nombre moindre d'espèces. *Belonostomus* est connu du Cénomaniens d'Italie et du Maroc (*B. crassirostris*), du Turonien de Grande-Bretagne (*B. cinctus*), du Coniacien du Texas (*Belonostomus* sp.) et du Maastrichtien d'Alberta, du Wyoming et du Montana (*B. longirostris*). *Vinctifer* sp. n'est connu jusqu'à présent que du Campanien d'Argentine.

## CONCLUSION

Cette étude des éléments anatomiques montre que le plan d'ossification est, dans son ensemble, le même chez les trois genres, *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*.

Les principaux résultats concernent :

1. Les prémaxillaires, qui sont formés de deux régions. L'une, superficielle, forme l'essentiel du rostre et l'autre, profonde, lisse et recouverte par les os dermiques forme le tube rostral qui

s'encastre vers l'arrière, dans la masse ethmoïdienne.

2. Les différences de forme du maxillaire au sein de la famille. Chez *Aspidorhynchus* et chez *Belonostomus*, le maxillaire est allongé, gardant la même hauteur sur toute sa longueur, exception faite d'une expansion lamellaire arrondie émise par le bord dorsal de l'os. Il est surmonté à son angle postéro-supérieur par un supramaxillaire. Chez *Vinctifer*, le maxillaire est formé d'une partie antérieure, longue et effilée, et d'une grande plaque postérieure, sans supramaxillaire.

3. Le plan d'ossification des os du neurocrâne est le même. *Aspidorhynchus* se distingue par le faible degré d'ossification. Ce complexe osseux présente chez les Aspidorhynchidae une autapomorphie (la participation de l'intercalaire formant avec l'autoptérotique le processus occipital de l'endocrâne), ainsi que deux caractères mal interprétés jusqu'à présent : (1) le foramen de la carotide interne, situé au bord du parasphénoïde et non percé à travers ce dernier et (2) la présence d'un vomer impair.

4. L'articulation quadrato-mandibulaire (symplectique exclu de l'articulation) chez *Aspidorhynchus* et chez *Belonostomus* ; et double (carré et symplectique s'articulant avec la mandibule) chez *Vinctifer*.

5. L'endosquelette caudal (présence de trois paires d'uroneuraux). Ce caractère qui représente une apomorphie des Teleostei, coexiste avec la double articulation mandibulaire chez *Vinctifer*.

Les résultats systématiques ont porté sur :

- la reconnaissance de *Belonostomus sweeti* comme espèce du genre *Vinctifer* ;
- la mise en synonymie de l'espèce *Vinctifer punctatus* avec *V. comptoni* ;
- la mise en synonymie de *Belonostomus sphyraenoides* et de *B. kochii* avec *B. münsteri*, et de *B. lesinaensis* avec *B. crassirostris* ;
- l'exclusion de « *Belonostomus* » *carinatus* de la famille des Aspidorhynchidae.

De l'analyse phylogénétique, retenons que :

Les Aspidorhynchidae forment un groupe monophylétique au sein des Teleostei [*Aspidorhynchus* (*Belonostomus* + *Vinctifer*)] (Fig. 61). Ce groupe est défini sur les synapomorphies suivantes : la présence d'un processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique ; la forme de tube rostral des prémaxillaires, fixes, s'insérant dans la région ethmoïdienne du neurocrâne ; la position postérieure du canal préoperculaire ; la présence d'un prédentaire denté ainsi que l'absence de l'interopercule.

*Belonostomus* et *Vinctifer* sont réunis en un groupe monophylétique, topologie qui dément la validité de la famille des Vinctiferidae.

Les Teleostei forment un clade bien différencié dont les Aspidorhynchidae constituent le groupe-frère du clade 8 (Fig. 61).

Les Pachycormidae sont exclus des Teleostei, faisant quand même partie des Neopterygii.

Les trois grands groupes de Neopterygii [c'est-à-dire les Halecomorphi, les Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune (1991) et les Teleostei] forment, avec les Pachycormidae, un groupe monophylétique (les Neopterygii).

Les relations de parenté entre les lignées de Neopterygii ne sont pas résolues. Trois résultats s'opposent : le premier place les Teleostei comme le groupe-frère des Pachycormidae + les Semionotiformes, le second regroupe les Teleostei et les Semionotiformes dans un groupe monophylétique, groupe-frère des Pachycormidae et le troisième place les Pachycormidae comme le groupe-frère des Halecomorphi + les Semionotiformes (ces derniers formant les Holostéens).

La biogéographie historique des Aspidorhynchidae peut être résumée comme suit : les restes d'Aspidorhynchidae sont connus sur presque

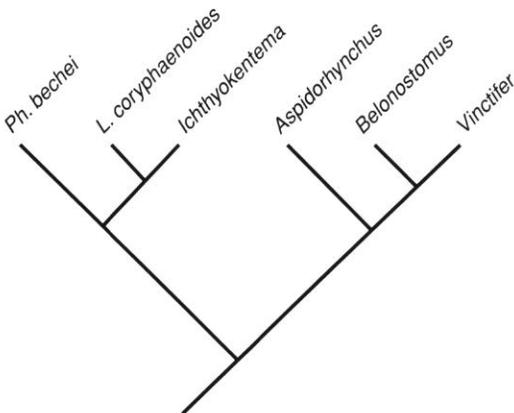


Fig. 61. — Affinités phylogénétiques des Teleostei.

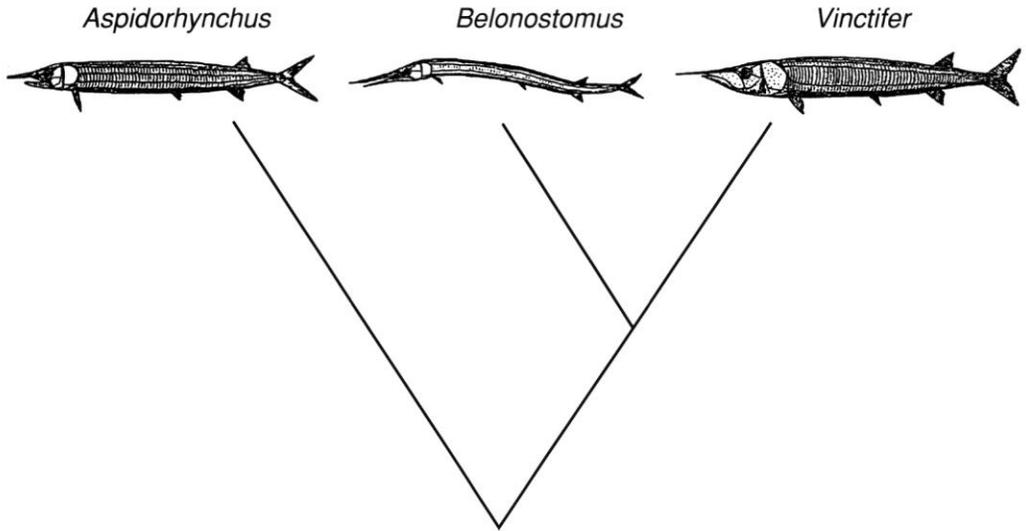


FIG. 62. — Affinités phylogénétiques des Aspidorhynchidae.

tous les continents (Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud, Afrique, Antarctique et Australie). *Aspidorhynchus* est connu du Jurassique moyen/Jurassique supérieur d'Europe, de Cuba et d'Antarctique ; *Belonostomus* du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur (Paléocène ?) d'Europe et d'Amérique du Nord ; *Vinctifer* à partir du Jurassique supérieur d'Antarctique et du Crétacé inférieur d'Amérique du Sud, d'Afrique et d'Australie.

La famille indique donc une relation de parenté de type Pangea, remontant au moins au Jurassique inférieur.

**Remerciements**

À Sylvie Wenz, qui a accepté de diriger mon travail de doctorat et m'a consacré beaucoup de son temps, j'exprime toute ma reconnaissance.

Je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à Gloria Arratia, Cécile Poplin et Hervé Lelièvre qui, pour leurs conseils et leurs critiques constructives, m'ont permis d'améliorer ce travail. Cette recherche a bénéficié du support financier du CNPq (Conselho Nacional de desenvolvimento científico e tecnológico do Brasil) qui, en m'attribuant la bourse n° 201495-90.2, m'a donné l'opportunité de faire mon doctorat en France, au laboratoire de Paléontologie du

Muséum national d'Histoire naturelle-URA 12 du CNRS, et de celui du laboratoire d'Ichthyologie générale et appliquée du Muséum national d'Histoire naturelle qui m'a offert deux financements successifs (poste temporaire de professeur associé en janvier-février 1996 et 1997).

J'associe dans une même reconnaissance tous ceux qui ont aidé à la réalisation scientifique ou matérielle de ce travail : Wilson Araújo, Reinaldo Bertini, Roland Billard, Ignacio Brito, Diógenes Campos, Pascal Deynat, Didier Dutheil, Peter Forey, Daniel Goujet, Lance Grande, Anwar « Dodo » Janoo, Philippe Janvier, Hervé Lelièvre, John Maisey, Michel Martin, François Meunier, Colin Patterson, Mário Pinna, Leandro Salles, Hans-Peter Schultze, Bernard Seret, Philippe Taquet, Louis Taverne, James Tyler, Günter Viöhl et Peter Wellnhofer.

Je tiens également à remercier Denis Serrette et Lionel Merlette (MNHN), Francisco Figueiredo (UERJ), C. Tarka (AMNH), the Natural History Museum, the British Antarctic Survey, et le Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und historische Geologie pour les photographies, ainsi qu'Elizabeth Liebman, Françoise Pilard pour les dessins, Christiane Weber pour les photographies MEB et Elyane Molin pour son assistance pratique.

## RÉFÉRENCES

- Agassiz L. 1833-1844. — *Recherches sur les Poissons fossiles*. Neuchatel. 5 vols, 1420 p., avec supplément.
- 1841. — On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal* 30: 82-84.
- 1844. — Sur quelques poissons fossiles du Brésil. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 18 : 1007-1015.
- Applegate S. 1996. — An Overview of the Cretaceous fishes of the Quarries near Tepexi de Rodriguez, Puebla, México: 529-538, in Arratia G. & Viol G. (eds), *Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.
- Arambourg C. 1954. — *Les Poissons crétaqués du Jebel Tselfat (Maroc)*. Notes et Mémoires n° 118, Editions du Service Géologique du Maroc, 185 p.
- Arambourg C. & Bertin L. 1958. — Super-Ordre des Holostéens et des Halecostomi (Holostei et Halecostomi) : 2173-2203, in Grassé P. P., *Traité de Zoologie*, T. XIII, fasc. 3. Masson & Cie, Paris.
- Arratia G. 1991. — The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis: 249-340, in Chang M. M., Liu Y. M. & Zhang G. R. (eds), *Early vertebrates and related problems in evolutionary biology*. Science Press, Beijing.
- Arratia G. & Lambers L. 1996. — The caudal skeleton of pachicormiforms: parallel evolution?: 191-218, in Arratia G. & Viol G. (eds), *Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.
- Arratia G. & Schultze H.-P. 1991. — Palatoquadrate and its Ossifications: Development and Homology within Osteichthyans. *Journal of Morphology*, Philadelphia 208: 1-81.
- Assmann P. 1906. — Über *Aspidorhynchus*. *Archiv für Biontologie*: Berlin: 49-79.
- Baier J. J. 1757. — « Monumenta rerum petrificatarum ». *Oryctographiae noviae*, Nuremberg, 20 p.
- Bardack D. 1968. — *Belonostomus* sp., the first holostean from the Austin Chalk (Cretaceous) of Texas. *Journal of Paleontology*, Lawrence 42: 1307-1309.
- Bassani F. 1879. — Vorläufige Mittheilungen über die Fisch fauna der Insel Lesina. *Verhandlungen der Kaiserdich-Königlichen Geologischen Reichsaristals*, Wien 8: 161-168.
- 1882. — Descrizione dei pesci fossili di Lesena accompagnata da appunti su alcune altre ittiofaune cretacee (Pietrarroia, Voiron, Comen, Grodischtz, Crespano, Tolfa, Hakel, Sahel-Alma e Vestfalia). *Denkschriften Akademie der Wissenschaften in Wien* 45: 195-288, 16 pls.
- Berg L. S. 1940. — Classification of fishes, both recent and fossils. *Trudy zoologicheskogo Instituta Leningrad* 5: 87-517.
- Berthou P. Y. 1990. — Le Bassin d'Araripe et les petits Bassins intracontinentaux voisins (N-E du Brésil) : formation et évolution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique Équatorial. Comparaison avec les Bassins ouest-africains situés dans le même contexte, in *I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste*, Depart. Nacional de Produção Mineral. Crato: 337-349.
- Beurlen K. & Mabesoone J. M. 1969. — Bacias Cretaceas Intracontinentais do nordeste do Brasil. *Notas Geomorfológicas*, Campinas 9: 1-34.
- Blainville H. D. 1818. — Poissons fossiles. *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Nouvelle édition*. volume 27.
- Brito I. M. 1984. — The Upper Lower Cretaceous in Brazil, its division and boundaries. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 56 (3): 287-293.
- Brito P. M. — 1988. — La structure du suspensorium de *Vinctifer*, Poisson Actinoptérygien Mésozoïque : remarques sur les implications phylogénétiques. *Geobios*, Lyon 21 (6) : 819-823.
- 1992. — L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* (Actinopterygii-Aspidorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Brésil. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, Paris 78 (3) : 129-157.
- 1995a. — Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie et relations phylogénétiques. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 188 p.
- 1995b. — Revision of the family Aspidorhynchidae (Actinopterygii, Teleostei) and its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (suppl. to No. 3): 20.
- Brito P. M., Bertini R. J., Martill D. M. & Salles L. O. 1994. — Vertebrate fauna from the Missão Velha formation (Lower Cretaceous, N.E. Brazil), in *3° Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras, UNESP*, Rio Claro: 139, 140.
- Brough J. 1939. — The Triassic fishes of Bosano, Lombardy. *British Museum (Natural History)*, Londres, IX + 117 p.
- Brown B. 1907. — The Hell Creek beds of the Upper Cretaceous of Montana. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 23: 823-845.
- Bryant L. J. 1987. — *Belonostomus* (Teleostei : Aspidorhynchidae) from the Late Paleocene of North Dakota. *Paleobios*, Berkeley 43: 1-3.
- 1989. — Non-dinosaurian Lower vertebrates across the Cretaceous-Tertiary boundary in north-eastern Montana. *University of California Publications (Geological Sciences)*, Berkeley 134: 1-107.
- Carvalho M. S. S. 1982. — O Gênero *Mawsonia* na ictiofauna do Cretáceo do Estado da Bahia. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 54 (3): 519-539.
- Cockerell T. D. A. 1908. — The Fishes of the Rocky

- Mountain region. *University of Colorado Studies*, Denver 5: 159-178.
- 1919. — Some American Cretaceous fish scales. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, Washington 120: 165-188.
- Costa O. G. 1853. — Paleontologia del Regno di Napoli. *Atti della Accademia Pontaniana*, volume I. Napoli.
- 1856. — Paleontologia del Regno di Napoli. *Atti della Accademia Pontaniana*, volume II. Napoli.
- Dechaseaux C. 1937. — Le genre *Amia*, son histoire paléontologique. *Annales de Paléontologie*, Paris, T. XXVI: 1-16.
- D'Erasmo G. D. 1911. — Risultati ottenuti dallo studio di alcuni Actinopterigi del calcare cretacico di Pietraraja in provincia di Benevento. *Atti della Società Italiana per il progresso della Scienze*, Naples, 6 p.
- 1915. — La fauna e l'éta dei Calcarei a ittioliti di Pietraraja. *Paleontographica Italica*, Pise 20-21: 1-111.
- 1938. — Ittioliti Cretacei del Brasile. *Atti della Accademia delle Scienze di Napoli (fis. mat.)*, Naples, Serie 3, 1 (3): 1-44.
- Dixon F. 1850. — *The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Members of Sussex*. Londres, xxi + 442 p.
- Dumontet J.-C. & Wenz S. 1979. — Présence du genre *Belonostomus* (Actinoptérygien, Aspidorhynchidae) dans le Kimméridgien du Havre. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, Le Havre 66: 93-96.
- Eastman C. R. 1912. — Jurassic saurian remains ingested with fish. *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh 8: 182-187.
- 1914. — Catalogue of the Fossil Fishes in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, Pittsburgh 4 (7): 389-423.
- Egerton P. G. 1845. — *On some new species of fossil fishes, from the Oxford Clay at Christian Malford*: 229-232.
- 1854. — On some new genera and species of fossil fishes. *Annals and Magazine of Natural History*, Londres (2) XIII: 433-436.
- Estes R. 1964. — Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming. *University of California Publications in Geological Sciences*, Berkeley 49: 1-180.
- Etheridge R. 1872. — Description of Paleozoic and Mesozoic fossils of Queensland. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 28: 317.
- Etheridge R. & Woodward A. S. 1892. — On the occurrence of the genus *Belonostomus* in the Rolling Downs Formation (Cretaceous) of central Queensland. *Transactions of the Royal Society of Victoria*, Melbourne 2: 1-7.
- Felix J. 1891. — Versteinerungen aus der Mexicanischen Jura- und Kreide-Formation. *Paleontographica*, Stuttgart 37: 140-194.
- Firestone H. L. & Applegate S. P. 1968. — Billfish remains from southern California with remarks on the importance of the predebrary bone. *Bulletin of the California Academy of Sciences*, Berkeley 67 (1): 29-39.
- Gardiner B. G. 1960. — A revision of certain Actinopterygian and Coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, Londres 4 (7): 239-384.
- Gardiner B. G. & Schaeffer B. 1989. — Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 97: 135-187.
- Gardiner B. G., Maisey J. G. & Littlewood D. T. 1996. — Interrelationships of basal neopterygians: 117-146, in Stiassny M. L. J., Parenti L. R. & Johnson G. D. (eds), *Interrelationships of Fishes*. San Diego.
- Gayet M. & Meunier F. 1986. — Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'apparence générique et/ou spécifique des écailles isolées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2, 303 (13): 1259-1261.
- Gayet M., Meunier F. & Calviac V. L. 1988. — Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans le gisement sénonien d'In Becetem (Niger). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2, 307 (2): 205-210s.
- Giebel C. G. 1848. — *Fauna der Volwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere*. Bd. 1, Abth. 3. Brockhaus, Leipzig, XII + 461 p.
- Griffith J. & Patterson C. 1963. — The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, Londres 8: 1-43.
- Hatches J. B. 1905. — Vertebrate fauna of the Judith River beds. *U. S. Geological Survey Bulletin*, Washington 257: 67-103.
- Heineke E. 1906. — Die Ganoiden und Teleostier des lithographischen Schiefers von Nusplingen. *Geologischen Palaöntologische Abhandlungen*. Jena, N. F., 8: 159-214.
- Hennig W. 1966. — *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- Heyler D. 1968. — Vertébrés de l'Autunien de France. *Cahiers de Paléontologie*, éditions du CNRS, Paris: 255 p.
- Jain S. L. 1985. — Variability of dermal bones and other parameters in the skull of *Amia calva*. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 84 (4): 385-395.
- Jessen H. 1972. — Schultergürtel und Pectrolflosse bei Actinopterygiern. *Fossils and Strata*, Oslo 1: 1-101.
- Jordan D. S. 1919. — New genera of fossil fishes from Brazil. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia 71: 208-210.

- 1921. — Peixes cretáceos do Ceará e Piauí. *Monografia do Serviço geológico e mineralógico do Brasil*, 3. Rio de Janeiro, 101 p.
- Kner 1867. — Neur Beitrag zur Kenntniss der fossilen Fische von Comen bei Görz. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* (math-naturw.). Bd. LVI, Pt. I: 171-200.
- Knorr G. W. 1775. — *Sammlung von Merckwürdigkeiten der Natur und Atterthümern des Erdbudens welche petrificirte Lörper*, Pt. I. Nuremberg, 156 p.
- Koutsoukos E. A. M. 1992. — Late Aptian to Maastrichtian foraminiferal biogeography and palaeoceanography of the Sergipe Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 92: 295-324.
- Kramberger-Gorjanovic D. 1895. — De piscibus fossilibus comeni, Urzeci, Lesinae et M. Libanonis. *Djela Jugoslavenska Akademija*, Zagreb XVI: 1-67.
- Kruger J. F. 1823. — *Geschichte der Ürwelt im Umrissen*. Quedlinburg und Leipzig, volume 2, 966 p.
- Lambe L. M. 1902. — New genera and species from the Belly River series (Mid-Cretaceous), in Osborn H. F. & Lambe L. M., Contributions to Canadian paleontology, Volume III, part II. *Geological Survey of Canada, Separate Report*, Ottawa 774: 25-81.
- Lambers P. 1991. — *On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestones (Upper Jurassic, Germany)*. Thèse de Doctorat, Rijkuniversität Groningen, 336 p.
- Lauder G. V. & Liem K. F. 1983. — The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Cambridge, 150 (3): 95-197.
- Leanza H. & Zeiss A. 1990. — Upper Jurassic lithographic limestones from Argentina (Neuquén Basin): stratigraphy and fossils. *Facies*, Erlangen 22: 169-186.
- Lehman J. P. 1952. — Étude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Stockholm, série 4, volume 2 (6): 1-201, pls 1-48.
- Lima M. R. 1979. — Paleontologia da formação Santana do Nordeste do Brasil: Estágio atual de conhecimento. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 51 (3): 545-556.
- Maddison W. P., Donoghue M. J. & Maddison D. R. 1984. — Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, Washington 33 (1): 83-103.
- Mainwaring A. J. 1978. — *Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, A family of Mesozoic fossil fishes*. Thèse de Doctorat, Westfield College, Londres, 127 p.
- Maisey J. G. 1991. — *Vinctifer*: 170-189, in Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils*. TFP, New York.
- 1992. — *Vinctifer* (Teleostei: Aspidorhynchidae) from Venezuela: biostratigraphic and biogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 12 (suppl. to No. 3): 41A.
- 1993. — Tectonics, the Santana Lagerstätten, and the implications for Late Gondwanan biogeography: 435-454, in Goldblatt P. (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*, chapitre 14. Yale University Press.
- 1994. — Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes*, Hague 40: 1-22.
- Maldonado-Koerdell M. 1949. — Peces fósiles de Mexico - II. Dipnoos, Gaoïdes y Teléosteos. *Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Mexico 10: 241-246.
- Malrajt H., Bordier P., Martin J. & Hioco D. 1967. — Technique pour l'inclusion de biopsies osseuses non décalcifiées. *Journal de Microscopie*, Paris 6: 499-504.
- Martill D. M. 1988. — Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology*, Londres 31: 1-18.
- Mawson J. & Woodward A. S. 1907. — On the Cretaceous Formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 63: 128-139.
- Meunier F. & Castanet J. 1978. — Étude histologique et microradiographique des écailles de quelques Actinopterygii primitifs actuels. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, Paris 103: 309-318.
- Meunier F. & Gayet M. 1992. — Remaniement de la ganoïne chez un Semionotidae nouveau du Crétacé supérieur de Bolivie: intérêt paléobiologique. *Geobios*, Lyon 25: 767-774.
- Moody M. J. & Maisey J. G. 1994. — New Cretaceous marine vertebrates assemblages from north-western Venezuela and their significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence 14 (4): 1-8.
- Moy-Thomas J. A. 1938. — The problem of evolution of the dermal bones in fishes: 304-319, in *Essays on evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- Münster G. von 1842. — Beiträge zur Kenntnis einiger neuen seltenen Versteinerungen aus den lithographischen Schiefer in Baiern. *N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petref.*, Stuttgart 1842: 35-64.
- Nicholson H. A. & Lydekker R. 1889. — *A manual of palaeontology*, second edition; Edinburgh and Londres, 1624 p.
- Nielsen E. 1942. — Studies on Triassic fishes from East Greenland. 1 - *Glaucolepis* and *Boreosomus*. *Meddelelser om Grønland*, Kobenhavn 138: 1-403.
- Olsen P. E. 1984. — The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence 4: 481-499.
- Olsen P. E. & McCune A. R. 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*, Lawrence 11: 269-292.
- Owen H. G. 1983. — *Atlas of continental displacement. 200 Million years to the present*. Cambridge University Press, 159 p.
- Patterson C. 1968. — The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, Londres 16: 201-239s.
- 1973. — Interrelationships of holosteans: 233-305, in Greenwood P. M., Wiles R. S. & Patterson C. (eds), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, Londres.
- 1975. — The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the Actinopterygian braincase. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 269 (899): 275-579.
- 1977. — The contribution of paleontology to Teleostean phylogeny: 579-643, in Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. M. (eds), *Major patterns in Vertebrate evolution*. New York.
- 1982. — Morphological characters and homology: 21-74, in Joysen K. A. & Friday A. E. (eds), *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London and New York.
- Patterson C. & Rosen D. 1977. — Review of Ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 158 (2): 81-172.
- Phillips J. 1871. — *Geology of Oxford and the Valley of the Thames*. Oxford, 523 p.
- Pictet F. J. 1850. — Description de quelques poissons fossiles du Mont-Liban. *Jules Guillaume Fick*. Genève, 59 p.
- Pinna M. C. C. 1991. — Concepts and tests of homology in the cladistic paradigms. *Cladistics*, Westport 7 (4): 367-395.
- 1996. — Teleostean Monophyly: 147-162, in Stiassny M. L. J., Parenti L. R. & Johnson G. D. (eds), *Interrelationships of Fishes*. San Diego.
- Pons D., Berthou P. Y. & Campos D. A. 1990. — Quelques observations sur la palynologie de l'Aptien supérieur et de l'Albien du Bassin d'Araripe (N.E. du Brésil), in *I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Crato: 241-252.
- Rayner D. H. 1948. — The structure of certain Jurassic holostean fishes, with special references to their neurocrania. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 233 (601): 287-345.
- Regan C. T. 1923. — The skeleton of *Lepisosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1923: 445-461.
- Reis M. 1887. — Über *Belonostomus*, *Aspidorhynchus* und ihre Beziehungen zu lebenden *Lepisosteus*. *Sitzungsbericht der bayerischen Akademie der Wissenschaften*, mathematisch-physikalischen Classes, Munich 17: 151-177.
- Richter M. & Thomson M. R. A. 1989. — First *Aspidorhynchidae* (Pisces: Teleostei) from Antarctica. *Antarctic Science*, Cambridge 1 (1): 57-64.
- Rieppel O. 1988. — *Fundamentals of comparative biology*. Birkhauser Verlag, Basel, 202 p.
- Rixon A. E. 1976. — *Fossil animal remains: their preparation and conservation*. Athlone press, University of London, 304 p.
- Saint-Seine P. 1949. — Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives*, Muséum d'Histoire naturelle de Lyon 2 : 1-357.
- Santos R. da S. 1945. — Revalidação de *Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, do Cretáceo do Ceará, Brasil. *Notas preliminares e Estudos Divisão de Geologia Mineral*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro 29: 1-12.
- 1972. — Peixes da Formação Marizal, Estado da Bahia. Thèse de Doctorat (inédite), Université de São Paulo, 76 p.
- 1976. — Paleioictiofauna da Formação Muribeca. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 48 (4) (résumé): 788.
- 1985a. — A ictiofauna da Formação Riachuelo, Estado de Sergipe, in *Coletânea de trabalhos paleontológicos*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Brasília: 141-145.
- 1985b. — Sobre a presença de *Vinctifer* Jordan (Pisces, Aspidorhynchiformes) na Formação Muribeca, Estado de Alagoas, in *Coletânea de trabalhos paleontológicos*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Brasília: 147-150.
- 1985c. — Nova caracterização do gênero *Vinctifer*, Jordan 1919, in *Coletânea de trabalhos paleontológicos*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Brasília: 151-154.
- 1990. — *Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 62 (3): 251-260.
- 1991a. — Paleogeography of the Araripe Basin: 40-41, in Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils*. TFP, New York.
- 1991b. — *Fosseis do Nordeste do Brasil*. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 62 p.
- 1994. — *Vinctifer araripeensis* sp. n. da Formação Santana. Bacia do Araripe, NE do Brasil. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 66 (1): 85-94.
- Santos R. da S. & Valença J. G. 1968. — A formação Santana e sua paleoictiofauna. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 40 (3): 339-360.
- Sauvage M. H.-E. 1893. — Note sur quelques poissons du calcaire bitumineux d'Orbagnoux (Ain).

- Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun* 6 : 1-17, pls VIII-IX.
- Schmidt J. 1914. — On the classification of the freshwater eels. *Meddelelser fra Kommissionen for Haumdersøgelsen* IV (7): 19 p.
- Schultze H.-P. 1966. — Morphologische und histologische untersuchungen an Schuppen Mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid-zu undschuppen). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart 126: 232-314.
- Schultze H.-P. & Arratia G. 1988. — Reevaluation of the Caudal Skeleton of Actinopterygian Fishes: II. Hiodon, Elops and Albula. *Journal of Morphology*, Philadelphia 195: 257-303.
- 1989. — The composition of the caudal skeleton in Teleosts (Actinopterygii, Osteichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 97: 189-231.
- Schultze H.-P. & Stöhr D. 1996. — *Vinctifer* (Pisces, Aspidorhynchidae) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart 199 (3): 395-415.
- Schultze H.-P. & Wiley E. O. 1984. — The neopterygian *Amia* as a living fossil: 153-159, in Eldredge N. & Stanley S. M. (eds), *Living fossils*. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo.
- Selezneva A. A. 1985. — Intensification on respiration as a basis for evolutionary development of Actinopterygii. *Journal of Ichthyology*, Silver Spring 25 (1): 100-109.
- Shufeldt R. W. 1883. — The osteology of *Amia calva* including certain references to the skeleton of teleostean. *United States Comm. fishes and fisheries*, Washington, Pt. XI: 4-747.
- Spix J. B. & Martius C. F. P. 1823. — *Reise in Brasilien in 1817 bis 1820 gemacht und beschrieben*. Gedruckt bei M. Lindauer, Munchen, 1823-1831, 3 vols, 1 atlas.
- Swofford D. L. 1993. — *PAUP version 3.1*. User's manual. Illinois Natural History Survey.
- Swofford D. L. & Maddison W. P. 1987. — Reconstructing ancestral character states under Wagner parcimony. *Mathematical Biosciences* 87: 199-299.
- Taverne L. 1969. — Sur la présence d'un Aspidorhynchidae (Pisces Holostéen, Ordre Aspidorhynchiformes) dans les terrains éocénétiques de la Guinée Équatoriale. *Revue Zoologique et Botanique Africaine*, Tervuren, LXXIX (3/4) : 261-264.
- 1981. — Les Actinopterygii de l'Aptien inférieur (Tock.) d'Helgoland. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 51: 43-82.
- Taverne L. & Ross P. M. 1973. — Frichestre aus dem Tock (Unter-Aptian) von Helgoland. *Meyniana*, Kiel 23: 99-111.
- Thies D. 1988. — *Dapedium pholidotum* (Agassiz, 1832) ? (Pisces, Actinopterygii) aus dem Unter-Toarcium NW-Deutschland. *Geologica & Palaeontologica*, Marburg 22: 89-121.
- Thiollière V. 1849. — Un nouveau gisement de poissons fossiles dans le Jura du département de l'Ain. *Annales de la Société d'Agriculture, Histoire naturelle et Arts Utiles*, Lyon, deuxième série, 1 : 4-66.
- 1850. — Seconde notice sur le gisement et sur les corps organisés fossiles des calcaires lithographiques dans le Jura du département de l'Ain, comprenant la description de deux reptiles inédits provenant de ces couches par H. de Meyer. *Annales de la Société Physiques et Naturelles, d'Agriculture et d'Industrie*, Lyon, deuxième série, 3 : 111-164, pls III, IV.
- 1854. — Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Première livraison, *H. Geog. édit.*, Lyon : 1-27.
- 1858. — Note sur les poissons fossiles du Bugey et sur l'application de la méthode Cuvier à leur classement. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, deuxième série, 15 : 782-793.
- 1873. — Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Deuxième livraison, revue et annotée par M. Paul Gervais. *H. Geog. édit.*, Lyon : 7-26, pls 1-13.
- Thurmond J. T. 1974. — Lower vertebrate faunas of the Trinity Division in north-central Texas. *Geosciences and man* 8: 103-129.
- Toombs H. A. & Rixon A. E. 1959. — The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator* 2, New York: 304-312.
- Turner S. 1993. — Mesozoic fish in Queensland, especially *Saurichthys*. *Mesozoic Fish systematics and paleoecology* (abstracts). Jura Museum, Eichtätt.
- Véran M. 1988. — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 54, 113 p.
- Vetter B. 1881. — Die Fische aus dem lithographischen schreifer im Dresdener Museum. *Mitteilungen koeniglichen Mineralogisch-Geologischen und Praehistorischen Museum*, Dresden 4: 118 p.
- Viana M. S., Brito P. M. & Silva-Telles A. C. 1989. — Paleontologia de uma camada de folhelhos pirobetuminosos do Membro Romualdo, Formação Santana na Mina Pedra Branca, Ceará, in *Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Blumenal: 207-217.
- Viohl G. 1987. — Raubfische der Solnhofen Plattenkalke mit erhaltenen Beutefischen. *Archaeopteryx*, Eichstätt 5: 33-64.
- 1994. — Fish taphonomy of the Solnhofen plattenkalk - an approach to the reconstruction of the palaeoenvironment. *Geobios*, Lyon, M.S. 16 : 81-90.

- Wagner A. 1863. — Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schieferen Bayern's. 2. *Abhandlungen der Königlich der bayerischen Akademie der Wissenschaften*, Munich, 9 (3): 611-748.
- Walther J. 1904. — Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke bionomisch betrachtet. *Jenaische Denkschr. med. naturw. Gesel.* 11: 135-214.
- Watrous L. E. & Wheeler Q. D. 1981. — The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, Washington 30: 1-11.
- Wenz S. 1968. — Complément à l'étude des Poissons Actinopterygii du Jurassique français. *Cahiers de Paléontologie*, éditions du CNRS, Paris, 276 p.
- Wenz S., Bernier P., Bouriseau J.-P., Buffetaut E., Gaillard C & Gall J.-C. 1994. — L'ichthyofaune des calcaires lithographiques du Kimméridgien supérieur de Cerin (Ain France). *Geobios*, Lyon, Mémoire Spécial 16 : 61-70.
- Wenz S. & Brito P. M. 1990. — L'Ichthyofaune des nodules fossilifères de la Chapada do Araripe, in *I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Crato: 337-349.
- 1996. — New data about lepisosteids and semionotids from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): phylogenetic implications: 153-166, in Arratia G. & Viol G. (eds), *Mesozoic fishes - Systematics and Paleocology*. Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.
- Westoll T. S. 1944. — The Haplolepididae, a new family of late carboniferous bony fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 83: 1-34.
- Whetstone K. N. 1978. — *Belonostomus* sp. (Teleostei, Aspidorhynchidae) from the Upper Cretaceous Tombigbee sand of Alabama. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, Lawrence, paper 89: 17-19.
- White T. E. 1942. — A new leptolepid fish from the Jurassic of Cuba. *Proceedings of the New England Zoological Club*, Cambridge 21: 97-100.
- Wilby P. & Martill D. M. 1992. — Fossil fish stomachs: a microenvironment for exceptional preservation. *Historical Biology*, Londres 6: 25-36.
- Wiley E. O. 1976. — The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous publication*, Lawrence 64: 1-111.
- Wilson M. V. H. & Chalifa Y. 1989. — Fossil marine actinopterygian fishes from the Kaskapau Formation (Upper Cretaceous: Turonian) near Watino, Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa 26 (12): 2604-2620a.
- Winkler T. C. 1861. — Description de quelques nouvelles espèces de poissons fossiles du calcaire lithographique de Solenhofen, in *Naturkundige Verhandeling van de Holland Maatschap der Wetensch.* volume XVI (2). Haarlem, 86 p.
- 1871. — Mémoire sur le *Belonostomus pygmaeus* et deux espèces de *Caturus*. *Archives du Musée Teyler*, Haarlem 3 (2) : 173-186.
- Woodward A. S. 1888. — On *Squatina cranei* and *Belonostomus cinctus*, from the Chalk of Sussex. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* XLIV: 146-149.
- 1890a. — On some Upper Cretaceous fishes of the family Aspidorhynchidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 629-637.
- 1890b. — A synopsis of the fossil fishes of the English Lower Oolites. *Proceedings of the Zoological Society of London* 11 (6): 285-306.
- 1895. — *Catalogue of fossil fishes in the British Museum*, Pt. 3. Londres, xliii + 544 p.
- 1908. — *The fossil fishes of the English Chalk*, Pt. IV: 129-152. Paleontographical Society, Londres.
- 1916. — *The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations*, Pt. II: 49-104. Paleontographical Society, Monographs, Londres.
- Zittel K. A. 1887. — *Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie. III Band*. R. Oldenbourg, München und Leipzig, 900 p.

Soumis pour publication le 28 avril 1996 ;  
 accepté le 7 avril 1997.

## APPENDICE 1

Taxons	Caractères																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Pteronisculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Watsonulus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Amia</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1
<i>Caturus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	1	1
<i>Lepisosteus</i>	1	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0
Macrosemiidae	1	?	?	0	?	?	1	?	1	0	1	0	1	2	?	?	0	1	0	0
<i>Semionotus</i>	1	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1
<i>Ichthyokentema</i>	1	?	2	0	1	1	0	2	0	?	0	0	2	2	0	1	2	1	1	1
<i>P. bechei</i>	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1	2	1
Pachycormidae	1	0	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	1	2	1	0	3	1	1	1
<i>L. coryphaenoides</i>	0	0	2	1	1	1	1	2	1	0	1	0	2	2	1	1	2	1	2	1
<i>Aspidorhynchus</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1
<i>Belonostomus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1
<i>Vinctifer</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	2	2	0	1	1	0	1

Taxons	Caractères																		
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Pteronisculus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Watsonulus</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amia</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Caturus</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Lepisosteus</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Macrosemiidae	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Semionotus</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ichthyokentema</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	2	?
<i>P. bechei</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0
Pachycormidae	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	?	0	0	0	0
<i>L. coryphaenoides</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
<i>Aspidorhynchus</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Belonostomus</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	1
<i>Vinctifer</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1

## APPENDICE 2 : matériel étudié

## ASPIDORHYNCHIDAE

*Aspidorhynchus* sp.

Oxford clay.

BMNH. P-6818 ; P-12531 ; P-12532.

Oxfordien supérieur de Pinar del Rio, Cuba.

USNM. 018645 ; 018647 ; 018648 ; 018653.

Great Odit formation.

BMNH. P-9844.

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).

AMNH. 3153 ; 7395 ; 12484.

JM. 6-19 ; 1935-94 ; 1938-98a, b ; 1949-28 ; 2297, 2638 ; 2727 ; 2728 ; 2730 ; 2733 ; 2734 ; 2736 ;

2801 ; 2802 ; 2804 ; 2805 ; 2806 ; 2807 ; 2808 ; 2821 ; 2822a, b ; 2824 ; 2825 ; 2826 ; 2827a, b ; 2829 ; 2832 ; 2833 ; 2834 ; 2835 ; 2836 ; 2837 ; 2838 ; 2840 ; 2848a, b ; 2850 ; 2852 ; 2854 ; 2855 ; 2857 ; 2858 ; 3033 ; 3180a ; 3181 ; 3182 ; 3260 ; 3261 ; 3270 ; 3355.

NR. 1885.40a, b ; 1885.IX.505a-c ; 1885.IX.506 ; 1951.I.97 ; 1953.I.127 ; 1960.XVIII.66 ; 1960.XVIII.85 ; 1960.XVIII.120 ; 1960.XVIII.121 ; 1960.XVIII.122 ; 1960.XVIII.125 ; 1960.XVIII.117 ; 1960.XVIII.118 ; 1960.XVIII.119 ; 1964.XXIII.165 ; 1964.XXIII.527a, b ; 1964.XXIII.528a, b ; 1964.XXIII.536 ; 1964.XXIII.579 ; 1969.I.73 ; 1975.IX.2 ; 1987.I.1.

*Aspidorhynchus acutirostris*

Tithonien de Bavière, Allemagne, et de l'Ain, France.

**AMNH.** 3160 ; 3175 ; 7403 ; 8769 ; 8770 ; 12482.  
**BMNH.** P-941 ; P-970 ; P-972a, b ; P-973 ; P-2001 ; P-2055 ; P-2061 ; P-2858 ; P-36014 ; P-3777 ; P-3805 ; P-3807 ; P-10912 ; P-36013 ; P-37068 ; P-37802 ; P-37803 ; P41937.  
**FMNH.** UC2033 ; UC2048 ; UC2050 ; P25069 ; P25072 ; P25074 ; P25092 ; P25301 ; P25304.  
**JM.** 540 ; 1957-51 ; 2255 ; 2804 ; 3465 ; 4418.  
**LHN.** 15058 ; 15060 ; 15061 ; 15062 ; 150826 ; 150885 ; 150894.  
**MNH.** R-350b ; SLN-138.  
**NR.** As.I.1241 ; As.I.1242 ; As.V.509a, b (holotype) ; As.VII.1106 ; As.VII.1107 ; As.VII.1108 ; As.VII.1109 ; 1954.I.230 ; 1964.XVII.3 ; 1972.XX.53.

***Aspidorhynchus antarcticus***

Jurassique supérieur, Formation Nordenkjöld, Antarctique.  
**BMNH.** BAS P-1000a et b (holotype).

***Aspidorhynchus arawaki***

Oxfordien supérieur, Bassin de Viñales, Cuba.  
**USNM.** 018648 (holotype) ; 018645 ; 018647 ; 018653.

***Aspidorhynchus crassus***

Bathonien d'Oxfordshire, Angleterre.  
**BMNH.** P-39199 et P-39200 (syntypes) ; P-877a, b ; P-4274 ; P-8594 ; P-3720a-f ; P-11095 ; P-11184 ; P-41294 ; P-45483 ; P-45484 ; P-45485 ; P-45486 ; P-45487 ; P-45488 ; P-45489 ; P-99901.

***Aspidorhynchus euodus***

Callovien d'Angleterre.  
**BMNH.** P-967a-c ; P-5147 ; P-7575 ; P-21430a-c ; P-24076 ; P-24676 ; P-29042 ; P-29043 ; P-29044 ; P-29045 ; P-29047 ; P-37319 ; P-40518 (holotype) ; P-40519 ; P-40649 ; P-41147 ; P-41296 ; P-42181 ; P-42182 ; P-42295 ; P-46345 ; P-46350 ; P-46412 ; P-61499.

***Aspidorhynchus fisheri***

Kimméridgien du Dorsetshire, Angleterre.  
**BMNH.** P-6380 ; P-17317 ; P-28621.

***Aspidorhynchus mandibularis***

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).  
**NR.** 1954.I.529.

***Aspidorhynchus sphekodes***

Kimméridgien supérieur d'Orbagnoux, Ain, France.  
**Muséum d'Histoire naturelle d'Autun.** Holotype n° 1224.

***Belonostomus* sp.**

Cambridge Greensand.  
**BMNH.** P-3545 ; P-7234 ; P-7235 ; P-35462.

Stonesfield state.

**BMNH.** P-958 ; P-5109 ; P-11152 ; P-20607 ; P-45490.

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).

**AMNH.** 6860, 6861 ; 12483.

**BMNH.** P-4283 ; P-12762 ; P-49080 ; P-49081.

**JM.** 1953/118a, b ; 2518 ; 2800a, b ; 2841 ; 2842a, b ; 2843 ; 2845 ; 2849 ; 2850 ; 2851a, b ; 2854 ; 2995a, b ; 4445.

**NR.** As.VII.1070 ; 1956.I.422 ; 1960.VIII.47 ; 1960.VIII.114 ; 1960.VIII.115 ; 1960.VIII.116 ; 1960.VIII.117 ; 1960.VIII.118 ; 1960.VIII.119 ; 1964.XXIII.518 ; 1964.XXIII.519 ; 1964.XXIII.520 ; 1964.XXIII.521a, b ; 1964.XIII.522 ; 1967.I.304 ; 1967.IV.10 ; 1968.I.10.

***Belonostomus* sp. « 1 »**

Crétacé supérieur, Nammoura, Liban.  
**MNH.** 1990-4-6 (3 exemplaires).

***Belonostomus* sp. « 2 »**

Crétacé supérieur, Formation Amminadav, Ein-Yabrud, Israël.  
**FMNH.** 13880 ; 13881 ; 13882 et 13883.

***Belonostomus* sp. « 3 »**

Albien. Formation Morelos, Puebla, Mexico.  
**FMNH.** PF 13483 ; PF 13484 ; PF 13485 ; PF 13486 ; PF 13487 ; PF 13488 ; PF 13489 ; PF 13490 ; PF 13491 ; PF 13492 ; PF 13493 ; PF 13494 ; PF 13495 ; PF 13496 ; 1991 ASZ/HP 302.

**« *Belonostomus* » *carinatus***

Grupe Bahia, Barrémien de l'État de Bahia, Brésil.  
**BMNH.** 10062-P (type).

***Belonostomus cinctus***

Turonien du Sussex et du Kent, Angleterre.  
**BMNH.** P-4266 (holotype).

***Belonostomus dorsetensis***

Kimméridgien du Dorsetshire, Angleterre.  
**BMNH.** P-6175a, b (holotype) ; P-41129 ; P-41229 ; P-41401 ; P-41879 ; P-41880 ; P-42365 ; P-42368 ; P-43565 ; P-43568 ; P-44189.

***Belonostomus hooley***

Néocomien de l'île de Wight, Angleterre.  
**BMNH.** P-28419 (paratype) ; P-13255 ; P-47358.

***Belonostomus kocki***

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).  
**BMNH.** P-49136 (moulage).  
**NR.** As.VII.1068 (holotype).

***Belonostomus longirostris***

Cénonien d'Amérique du Nord.

**AMNH.** 1115 ; 1116 ; 8609 ; 10601 ; 10111 ; 10112.***Belonostomus munsteri***

Tithonien de Bavière, Allemagne, et de l'Ain, France.

**BMNH.** P-505 (holotype) ; P-3801 ; P-3802 ; P-37796 ; P-37797 ; P-37798 ; P-37799 ; P-37801.**JM.** 3340.**MNHN.** SLN-174.**NR.** As.VII.1067 ; As.VII.1069 ; 1957.I.339a, b ; 1960.XVIII.60.***Belonostomus novaki***

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).

**NR.** 1902.II.13 (holotype).***Belonostomus sphyraenoides***

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).

**AMNH.** 4315.**BMNH.** P-49129 (moulage du type) ; P-3800 ; P-7576 ; P-37800.**NR.** As.VII.1066.***Belonostomus tenuirostris***

Tithonien de Bavière, Allemagne, et de l'Ain, France.

**AMNH.** 3142.**BMNH.** P-143 ; P-962a, b ; P-2001 ; P-3802 ; P-4690 ; P-7661 ; P-12763 ; P-35014 ; P-36029.**JM.** 2844.**LHN.** 15042 ; 15043 ; 15047 ; 15049 ; 15050 ; 15051 ; 15052 ; 15053 ; 15054 ; 15055 ; 15056 ; 15057 ; 15059 ; 15315 ; 15335 ; 15336 ; 15468 ; 15520 ; 150910 ; K300 ; K334 ; K356 ; K392 ; K426 ; K442 ; K465 ; K466 ; K467 ; K554 ; K644 ; K658 ; K748 ; K820.**MNHN.** CRN-7 ; CRN-8.**NR.** As.I.1207 ; 1961.I.212 ; 1964.XXIII.518 ; 1986.XV.122 ; 1986.XV.123.***Belonostomus ventralis***

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).

**BMNH.** P-7577.***Vinctifer* sp.**

Campanien terminal d'Argentine.

**MACN.** s/n°***Vinctifer comptoni***

Albien. Partie supérieure de la formation Santana, nord-est du Brésil.

**AMNH.** 11922 ; 12392 ; 12827 ; 12867 ; 12868 ; 13603r ; 19137.**BHN2P.** 2 ; 3 ; 4 ; 5 ; 6 ; 7.**BMNH.** P-47892 (néotype) ; P-975a ; P-975b ; P-975c ; P-975d ; P-975e ; P-975f ; P-3809 ; P-3810a, b ; P-3811a, b ; P-5269 ; P-15494 ;

P-14495a ; P-15495b ; P-15495c ; P-20135 ; P-28616a ; P-28616b ; P-28899a ; P-45931a, b ; P-47893 ; P-47894 ; P-47895 ; P-47896 ; P-50812 ; P-54591a, b ; P-54592a, b ; P-54679 ; P-54680 ; P-54886a, b ; P-62703a, b.

**DGM.** 1275-P ; 1278-P ; 1279-P ; 1281-P.**FMNH.** PF8330a, b ; PF8331. PF8332a, b ; PF8333a, b ; PF9605 ; PF9669 ; PF9778 ; PF9779 ; PF9780 ; PF10267 ; PF10380a, b ; PF10749 ; PF10750a, b ; PF10751 ; PF10752 ; PF10753 ; PF10754 ; PF10755a, b ; PF10756a, b ; PF10757a, b ; PF10758a, b ; PF10759 ; PF10760 ; PF10761 ; PF10762 ; PF10764 ; Tlayua 1 ; Tlayua 2.**MNHN.** BCE 1a, b ; BCE 2a, b ; BCE 3a-c ; BCE 6a-c ; BCE 11 ; BCE 14 ; BCE 40 ; BCE 63a, b ; BCE 240 ; BCE 259a, b ; BCE 325 ; BCE 331 ; BCE 359 ; BCE 374 ; BCE 375 ; BCE 378 ; BCE 379 ; BCE 380 ; BCE 381 ; BCE 382 ; BCE 383.**NR.** 1971.I.169a, b ; 1972.I.14 ; 1972.I.28.**PMB-UERJ.** P.1 ; P.2 ; P.3 ; P.4 ; P.5 ; P.6 ; P.49 ; P.50 ; P.51 ; P.52 ; P.53 ; P.54 ; P.60 ; P.61 ; P.62 ; P.63 ; P.64 ; P.65 ; P.66 ; P.80.***Vinctifer longirostris***

Aptien. Formation Marizal, État de Bahia, Brésil.

**DGM.** 460-P (holotype) ; 461-P ; 462-P ; 463-P ; 538-P ; 988-P ; 990-P et 991-P.

Aptien. Partie inférieure de la formation Santana, nord-est du Brésil.

**DGM.** 1332-P.**MNHN.** BCE 337.**PMB-UERJ.** P.47 ; P.48.***Vinctifer punctatus***

Crétacé inférieur. Formation Muribeca, État de Sergipe/Alagoas, Brésil.

**UERJ.** DBAV PZ 20.***Vinctifer sweeti***

Albien. Formation Rolling Downs, Queensland, Australie.

**BMNH.** P 62533.

## AMIIDAE

***Amia calva*****PMB-UERJ.** 4-PA ; 66-PA ; 67-PA.***Enneles audax*****PMB-UERJ.** P.188 ; P.189.

## LEPISOSTEIDAE

***Lepisosteus platyrhynchus*****PMB-UERJ.** 83-PA ; 84-PA ; 99-PA.

*Obaichthys decoratus*  
DGM. 1336-P.

*Obaichthys laevis*  
DGM. 1155-P.

PACHYCORMIDAE

*Pachycormus macropterus*  
MNHN. 1887-24-1 ; 10529.

*Pachycormus curtus*  
MNHN. 1872-493.

*Saurostomus esocinus*  
MNHN. 1897-13-6 ; 1955-1-18.

HALECOSTOMII *incertae sedis*

*Callovian Pholidophorus*  
BMNH. P.32579.

*Pholidophorus bechei*  
BMNH. P.500b ; P.51682.

TELEOSTEI *incertae sedis*

*Leptolepis dubia*  
BMNH. P. 919 ; P. 3582a ; P. 51759.

*Leptolepis coryphaenoides*  
BMNH. Collection du Natural History Museum.