Les Aeduellidae (Pisces, Actinopterygii) carbonifères et permiens : systématique et étude phylogénétique préliminaire

Cécile POPLIN
Didier B. DUTHEIL
Département Histoire de la Terre, USM 0203,
UMR 5143 (Paléobiodiversité-Paléoenvironnements), MNHN et CNRS,
Muséum national d'Histoire naturelle, case postale 38,
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
cpoplin@mnhn.fr
dutheil@mnhn.fr

Poplin C. & Dutheil D. B. 2005. — Les Aeduellidae (Pisces, Actinopterygii) carbonifères et permiens : systématique et étude phylogénétique préliminaire. *Geodiversitas* 27 (1) : 17-33.

RÉSUMÉ
Les genres et espèces d'aeduellidés actuellement connus sont présentés. Une analyse phylogénétique, impliquant 12 autres actinoptérygiens et un porolépiforme comme groupe extérieur, confirme que les Aeduellidae constituent un groupe naturel. Mais les relations de parenté de ses taxons, dont un genre, *Bourbonnella*, apparaît comme paraphylétique, ne sont pas entièrement éclaircies, probablement en raison du nombre de données manquantes. Cette famille présente une mosaïque de caractères plésiomorphes et apomorphes pour les actinoptérygiens. Les relations phylogénétiques des Aeduellidae avec les autres Actinopteri basaux (= Palaeoniscimorpha) ne sont pas non plus éclaircies. En effet l'analyse ne révèle pas d'affinités particulières avec les groupes avec lesquels on avait tenté de les rapprocher par le passé.

MOTS CLÉS
Pisces,
Actinopterygii,
Aeduellidae,
Carbonifère,
Permien,
phylogénie.

ABSTRACT
The carboniferous and permian Aeduellidae (Pisces, Actinopterygii): systematics and preliminary phylogenic study.
The aeduellid genera and species already known are presented. A phylogenetic analysis, involving 12 other actinopterygians and a porolepiform outgroup, confirms that the Aeduellidae are a natural group. But their interrelationships are not cleared up completely, probably because of many missing data; in particular one genus, *Bourbonnella*, appears as paraphyletic. This family has a mosaic of plesiomorphic and apomorphic actinopterygian characters; their relationships with the other basal Actinopteri (= Palaeoniscimorpha) are not clearer. In fact the analysis does not show particular affinities with the groups with which they have been tentively compared in the past.

KEY WORDS
Pisces,
Actinopterygii,
Aeduellidae,
Carboniferous,
Permian,
phylogeny.

INTRODUCTION

Les premiers aeduellidés ont été décrits au XIX[e] siècle et proviennent du Stéphanien et de l'Autunien, surtout du Massif Central français. En 1945, Romer créa la famille des Aeduellidae pour les genres *Aeduella* et *Westollia*. Depuis, les découvertes se sont multipliées, en particulier au cours des dernières décennies, amenant le nombre de genres à sept avec 11 espèces nominales et élargissant l'aire de répartition de la famille à l'Europe (Bohême, Espagne, France, Sarre et Suisse) et même à l'Amérique du Nord. Le présent travail fait le bilan des Aeduellidae actuellement connus.

Les Aeduellidae sont des Actinopteri (= actinoptérygiens supérieurs), plus précisément des Palaeoniscimorpha (= Actinopteri basaux) au sens de Lund *et al.* (1995). Ils ont en commun une mosaïque de caractères plésiomorphes et apomorphes pour ce groupe, si bien que leurs relations phylétiques ne sont pas évidentes. C'est pourquoi ils ont par le passé été comparés, presque associés, à différents groupes d'Actinopteri basaux et supérieurs. Le présent bilan nous a donné l'occasion de faire une première analyse phylogénétique d'abord pour savoir s'ils constituent effectivement un groupe naturel, au passage pour argumenter leur place dans la systématique des actinoptérygiens, ensuite pour tester leurs relations avec les groupes d'Actinopteri évoqués ci-dessus. Centrée sur ces objectifs, cette recherche a utilisé surtout les caractères distinctifs de la famille. Elle a impliqué toutes les espèces d'Aeduellidae (sauf une trop mal connue), des représentants des taxons auxquels la famille a été comparée, ainsi que six autres Palaeoniscimorpha. *Holoptychius* (sarcoptérygien) est utilisé comme groupe extérieur. L'ampleur de cette analyse est aussi limitée par l'état de conservation très variable des différents taxons d'Aeduellidae : ceci se traduit par un nombre important de points d'interrogation dans la matrice de caractères et a pour conséquence quelques ambiguïtés aboutissant à une paraphylie et deux polytomies.

SYSTÉMATIQUE

Famille AEDUELLIDAE Romer, 1945

Genre *Aeduella* Westoll, 1937

ESPÈCE TYPE ET SEULE ESPÈCE. — *Palaeoniscus blainvillei* Agassiz, 1833.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Carbonifère supérieur (Stéphanien), Permien inférieur (Autunien) ; Allemagne, Bohême, France, Sarre, Suisse.

Aeduella blainvillei (Agassiz, 1833) (Fig. 1A)

HOLOTYPE. — Spécimen dont l'extrémité de la nageoire caudale manque, sans contrepartie, n° AUT 161, Bassin d'Autun, Université de Strasbourg, France (Heyler 2000).

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien de Montceau-les-Mines, France (Heyler & Poplin 1983). Autunien d'Autun, Buxières-les-Mines (Heyler & Poplin 1983) et Bourbon l'Archambault (Saint-Seine 1949), France ; Sarre (Théobald 1958 ; Heyler 1991).

DIAGNOSE. — Aeduellidae de 5 à 20 cm de long. Canal supraorbitaire se terminant dans le dermoptérotique sous forme de pit line. Préopercule composé d'un os ventral et d'une mosaïque de petits os dorsaux. Suture entre opercule et sousopercule formant un angle et oblique postéro-dorsalement. Un seul rayon branchiostège. Maxillaire sans angle postéro-ventral saillant. Cleithrum de forme ovoïde. Nageoire pectorale insérée sur un lobe écailleux. Nageoire anale à base courte. Articles des lépidotriches courts, larges à sutures sigmoïdes. Écailles latérales des flancs plus hautes que les autres. Ligne latérale principale se prolongeant, chez quelques spécimens, au-delà de l'inversion caudale, laquelle est progressive. Présence d'une courte ligne latérale accessoire dorsale en arrière du crâne. Nombreuses variations telles que fusion des pariétaux, supraorbitaire fusionné ou non au dermosphénotique et atteignant ou non le nasal, cinq ou sept extrascapulaires, nombre des supraorbitaux, fragmentation horizontale de l'opercule, etc. Formule ptérygienne :

$$\frac{7/8 \quad 22+/-1 \quad 35+/-1}{22+/-1} \quad 37+/-1$$

REMARQUES

Aeduella sp. est signalé dans le Stéphanien de Montceau-les-Mines (Heyler & Poplin 1983) et de Carmaux (Heyler 2000), France ; dans l'Autunien de Buxières-les-Mines (Heyler 1984, 2000) et d'Autun (Heyler 2000), France, et le

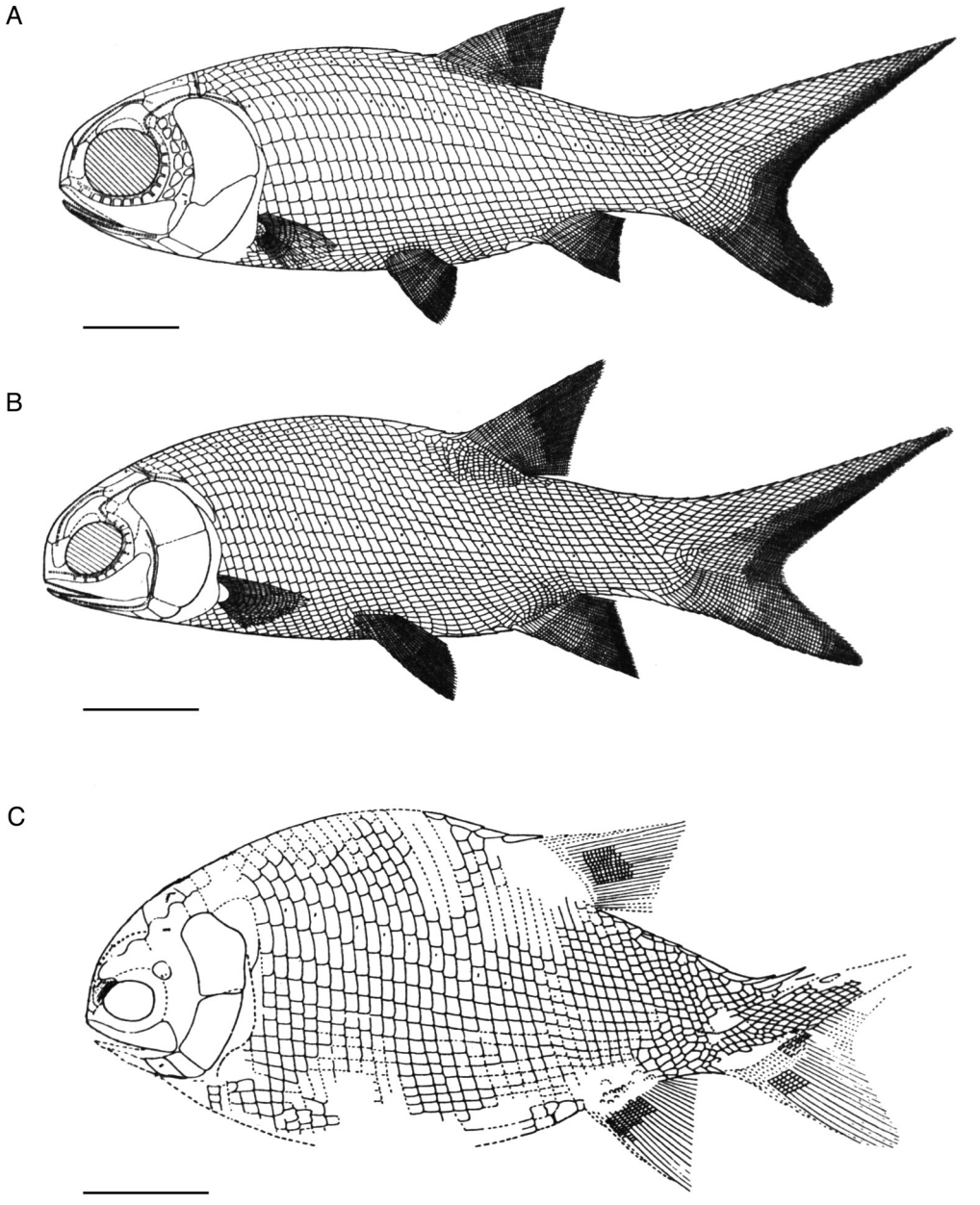

FIG. 1. — **A**, *Aeduella blainvillei* (Agassiz, 1833) (d'après Heyler 1969 : fig. 97) ; **B**, *Bourbonnella guilloti* Heyler, 1967 (d'après Heyler 1969 : fig. 98) ; **C**, *Platysella lallyi* Heyler & Poplin, 1983 (d'après Heyler & Poplin 1983 : fig. 1). Échelles : 2 cm.

Nord de la Suisse (Bürgin 1990), la Sarre (Uhl 1997 « *Bourbonnella* sp. » ; Blieck *et al.* 1999), le Sud-Ouest de l'Allemagne (Boy 1987) et la Bohême (Štamberg 2002).

Genre *Bourbonnella* Heyler, 1967

ESPÈCE TYPE. — *Bourbonnella guilloti* Heyler, 1967.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Carbonifère supérieur (Stéphanien), Permien inférieur (Autunien) ; Espagne, France, USA.

DIAGNOSE. — Aeduellidae longs de 15 à 30 cm. Un seul infraorbitaire, parfois un second plus petit postéro-dorsal. Maxillaire notablement plus haut postérieurement que celui d'*Aeduella*, avec le bord supérieur concave. Suture entre opercule et sousopercule rectiligne et légèrement oblique postéro-dorsalement. Trois à cinq scutelles dorsales précédant la nageoire dorsale. Nageoire pectorale portée par un lobe écailleux. Nageoires dorsale et anale insérées sur des zones couvertes d'écailles minuscules. Formule ptérygienne moyenne :

$$\frac{\frac{25/29}{7/12 \quad 24/27 \quad 33/40}}{} \; 42/44$$

Bourbonnella guilloti Heyler, 1967 (Fig. 1B)

HOLOTYPE. — Poisson complet, partie et contrepartie, n° BOU 215, domaine de collection Sciences de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Heyler 2000).

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Autunien de Bourbon l'Archambault, Massif Central, France.

DIAGNOSE. — *Bourbonnella* de 12 à 16 cm de long. Nasal n'atteignant pas toujours le dermosphénotique si bien que le frontal borde l'orbite entre les deux os. Canal supraorbitaire se terminant dans le dermoptérotique sous forme de pit line. Un seul rayon branchiostège. Angle postéro-ventral du maxillaire non saillant. Base de la nageoire anale courte. Articles des lépidotriches hauts avec des sutures droites. Écailles des flancs plus hautes que les autres. Inversion caudale abrupte.

Bourbonnella fourrieri Poplin, 2001

HOLOTYPE. — Poisson complet en vue latérale droite, sans contrepartie, n° MNHN 2001-5, domaine de collection Sciences de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien de Montceau-les-Mines (Massif Central, France).

DIAGNOSE. — *Bourbonnella* de 30 cm de long à corps élevé. Un seul rayon branchiostège. Nageoire dorsale à base plus longue vers l'arrière que chez les autres espèces et insérée sur un petit lobe de minuscules écailles faisant légèrement saillie dorsalement. Nageoire anale insérée sur une base plus courte, ne faisant pas saillie et se terminant plus près de la nageoire caudale que chez les autres espèces. Inversion caudale abrupte. Articles des lépidotriches courts, larges avec des sutures sigmoïdes. Écailles dépourvues de dentine et dont les couches de ganoïne reposent directement sur une plaque basale d'os pseudolamellaire.

Bourbonnella sottyi (Heyler, 1977)

HOLOTYPE. — Poisson entier mais mal conservé, empreinte et contre-empreinte, n° MHNA Sotty I-00001, ab, Musée d'Histoire naturelle d'Autun, seul spécimen.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien de Montceau-les-Mines (Massif Central, France).

DIAGNOSE. — *Bourbonnella* n'ayant qu'un seul infraorbitaire. Angle postéro-ventral du maxillaire arrondi. Préopercule similaire à celui d'*Aeduella*. Environ deux rayons branchiostèges. Nageoire pectorale insérée sur un lobe écailleux. Scutelles prédorsales nombreuses. Inversion caudale progressive.

REMARQUES

Bourbonnella sp. est signalé dans le Stéphanien de Puertollano, Espagne (Schneider *et al.* 2000) et le Pennsylvanien supérieur du Nouveau Mexique central, USA (Gottfried 1987). Une autre espèce indéterminée décrite dans l'Autunien inférieur de la Sarre (Uhl 1997) est probablement un *Aeduella*.

Genre *Decazella* Heyler, 1967

ESPÈCE TYPE. — *Aeduella vetteri* Heyler, 1964.

Decazella vetteri (Heyler, 1964) (Fig. 2B)

HOLOTYPE. — Crâne et partie antérieure du corps, sans contrepartie, n° DEC25, domaine de collection

Sciences de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Heyler 2000).

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien de Decazeville (France).

DIAGNOSE. — Aeduellidae de 15 cm de long. Nasal touchant le dermosphénotique. Un seul infraorbitaire. Canal supraorbitaire pénétrant le dermoptérotique sous forme de canal. Angle postéro-ventral du maxillaire non saillant. Opercule long, bas et quelque peu incliné antérieurement, ayant une suture rectiligne avec le sousopercule qui est trapézoïdal. Apparemment deux rayons branchiostèges. Inversion caudale abrupte. Formule ptérygienne :

$$\frac{24}{8 \quad 23 \quad 24}\ 36/37$$

Genre *Platysella* Heyler & Poplin, 1983

ESPÈCE TYPE. — *Platysella lallyi* Heyler & Poplin, 1983.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien, Autunien ; Massif Central, France.

DIAGNOSE. — Aeduellidae à la tête et au corps très élevés, contour dorsal du corps régulièrement arrondi : rapport longueur totale/hauteur maximale = 2,25. En conséquence : bouche et maxillaire courts, préopercule et appareil operculaire verticaux, cleithrum haut et court, corps aplati latéralement, lobe ventral de la nageoire caudale allongé et écailles latérales du flanc plus hautes que les autres. Orbite plus petite que chez les autres Aeduellidae. Dermosphénotique touchant le nasal. Canal supraorbitaire pénétrant le dermoptérotique sous forme de pit line. Angle postéro-inférieur du maxillaire non saillant. Suture entre opercule et sousopercule rectiligne. Probablement un seul rayon branchiostège. Mandibule haute sur toute sa longueur. Nageoire dorsale insérée postérieurement. Base de la nageoire anale se terminant près de la nageoire caudale.

REMARQUES. — Nous ne jugeons pas pertinent de garder ici la famille des Platysellidae Heyler & Poplin, 1983, l'analyse phylogénétique ayant démontré que *Platysella* s'intègre parfaitement à la famille des Aeduellidae.

Platysella lallyi Heyler & Poplin, 1983 (Fig. 1C)

HOLOTYPE. — Spécimen complet, partie et contrepartie, n° LAL 2a/b, Musée d'Histoire naturelle d'Autun (France).

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Autunien du Bassin d'Autun, Massif Central, France.

DIAGNOSE. — *Platysella* de 15 cm de long et 6 cm de haut. Nageoire dorsale à insertion courte. Inversion caudale progressive. Articles des lépidotriches courts, larges avec des sutures sigmoïdes. Formule ptérygienne :

$$\frac{25/26}{? \quad 21/22 \quad 34}\ 35\ ?$$

Platysella descusi Heyler & Poplin, 1983

HOLOTYPE. — Jeune individu presque complet sans les extrémités antérieure du museau et postérieure de la nageoire caudale, en vue latérale droite, sans contrepartie, n° D.222, Musée des Fossiles de Montceau-les-Mines, seul spécimen.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien de Montceau-les-Mines, Massif Central, France.

DIAGNOSE. — *Platysella* de 7,5 cm de long. Écailles du flanc et nageoire dorsale plus longues que chez l'espèce type. Articles des lépidotriches hauts avec des sutures droites.

Platysella poplinae Heyler, 2002

HOLOTYPE. — Spécimen complet, partie et contrepartie, n° BOU 246a/b, domaine de collection Sciences de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Autunien de Bourbon l'Archambault, Massif Central, France.

DIAGNOSE. — *Platysella* de 14-15 cm de long et 5,8 cm de haut, avec une inversion caudale abrupte. Formule ptérygienne :

$$\frac{25/26}{10/11 \quad 25/26 \quad 35}\ 39/40$$

REMARQUES

Platysella sp. est signalé dans l'Autunien du Bassin d'Autun (Muse), France (Heyler 2000).

Genre *Puertollanichthys* Forey & Young, 1985

ESPÈCE TYPE ET SEULE ESPÈCE. — *Puertollanichthys ritchiei* Forey & Young, 1985.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Carbonifère supérieur (Stéphanien) ; Espagne.

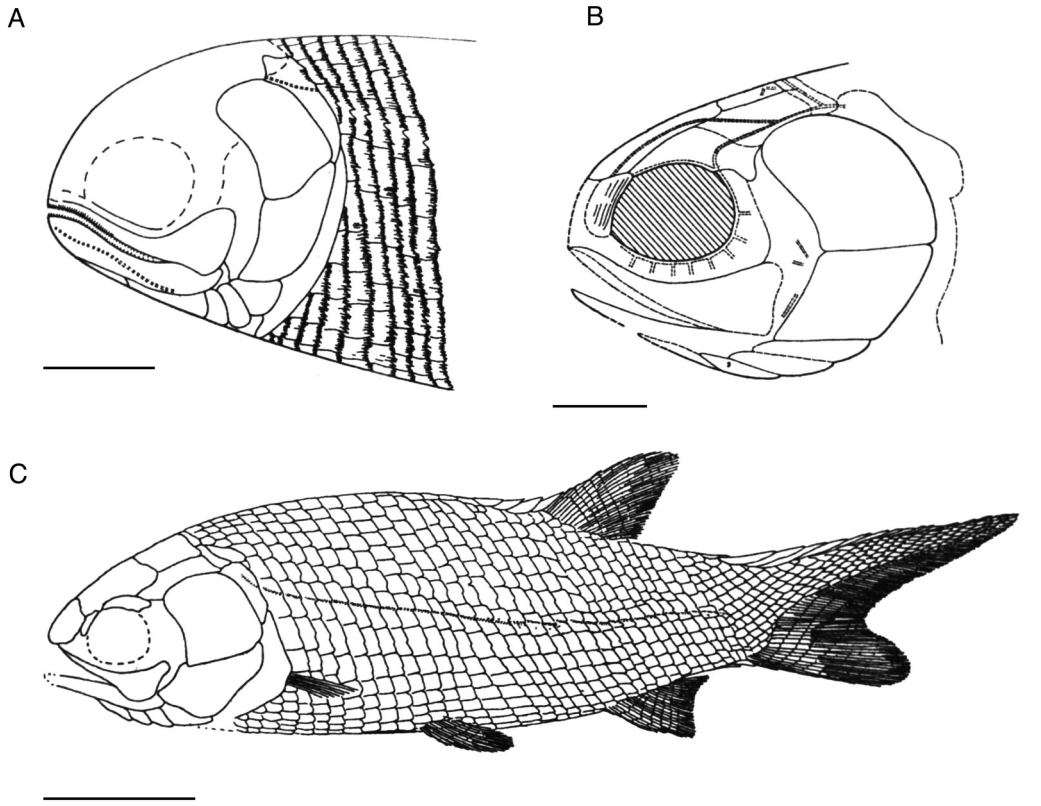

FIG. 2. — **A**, *Spinarichthys dispersus* (Fritsch, 1895) (d'après Štamberg 1986 : fig. 3) ; **B**, *Decazella vetteri* (Heyler, 1964) (d'après Heyler 1969 : fig. 139) ; **C**, *Puertollanichthys ritchiei* Forey & Young, 1985 (d'après Forey & Young 1985 : fig. 5). Échelles : 2 cm.

Puertollanichthys ritchiei Forey & Young, 1985 (Fig. 2C)

HOLOTYPE. — Tête et partie antérieure du corps d'un spécimen, partie et contrepartie n° P.59947 a, b, Natural History Museum, Londres.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien supérieur du Bassin de Puertollano, Espagne.

DIAGNOSE. — Aeduellidae de 6,5 cm de long à corps plus allongé que chez les autres genres. Un seul infraorbitaire. Plaque postérieure du maxillaire triangulaire rappelant celle de *Bourbonnella*, mais avec l'angle postéroventral saillant. Nasal ne touchant pas le dermosphénotique. Canal supraorbitaire pénétrant le dermoptérotique sous forme de canal. Opercule ayant une suture rectiligne avec le sousopercule trapézoïdal. Quatre rayons branchiostèges. « Os à tubules » à peine visible sur le maxillaire et la mandibule. Pas de lobe écailleux à la nageoire pectorale. Origine de la nageoire dorsale située quatre rangées verticales d'écailles en arrière de celle de l'anale. Base de la nageoire anale courte. Écailles des flancs plus hautes que les autres. Inversion caudale abrupte. Articles des lépidotriches à sutures sigmoïdes. Formule ptérygienne :

$$\frac{22}{8 \quad 18 \quad 32}\ 39/40$$

Genre *Spinarichthys* Štamberg, 1986

ESPÈCE TYPE ET SEULE ESPÈCE. — *Acentrophorus dispersus* Fritsch, 1895.

Spinarichthys dispersus (Fritsch, 1895) (Fig. 2A)

HOLOTYPE. — Spécimen dont manquent le toit crânien et les parties moyenne et postérieure du corps, M 814, National Museum, Prague.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien B-C, Kounov, République Tchèque.

DIAGNOSE. — Aeduellidae ayant environ 8 à 10 cm de long. Plaque postérieure du maxillaire triangulaire. Préopercule assez proche de celui d'*Aeduella*, bien que sa partie supérieure ne soit pas connue. Opercule et sous-opercule de même hauteur avec une suture commune formant un angle et orientée postéro-dorsalement. Trois rayons branchiostèges. Nombre inconnu d'infra-orbitaires. Mandibule très forte. Écailles des flancs hautes et portant de nombreuses et fines pectinations postérieures.

Genre *Westollia* White & Moy-Thomas, 1940

ESPÈCE TYPE ET SEULE ESPÈCE. — *Lepidopterus crassus* Pohlig, 1892.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Permien inférieur ; Allemagne.

Westollia crassus (Pohlig, 1892)

LECTOTYPE. — Spécimen en mauvais état de conservation (Pohlig 1892 : pl. VII, fig. 3). Permien inférieur ; Friedrichroda, Thüringe, Allemagne.

DIAGNOSE. — Aeduellidae de 20 cm de long. Maxillaire, dents et appareil operculaire (à très peu de rayons branchiostèges) ressemblant à ceux d'*Aeduella*, mais le sousopercule étant moins haut. Écailles des flancs plus hautes que les autres. Nageoires plus grandes que celles d'*Aeduella*. Formule ptérygienne :

$$\frac{11 \quad 28 \quad 37}{31} \quad 40$$

ÉTUDE PHYLOGÉNÉTIQUE

Du bilan précédent il ressort que plusieurs taxons d'Aeduellidae sont connus par un matériel insuffisant, soit par le nombre des spécimens soit par la qualité de leur fossilisation, si bien que des parties de la tête telles que le museau, le toit crânien et la joue sont souvent mal ou pas documentées. De ce fait ils ne sont pas toujours intégralement comparables les uns aux autres. C'est pourquoi la première question à résoudre est celle de leur monophylie. Il convient ensuite de confirmer leur place dans la systématique des grands groupes d'actinoptérygiens, même si l'on ne peut faire état de tous les caractères de ces groupes reconnus comme significatifs. Enfin il s'agit de tester de manière plus précise leurs relations avec les taxons auxquels on a tenté de les comparer, voire de les rapprocher, dans le passé.

Afin de mettre en œuvre le premier et le troisième de ces objectifs, une analyse cladistique a été menée. Une matrice de données (Appendice 3) a été établie comportant 72 caractères (Appendice 2) (généraux et surtout apomorphies des Aeduellidae) qui n'ont pas été ordonnés. Ils ont été codés pour 23 taxons (Appendice 1) : 1) 10 espèces d'Aeduellidae (auxquelles manque seule *Platysella poplinae* chez laquelle plus de 75 % de données sont manquantes) ; 2) cinq espèces représentant les taxons auxquels les Aeduellidae ont été comparés : *Brookvalia gracilis* Wade, 1933, *Canobius ramsayi* Traquair, 1881, *Haplolepis ovoidea* (Newberry, 1856), *Paramblypterus decorus* (Egerton, 1850) et *Semionotus kanabensis* Schaeffer & Dunkle, 1950 ; 3) six Palaeoniscimorpha bien connus *Commentrya traquairi* Sauvage, 1888, *Howqualepis rostridens* Long, 1988, *Moythomasia nitida* Gross, 1953, *Platysomus superbus* Traquair, 1881, *Pteronisculus stensioi* (Nielsen, 1942) et *Wendyichthys dicksoni* Lund & Poplin, 1997 ; 4) un extra-groupe : *Holoptychius* Egerton, 1837, porolépiforme dévonien ; et 5) *Polypterus bichir* Lacépède, 1803 a été ajouté en tant qu'actinoptérygien possédant des caractères très primitifs.

Cette matrice a été analysée par Nona (Golobof 1999) via Winclada (Nixon 2002). Douze arbres les plus parcimonieux ont été trouvés après une recherche heuristique sur un million d'arbres possibles réitérés 1000 fois. Chacun de ces 12 arbres a le même nombre de pas (253), le même CI (0,46) et le même RI (0,55). Un arbre de strict consensus a été obtenu (Fig. 4), avec un nombre de pas de 258, un CI de 0,45 et un RI de 0,54.

MONOPHYLIE DES AEDUELLIDAE

Sur l'arbre (Fig. 3, nœud 5 et Appendice 4), les Aeduellidae sont monophylétiques malgré les données manquantes. Ce clade est soutenu par

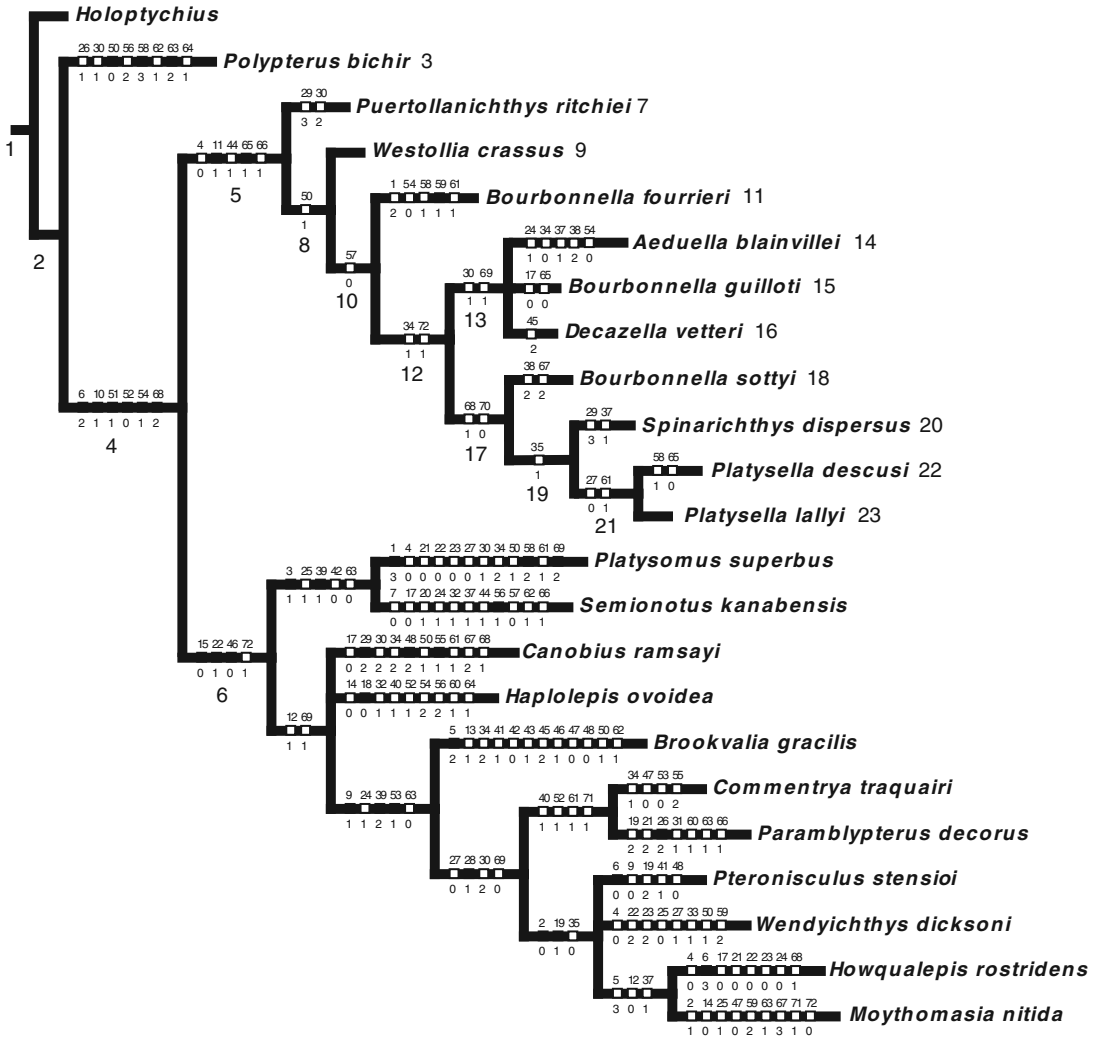

FIG. 3. — Strict consensus des arbres les plus parcimonieux obtenu après l'analyse de la matrice (Appendice 3). Les nœuds sont énumérés de haut en bas. L'hypothèse de la monophylie des Aeduellidae est corroborée (nœud 5). Nombre de pas : 253 ; CI : 0,46 ; RI : 0,55.

cinq synapomorphies dont deux autapomorphies (ornementation du nasal avec fortes rides et articles des nageoires impaires bas à sutures sigmoïdes) et trois homoplasies (absence de prémaxillaires, canal supraorbitaire dans le frontal près du bord latéral et surface des écailles lisse). *Puertollanichthys ritchiei* est considéré comme le groupe frère de tous les autres Aeduellidae. Ce groupe (nœud 8), composé de *Westollia*, *Bourbonnella fourrieri*, *Aeduella*, *Bourbonnella guilloti*, *Decazella*, *Bourbonnella sottyi*, *Spinarichthys* et *Platysella*, est soutenu par une seule synapomorphie (un à trois rayons branchiostèges). Le nœud 10 est formé par *B. fourrieri* groupe frère du reste des taxons terminaux dont la distribution sur le cladogramme est polytomique. Le nœud 12 est soutenu par les synapomorphies suivantes : opercule et sousopercule subégaux et fulcres frangeants. Au sein de ce clade, quatre taxons (*B. sottyi*, *Spinarichthys*,

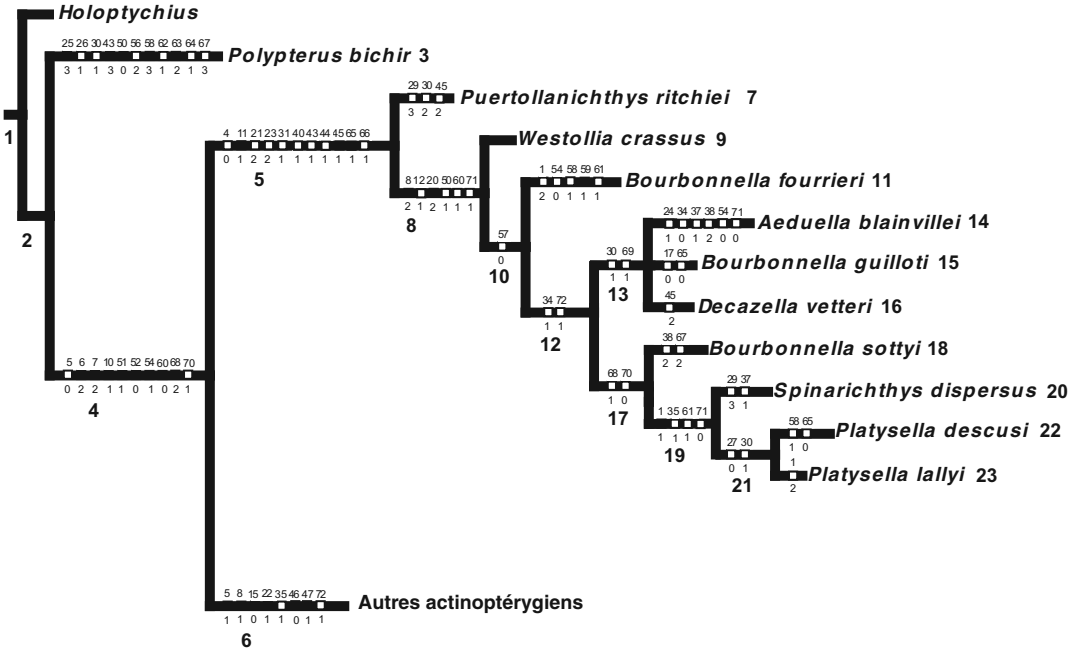

FIG. 4. — Strict consensus des arbres les plus parcimonieux, avec l'option Fast optimization de Winclada, obtenu après l'analyse de la matrice (Appendice 3). Les nœuds sont énumérés de haut en bas.

P. descusi et *P. lallyi*) sont groupés (nœud 17) où *Platysella* (nœud 21) est monophylétique. Ce dernier est soutenu par deux synapomorphies : orbite petite et base de la nageoire anale allongée jusqu'à la proximité de la nageoire caudale.

En optimisant les résultats ci-dessus avec l'option Fast optimization de Winclada (Fig. 4 et Appendice 5), quatre nouvelles autapomorphies et 18 nouvelles synapomorphies précisent les diagnoses des taxons considérés. En particulier six caractères viennent renforcer le clade des Aeduellidae (sousorbitaux en une mosaïque d'os, sousorbitaux minces sans ganoïne, présence d'os à tubules dans le dentaire et le maxillaire, préopercule n'atteignant pas le toit crânien, jonction des canaux supraorbitaire et infraorbitaire dans le dermoptérotique et entrée du canal supraorbitaire dans le dermoptérotique sous forme de pit line).

Un fait important à noter dans ces résultats est la paraphylie du genre *Bourbonnella*. Ceci est probablement dû au nombre de données manquantes, particulièrement pour *B. sottyi* qui est l'espèce la plus mal connue : un seul spécimen très incomplet. Ceci se manifeste par le fait que ces espèces se distinguent sur le cladogramme par des caractères de natures différentes, et non par des états de caractères. Seuls *B. guilloti* et *B. sottyi* partagent la même anatomie du préopercule, ce qui n'empêche pas leur paraphylie ! Le statut de *Bourbonnella* n'est donc pas réglé.

DIAGNOSE RÉVISÉE DES AEDUELLIDAE

La diagnose révisée des Aeduellidae résulte de la combinaison des études systématique et phylogénétique précédentes.

Ordre AEDUELLIFORMES Heyler, 1969
Famille AEDUELLIDAE Romer, 1945

« *Aeduella* group » Gardiner & Schaeffer, 1989

DIAGNOSE RÉVISÉE. — Palaeoniscimorpha au corps fusiforme ou élevé avec un crâne large et de grandes

orbites sans anneau sclérotique. Museau arrondi, bouche terminale, prémaxillaires absents, maxillaires se touchant à leur extrémité antérieure et à plaque postorbitaire plutôt basse. Rostropostrostral large, médian, orné de forts tubercules sur sa partie rostrale. Nasal grand, orné de fortes côtes longitudinales. Frontal beaucoup plus long que le pariétal auquel fait suite un rang d'extrascapulaires. Un seul infraorbitaire. Dermosphénotique grand. Adnasal absent, mais os spiraculaire parfois présent. Suspensorium redressé avec préopercule, opercule et sousopercule verticaux, ces deux derniers étant à peu près de même grandeur. Un à trois rayons branchiostèges, une plaque gulaire médiane avec deux pit lines en Y ou en V, et des plaques gulaires latérales paires portant une pit line. Pores sensoriels de la tête grands et peu nombreux. Canal supraorbitaire proche du bord latéral du frontal avant de pénétrer dans le dermoptérotique sous forme de pit line ou, rarement, de canal. Pariétal ne portant que les pit lines moyenne et postérieure. Dents marginales verticales, minuscules, nombreuses et portées par de minces tubules pressés les uns contre les autres à l'intérieur du maxillaire et du dentaire et donnant à l'os un aspect « en brosse » (« os à tubules »). Partie externe du cleithrum habituellement haute et courte. Écailles rhombiques, couvertes de ganoïne mince et lisse mais dépourvues de dentine (observation faite sur *Bourbonnella fourrieri* et sur des écailles d'*Aeduella* et de *Bourbonnella*). Devant la nageoire dorsale, une série de scutelles médianes n'atteignant pas le crâne. Nageoire dorsale triangulaire, à base courte, placée en avant de la nageoire anale, mais les origines de ces deux nageoires étant portées par la même, ou presque, rangée verticale d'écailles. Nageoire caudale hétérocerque, inéquilobée. Inversion caudale progressive ou non. Lépidotriches nombreux, serrés, avec des articles courts aux sutures parfois sigmoïdes.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Stéphanien à Autunien ; Europe (Bohême, Espagne, France, Sarre, Suisse), Amérique du Nord (Nouveau Mexique).

PLACE DES AEDUELLIDAE DANS LA SYSTÉMATIQUE

Dans ce chapitre les travaux suivants sont cités assortis d'un chiffre en gras auquel il est fait référence dans les listes de caractères ci-dessous : Arratia & Cloutier 1996 (**1**) ; Coates 1993 (**2**), 1998 (**3**) ; Gardiner 1969 (**4**), 1973 (**5**), 1984 (**6**) ; Gardiner & Schaeffer 1989 (**7**) ; Janvier 1996 (**8**) ; Kazantseva 1981 (**9**) ; Long 1988 (**10**) ; Lund & Poplin 1997 (**11**) ; Lund *et al.* 1995 (**12**) ; Maisey 1986 (**13**) ; Moy-Thomas & Bradley Dyne 1938 (**14**) ; Patterson 1973 (**15**), 1982 (**16**) ; Pearson 1982 (**17**) ; Poplin & Véran 1995 (**18**) ; Taverne 1997 (**19**).

Les Aeduellidae partagent avec les grands groupes d'actinoptérygiens les principaux caractères suivants :
1) Avec les Actinopterygii : présence de ganoïne (**1**, **2**, **3**, **5**, 7, **8**, **13**, **15**, **19**), bouche terminale (**1**), canal supraorbitaire passant entre les narines antérieure et postérieure (**17**), canal préoperculaire atteignant le toit crânien au milieu de la région otique (**12**, **17**, **18**), extrascapulaires pairs (**3**, 7), canal mandibulaire sur le dentaire (**3**, 7, **13**, **16**), écailles rhombiques (7, **8**), présence de tenons et mortaises (« pegs and sockets ») sur les écailles (**1**, **3**, **6**, 7, **13**), une seule nageoire dorsale (**1**, 7, **17**), nageoire caudale hétérocerque (**10**) avec lobe épaxial mince et bordé de fulcres dorsaux (**9**, **11**, **14**), nageoire anale triangulaire (**4**, **14**).
2) Avec les seuls Actinopteri (Actinopterygii supérieurs) : orbite large (**13**), de chaque côté un seul nasal (**12**, **19**), frontal plus long que le pariétal (**9**), dermoptérotique en contact avec le frontal et le pariétal (**9**), présence de scutelles faîtières dorsales (**19**).
3) Avec les Palaeoniscimorpha (Actinopteri basaux) : postrostral unique médian (**13**), absence de processus coronoïde à la mandibule (**12**) et présence de l'inversion caudale des rangées verticales d'écailles (**3**, 7).

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES AEDUELLIDAE

La comparaison de la diagnose de la famille et de la liste ci-dessus fait apparaître chez les Aeduellidae une mosaïque de caractères plésiomorphes et apomorphes pour les actinoptérygiens. Parmi les caractères plésiomorphes citons la nageoire caudale hétérocerque avec inversion caudale et les tenons et mortaises des écailles, qui sont tous deux très largement répandus chez les Actinopteri basaux. Au contraire, l'absence de dentine, le canal supraorbitaire s'infléchissant latéralement

vers le canal infraorbitaire derrière l'orbite et le suspensorium redressé sont incontestablement des nouveautés des Actinopteri supérieurs (bien que l'orientation du suspensorium des Aeduellidae puisse aussi être liée à la forme de leur corps souvent élevée). Une autre étrangeté des Aeduellidae réside dans la morphologie très particulière de leurs minuscules dents marginales portées par l'« os à tubules », apomorphie qu'ils partagent curieusement avec *Paramblypterus*, Palaeoniscimorpha très différent par ailleurs : convergence ou symplésiomorphie ? Ces exemples illustrent combien les affinités de cette famille sont difficiles à saisir et pourquoi les auteurs ont, par le passé, multiplié les comparaisons avec les Canobiidae, les Haplolepidae, les Brookvaliidae, les Parasemionotidae et avec *Paramblypterus* (voir e.g., Lehman 1966 ; Heyler 1969).

Notre analyse cladistique a pour objectif de tester ces hypothèses. Pour cette raison la matrice concerne essentiellement les taxons cités ci-dessus, et ne fait état que des seuls caractères signifiants en la matière. Le cladogramme obtenu ne saurait donc refléter les véritables relations phylogénétiques des taxons autres qu'aeduellidés. Le résultat montre que le groupe naturel formé par les Aeduellidae ne présente d'affinités particulières avec aucun des autres Actinopteri analysés : aucun groupe frère ne se détache de cet ensemble qui, en la circonstance, apparaît comme disparate. Le problème des relations phylogénétiques des Aeduellidae avec les autres Palaeoniscimorpha n'est donc pas encore résolu. Ceci ne saurait surprendre puisque la phylogénie de l'ensemble des Actinopteri basaux est encore loin d'être élucidée.

CONCLUSION

Le présent bilan rassemble toutes les données systématiques disponibles sur les Aeduellidae, avec en particulier le recensement des taxons récemment créés.

L'analyse cladistique, la première réalisée concernant ces poissons, a d'abord pour résultat de confirmer leur monophylie. Cependant les relations de parenté des taxons compris dans ce clade ne sont pas encore entièrement élucidées en raison du nombre important de données manquantes. Cette constatation, fréquente en paléontologie et surtout en paléoichtyologie, amène cette conclusion malheureusement banale : il faut espérer, susciter, la découverte de nouveaux matériels qui permettront de comparer plus efficacement les taxons.

La présence des Aeduellidae dans les Palaeoniscimorpha est également confirmée avec arguments à l'appui. Mais aucun des taxons auxquels on a tenté de les rapprocher dans le passé ne s'est révélé comme un potentiel groupe frère. Cet échec ne saurait être attribué, de nouveau, aux seules déficiences du matériel fossile. Il participe de la grande méconnaissance, maintes fois dénoncée, où nous sommes des relations phylétiques de tous les Actinopteri basaux... et de bien des Actinopteri supérieurs. La poursuite des discussions pour définir et affiner les caractères signifiants, des analyses à l'intérieur des clades, enfin des recherches sur leurs relations de parenté à plus vaste échelle permettra, petit à petit, de proposer une reconstitution cohérente de l'arbre généalogique des actinoptérygiens dits « inférieurs ».

Remerciements

Nous remercions Daniel Heyler (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) pour les informations qu'il nous a données et Richard Lund (Adelphi University, New York) qui a fourni quelques éléments de la matrice de caractères et les deux rapporteurs paléoichtyologues : Paulo M. Brito (Universidade do Estado do Rio de Janeiro) et John A. Long (Western Australian Museum, Perth).

RÉFÉRENCES

ARRATIA G. & CLOUTIER R. 1996. — Reassessment of the morphology of *Cheirolepis canadensis* (Actinopterygii), *in* SCHULTZE H. P. & CLOUTIER

R. (eds), *Devonian Fishes and Plants of Miguasha, Quebec, Canada*. Dr. Pfeil, München: 165-197.

BLIECK A., MALVEZY T., CANDILIER A.-M., CLOUTIER R. & POPLIN C. 1999. — Les collections du Musée d'Histoire naturelle de Lille. II : Vertébrés paléozoïques. *Annales de la Société géologique du Nord* 7 (2): 87-128.

BOY J. 1987. — Die Tetrapodenlokalitäten des saarpfälzischen Rotliegenden (?Ober-Karbon-Unter-Perm; SW-Deutschland) und die Biostratigraphie der Rotliegend-Tetrapoden. *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen* 16: 31-65.

BÜRGIN T. 1990. — Palaeonisciden (Osteichthyes, Actinopterygii) aus dem Unteren Rotliegenden (Autunian) der Nordschweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae* 83: 813-827.

COATES M. L. 1993. — New actinopterygian fish from the Namurian Manse Burn Formation of Bearsden, Scotland. *Palaeontology* 36: 123-146.

COATES M. L. 1998. — Actinopterygians from the Namurian of Bearsden, Scotland, with comments on early actinopterygian neurocrania. *Zoological Journal of the Linnean Society* 122: 27-59.

FOREY P. & YOUNG V. 1985. — Upper Stephanian fishes from the Puertollano basin, Ciudad Real, Spain, *in Papers on the Carboniferous Iberian Peninsula (Sedimentology, Stratigraphy, Paleontology, Tectonics & Geochronology)*. *Anais da Faculdade de Ciencias*. Volume spécial: 233-244.

GARDINER B. G. 1969. — New palaeoniscoid fishes from the Witteberg series of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society* 48: 423-452.

GARDINER B. G. 1973. — Interrelationships of Teleostomes, *in* GREENWOOD P. H., MILES R. S. & PATTERSON C. (eds), Interrelationships of fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* Supp. 1, 53: 105-135.

GARDINER B. G. 1984. — The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 37: 173-428.

GARDINER B. G. & SCHAEFFER B. 1989. — Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 97: 135-187.

GOLOBOF P. A. 1999. — *NONA, Version 2.0*. Carpenter J. M., Department of Entomology, American Museum of Natural History, NY (logiciel).

GOTTFRIED M. 1987. — A Pennsylvanian aeduelliform (Osteichthyes, Actinopterygii) from North America with comments on aeduelliform interrelationships. *Paläontologisches Zeitung* 61: 141-148.

HEYLER D. 1969. — Vertébrés de l'Autunien de France. *Cahiers de Paléontologie*, 155 p.

HEYLER D. 1984. — Faune fossile du Permien de l'Allier. *Revue scientifique du Bourbonnais:* 103-122.

HEYLER D. 1991. — Sur la présence de l'espèce *Aeduella blainvillei* (Pisces, Actinopterygii) dans le Permien inférieur de la Sarre. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun* 135: 17-32.

HEYLER D. 2000. — Les actinoptérygiens stéphaniens et autuniens du Massif Central (France) dans les collections du MNHN (Paris) et du Muséum d'Autun : compléments, mises au point, bilan. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun* 169: 7-44.

HEYLER D. & POPLIN C. 1983. — Actinoptérygiens du Stéphanien de Montceau-les-Mines (Saône-et-Loire, France). *Palaeovertebrata* 13: 33-50.

JANVIER P. 1996. — Early Vertebrates, *in Oxford Monographs on Geology and Geophysics* 33. New York, Oxford University Press, 393 p.

KAZANTSEVA A. A. 1981. — [Palaeoniscids of the Upper Paleozoïc of Eastern Kazakhstan; systematics and phylogeny]. *Trudy Paleontologicheskogo Institute* 180: 1-138 (en russe).

LEHMAN J.-P. 1966. — Actinoptérygiens-Crossoptérygiens-Dipneustes, *in* PIVETEAU J. (ed.), *Traité de paléontologie*. Masson, Paris (3), 420 p.

LONG J. 1988. — New palaeoniscoid fishes from the Late Devonian and Early Carboniferous of Victoria. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 7: 1-64.

LUND R. & POPLIN C. 1997. — The Rhadinichthyids (Paleoniscoid Actinopterygians) from the Bear Gulch Limestone of Montana (USA, Lower Carboniferous). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 466-486.

LUND R., POPLIN C. & MCCARTHY K. 1995. — Preliminary analysis of the interrelationships of some Paleozoic Actinopterygii. *Geobios* Mémoire Spécial 19: 215-220.

MAISEY J. G. 1986. — Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics* 2: 201-256.

MOY-THOMAS J. A. & BRADLEY DYNE B. A. 1938. — The actinopterygian fishes from the Lower Carboniferous of Glencartholm, Eskdale, Dumfriesshire. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 59: 437-480.

NIXON K. C. 2002. — *WinClada. Version 1.00.08*. Nixon K. C., Ithaca, NY (logiciel).

PATTERSON C. 1973. — Interrelationships of Holosteans, *in* GREENWOOD P. H., MILES R. S. & PATTERSON C. (eds), Interrelationships of fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* Supp. 1, 53: 233-305.

PATTERSON C. 1982. — Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. *American Zoologist* 22: 241-259.

PEARSON D. M. 1982. — Primitive bony fishes, with especial reference to *Cheirolepis* and palaeonisciform actinopterygians. *Zoological Journal of the Linnean Society* 74: 35-67.

POHLIG H. 1892. — *Altpermische Saurierarten, Fische und Medusen*. *Festschrift zum 70*. Geburstage R. Leuckarts, Leipzig: 59-64.

POPLIN C. & VÉRAN M. 1995. — A revision of the actinopterygian fish *Coccocephalus wildi* from the Upper Carboniferous of Lancashire, *in* MILNER A. R. (ed.), Studies on Carboniferous and Permian vertebrates. *Paleontology* (Special papers) 52: 7-29.

ROMER A. S. 1945. — *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago, IX + 687 p.

SAINT-SEINE P. DE 1949. — Vertébrés autuniens de Bourbon l'Archambault (Allier). *Annales de Paléontologie* 35: 3-10.

SCHNEIDER J., HAMPE O. & SOLER-GIJON R. 2000. — The late Carboniferous and Permian Aquatic vertebrate zonation in southern Spain and German basins, *in* BLIECK A. & TURNER S. (eds), Palaeozoic vertebrate biochronology and global marine/non marine correlation. Final report of IGCP 328 (1991-1996). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg:* 543-561.

ŠTAMBERG S. 1986. — Poissons permocarbonifères de Tchécoslovaquie. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun:* 99-113.

ŠTAMBERG S. 2002. — Aeduellids (Actinopterygii) from the Lower Permian basins of the Bohemian Massif. *First International Paleontological Congress (IPC 2002); Geological Society of Australia*, Abstract 68: 148-149.

TAVERNE L. 1997. — *Osorioichthys marginis*, « Paléonisciforme » du Famennien de Belgique, et la phylogénie des Actinoptérygiens dévoniens (Pisces). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 67: 57-78.

THÉOBALD N. 1958. — Les Poissons fossiles du Permien inférieur de la Sarre. *Annales Universitatis Saraviensis*. *Naturwissenschaften Sciencia* 7: 212-214.

TRAQUAIR R. 1877. — *The Ganoid Fishes of the British Carboniferous Formations,* Part I, *Palaeoniscidae*. Palaeontographical Society, London, 186 p.

UHL D. 1997. — Erstnachweis der Gattung *Bourbonnella* (Aeduelliformes, Actinopterygii) aus dem Unteren Rotliegend (Unter Perm) des Saar-Nahe Beckens (SW. Deutschland). *Pollichia* 84: 7-13.

Soumis le 6 janvier 2004 ;
accepté le 1er juillet 2004.

APPENDICE 1

Liste des taxons étudiés dans l'analyse phylogénétique.

1. *Holoptychius* Egerton, 1837
2. *Aeduella blainvillei* (Agassiz, 1833)
3. *Bourbonnella fourrieri* Poplin, 2001
4. *Bourbonnella guilloti* Heyler, 1967
5. *Bourbonnella sottyi* (Heyler, 1977)
6. *Brookvalia gracilis* Wade, 1933
7. *Canobius ramsayi* Traquair, 1881
8. *Commentrya traquairi* Sauvage, 1888
9. *Decazella vetteri* (Heyler, 1964)
10. *Haplolepis ovoidea* (Newberry, 1856)
11. *Howqualepis rostridens* Long, 1988
12. *Moythomasia nitida* Gross, 1953
13. *Paramblypterus decorus* (Egerton, 1850)
14. *Platysella descusi* Heyler & Poplin, 1983
15. *Platysella lallyi* Heyler & Poplin, 1983
16. *Platysomus superbus* Traquair, 1881
17. *Polypterus bichir* Lacépède, 1803
18. *Pteronisculus stensioi* (Nielsen, 1942)
19. *Puertollanichthys ritchiei* Forey & Young, 1985
20. *Semionotus kanabensis* Schaeffer & Dunkle, 1950
21. *Spinarichthys dispersus* (Fritsch, 1895)
22. *Wendyichthys dicksoni* Lund & Poplin, 1997
23. *Westollia crassus* (Pohlig, 1892)

APPENDICE 2

Liste des caractères utilisés dans l'analyse phylogénétique.

1. Forme du corps
fusiforme ou allongé (0) ; avec le dos élevé et le ventre plat (1) ; arrondi (2) ; anguleux (3).
2. Bouche
subterminale (0) ; terminale (1).
3. Museau
arrondi (0) ; pointu (1).
4. Position des prémaxillaires
absents (0) ; jointifs sur la ligne médiane (1).
5. Condition du prémaxillaire
absent (0) ; suturé aux os adjacents (1) ; libre (2) ; fusionné aux os adjacents (3).
6. Rostral
absent (0) ; individualisé (1) ; fusionné au postrostral (2) ; fusionné au prémaxillaire et au postrostral (3).
7. Nombre de postrostraux
aucun (0) ; plusieurs médians (1) ; un seul médian (2).
8. Antorbitaire
absent (0) ; différencié (1) ; fusionné aux os adjacents (2) ; fusionné au seul prémaxillaire (3).
9. Forme de l'antorbitaire
rhombique (0) ; en forme de L inversé (1).
10. Nombre de nasaux
plusieurs en série longitudinale (0) ; nasal unique (1).
11. Ornementation du nasal
comme le reste du toit crânien (0) ; fortes rides (1).
12. Contact dermosphénotique-nasal
absent (0) ; présent (1).
13. Adnasal
présent (0) ; absent (1).
14. Dimensions relatives du frontal et du pariétal
approximativement de même longueur (0) ; pariétal plus petit (1) ; pariétal plus grand (2).
15. Os spiraculaire
absent (0) ; présent (1).
16. Commissure supratemporale
continue sur le plan médian (0) ; discontinue (1).
17. Nombre d'extrascapulaires portant la commissure
une paire (0) ; deux paires (1) ; trois os (2).
18. Nombre de rangées d'extrascapulaires
aucun (0) ; une (1) ; deux (2).
19. Forme du dermosphénotique
simple (0) ; triradié (1) ; en forme de L renversé (2).
20. Nombre de supraorbitaux
aucun (0) ; en une série (1) ; os unique fusionné au dermosphénotique (2).
21. Nombre de sousorbitaux
aucun (0) ; une rangée de deux à cinq grands os (1) ; une mosaïque d'os (2).
22. Relation des sousorbitaux
absents (0) ; suturés ou se recouvrant l'un l'autre (1) ; libres avec des lacunes (2).
23. Épaisseur des sousorbitaux
absents (0) ; épais (1) ; minces sans ganoïne (2).
24. Position des sousorbitaux
non insérés entre maxillaire et infraorbitaux (0) ; insérés (1).
25. Taille de l'infraorbitaire postéro-inférieur
petite (0) ; moyenne (1) ; grande (2) ; fusionné au maxillaire (3).

26. Dermohyal
absent (0) ; simple (1) ; série verticale d'ossicules (2).
27. Orbite
petite (0) ; grande (1).
28. Plaques sclérotiques
absentes (0) ; trois à quatre (1).
29. Plaque postérieure du maxillaire
absente (0) ; rectangulaire et de taille modérée (1) ; haute et arrondie (2) ; haute et triangulaire (3) ; basse (4).
30. Angle postéro-ventral du maxillaire
absent (0) ; non saillant (1) ; saillant (2).
31. Os à tubule dans le dentaire et le maxillaire
absent (0) ; présent (1).
32. Extension de la denture marginale
sur toute la longueur du dentaire et du maxillaire (0) ; restreinte à la région antérieure de la bouche (1).
33. Orientation des dents marginales
verticales (0) ; inclinées vers l'avant (1).
34. Tailles relatives de l'opercule et du sousopercule
opercule plus grand (0) ; subégaux (1) ; sousopercule plus grand (2).
35. Hauteur de la mandibule
basse (0) ; haute (1).
36. Orientation du suspensorium
penché (0) ; vertical (1).
37. Suture opercule/sousopercule
rectiligne (0) ; anguleuse (1).
38. Nombre de préopercules
deux os subégaux (0) ; un seul os (1) ; un grand os ventral et une mosaïque de petits os dorsaux (2).
39. Forme du préopercule
deux os polygonaux (0) ; un os haut et étroit (1) ; en forme de hache (2) ; en forme de hache allongée verticalement (3).
40. Hauteur du préopercule
atteint le toit crânien (0) ; ne l'atteint pas (1).
41. Antéopercule
absent (0) ; présent (1).
42. Canal jugal
absent (0) ; complet (1) ; réduit à la pit line horizontale (2).
43. Jonction des canaux supraorbitaire et infraorbitaire
pas de jonction (0) ; dans le dermoptérotique (1) ; dans le frontal (pariétal des sarcoptérygiens) (2) ; dans le pariétodermoptérotique (3).
44. Canal supraorbitaire dans le frontal
au centre de l'os (0) ; près du bord latéral (1).
45. Entrée du canal supraorbitaire dans le dermoptérotique
n'y entre pas (0) ; sous forme de pit line (1) ; sous forme de canal (2).
46. Extrémité postérieure du canal supraorbitaire
dans le pariétal (sans joindre le canal infraorbitaire) (0) ; joint le canal infraorbitaire (1).
47. Nombre des pit lines du pariétal
deux (0) ; trois (1).
48. Pit line verticale du préopercule
absente (0) ; courte (1) ; longue (2).
49. Pores sensoriels
petits et nombreux (0) ; grands et peu nombreux (1).
50. Nombre de rayons branchiostèges
aucun (0) ; un à trois (1) ; plus de trois (2).
51. Gulaire médiane
absente (0) ; présente (1).
52. Gulaire latérale
similaire aux rayons branchiostèges (0) ; large (1).
53. Présupracleithrum
absent (0) ; présent (1).
54. Forme du cleithrum
bas ovoïde (0) ; haut étroit (1) ; haut et long antéropostérieurement (2).
55. Rayons de la nageoire dorsale (« postérieure » d'*Holoptychius*) et de la nageoire anale
serrés (0) ; les rayons postérieurs espacés (1) ; tous espacés (2).
56. Position de la nageoire dorsale (« postérieure » d'*Holoptychius*) par rapport à la nageoire anale
antérieure (0) ; au-dessus (1) ; derrière (2).
57. Origines des nageoires dorsale (« postérieure » d'*Holoptychius*) et anale
à peu près sur la même rangée verticale d'écailles (0) ; sur des rangées nettement différentes (1).
58. Extensions de la nageoire dorsale (« postérieure » d'*Holoptychius*) et de la nageoire anale
courte insertion (0) ; petite extension postérieure (1) ; étendues jusqu'à proximité de la nageoire caudale (2) ; incorporées à cette dernière (3).
59. Base de la nageoire dorsale (« postérieure » d'*Holoptychius*)
sans spécialisations (0) ; avec un lobe écailleux (1) ; avec des écailles allongées (2) ; avec une plaque basale et un axe (3).
60. Lobe écailleux à la base de la nageoire pectorale
absent (0) ; présent (1).
61. Base de la nageoire anale
courte (0) ; allongée jusqu'à proximité de la nageoire caudale (1).
62. Axe caudal
hétérocerque (0) ; hémihétérocerque (1).
63. Nageoire caudale
fourchue et équilobée (0) ; fortement inéquilobée (1) ; arrondie (2) ; pointue (3).
64. Lépidotriches caudaux
serrés (0) ; espacés (1).
65. Articles des lépidotriches
hauts à sutures rectilignes (0) ; bas à sutures sigmoïdes (1).
66. Surface des écailles
ornementée (0) ; lisse (1).
67. Scutelles faîtières prédorsales
absentes (0) ; peu nombreuses (1) ; nombreuses (2) ; jusqu'à l'occiput (3).
68. Inversion des rangées d'écailles de la nageoire caudale
absente (0) ; progressive (1) ; abrupte (2).
69. Écailles des flancs
de même taille que les autres (0) ; très hautes (1) ; hautes et striées (2).
70. Taille des écailles ventro-latérales des flancs
identiques aux autres (0) ; très basses (1).
71. Petite écailles à la base des nageoires dorsales et anale
absentes (0) ; présentes (1).
72. Fulcres frangeants
absents (0) ; présents (1).

APPENDICE 3

Matrice de caractères utilisée pour l'analyse phylogénétique de 23 actinoptérygiens. Extra-groupe : *Holoptychius* (Porolepiformes du Dévonien). **?**, information non disponible ou impossibilité de coder.

	1 1234567890	**1111111112 1234567890**	**2222222223 1234567890**	**3333333334 1234567890**	**4444444445 1234567890**	**5555555556 1234567890**	**6666666667 1234567890**	**77 12**
Holoptychius	0101311?0	0012102001	0000000?00	0000010000	012001?002	01?2201031	0010000000	10
Aeduella blainvillei	0100?22??1	1101101002	2221201041	1000011231	0211110111	1000000001	0010111211	01
Bourbonnella fourrieri	210???????	??????????	?????0??40	???0010013?	0????1???11	???0000011?	1010111201	10
Bourbonnella guilloti	010???2??1	1101100002	?220201041	1001010131	0211110111	1001000001	0010011211	11
Bourbonnella sottyi	01????????	??????????	???0????40	1001010???	?????????1	1???000001	0010112100	11
Brookvalia gracilis	010?2??111	0111001200	1111211040	0002110120	1010210001	??11001000	0100001?11	?1
Canobius ramsayi	0101122101	0101000000	1110201022	0002110130	0200001201	?001101000	1010002111	01
Commentrya traquairi	010??12??1	01010??200	1111210142	0001100121	02????01?2	1101201000	1000001201	11
Decazella vetteri	010???22??1	1101101007	2220201041	1001010137	0211210171	1007000001	0010?1?2??	??
Haplolepis ovoidea	010????2??1	01000?1100	1110211040	0100110131	0200001112	1102021001	0011001211	01
Howqualepis rostridens	0000332071	0001000010	0000210112	0000001120	0200001102	1011001000	0000001100	01
Moythomasia nitida	0101322371	0000001010	1111110112	0000001120	0200000?02	1011001020	0010003200	10
Paramblypterus decorus	010???2111	01010?2220	2111220117	1000?10121	02????1??2	111?001001	1010011201	11
Platysella descusi	110???22?1	?1011??0?2	????2?00?1	1001107?3?	??1111???1	10?100010?	101001??00	0?
Platysella lallyi	210???22?1	11011??0?2	????2?0041	??01107?3?	??11110??1	10?100000?	1010111100	0?
Platysomus superbus	31100?20?1	0001001000	0000100?31	00?2010110	0000001??1	1001001200	1000000220	01
Polypterus bichir	0101310070	0001101000	1210311041	00000?01?0	0230010110	01?2021301	0121003000	00
Pteronisculus stensiöi	0001102101	0101011020	1111210112	0000000120	1200001002	1011001000	0000001200	01
Puertollanichthys ritchiei	01000?20?1	1001???0?0	????2?1032	???0010???	??11210??2	?0?1001000	0010111201	00
Semionotus kanabensis	0111100101	0001000001	1111101020	0110111110	0001000012	??01010000	0100013200	01
Spinarichthys dispersus	?10???????	??????????	?????01?30	1001111137	0????????11	10?1??????	??????1??00	??
Wendyichthys dicksoni	0000022111	0101011010	1221011112	0010000120	0200001101	1011001020	0000001201	01
Westollia crassus	010???????	??????????	????????40	100001????	?????????1	???1001???	0010?11?01	??

APPENDICE 4

Liste des synapomorphies non ambiguës des Aeduellidae aux nœuds de la Figure 4.

Nœud 4 : synapomorphies des Actinopteri
6. Rostral
(2) – fusionné au postrostral
10. Nombre de nasaux
(1) – nasal unique
51. Gulaire médiane
(1) – présente
52. Gulaire latérale
(0) – similaire aux rayons branchiostèges
54. Forme du cleithrum
(1) – haut étroit
68. Inversion de la caudale
(2) – abrupte

Nœud 5 : synapomorphies des Aeduellidae
4. Position des prémaxillaires
(0) – absents
11. Ornementation du nasal
(1) – fortes rides **(autapomorphie des Aeduellidae)**
44. Canal supraorbitaire dans le frontal
(1) – près du bord latéral
65. Articles des nageoires impaires
(1) – bas à sutures sigmoïdes **(autapomorphie des Aeduellidae)**
66. Surface des écailles
(1) – lisse

Nœud 8 : Aeduellidae sans *Puertollanichthys*
50. Nombre de rayons branchiostèges
(1) – un à trois

Nœud 10 : Aeduellidae sans *Puertollanichthys* et *Westollia*
57. Origine des nageoires dorsale et anale
(0) – à peu près sur la même rangée verticale d'écailles

Nœud 12 : *Bourbonnella guilloti*, *B. sottyi*, *Decazella*, *Platysella*, *Spinarichthys* et *Aedulla blainvillei*
34. Tailles relatives de l'opercule et du sousopercule
(1) – subégaux
72. Fulcres frangeants
(1) – présents

Nœud 17 : *Bourbonnella sottyi*, *Spinarichthys*, *Platysella*
68. Inversion des rangées d'écailles de la nageoire caudale
(1) – progressive
70. Taille des écailles ventro-latérales des flancs
(0) – identiques aux autres

Nœud 21 : Genre *Platysella*
27. Orbite
(0) – petite
61. Base de la nageoire anale
(1) – allongée jusqu'à proximité de la nageoire caudale

APPENDICE 5

Liste des synapomorphies supplémentaires des Aeduellidae avec l'option Fast optimization de Winclada (Fig. 4, nœud 5).

21. Nombre de sousorbitaux
(2) – une mosaïque d'os
23. Épaisseur des sousorbitaux
(2) – minces sans ganoïne
31. Os à tubule dans le dentaire et le maxillaire
(1) – présent
40. Hauteur du préopercule
(1) – n'atteint pas le toit crânien
43. Jonction des canaux supraorbitaire et infraorbitaire
(1) – dans le dermoptérotique
45. Entrée du canal supraorbitaire dans le dermoptérotique
(1) – sous forme de pit line