

Ostéologie et position systématique d'*Arrataielops vectensis* gen. nov., téléostéen élopiforme du Wealdien (Crétacé inférieur) d'Angleterre et de Belgique

Osteology and systematic position of *Arrataielops vectensis* gen. nov., elopiform teleost from the Wealden (Early Cretaceous) of England and Belgium

par Louis TAVERNE

Résumé

L'ostéologie d'*Arrataielops vectensis* gen. nov. du Wealdien (Crétacé inférieur) d'Angleterre et de Belgique est étudiée de façon détaillée. La comparaison avec *Pachytrissops laevis* du Purbeckien anglais et *Pachytrissops propterus* du Tithonien de Bavière montre que l'espèce wealdienne n'appartient pas au genre *Pachytrissops* comme on le pensait précédemment. Sa denture faite de plages denticulées, son rétroarticulaire soudé à l'angulaire et participant à la fossette d'articulation pour le carré, son articulaire autogène, l'ouverture postérieure du canal mandibulaire située sur la face interne de l'angulaire, son parasphénoïde denticulé mais dépourvu de processus basiptérygoïde, son très vaste supratemporal ainsi que sa grande fosse temporale couverte, située à la face arrière du neurocrâne et à laquelle participe l'exoccipital, sont autant de caractères qui, pris ensemble, situent *Arrataielops vectensis* parmi les Elopiformes. Certaines apomorphies crâniennes le rattachent aux Megalopidae. Des comparaisons avec les autres genres fossiles et actuels d'Elopiformes et notamment *Flindersichthys denmeadi* de l'Albien d'Australie sont faites. Elles attestent qu'*Arrataielops vectensis* représente bien un nouveau genre.

Mots-clés: *Arrataielops vectensis*, genre nouveau, Elopiformes, Crétacé inférieur, Angleterre, Belgique.

Abstract

The osteology of *Arrataielops vectensis* gen. nov. from the Wealden (Early Cretaceous) of England and Belgium is studied in detail. The comparison with *Pachytrissops laevis* from the English Purbeckian and *Pachytrissops propterus* from the Tithonian of Bavaria shows that the Wealden species does not belong to the genus *Pachytrissops* as previously thought. Its oral dentition with large bands of numerous very small teeth, its retroarticular fused with the angular and forming a part of the joint surface for the quadrate, its autogenous articular, the posterior opening for the mandibular sensory canal on the medial surface of the angular, its parasphenoid denticulated but devoid of basipterygoid process, its very large supratemporal, and its large, roofed and posteriorly placed temporal fossa in which the exoccipital is participating are all characters which, when joined together, situate *Arrataielops vectensis* within the Elopiformes. Some cranial apomorphies connect it more particularly with the Megalopidae. Comparisons with the other fossil and modern Elopiformes and especially with *Flindersichthys denmeadi* from the Albian of Australia are made. They attest that *Arrataielops vectensis* really belongs to a new genus.

Key-words: *Arrataielops vectensis*, new genus, Elopiformes, Early Cretaceous, England, Belgium.

Introduction

L'espèce *Oligopleurus vectensis* WOODWARD, 1890 a été créée pour un téléostéen dont quelques spécimens incom-

plets avaient été mis au jour en Angleterre, dans le Purbeckien du Dorset et le Wealdien de l'île de Wight (WOODWARD, 1890: 346-350).

Par la suite, TRAQUAIR (1911: 47) a décrit et rapporté à la même espèce un crâne découvert en Belgique, dans le Wealdien de Bernissart, aux côtés des célèbres iguanodons.

WOODWARD (1916-1919: 128-136) a montré plus tard que le matériel initialement attribué à *Oligopleurus vectensis* comportait deux espèces distinctes dont aucune n'appartenait au genre *Oligopleurus* THIOLLIÈRE, 1873 et qui nécessitaient la création pour elles d'un nouveau genre: *Pachytrissops* WOODWARD, 1919. Les spécimens purbeckiens furent rapportés à *Pachytrissops laevis* WOODWARD, 1919, l'espèce-type du nouveau genre. Quant à *Pachytrissops vectensis*, il se voyait désormais limité aux seuls exemplaires wealdiens.

Par après, NYBELIN (1964: 29-34) intégra une troisième espèce au genre: *Pachytrissops propterus* (WAGNER, 1863) du Tithonien de Bavière (Allemagne). NYBELIN (1964: 32-33) et ARRATIA (1997: 45) ont montré que *Pachytrissops furcatus* (EASTMAN, 1914) et *Pachytrissops macrolepidotus* VON WEITZEL, 1933 du Tithonien de Bavière étaient des synonymes juniors de *Pachytrissops propterus*.

Pachytrissops laevis et *Pachytrissops propterus* ont fait l'objet de révisions récentes (FOREY, 1973: 88-93; ARRATIA, 1997: 40-45) et le second auteur considère ces deux espèces comme d'éventuels Allothrissopidae. Par contre, *Pachytrissops vectensis* demeure à ce jour très mal connu et les rares exemplaires conservés n'ont pas été réétudiés depuis les travaux de WOODWARD (1890, 1916-1919) et de TRAQUAIR (1911).

Une préparation minutieuse du crâne de Bernissart et le réexamen des spécimens anglais m'ont néanmoins permis de compléter notablement les données ostéologiques relatives à cette espèce, d'en approfondir les relations phylogénétiques, de l'exclure du genre *Pachytrissops* et d'innover pour elle le nouveau genre *Arrataielops* (voir discussion ci-après). L'exposé de ces recherches fait l'objet du présent article qui clôt également ma révision des téléostéens de Bernissart (TAVERNE, 1981a, 1982).

Matériel et méthode

Le matériel étudié est déposé dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRSNB), Bruxelles, et du Natural History Museum (BMNH), Londres. Pour *Arrataielops vectensis*, les pièces IRSNB proviennent du Wealdien de Bernissart, Belgique, et les pièces BMNH du Wealdien d'Atherfield, dans l'île de Wight. L'unique exemplaire de *Flindersichthys denmaedi* provient de l'Albien de Stewart Creek, dans la Rolling Downs Formation, Queensland, Australie.

Arrataielops vectensis

IRSNB N° P. 1240 (les deux faces d'un grand fragment de colonne vertébrale).
 IRSNB N° P. 1241 (les deux faces d'un petit fragment de colonne vertébrale).
 IRSNB N° P. 1242 (une tête).
 BMNH N° P. 13095 (spécimen presque complet; seules la nageoire dorsale et la queue manquent).
 BMNH N° P. 42013 (holotype) (une tête).
 BMNH N° P. 42014 (un morceau de tête et quelques vertèbres).
 BMNH N° P. 14447 (un morceau de tête).
 BMNH N° P. 14448 (un morceau de tête et quelques vertèbres).
 BMNH N° P. 14450 (un morceau de tête).
 BMNH N° P. 50090 (un morceau de tête et quelques vertèbres).

Flindersichthys denmaedi

BMNH N° P. 59694 (une tête).

Le matériel a été étudié au moyen de stéréomicroscopes Wild M5 et M10 ou à l'œil nu pour les pièces les plus grandes. Les dessins ont été réalisés par l'auteur à la chambre claire.

Etude anatomique et systématique

Division **TELEOSTEI**
 Super-ordre **ELOPOMORPHA**
 Ordre **ELOPIFORMES**
 Famille **Megalopidae**
 Genre *Arrataielops* gen. nov.

DIAGNOSE

Grand mégalopidé atteignant le mètre de longueur. Petit mésethmoïde complètement ossifié et pourvu d'une paire de processus latéraux. Ethmoïde latéral minuscule et très étroit en arrière de la fosse olfactive. Cavité olfactive ronde, entièrement délimitée par le processus latéral du mésethmoïde et l'ethmoïde latéral. Canal supraorbitaire ouvert sur la partie antérieure du frontal. Sommet du canal infraorbitaire sur le frontal. Pariétaux contigus et plus longs que larges. Supraoccipital à forte crête médiane et descendant entre les deux exoccipitaux jusqu'au *foramen magnum*. Pas de ligne de fossettes sensorielles (pit-line) sur le pariétal et le ptérotique. Orbitosphénoïde petit. Sphénotique très développé. *Dilatator fossa* allongée, très peu profonde, creusée à la limite du frontal, du sphénotique et du ptérotique et percée par une petite fenêtre en son fond. Petit prémaxillaire plus haut dans

la région symphysaire qu'à l'arrière mais dépourvu de véritable processus ascendant et articulé par son sommet symphysaire dans une fossette du bord antérieur du més-ethmoïde. Maxillaire allongé. Deux supramaxillaires situés au-dessus des deux tiers postérieurs du maxillaire. Mandibule très développée, prognathe, haute dans la région coronoïde mais sans qu'un véritable processus coronoïde ne se détache du bord oral. Palatin massif, édenté et dépourvu de dermopalatin indépendant. Trois infraorbitaires postérieurs et dermosphénotique vastes. Troisième infraorbitaire plus haut que large. Supraorbitaire petit, étroit et attenant au dermosphénotique. Préoperculaire à branche dorsale longue et étroite et branche ventrale plus courte mais beaucoup plus large et formant un renflement postéro-ventral. Nageoires pectorales longues et débutant par une petite épine impaire. Nageoires pelviennes en position abdominale et plus proches du début de la nageoire anale que de celui des nageoires pectorales. Squelette axial comprenant au moins 70 vertèbres dont 36 abdominales. Première vertèbre plus étroite que les autres. Vertèbres abdominales plus étroites que les vertèbres caudales. Face latérale des vertèbres ornée de fines crêtes horizontales serrées les unes contre les autres. Arcs neuraux et hémaux autogènes dans la région abdominale et soudés au corps vertébral dans la région caudale. Arc hémal sous forme d'hémapophyses globuleuses dans la région abdominale. Grandes écailles cycloïdes ornées de *circuli* concentriques, de lignes de croissance, de granulations, dépourvues de *radii* et à bord postérieur légèrement festonné.

ESPÈCE-TYPE

Arrataielops vectensis (WOODWARD, 1890).

DERIVATIO NOMINIS

Le nom générique est dédié à Gloria ARRATIA de l'Institut für Paläontologie und Museum für Naturkunde de la Humboldt-Universität de Berlin, en hommage à ses travaux qui ont considérablement amélioré la connaissance des téléostéens jurassiques et infracrétacés; le taxon générique *Elops* est ajouté au patronyme ARRATIA.

Espèce *Arrataielops vectensis* (WOODWARD, 1890)

DIAGNOSE

Voir celle du genre (genre monospécifique).

HOLOTYPE

BMNH N° P. 42013, une tête longue de 210 mm, à laquelle manque l'operculaire.

HORIZON ET LOCALITÉS

Wealdien de l'île de Wight (Angleterre) et de Bernissart (Belgique). Rappelons que le faciès wealdien d'Angleterre s'étend du Valanginien supérieur à l'Aptien inférieur, alors que celui de Bernissart est souvent considéré comme plus ancien et correspondant au Berriasien supérieur ou au Valanginien (voir par exemple PATTERSON,

1993a: fig. 1). Deux raisons peuvent être invoquées, selon moi, pour justifier un tel âge pour le faciès wealdien de Bernissart. Il y a d'abord l'absence complète d'Angiospermes, plantes bien représentées dans les gisements européens dès le Barrémien (voir par exemple SANZ *et al.*, 1988). Il y a ensuite la nette dominance en nombre d'espèces des "holostéens" par rapport aux téléostéens, alors que les nombres d'espèces des deux groupes s'équilibrent dans les ichthyofaunes dès l'Aptien inférieur (voir par exemple TAVERNE, 1981b).

CITATIONS ANTÉRIEURES

Oligopleurus vectensis, sp. nov. (*partim*), in: WOODWARD, 1890: 346, pl. XXVIII, fig. 1.

Oligopleurus vectensis, A. S. Woodward (*partim*), in: WOODWARD, 1895: 493.

Oligopleurus vectensis, A. S. Woodward, 1890, in: TRAQUAIR, 1911: 47, pl. X.

Pachythrissops vectensis, A. S. Woodward, in: WOODWARD, 1916-1919: 133, fig. 40, pl. XXIV, fig. 6, 7, pl. XXV, fig. 4, 5.

OSTÉOLOGIE

Crâne (Fig. 2 à 9)

La région ethmoïdienne est clairement visible sur l'exemplaire IRSNB N° P. 1242. Le complexe ethmoïdien est très petit par rapport à la taille de la tête puisque sa longueur ne représente que 23 % de la longueur du neurocrâne. En vue dorsale, le mésethmoïde montre la forme d'un signe "+" car il s'orne d'une paire de processus latéraux courts et larges. L'os est très épais et résulte vraisemblablement de la fusion d'un dermethmoïde (= rostral), de deux latéro-dermethmoïdes et d'un supraethmoïde. Tout à l'avant, le mésethmoïde se creuse de deux petites fossettes articulaires destinées à recevoir les sommets symphysaires des deux prémaxillaires. Le

bord antérieur de chaque processus latéral porte une fossette articulaire pour le palatin. Il n'y a pas trace de commissure sensorielle ethmoïdienne à la surface du mésethmoïde. Les ethmoïdes latéraux sont minuscules et touchent au mésethmoïde. Le bord postérieur du processus latéral mésethmoïdien et la face antérieure contiguë de l'ethmoïde latéral se creusent d'une profonde dépression arrondie qui loge la petite fosse olfactive. Les nasaux ne sont pas conservés. Le spécimen IRSNB N° 1242 laisse voir l'extrémité postérieure du vomer accolée au parasphénoïde. L'extrémité antérieure du vomer n'est pas connue; elle était probablement denticulée et soudée à l'hypoethmoïde, comme chez les Elopiformes (FOREY, 1973: fig. 5, 22, 30; TAVERNE, 1974: fig. 4, 9).

L'essentiel du toit crânien est formé par une paire de vastes frontaux qui s'étendent vers l'arrière au-delà du niveau des sphénotiques. L'holotype BMNH N° P. 42013 et l'exemplaire BMNH N° P. 13095 montrent que les frontaux sont de forme triangulaire et qu'ils s'élargissent de façon régulière d'avant vers l'arrière. Le crâne IRSNB N° P. 1242 donne, au contraire, l'impression que les largeurs orbitaire et postorbitaire des frontaux sont quasi identiques suite à l'écrasement latéral que la tête a subi. Le canal sensoriel supraorbitaire traverse le frontal sur toute sa longueur, y déterminant un renflement allongé. Dans la moitié antérieure du frontal, le canal s'ouvre par un pore de grande dimension. Plus en avant, le canal se prolongeait vraisemblablement sur le nasal. Sur le frontal droit de l'exemplaire IRSNB N° P. 1242, on observe, au niveau du sphénotique, un canalicule latéral qui quitte le canal principal et qui marque sans doute le raccord avec le canal infraorbitaire provenant du dermosphénotique. Le crâne est médio-pariétal avec des pariétaux bien développés et un peu plus longs que larges. Il n'y a pas trace de lignes de fossettes sensorielles (pitlines) sur les pariétaux. Une dépression peu profonde s'allonge au milieu du toit crânien entre les deux frontaux

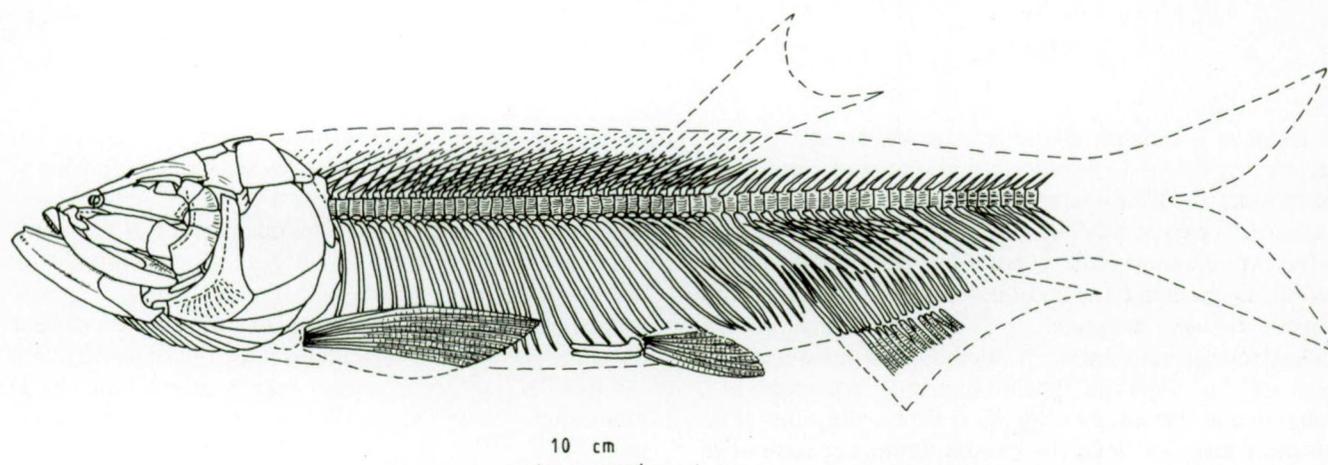


Fig. 1 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstitution générale d'après le spécimen B.M.N.H. N° P. 13095. Le crâne est dessiné d'après la figure 2. La position de la nageoire dorsale et les proportions de la queue sont supposées.

Fig. 1 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). General reconstruction based on the specimen B.M.N.H. N° P. 13095. The skull is redrawn from figure 2. The position of the dorsal fin and the proportions of the tail are conjectural.

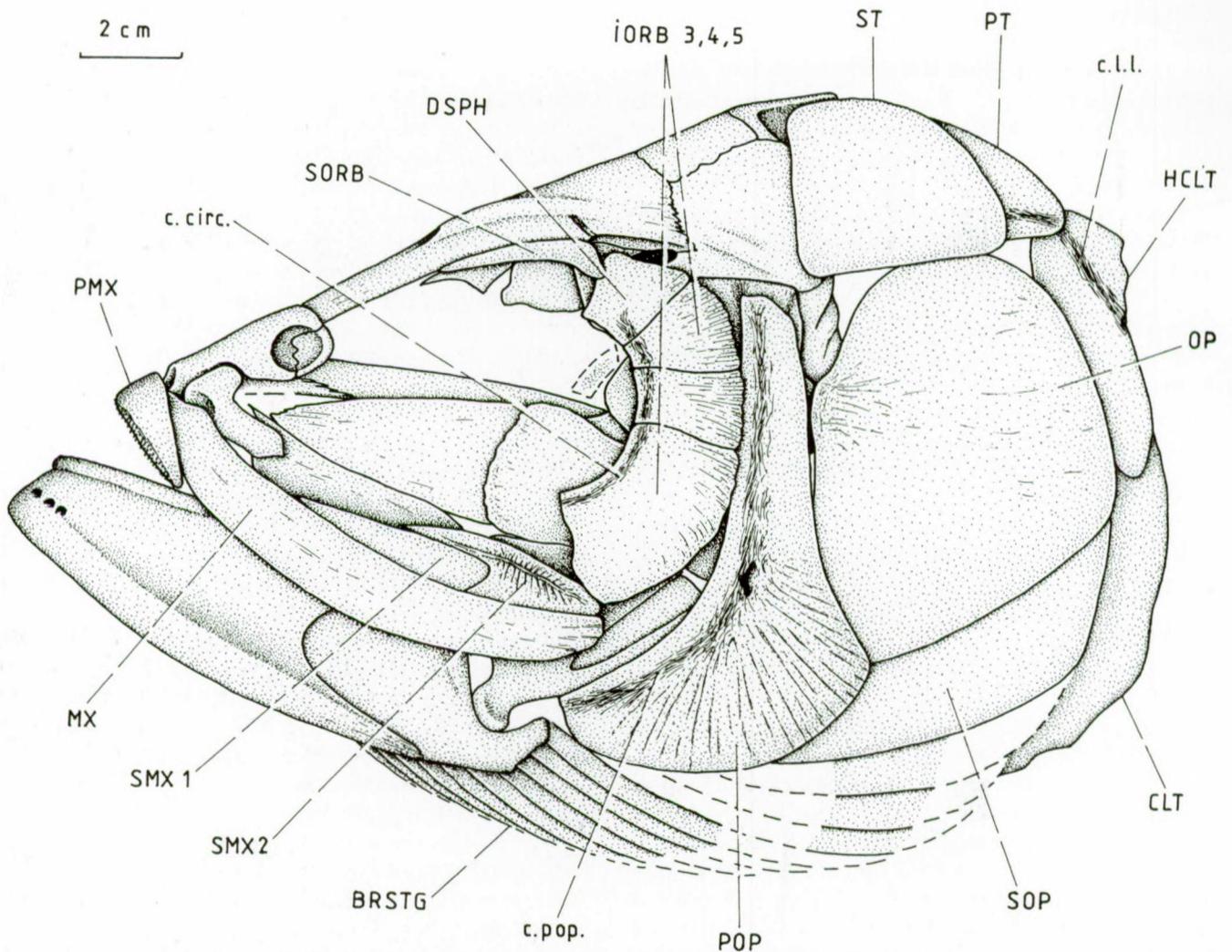


Fig. 2 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale gauche d'après l'holotype B.M.N.H. N° P. 42013 et les exemplaires I.R.S.N.B. N° P. 1242 et B.M.N.H. N° P. 13095, P. 14447 et P. 14450.

Fig. 2 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstruction of the skull and pectoral girdle in left lateral view, based on the holotype B.M.N.H. N° P. 42013 and the specimens I.R.S.N.B. N° P. 1242 and B.M.N.H. N° P. 13095, P. 14447 and P. 14450.

et les deux pariétaux; elle se marque davantage juste en arrière de l'orbite. Le supraoccipital est grand, orné d'une vaste crête médiane qui redescend sur la face arrière du crâne. L'holotype BMNH N° P. 42013 montre que la crête du supraoccipital se prolonge ventralement entre les deux exoccipitaux qu'elle sépare et qu'elle atteint ainsi le *foramen magnum*.

Latéro-postérieurement et de chaque côté, le toit crânien est formé par le sphénotique et le ptérotique. Le sphénotique est très développé et forme un pilier post-orbitaire large et élevé. Le ptérotique lui fait suite et sa partie dermique (= dermoptérotique) se développe en une vaste aile osseuse qui remonte jusqu'au pariétal et au supraoccipital et couvre latéralement la fosse temporale. On observe un faible bourrelet latéral à la base du ptérotique chez certains spécimens; il marque probablement le

passage du canal sensoriel postorbitaire (= otique). On n'observe pas de ligne de fossettes sensorielles (pit-lines) sur le ptérotique. L'exemplaire IRSNB N° P. 1242 exhibe, à la limite du frontal, du sphénotique et du ptérotique une *dilatator fossa* allongée mais peu profonde, au milieu de laquelle existe une fenêtrure osseuse étroite, longue et à bordure régulière qui s'ouvre sur l'intérieur du crâne. La fossette articulaire pour l'hyomandibulaire est très longue et se creuse sur le sphénotique et le ptérotique. Vers l'arrière, elle est limitée par l'exoccipital.

L'orbitosphénoïde et le pleurosphénoïde sont bien conservés sur le spécimen IRSNB N° P. 1242. L'orbitosphénoïde est petit, accolé au frontal et très largement séparé de la région ethmoïdienne. Le pleurosphénoïde, situé en arrière de l'orbitosphénoïde, est un peu plus

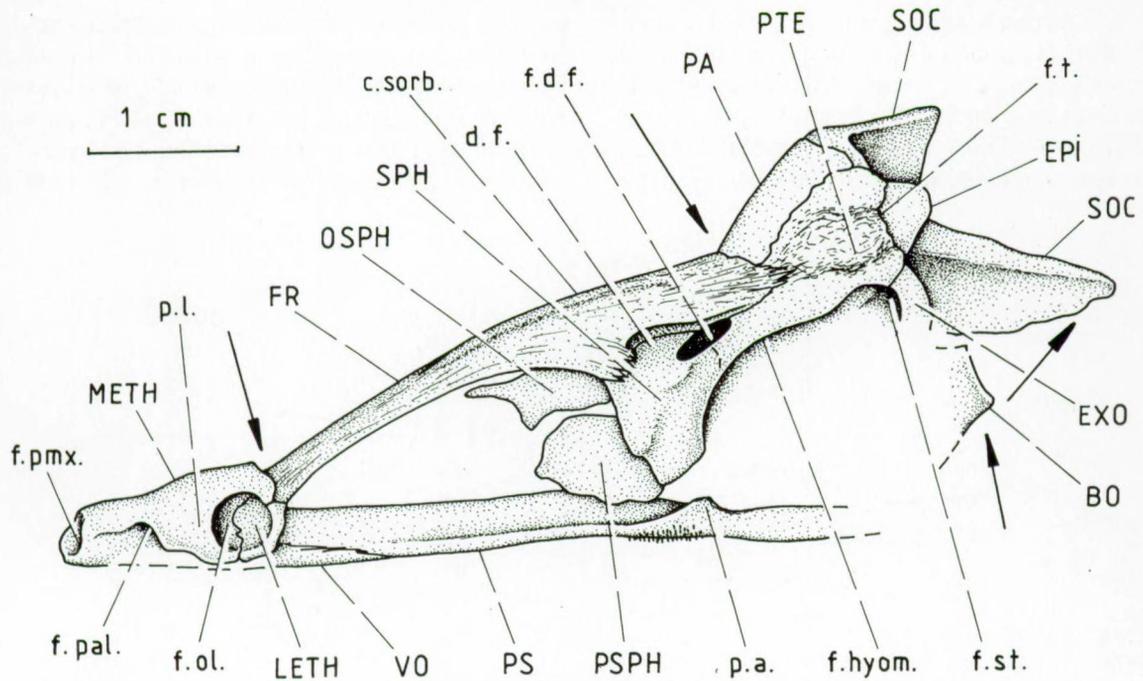


Fig. 3 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Le neurocrâne de l'exemplaire I.R.S.N.B. N° P. 1242 en vue latérale gauche. Les flèches indiquent les régions où le crâne a été écrasé et déformé par la fossilisation. La paroi latérale du pterotique est effondrée dans la fosse temporale. La partie ventrale du supraoccipital est brisée et redressée presque horizontalement.

Fig. 3 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). The neurocranium of the specimen I.R.S.N.B. N° P. 1242 in left lateral view. The arrows point to the regions where the skull was crushed and distorted by fossilization. The lateral wall of the pterotic is broken up in the temporal fossa. The ventral part of the supraoccipital is broken and almost horizontally erected.

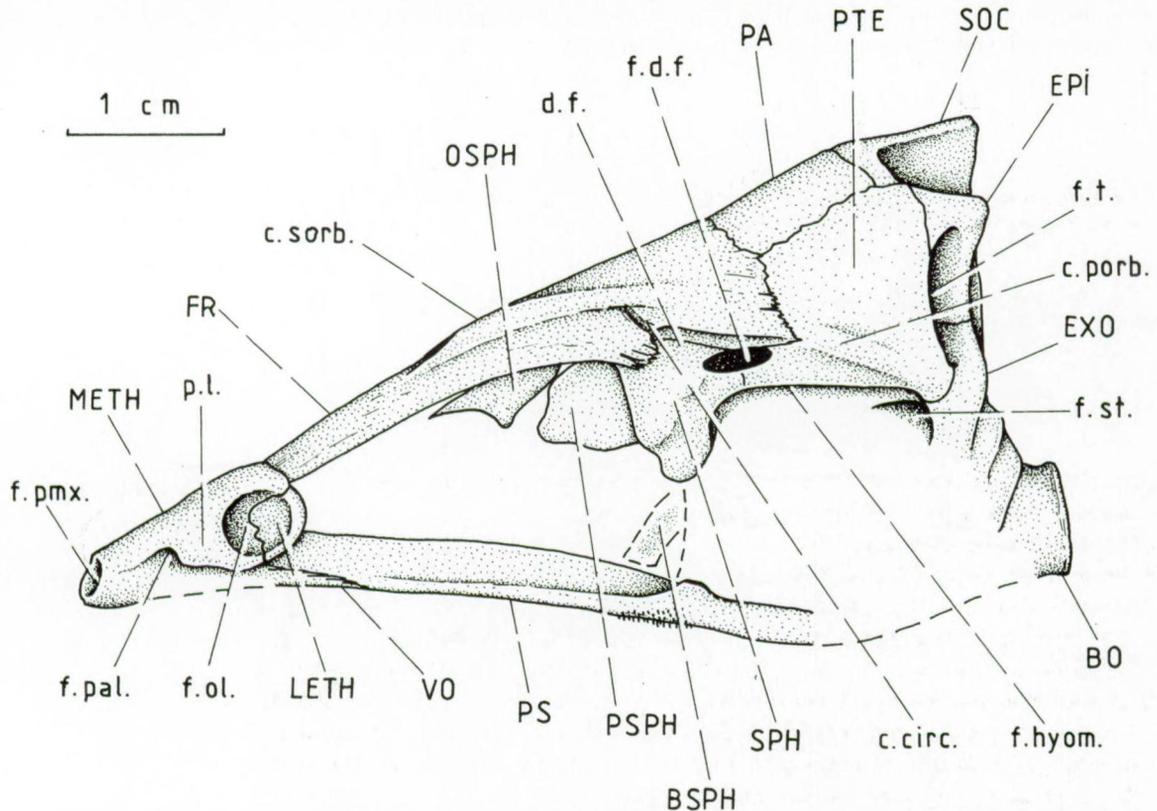


Fig. 4 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstitution du neurocrâne en vue latérale gauche d'après l'holotype B.M.N.H. N° P. 42013 et les exemplaires I.R.S.N.B. N° P. 1242 et B.M.N.H. N° P. 13095.

Fig. 4 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstruction of the neurocranium in left lateral view based on the holotype B.M.N.H. N° P. 42013 and the specimens I.R.S.N.B. N° P. 1242 and B.M.N.H. N° P. 13095.

développé. L'écrasement crânien vertical que cet exemplaire a subi dans la région du sphénotique, a rabaisé le pleurosphénoïde jusqu'à le mettre en contact avec le parasphénoïde et masquer ainsi le basisphénoïde. L'holotype BMNH N° P. 42013 et le spécimen BMNH N° P. 13095 montrent, toutefois, que la fenêtre interorbitaire

séparant les orbitosphénoïde et pleurosphénoïde du parasphénoïde, est vaste. Des petits débris osseux parfois visibles au-dessus du parasphénoïde dans la région post-orbitaire sont les seuls restes qui subsistent du basisphénoïde dont la forme ne peut être précisée. Une très grande partie du parasphénoïde s'observe sur l'exemplaire

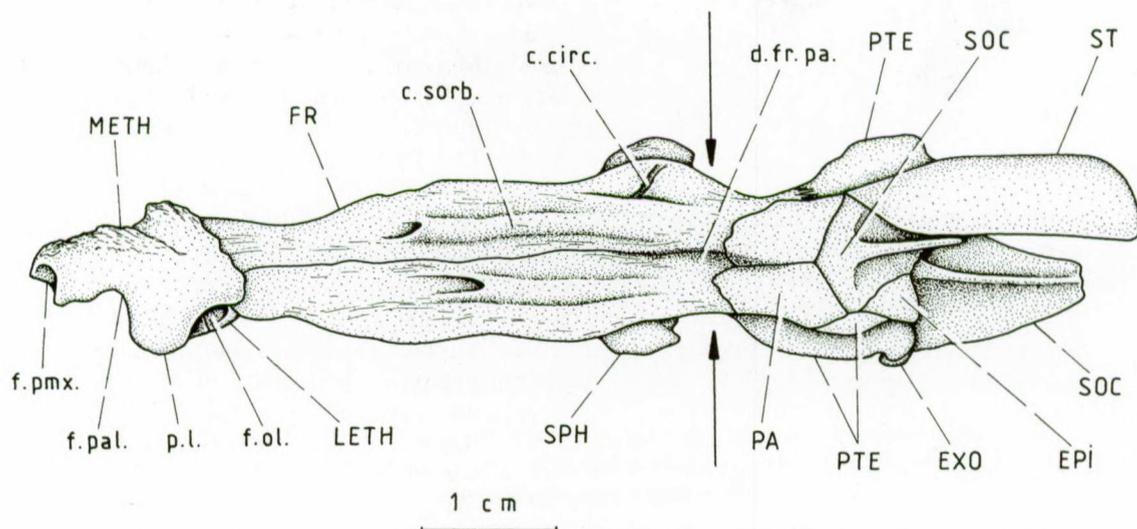


Fig. 5 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Le neurocrâne de l'exemplaire I.R.S.N.B. N° P. 1242 en vue dorsale. Les deux flèches symbolisent la forte compression latérale subie par le crâne durant la fossilisation.

Fig. 5 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). The neurocranium of the specimen I.R.S.N.B. N° P. 1242 in dorsal view. The two arrows symbolize the strong lateral compression supported by the skull during fossilization.

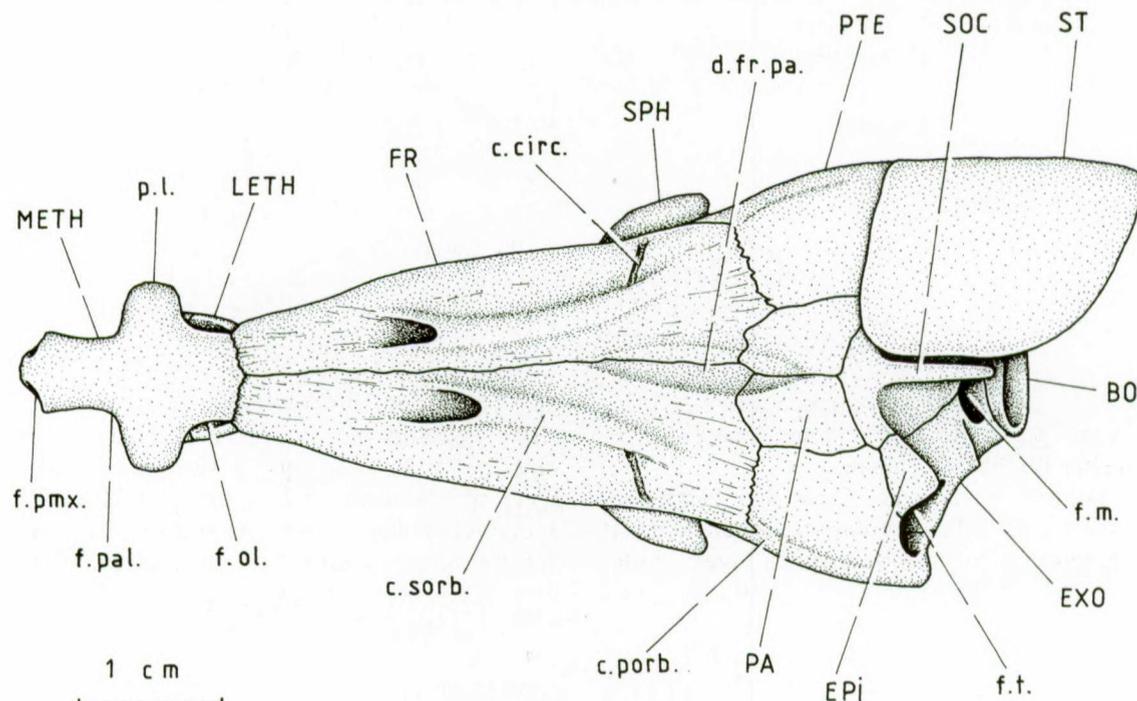


Fig. 6 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstitution du neurocrâne en vue dorsale d'après l'holotype B.M.N.H. N° P. 42013 et les exemplaires I.R.S.N.B. N° P. 1242 et B.M.N.H. N° P. 13095.

Fig. 6 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstruction of the neurocranium in dorsal view based on the holotype B.M.N.H. N° P. 42013 and the specimens I.R.S.N.B. N° P. 1242 and B.M.N.H. N° P. 13095.

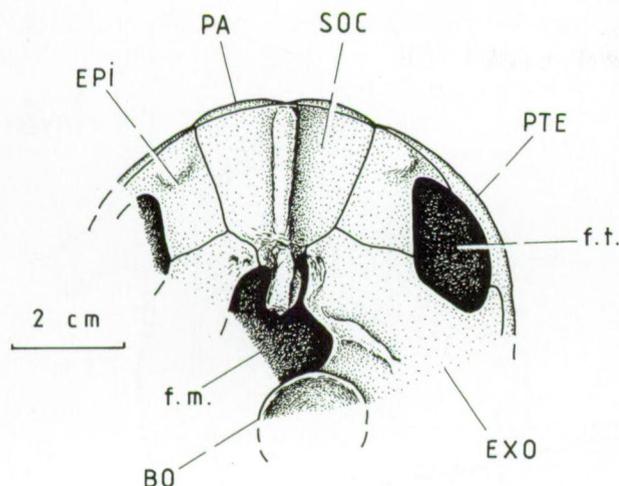


Fig. 7 – *Arratiaeops vectensis* (WOODWARD, 1890). Le neurocrâne de l'holotype B.M.N.H. N° P. 42013 en vue postérieure.

Fig. 7 – *Arratiaeops vectensis* (WOODWARD, 1890). The neurocranium of the holotype B.M.N.H. N° P. 42013 in posterior view.

IRSNB N° P. 1240. C'est un os épais, allongé, à section triangulaire dans la région orbitaire, dépourvu de toute trace de processus basiptérygoïde mais qui possède, au niveau du processus ascendant, une petite plage de denticules. Le prootique et l'intercalaire ne sont pas connus.

C'est l'holotype BMNH N° P. 42013 qui montre le mieux la face postérieure du neurocrâne. On y voit, de part et d'autre du supraoccipital, les deux épitotiques qui forment chacun une sorte de gros ergot latéro-postérieur. Les vastes exoccipitaux ne sont que partiellement visibles. Ils bordent latéralement le *foramen magnum*. C'est le basioccipital qui forme entièrement la face articulaire pour l'attache de la première vertèbre. A part sa région condyloïde, rien d'autre du basioccipital n'est préservé. Les fosses temporales (= posttemporales) sont vastes, plus hautes que larges, situées entièrement sur la face arrière du crâne et bordées par le ptérotique, l'épilotique et l'exoccipital. L'exemplaire IRSNB N° P. 1242 montre, sous la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire, la partie supérieure d'une fosse subtemporale délimitée postérieurement par l'exoccipital mais masquée en grande partie par l'hyomandibulaire.

Le supratemporal est énorme. C'est une vaste aile osseuse qui couvre partiellement l'arrière du crâne ainsi que le posttemporal et qui s'étire jusqu'au niveau de la crête médiane du supraoccipital, rejoignant ainsi son homologue de l'autre côté du crâne.

Les os de la série palato-carrée sont tous bien développés. c'est le spécimen IRSNB N° P. 1242 qui montre de la manière la plus complète. Le palatin est un petit os en forme de grosse baguette osseuse mais dont l'extrémité antérieure se renfle en un fort processus dorsal qui s'articule dans la fossette correspondante de la face antérieure du processus latéral du mésethmoïde. Ventra-

lement, la région antérieure du palatin se creuse d'une fossette articulaire pour le maxillaire. Le palatin est édenté et paraît donc réduit à son composant d'origine endochondrale, l'autopalatin, puisque le dermopalatin denté et l'autopalatin sont deux os distincts chez les élopiformes (FOREY, 1973: 18, 52; TAVERNE, 1974: fig. 17). L'entoptérygoïde est une vaste aile osseuse, pointue antérieurement, très large postérieurement au niveau de la suture avec le métaptérygoïde. L'ectoptérygoïde est large également mais moins que l'entoptérygoïde. Son extrémité postérieure s'appuie contre le bord antérieur du carré. Vers l'avant, l'ectoptérygoïde dépasse de peu le niveau de l'entoptérygoïde et sert de soutien à l'extrémité postérieure du palatin. Sur l'holotype BMNH N° P. 42013, l'ectoptérygoïde paraît beaucoup plus étroit (WOODWARD, 1916-1919: fig. 40) mais c'est dû au fait que la pièce est vue en oblique et qu'une partie seulement émerge du substrat. Les faces orales de l'entoptérygoïde et de l'ectoptérygoïde ne sont visibles sur aucun exemplaire. On ignore donc si ces deux os étaient dentés ou non. Le métaptérygoïde est vaste, de forme subrectangulaire mais légèrement infléchi au milieu de son bord supérieur. Vers l'arrière, il longe l'hyomandibulaire et, ventralement, le bord dorsal du carré. Chez l'exemplaire IRSNB N° P. 1242, son bord dorsal entre également en contact avec l'hyomandibulaire mais cela est causé par l'écrasement vertical que le crâne a subi au niveau du sphénotique. Chez l'holotype BMNH N° P. 42013, qui n'a pas souffert d'un tel écrasement, on observe que le bord dorsal du métaptérygoïde demeure légèrement séparé de l'hyomandibulaire. Le carré affecte la forme d'un triangle équilatéral. Son coin antéro-ventral se renfle en un gros condyle articulaire pour la mandibule. De son bord ventro-postérieur émerge un processus quadrato-jugal bien marqué qui coince le symplectique et dont l'extrémité arrière ne dépasse pas le niveau du corps de l'os proprement dit.

C'est l'holotype BMNH N° P. 42013 qui montre la mâchoire supérieure la mieux conservée, quoique de grands fragments de celle-ci soient visibles aussi sur le spécimen BMNH N° P. 13095 et que le prémaxillaire gauche soit présent chez l'exemplaire IRSNB N° P. 1242. Cette mâchoire supérieure se compose dans chacune de ses moitiés d'un prémaxillaire, d'un maxillaire et de deux supramaxillaires. Le prémaxillaire est petit, étroit à l'arrière, nettement plus haut à l'avant, dans la région symphysaire, mais sans qu'un réel processus ascendant n'émerge du corps de l'os. Le sommet de cette région symphysaire élargie du prémaxillaire s'articule dans une fossette du bord antérieur du mésethmoïde. Une plage de denticules s'étire sur tout le bord oral du prémaxillaire et s'étend largement sur la face interne de l'os. Le maxillaire est très long, s'étend vers l'arrière jusque sur le carré et forme l'essentiel du bord de la mâchoire supérieure. A l'avant, il développe un petit processus antérieur qui passe derrière le prémaxillaire. Il présente également, à ce niveau, un petit renflement dorsal qui s'articule dans une fossette correspondante de la face ventrale du palatin. En arrière du prémaxillaire, le bord oral du maxillaire

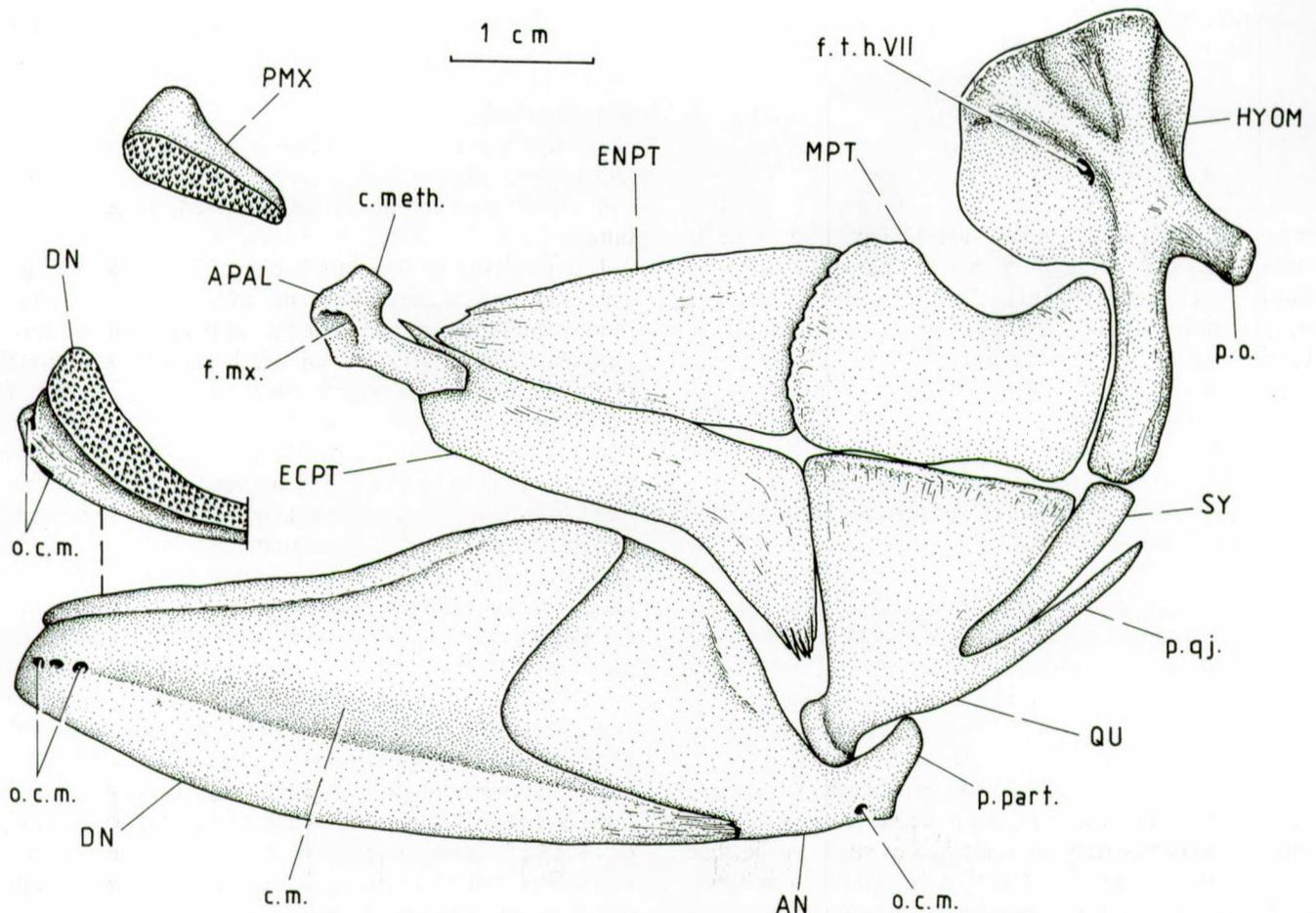


Fig. 8 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstitution du suspensorium gauche en vue latérale d'après l'exemplaire I.R.S.N.B. N° P. 1242, complété d'après l'holotype B.M.N.H. N° P. 42013 et les exemplaires B.M.N.H. N° P. 13095 et P. 14450. Le prémaxillaire est dessiné en vue légèrement oblique afin de voir sa plage denticulée orale. La région symphysaire du dentaire est représentée également en vue dorsale pour montrer sa plage denticulée orale.

Fig. 8 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstruction of the left suspensorium in lateral view based on the specimen I.R.S.N.B. N° P. 1242, completed by the holotype B.M.N.H. N° P. 42013 and the specimens B.M.N.H. N° P. 13095 and P. 14450. The premaxilla is drawn in a slightly oblique view to show its oral denticulated band. The symphyseal region of the dentary is also shown in dorsal view to exhibit its oral denticulated band.

porte une étroite plage de denticules. Cette plage s'étend sur la face interne de l'os et s'observe donc mal quand l'os présente sa face externe. Les deux supramaxillaires sont bien développés mais plutôt étroits. Ils s'étendent sur les deux tiers postérieurs de la longueur du maxillaire. Le second supramaxillaire s'étire antérieurement en une longue pointe qui surplombe le premier. La face externe du second supramaxillaire est divisée par une longue crête longitudinale que rejoignent de nombreuses petites crêtes obliques ou verticales.

La mandibule est visible sur l'holotype BMNH N° P. 42013, le spécimen BMNH N° P. 13095 et surtout l'exemplaire IRSNB N° P. 1242 qui a même permis d'en étudier la face interne. Cette mandibule est grande, à la fois longue et haute. Le bord oral s'élève de façon régulière vers la région coronoïde qui est haute mais il n'y a pas de vrai processus coronoïde démarqué du reste du

bord oral. L'articulation mandibulo-quadratique se situe juste en arrière de l'orbite, au niveau du sphénotique. L'extrémité symphysaire de la mandibule dépasse vers l'avant le niveau antérieur des prémaxillaires et du més-ethmoïde, déterminant ainsi une mâchoire inférieure très prognathe. La longueur du dentaire est à peu près double de celle de l'angulaire. Vers l'arrière, le dentaire se divise en deux branches, l'une dorsale, l'autre ventrale, qui encadrent l'angulaire. Le bord oral du dentaire porte une plage de denticules qui est orientée vers la face interne de l'os et se distingue donc mal lorsque le dentaire est observé en vue latérale. La plage denticulée est étroite vers l'arrière mais s'élargit dans la région symphysaire. Vers l'extérieur, cette plage détermine un bourrelet qui court tout au long du bord oral du dentaire. L'angulaire est presque aussi haut que le dentaire dans la région coronoïde mais se rétrécit très nettement dans la région de

l'articulation avec le carré et forme un gros processus remontant, juste en arrière de cette articulation. L'articulaire est indépendant de l'angulaire, renflé à l'arrière, étiré vers l'avant en une longue et fine tige osseuse. Il repose de toute sa longueur sur un gros bourrelet horizontal du bas de la face interne de l'angulaire. Le rétroarticulaire est fusionné avec l'angulaire. Ventralement, on observe cependant, sur la face interne de la mandibule, une petite fente horizontale qui marque la limite du rétroarticulaire et de l'angulaire et qui témoigne qu'à ce niveau, les deux os ne sont pas totalement soudés. La fossette articulaire pour le carré est formée, antérieurement, par l'articulaire, ventralement et latéralement, par l'angulaire et, postérieurement, par le rétroarticulaire. Un épaissement osseux de la paroi interne de l'angulaire vient buter contre l'articulaire, juste en avant de la fossette, et renforce donc l'ancrage de cet articulaire, rendant son déboîtement plus difficile. Cette structure augmente la solidité de la zone antérieure de la fossette d'articulation pour le carré chez un téléostéen où l'articulaire et l'angulaire ne sont pas soudés et où cette fossette est donc fonctionnellement plus fragile que chez les téléostéens plus évolués qui présentent la fusion de ces deux os (NELSON, 1973a). Le canal sensoriel mandibulaire traverse le dentaire et l'angulaire. Il reste fermé sur presque tout son trajet et détermine un gros bourrelet à la surface externe du dentaire. A l'avant de la mandibule, le canal s'ouvre par trois ou quatre pores situés sur la face externe du dentaire. Vers l'arrière, le canal s'ouvre sur la face interne de l'angulaire, juste derrière la fossette d'articulation pour le dentaire. Il n'y a pas d'ouverture postérieure du canal sur la face externe de l'angulaire. Je n'ai observé qu'une seule exception à ce caractère. Sur l'hé-

mi-mandibule droite du spécimen IRSNB N° 1242, une telle ouverture sur la face externe de l'angulaire existe; par contre, l'angulaire gauche de cet exemplaire n'offre pas d'ouverture du canal sur sa face externe mais le traditionnel pore sur la face interne. Un autre pore ouvre le canal sur la face interne de l'angulaire, plus en avant, juste sous la région postérieure renflée de l'articulaire.

L'antorbitaire et les deux premiers infraorbitaires ne sont pas conservés. L'holotype BMNH N° P. 42013 montre quelques fragments de vastes infraorbitaires postérieurs. Ces derniers os ainsi que le dermosphénotique sont intégralement conservés chez le spécimen BMNH N° P. 14447. Ce sont de grands os, ornements de rides horizontales ou obliques, qui atteignent le bord antérieur du préoperculaire mais ne le recouvrent pas. Le troisième infraorbitaire est le plus vaste de la série; il est nettement plus haut que large. Les quatrième et cinquième infraorbitaires sont bien développés quoique nettement plus petits; ils sont plus larges que hauts. Le dermosphénotique est vaste lui aussi et couvre le sphénotique. Le canal sensoriel infraorbitaire longe le bord antérieur des trois infraorbitaires postérieurs et du dermosphénotique. Le supraorbitaire est conservé sur la face droite de l'exemplaire IRSNB N° P. 1242. C'est un os étroit, un peu plus large à l'arrière qu'à l'avant, qui surplombe le sphénotique et s'étire le long du frontal dans la partie postérieure de l'orbite. Sa position montre qu'il était en contact avec le dermosphénotique mais pas avec l'antorbitaire qui devait se trouver tout à l'avant de l'orbite.

La série operculaire comporte le préoperculaire, l'operculaire, le sous-operculaire et les rayons branchios-tèges. L'interoperculaire demeure caché derrière le pré-

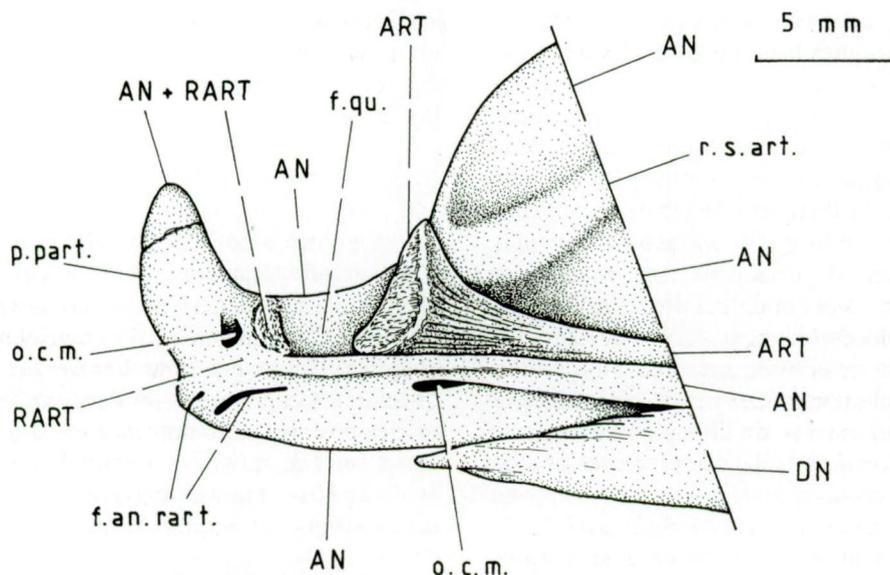


Fig. 9 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). La partie postérieure de la mandibule gauche de l'exemplaire I.R.S.N.B. N° P. 1242 en vue interne.

Fig. 9 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). The posterior part of the left mandible of the specimen I.R.S.N.B. N° P. 1242 in mesial view.

operculaire. L'operculaire est très développé, plus haut que large mais un peu plus large ventralement que dorsalement. Le bord dorsal de l'os est visible chez le spécimen BMNH N° P. 14447; il est arrondi et remonte nettement au-dessus du niveau de la fossette operculaire d'articulation pour le *processus opercularis* de l'hyomandibulaire. Le sous-operculaire est grand, nettement plus long que haut et présente une suture oblique et remontant vers l'arrière avec l'operculaire. Le préoperculaire possède une longue branche dorsale et une courte mais très large branche ventrale ornée de nombreuses rides plus ou moins verticales. La région ventro-postérieure du préoperculaire forme une zone arrondie qui s'étend un peu plus vers l'arrière que le niveau du bord postérieur de la branche dorsale de l'os. Le canal sensoriel préoperculaire suit le bord antérieur de l'os. Les rides de la surface représentent probablement autant de fins diverticules issus du canal principal. Des fragments de longs et larges rayons branchiostèges s'observent sur plusieurs exemplaires. Sur la face droite du spécimen IRSNB N° P. 1242, on compte neuf rayons branchiostèges assez minces qui émergent en dessous de la mandibule et du préoperculaire. Mais il y avait davantage de rayons car l'exemplaire BMNH N° P. 13095 montre encore des morceaux de rayons branchiostèges plus larges qui apparaissent en dessous du sous-operculaire. Le nombre total de ces rayons devait atteindre ou même dépasser la douzaine. Aucun exemplaire ne montre de plaque gulaire mais cette dernière demeure peut-être cachée sous les deux héli-mandibules.

Squelette hyoïdeobranchial (Fig. 8)

L'hyomandibulaire est grand, large dorsalement et se prolonge par une épaisse tige osseuse ventrale qui s'allonge entre le métaptérygoïde et le préoperculaire, rejoignant le symplectique. Le bord supérieur de l'os se divise en deux gros condyles qui restent unis l'un à l'autre par une petite étendue d'os plus mince. Les deux condyles s'articulent dans une longue et profonde fossette articulaire qui court depuis le sphénotique jusqu'au niveau de la suture entre le ptérotique et l'exoccipital. Le condyle antérieur se loge dans la fossette à la limite du sphénotique et du ptérotique, tandis que le second s'insère près de la limite postérieure du ptérotique. Antéro-ventralement par rapport au premier condyle, l'os développe une aile osseuse qui surplombe le métaptérygoïde. Le *processus opercularis* est très développé, à la fois long et épais, orienté non pas horizontalement mais obliquement vers le bas. Sur la face externe de l'hyomandibulaire, le foramen du *truncus hyoïdeomandibularis* du nerf facial (VII) se situe dans la partie dorsale élargie de l'os, juste en dessous du pilier osseux du condyle antérieur.

Le symplectique est une grosse barre osseuse qui prolonge ventralement l'hyomandibulaire et s'insère entre le carré et son processus quadrato-jugal.

L'exemplaire BMNH N° P. 13095 montre une partie de la barre hyoïdienne. Celle-ci est très large, avec un long cératohyal antérieur et un cératohyal postérieur plus court

et sur lequel s'attachent les plus gros rayons branchiostèges.

L'holotype BMNH N° P. 42013 laisse voir des petits fragments de cératobranchiaux ou d'épibranchiaux ainsi que quelques unes des branchiospines du premier arc branchial. Ces branchiospines sont épaisses, très longues et serrées les unes contre les autres. Rien d'autre n'est connu du squelette branchial.

Ceintures (Fig. 1, 2)

La ceinture scapulaire est partiellement visible sur les spécimens BMNH N° P. 13095 et 14450. Le posttemporal est grand, triangulaire et porte le début du canal sensoriel de la ligne latérale tout au long de son bord ventral. L'hypercleithrum est large et très haut. Sa moitié supérieure est traversée par le canal sensoriel de la ligne latérale qui y prend une orientation verticale. Le cleithrum est volumineux, très épais, surtout ventralement, et sa branche dorsale est un peu plus longue que sa branche ventrale. On ne voit pas de postcleithrum mais cette apparente absence est probablement due au fait que l'écaillure n'est conservée dans cette région sur aucun spécimen. La scapula, le coracoïde, le mésocoracoïde et les ptérygophores pectoraux ne sont pas connus. Les nageoires pectorales sont grandes, représentant une longueur d'environ quatorze vertèbres. Leur état de conservation ne permet pas de dénombrer le nombre de leurs rayons. Elles débutent par une petite épine impaire.

La ceinture pelvienne est bien développée et située en position abdominale. Les deux os pelviens ont la forme de gros bâtons osseux. L'origine des nageoires pelviennes se situe approximativement au niveau de la trente-et-unième vertèbre, soit plus près du début de la nageoire anale que de celui des nageoires pectorales. La longueur des nageoires pelviennes représente à peu près celle de neuf vertèbres. L'état de conservation ne permet pas le compte précis des rayons pelviens mais il en existe au moins une dizaine par nageoire. Les rayons sont précédés d'une petite épine impaire.

Nageoires impaires (Fig. 1)

Les nageoires dorsale et caudale ne sont pas conservées. Une partie de la nageoire anale est visible sur le spécimen BMNH N° P. 13095. On y voit dix-sept longs ptérygophores et une douzaine de rayons mais la nageoire complète comptait assurément davantage de pièces. Les deux premiers ptérygophores anaux s'intercalent entre les hémépines; les autres ptérygophores sont tout entiers situés en dessous des hémépines. L'origine de la nageoire anale se situe approximativement au niveau de la quarante-sixième ou de la quarante-septième vertèbre.

Squelette axial (Fig. 1, 10)

Aucun exemplaire ne montre le squelette axial complet. Sur le spécimen BMNH N° P. 13095, on dénombre soixante-et-une vertèbres dont trente-six abdominales,

en tenant compte que l'hypercleithrum masque une petite portion de l'axe vertébral représentant deux vertèbres. Les dernières vertèbres caudales ainsi que le complexe urophore ne sont conservés chez aucun exemplaire. Compte tenu de la position de la nageoire anale par rapport au squelette axial connu, on peut estimer que le nombre total des vertèbres devait se situer aux environs de soixante-dix. Ces vertèbres sont massives, plus hautes que longues et complètement ossifiées, ne laissant que très peu de place pour le canal chordal. Les vertèbres caudales sont cependant plus longues que les abdominales. La première vertèbre, clairement visible sur l'hotype BMNH N° P. 42013, est encore nettement plus étroite que les autres. Les faces latérales des vertèbres sont ornées de très fines crêtes horizontales serrées les unes contre les autres et comprises entre les bords antérieur et postérieur du corps vertébral qui forment une sorte de léger bourrelet vertical lisse. Le fond des gouttières qui séparent ces crêtes est piqué çà et là de petits trous. Au niveau des dernières vertèbres caudales, l'ornementation diffère légèrement puisqu'on remarque une crête horizontale médiane plus forte qui sépare deux légères dépressions, l'une dorsale, l'autre ventrale. Les

arcs neuraux et hémaux existent dès la première vertèbre; ils sont autogènes dans la région abdominale et s'articulent dans des fossettes des faces dorsale et ventrale des corps vertébraux, tandis qu'ils sont fusionnés aux corps vertébraux dans la région caudale. Les arcs neuraux se prolongent par des neurépines assez longues dans la région abdominale, plus courtes dans la région caudale. Dans la région abdominale, les arcs hémaux sont représentés par des paires d'hémapophyses courtes et globuleuses. Dans la région caudale, les arcs hémaux se referment sur eux-mêmes et se prolongent par de longues hémépines. Les côtes sont longues, épaisses, élargies à leur extrémité proximale là où elles se fixent sur les hémapophyses, légèrement arquées et descendent jusqu'au bas du *situs viscerum*. Il n'a pas été possible de déterminer quelle vertèbre porte la première paire de côtes. La dernière paire de côtes, portée par la dernière vertèbre abdominale, n'est que légèrement plus courte que les paires de côtes qui la précèdent. Dans la région abdominale, on observe des épineaux très longs, presque rectilignes et soudés aux arcs neuraux, ce qui est un caractère primitif (PATTERSON et JOHNSON, 1995). La région caudale est trop mal conservée pour qu'il soit

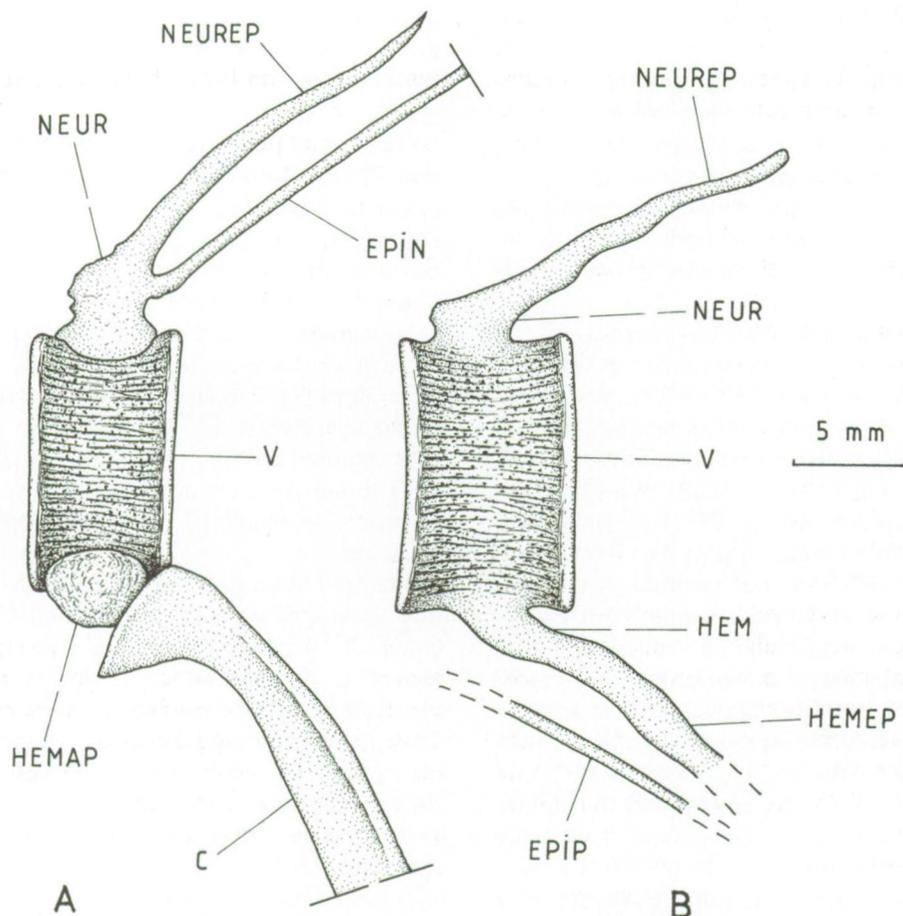


Fig. 10 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstitution d'une vertèbre abdominale (A) et caudale (B) en vue latérale d'après les exemplaires I.R.S.N.B. N° P. 1240, P. 1241 et B.M.N.H. N° P. 13095.

Fig. 10 – *Arratiaelops vectensis* (WOODWARD, 1890). Reconstruction of an abdominal (A) and a caudal (B) vertebra in lateral view based on the specimens I.R.S.N.B. N° P. 1240, P. 1241 and B.M.N.H. N° P. 13095.

possible de voir si des épineux existaient à ce niveau. Dans la région caudale du spécimen BMNH N° P. 13095, en arrière de la nageoire anale, on observe quelques fragments d'épipléuraux mêlés à des débris d'hémépines. Le caractère fragmentaire du matériel n'a pas permis d'observer les supraneux et l'éventuel arc neural prévertébral surplombant le basioccipital.

Ecaillage

Les écailles sont rares et mal conservées. Elles sont grandes, cycloïdes, arrondies et se recouvrent fortement les unes les autres. La surface est ornée de fins *circuli* à disposition concentrique, de lignes de croissance concentriques elles aussi et parfois de petites granulations. On remarque dans le champ postérieur quelques lignes horizontales qui aboutissent sur le bord arrière de l'écaille et qui lui donne un aspect légèrement festonné. Il ne paraît pas y avoir de *radii* dans le champ antérieur. WOODWARD (1916-1919, pl. XXIV, fig. 7) a illustré l'une de ces écailles.

Discussion

Arrataelops et *Pachythrissops*

Pachythrissops laevis et *Pachythrissops propterus* ont été maintes fois étudiés (WOODWARD, 1916-1919; NYBELIN, 1964; FOREY, 1973; PATTERSON & ROSEN, 1977; ARRATIA, 1997). Leurs complexes urophores sont aujourd'hui parfaitement connus mais leurs squelettes céphaliques demeurent beaucoup moins bien compris car les spécimens concernés sont rares et mal conservés au niveau de la tête.

La position systématique de *Pachythrissops* pose également problème puisqu'il a successivement été rattaché aux Leptolepidae (WOODWARD, 1916-1919), aux Megalopidae (NYBELIN, 1964; FOREY, 1973), aux Ichthyodectidae (BARDACK, 1965), laissé en position *incertae sedis* entre *Tharsis dubius* (BLAINVILLE, 1818) et les Ichthyodectiformes (PATTERSON & ROSEN, 1977) ou rangé avec doute dans les Allothrissopidae (ARRATIA, 1997). PATTERSON & ROSEN (1977: 149) ont néanmoins souligné que *Pachythrissops* ne pouvait pas appartenir aux Elopomorpha car il lui manquait l'une des autapomorphies majeures du super-ordre, à savoir les arcs neuraux préural I et ural I soudés et hypertrophiés en une vaste aile mi-ossuse mi-cartilagineuse (NYBELIN, 1971: fig. 1; PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 26, 27; SCHULTZE & ARRATIA, 1988: fig. 15-17, 22, 25, 26; entre autres exemples). Je considère pour ma part que le classement de ce genre dans les Allothrissopidae préconisé par ARRATIA (1997) est la meilleure solution proposée jusqu'ici, même si les arguments ostéologiques invoqués par cet auteur sont plutôt faibles.

Les squelettes caudaux de *Pachythrissops* et d'*Arrataelops* ne peuvent être comparés puisque celui du nouveau genre est inconnu. Les éléments crâniens, par

contre, permettent d'intéressantes observations. Ceux de *Pachythrissops* mentionnés ci-après proviennent des travaux de WOODWARD (1916-1919), NYBELIN (1964), FOREY (1973) et ARRATIA (1997).

Pachythrissops possède une mandibule dotée d'un fort processus coronoïde bien démarqué du bord oral du dentaire, deux petites fossettes d'insertion musculaire sur la face externe du dentaire devant le processus coronoïde (cf. NYBELIN, 1964: pl. VIII, fig. 1, 2), une seule rangée de dents sur le prémaxillaire et le dentaire, une commissure ethmoïdienne sur le mésethmoïde, des infraorbitaires postérieurs étroits, une ligne moyenne de fossettes sensorielles (middle pit-line) sur le pariétal, un préoperculaire où la branche ventrale est presque aussi longue que la dorsale et qui est dépourvu d'expansion postéro-ventrale ainsi qu'une fosse temporale (= posttemporale) étroite et située latéro-postérieurement et non pas franchement sur la face arrière du crâne. De plus, *Pachythrissops laevis* ne possède que 53 à 56 vertèbres (FOREY, 1973: 89) et *Pachythrissops propterus* 47 à 50 (ARRATIA, 1997: 40) ou 50 à 54 vertèbres (NYBELIN, 1964: 34).

Arrataelops se montre nettement différent pour tous ces caractères. Ce sont là assurément des différences d'ordre générique qui justifient amplement que l'espèce wealdienne soit retirée de *Pachythrissops* et placée dans un autre genre.

Arrataelops au sein des Teleostei

Le grand maxillaire qui borde la bouche, les deux supra-maxillaires, l'articulaire autogène, le rétroarticulaire (soudé à l'angulaire) qui participe à la fossette d'articulation pour le carré, l'ouverture postérieure du canal mandibulaire située sur la face interne de l'angulaire, l'énorme supratemporal, les épineux soudés aux arcs neuraux, la ceinture pelvienne en position abdominale, la nageoire anale dépourvue de fortes épines initiales ainsi que les écailles cycloïdes attestent qu'*Arrataelops vectensis* est un téléostéen primitif et qu'on peut exclure l'ensemble des Clupeocephala de sa parenté. Cela limite donc beaucoup le nombre des lignées téléostéennes auxquelles l'espèce wealdienne pourrait être rattachée.

Malgré l'absence de squelette caudal connu, quelques-unes des apomorphies de ce poisson permettent de le situer de façon assez précise au sein des téléostéens primitifs:

(1) la denture orale est constituée de plages denticulées. Chez les téléostéens archaïques, ce caractère se retrouve chez les Elopomorpha et plus particulièrement les Elopiformes (NYBELIN, 1982) ainsi que chez les Tselfatiiformes, un ordre de téléostéens marins du Crétacé, très spécialisés et très différents (TAVERNE, 1983; par exemple) d'*Arrataelops vectensis*.

(2) le rétroarticulaire est soudé à l'angulaire, tandis que l'articulaire demeure autogène. C'est l'une des apomorphies principales des Elopomorpha (NELSON, 1973a). Chez certains téléostéens primitifs, tels que *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830) du Jurassique in-

férieur de l'Europe et *Pachythrissops propterus*, on observe aussi une telle fusion à l'état adulte mais, là, l'articulaire se soude également aux deux autres os, réalisant un angulo-articulo-rétroarticulaire (PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 32B; ARRATIA, 1997: 41). Cette fusion de l'angulaire et du rétroarticulaire se réalise aussi chez les Gymnarchidae (TAVERNE, 1972: fig. 105; NELSON, 1973a: fig. 3E, F) et chez de grands spécimens d'Hiodontidae (RIDEWOOD, 1904b: pl. 25, fig. 18, 22; NELSON, 1973a: fig. 3C, D). Chez de petits exemplaires d'Hiodontidae, au contraire, le rétroarticulaire est autogène (TAVERNE, 1977: fig. 15), tandis que la fusion est encore incomplète chez des spécimens de taille moyenne (ARRATIA, 1997: fig. 85B). Toutefois, les Gymnarchidae et les Hiodontidae appartiennent aux Osteoglossomorpha, un super-ordre dont les apomorphies (TAVERNE, 1979, 1998; LI & WILSON, 1996) ne se retrouvent guère chez l'espèce wealdienne. Cette fusion existe également chez les Tselfatiiformes (NELSON, 1973b: fig. 2D, 5, 6B) mais, comme déjà dit, les poissons de cet ordre sont très différents d'*Arratiaelops vectensis*.

(3) les prémaxillaires sont articulés au mésethmoïde. C'est le cas chez les Elopiformes et plus particulièrement chez les Elopidae (ARRATIA, 1987: fig. 28A, B). Chez les autres téléostéens, une telle articulation n'existe pas ou demeure nettement moins prononcée.

(4) le parasphénoïde a perdu les processus basiptérygoïdes. La plupart des téléostéens primitifs possèdent une paire de processus basiptérygoïdes sur le parasphénoïde mais les Elopomorpha les ont perdus (FOREY, 1973; TAVERNE, 1974; par exemple).

(5) l'exoccipital participe à la formation du bord de la fosse temporale. Chez les Pholidophoriformes, la fosse temporale est petite, toute entière creusée dans le ptérotique, avec parfois une participation de l'épiotique (GRIFITH & PATTERSON, 1963: fig. 4; PATTERSON, 1975: fig. 55, 56, 70). Chez *Leptolepis coryphaenoides*, on trouve une fosse temporale plus grande dont l'ouverture est délimitée par le ptérotique et l'épiotique mais pas encore par l'exoccipital (RAYNER, 1937: fig. 8). Chez *Tharsis dubius* du Jurassique supérieur de l'Europe, l'exoccipital participe à la formation du bord de la fosse (PATTERSON, 1975: 313). Il en va de même chez la plupart des téléostéens primitifs. Cependant, au sein des Elopomorpha, les Albuliformes font exception. Ils ont encore gardé une fosse temporale primitive bordée uniquement par le ptérotique et l'épiotique, avec la participation de l'intercalaire (RIDEWOOD, 1904a: fig. 15B; FOREY, 1973: fig. 47, 56, 63, 76), alors que les Elopiformes incluent déjà l'exoccipital dans le bord de la fosse (RIDEWOOD, 1904a: fig. 8B, 12B; FOREY, 1973: fig. 2, 21, 31; TAVERNE, 1974: fig. 5).

(6) la branche ventrale de l'hyomandibulaire est longue et étroite. Ce trait se retrouve chez les Elopiformes (TAVERNE, 1974: fig. 18; NYBELIN, 1979: fig. 3), alors que l'aile antérieure de l'hyomandibulaire reste généralement accolée à une portion plus ou moins importante de cette branche ventrale chez les autres téléostéens.

(7) la nageoire pectorale débute par une petite épine

impaire. C'est le cas chez les Elopiformes et les Albuliformes (PATTERSON, 1964: 445; JESSEN, 1972: pl. 2, fig. 2; TAVERNE, 1974: fig. 24). Chez les autres téléostéens, cette épine est perdue ou soudée à l'une de deux branches du premier lépidotriche pectoral (JESSEN, 1972: pl. 2, fig. 4).

(8) les vertèbres sont plus hautes que longues et leurs faces latérales sont ornées de fines crêtes serrées les unes contre les autres. Ces caractères particuliers des vertèbres existent chez les Elopiformes (TAVERNE, 1974: fig. 30-33, 35, 37; par exemple) mais se retrouvent aussi chez divers téléostéens primitifs comme le chanidé *Aethalionopsis robustus* (TRAQUAIR, 1911), un autre poisson du Wealdien de Bernissart (TAVERNE, 1981a: fig. 5).

(9) les arcs neuraux et hémaux sont autogènes dans la région abdominale. C'est généralement le cas chez les Elopiformes (TAVERNE, 1974: fig. 30-34; par exemple), alors que ces arcs se soudent le plus souvent aux corps vertébraux correspondants chez les autres téléostéens.

(10) le bord postérieur des écailles est festonné. Ce caractère apparaît de façon plus ou moins marquée chez les Elopiformes (TAVERNE, 1974: fig. 38, 39; ARRATIA, 1997: fig. 97A) mais se retrouve également chez d'autres téléostéens (ARRATIA, 1997: fig. 97B, C).

Ces quelques traits anatomiques passés en revue et plus spécialement les caractères (1), (2), (3), (4), (6) et (7) conduisent à ranger *Arratiaelops vectensis* dans les Elopiformes.

Je n'ai pas évoqué ici les quatre caractères anatomiques par lesquels FOREY *et al.* (1996: fig. 2) définissent les Elopiformes car il s'agit de traits plésiomorphes qui se retrouvent chez beaucoup d'autres téléostéens primitifs fossiles. Je n'ai pas non plus pu utiliser les caractères génétiques présentés par ces auteurs puisqu'ils sont inaccessibles chez un fossile.

Arratiaelops au sein des Elopiformes

Les Elopiformes renferment deux familles toujours actuelles, les Elopidae et les Megalopidae, auxquelles on ajoute un certain nombre de formes fossiles laissées *incertae sedis*. Les Elopidae sont des poissons marins et dulcicoles, apparus au Jurassique supérieur (ARRATIA, 1996a, 1996b, 1997), de taille moyenne à grande, au corps subcylindrique, à bouche terminale, à grande pseudobranchie et connu par un seul genre actuel, *Elops* LINNE, 1766. Les Megalopidae sont de très grands poissons marins, connus depuis l'Albien (WENZ, 1965), au corps compressé latéralement, à mandibule prognathe, dépourvus de pseudobranchie et représentés de nos jours par les deux genres *Megalops* LACEPEDE, 1803 et *Tarpon* JORDAN & EVERMANN, 1896.

Certaines apomorphies d'*Arratiaelops vectensis* permettent de préciser ses affinités au sein des Elopiformes:

(1) la mandibule est très prognathe, avec un dentaire élevé. Ce trait se retrouve chez *Megalops* et *Tarpon* (RIDEWOOD, 1904a: fig. 13, 14; FOREY, 1973: fig. 26,

32). Chez *Elops*, la bouche est terminale et le dentaire très étiré (RIDWOOD, 1904a: fig. 9, 10; FOREY, 1973: fig. 6; TAVERNE, 1974: fig. 1, 18).

(2) la fosse temporale est très vaste et très haute. Ce caractère existe chez *Megalops* et *Tarpon* (RIDWOOD, 1904a: fig. 12B; GREENWOOD, 1970: pl. 2; FOREY, 1973: fig. 21, 31). Chez *Elops*, la fosse temporale est un peu moins grande (RIDWOOD, 1904a: 8B; FOREY, 1973: fig. 2; TAVERNE, 1974: fig. 5).

(3) la fosse olfactive est plus ou moins arrondie, bordée antérieurement par le processus latéral du méséthmoïde et postérieurement par un ethmoïde latéral devenu très étroit. Ce trait s'observe chez *Megalops* et *Tarpon* (RIDWOOD, 1904a: fig. 12A,C; FOREY, 1973: fig. 20, 23, 30). Chez *Elops*, le processus latéral du méséthmoïde est perdu et la fosse olfactive est beaucoup plus étirée, effilée vers l'arrière, bordée antérieurement par le massif méséthmoïdien cartilagineux et postérieurement par un ethmoïde latéral très large, quoique peu ossifié en profondeur (RIDWOOD, 1904a: fig. 8A, C; FOREY, 1973: fig. 1, 3; TAVERNE, 1974: fig. 2, 3; ARRATIA, 1997: fig. 36C).

(4) le méséthmoïde est complètement ossifié. Chez de jeunes *Megalopidae*, une grande partie du massif méséthmoïdien reste cartilagineuse en dessous du dermethmoïde, tandis que l'hypoethmoïde se soude au vomer, mais, chez de vieux spécimens, l'ossification du méséthmoïde est beaucoup plus avancée (obs. pers.). Chez *Elops*, le méséthmoïde demeure entièrement cartilagineux sous le dermethmoïde jusqu'à un stade avancé du développement, tandis que le petit hypoethmoïde fusionne avec le vomer (FOREY, 1973: fig. 3; TAVERNE, 1974: fig. 2, 6-9). Chez de très grands spécimens, un fin supraethmoïde se développe sous le dermethmoïde dans le massif méséthmoïdien qui reste néanmoins cartilagineux pour sa plus grande partie (NYBELIN, 1979: pl. III, fig. 1, 2).

(5) la zone denticulée du parasphénoïde est réduite. Cela se retrouve chez *Megalops* et *Tarpon* (FOREY, 1973: fig. 22), alors que cette zone demeure vaste chez *Elops* (RIDWOOD, 1904a: fig. 8C; NYBELIN, 1968: fig. 1; FOREY, 1973: fig. 5; TAVERNE, 1974: fig. 4).

(6) le supratemporal est énorme et surplombe l'operculaire. Ce trait anatomique existe aussi chez *Megalops* et *Tarpon* (RIDWOOD, 1904a: fig. 13; FOREY, 1973: fig. 26, 32), tandis que le supratemporal, quoique grand, conserve une taille plus modeste chez *Elops* (RIDWOOD, 1904a: fig. 9; FOREY, 1973: fig. 6; TAVERNE, 1974: fig. 1, 3).

(7) le pariétal est dépourvu de lignes de fossettes sensorielles (pit-lines). Une telle ligne existe généralement chez *Elops* (FOREY, 1973: fig. 1) mais est absente chez les *Megalopidae* (FOREY, 1973: fig. 20).

Ces quelques caractères montrent qu'il y a lieu de ranger *Arratiaelops vectensis* parmi les *Megalopidae* dont il devient le plus ancien représentant avéré (PATTERSON, 1993b: 625).

Le poisson wealdien se distingue de *Megalops* et de *Tarpon* par la perte de la commissure sensorielle ethmoï-

dienne, sa fosse olfactive très petite, son ethmoïde latéral atrophié, sa région coronoïde peu démarquée du reste du bord oral du dentaire, son supraoccipital qui descend jusqu'au *foramen magnum*, son troisième infraorbitaire plus haut que large et plus vaste que le quatrième infraorbitaire, son nombre de vertèbres plus élevé ainsi que ses écailles dépourvues de *radii*.

Arratiaelops et les Elopiformes fossiles

Avant de pouvoir affirmer qu'*Arratiaelops vectensis* représente vraiment un nouveau genre au sein des Elopiformes, il y a lieu de le comparer avec les autres genres fossiles rangés dans cet ordre.

L'élopiforme fossile le plus connu est assurément *Anaethalion* WHITE, 1938 du Jurassique supérieur de l'Europe. Il compte plusieurs espèces et a fait l'objet de plusieurs révisions (NYBELIN, 1967; GAUDANT, 1968; FOREY, 1973; PATTERSON & ROSEN, 1977; ARRATIA, 1987, 1997). Certains en font une famille particulière: les *Anaethalionidae* (GAUDANT, 1968; par exemple). *Anaethalion* diffère d'*Arratiaelops* par sa bouche terminale, la présence d'une commissure sensorielle ethmoïdienne, son dentaire étroit au niveau du bord symphysaire, son palatin denté, son troisième infraorbitaire plus large que haut, son préoperculaire dépourvu d'expansion postéro-ventrale et un nombre de vertèbres nettement inférieur.

Sedenhorstia WHITE & MOY-THOMAS, 1940 comporte plusieurs espèces du Cénomani du Liban et du Campanien de Wesphalie. Il se distingue d'*Arratiaelops* par sa bouche terminale, ses dents orales disposées sur une seule rangée, ses deux supramaxillaires beaucoup plus développés, son palatin denté, son troisième infraorbitaire plus large que haut, son préoperculaire à branche ventrale étroite et dépourvu d'expansion postéro-ventrale, un nombre moindre de vertèbres ainsi que par ses écailles qui portent quelques *radii* dans le champ antérieur (GOODY, 1969; FOREY, 1973).

Eoprotelops SAINT-SEINE, 1949 du Kimméridgien de France a été décrit sur la base d'un seul spécimen incomplet et considéré initialement comme un élopoïde. Il demeure très mal connu. Sa denture orale et palatine faite de plages de dents allongées et l'absence de rétroarticulaire indépendant de l'angulaire plaident effectivement pour un rapprochement avec les Elopiformes. Il diffère d'*Arratiaelops* par sa petite taille, sa bouche qui paraît avoir été terminale, sa mandibule étirée, son préoperculaire à branche ventrale très étroite, son nombre de vertèbres inférieur ainsi que par ses corps vertébraux non-décorés (SAINT-SEINE, 1949).

Promegalops CASIER, 1966 est connu par deux espèces de l'Eocène d'Angleterre qui ont été étudiées par CASIER (1966) et FOREY (1973). Ce genre se rapproche d'*Arratiaelops* par la présence d'une fenêtre dans le fond de la *dilatator fossa*, par la perte de la commissure sensorielle ethmoïdienne, par son troisième infraorbitaire aussi haut que large et par sa région coronoïde qui ne se démarque pas du reste du bord oral du dentaire mais il

s'en distingue par son énorme palatin, son mésethmoïde dépourvu de processus latéraux ossifiés, son petit supra-temporal et son supraoccipital qui n'atteint pas le *foramen magnum*.

Elopoides WENZ, 1965, genre monospécifique de l'Albien de France, était le plus ancien mégalopidé connu jusqu'ici (PATTERSON, 1993b: 625). Il se démarque d'*Arratiaelops* par ses pariétaux plus larges que longs, son supratemporal étroit, ses quatrième et cinquième infraorbitaires fusionnés, son préoperculaire sans renflement postéro-ventral, l'étroitesse et la position élevée et oblique de l'operculaire, la très forte ornementation de ses os dermiques ainsi que les *radii* de ses écailles (WENZ, 1965).

Paraelops SILVA SANTOS, 1971 est un genre monospécifique de l'Aptien du Brésil. Il a été rapporté initialement à la famille des Elopidae (SILVA SANTOS, 1971) mais, malgré son aspect extérieur qui évoque de près les Elopiformes, quelques unes de ses apomorphies le rattachent aux Albuliformes, comme l'ont montré MAISEY & BLUM (1991). Comme *Arratiaelops*, il a perdu la commissure ethmoïdienne mais il s'en distingue par sa bouche terminale, l'allongement de sa mandibule, le développement très important de ses infraorbitaires postérieurs, la fusion des deuxième et troisième infraorbitaires, celle des quatrième et cinquième infraorbitaires, la perte du supra-maxillaire antérieur, son articulation mandibulo-carrée qui se fait très en arrière du niveau postérieur de l'orbite, la position particulière de son interoperculaire, la présence d'une fosse subépiotique, l'étendue de la zone denticulée de son parasphénoïde et la brièveté de sa nageoire anale.

Davichthys FOREY, 1973 comporte plusieurs espèces du Cénomaniens du Maroc, du Cénomaniens et du Santonien du Liban. Comme chez *Arratiaelops*, le palatin est édenté mais il diffère de ce dernier par sa petite taille, sa bouche terminale, son mésethmoïde pourvu de processus latéraux rudimentaires et d'une commissure sensorielle ethmoïdienne, son troisième infraorbitaire plus large que haut et son petit nombre de vertèbres (FOREY, 1973; obs. pers.).

Protarpon FOREY, 1973 est représenté par deux espèces dans l'Eocène anglais. Il montre un supraoccipital qui descend près du *foramen magnum*, ce qui le rapproche d'*Arratiaelops*, mais il s'en distingue par son toit crânien très plat, la position haute de sa *dilatator fossa* et de sa fossette articulaire pour l'hyomandibulaire ainsi que son troisième infraorbitaire plus large que haut (FOREY, 1973).

Naiathaelon POYATO-ARIZA & WENZ, 1993, genre monospécifique du Tithonien de France, offre, comme *Arratiaelops*, une région coronoïde peu démarquée du reste du bord oral du dentaire mais diffère du genre wealdien par sa petite taille, sa bouche terminale, son petit rostral autogène et porteur d'une commissure sensorielle ethmoïdienne, son prémaxillaire rectangulaire, sa région ethmoïdienne très allongée et son nombre de vertèbres moins élevé (POYATO-ARIZA & WENZ, 1993).

Ichthyemidion POYATO-ARIZA, 1995, autre genre monospécifique du Berriasien supérieur-Valanginien inférieur d'Espagne, se différencie d'*Arratiaelops* par sa bouche terminale, son prémaxillaire rectangulaire, la commissure sensorielle ethmoïdienne conservée, son palatin denticulé, ses petits supramaxillaires confinés au-dessus du tiers postérieur du maxillaire, la longue zone denticulée de son parasphénoïde et ses épineux ramifiés (FOREY, 1973; POYATO-ARIZA, 1995).

Le genre *Flindersichthys* LONGMAN, 1932 et son unique espèce, *Flindersichthys denmeadi* LONGMAN, 1932 de l'Albien du Queensland, méritent un traitement particulier dans notre analyse. La description originelle est fondée sur un seul exemplaire, très mal conservé, réduit à la tête et à quelques vertèbres (LONGMAN, 1932). Dans cette description, demeurée forcément très superficielle, aucun détail ostéologique ne permet de différencier l'espèce australienne de notre espèce wealdienne. Toutefois, un autre crâne de *Flindersichthys denmeadi*, réduit à la région antérieure mais beaucoup mieux conservé, a été découvert par la suite dans le même gisement (spécimen BMNH N° P. 59694). Il montre maints traits ostéologiques qui n'étaient pas connus chez ce poisson.

Le mésethmoïde est moins épais que chez *Arratiaelops*, avec des processus latéraux plus longs et plus fins. L'ethmoïde latéral est plus développé. La fosse olfactive est arrondie, plus vaste, bordée postérieurement par l'ethmoïde latéral et antéro-dorsalement par le processus latéral du mésethmoïde. Antéro-ventralement, elle n'est pas bordée par de l'os, contrairement à *Arratiaelops*; cette région demeurait probablement cartilagineuse chez le poisson australien. Le vomer est plat, denticulé, accolé à la face ventrale du mésethmoïde qui le cache entièrement en vue dorsale car son bord antérieur est situé en retrait par rapport à celui du mésethmoïde. Seule la partie antérieure des deux frontaux est visible, délimitant entre eux et le mésethmoïde une petite fontanelle qui n'existe pas chez *Arratiaelops*. Le bord du frontal droit s'est détaché du reste de l'os et a glissé latéralement, déplaçant en même temps les restes du globe oculaire vers l'avant. L'œil est entouré d'un fin anneau osseux sclérotique. Le premier infraorbitaire est bien développé, aussi haut que long. Antérieurement, son bord dorsal s'élève en un petit processus qui demeure éloigné du supraorbitaire et du frontal. Le deuxième infraorbitaire est, lui aussi, presque aussi haut que long. Devant le premier infraorbitaire, on trouve un antorbitaire étroit, qui rejoint dorsalement un petit supraorbitaire situé beaucoup plus en avant que chez *Arratiaelops*. Le palatin est bien développé, composé d'un petit autopalatin et d'un vaste dermopalatin denticulé, ce qui n'est pas le cas chez *Arratiaelops*. L'ectoptérygoïde est large et denticulé; il touche postérieurement le carré et antérieurement le dermopalatin. Seul un petit fragment de l'entoptérygoïde est préservé. Le carré n'est que partiellement conservé, lui aussi; ventralement, il se renfle en un gros condyle articulaire pour la mandibule. La mâchoire supérieure comporte, dans chacune de ses moitiés, un prémaxillaire, un maxillaire

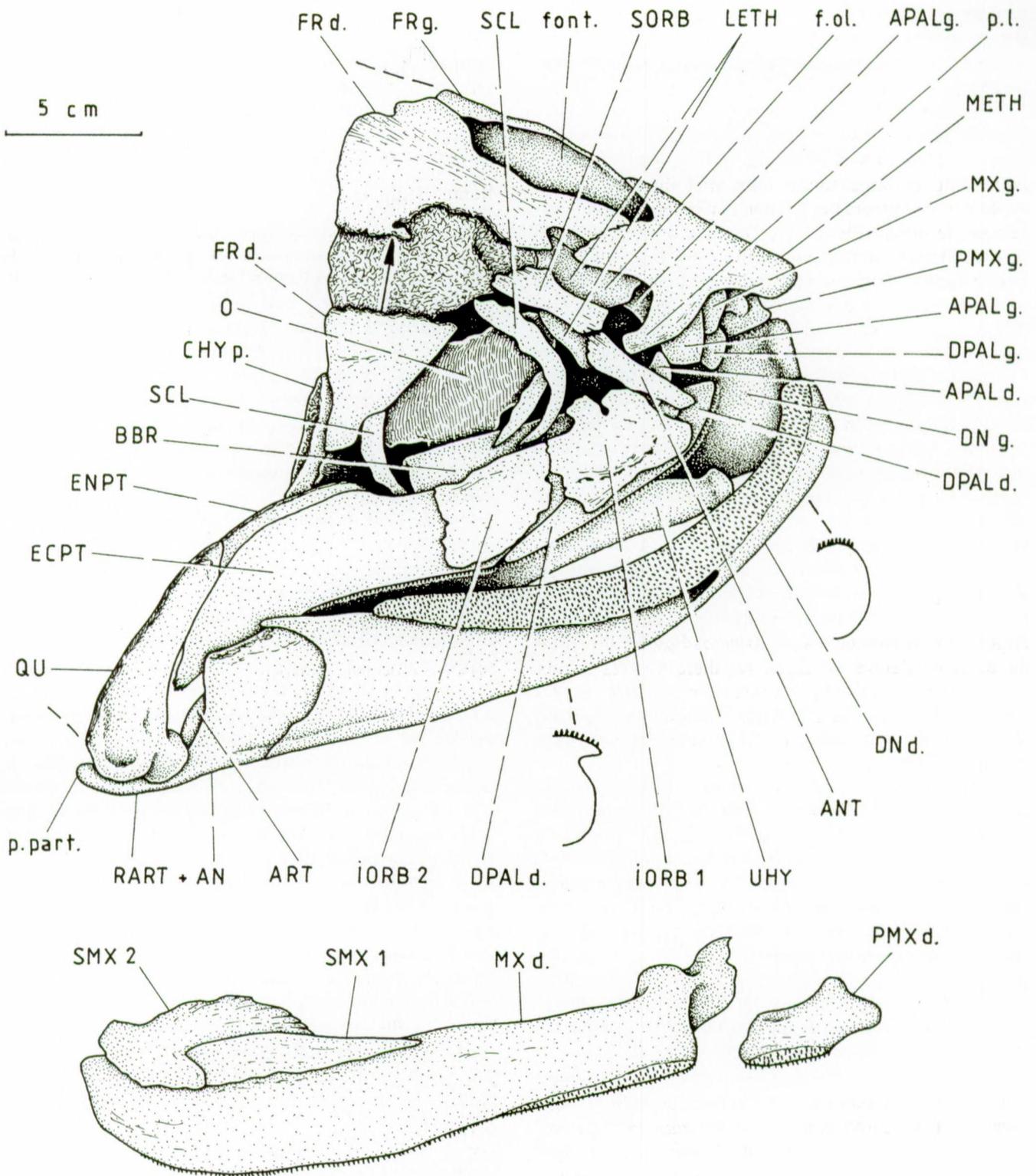


Fig. 11 – *Flindersichthys denmaedi* LONGMAN, 1932. La partie antérieure du crâne de l'exemplaire B.M.N.H. N° P. 59694 en vue latérale oblique droite. Pour plus de clarté, la mandibule est représentée en dessous du crâne. Les deux petits schémas sous le dentaire montrent le rapport de la bande denticulée orale avec la paroi externe de l'os dans ses parties antérieure et postérieure. La flèche indique le glissement latéral du bord externe du frontal droit.

Fig. 11 – *Flindersichthys denmaedi* LONGMAN, 1932. The anterior part of the skull of the specimen B.M.N.H. N° P. 59694 in right lateral oblique view. For more clearness, the mandible is drawn below the skull. The two small drafts below the dentary show the relation between the oral denticulated band and the external wall of the bone in its anterior and posterior parts. The arrow shows the lateral slipping of the external edge of the right frontal.

et deux supramaxillaires. Le prémaxillaire est petit, subrectangulaire, quoiqu'un peu plus haut antérieurement que postérieurement, et en contact avec le mésethmoïde par son coin antéro-supérieur. Son bord oral porte une étroite plage de denticules. En avant de cette zone denticulée, l'os se prolonge en un court processus antérieur édenté qui ne s'observe pas chez *Arratiaelops*. Le maxillaire long et large forme l'essentiel du bord buccal supérieur. Antérieurement, il émet un processus qui passe derrière le prémaxillaire. A ce niveau, il porte aussi un petit renflement dorsal qui s'appuie sur le palatin. Une étroite bande denticulée s'étire tout au long du bord oral de l'os. Les supramaxillaires sont assez petits et s'étendent le long de la moitié postérieure du maxillaire; ils sont donc moins étendus que chez *Arratiaelops*. Le second supramaxillaire s'allonge en une pointe antérieure qui surplombe le premier supramaxillaire. Il n'y a pas de crête horizontale qui se marque sur la face externe du second supramaxillaire, comme chez *Arratiaelops*. La mandibule est forte mais moins prognathe que chez *Arratiaelops*. Le bord oral du dentaire porte une large bande denticulée; celle-ci forme un rebord tourné vers l'extérieur dans la portion postérieure de l'os mais n'en forme pas dans la région antérieure du dentaire, contrairement à *Arratiaelops*. C'est vers son milieu et non pas dans la région symphysaire que la bande denticulée est la plus large, autre différence d'avec *Arratiaelops*. Le bord oral du dentaire s'élève de façon régulière vers la région coronoïde sans qu'un processus coronoïde ne se démarque de façon nette. L'articulaire est autogène. Le rétroarticulaire est fusionné à l'angulaire. La fossette d'articulation pour le carré est formée par l'articulaire et l'angulo-rétroarticulaire. On n'observe pas d'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire sur la face externe de l'angulaire; cette ouverture se situe donc sur la face interne de la mandibule. Il y a un processus postarticulaire de l'angulaire mais modérément développé. Sur le plancher buccal, entre les deux dentaires, on remarque un urohyal très allongé, étroit mais épais. On observe également un basibranchial ainsi qu'un fragment de cératohyal postérieur. Ce fragment enlevé, on distingue alors l'extrémité postérieure du cératohyal antérieur. Les surfaces articulaires des deux cératohyaux sont planes, lisses et dépourvues de toute interdigitation.

Cette description de quelques éléments crâniens de *Flindersichthys* montre donc de nombreuses différences avec les parties correspondantes d'*Arratiaelops* et atteste qu'il s'agit bien de deux genres différents, ce que l'étude de LONGMAN (1932) ne permettait pas de mettre en valeur.

Notre passage en revue comparatif montre clairement qu'*Arratiaelops* se différencie des autres genres d'Elopiiformes et qu'il y a bien lieu de créer pour lui un nouveau taxon générique.

Conclusion

Il ressort du présent travail qu'*Arratiaelops vectensis* du

Crétacé inférieur d'Angleterre et de Belgique ne peut être intégré à *Pachythrissops* mais représente un nouveau genre d'élopiiforme qui se rattache à la famille des Megalopidae dont il devient le plus ancien membre connu.

Remerciements

Je remercie vivement D. NOLF de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles) ainsi que P. FOREY et feu C. PATTERSON du Natural History Museum (Londres) pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont réservé dans leurs laboratoires respectifs. Ma gratitude s'adresse également à S. WENZ du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) et à M. GAYET de l'Université Claude Bernard (Lyon) qui ont bien voulu lire et commenter le présent travail.

Liste des abréviations des figures

AN: angulaire (= angulo-splénial)
 ANT: antorbitaire
 APAL (d., g.): autopalatin (droit, gauche)
 ART: articulaire
 BBR: basibranchial
 BO: basioccipital
 BRSTG: rayons branchiostèges
 BSPH: basisphénoïde
 C: côte
 CHY p. : cératohyal postérieur
 CLT: cleithrum
 DN (d., g.): dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial) (droit, gauche)
 DPAL (d., g.): dermopalatin (droit, gauche)
 DSPH: dermosphénétique
 ECPT: ectoptérygoïde
 ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde)
 EPI: épiotique (= épioccipital)
 EPIN: épineuraux
 EPIP: épipleuraux
 EXO: exoccipital
 FR (d., g.): frontal (droit, gauche)
 HCLT: hypercleithrum (= supracleithrum)
 HEM: arc hémal (= hémarcual)
 HEMAP: hémaphyse (= parapophyse)
 HEMEP: hémépine (= hémacanthé)
 HYOM: hyomandibulaire
 IORB 1, 2, 3, 4, 5: infraorbitaires 1, 2, 3, 4, 5
 LETH: ethmoïde latéral
 METH: mésethmoïde
 MPT: métaptérygoïde
 MX (d., g.): maxillaire (droit, gauche)
 NEUR: arc neural (= neurarcual)
 NEUREP: neurépine (= neuracanthé)
 O: restes des membranes fibreuses de l'œil
 OP: operculaire
 OSPH: orbitosphénoïde
 PA: pariétal
 PMX (d., g.): prémaxillaire (droit, gauche)
 POP: préoperculaire
 PS: parasphénoïde
 PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
 PT: posttemporal
 PTE: ptérotique

QU: carré (= quadratique)
 RART: rétroarticulaire
 SCL: anneau osseux sclérotique
 SMX 1, 2: supramaxillaires 1, 2
 SOC: supraoccipital
 SOP: sous-operculaire (=suboperculaire)
 SORB: supraorbitaire
 SPH: sphénotique (= autosphénotique)
 ST: supratemporal (= extrascapulaire)
 SY: symplectique
 UHY: urohyal (= parahyoïde)
 V: centre vertébral
 VO: vomer (= prévomere)
 c. circ.: canal sensoriel infraorbitaire
 c. l. l.: canal sensoriel de la ligne latérale
 c. m.: canal sensoriel mandibulaire
 c. meth.: condyle du palatin pour le méséthmoïde
 c. pop.: canal sensoriel préoperculaire
 c. porb.: canal sensoriel postorbitaire (= otique)
 c. sorb.: canal sensoriel supraorbitaire
 d. f.: *dilatator fossa*
 d. fr. pa.: dépression fronto-pariétale médiane

f. an. rart.: fente entre l'angulaire et le rétroarticulaire
 f. d. f.: fenêtre ouverte dans le fond de la *dilatator fossa*
 f. hyom.: fossette d'articulation pour l'hyomandibulaire
 f. m.: *foramen magnum*
 f. mx.: fossette d'articulation du palatin pour le maxillaire
 f. ol.: fosse olfactive (= nasale)
 font.: fontanelle fronto-méséthmoïdienne
 f. pal.: fossette d'articulation du méséthmoïde pour le palatin
 f. pmx.: fossette d'articulation du méséthmoïde pour le prémaxillaire
 f. qu.: fossette d'articulation de la mandibule pour le carré
 f. st.: fosse subtemporale
 f. t.: fosse temporale (= posttemporale)
 f. t. h. VII: foramen du *truncus hyoïdeomandibularis* du nerf facial (VII)
 o. c. m.: ouvertures du canal sensoriel mandibulaire
 p. a.: processus ascendant du parasphénoïde
 p. l.: processus latéral du méséthmoïde
 p. o.: *processus opercularis* de l'hyomandibulaire
 p. part.: processus postarticulaire de l'angulaire
 p. qj.: processus quadrato-jugal du carré
 r. s. art.: zone renflée de l'angulaire soutenant l'articulaire

Index bibliographique

ARRATIA, G., 1987. *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of Southern Germany and their relationships. *Palaeontographica*, A, **200** (1-3): 1-44.

ARRATIA, G., 1996a. Reassessment of the phylogenetic relationships of certain Jurassic teleosts and their implications on teleostean phylogeny. In: G. ARRATIA & G. VIOHL (eds.): *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleocology*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 219-242.

ARRATIA, G., 1996b. The Jurassic and the early history of teleosts. In: G. ARRATIA & G. VIOHL (eds.): *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleocology*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 243-259.

ARRATIA, G., 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeoichthyologica*, **7**: 5-168.

BARDACK, D., 1965. Anatomy and evolution of chirocentrid fishes. *The University of Kansas Paleontological Contributions, Vertebrata*, **10**: 1-88.

CASIER, E., 1966. Faune ichthyologique du London Clay. Trustees of the British Museum (Natural History), London: 403 p.

FOREY, P. L., 1973. A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, Suppl.* **10**: 1-222.

FOREY, P. L., LITTLEWOOD, D. T. J., RITCHIE, P. & MEYER, A., 1996. Interrelationships of Elopomorph Fishes. In: M. L. J. STIASSNY, L. R. PARENTI & G. D. JOHNSON (eds.): *Interrelationships of Fishes*, Academic Press, San Diego, London: 175-191.

GAUDANT, J., 1968. Contribution à une révision des *Anaethalion* de Cérin (Ain). *Bulletin du Bureau Régional de la Géologie et des Mines*, (2) IV, **1**: 95-108.

GOODY, P. C., 1969. *Sedenhorstia dayi* (Hay), a New Elopoid from the Cenomanian of Hajula in the Lebanon. *American Museum Novitates*, **2358**: 1-23.

GREENWOOD, P. H., 1970. Skull and swimbladder connections

in fishes of the family Megalopidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, **19** (3): 119-135.

GRIFFITH, J. & PATTERSON, C., 1963. The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **8** (1): 1-43.

JESSEN, H., 1972. Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. *Fossils and Strata*, **1**: 1-101.

LI, G.-Q. & WILSON, M. V. H., 1996. Phylogeny of Osteoglossomorpha. In: M. L. J. STIASSNY, L. R. PARENTI & G. D. JOHNSON (eds.): *Interrelationships of Fishes*, Academic Press, San Diego, London: 163-174.

LONGMAN, H. A., 1932. A new Cretaceous fish. *Memoirs of the Queensland Museum*, **10**: 89-97.

MAISEY, J. G. & BLUM, S., 1991. *Paraelops* Silva Santos, 1971. In: J. G. MAISEY (ed.): *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*, T. F. H. Publications, Neptune City: 238-247.

NELSON, G. J., 1973a. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. In: P. H. GREENWOOD, R. S. MILES & C. PATTERSON (eds.): *Interrelationships of fishes, Zoological Journal of the Linnean Society*, **53** (Supplement 1): 333-349.

NELSON, G. J., 1973b. Notes on the Structure and Relationships of Certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *American Museum Novitates*, **2524**: 1-31.

NYBELIN, O., 1964. Versuch einer taxonomischen Revision der jurassischen Fischgattung *Thrissops* Agassiz. *Meddelanden fran Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning*, **135**: 1-44.

NYBELIN, O., 1967. Versuch einer taxonomischen Revision der *Anaethalion*-Arten des Weissjura Deutschlands. *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, **2**: 1-53.

NYBELIN, O., 1968. The dentition in the mouth cavity of *Elops*. In: T. ORVIG (ed.): *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, Nobel Symposium*, **4**: 439-443.

- NYBELIN, O., 1971. On the Caudal Skeleton in *Elops* with Remarks on Other Teleostean Fishes. *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, **7**: 1-52.
- NYBELIN, O., 1979. Contributions to Taxonomy and Morphology of the Genus *Elops* (Pisces, Teleostei). *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, **12**: 1-37.
- NYBELIN, O., 1982. On the Tooth-Bearing Bone Element in the Lower Jaw of Some Primitive Recent Teleostean Fishes. *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, **13**: 1-36.
- PATTERSON, C., 1964. A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences*, **247** (739): 213-482.
- PATTERSON, C., 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences*, **269** (899): 275-579.
- PATTERSON, C., 1993a. An overview of the early fossil record of acanthomorphs. *Bulletin of Marine Science*, **52** (1): 29-59.
- PATTERSON, C., 1993b. Osteichthyes: Teleostei. In: M. J. BENTON (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, London: 621-656.
- PATTERSON, C. & JOHNSON, G. D., 1995. The Intermuscular Bones and Ligaments of Teleostean Fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **559**: 1-83.
- PATTERSON, C. & ROSEN, D. E., 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*, **158** (2): 81-172.
- POYATO-ARIZA, F. J., 1995. *Ichthyemidion*, a new genus for the elopiform fish "*Anaethalion*" *vidali*, from the Early Cretaceous of Spain: phylogenetic comments. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, (II a), **320**: 133-139.
- POYATO-ARIZA, F. J. & WENZ, S., 1993. *Naiathaelon okkidion* nov. gen. nov. sp., (Teleostei, Elopomorpha) from the Early Tithonian of Canjuers (Var, France). *Geobios, Mémoire Spécial* **16**: 157-166.
- RAYNER, D. H., 1937. On *Leptolepis bronni* Agassiz. *Annals and Magazine of Natural History*, (10), **19** (2): 46-74.
- RIDEWOOD, W. G., 1904a. On the Cranial Osteology of the Fishes of the Families *Elopidae* and *Albulidae*, with Remarks on the Morphology of the Skull in the Lower Teleostean Fishes generally. *Proceedings of the Zoological Society*, **1904**: 35-81.
- RIDEWOOD, W. G., 1904b. On the Cranial Osteology of the Fishes of the Families *Mormyridae*, *Notopteridae* and *Hyodontidae*. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, **29** (190): 188-217.
- SAINT-SEINE, P. DE , 1949. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, **2**: 1-357.
- SANZ, J. L., WENZ, S., YEBENES, A., ESTES, R., MARTINEZ-DELGLOS, X., JIMENEZ-FUENTES, E., DIEGUEZ, C., BUSCALIONI, A. D., BARBADILLO, L. J. & VIA, L., 1988. An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil site (Cuenca, Spain). *Geobios*, **21** (5): 611-635.
- SILVA SANTOS, R. DA , 1971. Nouveau Genre et Espèce d'Elopidae du Bassin Sédimentaire de la Chapada do Araripe. *Anais da Academia brasileira de Ciencias*, **43** (2): 439-442.
- SCHULTZE, H.-P. & ARRATIA, G., 1988. Reevaluation of the Caudal Skeleton of Some Actinopterygian Fishes: II. *Hiodon*, *Elops*, and *Albula*. *Journal of Morphology*, **195**: 257-303.
- TAVERNE, L., 1972. Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriiformes. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, in-8°, **200**: 1-194.
- TAVERNE, L., 1974. L'ostéologie d'*Elops* LINNE, C., 1766 (Pisces, Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, in-8°, (2), **41** (2): 1-96.
- TAVERNE, L., 1977. Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycoptera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, in 8°, (2), **42** (3): 1-235.
- TAVERNE, L., 1979. Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Troisième partie. Evolution des structures ostéologiques et conclusions générales relative à la phylogénèse et à la systématique du super-ordre. Addendum. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, in 8°, (2), **43** (3): 1-168.
- TAVERNE, L., 1981a. Ostéologie et position systématique d'*Aethalionopsis robustus* (Pisces, Teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considérations sur les affinités des Gonorhynchiformes. *Académie Royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences*, (5), **67** (12): 958-982.
- TAVERNE, L., 1981b. Les Actinoptérygiens de l'Aptien Inférieur (Töck) d'Helgoland. *Mitteilungen der Geologisch-Paläontologisch Institut der Universität Hamburg*, **51**: 43-82.
- TAVERNE, L., 1982. Sur *Pattersonella formosa* (TRAQUAIR, R. H., 1911) et *Nybelinoides brevis* (TRAQUAIR, R. H., 1911), Téléostéens Salmoniformes Argentinoïdes du Wealdien inférieur de Bernissart, Belgique, précédemment attribués au genre *Leptolepis* AGASSIZ, L., 1832. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **54** (3): 1-27.
- TAVERNE, L., 1983. Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, Téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, **113** (2): 165-181.
- TAVERNE, L., 1998. Les Ostéoglossomorphes marins de l'Eocène du Monte Bolca (Italie): *Monopteros* VOLTA, 1796, *Thrisopterus* HECKEL, 1856 et *Foreyichthys* TAVERNE, 1979. Considérations sur la phylogénèse des Téléostéens Ostéoglossomorphes. *Studia e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca. VII*, Museo Civico di Storia Naturale, Verona: 67-158.
- TRAQUAIR, R. H., 1911. Les poissons wealdiens de Bernissart. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **5**: 1-65.
- WENZ, S., 1965. Les poissons albiens de Vallentigny (Aube). *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **51** (1): 1-23.
- WOODWARD, A. S., 1890. On some new Fishes from the English Wealden and Purbeck Beds, referable to the Genera *Oligopleurus*, *Strobilobus*, and *Mesodon*. *Proceedings of the Zoological Society*, **1890**: 346-353.

WOODWARD, A. S., 1895. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part III. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 544 p.

WOODWARD, A. S., 1916-1919. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. *Palaeontographical Society*, Monograph, 148 p.

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