

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES GONORHYNCHIFORMES (OSTARIOPHYSI)

par

MIREILLE GAYET

URA 11 du CNRS, Centre des Sciences de la Terre,
Université Claude Bernard, Lyon I,
27-43 boulevard du 11 novembre,
69622 Villeurbanne cedex, France

RÉSUMÉ

Les relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes fossiles et actuels sont revues et modifiées. Le sous-ordre des Gonorhynchoidei comprend les familles Gonorhynchidae (Actuel et Tertiaire), Charitosomidae (Crétacé supérieur) et Judeichthyidae (Crétacé supérieur). Le sous-ordre des Chanoidei est paraphylétique. Le genre *Chanos* est considéré comme le groupe-frère de l'ensemble Kneridae + Phractolaemidae + Gonorhynchoidei, ce dernier sous-ordre incluant formes actuelles et fossiles. La position de *Ramallichthys* est rediscutée ainsi que l'intégration de l'ordre Gonorhynchiformes dans le super-ordre Ostariophysi.

Mots-clés : Ostariophysi, Gonorhynchiformes, cladistique.

Phylogenetical relationships of the Gonorhynchiformes (Ostariophysi)

SUMMARY

The relationships of the fossil and living Gonorhynchiformes are reviewed and modified. The families Judeichthyidae (Upper Cretaceous), Charitosomidae (Upper Cretaceous) and Gonorhynchidae (Tertiary and Recent) belong to the suborder Gonorhynchoidei. The suborder Chanoidei is paraphyletic. The genus *Chanos* is considered the sister-group of Kneriidae + Phractolaemidae + Gonorhynchoidei, the last one including fossil and recent forms. The phylogenetic position of *Ramallichthys* is reviewed so the place of Gonorhynchiformes inside the Ostariophysi.

Keywords : Ostariophysi, Gonorhynchiformes, cladistics.

INTRODUCTION

Les Gonorhynchiformes, placés depuis 1970 dans les Ostariophysi (ROSEN et GREENWOOD, 1970) étaient classiquement divisés en deux sous-ordres : Gonorhynchoidei et Chanoidei. Les premiers regroupaient le genre actuel, marin, *Gonorhynchus* auquel semblaient être reliées les formes fossiles *Notogoneus* de l'Eocène des USA et d'Europe (PERKINS, 1970 ; GRANDE, 1984), *Charitosomus* du Crétacé supérieur du Liban (VON DER MARCK, 1885 ; WOODWARD, 1901 ; GAYET, 1986), *Judeichthys* du Crétacé supérieur d'Israël (GAYET, 1985a) et, d'après FINK et FINK (1981), les formes actuelles d'eau douce (*Kneria*, *Parakneria*, *Phractolaemus*, *Cromeria* et *Grasseichthys*) très spécialisées. A côté des Gonorhynchoidei, les Chanoidei regroupaient le genre actuel marin, *Chanos* Lacépède, 1803 (connu depuis l'Aptien de Petrarroia en Italie et les genres *Parachanos* du Wealdien de Guinée et du Gabon (ARAMBOURG et SCHNEEGANS, 1935 ; TAVERNE, 1974b), *Aethalionopsis* du Wealdien de Belgique (TAVERNE, 1981), *Tharrhias* de l'Aptien du Brésil (OLIVERAS, 1978 ; PATTERSON, 1984a ; BRITO et WENZ, 1990), *Dastilbe* de l'Aptien du Brésil et d'Afrique (SANTOS, 1947 ; PATTERSON, 1984a ; GAYET, 1989), *Rubiesichthys* du Crétacé inférieur d'Espagne (WENZ, 1984) et *Prochanos* (BASSANI, 1879) du Crétacé supérieur (RADOVČIČ, 1975) de l'Isle de Lesina en Dalmatie. Le genre *Ramallichthys* Gayet, 1982, présente des caractères indiscutablement de Gonorhynchiformes mais aussi des caractères appartenant (d'après FINK et FINK, 1981) aux Cypriniformes. De ce fait, sa position systématique a d'abord été laissée *incertae sedis* entre ces deux groupes (GAYET, 1982). L'étude détaillée de ce genre (GAYET, 1986) conduisait, en revanche, dans la mesure où l'on acceptait sans discussion le cladogramme des Ostariophysi de FINK et FINK (1981), à le placer dans les Cypriniformes. *Ramallichthys* est revu dans le cadre de ce travail et sa position phylogénétique est rediscutée. Enfin, le genre *Chanopsis* Casier, 1961, du Crétacé inférieur du Zaïre, anciennement placé dans l'ordre des Gonorhynchiformes, est maintenant considéré comme un Osteoglossiforme (TAVERNE, 1984). PATTERSON (1984a) estime que *Tharrhias* et probablement les formes fossiles du Crétacé inférieur, *Dastilbe*, *Parachanos* et *Aethalionopsis* (*Rubiesichthys* Wenz, 1984 n'était pas encore publié) ne sont pas assignables à un sous-groupe actuel. Les Chanidae se limiteraient donc au seul genre *Chanos*, ce dernier étant considéré, par FINK et FINK (1981) et PATTERSON (1984a), comme groupe-frère de *Gonorhynchus* et des formes africaines actuelles ; le sous-ordre des Chanoidei se limiterait désormais à cette famille et au seul genre *Chanos*.

De nombreuses formes fossiles ont été citées dans la littérature car considérées comme appartenant aux Chanidae ; le lecteur se reportera à PATTERSON (1984a) qui en donne une liste exhaustive. Cependant, la médiocrité de leur préservation et l'absence d'étude récente de ces fossiles, ne permettent pas d'utiliser leurs caractères dans le cadre de ce travail ; ne sont donc considérés ici que les genres dont l'appartenance aux Gonorhynchiformes est certaine et/ou ceux dont l'étude permet des comparaisons.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Tout le matériel étudié provient des laboratoires suivants :

American Museum of Natural History, New York (USA) : AMHN.

Centre des Sciences de la Terre, Lyon I (ACT : Gayet collection personnelle) Villeurbanne (France) : FSL.

Institut de Géologie, Münster (Allemagne).

Muséum national d'Histoire naturelle, Paléontologie, Paris (France) : MNHN.

Smithsonian Institution, Washington (USA) : USNM.

The Hebrew University of Jerusalem (Ein Yabrud), Jerusalem (Israël) : EY.

Matériel fossile et actuel de comparaison

- *Ramallichthys orientalis* Gayet, 1982 : EY 25, 41, 133d et g, 134, 381, 386 (holotype) 425, du Cénomanién de Ramallah en Israël (préparés à l'acide).

- *Judeichthys haasi* Gayet, 1985a : EY 432 (holotype) du Cénomanién de Ramallah en Israël (préparé à l'acide).

- *Hakeliosomus hakelensis* (Davis, 1887) : AMNH-4523-3746, 3757, 3770, 3856, 3895 et 5859 ; AUB-101791 et 109118 ; MNHN-HAK-110, 111d et g, 112, 113d et g, 114d, 116, 117d et g, 119, 120d et g, 121, 123d et g, 124, 125, 127, 128, 129, 131, 133, 134, 136d et g et 342 du Cénomanién de Hakel au Liban (préparés à l'acide à l'exception des six premiers).

- *Charitosomus formosus* von der Marck, 1885 : spécimen n° 8541 (holotype) et 9925 du Sénonien supérieur de Baumberg (Westphalie) en Allemagne conservé à l'Institut de Géologie de Münster (Allemagne).

- *Charitosomus lineolatus* (Pictet et Humbert, 1866) : MNHN 1939-7-70, 1946-18-221d, -397g, -1265, SHA-137g, 191, 192, 193, 194, 195, 197, 198, 199, 200, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 209, 212, 214, 217, 218, 222, 224, 233d et g, 236d et g, 237d (= 1946-18-454d), 241, 244, 245, 248d et g, 249g, 256, 257, 259, 260, 263, 269, 272, 277, 281, 424, 486, 1451, 1452, 1453, 1454, 1455, AMNH-5866 du Santonien de Sahel Alma au Liban. (Seuls les numéros SHA-269 et 486 ont été préparés à l'acide).

- *Charitosomus major* Woodward, 1901 : Spécimen n° MNHN-1939-7-7 ; AMNH-PF-690, UC-2014 et UC-2019 ; USNM-22206 (100305) du Santonien de Sahel Alma au Liban.

- *Charitopsis spinosus* Gayet, 1993a : spécimen n° AMNH-3895 (holotype), n° MNHN-HAK-133, AMNH-3746 du Cénomanién de Hakel au Liban (préparés à l'acide).

- *Notogoneus squamosseus* (Blainville, 1818) : MNHN-Aix-33 ; MNHN-1869-481-16.

- *Notogoneus osculus* Cope, 1885 : MNHN-1869-481-17.

- *Gonorhynchus gonorhynchus* (Linné, 1766) : FSL (ACT) n° 52.

- *Chanos chanos* (Forskål, 1775) : FSL (ACT) n° 53.

DISCUSSION

L'étude cladistique réalisée ici permet de donner la classification suivante pour les Gonorhynchiformes :

Ostariophysi

Anatophysi

Gonorhynchiformes

« Chanoidei » (non-Gonorhynchoidei)

plésions

Aethalionopsis Taverne, 1981

« Groupe-*Tharrhias* »

Chanidae

Chanos Lacépède, 1803

Kneriidae

Kneria Steindachner, 1866

Parakneria Poll, 1965

Grasseichthys Géry, 1964

Cromeria Boulanger, 1901

Phractolaemidae

Phractolaemus Boulanger, 1901

Gonorhynchoidei

plésion

Ramallichthys Gayet, 1982

Judeichthyidae

Judeichthys Gayet, 1985a

Charitosomidae

Hakeliosomus Gayet, 1993b.

Charitosomus von der March, 1885

Charitopsis Gayet, 1993a

Gonorhynchidae

Notogoneus Cope, 1885

Gonorhynchus Scopoli, 1777

Pour une simplification de nomenclature, les termes suivants seront utilisés : « groupe-*Tharrhias* » (*Tharrhias* + *Parachanos* + *Dastilbe* + *Rubiesichthys*) dont les études anatomiques sont trop succinctes ou en cours ; les « Chanoidei » (groupe paraphylétique représentant *Aethalionopsis*, le « groupe-*Tharrhias* » et *Chanos*). Phylogénétiquement, les Kneriidae et les Phractolaemidae pourraient être considérées comme des Gonorhynchoidei ; néanmoins, il semble préférable de limiter ce terme à *Ramallichthys* + les Judeichthyidae + les Charitosomidae + les Gonorhynchidae, les relations existant entre les différents genres appartenant aux Kneriidae et aux Phractolaemidae, ainsi que celles entre les deux familles, ne paraissant pas encore très claires.

Relations phylogénétiques des Ostariophysi

Les Gonorhynchiformes ayant été réunis aux Ostariophysi (ROSEN et GREENWOOD, 1970 ; FINK et FINK, 1981), il est nécessaire, dans un premier temps, de reconsidérer les synapomorphies qui regroupent ces taxons.

Les caractères Ostariophysi tels qu'ils ont été définis par FINK et FINK en 1981 (signalés F&F dans le texte), et qui sont accessibles chez les formes fossiles, ont déjà été discutés (GAYET, 1986). Ils seront rappelés ici succinctement : ce sont :

- *Absence du dermopalatin (caractère F&F 20)*
- *Absence de supramaxillaires (caractère F&F 41)*
- *Absence d'un arc neural autogène en avant de la première vertèbre (caractère F&F 64)*
- *Division ventrale superficielle du muscle adductor mandibulae (caractère F&F 127)*. Ce caractère est observable chez les fossiles par sa zone d'insertion (GAYET, 1993b).

Ces quatre caractères sont acceptés (voir GAYET 1986) et sont effectivement observés chez tous les Gonorhynchiformes fossiles. Notons cependant que trois d'entre eux ne correspondent qu'à des « absences ».

Parallèlement, d'autres caractères définis comme synapomorphie des Ostariophysi par FINK et FINK, (1981) ne se retrouvent cependant que chez certains d'entre eux.

- *Absence du basisphénoïde (caractère F&F 7)*. D'après FINK et FINK (1981), les lamelles observées chez certains Siluriformes et considérées comme un basisphénoïde par KINDRED (1917) et d'autres auteurs, seraient mal interprétées, mais la définition de ces lamelles n'est pas donnée par FINK et FINK. Notons également que PASLEAU (1974) signale la présence d'un basisphénoïde chez *Chanos*. Il semble qu'il soit nécessaire d'être prudent pour le basisphénoïde dont « l'absence » chez les formes fossiles n'est peut être due qu'à la fossilisation.

- *Supraneural correspondant à l'arc neural du premier centrum absent (caractère F&F 58)*. Chez *Hakeliosomus*, un supraneural est présent en avant de la première vertèbre (GAYET 1986 : 37 ; 1993b) et, d'après CHARDON (1968, fig. 18), chez le Siluriforme *Diplomystes*. Chez les Gonorhynchiformes fossiles, ce premier supraneural n'est pas toujours observable en raison d'une mauvaise conservation à ce niveau.

- *Partie dorso-médiale des quatre premiers arcs neuraux élargis, en contact avec l'exoccipital et formant un toit continu au-dessus du canal neural (caractère F&F 63)*. Chez *Phractolaemus*, on note un léger élargissement des premiers arcs neuraux mais ceux-ci ne forment pas de toit continu (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1961, fig. 12). Chez *Kneria* et *Parakneria*, l'élargissement existe mais non le contact étroit avec les exoccipitaux (LENGLET, 1974, fig. 17). De même, un tel élargissement du premier arc neural n'a pas été figuré ni chez *Gonorhynchus* (MONOD, 1963, fig. 56 ; GREENWOOD *et al.*, 1966, fig. 8), ni chez *Chanos* (ROSEN et GREENWOOD, 1970, fig. 3 ; PASLEAU, 1974, fig. 15). Seuls, FINK et FINK, (1981, fig. 6) figurent un fort élargissement chez *Chanos*. Chez *Tharrhias*, il y a un léger élargissement des arcs neuraux mais sans

contact entre eux ni avec le neurocrâne (FINK et FINK, 1981, fig. 6, repris par PATTERSON 1984a, fig 3). Ainsi, l'élargissement des arcs neuraux semble être apparu plusieurs fois au sein des Gonorhynchiformes et par conséquent des Ostariophysi, mais aussi chez d'autres groupes comme les anguilles, pour ne citer qu'elles (BLOT, 1978).

- *Fusion de toutes les épines hémiales antérieures à la vertèbre préurale 2 et ce, depuis le stade juvénile, au centrum correspondant (caractère F&F 111)*. Les épines hémiales de tous les Gonorhynchiformes fossiles, antérieures à la vertèbre préurale 2, sont toutes autogènes ; ce caractère n'est donc valable que pour les formes actuelles des Gonorhynchiformes et pour les Otophysi ; il est apparu plusieurs fois.

- *Vessie natatoire divisée en deux chambres, recouvertes d'une tunique péritonéale (ROSEN & GREENWOOD, 1970), attachée aux côtes pleurales des troisième et quatrième vertèbres et suspendue au mésentère dorsal épaissi antérieurement (caractères F&F 54 à 57)*. Il n'y a aucune raison de considérer la vessie natatoire indivise des Siluriformes comme équivalente de la seule partie antérieure de celle des autres Ostariophysi (CHARDON, *in litt.*). L'attache en elle même n'est pas observable chez les formes fossiles. Seule une modification de la troisième côte pleurale, et elle seule, l'est. A l'exception d'*Aethalionopsis*, tous les Gonorhynchiformes présentent cette modification et tous les Otophysi présentent une modification des deux premières côtes. Ce caractère d'attache de la vessie natatoire peut donc être accepté comme synapomorphie des Ostariophysi si on le suppose présent chez les Gonorhynchiformes fossiles.

On constate, par conséquent, que la définition des Ostariophysi, incluant les Gonorhynchiformes, n'est basée que sur cinq caractères relativement certains (20, 41, 56, 64 et 127 de FINK et FINK, 1981), dont trois ne sont que des disparitions.

Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes

FINK et FINK (1981) séparent les Gonorhynchiformes des Otophysi sur la base de sept synapomorphies reconnues chez ce premier groupe. Tous les Gonorhynchiformes possèderaient, par ailleurs, six caractères mais rencontrés également chez certains Otophysi. Ces synapomorphies, parmi celles accessibles chez les fossiles, sont :

- *Os et cartilage du septum interorbitaire fortement réduits. L'orbitosphénoïde est absent et les pleurosphénoïdes, petits, sont largement séparés entre eux (caractère F&F 6)*. Chez toutes les formes fossiles de Gonorhynchoidei étudiées (GAYET, 1993b), ainsi que chez les « Chanoidei », les Kneriidae et les Phractolaemidae, l'orbitosphénoïde est effectivement absent. Il est, en revanche, plus difficile de définir taille et position des pleurosphénoïdes en raison d'une mauvaise préservation à leur niveau.

- *Les pariétaux des Gonorhynchiformes auraient une taille réduite, « devenant à peine plus grands que les os portant le canal sensoriel » (caractère F&F 10)*. Cette réduction des pariétaux, par ailleurs rejetés latéralement par le supraoccipital qui s'insère entre eux, est présente chez toutes les formes fossiles. Vue la configuration du crâne de *Charitopsis* (GAYET, 1993b), il est probable que les pariétaux devaient

également être réduits et rejetés latéralement, mais la mauvaise préservation du neurocrâne à ce niveau ne permet pas de s'en assurer.

Néanmoins, chez aucune forme fossile connue tant « Chanoidei » que Gonorhynchoidei, ces os ne sont réduits « à leur seule portion sensorielle ». Chez le Chanidae *Aethalionopsis* (Crétacé inférieur), les pariétaux sont aussi longs que les ptérotiques (TAVERNE, 1981, fig. 3) et de ce fait ne peuvent être considérés comme étant réduits ; les plus réduits sont vraisemblablement ceux, subrectangulaires, de *Judeichthys* (GAYET, 1985a, fig. 1), de *Hakeliosomus* ou de *Charitosomus* (GAYET, 1993b, fig. 2 et 22) mais ils sont encore suffisamment développés pour séparer totalement les frontaux des épitotiques. De par leur taille et leur position, les pariétaux de ces formes sont semblables à ceux de *Phractolaemus* (THYS VAN DEN AUDENARDE, 1961, fig. 13). Chez *Chanos*, les pariétaux sont trois fois plus larges que le canal sensoriel (PASLEAU, 1974, fig. 12) ; réduits cependant, ils ne séparent plus les frontaux des épitotiques qui entrent de ce fait en contact entre eux sur une faible largeur (*ibid.* ; TAVERNE, 1981, fig. 11 ; obs. pers. chez *Chanos chanos* et, contrairement à FINK et FINK, 1981, fig. 5A). Une même observation peut être faite chez *Gonorhynchus* chez qui les pariétaux sont sensiblement de même taille que le supraoccipital et où les épitotiques entrent en contact avec le frontal unique, immense, fusion des deux frontaux (PASLEAU, 1974 ; obs. pers. chez *Gonorhynchus gonorhynchus*). On constate donc une évolution parallèle des frontaux dans les deux lignées. Même si *Tharrhias* et les autres « Chanoidei » fossiles étaient placés comme groupe-frère de tous les autres Gonorhynchiformes actuels et *Chanos* comme groupe-frère de *Gonorhynchus* et des formes africaines actuelles (PATTERSON, 1984b : 13), il semble impossible de prendre ce caractère — tel que défini par FINK et FINK — comme synapomorphie de tous les Gonorhynchiformes à moins de la faire apparaître deux fois. En revanche, le définir simplement comme « une tendance à la réduction » et à la condition de le faire apparaître après la séparation d'*Aethalionopsis*, devient valable.

- *L'exoccipital seul (chez Chanos et Gonorhynchus) ou l'exoccipital et le supraoccipital (chez les Kneriidae et probablement chez Phractolaemus) présentent un bord cartilagineux postéro-dorsal proéminent absent chez les Otophysi (caractère F&F 14)*. D'après CHARDON (1968), ce caractère serait présent également chez certains Siluriformes (*Silurus glanis*, *Wallago attu*, *Heterobranchus* sp.). Ce caractère n'a pu être observé chez aucune forme fossile. PATTERSON (1984a : 136) le considère cependant comme une des deux synapomorphies reliant les formes fossiles et que ne posséderait pas le genre *Tharrhias* (et probablement *Dastilbe*, *Parachanos* et *Aethalionopsis*). Il note néanmoins (p. 137) que le joint occipital de *Tharrhias* n'est pas précisément connu.

- *Le suspensorium est allongé dans le plan parasagittal, dans la région située entre le condyle articulaire du carré et l'hyomandibulaire. Corrélativement, il y a allongement de l'interopercule et de la branche inférieure du préopercule (caractère F&F 29)*. En fait, si cet allongement apparaît effectivement dès les formes les plus anciennes comme *Aethalionopsis*, il est encore relativement faible puisque l'articulation quadrato-mandibulaire est en arrière de la ligne passant par le milieu de l'orbite (le parasphénoïde représentant l'horizontale). Il va ensuite s'accroissant de *Parachanos* (TAVERNE, 1981, fig. 2, 10), à *Tharrhias* (PATTERSON, 1984b, fig. 2), *Rubiesichthys*

(WENZ, 1984, fig. 2), jusqu'au *Chanos* actuel (TAVERNE, 1981, fig. 11). *Judeichthys* (GAYET, 1985a, fig. 3), *Hakeliosomus* (GAYET, 1993, fig. 18), *Parakneria* (LENGLET, 1974, fig. 2), voire même *Kneria* (*ibid*, fig. 12) et *Gonorhynchus* (PASLEAU, 1974), ne présentent pas un suspensorium beaucoup plus allongé que certains Cypriniformes comme *Microgrex* (GAYET, 1986, fig. 19), bien que l'articulation quadrato-mandibulaire soit située avant le milieu de l'orbite. Une forme comme *Cromeria* (AUBENTON, 1961, fig. 12) apparaît, par ses modifications anatomiques, difficile à comparer. En revanche, un allongement considérable, plus important que celui, maximum, observé chez *Tharrhias* ou *Chanos*, apparaît chez *Charitosomus*, chez *Charitopsis* (GAYET, 1993b, fig. 28 et 40) et chez *Notogoneus* (PERKINS, 1970, fig. 4). En conséquence, ce caractère « allongement du suspensorium » est un caractère qui semble surtout valable chez certaines formes fossiles, à l'exception d'*Aethalionopsis* et de *Hakeliosomus*, mais peut être cependant accepté pour l'ensemble des Gonorhynchi-formes (avec disparition chez certaines formes actuelles).

- *Les prémaxillaires seraient des os fins et plats alors que chez la plupart des Téléostéens primitifs et chez les Cypriniformes, les prémaxillaires sont plus épais et plus robustes (caractère F&F 38)*. Le caractère robuste du prémaxillaire de *Gonorhynchus*, tel que l'a défini MONOD (1963 : 259) a déjà été remarqué (GAYET, 1986 : 54). Les prémaxillaires de *Judeichthys* (Gayet, 1985a, fig. 3), *Hakeliosomus* (GAYET, 1993b, fig. 6) et de *Charitosomus* sont semblables à ceux des Ctenothrissiformes (GAUDANT, 1978, fig. 4), c'est-à-dire des os relativement épais, nantis de plusieurs processus qui augmentent leur épaisseur. Seul, le prémaxillaire de *Charitopsis* (GAYET, 1993b, fig. 39) est, comme celui de *Parachanos* et de *Chanos* (TAVERNE, 1981, fig. 10, 11) et des Kneriidae (LENGLET, 1974), plat et fin. Ce caractère ne peut donc pas être considéré comme une synapomorphie des Gonorhynchiformes.

- *Présence « d'organes épibranchiaux » poches bilatérales situées dans la poche branchiale, postérieurement aux 4^e épibranchiaux (caractère F&F 46)* (citation de GREENWOOD *et al.*, 1966). Ces organes épibranchiaux semblent beaucoup plus développés chez *Chanos* et chez *Gonorhynchus* (PASLEAU, 1974) que chez les autres Gonorhynchiformes (HOWES, 1985). Par ailleurs, d'après HOWES (1985), les Kneriidae et les Phractolaemidae diffèrent des Gonorhynchidae dans leur degré d'association des diverticulums épibranchiaux avec les arcs branchiaux postérieurs. Enfin, même si les formes fossiles n'apportent rien quant à une discussion sur ce caractère, il semble que ces organes épibranchiaux soient apparus, bien que différents (PASLEAU, 1974), indépendamment dans les différentes lignées d'Eutélostéens inférieurs (Osteoglossiformes, Clupeiformes, Cypriniformes, Siluriformes et Gonorhynchiformes) (NELSON, 1967) et leur présence ne peut pas valablement être considérée comme une synapomorphie des Gonorhynchiformes.

- *Arc neural antérieur spécialement agrandi et présentant un contact développé et serré avec l'exoccipital (Chanos et Gonorhynchus) ou avec l'exoccipital et le supraoccipital (Kneriidae et Phractolaemus) (caractère F&F 65)*. Cet agrandissement particulier de l'arc neural antérieur a été contesté pour certaines formes (GAYET, 1986). Quant au contact avec les os cités du neurocrâne, il serait donc dû au développement de ces os ; on en reviendrait alors au caractère 14 (voir ci-dessus). En tout état de cause, si cet agrandissement particulier de l'arc neural antérieur

existait vraiment, pourquoi ne pas le comparer au développement du scaphium des Cypriniformes ? (GAYET, 1986 : 59). Il pourrait alors éventuellement être considéré comme une synapomorphie des Ostariophysi mais non des Gonorhynchiformes seuls.

Parmi les sept synapomorphies définies par FINK et FINK (1981), une seulement (caractère F&F6 : réduction des os et du cartilage du septum interorbitaire) est retenue et est observable chez les formes fossiles. Il convient d'ajouter également la position latérale du prémaxillaire au maxillaire, caractère que possèdent tous les Gonorhynchiformes.

Les six caractères, présents chez tous les Gonorhynchiformes mais aussi chez certains Otophysi (selon FINK et FINK, 1981), sont les suivants :

- *Absence de dents aux mâchoires, contrairement à la plupart des Téléostéens primitifs (caractère apparu parallèlement chez les Cypriniformes) (caractère F&F 42).* FINK et FINK (1981) ne mentionnent pas la présence de dents (apparition probablement secondaire) sur le prémaxillaire de *Gonorhynchus* (MONOD, 1963). Il est vrai que tous les Gonorhynchiformes fossiles sont édentés. Cependant, cette apparition n'est pas connue uniquement chez les Cypriniformes puisque *Lusitanichthys* (GAYET, 1985b) qui, s'il n'appartient pas aux Characiformes (tels que définis actuellement) ni aux Cypriniformes, n'en est pas moins un Otophysi, possède également une mâchoire édentée, tout comme *Chanoides*, considéré également par PATTERSON (1984b) comme un Otophysi. Cette absence de dents aux mâchoires caractérise également les Clupeomorphes considérés comme groupe-frère primitif des Ostariophysi (in LAUDER et LIEM, 1983). Ce caractère « mâchoires édentées », présent chez les Gonorhynchiformes (à l'exception de *Gonorhynchus*) mais aussi chez les formes plésions des Otophysi et chez les Cypriniformes, peut être considéré comme un caractère plésiomorphe au niveau des Ostariophysi mais non comme une synapomorphie des Gonorhynchiformes et ne peut donc pas être utilisé ici.

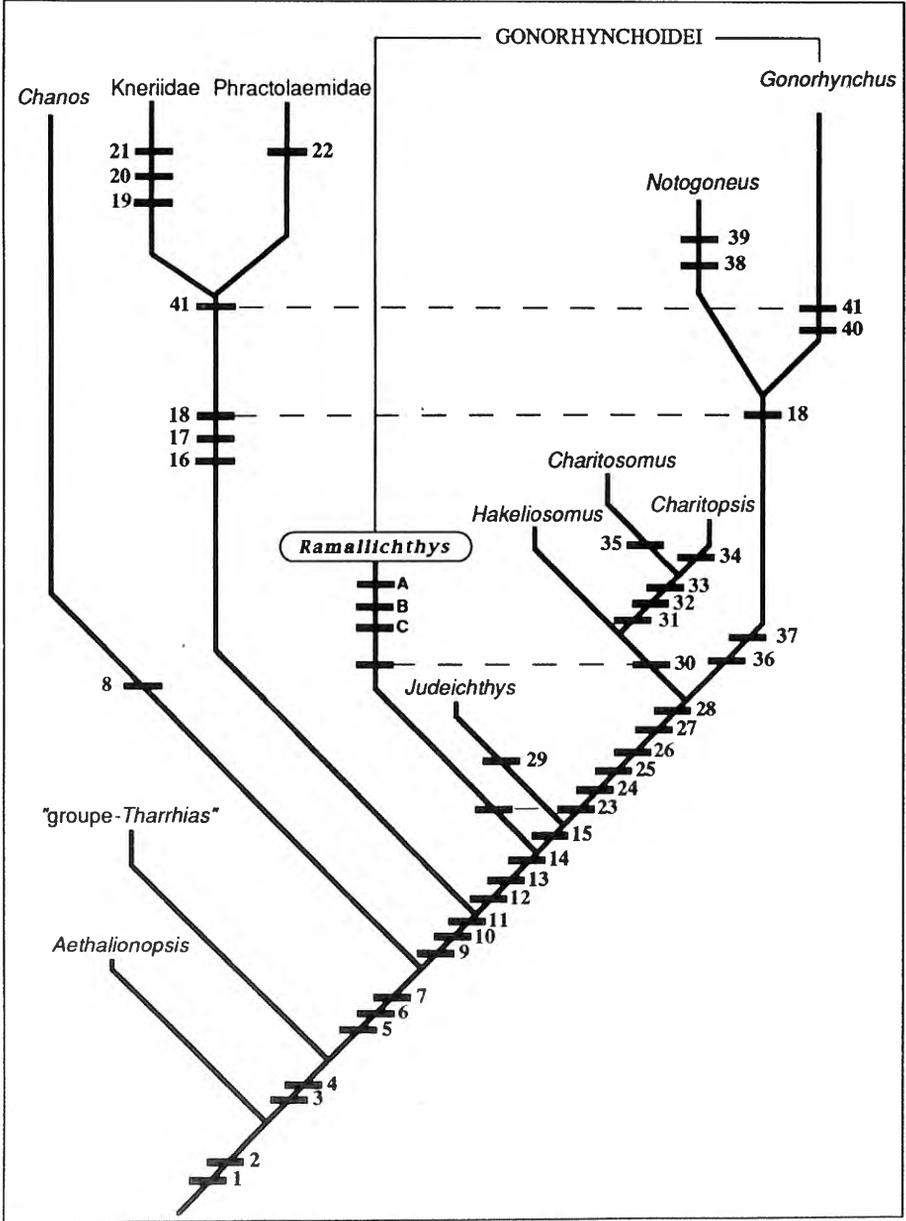
- *Absence de dents des deuxième et troisième pharyngobranchiaux et du basihyal (caractère présent également chez les Cypriniformes et chez les Siluriformes) (caractère F&F 47).* Ce caractère est inaccessible chez les formes fossiles étudiées.

- *Disparition des dents des deux plaques dentées postérieures pharyngobranchiales (caractère apparu également chez les Cypriniformes) (caractère F&F 48).* Les formes fossiles étudiées n'apportent aucun élément.

- *Réduction du nombre de postcleithra (un chez les Cypriniformes, zéro chez les Gonorhynchiformes et les Siluriformes) (caractère F&F 96).* On note cette absence chez tous les Gonorhynchiformes fossiles à l'exception de *Judeichthys* (GAYET 1985a : 76) et *Ramallichthys* (GAYET, 1986, fig. 41). PATTERSON (1984a : 136) considère que *Tharrhias* et les « Chanidae » du Crétacé inférieur n'ont pas ce caractère (ils possèderaient donc un ou plusieurs postcleithra) qu'il utilise pour relier tous les Gonorhynchiformes actuels. Or, TAVERNE (1981 : 967) signale « l'absence de postcleithrum » chez *Aethalionopsis* et SANTOS (1947 : 4) décrit la ceinture pectorale de *Dastilbe elongatus* sans parler de postcleithrum, ce qui peut faire conclure à son absence. Il semblerait, par conséquent, que ce caractère soit apparu plusieurs fois au sein des Gonorhynchiformes, mais aussi au sein des Ostariophysi.

- (1) prémaxillaire latéral au maxillaire
- (2) réduction os et cartilages du septum interorbitaire, absence orbitosphénoïde, réduction pleurosphénoïdes
- (3) réduction pariétaux
- (4) fort développement paire de côtes troisième vertèbre
- (5) complexe terminal caudal
- (6) perte deuxième uroneural
- (7) perte postcleithrums
- (8) organe épibranchial différent.
- (9) perte épine premier arc neural
- (10) tendance développement ailes méséthmoïde
- (11) tendance disparition ossifications premiers basibranchial et pharyngobranchial
- (12) angle branches inégales préopercule égal ou supérieur à 90°
- (13) tête hyomandibulaire double
- (14) plaques dentées très développées, accolées entoptérygoïde
- (15) opercule triangulaire
- (16) extension ailes ethmoïdes latéraux
- (17) mobilité palatin.
- (18) réduction méséthmoïde largement séparé des ethmoïdes latéraux
- (19) développement latéral ailes du méséthmoïde
- (20) inclinaison ventrale vomer
- (21) extension rostrale
- (22) apomorphies muscles de la mâchoire
- (23) fusion second hypural à ce même complexe
- (24) fusion parhypural au complexe caudal terminal
- (25) allongement et rétrécissement médian des frontaux
- (26) perte processus antérieur hyomandibulaire
- (27) présence interhyal ossifié.
- (28) écailles striées particulières .
- (29) fusion deux premiers hypuraux entre eux
- (30) processus rétroarticulaire inférieur très développé
- (31) sousopercule épineux
- (32) présence processus rétroarticulaire supérieur
- (33) rapport position méséthmoïde-vomer
- (34) opercule épineux
- (35) allongement excessif tête et corps
- (36) tête recouverte d'écailles
- (37) écailles frangées sur leur bord postérieur
- (38) sousopercule incisé
- (39) perte plaques dentées endoptérygoïdiennes
- (40) fusion frontaux en un frontal unique
- (41) fusion arcs neuraux et parapophysés aux vertèbres
- (A) présence d'un kinéthmoïde
- (B) présence de pré-ethmoïdes
- (C) articulation palatino-entoptérygoïdienne

Fig. 1. — Cladogramme des relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes.



- *Réduction du nombre d'épuraux (caractère apparu parallèlement chez les Cypriniformes et les Siluriformes) (caractère F&F 115)*. Cette diminution s'observe de manière graduelle chez les « Chanoidei » puisque *Aethalionopsis* possède encore trois épuraux (TAVERNE, 1981), *Rubiesichthys* (WENZ, 1984), *Parachanos*, *Dastilbe* (GAYET, 1989), *Tharrhias* (PATTERSON, 1975), deux, et *Chanos* (FINK et FINK, 1981), un seul. Chez les Gonorhynchoidei, les formes fossiles comme *Hakeliosomus*, *Charitosomus* et *Charitopsis* ne présentent qu'un seul épural (GAYET, 1993b), tandis que chez les formes actuelles *Parakneria* (LENGLET, 1974) et *Grasseichthys* (ROSEN et GREENWOOD, 1970) en possèdent deux et *Kneria* (Lenglet, 1974), *Phractolaemus* et *Gonorhynchus* (ROSEN et GREENWOOD, 1970) un seul. Cette réduction du nombre d'épuraux est donc différente de celle des Cypriniformes et des Siluriformes dont la réduction à un est générale dès l'apparition de ce groupe et ne peut pas être considérée comme synapomorphie des Gonorhynchiformes.

- *Absence de nageoire adipeuse (caractère présent également chez les Cypriniformes et les Gymnotiformes) (caractère F&F 125)*. Cette absence nous a paru effective chez les Gonorhynchiformes fossiles étudiés (autant que l'on puisse en être certain en raison des problèmes de fossilisation) ainsi que chez tous les Cypriniformes. En revanche, *Ellisella kirschbaumi* (GAYET et MEUNIER, 1992), seul Gymnotiforme fossile connu, possède une nageoire adipeuse (MEUNIER et GAYET, 1991 ; GAYET et al., in press).

Parmi les caractères pouvant définir les Gonorhynchiformes, bien qu'ils soient apparus parallèlement chez d'autres Ostariophysi, cinq sont acceptés (caractères F&F 42, 47, 48, 96, 125), trois sont accessibles chez les formes fossiles (caractères F&F 42, 96, 125) où ils sont effectivement observés.

Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes entre eux

Ces relations diffèrent selon les auteurs. PATTERSON (1984a) a résumé les différentes interprétations de ces relations et termine sur celle de FINK et FINK (1981) qu'il adopte « Since this is the only published scheme of gonorhynchiform relationships that is supported by characters » (p. 134). PATTERSON propose ainsi quatre possibilités de relations phylogénétiques pour situer les « Chanoidei » au sein des Gonorhynchiformes et opte pour la seconde hypothèse selon laquelle *Tharrhias*, et probablement *Dastilbe*, *Parachanos* et *Aethalionopsis*, représentent un « stem-group » inassignable à un sous-groupe actuel. Les Gonorhynchiformes actuels seraient alors reliés entre eux par deux caractères : l'absence de postcleithrum et le joint occipital (voir FINK et FINK, 1981, caractères 96 et 14) que ne possèdent pas les formes précédemment citées. Dans ces conditions, l'actuel *Chanos* représenterait le groupe-frère de *Gonorhynchus* + les Kneriidae + les Phractolaemidae. Nous avons vu (caractère F&F 96) qu'en fait d'autres formes fossiles, telles *Aethalionopsis*, *Judeichthys* et probablement *Dastilbe* et *Tharrhias*, possèdent également un postcleithrum. Enfin, HOWES (1985) note qu'aucune synapomorphie n'a pu être mise en évidence au niveau des muscles crâniens permettant de confirmer la position de *Gonorhynchus* comme groupe-frère des formes africaines actuelles.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est cependant possible de proposer l'hypothèse phylogénétique suivante (Fig. 1) : *Gonorhynchus*, *Notogoneus*, *Hakeliosomus*, *Charitosomus*, *Charitopsis* et *Judeichthys*, appartiennent au sous-ordre des Gonorhynchoidei (voir ci-après la discussion au sujet de *Ramallichthys*). Les Kneriidae et les Phractolemidae pourraient cladistiquement être intégrés dans ce sous-ordre ; néanmoins, cette intégration ferait de ce sous-ordre un groupe plus disparate ; nous préférons, de ce fait, limiter le terme Gonorhynchoidei aux formes précédemment citées, les relations entre elles nous paraissant, sinon certaines, du moins plus sûres que celles des Kneriidae et des Phractolaemidae avec ce groupe et les considérer comme groupe-frère des Gonorhynchoidei. En accord avec PATTERSON (1984b), *Chanos* est seul au sein des Chanidae ; *Tharrhias*, *Dastilbe*, *Parachanos* et *Rubiesichthys* peuvent être très probablement regroupés dans une même famille (que nous ne créons pas ici dans la mesure où une étude supplémentaire de ces taxa devra être faite ou est en cours) ; *Aethalionopsis* représente le groupe-frère de tous les précédents. Ainsi :

- Tous les Gonorhynchiformes, y compris *Aethalionopsis* possèdent :
 - un prémaxillaire placé latéralement au maxillaire (1) ;
 - la réduction des os et des cartilages du septum interorbitaire, l'absence d'orbitosphénoïde et peut-être la réduction des pleurosphénoïdes (2).
- Tous les Gonorhynchiformes, à l'exception d'*Aethalionopsis*, présentent :
 - une réduction, plus ou moins importante, des pariétaux, rejetés en arrière par le développement des frontaux et largement séparés par le supraoccipital (3) ; les pariétaux d'*Aethalionopsis* sont en fait totalement séparés par le supraoccipital mais contrairement à ceux des autres Gonorhynchiformes, ils ne sont aucunement réduits (Fig. 2) ;
 - un développement particulier de la paire de côtes articulées à la troisième vertèbre (4).

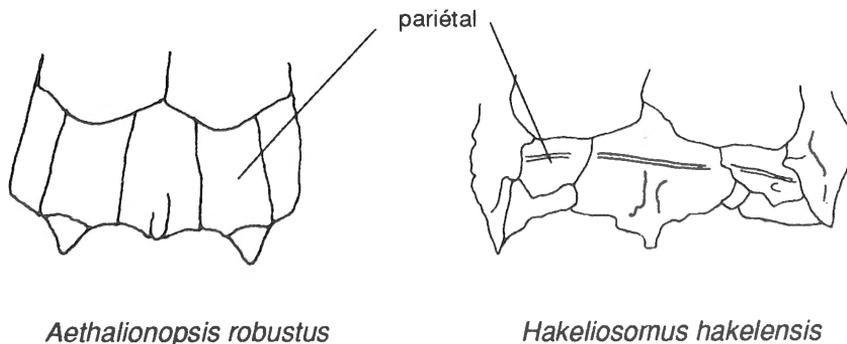


Fig. 2. — Partie postérieure du neurocrâne en vue dorsale. *Aethalionopsis robustus* (d'après TAVERNE, 1981 modifiée) ; *Hakeliosomus hakelensis* (d'après GAYET 1993b, modifiée).

- Tous les Gonorhynchiformes possèdent en commun les trois caractères suivants que l'on ne rencontre pas chez *Aethalionopsis* et le groupe *Tharrhias*. Ce sont :
 - un complexe terminal caudal comprenant la fusion des vertèbres préurale 1, urales 2 et 1, de l'arc neural de la vertèbre préurale 1 et du premier uroneural (5) (Fig. 3) ;
 - la perte d'un deuxième uroneural très long dépassant à l'avant la vertèbre préurale 1 (6) (Fig. 3). D'après TAVERNE (1981 : 974) *Aethalionopsis* présente, parmi les « Chanoidei », le stade le moins évolué du squelette caudal axial avec ses vertèbres urales 1 et 2 normales, non fusionnées, et la présence de 3 épuraux. Chez tous les « Chanoidei » fossiles, l'extrémité antérieure du premier uroneural dépasse la deuxième vertèbre préurale (il atteint la troisième vertèbre préurale chez *Aethalionopsis*). On compte trois uroneuraux (peut-être deux seulement chez *Rubiesichthys*) et on note la présence d'un arc neural court de la vertèbre urale 1. Le parhypural et les 6 hypuraux sont tous articulés aux vertèbres préurale 1 (pour le parhypural), urale 1 (pour les hypuraux 1 et 2) et urale 2 (pour les hypuraux 3 à 6) ; le premier hypural n'est pas décroché ;

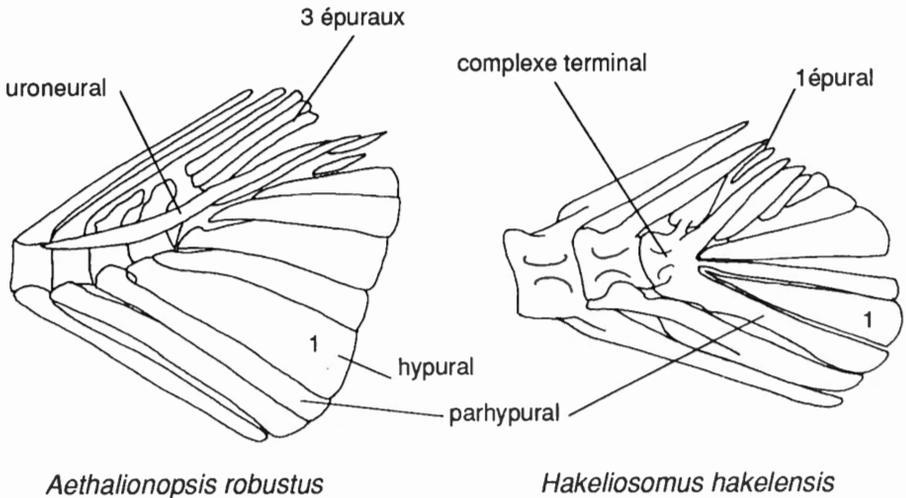


Fig. 3. — Squelette caudal axial : *Aethalionopsis robustus*, d'après TAVERNE, 1981 modifiée) ; *Hakeliosomus hakelensis* (d'après GAYET 1993b, modifiée).

- la perte des postcleithra (7). *Judeichthys* a été décrit (GAYET, 1985a : 76) comme possédant un postcleithrum. Si cette observation est exacte (il n'existe qu'un seul exemplaire et l'observation à ce niveau est difficile), cela oblige à faire apparaître le caractère 7 (perte des postcleithra) quatre fois (*Chanos*, Knériidae + Phractolaemidae, *Notogoneus*, *Gonorhynchus* et les Charitosomidae) ou de le faire réapparaître chez *Judeichthys* (ce qui est une hypothèse plus parcimonieuse). Il serait bon, avant de décider, de trouver et d'étudier plus de matériel. Néanmoins, nous verrons lors de la discussion sur *Ramallichthys* que cette disparition des postcleithra est en fait apparue plusieurs fois.

• *Chanos* se caractérise par une différenciation au niveau de l'organe épibranchial (8) (CHARDON, inédit).

• Les Gonorhynchoidei, les Kneriidae et les Phractolaemidae ont en commun des caractères que les formes précédentes et *Chanos* ne possèdent pas :

- la perte de l'épine du premier arc neural (FINK et FINK, 1981 : 304) (9) ;
- la tendance au développement des ailes du méséthmoïde (10) (Fig. 4) (GAYET, 1993b) ;
- la tendance à la disparition des ossifications des premiers basibranchial et pharyngobranchial (11) (FINK et FINK, 1981 : 304). Dans la mesure où il est impossible, jusqu'à présent, d'observer ce dernier caractère chez les formes fossiles, nous l'acceptons et supposons sa présence chez les Gonorhynchoidei fossiles pour des raisons de parcimonie.

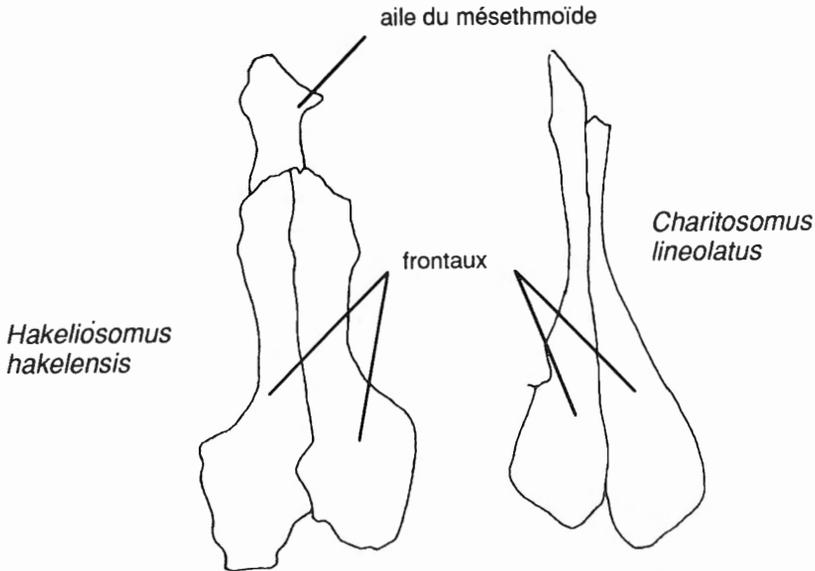


Fig. 4. — Partie médio-antérieure du neurocrâne en vue dorsale (d'après GAYET 1993b, modifiée).

• Les représentants du sous-ordre Gonorhynchoidei (Judeichthyidae, Charitosomidae et Gonorhynchidae) possèdent en commun quatre caractères que ne possèdent pas les « Chanoidei », les Kneriidae et les Phractolaemidae ; ce sont :

- un préopercule dont les deux branches de longueur inégale (la branche inférieure est toujours plus longue que la supérieure) forment entre elles un angle égal ou supérieur à 90° (12) alors qu'il est toujours inférieur à 90° chez les « Chanoidei » (Fig. 5). Les Kneriidae possèdent un préopercule dont l'angle des deux branches est nettement supérieur à 90° (LENGLET, 1974) mais les deux branches présentent une longueur égale ;

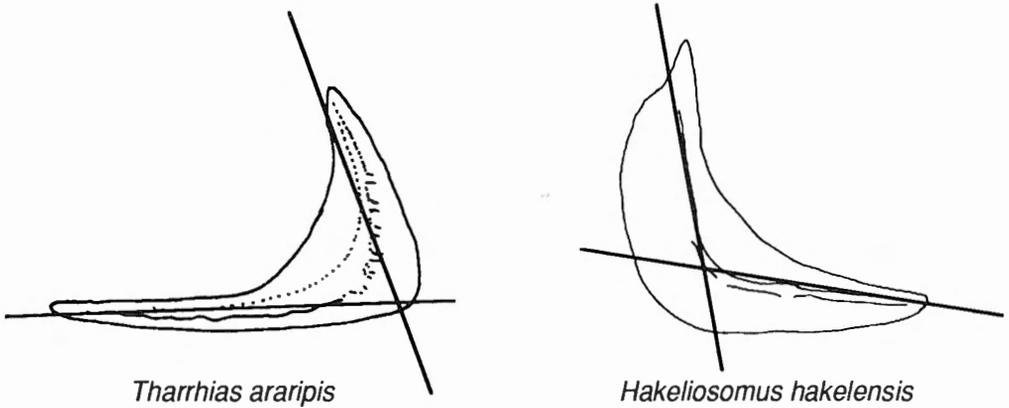


Fig. 5. — Préopercule. *Tharrhias araripis* (d'après PATTERSON, 1975 modifiée) ; *Hakeliosomus hakelensis* (d'après GAYET 1993b, modifiée).

- un hyomandibulaire dont la tête est toujours double et dont l'articulation se fait avec l'autosphénotique pour le processus antérieur et le ptérotique pour le processus postérieur (13) (GAYET, 1993b). Chez les « Chanoidei » la tête de l'hyomandibulaire est toujours simple, comme chez *Parachanos* (TAVERNE, 1981, fig. 10), *Tharrhias* (PATTERSON, 1975, fig. 6), *Rubiesichthys* (WENZ, 1984 : 279), *Chanos* : PASLEAU, 1974, fig. 16 ; FINK et FINK, 1981, fig. 8 ; obs. pers.) et l'articulation se fait avec l'autosphénotique et le ptérotique ; chez les Kneriidae *Kneria* et *Parakneria* (LENGLET, 1974 : 70), la tête articulaire est simple et l'articulation ne se fait qu'avec le ptérotique tandis que chez *Cromeria* (AUBENTON, 1961 : 138) elle se fait avec l'autosphénotique ;
- tous les représentants du sous-ordre Gonorhynchoidei, à l'exception de *Notogoneus*, possèdent en commun la présence de plaques dentées très développées, accolées à l'entoptérygoïde (14). Dans certains cas, il semble que ces plaques soient mobiles et non fixées sur cet os (GAYET, 1993b chez *Charitosomus major* ; PASLEAU, 1974 chez *Gonorhynchus gonorhynchus*), ce qui ne change rien au fait de leur présence. Ces dents sont supposées secondairement disparues chez *Notogoneus* (voir caractère 35) ;
- enfin, ils possèdent tous un opercule triangulaire que ne présentent pas les « Chanoidei » (15) ni les Kneriidae et les Phractolaemidae chez qui l'opercule a une forme quadrangulaire, aux angles postérieurs plus ou moins arrondis selon les genres (Fig. 6) (PATTERSON, 1975 ; TAVERNE, 1981). Le sousopercule est petit, triangulaire, et situé en position sub-horizontale, suivant le bord inférieur de l'opercule. Dans le sous-ordre Gonorhynchoidei, le bord inférieur de l'opercule est oblique (formant un angle d'au moins 45° par rapport au bord antérieur) et le sousopercule, plus développé, suit ce bord inférieur (GAYET, 1993b).
 - Les Kneriidae et les Phractolaemidae ont en commun :
 - une extension des ailes des ethmoïdes latéraux (16) (HOWES, 1985 : 301) ;

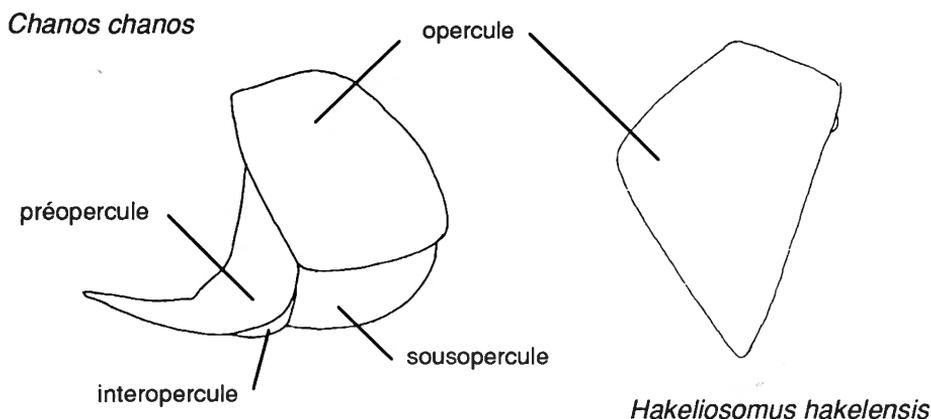


Fig. 6. — Opercule. *Chanos chanos* (d'après TAVERNE, 1981 modifiée ; *Hakeliosomus hakelensis* (d'après GAYET 1993b, modifiée).

— la mobilité du palatin (17). Chez *Chanos*, l'ectoptérygoïde présente une forme trifide (GAYET, 1986, fig. 21 ; PASLEAU, 1974, fig. 16) et non bifide comme observée par FINK et FINK (1981, fig. 8). Il est en effet formé par trois branches : la branche inférieure qui vient se plaquer sur le bord antérieur du carré, la branche supéro-antérieure qui vient s'articuler sous le palatin et la branche supéro-postérieure qui se développe le long du bord supérieur du carré (avec un certain recouvrement) et s'accôle au bord inférieur de l'entoptérygoïde. D'après PASLEAU (*op. cit.*) l'ectoptérygoïde peut présenter chez *Chanos* un développement extrême, la branche supéro-postérieure venant s'accoler aux bords inférieur du métaptérygoïde et antérieur du symplectique. Dans le sous-ordre des Gonorhynchoidei, plusieurs cas de figure se présentent. Chez *Judeichthys* (GAYET, 1985a, fig. 3), comme chez *Hakeliosomus* (GAYET, 1993b, fig. 8), la branche postérieure est absente ou quasi absente et on note une réduction importante de la branche supéro-antérieure qui peut se détacher du bord inférieur du palatin. Chez *Charitosomus* (*ibid.*, fig. 25) et chez *Charitopsis* (*ibid.*, fig. 41), l'ectoptérygoïde possède une branche supéro-postérieure qui, bien que très développée, ne connaît cependant pas le développement de celle de *Chanos*. Chez *Gonorhynchus*, la branche inférieure est très réduite et les deux branches supérieures connaissent un développement sub-égal (GAYET, 1986, fig. 20 ; CHARDON, inédit). Dans tous les cas cependant, la branche antérieure de l'ectoptérygoïde, quel que soit son développement, vient se glisser de manière plus ou moins importante sous le palatin, interdisant de ce fait tout mouvement du palatin, contrairement à ce qui s'observe chez les Cypriniformes chez qui le palatin, libre de contact avec l'ectoptérygoïde, est articulé à l'entoptérygoïde. Seule la disposition observée chez *Charitosomus* permettrait, si articulation il y a, un mouvement du palatin. Une telle mobilité a été signalée par FINK et FINK (1981 : 304) chez *Gonorhynchus* et les formes africaines d'eau douce. En fait, d'après CHARDON (inédit), le palatin de *Gonorhynchus* est lié à l'entoptérygoïde par une large zone cartilagineuse qui

vient se positionner parallèlement à lui et ne permet pas de mouvements. Dès lors, seules les formes africaines présentent une mobilité vraie de cet os.

En dehors de ces deux caractères, les Kneriidae (LENGLET, 1974, figs. 3, 4 ; AUBENTON, 1961, fig. 4) et les Phractolaemidae (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1961, fig. 12) présentent en commun une réduction du mésethmoïde largement séparé des ethmoïdes latéraux (18), que l'on observe aussi chez les Gonorhynchidae (CHARDON, inédit ; PERKINS, 1970, fig. 2) et que ne possèdent pas ni les autres « Chanoidei » ni les autres Gonorhynchoidei. Chez ces formes, il est, au contraire, très développé et vient au contact des ethmoïdes latéraux (GAYET, 1993b). Chez les Téléostens primitifs et chez les Cypriniformes considérés comme primitifs, le mésethmoïde, dont le développement est moindre que chez les formes fossiles du sous-ordre Gonorhynchoidei, entre largement en contact avec les ethmoïdes latéraux.

- Les représentants des Kneriidae forment un groupe monophylétique avec, selon Howes (1985 : 301) :

- un développement latéral très fort des ailes du mésethmoïde (19) ;
- une inclinaison ventrale du vomer (20) ;
- une extension rostrale (21).

- Les Phractolaemidae, reliés entre eux par des apomorphies des muscles de la mâchoire (Howes, 1985 : 299) (22), posent problème quant à leurs relations avec les Gonorhynchoidei et même avec les Kneriidae. Ils partagent avec *Gonorhynchus* une division du muscle A2, avec *Grasseichthys* (Kneriidae) seul, un allongement épineux de l'interopercule, avec les Kneriidae sauf *Grasseichthys*, une division du A1 originaire en partie du carré et avec *Kneria* seul, la possibilité d'utiliser l'air atmosphérique (Howes, 1985 : 299).

- Les Charitosomidae et les Gonorhynchidae possèdent en commun six caractères que ne possèdent pas *Judeichthys*, les Kneriidae, les Phractolaemidae et les « Chanoidei » :

- la fusion du second hypural à ce même complexe (23) (Fig. 3) ;
- la fusion du parhypural au complexe caudal terminal (24) (Fig. 3) ;
- l'allongement et le rétrécissement médian des frontaux (25) (moins marqué chez *Hakeliosomus*) (GAYET, 1993b) (Fig. 4) ;
- la perte du processus antérieur de l'hyomandibulaire (26). Un processus antérieur à l'hyomandibulaire est connu avec un développement variable, chez *Tharrhias*, *Chanos*, *Judeichthys* (formes chez qui l'hyomandibulaire est bien préservé). Un processus semblable est présent chez *Ramallichthys* (GAYET, 1986, fig. 26), *Chanoïdes* (PATTERSON, 1984b, fig. 5), chez certains Cypriniformes (SAWADA, 1982, fig. 28). FINK *et al.* (1984 : 1036) signalent sa présence de façon variable chez certains Clupeomorphes, Salmonidae, Characiformes et Siluriformes. Chez tous les Gonorhynchoidei, à l'exception de *Judeichthys*, l'hyomandibulaire possède une fine plaque osseuse antérieure très développée ;
- la présence d'un interhyal ossifié (27). Nous avons noté la présence d'un interhyal ossifié chez *Hakeliosomus* comme chez *Gonorhynchus*. L'observation n'a pas été possible chez les autres formes fossiles. Une telle ossification est absente chez les Kneriidae et les Phractolaemidae ainsi que chez les « Chanoidei »

(MCALLISTER, 1968 : 46-47). La présence de cette ossification, difficile à déceler chez les formes fossiles, est supposée chez *Charitosomus* et chez *Charitopsis* (GAYET, 1993b) et considérée comme synapomorphie reliant les Charitosomidae aux Gonorhynchidae;

— des écailles striées particulières (28).

• *Judeichthys*, et lui seul, présente, la fusion des deux premiers hypuraux (29), l'ensemble s'articulant au complexe terminal. Chez *Gonorhynchus*, les deux premiers hypuraux apparaissent soudés entre eux mais ils sont fusionnés au complexe terminal.

• Les Charitosomidae présentent un processus rétroarticulaire inférieur très développé (30) (GAYET, 1993b) que ne possèdent pas les Gonorhynchidae.

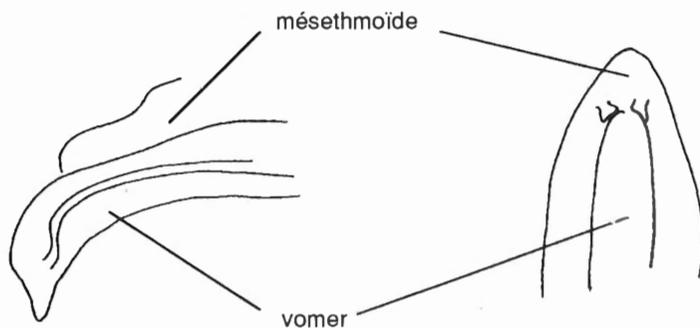
La séparation du genre *Charitosomus* en *Hakeliosomus* et *Charitosomus* (Gayet, 1993b) modifie les relations phylogénétiques des formes libanaises entre elles telles que les avaient supposées Gayet (1993a : 261).

• *Charitosomus* et *Charitopsis* présentent :

— un sousopercule épineux (31) (Gayet, 1993b, fig. 26 et 40) que ne possède pas *Hakeliosomus* ;

— un processus rétroarticulaire supérieur (32) (*ibid.*, fig. 23 et 42) ;

— un rapport de position mésethmoïde-vomer inverse de celle des autres Gonorhynchiformes (GAYET, 1993b), c'est-à-dire que le mésethmoïde dépasse ici largement le vomer vers l'avant (33) (Fig. 7) ;



Hakeliosomus hakelensis

Charitopsis spinosus

Fig. 7. — Partie antérieure du museau. *Hakeliosomus hakelensis* en vue latérale (d'après GAYET, 1993b modifiée); *Charitopsis spinosus* en vue ventrale (d'après GAYET 1993b, modifiée).

• *Charitopsis* se sépare de tous les autres genres par son opercule à huit épines (34) (GAYET, 1993a, b)

• *Charitosomus* présente un allongement excessif de la tête et du corps (35) (GAYET, 1993b).

• Les Gonorhynchidae (*Notogoneus* et *Gonorhynchus*) ont une tête recouverte d'écaillés (36) alors qu'elle est nue chez les Charitosomidae, des écaillés frangées sur leur bord postérieur (GRANDE, 1984, fig. II-53) (37) et la réduction du méséthmoïde (caractère 18 apparu parallèlement chez les Kneriidae et les Phractolaemidae).

• *Notogoneus* possède deux caractères uniques :

— un sousopercule incisé (38) ;

— la perte des plaques dentées endoptérygoïdiennes (39).

• *Gonorhynchus* est le seul à présenter une fusion des frontaux en un frontal unique (40).

FINK et FINK (1981 : 304) avaient relié les formes africaines d'eau douce (Kneriidae et Phractolaemidae) à *Gonorhynchus* par la réduction de l'ectoptérygoïde et la mobilité du palatin, caractère qui apparaît parallèlement chez les Cypriniformes et que nous avons limité aux seuls Kneriidae et Phractolaemidae (17), ainsi que par la fusion des arcs neuraux et des parapophyses aux vertèbres, caractère que nous considérons comme une convergence chez les formes actuelles (41).

Problème du genre *Ramallichthys*

Ramallichthys orientalis (GAYET, 1982) du Cénomanien inférieur de Rammallah (Monts de Judée) pose plusieurs problèmes (GAYET, 1986) que l'étude phylogénétique des Gonorhynchiformes, réalisée ici, ne résout pas totalement dans l'état de nos connaissances.

Ce genre avait été considéré tout d'abord comme un Ostariophysaire *incertae sedis* (GAYET, 1982) puis en 1986 le même auteur montrait les problèmes posés par ce genre dans la mesure où la base de travail restait, en l'état, le cladogramme de FINK et FINK (1981) sur la phylogénie des Ostariophysi. Si on admettait ce cladogramme pour vrai et unique, *Ramallichthys* qui présentait des synapomorphies de Cypriniformes ne pouvait être considéré que comme un représentant de cet ordre.

En effet, *Ramallichthys* est sans conteste un Ostariophysaire puisqu'il possède les caractères proposés par FINK et FINK (1981) et acceptés (PATTERSON, 1984a ; GAYET, 1986), bien que nous réitérons notre remarque selon laquelle un super-ordre de l'importance des Ostariophysi est basé sur cinq caractères seulement dont trois ne sont que des disparitions d'os, caractères que l'on peut retrouver dans d'autres groupes non directement liés à lui (voir p. 170).

Par rapport aux Gonorhynchiformes tels que définis ici, *Ramallichthys* partage les caractères suivants :

• avec tous

(1) un prémaxillaire latéral au maxillaire ;

(2) la réduction du septum interorbitaire ;

• avec tous sauf *Aethalionopsis*

(3) la réduction des pariétaux ;

(4) l'élargissement de la troisième côte pleurale ;

• avec tous sauf *Aethalionopsis* et le groupe-*Tharrhias* :

(5) un complexe terminal (PU1 + U2 + U1 + Un + nPU1) ;

(6) la perte d'un second uroneural dépassant la vertèbre préurale 1.

Il ne possède pas, comme *Judeichthys*, le caractère (7) à savoir la perte des postcleithrums (mais voir p. 177).

- avec les Kneriidae-Phractolaemidae et les Gonorhynchoidei :

(9) la perte de l'épine neurale du premier arc neural ;

(10) la tendance au développement latéral des ailes du mésethmoïde ;

(11) ? ce caractère (disparition des ossifications des premiers basibranchial et pharyngobranchial), non observable chez les formes fossiles étudiées, a été supposé chez elles ; il peut donc également être supposé chez *Ramallichthys*.

- avec les Gonorhynchoidei seuls :

(12) l'angle des deux branches du préopercule supérieur à 90° ;

(13) une tête de l'hyomandibulaire double à articulation autosphénotique-ptérotique ;

(14) des plaques dentées liées (ou non ?) à l'entoptérygoïde et au basihyal.

Il ne possède pas le caractère (15) : opercule triangulaire.

- avec les Gonorhynchoidei et les Charitosomidae, il partage le caractère (23) (fusion du second hypural au complexe axial terminal), caractère que ne possède pas *Judeichthys*, mais ne possède pas les autres caractères (24-28)

- avec les Charitosomidae

(30) le développement marqué du processus rétroarticulaire inférieur.

Si l'on s'en tient à ces caractères Gonorhynchiformes, on constate donc que *Ramallichthys* pourrait être considéré comme le groupe-frère plésiomorphe des Gonorhynchoidei à la condition seulement de faire apparaître deux fois les caractères (23) (fusion du second hypural au complexe terminal) et (30) (présence d'un processus rétroarticulaire inférieur développé). Il resterait néanmoins le problème de la disparition du postcleithrum (7) qu'il conviendrait alors de faire apparaître trois fois : chez *Chanos*, chez les Kneriidae-Phractolaemidae et chez les Gonorhynchoidei.

Néanmoins, le problème des relations phylogénétiques de *Ramallichthys* reste entier si on accepte la phylogénie des Ostariophysi telle qu'elle est définie par FINK et FINK (1981). En effet, *Ramallichthys* présente une modification des éléments neuraux antérieurs (Fig. 8) qui le sépare de tous les Gonorhynchiformes et qui, si on se limite à cet ordre, apparaît comme une apomorphie de ce genre. Le fonctionnement de cette structure a été considéré comme une transmission non-webérienne à l'image de celles de *Chanos* et de *Gonorhynchus* (GAYET et CHARDON, 1987 : 39). Il est vrai que l'étude des modifications des vertèbres antérieures des Gonorhynchoidei tels que *Hakeliosomus* et *Charitosomus* (GAYET, 1993b) montre une certaine variation dans la forme principalement des deux premiers arcs neuraux et supraneurax (Fig. 9), ressemblant à autant d'essais « avortés » pour en arriver aux formes actuelles chez qui la régularité des éléments neuraux est de mise. Néanmoins, force est de constater que l'état de modification des éléments neuraux des premières vertèbres de *Ramallichthys*, plus spécialisé que celui des Gonorhynchiformes, y compris celui de *Hakeliosomus*, représente aussi le (un ?) stade plésiomorphe des Otophysi. Considérant que l'appareil de Weber n'a pas dû se former dans son état actuel

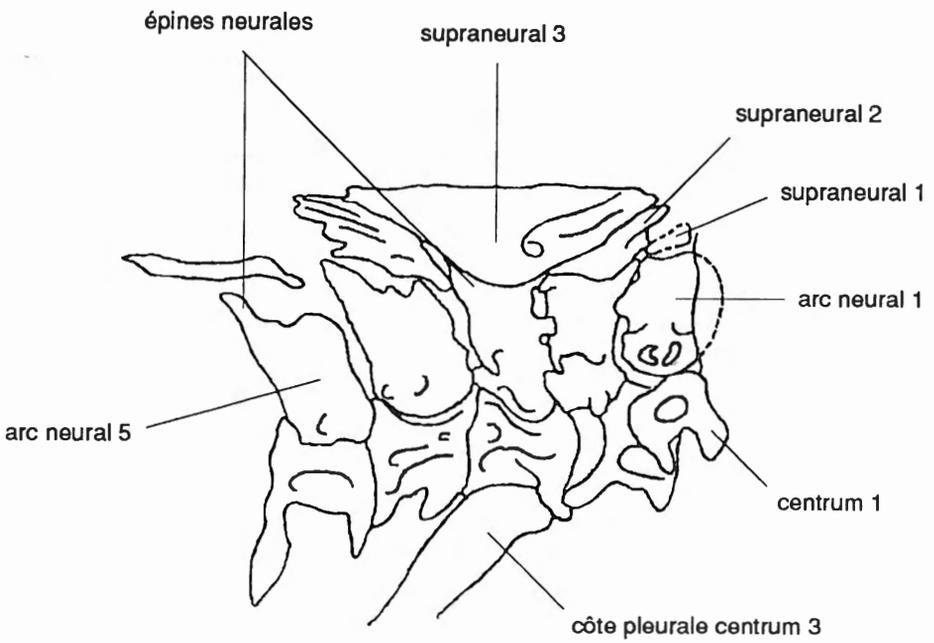


Fig. 8. — Vertèbres antérieures de *Ramallichthys orientalis* (d'après GAYET, 1986 modifiée).

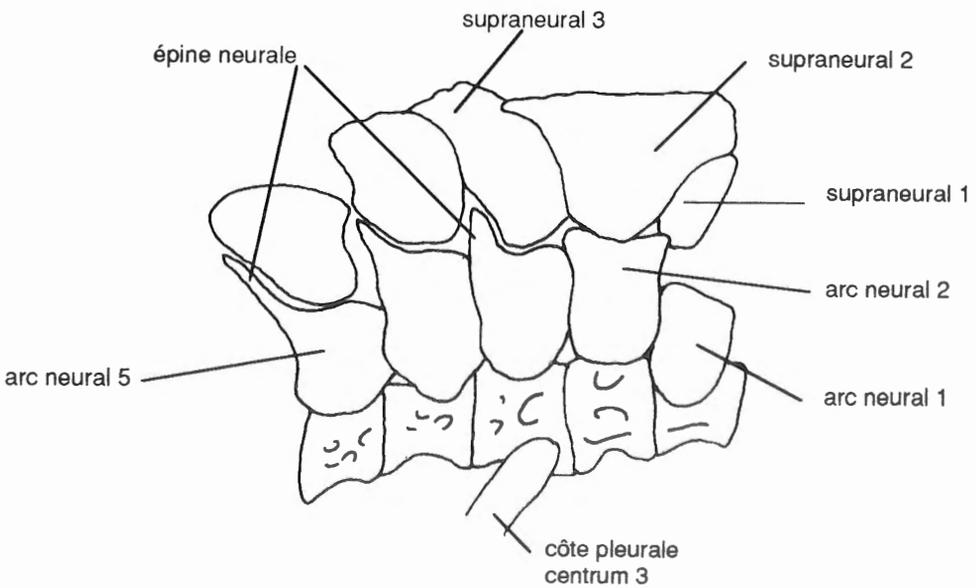


Fig. 9. — Vertèbres antérieures d'*Hakeliosomus hakelensis* (d'après GAYET 1993b, modifiée).

(c'est-à-dire tel qu'il se présente chez les différents groupes d'Otophysi actuels) mais que des états intermédiaires, fonctionnant différemment selon leurs possibilités (GAYET et CHARDON, 1987), ont existé, cela signifie que l'appareil de Weber, tel qu'il est connu actuellement ne représente pas une synapomorphie des Otophysi *sensu lato* c'est-à-dire incluant formes fossiles et actuelles. Il est inconcevable que vingt éléments différents (supraneuraux, arcs neuraux, vertèbres, parapophysés et côtes pleurales de quatre centra) sans parler des parties molles, se soient modifiés simultanément pour former un appareil de Weber parfaitement fonctionnel et identique à l'actuel, même s'il est admis que la nature fait des sauts (lesquels ne sont peut-être, dans certains cas, que le fruit de notre ignorance). Quelques fossiles sont là pour confirmer cette hypothèse : *Lusitanichthys* (GAYET 1981, 1985b), *Salminops* (Gayet 1985b, 1985c), *Chanoides* (PATTERSON 1984b), d'autres seront probablement découverts. D'ailleurs, nous répétons une remarque déjà faite (GAYET, 1986), si on considère l'appareil de Weber comme un tout indissociable au niveau des Otophysi, pourquoi le fragmenter en plusieurs synapomorphies à ce niveau comme l'ont fait FINK et FINK (1981) ?

PATTERSON (1984b : 453), critiquant GAYET (1986), décèle « an example of a familiar syndrome, the paleontologist desires to propose that Recent groups are polyphyletic, and that structures characterizing them, ..., have evolved more than once ». Or, fonder des cladogrammes uniquement sur les formes actuelles en évacuant les documents fossiles peut être confortable mais semble aberrant. Les formes fossiles ayant précédé les actuelles entretiennent avec celles-ci des relations à préciser puisque ces dernières en découlent. Il est, dès lors, simplificateur et non objectif de postuler *a priori* que toutes les formes actuelles sont directement reliées entre elles et de considérer ainsi toutes les formes fossiles comme des plésions. Ainsi, s'il est relativement facile à PATTERSON (1984a) de placer *Tharrhias* comme plésion des Chanidae, il lui est nécessaire, pour placer *Chanoides* comme plésion des Otophysi (PATTERSON, 1984b) d'éliminer certains caractères comme « non-homologous ». Il rejette ainsi le caractère « hypural 1 décroché » (synapomorphie des Characiformes **parce que** *Chanoides* ne possède pas les autres synapomorphies de cet ordre). Quant à *Lusitanichthys*, il le considère comme étant simplement un Otophyi mais non pas comme un characiforme ou un Characiphysi ; or, cela oblige à considérer (si on conserve les synapomorphies des Characiphysi et des Characiformes telles que définies) comme non-homologues trois caractères de Characiphysi (raccourcissement des trois premiers centra, articulation du vomer postérieur au méséthmoïde, articulation du prémaxillaire) et deux caractères de Characiformes (ouverture de la fosse temporale, hiatus à la partie distale du premier hypural) (GAYET, 1985b : 114-115). Ainsi également, *Salminops*, découvert depuis la publication de PATTERSON (GAYET, 1985b), possède des synapomorphies des Characiformes telles que définies par FINK et FINK (1981) mais ne possède pas toutes celles des Characiphysi ni même des Otophysi. *Ramallichthys*, dont l'étude détaillée (GAYET, 1986) n'était pas encore publiée lors de la description de *Chanoides* (PATTERSON 1984b), est considéré comme « less otophysan-like than *Chanoides* » (p. 453). Pour cela, il faut ne pas tenir compte de la présence, chez ce taxon, d'un kinéthmoïde, de pré-éthmoïdes, d'un processus dorso-médian du palatin et de la tendance à la formation d'une articulation pala-

tino-entoptérygoïdienne, caractères considérés comme synapomorphies des Cypriniformes ou considérer ces caractères comme non homologues. Il est vrai qu'un kinethmoïde est également présent chez *Chanoïdes*, considéré par PATTERSON (1984b) comme non homologue, ainsi qu'une articulation palato-entoptérygoïdienne, et que le processus dorso-médian du palatin est au moins présent, et bien développé, chez *Hakeliosomus* et chez *Charitosomus* (GAYET, 1993b, fig. 9 et 24). Par ailleurs, on peut remarquer que plusieurs caractères rencontrés chez *Ramallichthys* et chez les Gonorhynchoidei, mais non chez les « Chanoïdes » à l'exception de *Chanos*, se retrouvent chez les Cypriniformes et/ou les Characiformes, comme la formation d'un complexe axial terminal, puis la fusion du second hypural à ce complexe, la perte d'un long uroneural accolé latéralement à la vertèbre préurale 1, ou encore la réduction du nombre de postcleithra.

Mettre *Aethalionopsis* et le groupe « *Tharrhias* » comme plésion des Ostariophysi obligerait à faire apparaître trois fois (ou deux fois selon les caractères) les synapomorphies définies pour les Gonorhynchiformes, y compris la réduction des pariétaux.

En conclusion, si les Gonorhynchiformes n'étaient pas considérés comme des Ostariophysi, *Ramallichthys* serait mis presque sans problème comme groupe-frère plésiomorphe des Gonorhynchoidei, puisque seuls les caractères (23) : fusion du second hypural au complexe axial terminal et (30) : développement exagéré du processus rétroarticulaire inférieur, apparaissent parallèlement chez d'autres Gonorhynchiformes (Fig. 1). Dans ces conditions, les caractères comme la modification des éléments neuraux des premières vertèbres, d'un kinethmoïde et de pré-ethmoïdes, seraient considérés comme non homologues de ceux des Cypriniformes et pourraient être considérés comme apomorphies de *Ramallichthys*.

Mais si on maintient les Gonorhynchiformes dans les Ostariophysi, l'apparition chez *Ramallichthys* de caractères considérés comme des synapomorphies chez les Cypriniformes (et eux seuls au sein des Ostariophysi) repose, si on ne veut pas modifier les synapomorphies des Otophysi et plus particulièrement celles des Cypriniformes, le problème de la position phylogénétique de ce taxon.

Enfin, le cladogramme (Fig. 10) replacé en fonction de la stratigraphie mérite quelques remarques. On constate, en effet, qu'à l'exception de *Chanos* et des formes d'eau douce africaines, le cladogramme suit la stratigraphie. *Aethalionopsis* et le groupe-*Tharrhias* du Crétacé inférieur apparaissent comme les formes plésiomorphes ; la spécialisation des Gonorhynchoidei évolue parallèlement à la chronologie avec « apparition » dans le cladogramme des formes du Crétacé supérieur (Judeichthyidae et Charitosomidae), puis du Tertiaire (*Notogoneus*) et enfin actuelles avec les Gonorhynchidae. Le seul anachronisme se situe au niveau de *Chanos*, des Kneriidae et des Phractolaemidae. Néanmoins, il serait fort intéressant de découvrir des formes fossiles correspondant à ces lignées ; le genre *Chanos* est connu à l'état fossile mais sa mauvaise préservation ne permet pas d'étudier les caractères nécessaires à une comparaison. Il est probable que *Chanos* et les formes d'eau douces africaines ne sont que l'aboutissement de longues lignées apparues au moins au Crétacé inférieur.

Cela vient confirmer encore, s'il en était besoin, la nécessité de prendre en compte les données paléontologiques dans l'élaboration et la compréhension des cladogrammes.

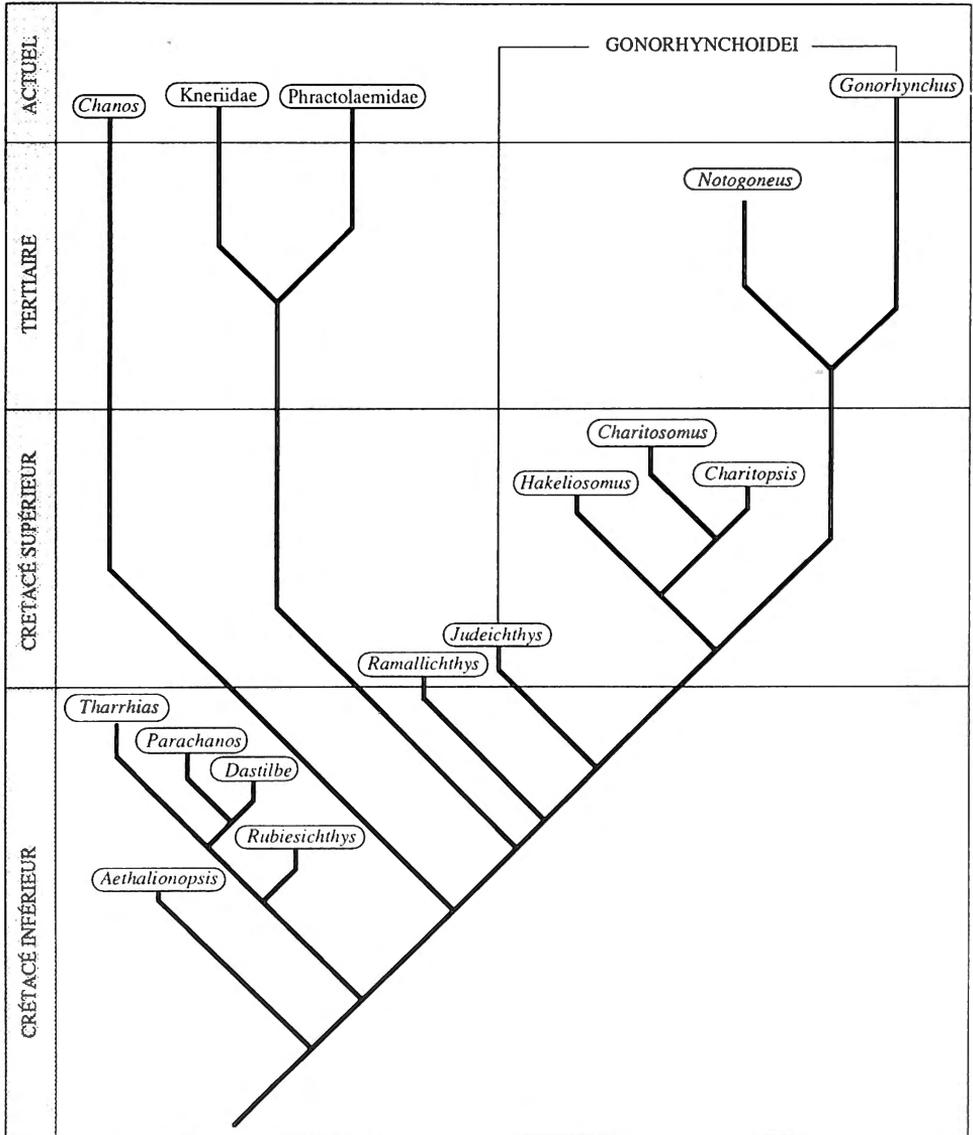


Fig. 10. — Cladogramme des Gonorhynchiformes en fonction de la stratigraphie.

RÉFÉRENCES

- AUBENTON, F. D' (1961) — Morphologie du crâne de *Cromeria nilotica occidentalis* DAGET 1954. *Bull. IFAN*, 23, sér. A (1) : 131-164.
- ARAMBOURG, C. et D. SCHNEEGANS (1935) — Poissons fossiles du Bassin sédimentaire du Gabon. *Ann. Paléont.*, 24 : 139-160.
- BASSANI, F. (1879) — Vorläufige Mittheilungen über die Fischfauna der Insel Lesina. *Verhandl. K. k.; Geol. Reichs.*, 8 : 161-168.
- BLOT, J. (1978) — Les Apodes fossiles du Monte Bolca. *Studi e Ricerche sui giacimenti Terziari di Bolca, Verona*, III : 1-260.
- BRITO, P. M. et S. WENZ (1990) — O endocrânio de *Tharrias* (Teleostei, Gonorhynchiformes) do Cretáceo inferior da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *Actas 1º Simp. Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste Crato* : 375-382.
- CHABANEAU, P. (1931) — Affinités morphologiques, répartition stratigraphique et géographique des poissons fossiles et actuels de la famille des Gonorhynchidés. *Bull. Soc. géol. France*, 5, 1 : 497-517, Paris.
- CHARDON, M. (1968) — Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Ann. Mus. R. Af. centr.*, 169 : 1-277.
- FINK, S. V. et W. L. FINK (1981) — Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *J. Linn. Soc. London*, 72 (4) : 297-353.
- FINK, S. V., P. H. GREENWOOD et W. L. FINK (1984) — A critique of recent work on fossil ostariophysan fishes. *Copeia* 1984 (4) : 1033-1041.
- GAUDANT, J. (1981) — Contribution de la paléoichthyologie continentale à la reconstitution des paléoenvironnements cénozoïques d'Europe occidentale : approche systématique, paléoécologique, paléogéographique et paléoclimatologique. Thèse Dc d'Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris, inédit.
- GAUDANT, M. (1978) — Recherches sur l'anatomie, la systématique et la phylogénie des Ctenothrissiformes et des Pattersonichthyiformes du Cénomanién du Liban (Poissons, téléostéens). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, sér. C, Sciences de la Terre, 41 : 1-124.
- GAYET, M. (1981) — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomaniénne du Portugal. II — Les Ostariophysii. *Comun. Serv. géol. Portugal*, 67 (2) : 173-190.
- GAYET, M. (1982) — Cypriniformes ou Gonorhynchiformes? *Ramallichthys* nouveau genre du Cénomanién inférieur de Ramallah (Monts de Judée). *C. r. Acad. Sci., Paris*, 295, 2 : 405-407.
- GAYET, M. (1985a) — Gonorhynchiformes nouveau du Cénomanién inférieur marin de Ramallah (Monts de Judée) : *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. (Teleostei, Ostariophysii, Judeichthyidae nov. fam.). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4^e sér., 7, sect. C, 1 : 65-85.
- GAYET, M. (1985b) — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomaniénne du Portugal. Troisième partie : complément à l'étude des Ostariophysii. *Comun. Serv. géol. Portugal*, 71 (1) : 91-118.
- GAYET, M. (1985c) — Rôle de l'évolution de l'appareil de Weber dans la phylogénie des Ostariophysii suggéré par un nouveau Characiformes du Cénomanién supérieur marin du Portugal. *C. r. Acad. Sci., Paris*, II, 300 (17) : 895-898.

- GAYET, M. (1986) — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanién inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysii. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, nouv. sér., sér. C., Sciences de la Terre, **51** : 1-81.
- GAYET, M. (1989) — Note préliminaire sur le matériel paléichthyologique éocétacique du Rio Bonito (sud de Bata, Guinée Equatoriale). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4^e sér., 11, sect. C **1** : 21-31.
- GAYET, M. (1993a) — Nouveau genre de Gonorhynchidae du Cénomanién inférieur marin de Hakel (Liban). Implications phylogénétiques. *C. r. Acad. Sci., Paris*, II, **431** : 57-163.
- GAYET, M. (1993b) — Gonorhynchiformes du Crétacé supérieur. Systématique, paléogéographie. *Doc. lab. Geol. Lyon*, **126** : 1-128.
- GAYET, M. et M. CHARDON (1987) — Possible otophysic connections in some fossil and living ostariophysan fishes. *Proc. V. Congr. europ. Ichthyol.* : 31-42.
- GAYET, M. et F. J. MEUNIER (1991) — Première découverte de Gymnotiformes fossiles (Pisces, Ostariophysii) dans le miocène supérieur de Bolivie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **313**, 2 : 471-476
- GAYET, M., F. J. MEUNIER et F. KIRSCHBAUM (sous presse) — Etude phylogénétique des Gymnotiformes (Ostariophysii) actuels et fossiles, *Cybiium*.
- GERY, J. (1964) — Une nouvelle famille de poissons dulçaquicoles africains : les Grasseichthyidae. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **259** (25) : 4805-4807.
- GRANDE, L. (1984) — Paleontology of the Green River Formation, with a review of the fish fauna. *Bull. Geol. Surv. Wyoming*, **63**, 2nd edit. : 1-333.
- GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN et G. S. MYERS (1966) — Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **131** (4) : 341-455.
- HILLS E. S. (1934) — Tertiary Fresh Water Fishes from Southern Queensland. *Mem. Queensl. Mus.*, **10** : 157-174.
- HOWES, G. J. (1985) — Cranial muscles of gonorhynchiform fishes, with comments on generic relationships. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, **49** (2) : 73-303.
- KINDRED, J. E. (1919) — The skull of *Amiurus*. *Illin. Biol. Monogr.*, **5** : 3-120.
- LAUDER, G. V. et K. F. LIEM (1983) — The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **150** (3) : 95-197.
- LENGLET, G. (1974) — Contribution à l'étude ostéologique des Kneriidae. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, **104** : 51-103.
- MCALLISTER, D. E. (1968) — Evolution of branchiostegals and classification of Teleostome fishes. *Bull. Nat. Mus. Canada*, **221** : XIV + 239.
- MEUNIER, F. J. et M. GAYET (1991) — Premier cas de morphogenèse réparatrice de l'endosquelette caudal d'un poisson gymnotiforme du Miocène supérieur bolivien. *Geobios*, **13** : 223-230.
- MONOD, Th. (1963) — Sur quelques points de l'anatomie de *Gonorhynchus gonorhynchus* (Linné 1766). *Mém. IFAN*, **68**, Mélanges ichthyol. : 255-296.
- NELSON, G. (1967) — Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *J. Zool.*, **153** : 71-89.
- OLIVERAS, A. F. DE (1978) — O gênero *Tharrias* no Cretáceo da Chapada do Araripe. *Anal. Acad. brasil. Ciênc.*, **50** (4) : 537-552.
- PATTERSON, C. (1975) — The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, **88** : 156-173.

- PATTERSON, C. (1984a) — Family Chanidae and other Teleostean fishes as Living fossils. In : *Living fossils*, ELDREDGE, N. and S. M. STANLEY (Eds.), Springer-Verlag, New-York : 132-139.
- PATTERSON, C. (1984b) — *Chanoides*, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei, Ostariophysii). *J. Vert. Paleont.*, **4** (3) : 430-456.
- PERKINS, Ph. L. (1970) — *Notogoneus osculus* COPE, an Eocene fish from the Wyoming (Gonorhynchiformes, Gonorhynchidae). *Postilla*, **147** : 1-18.
- RADOVČIČ, J. (1975) — Some new Upper Cretaceous Teleosts from Yugoslavia with special reference to localities, geology and palaeoenvironment. *Palaeont. Jugoslavia*, **17** : 1-55.
- ROSEN, D. E. et P. H. GREENWOOD (1970) — Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorhynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, **2428** : 1-25.
- SANTOS, R. DA SILVA (1947) — Uma redescoberta de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o gênero *Dastilbe*. Notas prelim. *Est. Div. Geol. Min. DNPM.*, **42** : 1-7.
- SAWADA, Y. (1982) — Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidae, Cypriniformes). *Mem. Fac. fisheries, Hokkaido University*, **28** : 63-223.
- SIGNEUX, J. (1961) — Sur quelques poissons fossiles du Bassin Parisien. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **8** : 417-423.
- TAVERNE, L. (1974) — Sur l'origine des téléostéens Gonorhynchiformes. *Bull. Soc. belge, Géol.*, **83** (1) : 55-60.
- TAVERNE, L. (1974) — *Parachanos* ARAMBOURG et SCHNEEGANS (Pisces Gonorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Gabon et de Guinée Equatoriale et l'origine des Téléostéens Ostariophysii. *Rev. Zool. Afr.*, **88** (3) : 683-688.
- TAVERNE, L. (1981) — Ostéologie et position systématique d'*Aethalionopsis robustus* (Pisces, Teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considérations sur les affinités des Gonorhynchiformes. *Bull. Classe Sci.*, **68** (1981-12) : 958-982.
- TAVERNE, L. (1984) — A propos de *Chanopsis lombardi* du Crétacé inférieur du Zaïre (Teleostei, Osteoglossiformes). *Rev. Zool. Afr.*, **98**, 3 : 578-590.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D. F. E. (1961) — Existence d'une vessie natatoire pulmonaire chez *Phractolaemus ansorgi* Blgr. *Rev. Zool. Bot. africaine*, **59**, 3-4 : 364-366.
- VON DER MARK, W. (1885) — Fische der Oberen Kreide Westfalen. *Palaeontographica*, **31** : 32-35.
- WEILER (1963) — Die Fischfauna der Tertiäres im Oberrheinischen Graben des Mainzer Beckens. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, **504** : 1-75.
- WENZ, S. (1984) — *Rubiesichthys gregalis* n. g., n. sp., Pisces Gonorhynchiformes, du Crétacé inférieur du Montsec (province de Lérida, Espagne). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4^e sér., **6**, sect. C (3) : 275-285.
- WOODWARD, A. S. (1896) — Extinct fishes of the family Gonorhynchidae. *Proc. Zool. Soc. London* : 500-504.
- WOODWARD, A. S. (1898) — Notes on some type specimens of Cretaceous fishes from Mount Lebanon in the Edinburgh Museum of Science and Art. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, **2** : 405-414.
- WOODWARD, A. S. (1901) — *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (nat. Hist.)*, art IV, xxxviii + 636 pp.