

**DESCRIPTION DE L'APPAREIL DE WEBER
DU TÉLÉOSTÉEN CRÉTACÉ MARIN
CLUPAVUS MAROCCANUS
ET SES IMPLICATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES**

par

LOUIS TAVERNE

Université Libre de Bruxelles (U.L.B.), Faculté des Sciences,
Laboratoire de Zoologie systématique et d'Ecologie animale (160/13),
50 avenue F. Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique)

RÉSUMÉ

L'auteur décrit l'appareil de Weber du téléostéen crétacé marin *Clupavus maroccanus* et commente les relations phylogénétiques de *Clupavus* au sein des Ostariophysi et avec trois autres Otophysi marins archaïques, *Lusitanichthys*, *Chanoides* et *Salminops*.

Mots clefs : *Clupavus maroccanus*, appareil de Weber, Otophysi archaïques, phylogénie.

**Description of the Weberian apparatus
of the marine Cretaceous teleost *Clupavus maroccanus*
and its bearing on the phylogeny**

SUMMARY

The author describes the Weberian apparatus of the marine Cretaceous teleost *Clupavus maroccanus* and debates about the phylogenetic relationships of *Clupavus* within the Ostariophysi and with three other archaic marine Otophysi, *Lusitanichthys*, *Chanoides* and *Salminops*.

Key words : *Clupavus maroccanus*, Weberian apparatus, archaic Otophysi, phylogeny.

INTRODUCTION

Clupavus Arambourg, 1950 est assurément l'un des téléostéens crétacés les plus controversés quant à sa position systématique.

A l'origine, ARAMBOURG (1950, 1954) et LEHMAN (1966) incluaient dans ce genre toutes les petites espèces téléostéennes primitives du Crétacé connues à l'époque et considéraient *Clupavus* comme une forme de transition entre les Leptolepidae et les

Clupéiformes de la sous-famille des Dussumieriinae. BERTIN et ARAMBOURG (1958) érigeèrent même pour lui la famille des Clupavidae qu'ils situaient au sein du sous-ordre des Clupeiodei.

Toutefois, ces attributions ne reposaient pas sur des bases anatomiques solides. PATTERSON (1970) et TAVERNE (1973 a, b, 1975 a, b, 1976, 1977, 1982) montrèrent l'extrême hétérogénéité du genre *Clupavus*. Aujourd'hui, l'espèce-type *Clupavus maroccanus* Arambourg, 1968 du Cénomanién marin du Djebel Tselfat (Maroc) est généralement regardée comme la seule espèce valide du genre.

Clupavus maroccanus est un petit téléostéen, assez mal préservé, connu par trente-cinq exemplaires complets ou fragmentaires conservés dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris.

TAVERNE (1973 a, 1977) en a décrit le squelette et l'a reconstitué selon un modèle clupéoïde. Il a inclus les Clupavidae dans le sous-ordre des Clupeiodei mais sans les apparenter plus particulièrement aux Dussumieriinae. Les conclusions de TAVERNE (1977) reposaient essentiellement sur l'anatomie du complexe urophore et sur l'identification d'un *recessus lateralis*.

Par la suite, GAYET (1981) a critiqué l'interprétation de TAVERNE (1977) et a rapporté l'existence d'un appareil de Weber chez *Clupavus maroccanus*, ce qui en faisait automatiquement un représentant du vaste groupe des Otophysi *sensu* ROSEN et GREENWOOD, 1970.

J'ai voulu tester cette hypothèse de parenté proposée par GAYET (1981) et j'ai donc repris l'étude du matériel concerné. Force m'a été de constater qu'un appareil de Weber existait bien chez *Clupavus maroccanus*, quoique quelque peu différent dans son anatomie du schéma proposé par GAYET (1981, fig. 15, p. 185), et que ce poisson appartenait donc effectivement au super-ordre des Otophysi et non pas aux Clupeiodei comme je l'avais pensé jusqu'alors.

Le présent travail sera donc essentiellement consacré à l'étude de cet appareil de Weber de *Clupavus maroccanus* et à ses implications sur la phylogénie des Otophysi. Je ne rappellerai que brièvement l'ostéologie générale de *Clupavus maroccanus*, insistant plutôt sur quelques détails qui ne figurent pas dans ma description précédente (TAVERNE, 1977) ou en rectifiant certaines erreurs. Je comparerai aussi *Clupavus maroccanus* avec quelques Otophysi fossiles archaïques récemment découverts.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

J'ai revu l'intégralité du matériel de *Clupavus maroccanus* récolté au Djebel Tselfat (Maroc) et conservé dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris (cf. les listes publiées dans ARAMBOURG, 1954, p. 26 et TAVERNE, 1977, p. 699). Il me faut encore préciser qu'entre mes premiers examens de ce matériel qui se sont échelonnés de 1969 à 1974 et ma récente révision de 1987, j'ai pu constater que les étiquettes numérotées de plusieurs spécimens avaient été interchangées.

Mon étude a été menée au moyen d'un stéréomicroscope WILD M5. Certains détails anatomiques ont été observés sous immersion dans l'eau. Les dessins ont été réalisés au moyen d'une chambre claire (camera lucida).

ÉTUDE OSTÉOLOGIQUE DE CLUPAVUS MAROCCANUS

Le crâne

La voûte crânienne (Fig. 1) est formée par de grands frontaux et de vastes pariétaux. Ces derniers sont séparés l'un de l'autre par une longue fontanelle fronto-occipitale, ainsi qu'on peut le voir sur le spécimen T140G et D. Le supraoccipital est rejeté en arrière de cette fontanelle et est encadré par les épitotiques. Les ptérotiques longent les pariétaux. L'exemplaire T.140G montre le canal supraorbitaire qui traverse le frontal et se prolonge sur le pariétal en une commissure pariétale. L'autre face du spécimen (T.140D) exhibe une brève commissure épiphysaire en avant de la fontanelle fronto-occipitale et qui relie entre eux les canaux supraorbitaires gauche et droit. Le pariétal supporte également le sommet de la commissure extra-scapulaire. La base de cette commissure est portée par le supratemporal. Le canal postorbitaire traverse le ptérotique et se poursuit sur le supratemporal.

C'est l'exemplaire T.88G qui montre le plus clairement le méséthmoïde (Fig. 1). Il s'agit d'un petit os bifurqué vers l'arrière et qui porte, de chaque côté, un très fort processus latéral sur lequel s'articulent à la fois le maxillaire et le palatin. Les ethmoïdes latéraux sont bien développés. Il n'y a pas de rhinosphénoïde en arrière des ethmoïdes latéraux, ni de kinethmoïde en avant du méséthmoïde, ni non plus d'ethmo-palatin entre le palatin et le maxillaire ou de préethmoïde au-dessus du vomer.

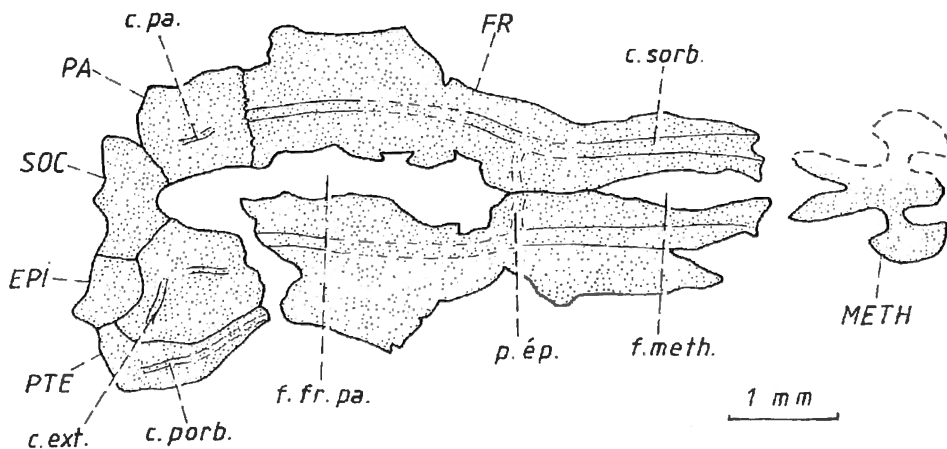


Fig. 1 — La voûte crânienne de *Clupavus maroccanus* d'après le spécimen T.140G et le méséthmoïde d'après le spécimen T.88G. Le pont épiphysaire est ajouté d'après le spécimen T.140D.

Les mâchoires sont édentées. Le prémaxillaire est allongé et porte un petit processus ascendant symphysaire. Le maxillaire est étroit dans sa partie antérieure et large dans sa moitié postérieure. Il y a deux grands supramaxillaires. La mandibule est de forme leptolépide, c'est-à-dire courte, haute et garnie d'un processus coronoïde en position avancée. Le rétroarticulaire est exclu de la fossette articulaire pour le carré.

Le vomer et le parasphénoïde sont édentés. Le spécimen T.243D montre un petit processus basiptérygoïde sur le parasphénoïde. L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes sont petits et largement séparés du parasphénoïde par la fenêtre optique. TAVERNE (1977) signale un basisphénoïde. Mais j'ai pu observer que le fragment osseux interprété comme un bélophragme sur l'exemplaire T.243D n'est qu'un morceau du prootique. Sur aucun autre individu, je n'ai pu identifier une pièce qui serait un indiscutable basisphénoïde. Il paraît donc que cet os faisait défaut chez *Clupavus maroccanus*.

Le cercle des os circumorbitaires semble complet. Le supraorbitaire s'allonge contre la portion antérieure du bord frontal et touche à l'antorbitaire qui est réduit, alors que le premier infraorbitaire (lacrymal) est assez vaste. TAVERNE (1977) ne décrit pas les autres os de la série qu'il n'a pu retrouver. En fait, l'exemplaire T.145 montre qu'il y a au total cinq infraorbitaires et que les deux infraorbitaires postérieurs sont vastes, couvrent partiellement l'hyomandibulaire et possèdent un bord antérieur situé nettement en avant de l'hyomandibulaire (Fig. 2). Le dermosphénotique n'est pas connu mais était certainement présent. Il y a un anneau osseux sclérotique fait de deux plaques.

J'ai retrouvé sur plusieurs spécimens (T.243G, T.245G, T.246 et T.257G) la structure que j'avais cru être un *recessus lateralis* (TAVERNE, 1977, p. 700). On peut y voir sur le ptérotique, au niveau du canal postorbitaire, deux orifices assez proches l'un de l'autre. Le second devait servir au raccord avec le canal mandibulo-préoperculaire et j'avais interprété le premier comme le point de passage du canal orbitaire. Cependant, la position et la forme des infraorbitaires postérieurs de *Clupavus maroccanus* ne permettent pas de voir dans cette structure un véritable *recessus lateralis*. En effet, les Clupéiformes qui possèdent tous un tel *recessus* offrent aussi des modifications concomitantes des ultimes infraorbitaires et du dermosphénotique. Tout d'abord, le composant membranodermique de ces os est réduit. Ensuite, on note un recul de ces os par rapport à l'hyomandibulaire, de façon à venir s'aligner directement sous le ptérotique, au niveau du *recessus* (cf. par exemple RIDWOOD, 1904, p. 451). Ce n'est manifestement pas le cas en ce qui concerne *Clupavus maroccanus*. Je pense donc maintenant que le canal orbitaire, chez ce poisson, rejoignait le canal supraorbitaire sur le frontal, au niveau du sphénotique, mais que ce canal orbitaire, parvenu sur le dermosphénotique, envoyait un diverticule postérieur qui, lui, s'en allait contacter le canal postorbitaire beaucoup plus en arrière, sur le ptérotique, à hauteur du premier orifice mentionné ci-avant. Une telle situation n'est pas exceptionnelle chez les Otophysi (cf. par exemple ROBERTS, 1969, fig. 3, p. 446).

Le suspensorium est partiellement visible sur plusieurs individus et notamment le T.256G où l'on peut observer que l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde sont

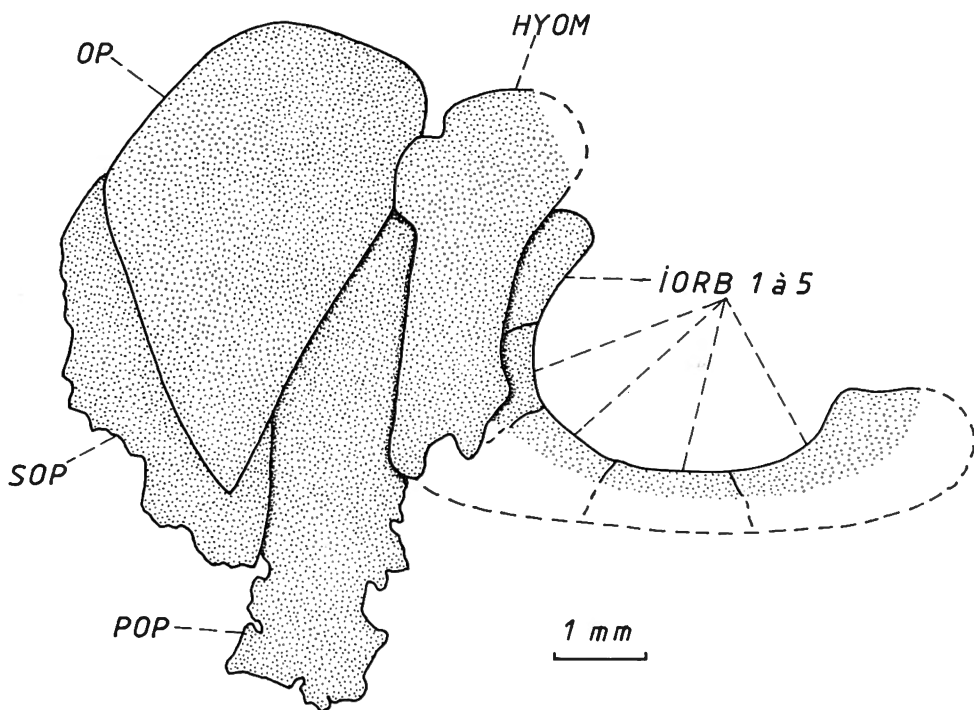


Fig. 2 — Partie de la joue et des os orbitaires gauches de *Clupavus maroccanus* en vue interne d'après le spécimen T.145.

allongés, étroits et édentés, que le métaptérygoïde est bas et de forme à peu près rectangulaire et qu'il n'y a pas de fenêtre entre ce métaptérygoïde et le carré. Le spécimen T.142D montre un petit palatin en forme de bâtonnet qui s'articule directement sur le maxillaire à l'avant et dont l'extrémité postérieure est coincée entre les pointes antérieures des entoptérygoïde et ectoptérygoïde. Il n'y a pas de fossette articulaire de l'entoptérygoïde pour le palatin. Il n'y a pas non plus de dermopalatin.

La série des os operculaires est bien développée. L'operculaire est arrondi dorsalement, pointu ventralement et surplombe un sous-operculaire vaste et allongé. Le préoperculaire montre de longues branches dorsale et ventrale. Il couvre presque complètement un grand interoperculaire. Les rayons branchiostèges sont peu nombreux mais aucun spécimen ne permet d'en faire un compte vraiment précis. Il n'y a pas de plaque gulaire.

L'appareil de Weber

GAYET (1981, fig. 15, p. 185) a donné un schéma de son interprétation de l'appareil de Weber tel qu'elle l'a observé chez l'exemplaire T.88D. En fait, chez ce spécimen, l'appareil de Weber n'apparaît que comme une empreinte fort vague où seul

l'os suspensorium est clairement visible. Les structures wéberiennes sont visibles également chez le spécimen T.243G mais, là aussi, sous forme d'empreintes assez vagues. Par contre, l'exemplaire T.142D a conservé des traces osseuses de l'appareil de Weber et non plus de simples empreintes, ce qui en permet une compréhension meilleure quoiqu'encore imparfaite vu le mauvais état de conservation (Figs 3 et 4).

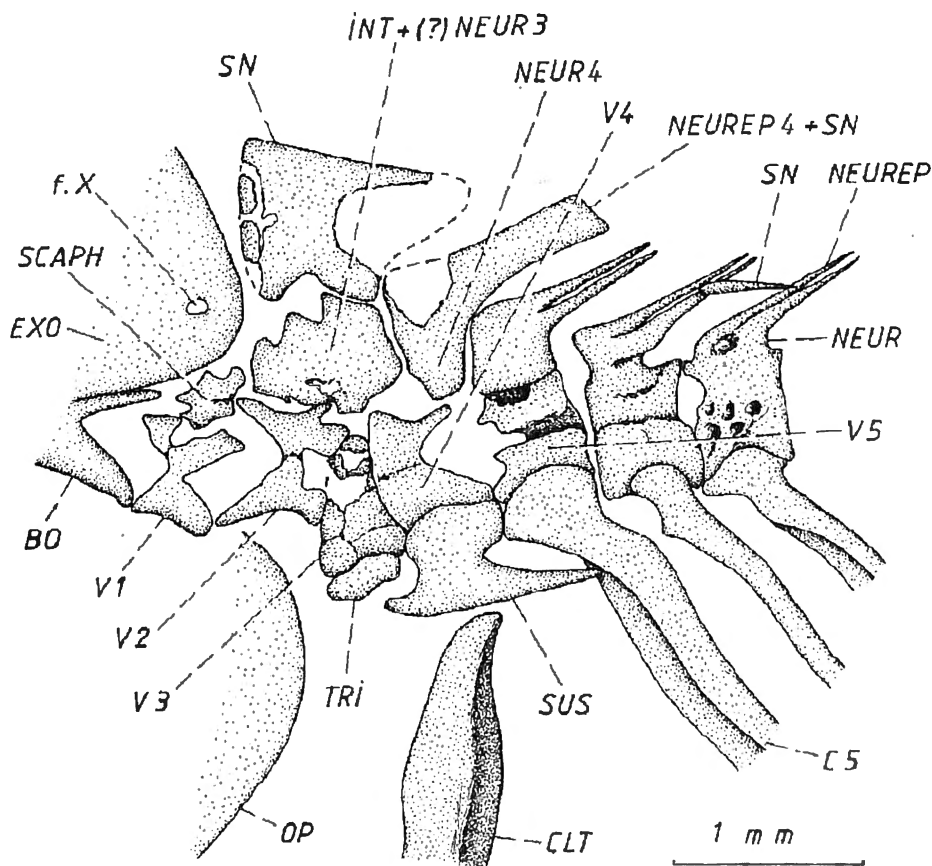


Fig. 3 — L'appareil de Weber de *Clupavus maroccanus* d'après le spécimen T.142D.

Les premiers vertèbres ne sont pas fusionnées et ne paraissent pas non plus notablement plus courtes que les vertèbres suivantes. La quatrième vertèbre est la première à porter un arc neural prolongé par une neurépine. Cette neurépine est forte et longue. Sur l'individu T.88D, elle se termine en pointe et est surplombée par un petit supraneural. Chez les spécimens T.142D et T.243G, on ne distingue plus ce petit supraneural mais la neurépine en question montre une extrémité postérieure très nettement élargie. Cela indique que, dans ce cas, le supraneural s'est soudé à la neurépine. Les neurépines de la cinquième vertèbre et des suivantes sont nettement plus grêles, moins longues et bifides. Au-dessus de la première vertèbre,

on distingue un petit scaphium. Je n'ai pas pu identifier le claustrum, cette pièce n'étant clairement conservée sur aucun spécimen. Une vaste pièce neurale chevauche les deuxième et troisième vertèbres. Cette pièce peut être interprétée de plusieurs manières. Il pourrait s'agir d'un intercalarium. On sait que cet os est plutôt petit chez les Otophysi actuels (FINK et FINK, 1981, fig. 14, p. 325, fig. 15, p. 326, fig. 16, p. 327, p. 328 et fig. 18, p. 329) mais qu'il peut être, au contraire, de forte taille chez certains Otophysi fossiles archaïques (GAYET, 1981, fig. 11, p. 180, 1985, fig. 8, p. 99, fig. 22, p. 111, fig. 23, p. 112 ; PATTERSON, 1984, fig. 13, p. 444, fig. 14, p. 445). Il se pourrait également qu'on soit en présence de l'arc neural de la troisième vertèbre et que l'intercalarium de petite taille se soit perdu à la fossilisation. Il est possible enfin qu'il s'agisse de l'intercalarium et de l'arc neural de la troisième vertèbre soudés l'un à l'autre, quoiqu'une telle fusion ne soit pas connue chez d'autres Otophysi. Un unique et énorme supraneural surplombe cette pièce neurale et remplit l'espace qui va du bord occipital du crâne jusqu'à la neurépine de la quatrième vertèbre. Les éventuelles parapophysés de la deuxième vertèbre et des vertèbres suivantes ne sont guère visibles sur aucun spécimen. Seul l'exemplaire T.243G montre clairement l'empreinte du tripus. C'est un os allongé qui forme une sorte de crochet dirigé vers l'arrière et qui est appendu à la troisième vertèbre. L'os suspensorium est accroché à la quatrième vertèbre. Il est formé de deux branches, l'une antérieure qui est partiellement conservée sur l'exemplaire T.142D mais qui se voit intégralement sur le spécimen T.88D, l'autre postérieure qui forme un long crochet tourné vers l'arrière. C'est la cinquième vertèbre qui porte la première paire de côtes, lesquelles sont légèrement plus larges que les côtes ultérieures.

Il s'agit donc d'un appareil de Weber légèrement différent de ceux des Otophysi actuels, notamment par le développement important de l'éventuel intercalarium. Par contre, l'unique supraneural hypertrophié qui s'étend du crâne jusqu'au niveau de la quatrième vertèbre rappelle le cas des Characiformes (FINK et FINK, 1981, fig. 15, p. 326, fig. 16, p. 327).

Comme les appareils de Weber des diverses formes fossiles analysés par GAYET et CHARDON (1987), celui de *Clupavus maroccanus* pourrait être parfaitement fonctionnel si l'on postulait l'existence d'un manubrium malheureusement non conservé chez nos exemplaires fossiles. L'os suspensorium et le tripus étaient vraisemblablement appliqués contre la tunique de la portion antérieure de la vessie natatoire. Les variations de pression se transmettaient probablement du tripus au manubrium via un ligament, puis du manubrium au scaphium via un autre ligament, avant d'être alors répercutées dans le sinus impair périlymphatique et de là à l'oreille interne.

Les ceintures

La ceinture scapulaire est complète et comporte, dans chacune de ses moitiés, un posttemporal, un hypercleithrum, un cleithrum, une scapula, un coracoïde, un mésocoracoïde et trois postcleithra dont le plus ventral s'allonge en une sorte d'épine qui passe sous la nageoire pectorale. A la ceinture pelvienne, l'os pelvien ne présente pas de bifurcation antérieure.

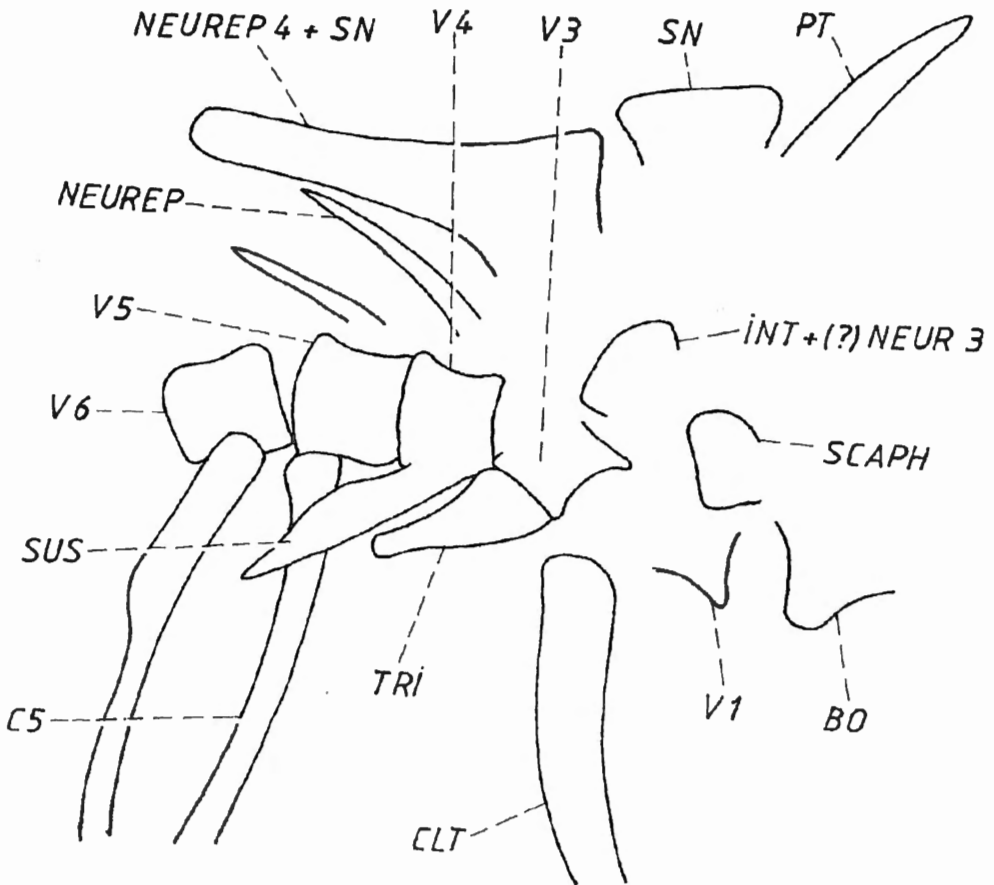


Fig. 4 — L'empreinte de l'appareil de Weber de *Clupavus maroccanus* d'après le spécimen T.243G.

Le squelette caudal

Le complexe urophore de *Clupavus maroccanus* a été figuré par TAVERNE (1977, fig. 9, p. 711) et par GAYET (1981, fig. 16, p. 186 et fig. 17, p. 187). Rappelons que selon les exemplaires, les vertèbres préurale I et urale I peuvent être séparées ou plus ou moins fusionnées. Mais, même dans ce dernier cas, les deux centres qui composent la vertèbre complexe demeurent parfaitement discernables et la vertèbre complexe est très allongée. Le centre urale II est petit mais indépendant. La vertèbre préurale II porte une neurépine complète et la vertèbre préurale I une neurépine raccourcie. Il n'y a que deux épuraux. On compte six hypuraux. Le premier hypural est large et s'articule souvent sur la vertèbre urale I mais il peut aussi perdre sa tête articulaire comme chez certains Clupéiformes et certains Otophysi. Le deuxième hypural reste étroit et sa tête articulaire est soudée à la vertèbre urale I. On relève

trois paires d'uroneuraux dont la première, qui est aussi la plus longue, se soude à la vertèbre préurale I. La nageoire caudale compte 19 rayons principaux dont 17 branchus. Les rayons le plus ventral du lobe supérieur et le plus dorsal du lobe inférieur montrent des extrémités antérieures élargies en palette.

DISCUSSIONS

Position de *Clupavus* au sein des Ostariophysi

La classification la plus élaborée des Ostariophysi jamais proposée est indubitablement celle que FINK et FINK (1981) ont établi sur base de la méthodologie cladiste mais appliquée aux seules formes actuelles de ce groupe. C'est donc par rapport à elle que nous devons tenter de situer *Clupavus* mais sans oublier toutefois que GAYET (1985, 1986b et 1993) s'est livrée à une critique très fouillée des données sur lesquelles repose l'étude de FINK et FINK (1981) et qu'elle a clairement montré que beaucoup des caractères considérés dans ce travail étaient sujets à caution quant à leur interprétation. La polémique entre ces différents auteurs s'est même envenimée jusqu'à l'échange de propos peu aimables (FINK *et al.*, 1984 ; GAYET, 1986a). Des réserves sont donc de mise.

FINK et FINK (1981) définissent les Ostariophysi par quinze caractères. Huit de ceux-ci (8, 54, 56, 57, 117, 118, 127) concernent des structures molles qui ne sont pas discernables chez *Clupavus*. Par contre, notre poisson est conforme aux caractères 7 (perte du basisphénoïde), 20 (perte du dermopalatin), 58 (perte du supraneural antérieur à la première vertèbre), 63 (élargissement des pièces neurales antérieures qui se connectent entre elles et avec les exoccipitales pour former une sorte de toit au-dessus du tube neural), 64 (perte de l'arc neural autogène antérieur à la première vertèbre) et 111 (soudure des hémépines antérieures à la vertèbre préurale II aux centres vertébraux correspondants) mais diffère pour ce qui est du caractère 41 (perte des supramaxillaires). Ces six apomorphies partagées par *Clupavus* et les Ostariophysi modernes paraissent suffire à justifier l'inclusion du premier au sein des seconds (Fig. 5) même si, prise séparément, aucune de ces apomorphies n'est exclusive des Ostariophysi (PATTERSON, 1984, p. 449) et malgré que GAYET (1985, 1986b et 1993) ait montré que les caractères 7 et 58 souffraient quelques rares exceptions, que le caractère 63 était généralement absent chez les Gonorhynchiformes et que le caractère 111 avait dû s'acquérir en parallèle chez les Gonorhynchiformes et les Otophysi puisqu'il était souvent absent chez les formes fossiles des deux groupes. Quant au caractère 41, l'existence de supramaxillaires bien développés chez *Clupavus* et certains autres Otophysi fossiles (GAYET, 1981, 1985, 1986b ; PATTERSON, 1984) suffit à en démontrer la fausseté. Il est manifeste que la perte des supramaxillaires est apparue de façon indépendante chez les Gonorhynchiformes et les Otophysi et ne peut donc servir à caractériser l'ensemble des Ostariophysi.

Sans entrer dans une analyse détaillée des caractères, il est clair que *Clupavus* n'offre pas les apomorphies par lesquelles FINK et FINK (1981) et GAYET (1993) définissent les Gonorhynchiformes. *Clupavus* ne peut pas appartenir à cet ordre

d'Ostariophysi, d'autant plus que son appareil de Weber le rattache manifestement aux Otophysi.

Selon FINK et FINK (1981), quatorze synapomorphies définissent les Otophysi. Les 123 et 126 traitent de structures qui ne se fossilisent pas. Par ailleurs, l'état de conservation de *Clupavus* ne permet de trancher pour ce qui est du caractère 81 (fusion des parapophyses des deux premières vertèbres aux centres vertébraux correspondants). Mais, de toutes façons, GAYET (1986b, p. 60) a exposé les raisons pour lesquelles ce caractère doit être rejeté des synapomorphies valables pour les Otophysi. Des onze caractères qui demeurent, *Clupavus* en possède sept : les 59 (perte du supraneural antérieur à l'arc neural de la deuxième vertèbre), 60 (le ou les deux supraneuraux antérieurs présentent une expansion ventrale qui s'articule sur les arcs neuraux des troisième et quatrième vertèbres), 66 (le premier arc neural modifié en scaphium et claustrum), 69 (le deuxième arc neural modifié en intercalarium), 85 (les parapophyses et les côtes de la troisième vertèbre modifiées en tripus), 88 (les parapophyses et les côtes de la quatrième vertèbre modifiées en os suspensorium) et 114 (le deuxième hypural soudé au centre vertébral correspondant). Il y a lieu, cependant, de se référer aux commentaires de GAYET (1986b, p. 57) concernant le caractère 59 et à son rejet du caractère 114 comme synapomorphie valable des Otophysi (*ibid.*, p. 62). *Clupavus* ne montre pas les caractères 30 (le métaptérygoïde en forme d'axe et déterminant une fenêtre avec le carré), 78 (les quatre premières vertèbres raccourcies par rapport aux suivantes), 102 (l'os pelvien bifurqué antérieurement) et 110 (les vertèbres préurale I, urale I, urale II ainsi que la première paire d'uroneuraux soudées en une vertèbre terminale prolongée par un pleurostyle). Mais, là aussi, GAYET (1986b, p. 53) a montré l'ambiguïté du caractère 30 et rejeté les caractères 78 (*ibid.*, p. 60), 102 (*ibid.*, p. 61) et 110 (*ibid.*, p. 61) de la liste des synapomorphies valables pour l'ensemble des Otophysi. Les synapomorphies liées à la présence d'un appareil de Weber (60, 66, 69, 85 et 88) que présente *Clupavus* suffisent, à elles seules, à reconnaître à ce poisson la qualité d'Otophysi.

FINK et FINK (1981) divisent les Otophysi en deux lignées : les Cypriniformes et les Characiformes qui groupent, à leur tour, les Characiformes, les Siluroidei et les Gymnotoidei.

Ces auteurs caractérisent les Cypriniformes par dix-sept synapomorphies dont ils reconnaissent, cependant, que plusieurs ont été acquises en parallèle dans d'autres groupes d'Otophysi. Deux caractères (40 et 125) touchent à l'anatomie des tissus mous et ne sont guère utilisables vis à vis d'un fossile. Cinq autres caractères (47, 48, 50, 52 et 53) sont des spécialisations du squelette branchial et un sixième (37) concerne la position des processus ascendants des prémaxillaires par rapport à la ligne symphysaire et au mésethmoïde. Nous ne disposons pas d'informations concernant ces six caractères chez *Clupavus*. Les caractères 21, 22 et 25 sont des apomorphies de la région palato-ptérygoïdienne qui n'existent pas chez *Clupavus*. Des six caractères restants de la liste de FINK et FINK (1981), *Clupavus* en montre deux : les 42 (l'absence de dents aux machoires) et 115 (la réduction à deux du nombre des épuraux). Toutefois, le caractère 42 est simplement une symplésiomorphie de l'ensemble des Ostariophysi (GAYET, 1986b, pp. 55-56 ; PATTERSON, 1984, p. 435) et le caractère 115 est apparu plusieurs fois dans les différentes

lignées d'Ostariophysi (GAYET, 1986b, p. 62). Ces deux traits anatomiques ne peuvent donc pas avoir valeur de synapomorphies des Cypriniformes. Quant aux quatre derniers caractères, à savoir les 1 (présence d'un kinethmoïde), 4 (présence d'un préethmoïde), 84 (allongement très marqué des apophyses latérales de la deuxième vertèbre) et 96 (la réduction à un du nombre des postcleithra), ils ne sont pas présents chez *Clupavus*. La courte analyse qui précède montre que les synapomorphies les plus typiques des Cypriniformes et notamment celles des régions bucco-ethmoïdienne et palato-ptérygoïdienne font défaut à *Clupavus* et que ce poisson ne peut donc pas être un représentant de cet ordre.

Les Characiphysi sont définis par quinze synapomorphies dans FINK et FINK (1981). Le caractère 97 se rapporte au ligament de Baudelot, une structure non-fossilisable dont nous ne savons rien chez *Clupavus*. Les caractères 2, 3 et 39 concernent des spécialisations de la région bucco-ethmoïdienne que *Clupavus* ne possède pas. Les caractères 61, 62, 68, 72, 73, 75, 77, 79, 82 et 86 sont des apomorphies de l'appareil de Weber. L'état de *Clupavus* pour les caractères 73, 82 et 86 est inconnu. *Clupavus* ne présente pas les caractères 61, 68, 72, 75 et 79. Il offre, par contre, les caractères 62 (un seul grand supraneural modifié qui vient se placer contre l'arrière du neurocrâne) et 77 (l'arc neural de la cinquième vertèbre fusionné avec cette dernière). Mais GAYET (1986b, p. 60) a souligné l'ambiguïté de ce caractère 77 qui s'est réalisé aussi chez des groupes non-characiphysi et que certains Characiphysi fossiles ne possèdent pas. *Clupavus* offre la première moitié du caractère 112 (la soudure du parhypural au centre vertébral correspondant). Cependant, la fusion du parhypural à la vertèbre préurale I s'est réalisée tant de fois chez les téléostéens qu'on ne peut guère envisager ce trait comme une synapomorphie valable des Characiphysi. Un seul caractère spécialisé, le 62, rapproche donc *Clupavus* des Characiphysi. Tous les autres caractères, au contraire, l'en éloignent.

Remarquons encore que quelques exemplaires de *Clupavus* mais pas tous, offrent le caractère 113 (le premier hypural perd sa tête articulaire et se décroche de la vertèbre urale I) que FINK et FINK (1981, p. 341) considèrent comme une synapomorphie des Characiformes au sein des Characiphysi. Toutefois, ce caractère est assez faible puisqu'il ne se réalise pas chez tous les spécimens de *Clupavus* et qu'il apparaît aussi chez des Gonorhynchiformes et de nombreux Clupéiformes (PATTERSON, 1984, p. 448 ; GAYET, 1986b, p. 62).

Si l'on cherche à placer *Clupavus* dans le cladogramme de FINK et FINK (1981), la solution la plus parcimonieuse est de l'introduire dans les Characiphysi puisqu'il partage avec ces derniers la synapomorphie 62 (Fig. 5). *Clupavus* devient alors la lignée-sœur plésiomorphe de tous les autres Characiphysi puisqu'il ne présente pas les autres synapomorphies de ce vaste groupe. Par rapport aux données de FINK et FINK (1981), une telle position de notre téléostéen fossile impliquerait évidemment que les apomorphies 30, 78, 102 et 110 qui caractérisent l'ensemble des Otophysi et l'apomorphie 41 qui vaut pour la totalité des Ostariophysi, aient été réalisées à plusieurs reprises et de façon indépendante chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes et les Characiphysi. Cela irait à l'encontre de la parcimonie. Mais en fait, le problème ne se pose pas vu que les travaux de GAYET (1981, 1985, 1986b, 1993) et de PATTERSON (1984) ont abouti, ainsi qu'on l'a déjà dit, au rejet de ces différents

caractères. On peut également laisser *Clupavus* en tant que lignée-sœur plésiomorphe de tous les autres Otophysi si l'on estime que le caractère 62 a été acquis indépendamment chez *Clupavus* et chez les Characiphysi. Mais ce serait là une solution moins parcimonieuse que la première.

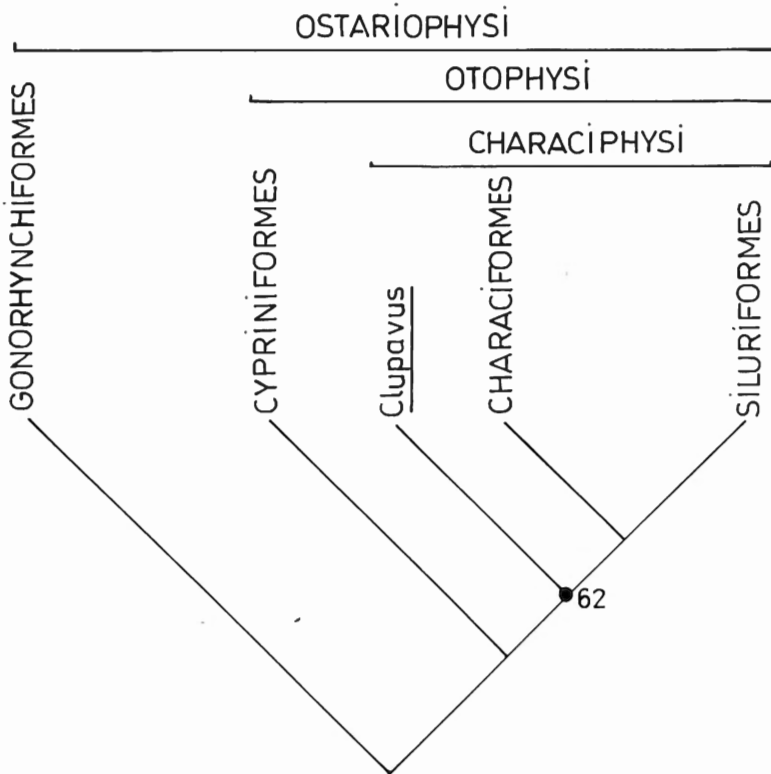


Fig. 5 — *Clupavus* introduit dans le cladogramme de FINK et FINK (1981) selon les commentaires du présent article. Le numéro 62 fait référence à l'apomorphie 62 (un seul grand supra-neural entre le neurocrâne et la quatrième vertèbre) de FINK et FINK (1981).

Comparaison entre *Clupavus* et *Lusitanichthys*

Lusitanichthys characiformis Gayet, 1981 est un petit téléostéen du Cénomaniens moyen marin du Portugal. Il possède un appareil de Weber et, à ce titre, doit être rangé dans les Otophysi. Son étude anatomique a été menée par GAYET (1981, 1985). A premier abord, *Clupavus maroccanus* et *Lusitanichthys characiformis* se ressemblent beaucoup, à tel point que GAYET (1981) a intégré le second à la famille des Clupavidae.

Un examen comparatif des crânes montre cependant des différences considérables au-delà des ressemblances superficielles. En fait, l'ostéologie céphalique de *Lusitanichthys* se révèle nettement plus évoluée que celle de *Clupavus*. *Lusitanichthys*

exhibe déjà un ethmo-palatin inséré entre le palatin et le maxillaire, un mésethmoïde aux processus latéraux raccourcis, un rhinosphénoïde en arrière de l'ethmoïde latéral, une hypertrophie considérable de l'autopalatin, un net raccourcissement de l'ectoptérygoïde, un entoptérygoïde qui vient surplomber vers l'arrière le métaptérygoïde et une fosse temporale qui, outre son ouverture postérieure traditionnelle, s'ouvre aussi dorsalement par une fenêtre entre le supraoccipital, l'épiotique et le pariétal. Ce sont là autant de structures apomorphes encore inconnues chez *Clupavus*.

Les appareils de Weber des deux poissons sont notablement différents. Celui de *Lusitanichthys* demeure en bonne partie plus archaïque puisqu'on y trouve encore un arc neural individualisé au niveau de la troisième vertèbre et qu'il n'y a pas fusion des deuxième et troisième supraneuraux. *Lusitanichthys* offre cependant un trait spécialisé qui n'existe pas chez *Clupavus*, le considérable raccourcissement de la troisième vertèbre.

Les squelettes caudaux des deux formes sont quasi identiques, si ce n'est qu'il y a toujours trois épuraux et cinq hypuraux chez *Lusitanichthys*, pour deux épuraux et six hypuraux chez *Clupavus*. Les mêmes variations par fusion d'éléments peuvent s'observer chez l'un comme chez l'autre.

Comparaison entre *Clupavus* et *Chanoides*

Chanoides macropoma (Agassiz, 1834) provient du célèbre gisement éocène marin du Monte Bolca, en Italie. Son ostéologie a été étudiée par PATTERSON (1984) qui y a révélé la présence d'un appareil de Weber. Les différences qui séparent *Chanoides* de *Clupavus* sont déjà beaucoup plus marquées. Au niveau du crâne, en effet, *Chanoides* montre un mésethmoïde aux processus latéraux réduits, un kinethmoïde entre le vomer et les maxillaires, un ethmo-palatin entre le palatin et le maxillaire, un prémaxillaire dépourvu de processus ascendant, un unique supramaxillaire, un extramaxillaire, un gros palatin, une fossette articulaire palatine à l'extrémité antérieure de l'entoptérygoïde, un ectoptérygoïde raccourci et une ouverture dorsale de l'épiotique vers la fosse temporale sous-jacente.

L'appareil de Weber de *Chanoides* se rapproche davantage de celui de *Lusitanichthys* que de celui de *Clupavus*, puisque lui aussi présente une troisième vertèbre extrêmement raccourcie, un arc neural bien individualisé sur cette troisième vertèbre et deux vastes supraneuraux au niveau des deuxième et troisième vertèbres. L'intercalarium y est déjà notablement plus petit et le tripus fort réduit, ce qui différencie *Chanoides* non seulement de *Clupavus* mais aussi de *Lusitanichthys*.

Le squelette caudal de *Chanoides* montre encore un centre ural II indépendant mais une fusion déjà parfaite entre les vertèbres préurale I et urale I. Les autres éléments du complexe urophore ne diffèrent guère de ce qui peut s'observer chez *Clupavus*, si ce n'est que *Chanoides* a encore conservé trois épuraux.

Comparaison entre *Clupavus* et *Salminops*

Salminops ibericus Gayet, 1985 est un minuscule téléostéen du Cénomanién supérieur marin du Portugal, connu par son seul exemplaire holotype, fort mal conservé de surcroît. GAYET (1985) en a étudié le squelette et a pu mettre en évidence l'existence d'un appareil de Weber.

Salminops paraît déjà nettement plus évolué dans la voie des Characiphysi classiques et même des Characiformes que *Clupavus* puisque ses mâchoires sont dentées, que les supramaxillaires manquent, qu'il existe une suture symphysaire digitée entre les deux dentaires, que le méséthmoïde a perdu les processus latéraux et que l'on trouve une fenêtre entre le métaptérygoïde et le carré.

Au niveau de l'appareil de Weber, *Salminops*, comme *Clupavus*, ne montre qu'un seul grand supraneural au-dessus des trois premières vertèbres et un vaste intercalarium. Par contre, l'arc neural de la troisième vertèbre est bien individualisé chez *Salminops* et l'os suspensorium y est nettement plus ramassé que chez *Clupavus*.

Dans le complexe urophore, la fusion des centres préural I et ural I est beaucoup plus poussée chez *Salminops* que chez *Clupavus*. Comme *Clupavus*, *Salminops* possède encore un centre ural II autogène et trois uroneuraux. *Salminops* offre aussi trois épuraux, soit un de plus que *Clupavus*.

L'origine des Ostariophysi

Après *Lusitanichthys*, *Salminops* et *Chanoides*, *Clupavus* représente donc un quatrième genre d'Ostariophysi archaïques marins. *Clupavus* renforce ainsi l'idée déjà plusieurs fois avancée par GAYET (1981, 1982, etc.) que les Ostariophysi sont d'origine marine et non pas dulçaquicole comme on le pense généralement. De plus, toutes ces formes primitives appartiennent au bassin de la Mésogée eurafricaine. Il est donc possible que ce soit là le berceau géographique du grand groupe des Ostariophysi.

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES DU TEXTE

BO : basioccipital
 C5 : côtes de la cinquième vertèbre
 CLT : cleithrum
 EPI : épitotique (épioccipital)
 EXO : exoccipital
 FR : frontal
 HYOM : hyomandibulaire
 INT : intercalarium
 IORB 1 à 5 : infraorbitaux 1 à 5
 METH : méséthmoïde
 NEUR : arc neural (neurarcual)

NEUR 3, 4 : arcs neuraux des troisième et quatrième vertèbres
 NEUREP : neurépine (neuracanthé)
 NEUREP 4 : neurépine de la quatrième vertèbre
 OP : operculaire
 PA : pariétal
 POP : préoperculaire
 PT : posttemporal
 PTE : ptérotique
 SCAPH : scaphium

SN : supraneural SOC : supraoccipital SOP : sous-operculaire SUS : os suspensorium TRI : tripus vl à 6 : six premières vertèbres c. ext. : commissure sensorielle extrascapulaire	c. pa. : commissure sensorielle pariétale c. porb. : canal sensoriel postorbitaire c. sorb. : canal sensoriel supraorbitaire f. X : foramen du nerf vague (X) f. fr. pa. : fontanelle fronto-occipitale (fronto-pariétale) f. meth. : fontanelle mésethmoïdienne p. ép. : pont sensoriel épiphysaire.
---	---

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à feu le Dr. Jacques Blot et au Dr. Mi-reille Gayet pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont réservé dans leurs laboratoires de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris. Je remercie également le Dr. M. Gayet et le Prof. Dr. Michel Chardon pour les commentaires qu'ils ont bien voulu faire sur le présent texte.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C. (1950) — Nouvelles observations sur les Halécostomes et l'origine des Clupeidae. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **231** : 416-418.
- ARAMBOURG, C. (1954) — Les poissons Crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Edit. Serv. Géol. Maroc*, Rabat, **118** : 188 pp.
- BERTIN, L. et C. ARAMBOURG (1958) — Super-ordre des Téléostéens. In P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, Masson et Cie, Paris, XIII, **3** : 2204-2500.
- FINK, S. et W.L. FINK (1981) — Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. Journ. Linn. Soc.*, London, **72** : 297-353.
- FINK, S., P.H. GREENWOOD et W.L. FINK (1984) — A critique of recent work on fossil ostariophysan fishes. *Copeia*, 1984, **4** : 1033-1041.
- GAYET, M. (1981) — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomaniennne du Portugal. Deuxième partie : les Ostariophysaires. *Comun. Serv. Geol. Portugal*, **67**, **2** : 173-190.
- GAYET, M. (1982) — Considération sur la phylogénie et la paléobiogéographie des Ostariophysaires. *Géobios*, Mém. Spéc. **6** : 39-52.
- GAYET, M. (1985) — Contribution à l'Etude Anatomique et Systématique de l'Ichthyofaune Cénomaniennne du Portugal. Troisième partie : Complément à l'Etude des Ostariophysaires. *Comun. Serv. Geol. Portugal*, **71**, **1** : 91-118.
- GAYET, M. (1986a) — About ostariophysan fishes : a reply to S.V. Fink, P.H. Greenwood and W.L. Fink's criticisms. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 4^e série, **8**, sect. C, n^o **3** : 393-409.
- GAYET, M. (1986b) — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanienn inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysii. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, nouv. sér., sér. C, Sci. Terre, **51** : 81 pp.
- GAYET, M. (1993) — Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes (Ostariophysii). *Belg. Journ. Zool.*, **123**, **2** : 165-192.

- GAYET, M. et M. CHARDON (1987) — Possible otophysic connections in some fossil and living ostariophysian fishes. *Proc. V Congr. Europ. Ichthyol.*, Stockholm 1985 : 31-42.
- LEHMAN, J.P. (1966) — Actinopterygii — In J. PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, Masson et Cie, Paris, IV, 3 : 1-242.
- PATTERSON, C. (1970) — Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geol.*, 19, 5 : 207-296.
- PATTERSON, C. (1984) — *Chanoïdes*, a marine eocene otophysian fish (Teleostei : Ostariophysii). *Journ. Vert. Paleont.*, 4, 3 : 430-456.
- RIDEWOOD, W.G. (1904) — On the Cranial Osteology of the Clupeoid Fishes. *Proc. Zool. Soc.*, II, XXIX : 448-493.
- ROBERTS, T. (1969) — Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, XXXVI, 15 : 391-500.
- ROSEN, D.E. et P.H. GREENWOOD (1970) — Origin of the Weberian Apparatus and the Relationships of the Ostariophysian and Gonorynchiform Fishes. *Amer. Mus. Novit.*, 2428 : 25 pp.
- TAVERNE, L. (1973a) — Etude complémentaire du Téléostéen fossile *Clupavus maroccanus* (Cénomanien inférieur du Maroc) et considérations sur la position systématique du genre *Clupavus* au sein des Téléostéens primitifs. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 87, 3 : 567-575.
- TAVERNE, L. (1973b) — A propos de *Audenaerdia casieri* gen. nov., Clupéidé Crétacé du Zaïre, précédemment décrit dans le genre *Clupavus*. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 87, 4 : 808-814.
- TAVERNE, L. (1975a) — A propos de trois Téléostéens Salmoniformes fossiles du Crétacé inférieur (Wealdien) du Zaïre, précédemment décrits dans les genres *Leptolepis* et *Clupavus* (Pisces Teleostei). *Rev. Zool. Afr.*, 89, 3 : 481-504.
- TAVERNE, L. (1975b) — Etude ostéologique de *Leptolepis caheni*, Téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupavus*. *Rev. Zool. Afr.*, 89, 4 : 821-853.
- TAVERNE, L. (1976) — Etude complémentaire de *Wenzia congolensis* (Arambourg et Schneegans, 1935), Téléostéen Salmoniforme fossile du Wealdien du Gabon précédemment décrit dans le genre *Leptolepis* Agassiz, 1832. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 3^e série, n° 344 (1975), *Sci. Terre*, 49 : 229-240.
- TAVERNE, L. (1977) — Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des Clupavidae au sein de l'ordre des Clupéiformes *sensu stricto* (Pisces, Teleostei). *Géobios*, 10, 5 : 697-722.
- 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. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, Bruxelles, 54, *Sci. Terre*, 3 : 27 pp.