

Received : 21 January 1997

LES CLUPÉOMORPHES (PISCES, TELEOSTEI) DU CÉNOMANIEN (CRÉTACE) DE KIPALA (KWANGO, ZAIRE): OSTÉOLOGIE ET PHYLOGÉNIE

LOUIS TAVERNE

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

Résumé. «*Diplomystus*» *dartavellei*, *Eoknightia caheni* et *Nolfia kwangoensis*, les trois Téléostéens Clupéomorphes du Cénomaniens de Kipala (Kwango, Zaïre) sont réétudiés. Leur position systématique dans la phylogénie des Clupéomorphes est discutée et un cladogramme phylogénétique proposé. Un nouveau genre, *Kwangoclupea*, est érigé pour «*D.*» *dartavellei* qui est le groupe-frère immédiatement apomorphe des Ellimmichthyiformes. *Eoknightia* est plus apomorphe que *Kwangoclupea* et représente le groupe-frère plésiomorphe d'un clade incluant *Spratticeps*, *Santanaclupea* et les Clupéiformes. *Nolfia* se révèle être un Clupéoïde.

Mots clefs: «*Diplomystus*» *dartavellei*, *Eoknightia caheni*, *Nolfia kwangoensis*, *Kwangoclupea* nov. gen., Clupéomorphes, Téléostéens, Cénomaniens, Kipala, Kwango, Zaïre.

The clupeomorphs (Pisces, Teleostei) from the Cenomanian (Cretaceous) of Kipala (Kwango, Zaire): osteology and phylogeny

Abstract. «*Diplomystus*» *dartavellei*, *Eoknightia caheni* and *Nolfia kwangoensis*, the three Cenomanian clupeomorph teleosts from Kipala (Kwango, Zaire), are restudied. Their systematic position within the clupeomorph phylogeny is discussed and a phylogenetic cladogram proposed. A new genus, *Kwangoclupea*, is erected for «*D.*» *dartavellei* which is the immediate apomorphic sister-group of the Ellimmichthyiformes. *Eoknightia* is more apomorphic than *Kwangoclupea* and represents the plesiomorphic sister-group of a clade including *Spratticeps*, *Santanaclupea* and the Clupeiformes. *Nolfia* appears to be a clupeoid.

Key words: «*Diplomystus*» *dartavellei*, *Eoknightia caheni*, *Nolfia kwangoensis*, *Kwangoclupea* nov. gen., clupeomorphs, teleosts, Cenomanian, Kipala, Kwango, Zaire.

INTRODUCTION

Les Clupéiformes ou Isospondyles n'ont été durant des décennies qu'un vaste regroupement paraphylétique où se rangeaient la plupart des familles téléostéennes primitives. GREENWOOD *et al.* (1966) furent les premiers à scinder de façon cohérente cet ensemble en une série d'ordres et de super-ordres bien définis par leurs caractères spécialisés. Ils ont ainsi proposé un super-ordre des Clupéomorphes sur la base de quelques synapomorphies

remarquables dont la présence d'un *recessus lateralis* et de diverticules vésicaux intracrâniens abrités dans des bulles osseuses du prootique et du ptérotique (*ibid.*: 350). Tel que défini par ces auteurs, ce super-ordre ne comprenait qu'un seul ordre, les Clupéiformes, très restreint par rapport à son acception ancienne, et deux sous-ordres, les Denticipitoidei et les Clupeoidei.

La connaissance des Clupéomorphes s'est affinée par la suite. On a ainsi montré que certains représentants fossiles primitifs du super-ordre ne possédaient pas encore tous les caractères invoqués pour définir le groupe et que, par exemple, le *recessus lateralis* n'était pas encore réalisé chez les formes les plus archaïques (PATTERSON, 1967, 1970; GRANDE, 1982a). Un nouvel ordre, les Ellimmichthyiformes, et divers autres clades ont ainsi été fondés (PATTERSON, 1970; FOREY, 1973, 1975; GRANDE, 1982a, b, 1985; MAISEY, 1993). La phylogénie des Clupéomorphes a également été étudiée et les ordres, sous-ordres et familles qui composent ce super-ordre ont été définis de manière cladistique (GRANDE, 1982a, b, 1985; GRANDE & NELSON, 1985).

Rappelons aussi que le plus ancien représentant avéré des Clupéomorphes remonte au Barrémien (milieu du Crétacé inférieur). Il s'agit de «*Clupea*» *antiqua* Pictet, 1858 de Voirons, en Suisse (PATTERSON, 1993: 627). Son ostéologie demeure trop mal connue pour qu'une attribution générique précise puisse être proposée pour lui mais sa serrature ventrale (PICTET, 1858: pl. IV, fig. 7, 8, 12, 13) est typique du super-ordre.

L'ichtyofaune cénomaniennne (début du Crétacé supérieur) marine lagunaire de Kipala, au Kwango, Zaïre, renferme trois espèces, «*Diplomystus*» *dartevellei* Casier, 1965, *Eoknightia caheni* Taverner, 1976 et *Nolfia kwangoensis* Taverner, 1976, dont la serrature ventrale et le complexe urophore attestent qu'elles appartiennent aux Clupéomorphes (CASIER, 1965; TAVERNE, 1976). Lors de leur description, ces trois poissons ont été rapportés à la famille des Clupeidae.

Cependant, PATTERSON (1967) et surtout GRANDE (1982a, b) ont apporté une meilleure connaissance du genre fossile *Diplomystus* Cope, 1877. Cela a conduit à la création du genre *Armigatus* Grande, 1982 pour l'espèce «*Diplomystus*» *brevissimus* de Blainville, 1818, du Crétacé supérieur du Liban, et a restreint *Diplomystus* à quatre espèces seulement dont *Diplomystus dentatus* Cope, 1877, de l'Eocène des Etats-Unis, est l'espèce-type. Les autres espèces du genre, y compris «*Diplomystus*» *dartevellei*, en ont été exclues et laissées en position *incertae sedis* (GRANDE, 1985: 315). D'autre part, certains des critères anatomiques utilisés par GRANDE (1982a, b, 1985) pour classer les Clupéomorphes n'étaient pas ou étaient incomplètement connus chez les deux autres espèces de Kipala qui ont, dès lors, elles aussi, été laissées *incertae sedis* (GRANDE, 1985: 316, 319).

Il était donc nécessaire de réétudier ces trois Clupéomorphes du Kwango pour préciser davantage leur position systématique au sein du super-ordre et cela d'autant plus que, pour «*Diplomystus*» *dartevellei* et *Eoknightia caheni*, les spécimens disponibles permettent une description du crâne plus détaillée que celles qui ont été faites antérieurement (CASIER, 1965; TAVERNE, 1976). C'est là le but du présent travail.

Notons encore que la stratigraphie, les conditions de dépôts, la paléoécologie, la zoogéographie et la biodiversité du gisement de Kipala ont déjà fait l'objet de multiples études (GREKOFF, 1960; CASIER, 1965, 1969; TAVERNE, 1976; LEPERSONNE, 1977). J'y renvoie le lecteur intéressé.

Remarquons aussi que les trois Clupéomorphes de Kipala ne sont pas les seuls représentants de ce super-ordre dans le Crétacé marin du Zaïre. Une quatrième espèce, *Audenaerdia casieri* (Taverne, 1969) est connue dans le Santonien (milieu du Crétacé supérieur) de Vonso, au Bas-Zaïre. Elle vient de faire l'objet d'une toute récente révision (TAVERNE, sous presse).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'ensemble du matériel concerné, déposé dans les collections du Musée Royal de l'Afrique Centrale, à Tervuren, Belgique, a été revu: les exemplaires R.G. 10.982 (holotype), 10.983 (paratype), 10.979, 10.980, 10.981 et 11.079 de «*Diplomystus*» *dartavellei*, 11.129 (holotype) d'*Eoknightia caheni* et 10.978 (holotype) de *Nolfia kwangoensis*.

Le matériel a été étudié au moyen d'un stéréomicroscope WILD M8 et dessiné par l'auteur à la chambre claire (camera lucida).

RÉSULTATS

Ostéologie de «*Diplomystus*» *dartavellei* (Fig. 1A, 2, 3A, B, C, 4)

«*Diplomystus*» *dartavellei* est un très petit téléostéen qui ne dépasse pas une trentaine de millimètres de longueur totale. La tête est à peu près aussi longue que haute. Le corps est court, élevé et offre un abdomen très saillant.

C'est le paratype R.G. 10.983 qui possède la tête la mieux conservée. Elle y est présentée par sa face latérale droite. Le même échantillon renferme aussi un spécimen fragmentaire où l'on distingue la moitié gauche du toit crânien. La tête de l'holotype R.G. 10.982 est très abimée et ne montre guère plus que le contour général. Les informations sur le squelette crânien proviennent donc du paratype uniquement.

Le méséthmoïde et le vomer manquent. L'éthmoïde latéral est bien développé et descend du frontal jusqu'au parasphénoïde.

La voûte crânienne est formée par les vastes frontaux, les petits pariétaux et le supraoccipital. Le crâne est médio-pariétal, avec des pariétaux traversés par la commissure sensorielle extrascapulaire. Le canal sensoriel supraorbitaire suit le bord externe du frontal et se rabat postéro-latéralement vers la région du ptérotique. Le canal émet une fine commissure sensorielle pariétale toute entière comprise dans le frontal et qui ne pénètre donc pas sur le pariétal. Le frontal et le pariétal sont ornés de fortes rides longitudinales. Le supraoccipital porte une crête médio-postérieure bien marquée et n'est pas traversé par la commissure sensorielle extrascapulaire.

Le ptérotique est haut et traversé près de sa base par le canal sensoriel postorbitaire (=otique) qui prolonge le canal supraorbitaire venu du frontal. L'absence de *recessus lateralis* s'observe aisément. Un petit épitotique (=épioccipital) surplombe l'arrière du ptérotique. Un étroit renforcement entre ces deux os marque l'emplacement de la petite fosse préépitotique. Le substrat géologique apparaît dans une lacune osseuse entre le frontal, le

pariétal et le ptérotique. C'est la trace d'une fenêtre temporale bien développée. Un petit sphénotique triangulaire se remarque sous la région antérieure du ptérotique.

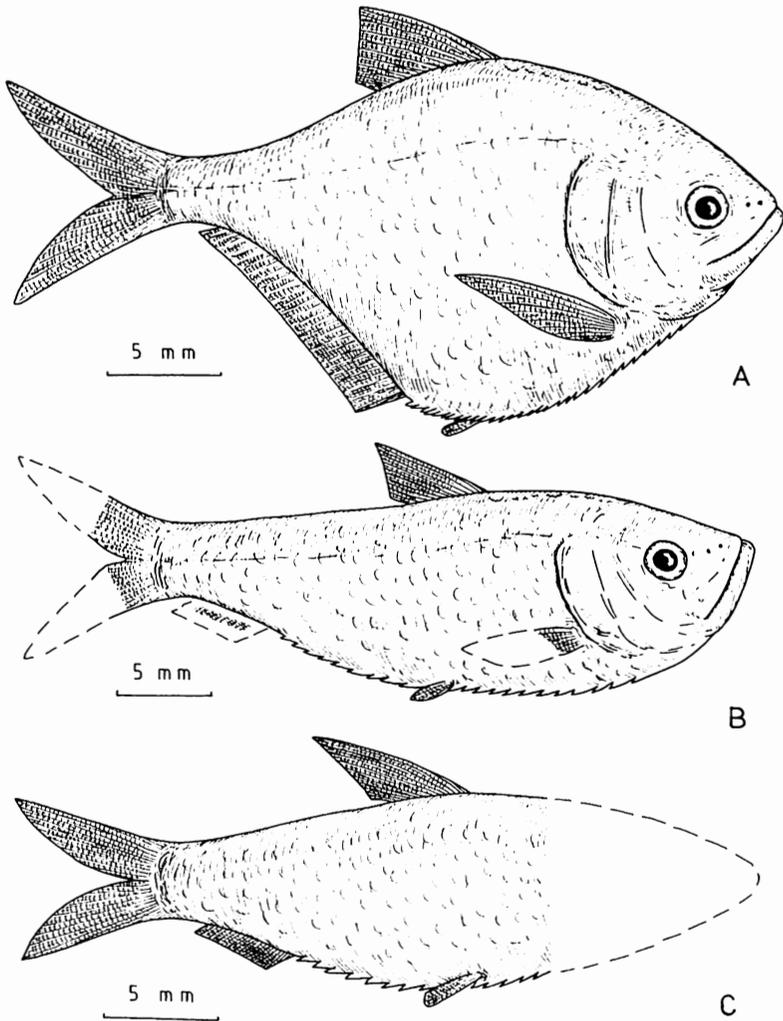


Fig. 1. - Reconstitutions de «*Diplomystus*» *dartevellei* (A), d'après l'holotype R.G. N° 10.982 (retourné), d'*Eoknightia caheni* (B), d'après l'holotype R. G. N° 11.129, et de *Nolfia kwangoensis* (C), d'après l'holotype R. G. N° 10.978.

Les os sphénoïdes sont grands. L'orbitosphénoïde impair est vaste et en position très antérieure puisqu'il s'applique contre le bord postérieur de l'ethmoïde latéral. Il est suivi par le pleurosphénoïde bien visible sous le frontal et, plus ventro-postérieurement, par le basisphénoïde muni d'un large bélophragme. Le parasphénoïde est fin, allongé, garni d'un fort processus basiptérygoïde et paraît édenté.

Le basioccipital est situé beaucoup plus haut sur le crâne que la portion sous-orbitaire du parasphénoïde. Cela indique que les parties parachordale et trabéculaire du plancher neurocrânien formaient entre elles un angle presque droit. Le prootique, l'intercalaire et l'exoccipital ne sont pas connus.

Chaque hémimâchoire supérieure comporte le prémaxillaire, le maxillaire et deux supramaxillaires. Le prémaxillaire est grand, denté, élevé dans sa région symphysaire et étroit dans sa partie post-symphysaire. Le maxillaire est incomplet mais semble avoir été de forme allongée, étroit au-dessus du prémaxillaire, élargi en arrière. Il forme la plus grande partie du bord buccal supérieur. Les deux supramaxillaires sont énormes et le postérieur encore un peu plus que l'antérieur. Le supramaxillaire postérieur s'étire en une forte pointe antérieure qui surplombe le premier supramaxillaire.

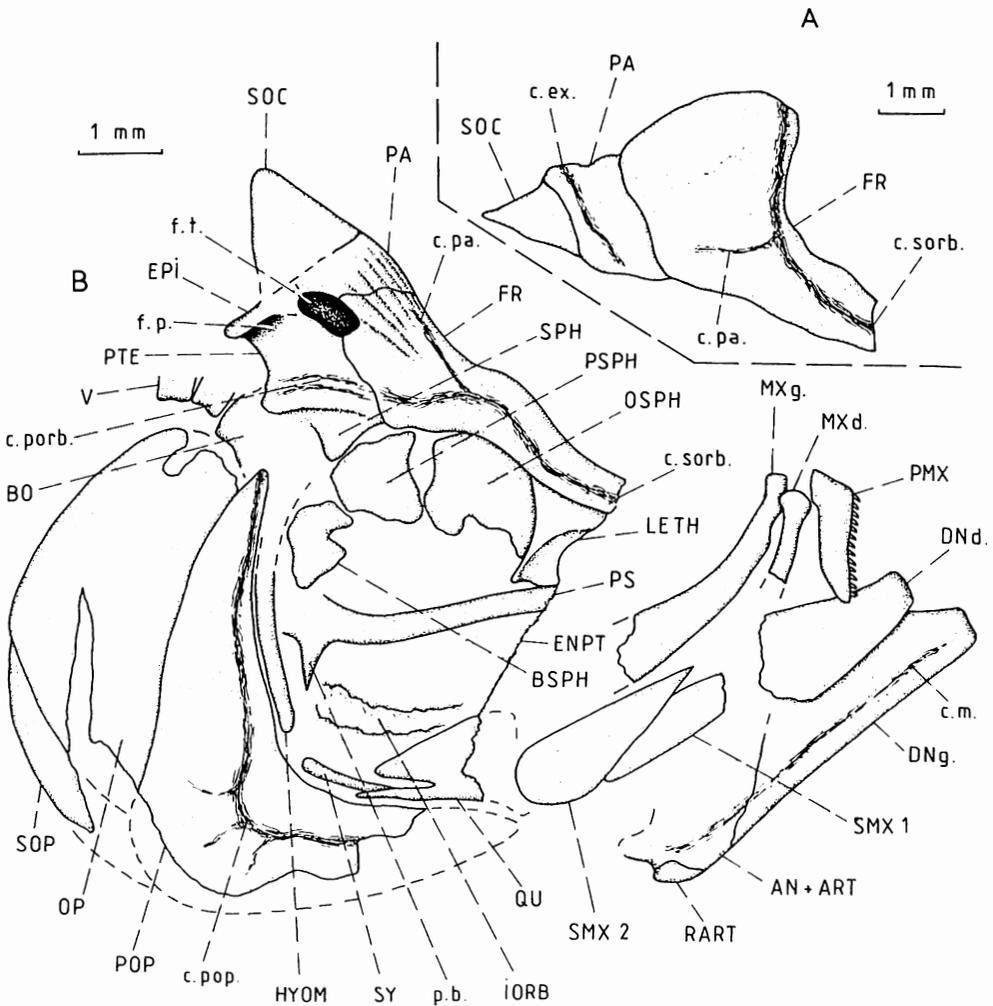


Fig. 2. — Le crâne de «*Diplomystus*» *dartevelliei*: (A) la moitié gauche du toit crânien d'après le paratype R. G. N° 10.983 (spécimen incomplet); (B) en vue latérale droite d'après le paratype R.G. N° 10.983 (spécimen complet).

La mandibule est mal préservée. Sa longueur fait un peu moins de la moitié de la longueur de la tête. Son articulation avec le carré se réalise au niveau du bord antérieur de l'orbite. Le bord symphysaire est étroit mais, plus en arrière, le bord oral du dentaire s'élève de façon régulière. On ne distingue pas de dents sur le dentaire mais cela est probablement dû au mauvais état de conservation. Sous l'extrémité postérieure de l'angulo-articulaire, on distingue un petit rétroarticulaire exclu de la fossette d'articulation avec le carré.

Rien n'est connu des os de la série orbitaire si ce n'est les restes partiels d'un infraorbitaire allongé et étroit (le deuxième?) qui chevauche l'entoptérygoïde.

Le carré est partiellement conservé. Il paraît avoir été triangulaire. Il s'orne d'un processus quadrato-jugal que prolonge un étroit symplectique. L'entoptérygoïde est très large et semble édenté. Le palatin, l'ectoptérygoïde et le métaptérygoïde sont inconnus. La fine tige ventrale de l'hyomandibulaire se distingue devant le préoperculaire.

Les os de la série operculaire sont très développés. Le préoperculaire est grand, large, avec de longues branches dorsale et ventrale formant entre elles un angle droit. Le canal sensoriel préoperculaire émet quelques diverticules dans sa partie basale. L'interoperculaire n'est pas visible. L'operculaire est vaste, beaucoup plus haut que large. Le sous-operculaire est étroit et sa ligne de suture avec l'operculaire est très oblique. Quelques faibles traces de rayons branchiostèges s'aperçoivent sur l'holotype mais il est impossible de les dénombrer.

De la ceinture scapulaire, seul le cleithrum est visible. Deux postcleithra au moins, en forme d'écaille, lui sont accolés. La nageoire pectorale est longue, insérée haut sur les flancs et compte au moins 12 rayons. L'holotype a conservé quelques traces de très courtes nageoires pelviennes, situées à mi-longueur de l'abdomen et débutant un peu en arrière du niveau de l'origine de la nageoire dorsale.

C'est à nouveau le paratype qui permet le compte le plus exact des vertèbres. Il y en a 32, y compris les vertèbres urales I et II, dont 13 ou 14 sont abdominales et les autres caudales. Toutes les vertèbres portent des arcs neuraux et des neurépines, sauf les deux dernières. Les vertèbres abdominales portent de petites hémaphyses. Un arc hémal normal prolongé d'une courte hémépine apparaît dès l'avant-dernière vertèbre abdominale. Les vertèbres caudales possèdent des arcs hémaux prolongés par de longues hémépines. Il y a des épineuraux associés aux vertèbres abdominales et aux premières vertèbres caudales ainsi que des épipleuraux associés aux premières vertèbres caudales. TAVERNE (1976: 8) signale cinq supraneuraux. Cela s'observe, en effet, chez l'holotype. Cependant, l'exemplaire R.G. 10.981 (face gauche) montre l'empreinte de trois supraneuraux antérieurs suivis des restes de quatre supraneuraux plus grands, soit sept supraneuraux au total. Ces supraneuraux sont larges, nettement plus larges à leur sommet qu'à leur base et orientés à peu près verticalement. Le premier supraneural est situé derrière l'occiput et le dernier devant le premier ptérygophore dorsal. On compte 10 ou 11 paires de longues côtes étroites attachées aux vertèbres depuis la troisième jusqu'à l'avant-dernière abdominale. La dernière vertèbre abdominale ne porte qu'une paire de courtes côtes.

La nageoire dorsale est courte, débute aux environs du niveau de la huitième vertèbre, soit un peu en avant de l'origine des nageoires pelviennes, et compte 2 petits rayons épineux suivis de 11 à 13 rayons segmentés allongés. Le premier ptérygophore dorsal est plus développé que les suivants. La nageoire anale occupe une position reculée sur le corps.

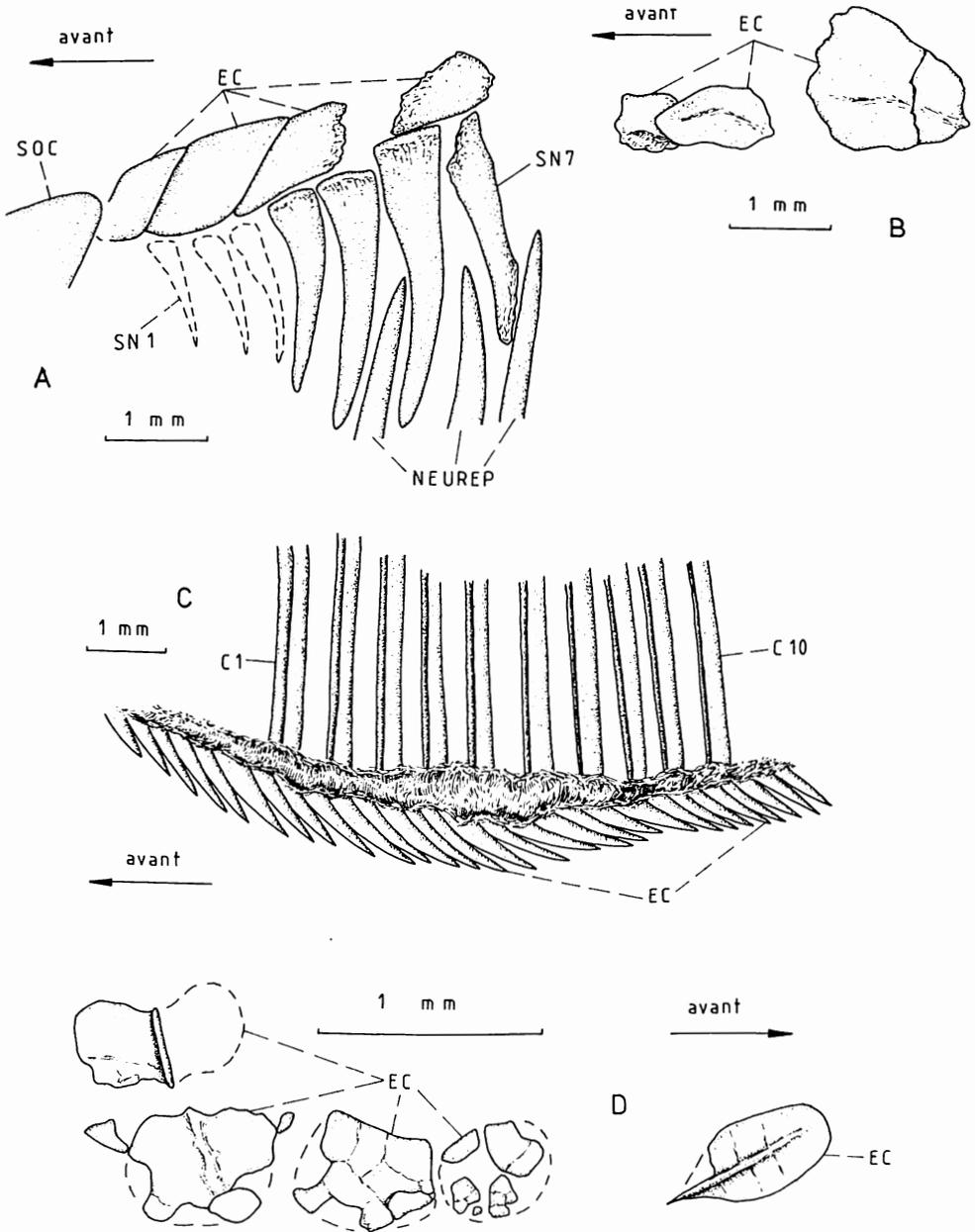


Fig. 3. - «*Diplomystus*» *dartavellei*: (A) le début de la serrature dorsale, derrière le crâne, d'après la face gauche du spécimen R. G. N° 10.981; (B) l'extrémité postérieure de la serrature dorsale, juste en avant de la nageoire dorsale, d'après la face droite de l'holotype R. G. N° 10.982 (retourné); (C) la serrature ventrale d'après l'holotype R. G. N° 10.982. *Eoknightia caheni*: (D) la serrature dorsale d'après l'holotype R. G. N° 11.129, avec les dernières écailles, juste devant la nageoire dorsale (à gauche) et une des écailles antérieures (à droite).

Elle est longue, compte au moins 1 petit rayon épineux et 27 à 29 rayons segmentés de plus grande taille. Elle se termine très près de la nageoire caudale. Les premiers ptérygophores anaux sont très allongés et le premier d'entre eux qui se positionne dans le prolongement de l'hémépine de la première vertèbre caudale, est aussi quelque peu élargi.

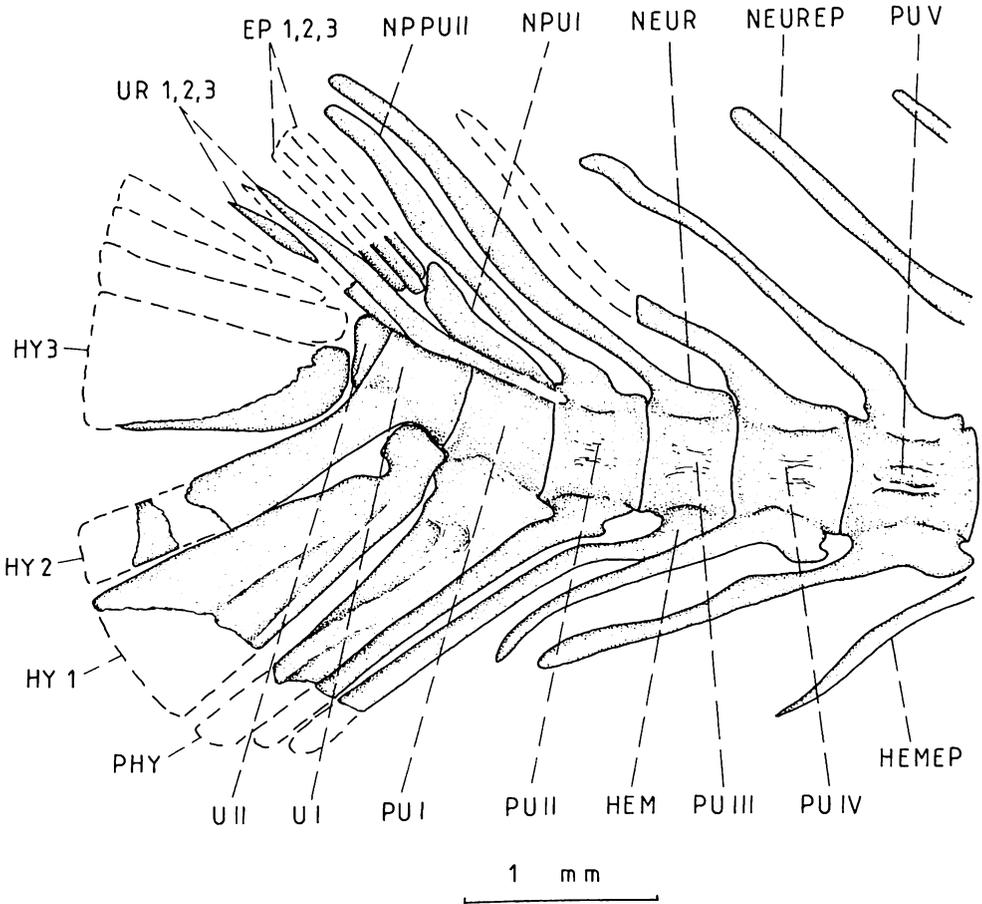


Fig. 4. - Le squelette caudal de «*Diplomystus*» *dartevellei*, d'après le paratype R.G. N° 10.983 (spécimen complet).

C'est sur le paratype que le complexe urophore est le mieux conservé. Les vertèbres préurale I, urale I et urale II sont indépendantes les unes des autres. Le centre ural II est réduit. Par contre, la vertèbre urale I est pratiquement aussi développée que la vertèbre préurale I. La neurépine préurale II est complète. La vertèbre préurale I porte un long arc neural mais il n'y a plus de neurépine complète. On observe trois épuraux. Il y a également trois paires d'uroneurals. Le premier uroneural est autogène et s'étend jusqu'au niveau de la vertèbre préurale II. Le deuxième uroneural, plus court, ne s'étend que jusqu'au bord postérieur de la vertèbre urale I. Le troisième uroneural est très petit et rejeté

postérieurement entre les bases des lépidotriches caudaux. Le parhypural est très large et soudé à la vertèbre préurale I. Le premier hypural, très large, possède une tête proximale bien développée et qui s'articule avec la face ventrale de la vertèbre urale I. Le deuxième hypural, massif mais plus étroit, est soudé à la vertèbre urale I. On distingue un fragment d'un très large troisième hypural derrière le petit centre ural II. Les autres hypuraux ne sont pas visibles mais il y en avait fort probablement six au total comme chez les autres Clupéomorphes primitifs. Un espace sépare les deuxième et troisième hypuraux.

La queue est bifide mais aucun exemplaire ne permet le décompte exact des rayons caudaux. Il y en avait probablement 19 principaux dont 17 branchus comme chez la plupart des Clupéomorphes. Il ne paraît y avoir ni plaques précaudales ou fulcres frangeants ni urodermaux.

TAVERNE (1976: fig. 3) décrit les écailles comme petites et couvertes de fins *circuli* concentriques. De telles écailles existent mais sont confinées dans la région du bord dorsal du poisson, entre les nageoires dorsale et caudale. Sur le corps, on remarque des écailles plus grandes où les fins *circuli* sont légèrement arqués mais gardent néanmoins une disposition à peu près verticale et non pas concentrique. Il y a une serrature dorsale entre l'occiput et le début de la nageoire dorsale. Ce sont des écailles de forme grossièrement triangulaire. Le début de cette serrature dorsale s'observe sur le spécimen R. G. 10.981 et la fin sur l'holotype 10.982. D'après la taille de ces écailles, il ne devait pas y en avoir plus de six ou sept pour toute la serrature dorsale. La dernière de ces écailles est plus vaste que les précédentes et précède directement l'origine de la nageoire dorsale. Une forte serrature ventrale occupe toute la ligne médio-ventrale du poisson depuis l'isthme de la gorge jusqu'à l'origine de la nageoire anale. Elle comprend une trentaine d'écailles pointues très serrées les unes contre les autres. Dans la région des côtes ventrales, il y a correspondance de deux écailles par paire de côtes. Cela tranche d'avec *Armigatus*, *Diplomystus* et les autres Ellimmichthyidae où cette correspondance est d'à peu près une écaille par paire de côtes (observations personnelles).

Ostéologie d'*Eoknightia caheni* (Fig. 1B, 3D, 5, 6)

Eoknightia caheni n'est connu que par l'holotype R.G. 11.129, un exemplaire très mal conservé de 38 mm de longueur totale et 32 mm de longueur standard. Le corps est moyennement élevé, avec un hauteur maximale qui entre 3 fois dans la longueur standard. Le dos est plat et le ventre arrondi mais sans hypertrophie. La tête est grande, un peu plus longue que haute et sa longueur va 2,66 fois dans la longueur standard. La forme générale du poisson évoque beaucoup celle de *Diplomystus dentatus*.

Certains détails du crâne sont discernables malgré la médiocre conservation. La voûte crânienne est formée par de grands frontaux sur lesquels on discerne le trajet du canal sensoriel supraorbitaire, des petits pariétaux jointifs et déterminant donc un crâne de type médio-pariétal, ainsi que par le supraoccipital qui a laissé une profonde empreinte sur le substrat. Certains fragments du mésethmoïde sont visibles mais la forme précise de l'os n'est pas déterminable. L'ethmoïde latéral est bien développé. Plus en arrière, on observe un vaste orbitosphénoïde creusé d'une fenêtre médiane pour le passage des nerfs optiques (II) gauche et droit. L'orbitosphénoïde est proche de l'ethmoïde latéral mais il n'y a cepen-

dant pas contact entre les deux os. Derrière l'orbitosphénoïde, on remarque une masse osseuse concassée, le pleurosphénoïde. La portion sous-orbitaire du parasphénoïde, seule visible, est édentée et dépourvue de processus basiptérygoïde. Il y a une vaste fenêtre interoculaire entre l'orbitosphénoïde et le pleurosphénoïde, d'une part, et le parasphénoïde, d'autre part. Des fragments du sphénotique, de l'épiotique, du ptérotique et du basioccipital sont visibles, sans qu'on puisse cependant définir la forme de ces os. Le basioccipital occupe sur le crâne une position nettement plus élevée que la portion sous-orbitaire du parasphénoïde, ce qui indique l'existence d'un angle marqué entre les parties parachordale et trabéculaire du plancher neurocrânien. Toutefois, ce caractère est moins prononcé que chez «*Diplomystus*» *dartevelliei*. Le basisphénoïde, le prootique, l'exoccipital et l'intercalaire ne sont pas connus. Il en va de même des os de la série orbitaire dont seuls quelques petits fragments s'observent dans la fenêtre interoculaire.

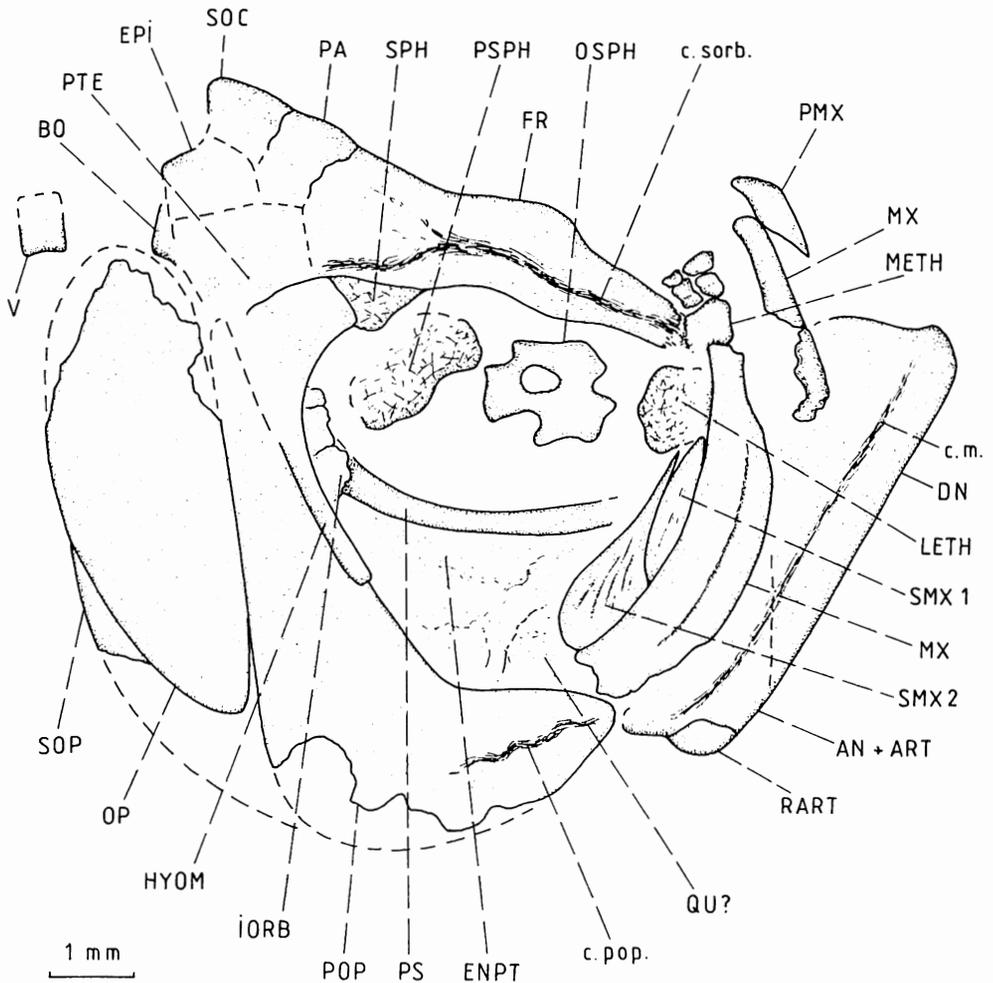


Fig. 5. — Le crâne d'*Eoknightia caheni* en vue latérale droite, d'après l'holotype R. G. N° 11.129.

Chaque hémi-mâchoire supérieure comprend un prémaxillaire, un maxillaire et deux supramaxillaires. Le prémaxillaire a laissé une empreinte très profonde; c'est un petit os, pointu vers l'arrière, un peu plus haut dans la région symphysaire. Le maxillaire est long, étroit dans la région supra-premaxillaire, fort large dans la région où il borde la bouche. Le premier supramaxillaire est plus petit que le second qui s'étire en une fine pointe antérieure. La mâchoire supérieure est édentée.

La mandibule est grande puisqu'elle représente près de la moitié de la longueur du crâne; elle paraît haute et son articulation avec le carré se situe au niveau du bord antérieur de l'orbite. Le prognathisme est très prononcé. Le bord symphysaire est étroit mais le bord oral s'élève vers l'arrière de façon très marquée. La limite entre le dentaire et l'angulo-articulaire n'est pas discernable. Par contre, on voit très clairement le petit rétroarticulaire exclu de la fossette d'articulation pour le carré. La mandibule est édentée.

L'ectoptérygoïde, le métaptérygoïde et le palatin ne sont pas connus. L'entoptérygoïde est large et semble dépourvu de denticules. L'hyomandibulaire est allongé, élargi dorsalement et prolongé ventralement par une fine tige qui longe le bord antérieur du préoperculaire.

L'operculaire est très haut mais aussi très étroit. Le préoperculaire est très large, avec une branche dorsale plus longue que la ventrale. Les deux branches forment entre elles un angle obtus. Le sous-operculaire est long, très étroit et sa suture avec l'operculaire est très oblique. L'interoperculaire et les rayons branchiostèges ne sont pas connus.

Un morceau de la nageoire pectorale est conservé. On peut y compter 8 rayons. Les nageoires pelviennes sont petites, insérées à mi-longueur de la région abdominale du poisson, soit un peu en arrière du niveau de l'origine de la nageoire dorsale. Le nombre des rayons pelviens n'est pas déterminable.

Du squelette axial, seuls les moules internes des quatorze dernières vertèbres sont conservés. En comparant la longueur de ce segment de quatorze vertèbres et celle du squelette axial au complet, on peut extrapoler que le nombre total des vertèbres devait être d'approximativement 35. Derrière la tête, on observe les restes concassés de quelques neurépine et supraneuraux.

L'origine de la nageoire dorsale se situe au niveau du premier quart de la longueur du dos. Cette nageoire comporte 2 petits rayons épineux initiaux suivis de 10 rayons plus grands et segmentés. La nageoire anale occupe une position reculée sur le corps mais elle est trop partiellement conservée pour qu'on puisse en dénombrer les rayons ou juger de sa longueur.

Le squelette caudal a laissé une empreinte à peu près complète, recouverte ça et là de fragments osseux. C'est un complexe urophore fondamentalement du même type que celui de «*Diplomystus*» *dartavellei*, avec les vertèbres préurale I, urale I et urale II indépendantes les unes des autres, une neurépine préurale II complète, un grand arc neural préural I dépourvu de neurépine et un premier uroneural autogène. Il y a au moins un épural. Cette apparente réduction du nombre des épuraux est vraisemblablement due à l'état de conservation déféctueux du spécimen. Seul le premier uroneural est partiellement conservé. Il s'étend jusqu'à la vertèbre préurale I dont il reste indépendant. Il y avait probablement deux autres uroneuraux comme chez beaucoup de Clupéomorphes. La vertèbre urale I est

un peu plus petite que la vertèbre préurale I. Le parhypural est soudé à la vertèbre préurale I et le deuxième hypural à la vertèbre urale I. Le large premier hypural s'articule sur la vertèbre urale I mais son extrémité proximale est assez fine. Le troisième hypural est large et le quatrième étroit. Seule l'extrémité proximale du cinquième hypural est visible. Un éventuel sixième hypural n'est pas observable mais pourrait être caché sous les bases des lépidotriches caudaux. Il n'y a pas d'espace entre les deuxième et troisième hypuraux.

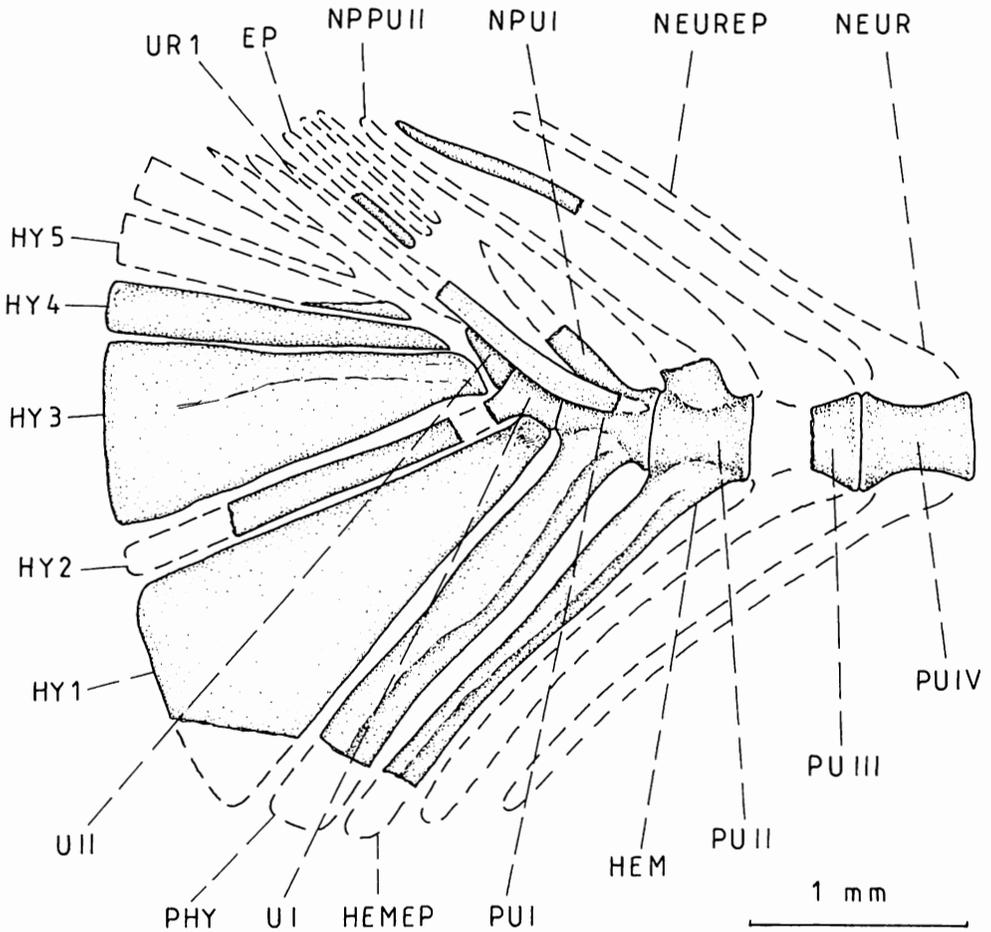


Fig. 6. — Le squelette caudal d'*Eoknightia caheni*, d'après l'holotype R. G. N° 11.129.

La queue est bifide. On ne peut guère en compter les rayons. Il y avait sans doute 19 rayons principaux dont 17 branchus comme chez la plupart des Clupéomorphes.

Les écailles sont grandes et couvertes de *circuli* légèrement arqués mais à disposition générale plus ou moins verticale. La serrature ventrale est complète depuis l'isthme de la gorge jusqu'à la région anale. Les grandes écailles qui la composent ont une densité nettement moindre que chez «*Diplomystus*» *dartevellei*. La serrature dorsale est incomplète-

ment conservée. L'une des écailles antérieures est clairement visible. Elle est ovale et porte une carène médiane dont la pointe dépasse de l'écaille proprement dite. Juste devant la nageoire dorsale, les écailles de la serrature deviennent plus larges et plus longues.

Ostéologie de *Nolfia kwangoensis* (Fig. 1C, 7)

Nolfia kwangoensis est représenté uniquement par les deux faces de l'holotype. Il s'agit d'un exemplaire long d'une vingtaine de millimètres et auquel manquent la tête et le début du corps. Ce corps est moyennement élevé, avec un abdomen arrondi mais sans hypertrophie.

La partie conservée du squelette axial comporte 35 vertèbres dont 18 caudales, y compris les centres uraux I et II. Les premières vertèbres abdominales font défaut. Les arcs neuraux et les neurépines sont bien développés tout au long du squelette axial. Les premières vertèbres abdominales conservées possèdent de petites hémaphyses sur lesquelles s'articulent de longues côtes. Les dernières vertèbres abdominales montrent des arcs hémaux prolongés par des hémépines qui supportent des côtes plus courtes. Les vertèbres caudales sont garnies d'arcs hémaux et d'hémépines normaux. Il y a des épineuraux tout au long du squelette axial et quelques épipleuraux associés aux premières vertèbres caudales.

Les nageoires pectorales ne sont pas conservées. Les nageoires pelviennes sont bien développées et leur origine se situe légèrement en avant de celle de la nageoire dorsale. Cette dernière est haute mais à base courte. La nageoire dorsale débute par 1 ou 2 petits rayons épineux courts et compte 11 grands rayons segmentés. Les premiers de ces rayons sont très allongés. Le premier ptérygophore dorsal est très long et composé de deux branches, l'une antérieure large mais plus courte, l'autre postérieure plus fine mais plus allongée. La nageoire anale occupe une position reculée sur le corps, près de la queue. Elle débute par 1 ou 2 petits rayons épineux et se poursuit par près de 20 rayons segmentés. Les quatorze premiers rayons segmentés anaux sont bien conservés. Les suivants sont disloqués et l'on ne peut guère les compter de façon précise. Il est sûr cependant que leur nombre ne dépassait pas vingt.

Le squelette caudal est plus évolué que chez «*Diplomystus*» *dartavellei* et *Eoknightia caheni*. Les vertèbres préurale I, urale I et urale II sont indépendantes les unes des autres mais le centre ural I est très réduit par rapport à la vertèbre préurale I. La neurépine préurale II est complète. L'arc neural préural I est très allongé et son sommet atteint le niveau des trois quarts de la longueur de la neurépine précédente. Le large parhypural est articulé mais pas soudé à la vertèbre préurale I. Le premier hypural est large mais est dépourvu de tête articulaire et d'articulation avec le centre ural I. Le deuxième hypural est étroit et soudé au petit centre ural I. L'extrémité proximale du troisième hypural est visible derrière le minuscule centre ural II. Les autres hypuraux ne sont pas conservés. Il y a deux épuraux qui ont laissé des traces très fragmentaires. On trouve trois paires d'uroneuraux. La première de ces paires est soudée en un pleurostyle à la vertèbre préurale I. Le deuxième uroneural atteint vers l'avant le niveau du bord arrière de la vertèbre urale I. Le troisième uroneural est réduit et rejeté entre les bases des lépidotriches caudaux.

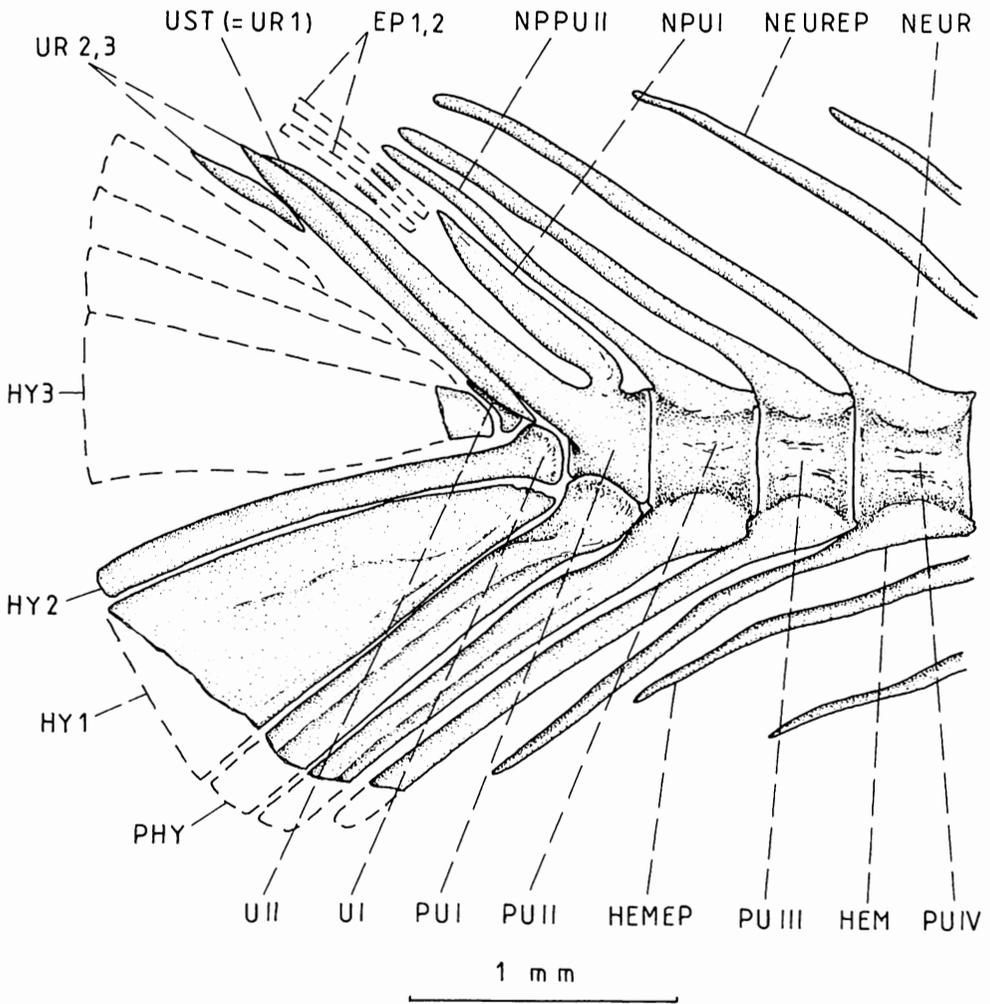


Fig. 7. – Le squelette caudal de *Nolfia kwangoensis*, d'après l'holotype R. G. N° 10.978.

La queue est bifide mais trop abimée pour dénombrer les rayons caudaux. Il y en avait très probablement 19 principaux dont 17 branchus, comme chez la plupart des Clupéomorphes.

Les écailles sont grandes et ornées de *circuli* à disposition quasi verticale. L'éventuelle serrature dorsale n'est pas conservée. La serrature ventrale est complète et s'étend jusqu'à la nageoire anale. Il y a à peu près une écaille de cette serrature par paire de côtes.

DISCUSSION

Position systématique de «*Diplomystus*» *dartevellei*

La serrature dorsale de «*Diplomystus*» *dartevellei* ne comporte pas les très nombreuses petites écailles subrectangulaires et à bord postérieur denticulé par lesquelles GRANDE (1982a) a redéfini *Diplomystus*. Il est donc clair que l'espèce de Kipala n'appartient pas à ce genre ni d'ailleurs à l'ordre des Ellimmichthyiformes puisque toutes les formes qui le composent montrent une serrature dorsale faite d'un grand nombre de petites écailles subrectangulaires (GRANDE, 1982a: 5, 22).

Par ailleurs, le poisson de Kipala partage avec les Ellimmichthyiformes et les Clupéomorphes plus évolués deux apomorphies: la serrature dorsale complète entre la nageoire dorsale et le crâne ainsi que la présence d'une fenêtre temporale entre le frontal, le pariétal et le ptérotique (observations personnelles chez *Diplomystus dentatus*). *Armigatus brevissimus*, au contraire, n'offre encore qu'une serrature dorsale incomplète (GRANDE, 1982a: 4) et est dépourvu de fenêtre temporale (PATTERSON, 1967: fig. 7). Notre espèce est donc apomorphe pour ces caractères par rapport à *Armigatus*.

D'autre part, la séparation du premier uroneural et de la vertèbre préurale I indique que «*Diplomystus*» *dartevellei* est plus primitif que les Clupeioides (GRANDE, 1985: 258). L'absence de *recessus lateralis* en fait une forme plus primitive que les Clupéiformes et que *Santanaclupea silvasantosi* Maisey, 1993 de l'Albien du Brésil (GRANDE, 1985: 255; MAISEY, 1993: 9). Ses pariétaux jointifs indiquent qu'il est également plus primitif que *Spratticeps gaultinus* Patterson, 1970 de l'Albien d'Angleterre (PATTERSON, 1970: 163). La présence d'un fort processus basiptérygoïde sur son parasphénoïde confirme le fait qu'il est moins évolué que *Santanaclupea silvasantosi* et les Clupéiformes (GRANDE, 1982a: 8; MAISEY, 1993: 9).

Les quelques éléments exposés ci-avant situent «*Diplomystus*» *dartevellei* au même endroit que les Ellimmichthyiformes dans la phylogénie des Clupéomorphes, entre *Armigatus brevissimus* et *Spratticeps gaultinus*. Toutefois, cette dichotomie peut être aisément résolue. En effet, l'espèce zaïroise partage avec les Clupéomorphes plus évolués deux apomorphies, la perte des dents du parasphénoïde et celle des dents des os ptérygoïdes, qui font défaut chez *Armigatus brevissimus* et les Ellimmichthyiformes (PATTERSON, 1967: fig. 7; GRANDE, 1982a: fig. 6). Notre poisson représente donc le groupe-frère directement apomorphe des Ellimmichthyiformes.

Il convient encore de donner un nouveau statut générique à notre poisson puisqu'il n'appartient pas au genre *Diplomystus* et qu'il se différencie aussi des autres Ellimmichthyiformes ainsi que d'*Armigatus*:

Kwangoclupea nov. gen.

Derivatio nominis: de Kwango, province du Zaïre, et de *Clupea*, nom du genre-type de la famille des Clupeidae.

Espèce-type: *Kwangoclupea dartevellei* (Casier, 1965).

Diagnose: Petit Clupéomorphe archaïque. Crâne médio-pariétal. Commissure sensorielle extrascapulaire comprise dans les pariétaux mais pas dans le supraoccipital. Très forte crête supraoccipitale. Grand orbitosphénoïde en contact étroit avec l'ethmoïde latéral. Mâchoires dentées. Deux supramaxillaires. Articulation mandibulo-carrée située au niveau du bord antérieur de l'orbite. Fort processus basiptérygoïde du parasphénoïde. Os ptérygoïdes et parasphénoïde édentés. Fosse préépiotique présente mais petite. Fenêtre temporale présente. Angle très marqué entre les parties trabéculaire et parachordale du plancher neurocrânien. Operculaire haut et étroit. Les deux branches du préoperculaire bien développées et formant entre elles un angle droit. 32 vertèbres dont 13 ou 14 abdominales et 18 ou 19 caudales. 11 à 12 paires de côtes. Epineuraux et épipleuraux présents. 7 larges supraneuraux verticaux. Nageoire dorsale proche du crâne, débutant un peu en avant des pelviennes et comptant de 11 à 13 rayons segmentés. Nageoire anale longue, proche de la queue, comptant 27 à 29 rayons segmentés. Très large parhypural soudé à la vertèbre préurale I. Vertèbre urale I très développée et soudée au deuxième hypural. Premier hypural large, avec une forte tête articulaire pour la vertèbre urale I. Présence d'un espace entre les régions distales des deuxième et troisième hypuraux. Trois uroneuraux dont le premier autogène. Trois épuraux. Serrature dorsale complète entre la nageoire dorsale et le crâne, composée de quelques écailles plus ou moins triangulaires. Serrature ventrale complète, avec les écailles nombreuses et très serrées (deux écailles par paire de côtes). Corps court et élevé. Abdomen arrondi et hypertrophié.

***Kwangoclupea dartevellei* (CASIER, 1965)**

Citations antérieures:

Diplomystus dartevellei n. sp. – in: CASIER (1965: 13).

Diplomystus dartevellei Casier, E., 1965 – in: TAVERNE (1976: 7).

Diagnose: Cf. celle du genre (genre monospécifique).

Position systématique d'*Eoknightia caheni*

Son premier uroneural autogène atteste qu'*Eoknightia caheni* est plus primitif que les Clupeoidei et son crâne médio-pariétal le situe en position plésiomorphe par rapport à *Spratticeps gaultinus*, à *Santanaclupea silvasantosi* et aux Clupéiformes.

Par contre, *Eoknightia caheni* est plus évolué qu'*Armigatus brevissimus*, les Ellimmichthyiformes et *Kwangoclupea dartevellei* par la perte du processus basiptérygoïde du parasphénoïde ainsi que par la légère réduction de la vertèbre urale I par rapport à la vertèbre préurale I.

Eoknightia caheni se situe donc entre *Kwangoclupea dartevellei* et *Spratticeps gaultinus* dans la phylogénie des Clupéomorphes.

Nous pouvons également améliorer la définition de notre poisson:

Eoknightia (TAVERNE, 1976)

Espèce-type: *Eoknightia caheni* (TAVERNE, 1976)

Diagnose émendée: Petit Clupéomorphe archaïque. Crâne médio-pariétal. Faible crête supraoccipitale. Mâchoires édentées. Deux supramaxillaires. Articulation mandibulo-carrière située au niveau du bord antérieur de l'orbite. Parasphénoïde dépourvu de processus basiptérygoïde. Os ptérygoïdes et parasphénoïde édentés. Angle marqué entre les parties trabéculaire et parachordale du plancher neurocrânien. Branches du préoperculaire très larges, avec la branche dorsale plus longue que la ventrale et les deux branches formant entre elles un angle obtus. Opérculaire haut et très étroit. Environ 35 vertèbres. Nageoire dorsale débutant au premier quart de la longueur du dos, un peu en avant de l'origine des pelviennes et comptant environ 10 rayons segmentés. Nageoire anale reculée vers l'arrière du corps, près de la queue. Vertèbre urale I réduite par rapport à la vertèbre préurale I et soudée au deuxième hypural. Parhypural soudé à la vertèbre préurale I. Premier hypural large, à extrémité proximale étroite mais toujours articulée sur la vertèbre urale I. Premier uroneural autogène. Au moins un épural. Serrature dorsale complète, avec des écailles ovales, allongées et carénées derrière la tête et des écailles plus larges que longues près de la nageoire dorsale. Serrature ventrale complète, avec des écailles peu serrées les unes sur les autres (correspondance probable: une écaille par paire de côtes). Corps moyennement allongé et élevé. Dos assez plat. Abdomen arrondi mais sans hypertrophie.

Position systématique de *Nolfia kwangoensis*

Sa première paire d'uroneuraux soudée à la vertèbre préurale I en un pleurostyle, son parhypural articulé et non pas soudé à la vertèbre préurale I et sa vertèbre urale I très réduite font de *Nolfia kwangoensis* un indéniable représentant du sous-ordre des Clupeoidei (GRANDE, 1985: 258-259).

L'absence de la tête et du début du corps ne permet pas de pousser plus avant les investigations relatives à la position systématique de ce poisson qui doit donc être laissé Clupeoidei *incertae sedis*.

Remarquons aussi que *Nolfia kwangoensis* du Cénomaniens devient ainsi le plus ancien représentant avéré du sous-ordre des Clupeoidei, une position occupée jusqu'ici par *Gasteroclupea branisai* Signeux, 1964 du Maastrichtien (fin du Crétacé supérieur) de Bolivie (PATTERSON, 1993: 628).

Phylogénie des Clupéomorphes

Les caractères de *Kwangoclupea* et d'*Eoknightia* permettent d'affiner notablement notre compréhension de la phylogénie des Clupéomorphes telle que GRANDE (1982a, b, 1985) et GRANDE et NELSON (1985) l'ont proposée. Cette phylogénie peut dorénavant être tracée de la manière exposée ci-après.

Erichalcis arcta et les autres Clupéomorphes partagent deux apomorphies:

- (1) il y a une serrature ventrale faite d'au moins une mais généralement de nombreuses écailles impaires à processus latéraux ascendants.
- (2) un diverticule vésical pair pénètre dans le neurocrâne par un orifice de l'exoccipital et se loge dans une bulle creusée dans le prootique.

Une troisième apomorphie est parfois invoquée: la capture par le pariétal d'une portion de la commissure sensorielle extrascapulaire (GRANDE, 1985: 253). En fait, il s'agit là d'un caractère spécialisé que les Clupéomorphes partagent avec les Ostariophysi dont ils sont très proches parents ainsi que l'ont révélé des recherches génétiques récentes (LE *et al.*, 1993; MÜLLER-SCHMID *et al.*, 1993). La signification de ce caractère dans la phylogénie des Téléostéens paraît d'ailleurs assez faible puisqu'on le retrouve aussi chez certains Ostéoglossomorphes et divers Eutélostéens.

Erichalcis arcta offre quelques autapomorphies (FOREY, 1975):

- (3) la perte des dents du parasphénoïde et de la série palato-ptérygoïdienne. Ces dents font défaut chez la plupart des Clupéomorphes mais existent chez *Armigatus* (PATTERSON, 1967: fig. 7) et les Ellimmichthyiformes (GRANDE, 1982a: fig. 6) qui sont pourtant plus évolués qu'*Erichalcis arcta*. La parcimonie implique donc que cette perte s'est réalisée indépendamment chez cette espèce.
- (4) l'arc neural préural I a disparu et une expansion aliforme postérieure de l'arc neural préural II rejoint le stégural. Les Clupéomorphes possèdent, au contraire, presque toujours un arc neural préural I très développé.
- (5) le sixième hypural manque. Cet os est généralement présent chez les Clupéomorphes.

Armigatus brevissimus et les Clupéomorphes plus évolués partagent de nouvelles synapomorphies:

- (6) le parhypural se soude à la vertèbre préurale I (PATTERSON, 1967: fig. 8; TAVERNE, 1976: fig. 7; GRANDE, 1982a: fig. 10, 12, 17). Cette fusion disparaît chez les Clupeoidei.
- (7) le deuxième hypural se soude à la vertèbre urale I (GRANDE, 1985: 254; etc.).
- (8) la fosse préépiotique apparaît (PATTERSON, 1967: fig. 7, 1970: 176).
- (9) un début de serrature dorsale se développe en avant de la nageoire dorsale, faite de quelques écailles subtriangulaires, mais n'atteint pas l'arrière du crâne (GRANDE, 1982a: 4).

Les Ellimmichthyiformes et les Clupéomorphes plus avancés montrent de nouvelles synapomorphies:

- (10) la fenêtre temporale apparaît (observations personnelles chez *Diplomystus dentatus*).
- (11) la serrature dorsale dorsale devient complète entre le crâne et la nageoire dorsale.

Les Ellimmichthyiformes qui comprennent les deux genres *Diplomystus* et *Ellimmichthys* Jordan, 1919, offrent une autapomorphie:

- (12) les écailles de la serrature dorsale s'élargissent considérablement et deviennent subrectangulaires.

Kwangoclupea dartevellei et le reste des Clupéomorphes se montrent plus évolués par:

- (13) la perte des dents du parasphénoïde.

- (14) la perte des dents sur les os ptérygoïdes. Ce caractère connaît une réversion chez les Denticipitoidei où quelques dents sont connues sur l'entoptérygoïde (GREENWOOD, 1968: fig. 17) et dans de très rares cas chez les Clupeoidei (RIDEWOOD, 1904: 458).

Kwangoclupea dartavellei offre deux autapomorphies:

- (15) l'orbitosphénoïde est très développé et situé derrière l'ethmoïde latéral avec lequel il entre en contact.
 (16) la serrature ventrale est faite d'un grand nombre d'écailles très serrées les unes contre les autres (environ deux écailles par paire de côtes).

Eoknightia caheni et les autres Clupéomorphes présentent en plus:

- (17) la perte du processus basiptérygoïde du parasphénoïde.
 (18) une légère réduction de la vertèbre urale I par rapport à la vertèbre préurale I.

Spratticeps gaultinus et les Clupéomorphes plus évolués partagent d'autres synapomorphies:

- (19) le crâne devient latéro-pariétal (PATTERSON, 1970: fig. 1)
 (20) outre les pariétaux, la commissure sensorielle extrascapulaire passe aussi dans ou au-dessus du supraoccipital (PATTERSON, 1970: fig. 1).

Spratticeps gaultinus possède une autapomorphie:

- (21) la fenêtre temporale est couverte par le frontal et le pariétal et s'ouvre plus postérieurement dans une petite fosse posttemporale (PATTERSON, 1970: fig. 2).

Santanaclupea silvasantosi et les espèces plus spécialisées montrent:

- (22) un *recessus lateralis* (MAISEY, 1993: fig. 5).
 (23) outre le prootique, le ptérotique abrite aussi, dans une cavité osseuse, un diverticule vésical intracrânien (MAISEY, 1993: 9).
 (24) une fenêtre auditive entre le prootique, l'exoccipital et le basioccipital (MAISEY, 1993: fig. 5A).

Santanaclupea silvasantosi se caractérise aussi par quelques autapomorphies:

- (25) la fenêtre temporale s'ouvre entre le frontal et le sphénotique (MAISEY, 1993: fig. 5). Normalement, la fenêtre temporale s'ouvre entre le frontal, le pariétal et parfois aussi le ptérotique mais n'intéresse pas le sphénotique (RIDEWOOD, 1904: fig. 118B, 122B, 126B, 130B, 133, 136b; TRACY, 1920: pl. 1, fig. 1; WOHLFAHRT, 1937: fig. 2; TAVERNE, 1977: fig. 4; GRANDE, 1985: fig. 31, 44; etc.).
 (26) la perte de la serrature dorsale (MAISEY, 1993: fig. 7). Ce caractère se réalise à plusieurs reprises et de manière indépendante chez les Clupéomorphes.

Les Clupéiformes montrent une nouvelle synapomorphie:

- (27) la perte du foramen béryciforme du cératohyal antérieur (GRANDE, 1985: 256-257).

Les Denticipitoidei se caractérisent par une grande quantité d'autapomorphies dont GREENWOOD (1968) donne le détail.

Les Clupeoidei, y compris *Nolfia kwangoensis*, présentent plusieurs autres synapomorphies:

- (28) la ligne latérale n'est plus enclose dans des écailles, sauf parfois à son début (GRANDE, 1985: 259).

- (29) la vertèbre urale I est très réduite par rapport à la vertèbre préurale I (GRANDE, 1985: 258-259).
 (30) le parhypural n'est plus fusionné mais simplement articulé sur la vertèbre préurale I (GRANDE, 1985: 259-260).
 (31) la première paire d'uroneuraux se fusionnent en un pleurostyle à la vertèbre préurale I (GRANDE, 1985: 258).
 (32) le premier hypural perd son articulation avec la vertèbre urale I et se décroche légèrement de l'axe vertébral.

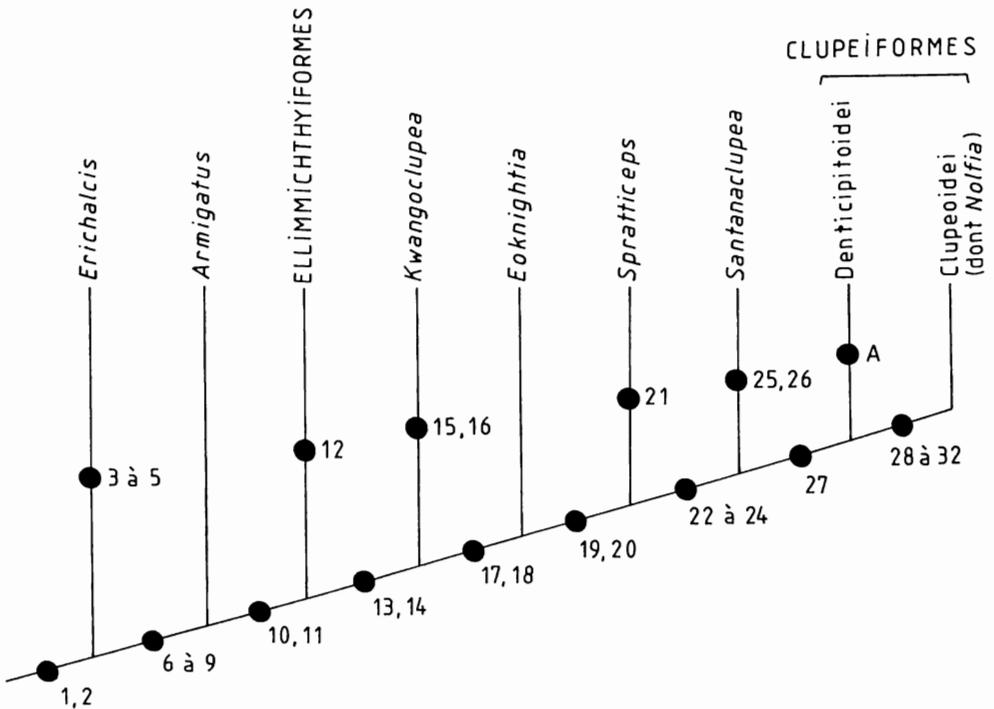


Fig. 8. – La phylogénie des Clupéomorphes, incluant les trois genres du Cénomaniens de Kipala (Kwango, Zaïre). Les chiffres font référence aux apomorphies discutées dans le texte et la lettre «A» aux nombreux caractères spécialisés des Denticipitoidei tels qu'ils sont exposés dans GREENWOOD (1968).

Le cladogramme de la figure 8 résume la phylogénie des Clupéomorphes telle que ci-dessus exposée.

REMERCIEMENTS

Je tiens à dire ma gratitude au Dr. Luc Tack du Département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren, Belgique) pour m'avoir permis de réétudier les Clupéomorphes fossiles

de Kipala. Le Prof. Dr. Michel Chardon de l'Université de Liège (Belgique) et le Dr. Mireille Gayet de l'Université de Lyon (France) ont bien voulu lire et commenter le présent article. Je les en remercie tous deux très vivement.

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES

AN + ART:	angulo-articulaire (= angulosplé- nio-articulaire)	POP:	préoperculaire
BO:	basioccipital	PS:	parasphénoïde
BSPH:	basisphénoïde	PSPH:	pleurosphénoïde (= ptérosphénoï- de)
C 1 à 10:	côtes (de la 1 ^{ère} à la 10 ^e paire)	PTE:	ptérotique
DN (d., g.):	dentaire (= dento-splénial, denta- lo-splénial) (droit, gauche)	PU I à V:	vertèbres préurales I à V
EC:	écailles (des serrures dorsale et ventrale)	QU:	carré (= quadratique)
ENPT:	entoptérygoïde (= endoptérygoï- de, mésoptérygoïde)	RART:	rétroarticulaire
EP 1, 2, 3:	épuraux	SMX 1, 2:	supramaxillaires 1, 2
EPI:	épiotique (= épioccipital)	SN 1 à 7:	supraneuraux 1 à 7
FR:	frontal	SOC:	supraoccipital
HEM:	arc hémal (= hémarcual)	SOP:	sous-operculaire
HEMEP:	hémépine (= hémacanthé)	SPH:	sphénotique
HY 1 à 5:	hypurax	SY:	symplectique
HYOM:	hyomandibulaire	U I, II:	vertèbres urales I, II
IORB:	infraorbitaire	UR 1, 2, 3:	uroneuraux 1, 2, 3
LETH:	ethmoïde latéral	UST:	pleurostyle (= urostyle)
METH:	méséthmoïde	V:	corps vertébral
MX (d., g.):	maxillaire (droit, gauche)	c. ex.:	commissure sensorielle extrasca- pulaire
NEUR:	arc neural (= neurarcual)	c. m.:	canal sensoriel mandibulaire
NEUREP:	neurépine (= neuracanthé)	c. pa.:	commissure sensorielle pariétale
NPPUII:	neurépine préurale II	c. pop.:	canal sensoriel préoperculaire
NPUI:	arc neural préural I	c. porb.:	canal sensoriel postorbitaire (=otique)
OP:	operculaire	c. sorb.:	canal sensoriel supraorbitaire
OSPH:	orbitosphénoïde	f. p.:	fosse préépiotique
PA:	pariétal	f. t.:	fenêtre (= fosse) temporale
PHY:	parhypural	p. b.:	processus basiptérygoïde du para- sphénoïde
PMX:	prémaxillaire		

BIBLIOGRAPHIE

- CASIER, E. (1965) - Poissons fossiles de la Série du Kwango (Congo). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Géol.*, Tervuren, **50**: 64 p.
- CASIER, E. (1969) - Sur les conditions de dépôt de quelques-unes des Formations mésozoïques du Bassin du Congo. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Géol.*, Tervuren, **62**: 27-47.
- FOREY, P. L. (1973) - A primitive Clupeomorph Fish from the Middle Cenomanian of Hakel, Lebanon. *Canad. Journ. Earth Sci.*, **10** (8): 1302-1318.

- FOREY, P. L. (1975) – A fossil clupeomorph fish from the Albian of the Northwest Territories of Canada, with notes on cladistic relationships of clupeomorphs. *Journ. Zool.*, London, **175**: 151-177.
- GRANDE, L. (1982a) – A Revision of the Fossil Genus *Diplomystus*, With Comments on the Interrelationships of Clupeomorph Fishes. *Amer. Mus. Novit.*, New York, **2728**: 1-38.
- GRANDE, L. (1982b) – A Revision of the Fossil Genus *Knightia*, With a Description of a New Genus from the Green River Formation (Teleostei, Clupeidae). *Amer. Mus. Novit.*, New York, **2731**: 1-22.
- GRANDE, L. (1985) – Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for a revision of the subgroups of clupeoids. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **181** (2): 231-372.
- GRANDE, L. & NELSON, G. J. (1985) – Interrelationships of Fossil and Recent Anchovies (Teleostei, Engrauloidea) and Description of a New Species from the Miocene of Cyprus. *Amer. Mus. Novit.*, New York, **2826**: 1-16.
- GREENWOOD, P. H. (1968) – The osteology and relationships of the Denticipitidae, a family of clupeomorph fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool., London, **16** (6): 213-273.
- GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN & G. S. MYERS (1966) – Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **131**(4): 339-456.
- GREKOFF, N. (1960) – Ostracodes du Bassin du Congo. II Crétacé. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, Sci. Géol.*, Tervuren, **35**: 70 p.
- LE, H.L.V., G. LECOINTRE, & R. PERASSO (1993) – A 28S rRNA-Based Phylogeny of Gnathostomes: First Steps in the Analysis of Conflict and Congruence with Morphologically Based Cladograms. *Molec. Phylog. Evol.*, **2** (1): 31-51.
- LEPERSONNE J. (1977) – Structure géologique du bassin intérieur du Zaïre. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, Bruxelles, 5e sér., **63** (12): 941-965.
- MAISEY, J. G. (1993) – A New Clupeomorph Fish from the Santana Formation (Albian) of NE Brazil. *Amer. Mus. Novit.*, New York, **3076**: 1-15.
- MÜLLER-SCHMID, A., B. GANSS, Th. GORR & W. HOFFMANN (1993) – Molecular Analysis of Ependymins from the Cerebrospinal Fluid of the Orders Clupeiformes and Salmoniformes: No Indication for the Existence of an Euteleost Infradivision. *Journ. Molec. Evol.*, **36**: 578-585.
- PATTERSON, C. (1967) – Are the teleosts a polyphyletic group?. In: *Coll. Intern. C. N. R. S.*, 163, *Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)*, Paris, 6-11 juin 1966, Edit. C. N. R. S., Paris: 93-109.
- PATTERSON, C. (1970) – A clupeomorph fish from the Gault (Lower Cretaceous). *Zool. Journ. Linn. Soc.*, London, **49** (3): 161-182.
- PATTERSON, C. (1993) – Osteichthyes: Teleostei. In: *The Fossil Record 2*. BENTON, M. J. (Ed.). Chapman & Hall, London: 621-656.
- PICTET, F. J. (1858) – Description des poissons fossiles du terrain néocomien des Voirons. In: *Matér. Paléont. Suisse*, Libr. J. KESSMANN, Genève, sér. 2, **1**: 54 p.
- RIDEWOOD, W. G. (1904) – On the Cranial Osteology of the Clupeoid Fishes. *Proceed. Zool. Soc.*, London, 1904, II, 29: 448-493.
- TAVERNE, L. (1976) – Les téléostéens fossiles du Crétacé moyen de Kipala (Kwango, Zaïre). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Géol.*, Tervuren, **79**: 50 p.
- 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). *Geobios*, Lyon, **10** (5): 697-722.

- TAVERNE, L. (sous presse) – Ostéologie et position systématique d'*Audenaerdia casieri*, téléostéen clupéomorphe (Pisces) du Santonien (Crétacé) de Vonso, Bas-Zaïre. *Mus. Roy. Afr. Centr., Dép. Géol., Rapp. Ann. 1996*, Tervuren.
- TRACY, H. C. (1920) – The clupeoid cranium in its relation to the swimbladder diverticulum and the membranous labyrinth. *Journ. Morphol.*, **33**: 439-483.