

DEUXIÈME NOTE SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES TÉLÉOSTÉENS FOSSILES DE L'ORDRE DES ICHTHYODECTIFORMES

par LOUIS TAVERNE Dr. Sc. (*)

SUMMARY. — The author gives new evidence, based mainly on the caudal skeleton, of the close relationships between Ichthyodectiforms and Osteoglossomorphs.

RÉSUMÉ. — Sur la base du squelette caudal principalement, l'auteur met une nouvelle fois en évidence les relations étroites qui unissent les Ichthyodectiformes aux Ostéoglossomorphes.

Les Ichthyodectiformes sont des poissons fossiles de grande taille, connus du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur. Ils étaient marins et fréquentaient les lagunes et les lacs côtiers. On les trouve dans des gisements européens, africains, australiens et nord et sud-américains.

De nombreux auteurs ont traité des Ichthyodectiformes, mais les seuls ouvrages vraiment exhaustifs consacrés à ce sujet sont la monographie de D. BARDACK (1965) sur les *Ichthyodectidae* et l'article de D. BARDACK et G. SPRINKLE (1969) sur les *Saurocephalidae*. Depuis peu, C. PATTERSON a entrepris l'étude de quelques crânes d'*Ichthyodectidae* sud-américains très bien conservés (communication personnelle). Les renseignements encore inédits recueillis par C. PATTERSON paraissent même être plus complets que ceux fournis par D. BARDACK (1965).

La position systématique et les affinités des Ichthyodectiformes sont fortement controversées. Pour A.S. WOODWARD (1901, 1919), P. DE SAINT-SEINE (1949), O. NYBELIN (1964) et D. BARDACK (1965), les Ichthyodectiformes devaient être rangés dans la famille des *Chirocentridae* au sein de l'ordre des Clupéiformes. P.H. GREENWOOD, D.E. ROSEN, S.H. WEITZMAN et G.S. MYERS (1966) émettent l'hypothèse que les Ichthyodectiformes pourraient, au contraire, se rattacher aux Ostéoglossomorphes. Les arguments invoqués par ces auteurs se résument cependant à très peu de chose. La même année, T. CAVENDER (1966) montre, sur

un squelette caudal partiellement conservé, que le type de complexe urophore des *Ichthyodectidae* était bien différent de celui de *Chirocentrus* CUVIER G., 1817 et qu'il n'y avait vraiment aucune raison de grouper ces poissons dans la famille des *Chirocentridae*. D. BARDACK et G. SPRINKLE (1969) créent l'ordre des Ichthyodectiformes pour les familles des *Ichthyodectidae* et des *Saurocephalidae*; ils ne précisent malheureusement la position de cet ordre au sein des Téléostéens primitifs. J'ai montré récemment (L. TAVERNE, 1973) que les caractères ostéologiques rapprochent davantage les Ichthyodectiformes des Ostéoglossomorphes que des trois autres grandes lignées de Téléostéens primitifs, les Elopomorphes, les Clupéomorphes et les Protacanthoptérygiens, et qu'il n'y avait aucune raison de rapprocher ces poissons de *Chirocentrus* si ce n'est une vague ressemblance externe due seulement à la convergence. Je proposais de considérer les Ichthyodectiformes comme un ordre du super-ordre des Ostéoglossomorphes. La même année, G.J. NELSON (1973) s'est aussi penché sur les relations des Ichthyodectiformes. Il leur trouve, au niveau de la mâchoire inférieure, certains caractères qui pourraient indiquer une lointaine parenté avec les Elopomorphes. Ces affinités sont cependant assez vagues et l'auteur préfère considérer les Ichthyodectiformes comme un ordre de Téléostéens *incertae sedis*.

Analysons les caractères mis en évidence par G.J. NELSON (1973) pour rapprocher les Ichthyodectiformes des Elopomorphes. Comme chez les Elopomorphes, le canal sensoriel man-

(*) Chargé de Recherches du F.N.R.S.

dibulaire s'ouvre à la face interne de l'angulaire et non à sa face externe comme à l'habitude chez les Téléostéens. De plus, chez les Ichthyodectiformes, l'angulaire et l'articulaire participent à la formation de la fossette d'articulation pour le carré, également comme chez les Elopiformes. Le premier de ces caractères paraît bien n'avoir, en effet, jamais été décrit que chez les Elopides, encore que nous manquions des renseignements correspondants pour beaucoup de Téléostéens et que, en conséquence, nous ne sachions pas si ce trait anatomique est réellement important sous l'angle phylogénétique. Quoi qu'il en soit, l'ouverture en question, bien que disposée sur la face interne de la mâchoire, n'en est pas moins plus proche de l'extrémité postérieure de l'os chez les Ichthyodectiformes que chez les Elopides. Il faut encore rappeler que chez *Hiodon*, LESUEUR, C.A., 1818, le canal s'ouvre vraiment sur le bord postérieur de l'os, à la limite de ses faces interne et externe et qu'une ouverture secondaire du canal existe à la face interne de l'angulaire, juste derrière le rétro-articulaire qui la masque en partie. Il suffirait, dès lors que la paroi osseuse séparant l'ouverture postérieure de l'ouverture interne régresse pour que le canal s'ouvre à la face interne de l'angulaire et pour passer ainsi de la condition réalisée chez *Hiodon* à celle présente chez les Ichthyodectiformes. Quant au deuxième caractère, il est, lui aussi, difficile à interpréter. La fossette articulaire pour le carré porte sur l'angulaire et l'articulaire et exclut le rétro-articulaire chez les Ichthyodectiformes. Chez les Elopides actuels *Elops* LINNÉ, C., 1766, *Megalops* DE LACÉPÈDE, B.G.E., 1803 et *Tarpon* JORDAN, D.S. et EVERMANN, B.W., 1896, le rétro-articulaire est soudé à l'angulaire et il est donc malaisé de dire s'il participe ou non à la fossette pour le carré. Chez l'Elopidé fossile *Anaethalion* WHITE, E.I., 1938, l'articulaire paraît beaucoup plus développé et former seul la fossette, à l'exclusion de l'angulaire et du rétro-articulaire (cf. O. NYBELIN, 1967, pl. VIII, fig. 6). Chez les Ostéoglossomorphes, le rétro-articulaire ne participe pas à la fossette, à l'exception de *Hiodon* et de *Arapaima* MÜLLER, J., 1843. Chez les *Notopteridae* et les Ostéoglossoïdes, sauf *Heterotis*, CUVIER, G. et VALENCIENNES, A., 1846, l'angulaire et l'articulaire sont soudés et la fossette marque une tendance à s'étendre jusque sur la face externe de l'os. Il est donc bien possible que dans ce cas le composant angulaire du complexe angulo-articulaire participe aussi à la fossette d'articulation pour le carré. D'autre part, nous voyons également que ce caractère est assez peu important, puisqu'au sein des seuls Ostéoglossomorphes, différents os peu-

vent ou non participer à la formation de cette fossette articulaire.

Depuis mon article sur les affinités systématiques des Ichthyodectiformes (L. TAVERNE, 1973), j'ai acquis certaines connaissances relatives à l'ostéologie des Ostéoglossiformes qui rendent intéressante la discussion de quelques points anatomiques particuliers des Ichthyodectiformes sur lesquels je ne m'étais pas ou peu étendu dans la note précitée (L. TAVERNE, 1973).

Le mésethmoïde des Ichthyodectiformes est une pièce osseuse massive située en avant des frontaux et portant, à droite et à gauche, une forte apophyse latérale. Ventralement, ce mésethmoïde forme un gros septum internasal osseux qui sert de paroi antéro-latérale aux fosses nasales gauche et droite et qui rejoint les ethmoïdes latéraux (cf. D. BARDACK, 1965; D. BARDACK et G. SPRINKLE, 1969). La participation du mésethmoïde à l'ossification des fosses nasales montre la présence d'un composant enchondral, l'hypoethmoïde dorsal. Le fait que, en surface, le mésethmoïde soit large, situé dans le même plan que les frontaux et non pas plus en profondeur que ces derniers, indique vraisemblablement qu'un élément dermique, le supraethmoïde, y est aussi inclus, comme chez les Mormyriiformes (cf. L. TAVERNE, sous presse). De plus, dans sa région antérieure, le vomer devient très haut et rejoint le mésethmoïde (cf. D. BARDACK, 1965; D. BARDACK et G. SPRINKLE, 1969). Ce vaste processus antérieur dorsal du vomer représente presque à coup sûr un hypoethmoïde ventral soudé au vomer. Il est possible également, mais là c'est beaucoup moins certain, que les très hauts prémaxillaires des Ichthyodectiformes renferment un rostral. Nous voyons, en tous cas, que par la présence de deux composants enchondraux au mésethmoïde, un hypoethmoïde dorsal et un hypoethmoïde ventral, les Ichthyodectiformes se rapprochent singulièrement des Ostéoglossiformes (cf. L. TAVERNE, sous presse).

L'ethmoïde latéro-basal (appelé à tort parethmoïde par D. BARDACK, 1965, et retrouvé par C. PATTERSON, communication personnelle) qui relie, chez les Ichthyodectiformes, l'éthmoïde latéral au mésethmoïde et qui forme le plancher de la fosse olfactive est un os tout à fait exceptionnel au sein des Téléostéens. Il paraît, cependant, être homologue à l'os appelé traditionnellement vomer chez les Mormyriiformes, ainsi que le montre le cas de *Myomyrus* BOULENGER, G.A., 1898 (cf. L. TAVERNE, 1974).

Le processus basiptérygoïde du parasphénoïde des Ichthyodectiformes s'insère dans une gouttière formée par le bord postérieur de

l'entoptérygoïde, ce qui rappelle le cas des Ostéoglossoides.

Le préoperculaire haut, large et à aile ventrale horizontale réduite des Ichthyodectiformes ressemble beaucoup au préoperculaire de la plupart des Ostéoglossoides.

L'existence d'un orifice particulier dans le paraphénoïde pour l'artère pseudobranchiale efférente chez les Ichthyodectiformes était un caractère qui rapprochait ces poissons des Protacanthoptérygiens. Il s'avère maintenant qu'un tel foramen existe aussi chez les Ostéoglossoides. Il s'agit donc là également d'un trait anatomique qui peut militer en faveur d'un rapprochement entre les Ichthyodectiformes et les Ostéoglossiformes.

Comme les Ostéoglossiformes et à l'encontre des autres Téléostéens primitifs où il y en a plusieurs, les Ichthyodectiformes ne possèdent qu'un seul postcleithrum à la ceinture scapulaire.

Le squelette caudal des Ichthyodectiformes mérite toute notre attention car il est la meilleure preuve de l'appartenance de ces poissons au super-ordre des Ostéoglossomorphes. F.B. LOOMIS (1900) (1) et T. CAVENDER (1966) ont décrit le complexe urophore d'*Ichthyodectes* COPE, E.D., 1870. Les figures de ces deux auteurs montrent des squelettes caudaux incomplets mais qui sont complémentaires et permettent de reconstruire une queue complète. La vertèbre préurale II porte une neurépine complète et la dernière hémépine. La vertèbre préurale I porte, elle aussi, une neurépine parfaitement développée; elle soutient le parhypural, lequel n'est pas plus large que les hémépines précédentes. L'arc hémal de ce parhypural est, quant à lui, un peu plus volumineux que les arcs hémaux antérieurs. La vertèbre urale I possède encore une neurépine presque aussi grande que les précédentes et supporte les deux premiers hypuraux. Le premier hypural est nettement plus vaste que le deuxième. Sa tête articulaire forme un angle obtus avec l'axe de l'hypural proprement dit, comme chez *Osteoglossum*, CUVIER, G., 1829. Le premier hypural montre également un petit processus arrière qui s'étire à l'extrémité postéro-ventrale de l'os. La vertèbre urale II est longue et soutient le troisième hypural. Les quatrième, cinquième, sixième et septième hypuraux sont de taille décroissante et ne s'articulent plus sur un centre vertébral. Il n'y a pas d'épuraux libres. On compte cinq paires de grands et larges uroneuraux accolés

(1) La pièce figurée par F.B. LOOMIS (1900) a malheureusement été détruite durant la deuxième guerre mondiale (Dr. P. WELLNHOFER, *in litt.*).

les uns aux autres et formant une large bande osseuse recouvrant les vertèbres préurales I, II, III et urales I et II. L'existence de neurépines bien développées aux vertèbres préurale I et urale I implique la soudure d'épuraux aux arcs neuraux primitifs des vertèbres en question (cf. L. TAVERNE, sous presse). C'est là un caractère typique aux Ostéoglossomorphes et à eux seuls. En fait, ce squelette caudal est presque identique à celui d'*Hiodon alosoides*, (RAFINESQUE, C.S., 1819), à cette différence que chez ce dernier il y a encore deux petits arcs neuraux et un épural libre associés à la vertèbre urale I, alors que ces pièces ont fusionné pour former un arc neural plus large prolongé d'une neurépine chez les Ichthyodectiformes. Donc, à ce point de vue, le complexe urophore des Ichthyodectiformes est un petit peu plus évolué que chez *Hiodon alosoides*. Sous l'angle des uroneuraux, par contre, les Ichthyodectiformes sont plus primitifs que *Hiodon* puisqu'ils possèdent encore cinq uroneuraux, comme chez *Lycoptera* MÜLLER, J., 1848, et non trois comme chez *Hiodon*. Un autre trait primitif qui rapproche les Ichthyodectiformes, est le fait que les quatre derniers hypuraux sont postérieurs à la vertèbre urale II et non pas appuyés contre celle-ci (et le plus souvent soudés en une plaquette hypurale). De plus, les Ichthyodectiformes montrent encore sept hypuraux comme chez *Lycoptera* et *Hiodon* et non six comme chez les autres Ostéoglossomorphes (cf. L. TAVERNE, sous presse).

Les nombreux points de ressemblance et essentiellement le squelette caudal (cf. L. TAVERNE, 1973 et ci-dessus) établissent avec une quasi-certitude l'appartenance des Ichthyodectiformes aux Ostéoglossomorphes. Essayons d'établir maintenant la place que ces Ichthyodectiformes occupent dans l'évolution des Ostéoglossomorphes. Le complexe urophore des Ichthyodectiformes est nettement plus primitif que celui des Ostéoglossoides fossiles et actuels, des *Notopteridae* et des Mormyriiformes. Cependant, un caractère évolué des Ichthyodectiformes, la perte de la dentition vomérienne, parasphénoïdienne et ptérygoïdienne, suffit à lui seul pour exclure la possibilité que les Ichthyodectiformes soient les ancêtres directs des Ostéoglossoides, des *Notopteridae* et des Mormyriiformes. Il faut donc penser que ces Ichthyodectiformes sont une lignée très primitive qui s'est détachée du tronc évolutif des Ostéoglossomorphes à une époque fort ancienne, avant l'apparition des Ostéoglossoides, des *Notopteridae* et des Mormyriiformes. La position géologique (du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur) et la présence chez les Ichthyodectiformes de certains traits sque-

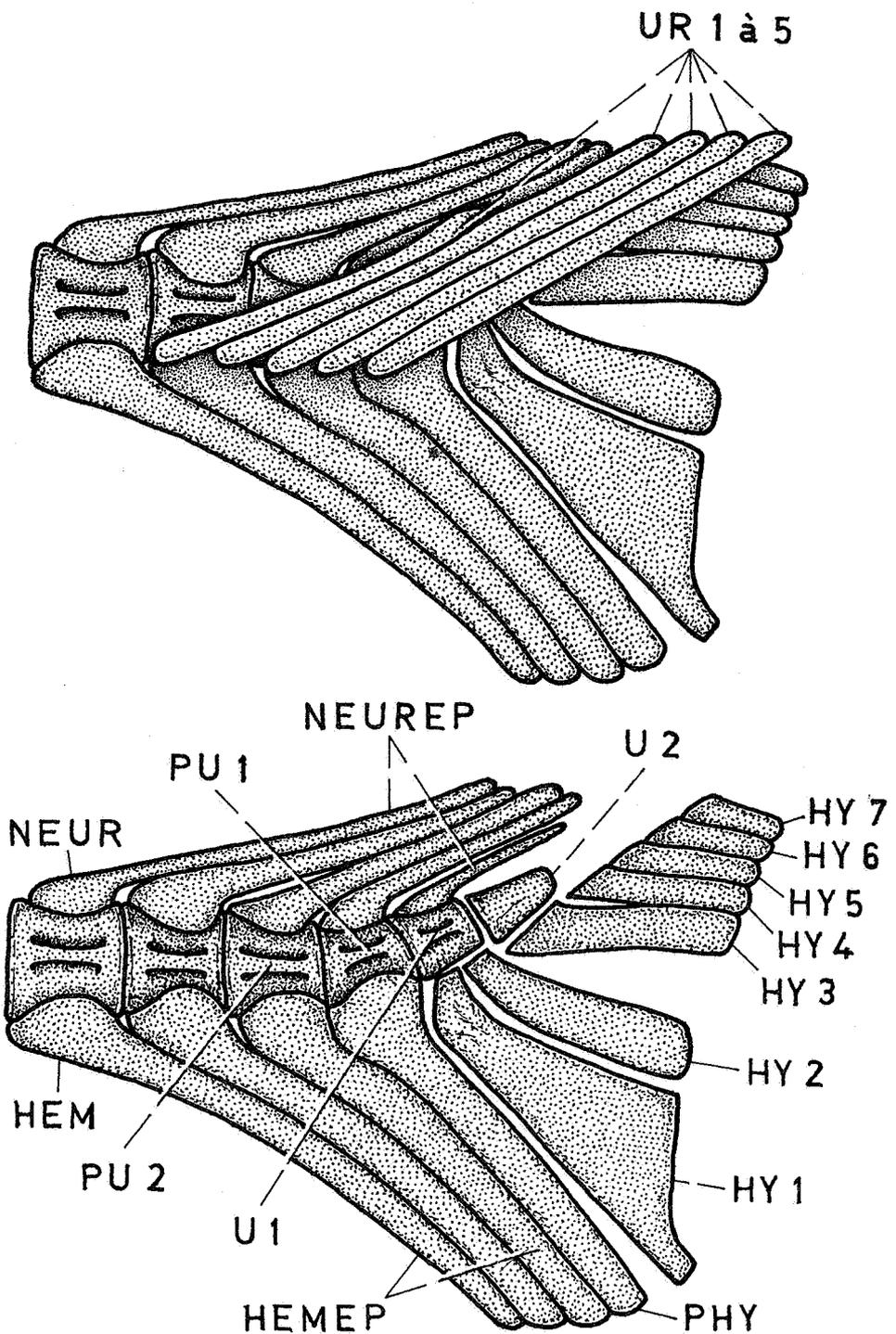


Fig. 1. — Le squelette caudal d'*Ichthyodectes* COPE, E.D., 1870, reconstitué d'après F.B. LOOMIS, 1900, pl. 23, fig. 6 et T. CAVENDER, 1966, fig. 1; (au-dessus) avec les uroneuraux en place, (en dessous) sans les uroneuraux.

LÉGENDE : HEM : arc hémal; HEMEP : hémépine; HY 1 à 7 : hypurales; NEUR : arc neural; NEUREP : neurépine; PHY : parhypural; PU 1 et 2 : vertèbres préurales 1 et 2; U 1 et 2 : vertèbres urales 1 et 2; UR 1 à 5 : uroneuraux.

lettiques très archaïques déjà disparus chez tous ou presque tous les autres Ostéoglossomorphes (anneau osseux sclérotique, deux supramaxillaires, autopalatin osseux, etc.) confirmant, d'ailleurs, cette manière de voir. Il apparaît, d'autre part, que, sous certains aspects, le squelette caudal et le myodone haut et largement ouvert ventralement entre les deux branches postérieures du parasphénoïde par exemple, les Ichthyodectiformes se rapprochent bien d'avantage des *Hiodontidae* et des *Lycoperidae*. Cela n'est guère étonnant, puisque ces deux familles représentent une autre lignée très primitive et très tôt séparée du tronc évolutif des Ostéoglossomorphes (cf. L. TAVERNE, sous presse). L'absence de dentition vomérienne, parasphénoïdienne et ptérygoïdienne chez les Ichthyodectiformes et la soudure totale des épuraux aux arcs neuraux caudaux chez ces poissons sont des caractères trop évolués pour que l'on puisse penser que les Ichthyodectiformes aient donné naissance aux *Hiodontidae* et aux *Lycoperidae*. De même, l'absence d'anneau sclérotique, la perte d'un (*Lycoptera*) ou des deux supramaxillaires (*Hiodon*), la région otique très spécialisée (inconnue chez *Lycoptera*) et la fosse temporale très évoluée (fort latérale et partiellement bordée par le pariétal) des *Lycoperidae* et des

Hiodontidae indiquent qu'il n'est pas possible non plus de regarder ces deux familles comme ancestrales par rapport aux Ichthyodectiformes. A l'exception de quelques caractères particuliers (la plaque gulaire de *Lycoptera*, la dentition buccale interne, l'épural libre, les vertèbres diplospondyles de *Lycoptera*, etc.), les Ichthyodectiformes ont encore conservé plus de structures archaïques (deux supramaxillaires, l'anneau sclérotique, un grand autopalatin, une *pars jugularis* primitive, une fosse temporale rejetée fort en arrière et bordée par le ptérotique, l'épiotique, l'exoccipital et l'intercalaire, etc.) que les *Lycoperidae* et les *Hiodontidae*. Je crois qu'il faut considérer les Ichthyodectiformes comme un ordre d'Ostéoglossomorphes séparé très anciennement (au Jurassique inférieur ou moyen et peut-être même déjà à la fin du Trias) du tronc évolutif principal du super-ordre, à un stade encore proche de l'origine de ce dernier, vraisemblablement vers la même époque où se différenciait, elle aussi, la lignée des *Lycoperidae-Hiodontidae*, et qui s'éteignit sans descendance à la fin de l'ère secondaire.

En ce qui concerne la phylogénèse au sein de l'ordre des Ichthyodectiformes, je renvoie aux ouvrages de D. BARDACK (1965) et D. BARDACK et G. SPRINKLE (1969).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARDACK, D., 1965, Anatomy and evolution of Chirocentrid fishes. *Paleont. Contrib. Univ. Kansas, Vert.*, Art. 10, 88 p., 27 fig., 2 pl.
- BARDACK, D. and SPRINKLE, G., 1969, Morphology and relationships of Saurcephalid fishes. *Field. Geol.*, vol. 16, n° 11, pp. 297-340, 7 fig.
- CAVENDER, C., 1966, The caudal skeleton of the cretaceous Teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, and its bearing on their relationship with *Chirocentrus*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, n° 650, 14 p., 4 fig., 1 pl.
- DE SAINT-SEINE, P., 1949, Les Poissons des Calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, fasc. II, 357 p., 120 fig., 26 pl.
- GREENWOOD, P.H., ROSEN, D.E., WEITZMAN, S.H. and MYERS, G.S., 1966, Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 131, art. 4, pp. 339-455, 9 fig., 32 c.
- LOOMIS, F.B., 1900, Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochenfische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica*, B. XLVI, pp. 213-286, 13 fig., 9 pl.
- NELSON, G.J., 1973, Notes on the structure and relationships of certain cretaceous and eocene teleostean fishes. *Am. Mus. Nov.*, n° 2524, 31 p., 9 fig.
- NYBELIN, O., 1964, Versuch einer taxonomischen Revision der Jurassischen Fischgattung *Thrissops* AGASSIZ. *Medd. Göteb. Mus. Zool. Avd.*, 135, 44 p., 9 pl.
- 1967, Versuch einer taxonomischen Revision der *Anaethalon*-Arten des Weissjura Deutschlands. *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Gothoburg.*, Zool., 2, 53 p., 5 fig., 8 pl.
- TAVERNE, L., 1973, Les affinités systématiques des Téléostéens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg.*, Sc. Terre, t. 49, 6, 11 p., 3 fig.
- 1974, Sur le « vomer » des *Mormyridae* et l'ethmoïde latéro-basal des Ichthyodectiformes (Pisces Ostéoglossomorphes). *Rev. Zool. Afr.*, vol. 88, n° 3, 6 p., 3 fig.
- Ostéologie des Hiodontoïdes et des Ostéoglossoïdes actuels et fossiles. Phylogénèse et systématique des Téléostéens du super-ordre des Ostéoglossomorphes. *Mém. Acad. roy. Belg., Cl. Sc.*, sous presse.
- WOODWARD, A.S., 1901, Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part IV. *Trust. Brit. Mus. (N.H.)*, London, 636 p., 22 fig., 19 pl.
- 1919, The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. Part IV. *Palaeontograph. Soc. Monogr.*, n° 71, pp. 105-148, 6 fig., 6 pl.