

Ostéologie et relations de *Catervariolus* (Teleostei, "Pholidophoriformes") du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo

par Louis TAVERNE

TAVERNE, L., 2011 – Ostéologie et relations de *Catervariolus* (Teleostei, "Pholidophoriformes") du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 175-212, 59 figs, Brussels, November 30, 2011 – ISSN 0374-6291.

Résumé

L'ostéologie de *Catervariolus*, un petit poisson du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo, est étudiée en détails sur la base de plus de 600 spécimens. Il est montré que le genre est monospécifique et que *Catervariolus passau* est un synonyme junior de *Catervariolus hornemani*. *Catervariolus* est moins évolué que les téléostéens "classiques". En effet, sa vertèbre urale 1 est encore divisée en deux centres distincts. Il possède encore un opisthotique, un surangulaire, un préarticulaire, des coronoides, un os de Meckel, six épuraux et neuf hypuraux. Ses écailles sont lépisostéides et non pas cycloïdes. L'inclusion de *Catervariolus* dans l'ordre des "Pholidophoriformes" est justifiée par plusieurs caractères spécialisés de son squelette. Il possède un vomer impair, un supraoccipital ossifié, un carré muni d'un processus quadratique, un dermobasihyal et le foramen pour l'artère efférente pseudobranchiale percé dans le parasphénoïde. Des longs épineuraux sont soudés aux arcs neuraux. Ces apomorphies distinguent en effet les "Pholidophoriformes" des Pachycormiformes, l'ordre-frère plésiomorphe. Les latérodermethmoïdes dentés de *Catervariolus* occupent le milieu de la mâchoire supérieure et rejettent latéralement les prémaxillaires. Le poisson fossile africain ne présente pas encore d'hypoethmoïde associé au vomer ni de fosse subtemporale ni de pont osseux prootico-intercalaire. Il possède trois supraorbitaires, trois grands postorbitaires, un seul petit supramaxillaire et trois coronoides dentés à la mandibule. La partie dentée du dentaire est allongée et non surbaissée. L'encoche leptolépide du bord oral du dentaire est faiblement marquée, voire absente. L'association de ces caractères montre que *Catervariolus* est le plus primitif des "Pholidophoriformes" décrits à ce jour.

Mots-clefs: Teleostei, "Pholidophoriformes", *Catervariolus*, ostéologie, relations, Jurassique moyen, Formation de Stanleyville (= Kisangani), République Démocratique du Congo.

Abstract

The osteology of *Catervariolus*, a small fish from the Middle Jurassic of Kisangani (Stanleyville Formation) in the Democratic Republic of Congo, is studied in detail on the basis of more than 600 specimens. It is shown that the genus is monospecific and that *Catervariolus passau* is a junior synonym of *Catervariolus hornemani*. *Catervariolus* is less evolved than the "classical" teleosts. Indeed, its ural vertebra 1 is still divided into two distinct centra. It still has an opisthotic, a surangular, a prearticular, coronoids, a Meckelian bone, six epurals and nine hypurals. Its scales are lepisosteoid and not cycloid. The inclusion of *Catervariolus* in the order "Pholidophoriformes" is justified by some specialized characters of its skeleton. It possesses an impair vomer, an ossified supraoccipital, a quadrate with a quadratic process, a toothed dermobasihyal and a foramen for the efferent pseudobranchial artery pierced in the parasphenoid. Long epineurals are fused with the neural arches. Indeed, these apomorphies separate the "Pholidophoriformes" from the Pachycormiformes, their plesiomorphic sister-order. The toothed laterodermethmoïds of *Catervariolus* form the middle of the upper jaw and reject laterally the premaxillae. The African fossil fish does not yet have an hypoethmoid associated with the vomer, neither a subtemporal fossa nor a bony prootico-intercalary bridge. It has three supraorbitals, three large postorbitals, a unique small supramaxilla and three toothed coronoids on the lower jaw. The toothed part of its dentary is elongated and not descending ventrally. The leptolepid notch of the oral border of the dentary is feebly developed or even absent. The combination of these characters shows that *Catervariolus* is the most primitive of all hitherto described "Pholidophoriformes".

Keywords: Teleostei, "Pholidophoriformes", *Catervariolus*, osteology, relationships, Middle Jurassic, Stanleyville Formation (= Kisangani), Democratic Republic of Congo.

Introduction

Les couches fossilifères de la Formation de Stanleyville (actuellement Kisangani) en République Démocratique du Congo, longtemps regardées comme kimméridgiennes, sont aujourd'hui datées du Jurassique moyen et plus précisément de la période géologique qui s'étend de l'Aalénien au Bathonien (COLIN, 1994: 34).

Ces couches comprennent deux faciès (PASSAU, 1923; DE SAINT-SEINE, 1955; LEPERSONNE, 1977; entre autres), l'un d'origine continentale, composé d'argilites et de schistes bitumineux, l'autre généralement considéré comme marin, les Calcaires de Songa, mais qui est probablement lacustre salin (pour la discussion de ce point, voir TAVERNE, 2011).

L'ichthyofaune de cette formation a été étudiée jadis par DE SAINT-SEINE (1950, 1955) et DE SAINT-SEINE & CASIER (1962). Elle comporte de nombreuses espèces rapportées aux "Pholidophoriformes", un ordre hautement hétérogène qui a servi de groupe "fourretout" à d'innombrables formes proches des téléostéens "classiques" (= *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830) et les formes plus évoluées) quoiqu'un peu plus primitives (pour la discussion de ce problème, voir ARRATIA, 2000 et TAVERNE, 2011).

Catervariolus DE SAINT-SEINE, 1955 est assurément l'un des genres les plus intéressants parmi ces "Pholidophoriformes" du Jurassique congolais. Il provient des couches d'argilites et de schistes bitumineux. Il est représenté par plus de 650 spécimens, certains réduits à des fragments d'écaillage mais dont beaucoup sont encore plus ou moins complets et en assez bon état de conservation. Cela a permis une compréhension approfondie de son squelette. La chose est plutôt exceptionnelle chez les "Pholidophoriformes" où seules quelques rares espèces sont connues de manière plus ou moins détaillée (GRIFFITH & PATTERSON, 1963; PATTERSON, 1968, 1975; ARRATIA, 2000; ARRATIA & SCHULTZE, 2007; TAVERNE, 2011; entre autres).

Catervariolus est un poisson de petite taille, aussi large que haut, à voûte crânienne plate, ce qui explique que beaucoup de spécimens soient fossilisés dans le sens dorso-ventral. Sa longueur totale est le plus souvent comprise entre 5 et 9 centimètres. Quelques rares exemplaires atteignent cependant des longueurs plus importantes. Le paratype MRAC RG 7484a mesure 8.5 cm, alors que sa queue est perdue; si elle avait été conservée, le spécimen aurait atteint 10 cm. L'exemplaire MRAC RG 7824a, b est long de 11,5 cm. Le spécimen MRAC RG 8027a mesure 13 cm de long. L'exemplaire MRAC RG 7742 est le plus grand de tous, avec une longueur totale de 14 cm.

La plupart des spécimens sont tordus et recourbés sur eux-mêmes. Une telle torsion du squelette axial est connue chez des petits poissons fossiles d'autres gisements et notamment celui des célèbres calcaires du Jurassique supérieur de Solnhofen, en Allemagne. Cette torsion est causée par le raccourcissement *post mortem* des ligaments qui relient entre eux les arcs neuraux des vertèbres. Ce phénomène est généralement attribué à la

déshydratation des cadavres de poissons dans un milieu hypersalin.

DE SAINT-SEINE (1955) reconnaît deux espèces au sein du genre, *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955, l'espèce-type mais aussi la forme la plus nombreuse avec près de 550 spécimens et la moins ancienne car trouvée dans le niveau 4 du gisement, et *Catervariolus passau* DE SAINT-SEINE, 1955 avec plus d'une centaine d'individus provenant du niveau 3 du gisement.

L'auteur sépare *C. passau* de *C. hornemani* sur la base de plusieurs caractères dont les principaux sont la présence chez le premier (1) de nasaux en large contact, séparant nettement le dermethmoïde des frontaux, (2) d'une suture interfrontale et interpariétale peu sinueuse, (3) d'un maxillaire à bord postérieur convexe, (4) de 34 écailles en ligne latérale, contre 42 chez l'espèce-type, et (5) d'écailles de la ligne latérale moins hautes. Toutefois, aucun de ces caractères prétendument différents ne résiste à l'analyse. C'est ainsi que plusieurs exemplaires du niveau 4 et rapportés à *C. hornemani* par DE SAINT-SEINE (1955) lui-même présentent des nasaux largement en contact, séparant nettement le dermethmoïde des frontaux (MRAC RG 7485a, 7508, 7725, 7959, etc.), une suture interfrontale et interpariétale faiblement sinueuse (MRAC RG 7440a, 7492, 7588, 7898, etc.) et un maxillaire à bord postérieur droit ou convexe (MRAC RG 7485a, 7490, 7491, etc.), comme chez les spécimens du niveau 3 déterminés *C. passau* par l'auteur. A l'inverse, on trouve de rares exemplaires attribués à *C. passau* où les deux nasaux sont séparés l'un de l'autre par le dermethmoïde (MRAC RG 10.098). Quant au nombre d'écailles en ligne latérale, il va de 33 (MRAC RG 10.177) à 38 (MRAC RG 10.178) chez les spécimens attribués à *C. hornemani* et de 34 (MRAC RG 10.156a) à 39 (MRAC RG 10.292) chez ceux rapportés à *C. passau*. Aucun exemplaire de *C. hornemani* n'atteint le nombre de 42 écailles en ligne latérale avancé par DE SAINT-SEINE (1955). Pour ce qui est de la hauteur des écailles de la ligne latérale, elle est variable d'un individu à l'autre. Elle peut être élevée mais on trouve aussi des spécimens de *C. hornemani* où les écailles de la ligne latérale ne sont pas plus hautes que les écailles de la rangée immédiatement supérieure et immédiatement inférieure (MRAC RG 7502b; etc.). A l'inverse, l'exemplaire MRAC RG 10.100 attribué à *C. passau* possède des écailles de la ligne latérale notablement plus hautes que chez les autres spécimens de l'espèce et même plus hautes que celles d'exemplaires rapportés à *C. hornemani*. Les données et les chiffres sont donc pratiquement similaires pour

les deux formes. On observe bien certaines différences mais elles sont partagées au sein des deux espèces. Elles correspondent à une variabilité individuelle importante chez ce genre et non pas à une séparation spécifique. Dans ces conditions, il paraît judicieux de considérer qu'il n'y a qu'une seule espèce de *Catervariolus* dans le gisement de Stanleyville et que *C. passau* est un synonyme-junior de *C. hornemani*. C'est l'option que j'ai suivie dans la présente publication.

Ajoutons encore que DE SAINT-SEINE (1955: 64) a mis *Peltopleurus maeseni* LERICHE, 1910 en synonymie de *C. passau*, une décision qu'il n'explique cependant pas. *P. maeseni* est un poisson fossile du gisement jurassique congolais de Kilindi, sur la rivière Lualaba. Il est connu par quelques exemplaires dépourvus de tête (LERICHE, 1911: pl. 9, figs 1,1a, 2, ,2a). J'ai pu examiner le matériel concerné. Les écailles du milieu des flancs ressemblent à celles des Peltopleuridae et des Pleuropholidae et sont donc plus élevées encore que chez *Catervariolus*. La synonymie proposée par

DE SAINT-SEINE (1955) me paraît donc erronée.

Le but du présent article est de réétudier de manière approfondie l'ostéologie de *Catervariolus* et de préciser ses relations et sa position au sein des "Pholidophoriformes".

Ce genre est ainsi le troisième de l'ichthyofaune de la Formation de Stanleyville à faire l'objet d'une révision moderne. Avant lui, deux autres formes de ce groupe ont également été réétudiées de façon détaillée. Il s'agit de *Parachupavus* ("*Leptolepis*") *cahni* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, un téléostéen archaïque des Calcaires de Songa (TAVERNE, 1975, 2001), et de *Steurbautichthys* ("*Pholidophorus*") *aequatorialis* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, un autre "pholidophoriforme" provenant également des Calcaires de Songa (TAVERNE, 2011).

Notons également que *Catervariolus* est, avec *Parachupavus* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, l'un des deux genres de très loin les plus abondants, plusieurs centaines d'individus, dans l'ichthyofaune de la Formation de Stanleyville.

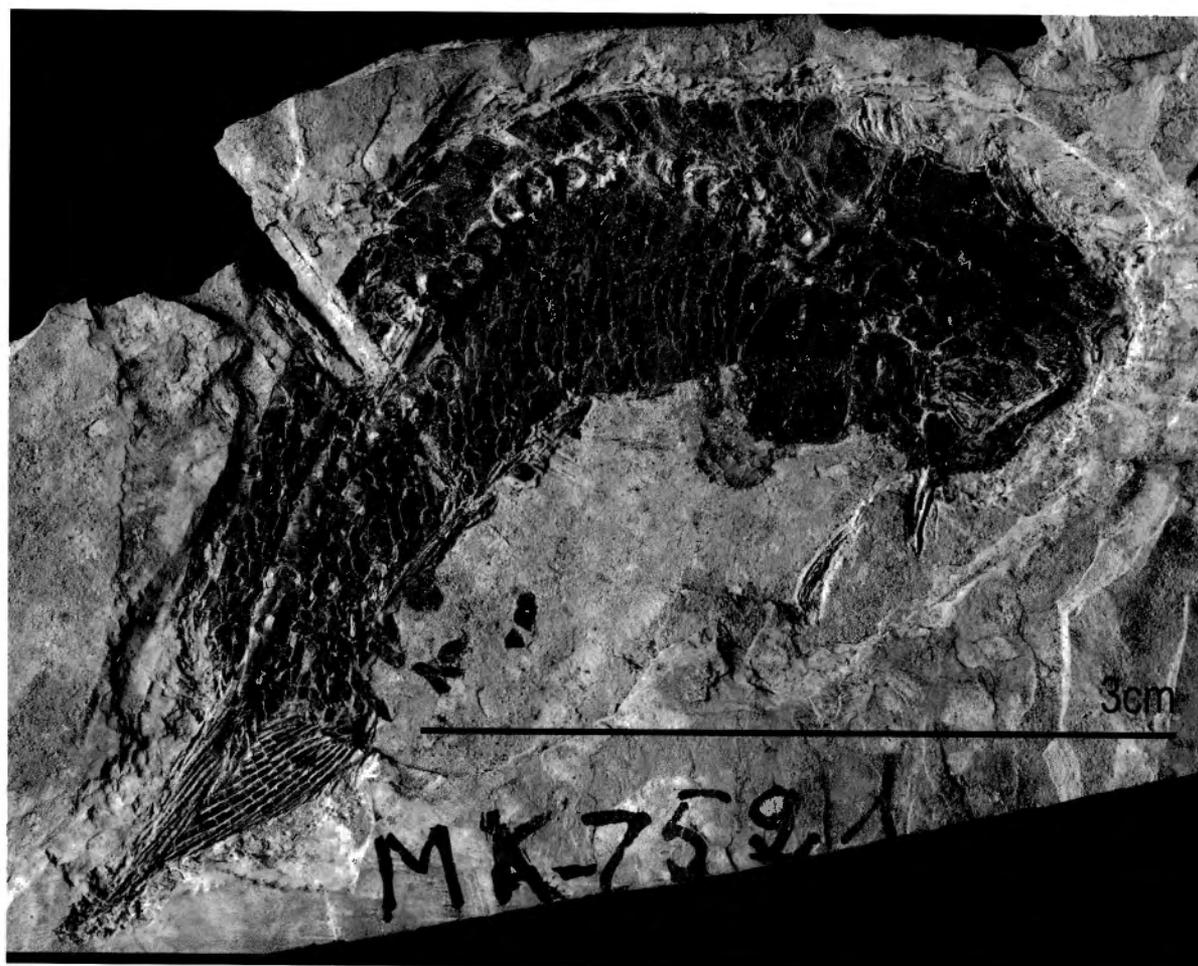


Fig. 1 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 7521.
 Fig. 1 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 7521.

Matériel et méthode

Le matériel étudié dans la présente note appartient aux collections paléontologiques du Département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC), Tervuren (Belgique), à l'exception de deux exemplaires incomplets de *Catervariolus hornemani* conservés au Département de Géologie de la Rijksuniversiteit Gent (RUG), Gand (Belgique). L'examen des spécimens du MRAC s'est fait à l'aide d'un stéréomicroscope Leika MZ 8 et celui des deux exemplaires de la RUG avec un stéréomicroscope Wild M5. Les dessins ont été réalisés par l'auteur à l'aide d'une chambre claire (camera lucida). L'observation de certains détails ostéologiques a été facilitée par une immersion dans l'éthanol.

Paléontologie systématique

Division Teleostei MÜLLER, 1845

Ordre "Pholidophoriformes" BERG, 1940

sensu ARRATIA, 2000

Famille Catervariolidae DE SAINT-SEINE, 1955

Diagnose émondée

Voir celle du genre (famille monogénérique).

Genre *Catervariolus* DE SAINT-SEINE, 1955

Diagnose émondée

Voir celle de l'espèce (genre monospécifique).

Espèce-type: *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955.

Espèce *Catervariolus hornemani*
DE SAINT-SEINE, 1955

Synonymie: *Catervariolus passai* DE SAINT-SEINE, 1955.

Diagnose émondée

Petit "pholidophoriforme" d'une dizaine de centimètres de long chez les plus grands spécimens. Os endocrâniens non soudés. Latérodermethmoïdes fusionnés, dentés, formant le milieu de la mâchoire supérieure et portant des processus nasaux réduits. Dermethmoïde (= rostral) traversé par la commissure sensorielle ethmoïdienne. Nasaux larges, souvent en contact médian, plus rarement séparés l'un de l'autre

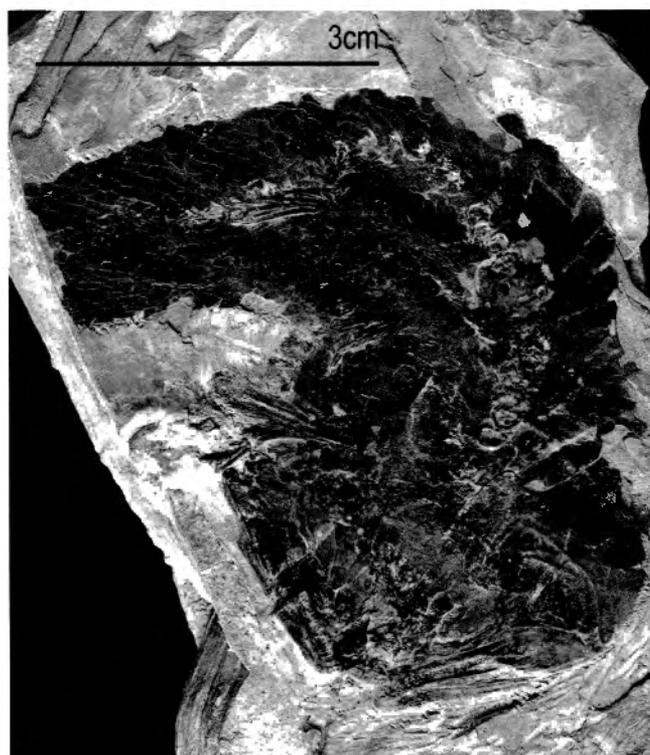


Fig. 2 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Paratype MRAC RG 7484a.

Fig. 2 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Paratype MRAC RG 7484a.

par le dermethmoïde et les frontaux. Mésethmoïde petit. Hypoethmoïde absent. Vomer court, large et denté. Frontaux dépourvus d'extrémité antérieure longue, étroite et pointue. Grands pariétaux en contact médian. Canal sensoriel supraorbitaire prolongé sur le pariétal et sans connexion avec le canal sensoriel otique. "Pit-lines" présentes sur le pariétal, le dermoptérotique et l'angulaire. Supraoccipital très large. Supraoccipital et épitotiques abaissés par rapport au bord postérieur des pariétaux et des dermoptérotiques. Fosse temporale (= posttemporale) petite et entourée par l'épitotique et le ptérotique. Supratemporal haut et étroit. Orbitosphénoïde et pleurosphénoïdes en contact avec le parasphénoïde et fermant la fenêtre interorbitaire. Basisphénoïde bien développé. Parasphénoïde portant une plaque dentée longue et large. Foramens de l'artère efférente pseudobranchiale et de la carotide interne ouverts à la base du processus basiptérygoïde du parasphénoïde. Foramen médian bucco-hypophysaire présent sur le parasphénoïde juste en arrière de la région dentée. Prootique creusé d'une gouttière pour la veine jugulaire. Opisthotique et intercalaire présents. Gouttière aortique sur le basioccipital. Dermopalatin denté et articulé mais non soudé à l'autopalatin.

Entoptérygoïde denticulé. Ectoptérygoïde édenté. Carré muni d'un processus quadratique. Prémassillaire denté, rejeté latéralement par les latérodermethmoïdes. Maxillaire denté, étroit à l'avant, large à l'arrière, à bord postérieur concave, droit ou convexe. Un seul petit supramaxillaire. Mandibule allongée, étroite à l'avant, élevée à l'arrière. Partie dentée du dentaire longue et non surbaissée. Encoche leptolépide à peine ébauchée ou absente. Articulaires autogènes. Rétroarticulaire libre ou soudé partiellement ou totalement à l'angulaire. Surangulaire présent. Os meckelien bien développé. Préarticulaire denticulé. Trois coronoïdes dentés. Antorbitaire en forme de "L", portant le canal sensoriel orbitaire et la commissure antorbitaire. Infraorbitaires 3, 4 et 5 généralement soudés et souvent épineux. Dermosphénotique épineux. Trois supraorbitaires traversés par la ligne sensorielle épibranchiale reliant le canal orbitaire à la commissure antorbitaire. Trois grands postorbitaires, éventuellement accompagnés de deux petits postorbitaires dorsaux accessoires. Préoperculaire étroit, en forme de croissant et à bord postéro-ventral épineux. Canal sensoriel préoperculaire

dépourvu de canalicules secondaires. Operculaire vaste, à bord antérieur droit et bord postérieur arrondi. Suture horizontale ou inclinée vers l'arrière et le bas entre l'operculaire et le sous-operculaire. Interoperculaire et sous-operculaire à bord ventral souvent épineux. Trois plaques gulaires, une antéro-médiane et deux latéro-postérieures. Au moins 7 paires de larges rayons branchiostèges. Un seul hypohyal. Epibranchiaux garni de processus uncinés. Cératobranchial 5 élargi postérieurement et garni de quelques denticules. Hypercoracoïde, mésocoracoïde et hypocoracoïde indépendants les uns des autres. Clavicule présente. Deux postcleithra à bord postérieur souvent épineux. Vertèbres en forme de cylindre ossifié et creux. Diplospondylie dans la région postabdominale. Arcs neuraux et hémaux souvent autogènes mais parfois soudés au corps vertébral. Supraneuraux présents entre la tête et la nageoire dorsale. Épineuraux soudés aux neurépines. Nageoire pectorale comptant 11 à 14 rayons segmentés et branchus. Nageoire ventrale comptant 7 rayons segmentés et branchus. Origine de la nageoire dorsale située entre les nageoires ventrales et anale. Nageoire dorsale comportant 2 à 4 rayons procurrents pointus et 7 à 10 rayons segmentés et branchus. Nageoire anale comportant 4 à 5 rayons procurrents pointus et 9 à 11 rayons segmentés et pointus. Nageoire caudale comportant 18 ou 19 rayons principaux, tous segmentés et branchus. Bords de toutes les nageoires ornés de fulcres basilaires et frangeants. Centres vertébraux ossifiés jusqu'à la vertèbre urale 7. Dernière neurépine portée par la vertèbre préurale 2. Les deux centres de la vertèbre urale 1 non fusionnés. 9 hypuraux. Au moins 5 uroneuraux. Urodermaux présents. Écailles de type lépisostéide, avec articulation en tenon et mortaise (peg-and-socket), à surface généralement lisse (très rarement ornée de ridules) et bord postérieur dépourvu d'épines (sauf très rares exceptions). 33 à 39 rangées d'écailles le long des flancs, avant l'inversion écaillère de la queue. Écailles de la ligne latérale hautes et rectangulaires. Autres écailles losangiques.

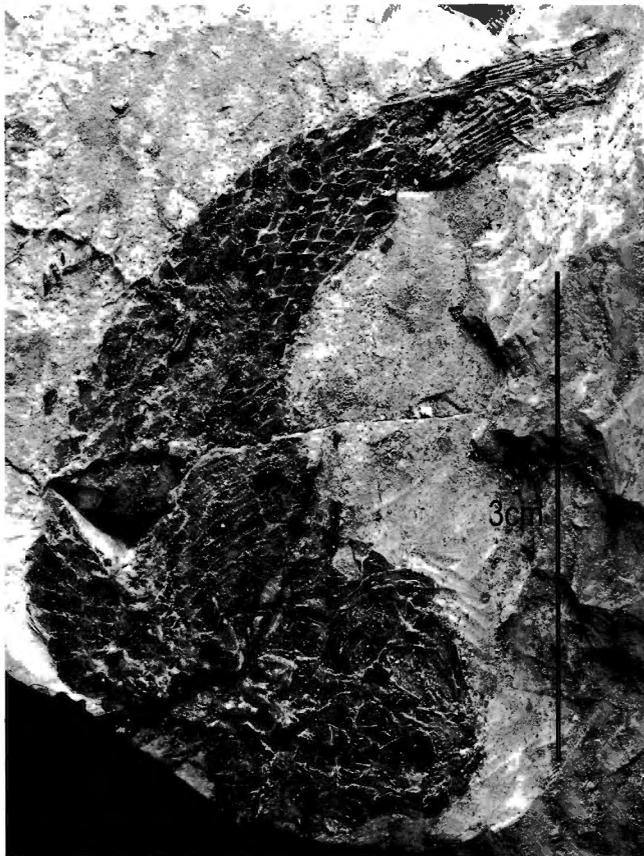


Fig. 3 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Paratype MRAC RG 7486.

Fig. 3 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Paratype MRAC RG 7486.

Holotype de C. hornemani

MRAC RG 7521, un spécimen complet, long de 60 mm, provenant de Mékombi (niveau 4 de la Formation de Stanleyville) (Fig. 1).

Paratypes de C. hornemani

MRAC RG 7484a, un spécimen incomplet, long de 85 mm mais auquel manque la queue, provenant de Mékombi (niveau 4) (Fig. 2).

MRAC RG 7486, un spécimen complet, long de 70 mm, provenant de Mékombi (niveau 4) (Fig. 3).

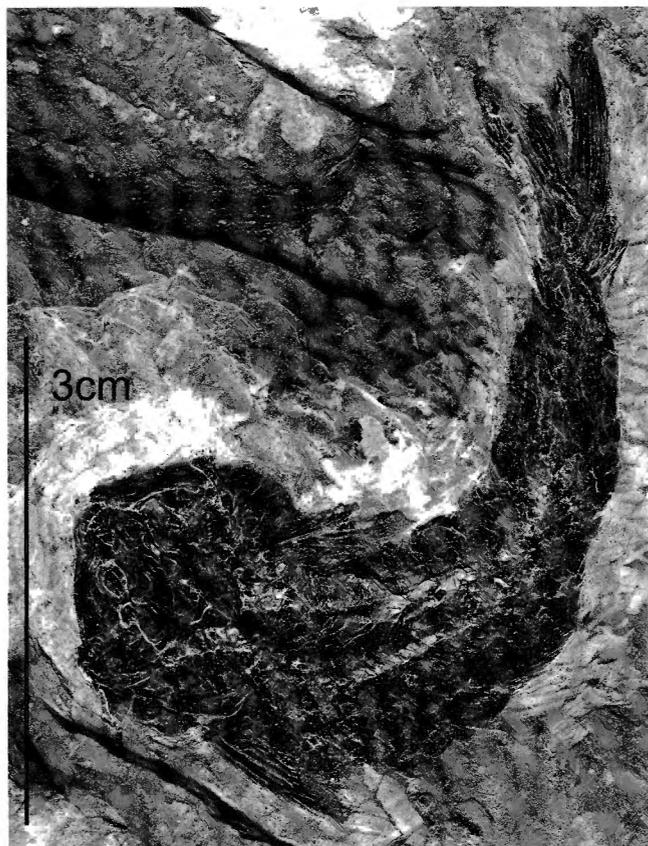


Fig. 4 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955.
Paratype MRAC RG 7513.

Fig. 4 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955.
Paratype MRAC RG 7513.

MRAC RG 7489a-b, les deux faces d'un spécimen complet, long de 81 mm, provenant de Mékombi (niveau 4).

MRAC RG 7490, un spécimen complet mais disloqué, long de 66 mm, provenant de Mékombi (niveau 4).

MRAC RG 7491, un spécimen incomplet, long de 48 mm mais auquel manque la queue, provenant de Mékombi (niveau 4).

MRAC RG 7508, un spécimen complet, long de 95 mm, dont la queue est détachée du corps, provenant de Mékombi (niveau 4). La même plaque porte la queue assez bien conservée d'un autre spécimen.

MRAC RG 7513, un spécimen complet, long de 84 mm, provenant de Mékombi (niveau 4) (Fig. 4).

Autre matériel de C. hornemani

MRAC RG 4826a, b, 4880, 7485a-7535, 7543-7588, 7590-7789, 7791-8056, 10.172-10.179, 10.202-10.231, 10.235, 10.249, 10.253, en tout 542 spécimens, certains complets, d'autres parcellaires, parfois à plusieurs sur une même plaque, provenant de la carrière de Kisangani et des gisements voisins des rivières Hamamba, Majoki, Mékombi, Mutongoloko, Maosaosa et Oviatuku ainsi

que de Mikaeli (niveau 4) (Fig. 5).

RUG N° P 1607, deux spécimens incomplets, provenant de la carrière de Kisangani (niveau 4).

Holotype de C. passau (mis en synonymie de *C. hornemani*)

MRAC RG 10.140 b, un spécimen, long de 65 mm, provenant de Kisangani (niveau 3 de la Formation de Stanleyville) (Fig. 6).

Paratypes de C. passau (mis en synonymie de *C. hornemani*)

MRAC RG 10.098, un spécimen incomplet dont l'arrière du corps manque, provenant de la carrière de Kisangani (niveau 3).

MRAC RG 10.104a, b, les deux faces d'un spécimen incomplet dont la queue manque, provenant de la carrière de Kisangani (niveau 3).

MRAC RG 10.156a, un spécimen complet, long de 80 mm, provenant de la carrière de Kisangani (niveau 3).

MRAC RG 10.157, un spécimen complet, long de 59 mm, provenant de la carrière de Kisangani (niveau 3).



Fig. 5 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955.
Spécimen MRAC RG 7814.

Fig. 5 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955.
Spécimen MRAC RG 7814.

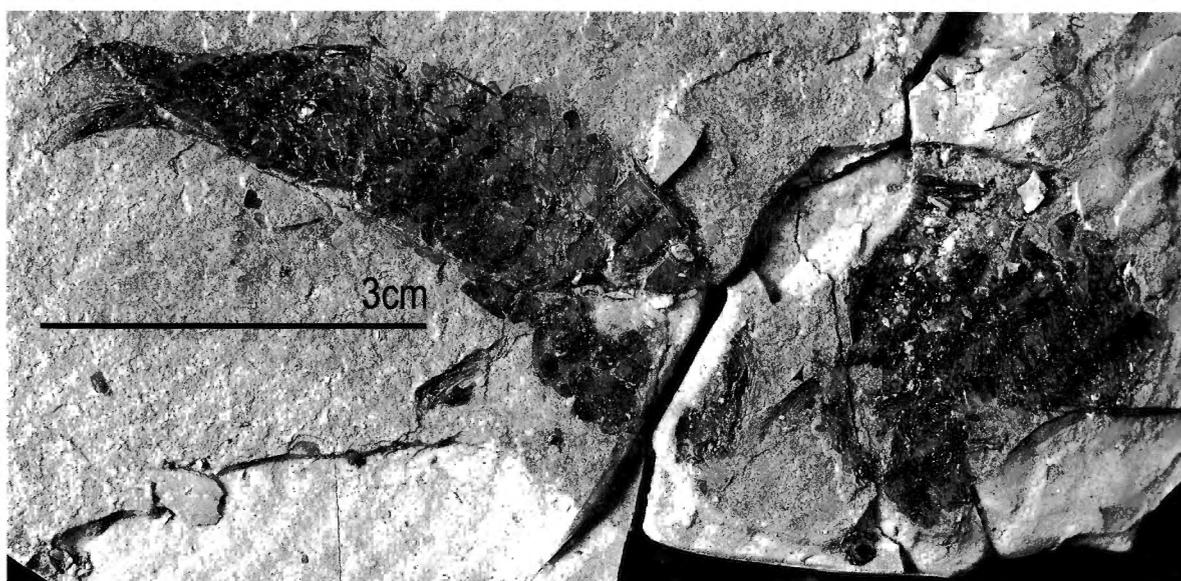


Fig. 6 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 10.140b de *Catervariolus passai* DE SAINT-SEINE, 1955, espèce mise en synonymie de *C. hornemani*.

Fig. 6 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 10.140 b of *Catervariolus passai* DE SAINT-SEINE, 1955, species put in synonymy of *C. hornemani*.

Autre matériel de C. passai (mis en synonymie de C. hornemani)

MRAC RG 10.073-10.139, 10.142-10.171, 10.281, 10.283, 10.290-10.294, près d'une centaine d'individus complets ou parcellaires, parfois à plusieurs sur une même plaque, provenant de la carrière de Kisangani (niveau 3).

Ostéologie

Le crâne (Figs 8-33)

Les os dermiques crâniens sont revêtus de ganoïne et sont ornés de ridules bien marquées. Cette ornementation est particulièrement bien développée sur

les nasaux et la mandibule. En revanche, elle est faible, voire inexistante au niveau des os de la série operculaire ainsi que des infraorbitaires et des postorbitaires. Les os crâniens d'origine endochondrale sont indépendants les uns des autres et non pas fusionnés en un bloc compact (Figs 8-11). Les dents des mâchoires et des os du palais sont coniques mais de taille variable selon les exemplaires, parfois très petites, parfois nettement plus grandes.

La région ethmoïdienne comporte six os dermiques, le dermethmoïde, les deux nasaux, le vomer et les deux latérodermethmoïdes, et trois os endocrâniens, le mésethmoïde et les deux ethmoïdes latéraux. Le dermethmoïde (= rostral) est un os édenté de forme vaguement triangulaire, son sommet s'insérant

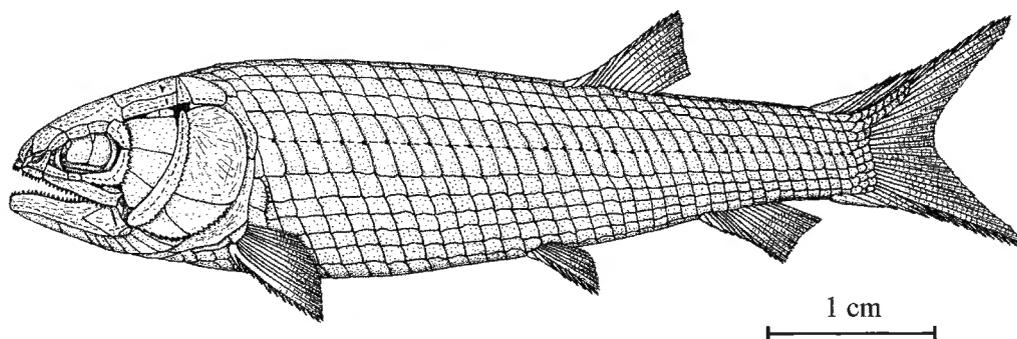


Fig. 7– *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du poisson complet en vue latérale gauche d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique à l'holotype.

Fig. 7 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the complete fish in left lateral view based on all available specimens. The scale refers to the holotype.

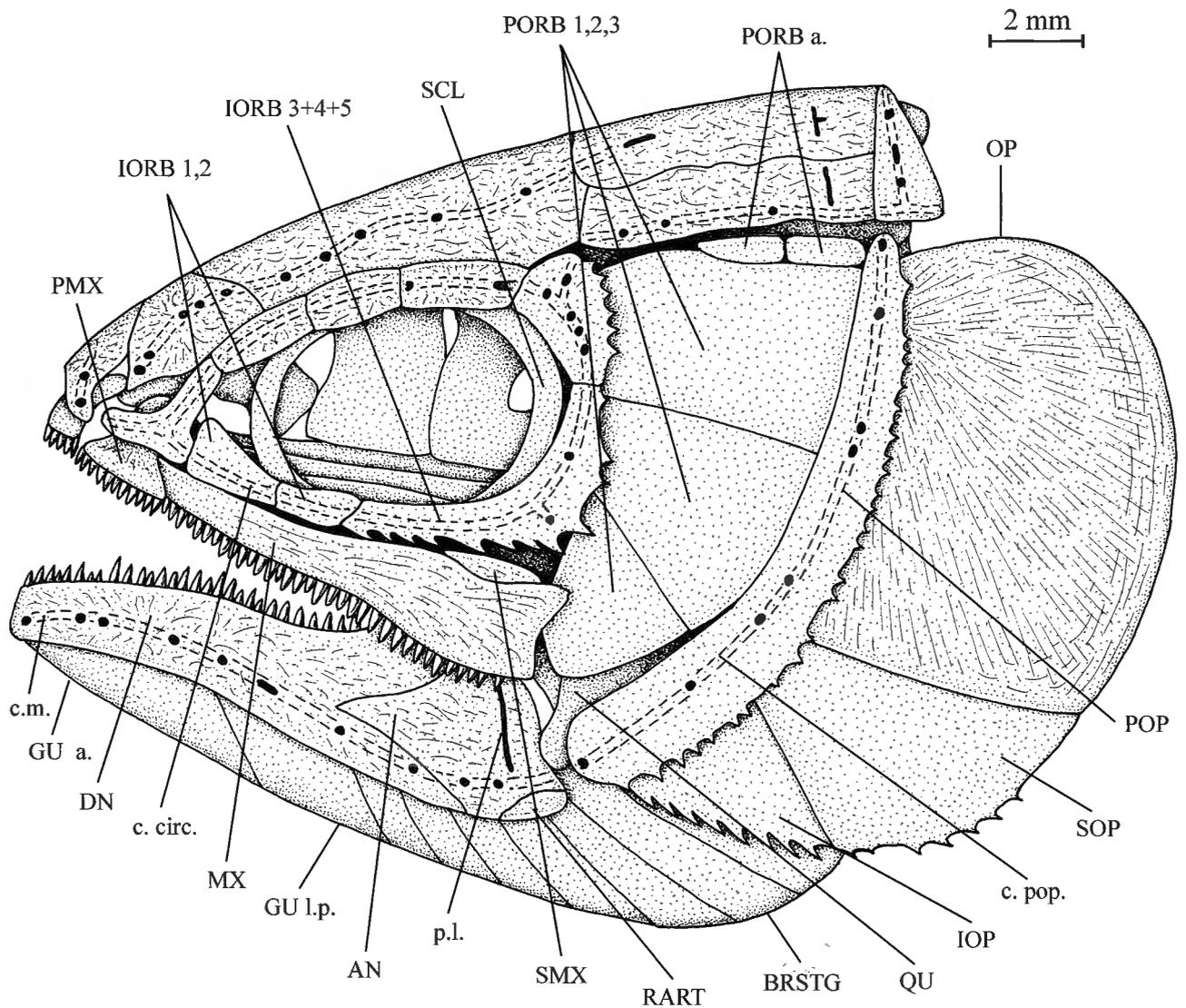


Fig. 8 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du crâne en vue latérale gauche d’après l’ensemble des spécimens disponibles. L’échelle s’applique au spécimen MRAC RG 7667. Les os dessinés aux Figures 9 et 10 ne sont pas indiqués dans les légendes.

Fig. 8 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the skull in left lateral view based on all available specimens. The scale refers to specimen MRAC RG 7667. The bones drawn on Figures 9 and 10 are not indicated in the legends.

entre les nasaux. DE SAINT-SEINE (1955) l’appelle “postrostral”. Il est orné de chaque côté d’une petite corne latérale plus ou moins développée selon les exemplaires. La commissure sensorielle ethmoïdienne traverse le dermethmoïde sur toute sa largeur. Elle est courbe et elle s’ouvre par plusieurs petits pores. Les deux latérodermethmoïdes sont soudés entre eux en une pièce unique (Fig. 12, au-dessus), le “rostral” de DE SAINT-SEINE (1955). Ils forment le milieu de la mâchoire supérieure et rejettent latéralement les prémaxillaires. Leurs processus nasaux sont très réduits et séparés l’un de l’autre par une profonde encoche. Le bord oral est denté. Là où l’os se voit par en dessous,

on observe que ces dents ne sont pas disposées en une seule rangée mais en plage (Fig. 12, en dessous). Les latérodermethmoïdes sont recouverts par le dermethmoïde qui les cache parfois complètement. Quelquefois, seules les dents des latérodermethmoïdes demeurent visibles en avant du bord du dermethmoïde, ce qui donne alors la fausse impression que ce dermethmoïde est denté. Les nasaux sont vastes mais de forme quelque peu variable d’un spécimen à l’autre, quelquefois presque carrés ou polygonaux, d’autrefois plus ou moins triangulaires. Ils sont le plus souvent en contact médian l’un avec l’autre et, dans ce cas, ils séparent complètement le dermethmoïde des frontaux

(Fig. 13A). Ce contact peut être important ou plus réduit, voire réduit à un seul point (Fig. 13B, C). Chez certains exemplaires (MRAC RG 7509, 7832, 10.098, etc.), les deux nasaux perdent leur contact, ce qui permet au dermethmoïde de toucher les frontaux (Fig. 13D). La partie antérieure du canal sensoriel supraorbitaire traverse le nasal sur toute sa longueur, reste étroite et ouverte par quelques petits pores. Ce canal rejoint ainsi l'extrémité du canal sensoriel infraorbitaire portée par l'antorbitaire et la commissure sensorielle ethmoïdienne du dermethmoïde.

De chaque côté du crâne, la narine antérieure s'ouvre entre le nasal et la corne latérale du dermethmoïde, tandis que la narine postérieure est située entre le bord latéral du nasal et le bord antérieur de l'antorbitaire.

Le vomer est bien développé mais peu allongé, quadrangulaire, un peu plus large à l'avant qu'à l'arrière et denté sur toute sa surface. Ces dents n'ont pas toute la même taille et, sur un même vomer, on en trouve des petites et des plus grandes mélangées. La face dorsale du vomer est plate et articulée sur l'extrémité antérieure de la tige du parasphénoïde. Il n'y a pas d'hypoethmoïde soudé à la face dorsale du vomer. Le mésethmoïde est petit, médian, généralement en forme de bâtonnet osseux, parfois un peu plus globuleux (Figs 14, 15). Il est entièrement caché sous les nasaux, le dermethmoïde et les latérodermethmoïdes. Les ethmoïdes latéraux sont vastes et descendent des frontaux jusqu'au parasphénoïde. Le spécimen MRAC RG 7884b montre un tel ethmoïde latéral dans sa totalité

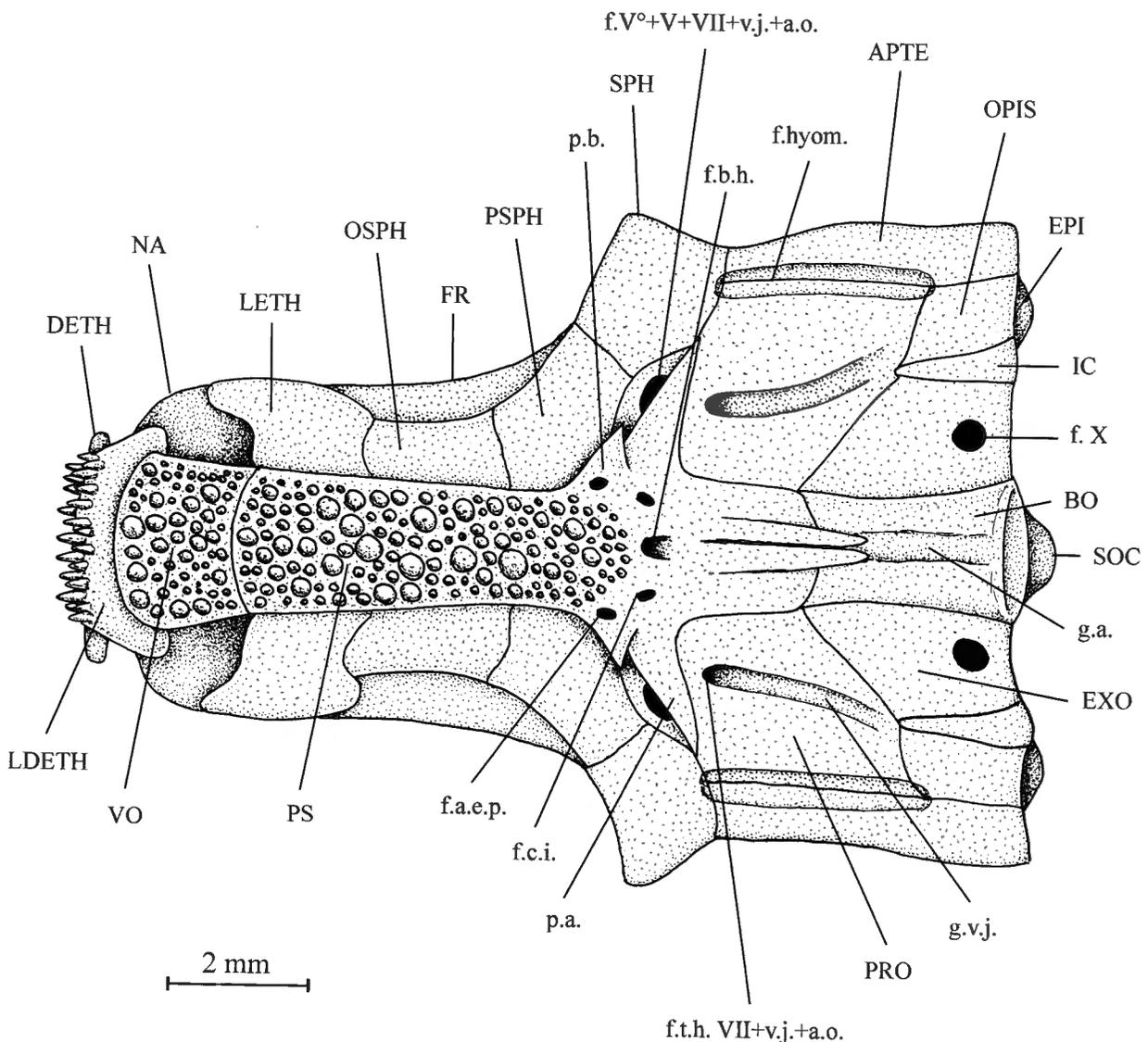


Fig. 11 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du neurocrâne en vue ventrale d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique au spécimen MRAC RG 7711.

Fig. 11 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the braincase in ventral view based on all available specimens. The scale refers to specimen MRAC RG 7711.

et bien conservé. Leur face antérieure délimite avec le méséthmoïde et probablement du cartilage ethmoïdien disparu à la fossilisation la fosse olfactive, laquelle est couverte dorsalement par le nasal. Le bord postérieur de l'ethmoïde latéral présente une large encoche par laquelle le nerf olfactif (I) rejoint la fosse olfactive.

La voûte dermique crânienne est plate et constituée de cinq paires de grands os, les nasaux dont j'ai déjà traités, les frontaux, les pariétaux, les dermoptérotiques et les supratemporaux (Figs 9, 10). Les frontaux surplombent la région orbitaire. Ils sont modérément allongés mais larges et encore un peu plus larges à l'arrière qu'à l'avant. Leur extrémité antérieure n'est pas effilée. Les pariétaux sont plus ou moins quadrangulaires, nettement plus longs que larges et en contact médian, déterminant ainsi un crâne médio-pariétal. Parfois, l'un des deux pariétaux est un peu plus vaste que l'autre. La ligne de suture entre les deux frontaux et entre les deux pariétaux est plus ou moins sinueuse selon les spécimens. Le canal sensoriel supraorbitaire provenant du nasal se prolonge sur le frontal qu'il traverse entièrement et se termine dans la

partie antérieure du pariétal. Il n'a pas de contact avec le canal sensoriel otique porté par le dermoptérotique. On note cependant deux exceptions à ce cas général. Le frontal gauche du spécimen MRAC RG 10.160 possède un canal supraorbitaire qui se prolonge sur le pariétal mais qui émet aussi une branche latérale qui rejoint le canal otique du dermoptérotique (Fig. 16B), alors que le frontal droit du même spécimen est dépourvu de cette branche latérale. L'exemplaire MRAC RG 7740a montre les canaux supraorbitaires des deux frontaux dépourvus de prolongation sur le pariétal mais qui rejoignent directement les canaux otiques des dermoptérotiques (Fig. 17). Cet exemplaire est peut-être anormal car il présente aussi une région postorbitaire nettement plus étroite que chez tous les autres spécimens. Le canal supraorbitaire reste très étroit sur tout son trajet et il s'ouvre de-ci de-là par quelques petits pores.

Sur de très rares exemplaires dont l'holotype MRAC RG 7591, on remarque que la portion frontale du canal supraorbitaire émet quelques très courts diverticules latéraux (Fig. 16A). Sur le pariétal, juste en arrière de l'extrémité postérieure du canal, on observe une courte pit-line horizontale (= ligne de fossettes sensorielles). Plus en arrière sur le pariétal, on remarque une courte pit-line transversale qui porte parfois un très petit prolongement postérieur. Les dermoptérotiques sont eux aussi vaguement rectangulaires, plus longs que larges, aussi longs mais souvent un peu moins larges que les pariétaux. Le canal sensoriel otique (= postorbitaire) provenant du dermosphénotique suit le bord latéral du dermoptérotique, reste très étroit et s'ouvre par quelques petits pores. Une longue pit-line transversale se voit dans la partie postérieure du dermoptérotique; elle est située au même niveau que la petite pit-line transversale du pariétal. Les bords postérieurs des pariétaux et des dermoptérotiques sont quelque peu surélevés par rapport au niveau du supraoccipital et des épitiques. Cette sorte de marche surbaissée permet aux supratemporaux (= extrascapulaires) de s'y loger et de s'articuler avec le dermoptérotique et le pariétal au même niveau que ces deux os. Le supratemporal est triangulaire, assez étroit et sa pointe dorsale atteint le milieu du crâne. Le canal otique suit la base du supratemporal et s'y prolonge par le canal sensoriel de la ligne latérale avant de rejoindre les écailles des flancs. L'étroite commissure sensorielle extrascapulaire traverse le supratemporal sur toute sa hauteur, demeure étroite et s'ouvre par quelques petits pores.

En vue dorsale, les sphénotiques (= autosphénotiques) forment une sorte de gros ergot postorbitaire de chaque côté du crâne, à hauteur de la jonction entre

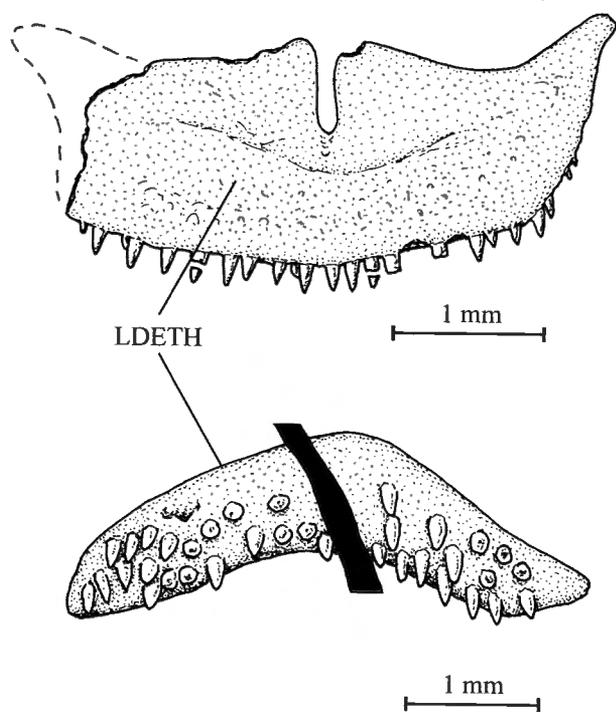


Fig. 12 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les latérodermethmoïdes fusionnés en vue antérieure (paratype MRAC RG 7491, au-dessus) et en vue orale (spécimen MRAC RG 8043, en dessous).

Fig. 12 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Fused laterodermethmoids in anterior view (paratype MRAC RG 7491, above) and in oral view (specimen MRAC RG 8043, below).

le frontal et le ptérotique, deux os qui les recouvrent partiellement. Il n'y a pas de *dilatator fossa* bien définie et le muscle dilatateur operculaire s'attachait directement sur la face arrière du sphénotique. Le supraoccipital est court, extrêmement large et porte une grosse protubérance médiane mais pas de véritable

crête. Les épitotiques (= épioccipitaux) encadrent le supraoccipital mais sont nettement moins vastes que ce dernier. L'exemplaire MRAC RG 7516 est le seul à bien montrer la fosse temporale (= posttemporale) qui, normalement, est recouverte et cachée par la base du supratemporal. Cette fosse est petite, bordée antéro-

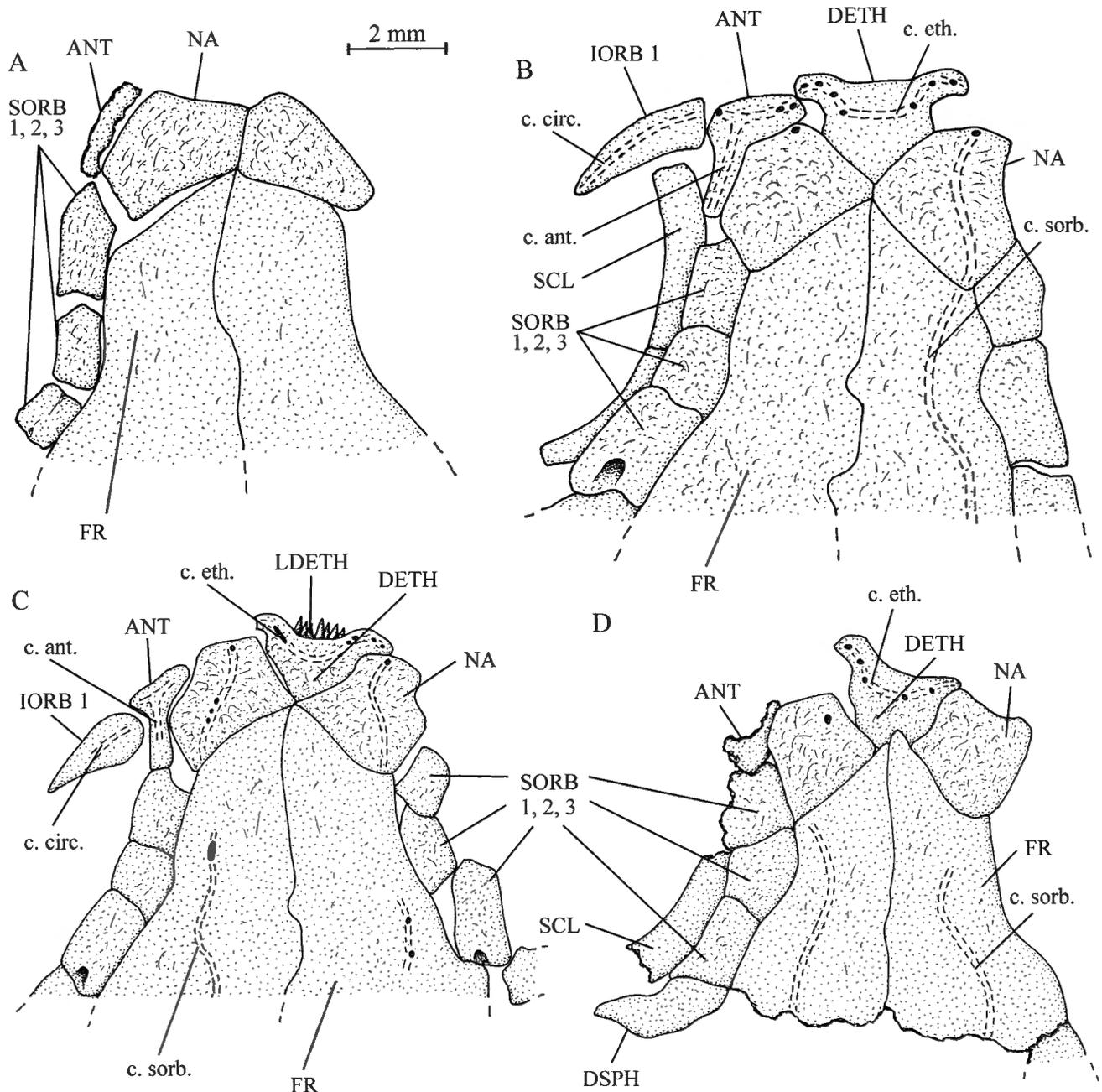


Fig. 13 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les différents cas de position des deux nasaux: (A) le spécimen MRAC RG 7959 avec les nasaux présentant un contact médian important, (B) le spécimen MRAC RG 7768 avec les nasaux en contact médian raccourci, (C) le spécimen MRAC RG 7744 avec les nasaux jointifs en un seul point et (D) le spécimen MRAC RG 7832 avec les nasaux disjoints et le dermethmoïde touchant les frontaux.

Fig. 13 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The various cases in the position of the two nasals: (A) specimen MRAC RG 7959 with nasals showing an important median contact, (B) specimen MRAC RG 7768 with nasals showing a short median contact, (C) specimen MRAC RG 7744 with nasals joined in only one point and (D) specimen MRAC RG 7832 with nasals disjointed and the dermethmoid reaching the frontals.

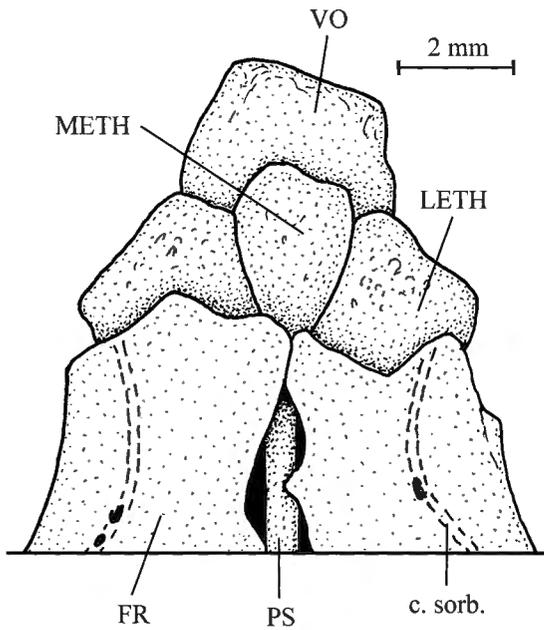


Fig. 14 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie antérieure du neurocrâne du spécimen MRAC RG 4880 en vue dorsale. Les latérodermethmoïdes, le dermethmoïde et les nasaux sont perdus et le mésethmoïde est visible entre les deux ethmoïdes latéraux.

Fig. 14 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Anterior part of the braincase of specimen MRAC RG 4880 in dorsal view. Laterodermethmoids, dermethmoid and nasals are lost and mesethmoid is visible between the two lateral ethmoids.

dorsalement par le dermoptérotique et latéralement par l'épiotique, tandis que l'autoptérotique lui sert de plancher.

L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes (= ptérosphénoïdes) sont de grande taille et descendent des frontaux jusqu'au parasphénoïde, bouchant de la sorte l'espace interorbitaire d'un mur osseux complet (Fig. 18). Antérieurement, l'orbitosphénoïde s'articule avec les ethmoïdes latéraux. Le basisphénoïde est massif, avec les méningostes soudés et bien développés et un bélophragme très court mais épais, fortement évasé à sa base (Fig. 18) et qui sépare en deux l'entrée du myodome. Le parasphénoïde est long et très large. Dans la région trabéculaire, il se compose de deux parties intimement soudées l'une à l'autre, une longue et étroite tige osseuse dorsale ainsi qu'une très large plaque dentée ventrale (Figs 11, 19). L'extrémité antérieure de cette tige dépasse le niveau de la plaque et s'articule sur la face dorsale du vomer. Les dents de la plaque sont de taille variable, certaines petites, d'autres grandes. Juste à l'arrière de la plaque dentée, le parasphénoïde présente une paire de courts processus basiptérygoïdes suivie d'une paire de processus ascendants plus

allongés, qui s'articulent avec les prootiques et rejoignent les sphénotiques. A la base de chaque processus basiptérygoïde, on trouve deux forams, l'un antérieur pour l'artère efférente pseudobranchiale et l'autre postérieur pour la carotide interne. Au même niveau mais au milieu de l'os, on observe un foramen impair pour le conduit bucco-hypophysaire. Dans la région parachordale, le parasphénoïde est plus court. Il reste large et se prolonge par deux petites pointes postérieures qui empiètent sur le basioccipital et qui sont séparées par une fine fissure, laquelle témoigne peut-être de l'existence d'une ouverture postérieure du myodome. L'exemplaire MRAC RG 7667 présente

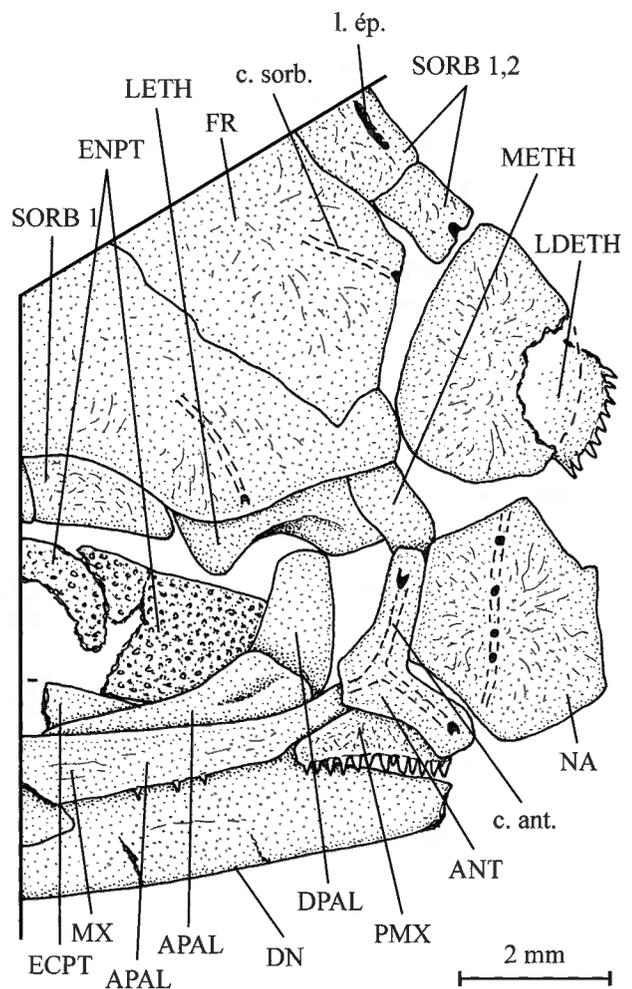


Fig. 15 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie antérieure du crâne du spécimen MRAC RG 7912. Le dermethmoïde (= rostral) est perdu et le mésethmoïde est visible contre l'ethmoïde latéral droit.

Fig. 15 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Anterior part of the skull of specimen MRAC RG 7912. Dermethmoid (= rostral) is lost and mesethmoid is visible near the right lateral ethmoid.

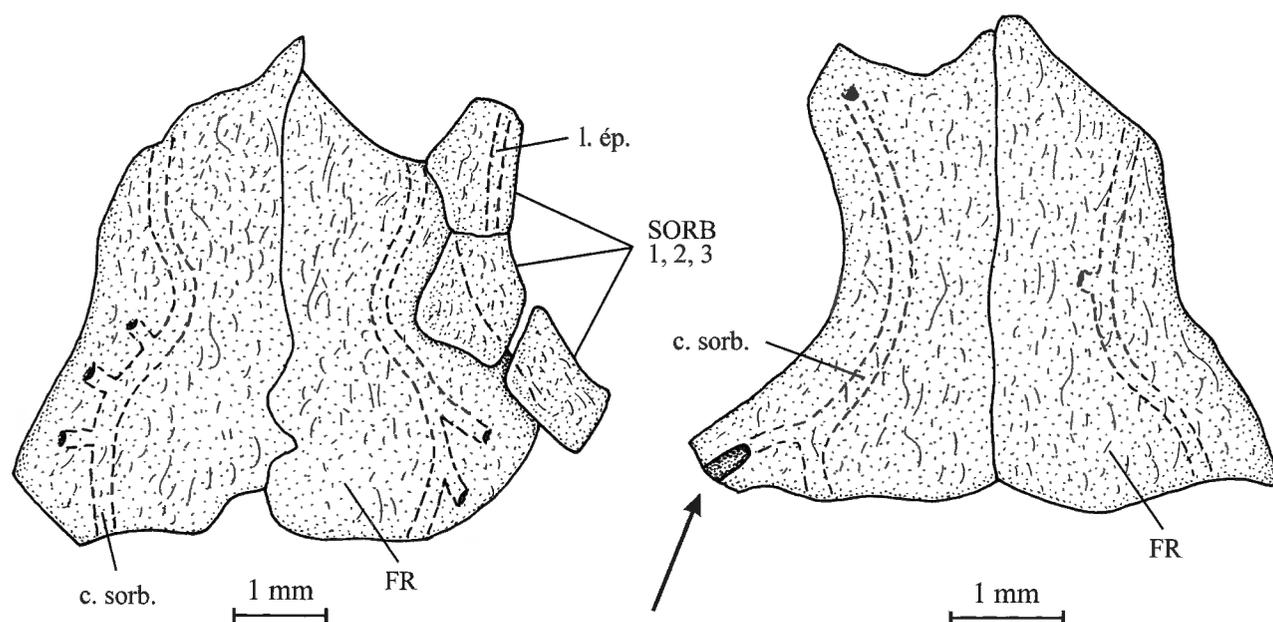


Fig. 16 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) les deux frontaux de l'holotype MRAC RG 7591 montrant des tubules secondaires sur la partie frontale du canal sensoriel supraorbitaire. (B) les deux frontaux du spécimen MRAC RG 10.160 (*C. passau*) montrant la connexion (indiquée par une flèche) du canal sensoriel supraorbitaire gauche avec le canal sensoriel otique.

Fig. 16 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) the two frontals of the holotype MRAC RG 7591 showing secondary tubules on the frontal part of the supraorbital sensory canal. (B) the two frontals of specimen MRAC RG 10.160 (*C. passau*) showing the connexion (indicated by an arrow) of the left supraorbital sensory canal with the otic sensory canal.

le parasphénoïde de profil et montre que ses parties trabéculaire et parachordale forment entre elles un angle obtus.

Dans la région postorbitaire, ce sont les autoptérotiques qui forment les bords de la face ventrale du neurocrâne (Fig. 11). Ils sont étroits mais aussi allongés que les dermoptérotiques auxquels ils sont complètement soudés. Les prootiques sont vastes. L'exemplaire MRAC RG 7505b montre la face antérieure du prootique gauche avec, en avant de la commissure latérale, le foramen par lequel le *ramus profundus* (V°), le nerf trijumeau (V), les *rami ophthalmicus* et *buccalis* du nerf facial (VII), l'artère orbitaire et la veine jugulaire émergent de la chambre trigémino-faciale. Les spécimens MRAC RG 7505b et 10.216 montrent également que le prootique est creusé sur presque toute sa longueur d'une profonde gouttière pour la veine jugulaire, gouttière au bout de laquelle cette veine pénètre dans la chambre trigémino-faciale. L'artère orbitaire empruntait sans doute la même voie pour entrer dans la chambre trigémino-faciale. On ne distingue aucun foramen particulier pour le *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) sur le prootique. Ce rameau nerveux passait très probablement, lui aussi, par le même foramen que la

veine jugulaire, comme chez *Pholidophorus bechei* AGASSIZ, 1837 (PATTERSON, 1975: fig. 61) et d'autres "Pholidophoriformes". Le spécimen MRAC RG 7531 montre la face ventrale mal conservée d'un neurocrâne. On y voit néanmoins l'opisthotique gauche, un os endocrânien assez vaste, situé au bord postérieur du neurocrâne, coincé entre l'autoptérotique et l'exoccipital avec lequel il présente une faible ligne de suture (Fig. 20). L'intercalaire, en forme de bâtonnet osseux plus large à l'arrière, pointu à l'avant, est situé dans la même région mais n'est visible que sur les spécimens MRAC RG 7490 et 7505b (Fig. 19). Il n'y a pas de fosse subtemporale ni de pont prootico-intercalaire. La fossette articulaire pour l'hyomandibulaire est allongée, assez étroite. Elle va du sphénotique à l'opisthotique mais est essentiellement formée par l'autoptérotique et le prootique. Le basioccipital est étroit, assez long et sa face ventrale est creusée d'une longue gouttière arortique qui se voit particulièrement bien chez les spécimens MRAC RG 7505b et 10.216. Le bord postérieur du basioccipital forme un condyle circulaire pour l'articulation avec la première vertèbre. Aucun spécimen ne montre la face arrière du neurocrâne.

Chaque arc palato-carré comporte trois os dermiques, le dermopalatin, l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde,

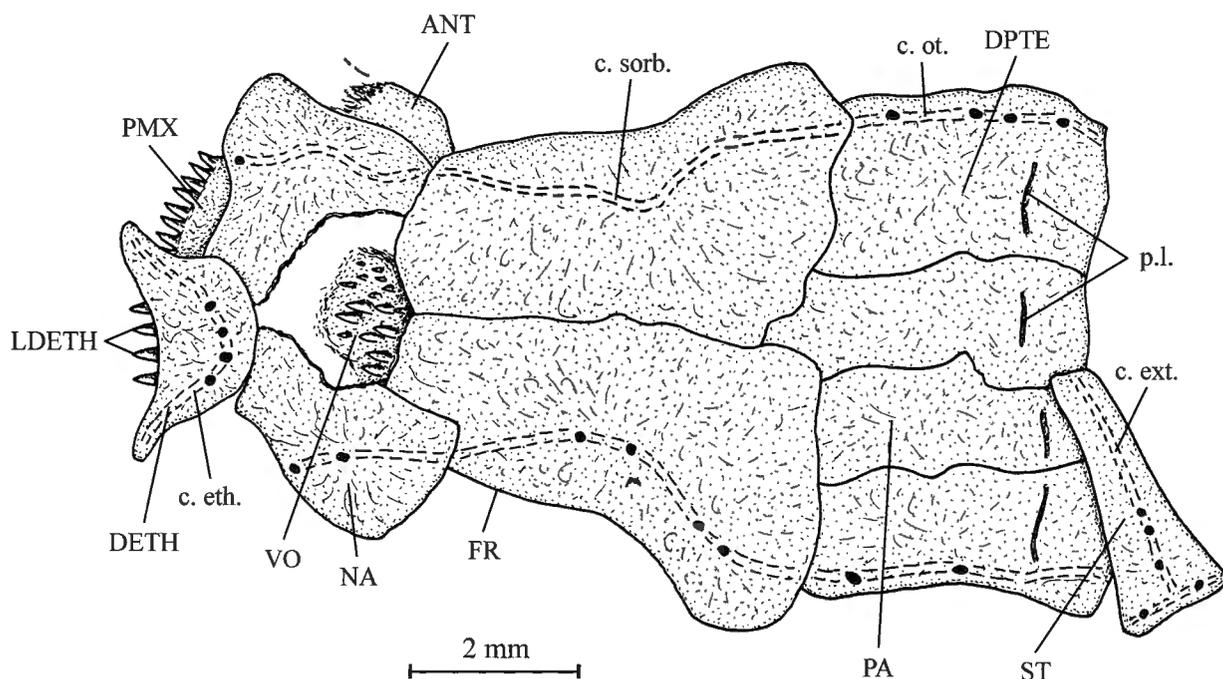


Fig. 17 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La voûte crânienne du spécimen MRAC RG 7740a montrant la connexion complète des canaux sensoriels supraorbitaires et otiques, une condition tout à fait exceptionnelle au sein du genre.

Fig. 17 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The cranial vault of specimen MRAC RG 7740a showing the complete connexion between the supraorbital and otic sensory canals, a totally exceptional condition within the genus.

et trois os d'origine endochondrale, l'autopalatin, le métaptérygoïde et le carré (Figs 21-24). L'autopalatin et le dermopalatin sont allongés, étroits à l'arrière, plus larges à l'avant et sont articulés l'un avec l'autre mais sans qu'il y ait soudure entre ces deux os. L'autopalatin s'articule aussi avec le maxillaire et présente antérieurement un petit processus dorsal qui sert à l'articulation avec le méséthmoïde. Le dermopalatin porte sur toute sa surface ventrale des dents coniques plus ou moins grandes selon les spécimens. Les dermopalatins gauche et droit s'articulent par leur bord antéro-médian avec les bords latéraux du vomer, formant ainsi une seconde arcade dentée un peu en arrière de la mâchoire supérieure. L'ectoptérygoïde est édenté, allongé, étroit, pointu à l'avant où il s'articule avec le dermopalatin et l'autopalatin et un peu plus large à l'arrière, là où il entre en contact avec le bord antéro-ventral du carré. L'entoptérygoïde (= endoptérygoïde) est nettement plus vaste, à la fois plus long et plus élevé et presque toute sa surface interne est garnie de denticules. Le métaptérygoïde est petit et dépourvu de relief particulier. Le carré est triangulaire, avec un gros condyle articulaire pour la mandibule et un processus quadratique bien développé qui lui est soudé par sa tête et qui longe le bord postérieur de l'os (Fig. 24). L'os que DE SAINT-SEINE (1955: fig. 43) interprète

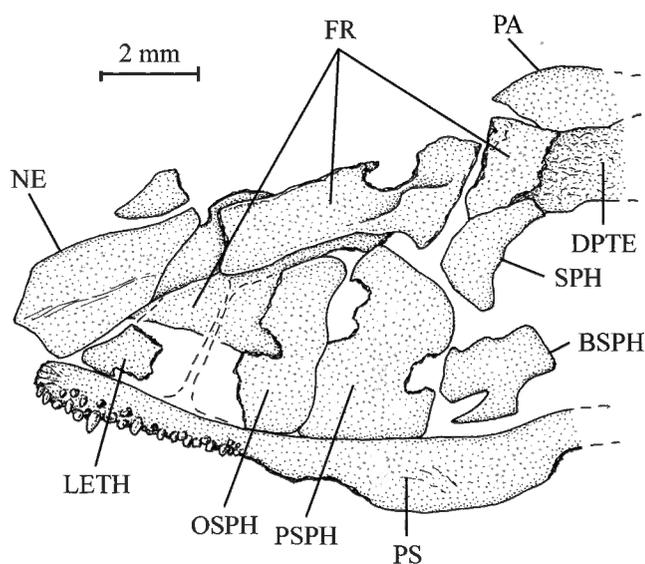


Fig. 18 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La partie antérieure du neurocrâne du spécimen MRAC RG 7667 en vue latérale gauche.

Fig. 18 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Anterior part of the braincase of specimen MRAC RG 7667 in left lateral view.

comme un symplectique est en réalité le processus quadratique du carré.

Le milieu de la mâchoire supérieure est formé par les deux latérodermethmoïdes dentés et soudés entre eux, ainsi qu'on l'a vu plus haut. Plus latéralement et de chaque côté, on trouve le prémaxillaire, le maxillaire et un unique supramaxillaire. Le prémaxillaire est plus ou moins triangulaire, avec un petit processus médio-dorsal (Fig. 25). Les dents coniques, de taille variable, de son bord oral ne sont pas disposées en une seule rangée mais ont des implantations placées irrégulièrement. Le

maxillaire est allongé, avec une extrémité antérieure édentée, plus ou moins pointue et qui passe en dessous du prémaxillaire. La portion dentée de l'os va en s'élargissant vers l'arrière. Cet élargissement peu être modéré, plus marqué ou vraiment très important selon les exemplaires (Fig. 26). Le bord postérieur de l'os peut être concave, plus ou moins droit ou franchement convexe selon les spécimens (Fig. 26). A l'arrière du bord supérieur du maxillaire, on observe souvent mais pas toujours un léger surbaissement où se loge le petit supramaxillaire, lequel est même parfois minuscule

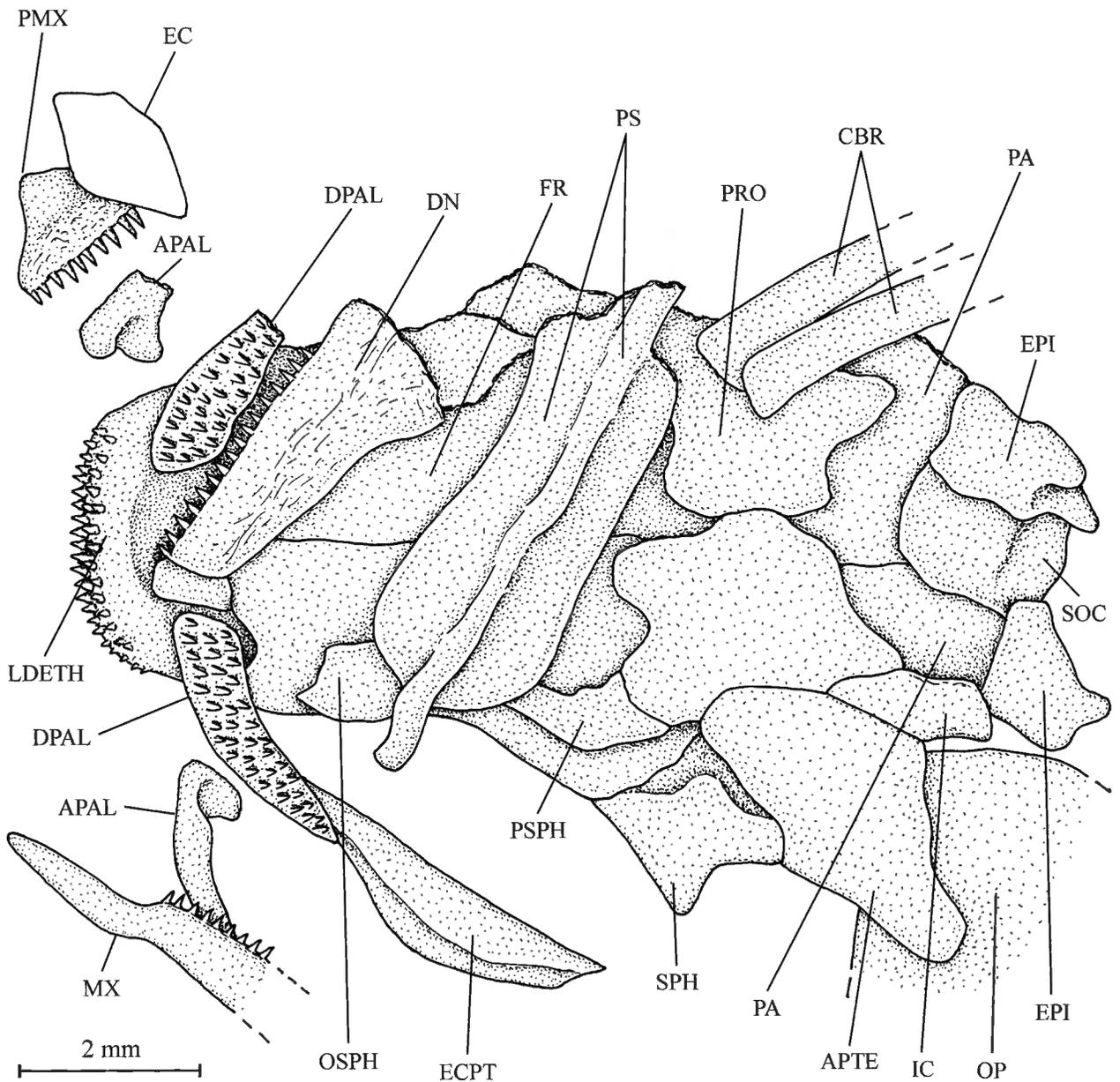


Fig. 19 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Neurocrâne partiel du paratype MRAC RG 7490 en vue ventrale, montrant la face dorsale de la plaque dentée du parasphénoïde et la tige osseuse à laquelle elle est soudée.

Fig. 19 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Partial braincase of paratype MRAC RG 7490 in ventral view, showing the dorsal face of the parasphenoid toothed plate and the bony rod to which it is fused.

comme chez le spécimen MRAC RG 7485a (Figs 8, 26).

La mâchoire inférieure est longue et articulée avec le carré au niveau de l'arrière de l'orbite. L'extrémité antérieure est assez basse, tandis que la partie postérieure est élevée, formant un large processus coronoïde. Chaque hémi-mandibule comporte un dentaire, un angulaire, un surangulaire, un articulaire, un rétroarticulaire, un préarticulaire, trois coronoïdes et un os meckelien (Figs 27-29).

Le dentaire est l'os le plus vaste de la série mandibulaire. Son bord oral présente une région dentée très allongée, en arrière de laquelle on trouve souvent mais pas toujours une encoche leptolépide à peine ébauchée. Cette zone dentée qui précède l'encoche n'est pas brutalement surbaissée, comme c'est le cas chez de nombreux "Pholidophoriformes" et notamment chez *Pholidophorus* AGASSIZ, 1832 *sensu stricto* (NYBELIN, 1966: pl. 3, fig. 1, pl. 15, fig. 6, 7). Les dents coniques du bord oral sont disposées en une rangée, de taille variable selon les spécimens, de petites à grandes,

et varient même de format sur un même exemplaire. Vers l'arrière, le dentaire se divise en deux branches, la dorsale participant avec le surangulaire à la formation du processus coronoïde. L'angulaire forme l'arrière de la mandibule et son extrémité antérieure pointue s'insinue entre les deux branches postérieures du dentaire. Sur la face interne de la mandibule, l'angulaire recouvre partiellement ou totalement la branche dorsale du dentaire. Le canal sensoriel mandibulaire s'étire sur le dentaire et l'angulaire, reste étroit sur tout son trajet et s'ouvre par quelques pores. L'angulaire porte également une pit-line orale, verticale et allongée. Le surangulaire est bien développé. Il y a trois coronoïdes porteurs de petites dents qui sont accolés à la face interne du dentaire le long de son bord oral. Chez certains rares spécimens, comme le MRAC RG 7491, les coronoïdes se soudent au dentaire. En arrière des coronoïdes, on remarque un préarticulaire allongé, dont la pointe antérieure est chevauchée par le troisième coronoïde et qui rejoint vers l'arrière le niveau de l'articulaire. La partie médio-dorsale du préarticulaire s'élève en un processus triangulaire qui vient toucher la faible encoche leptolépide. Cette portion du préarticulaire est couverte de denticules, avec parfois ça et là l'une ou l'autre dent un peu plus grande. L'articulaire est petit, autogène par rapport à l'angulaire et forme seul la fossette articulaire

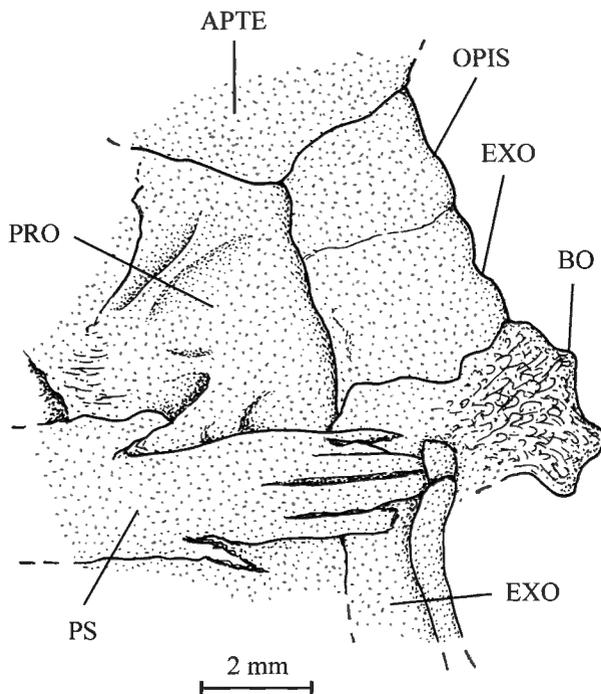


Fig. 20 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Région postérieure gauche du neurocrâne du spécimen MRAC RG 7531 en vue ventrale, montrant l'opisthotic entre l'exoccipital et l'autoptérotic.

Fig. 20 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Left posterior region of the braincase of specimen MRAC RG 7531 in ventral view, showing opisthotic between exoccipital and autopteroitic.

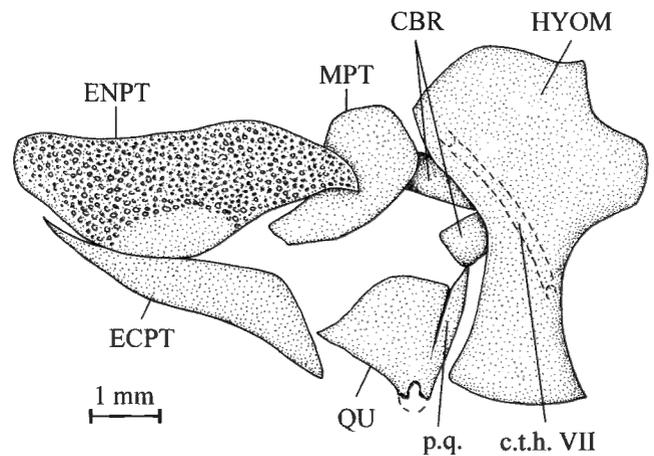


Fig. 21 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie du splanchnocrâne du spécimen MRAC RG 10.153 (*C. passau*). Le canal du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII), qui traverse l'hyomandibulaire, n'est pas visible sur ce spécimen et a été ajouté d'après d'autres spécimens.

Fig. 21 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Part of the splanchnocranium of specimen MRAC RG 10.153 (*C. passau*). The canal for the *truncus hyoideomandibularis* of the facial nerve (VII), getting through the hyomandibula, is not visible on this specimen and has been added according to other specimens.

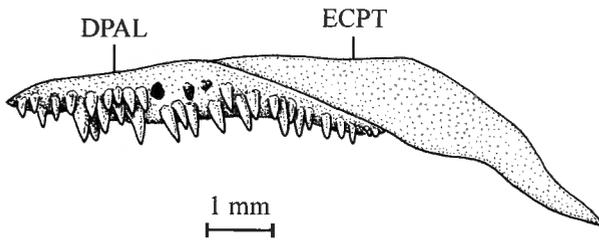


Fig. 22 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Le dermopalatin et l'ectoptérygoïde articulés l'un à l'autre chez le spécimen MRAC RG 7725.

Fig. 22 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Dermopalatine and ectopterygoid articulated together on specimen MRAC RG 7725.

pour le carré, ainsi que c'est souvent le cas chez les "Pholidophoriformes" (PATTERSON, 1973: fig. 7). Le rétroarticulaire est petit et, selon les exemplaires, il peut être soit autogène, soit partiellement, soit totalement soudé à l'angulaire. L'os meckelien est long, large et plat. Vers l'avant, il s'attache au dentaire et, vers l'arrière, il rejoint l'articulaire auquel il se soude parfois mais pas toujours. L'os meckelien est en grande partie caché par le préarticulaire.

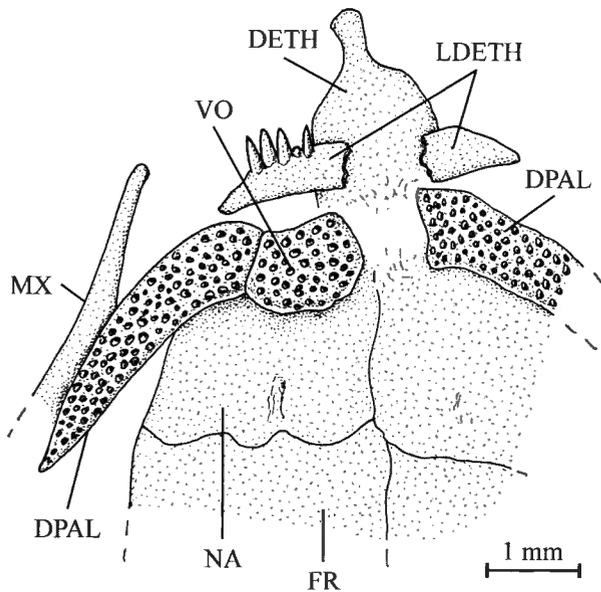


Fig. 23 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie antérieure du neurocrâne du spécimen MRAC RG 10.156a (paratype de *C. passau*) en vue ventrale, montrant l'articulation des dermopalatins sur le vomer. Le parasphénoïde et les ethmoïdes latéraux sont perdus.

Fig. 23 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Anterior part of the braincase of specimen MRAC RG 10.156a (paratype of *C. passau*), showing the articulation of dermopalatines on the vomer. Parasphenoid and lateral ethmoids are lost.

Les os de la série orbitaire forment un cercle osseux complet autour de l'orbite (Figs 8, 9, 30, 31). On y trouve l'antorbitaire, trois ou quatre infraorbitaires, le dermosphénotique, trois supraorbitaires et trois postorbitaires (= suborbitaires). A l'intérieur de ce cercle orbitaire, on trouve un anneau osseux sclérotique qui entoure l'œil et est constitué de plusieurs pièces. L'antorbitaire a plus ou moins la forme d'un "L" dont le jambage vertical porte la commissure sensorielle antorbitaire et la mène jusqu'au premier supraorbitaire, tandis que le trait horizontal porte la partie antérieure du canal sensoriel orbitaire et le conduit jusqu'à la corne latérale du dermethmoïde où il se connecte avec la commissure sensorielle ethmoïdienne. Le premier infraorbitaire est modérément allongé et assez étroit, quoique son extrémité antérieure soit plus élevée que la postérieure. Le deuxième infraorbitaire est étroit sur tout son trajet, assez court (spécimen MRAC RG 7485a), voire très court (spécimen MRAC RG 7725). Ces deux premiers infraorbitaires peuvent parfois se souder entre eux, formant alors un os unique ainsi que le décrit le figure DE SAINT-SEINE (1955: fig. 8). Les trois derniers infraorbitaires sont le plus souvent soudés eux aussi en un os unique, en forme de "L", avec le trait horizontal plus long que le vertical. Les bords ventral et postérieur de cet os portent fréquemment quelques petites épines (Fig. 30A) mais quelquefois les bords peuvent demeurer lisses (Fig. 30B, C). Parfois, seuls les quatrième et cinquième infraorbitaires se soudent, le troisième demeurant séparé (Fig. 30C). Le canal orbitaire traverse toute la série des infraorbitaires, y demeure étroit, ouvert par de très rares pores et il porte

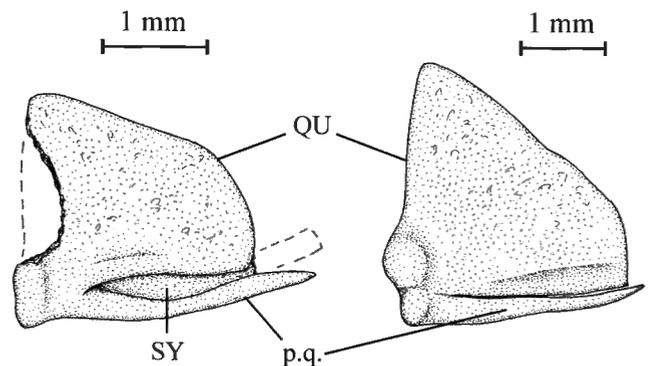


Fig. 24 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les carrés des spécimens MRAC RG 8000a (à gauche) et 7485a (à droite), avec le processus quadratique.

Fig. 24 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Quadrates of specimens MRAC RG 8000a (on the left) and 7485a (on the right), with the quadratric process.

parfois un très court diverticule ventral au niveau du troisième infraorbitaire (Fig. 30B).

Le dermosphénotique est bien développé et son bord postérieur est épineux. Il porte le sommet du canal orbitaire qu'il prolonge jusqu'au troisième supraorbitaire, tandis qu'un diverticule postérieur part du canal et va rejoindre le canal sensoriel otique sur le dermoptérotique. Les trois supraorbitaires ont des longueurs légèrement variables selon les spécimens mais c'est souvent le troisième qui est le plus allongé de la série.

L'exemplaire MRAC RG 10.160 ne possède que deux supraorbitaires du côté gauche suite à la soudure des deux premiers os de la série (Fig. 31, en dessous), alors que le spécimen MRAC RG 7509 en présente quatre suite à la division du troisième os (Fig. 31, au-dessus). Sur différents exemplaires, la surface osseuse des supraorbitaires est quelque peu érodée, ce qui permet de voir que ces trois os sont traversés par un canal sensoriel, la ligne épibranchiale (POPLIN,

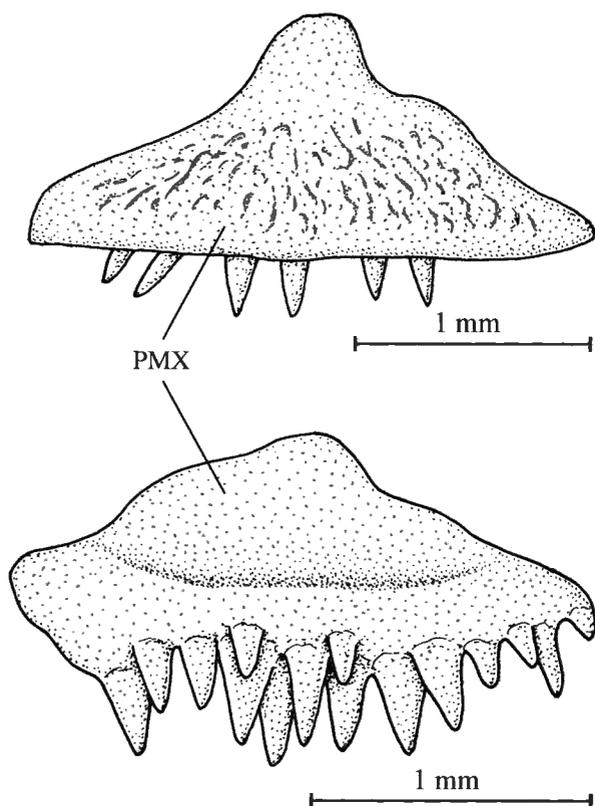


Fig. 25 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les prémaxillaires du spécimen MRAC RG 7485a en vue externe (au-dessus) et du paratype MRAC RG 7491 en vue interne (en dessous).

Fig. 25 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Premaxillae of specimen MRAC RG 7485a in external view (above) and of paratype MRAC RG 7491 in internal view (below).

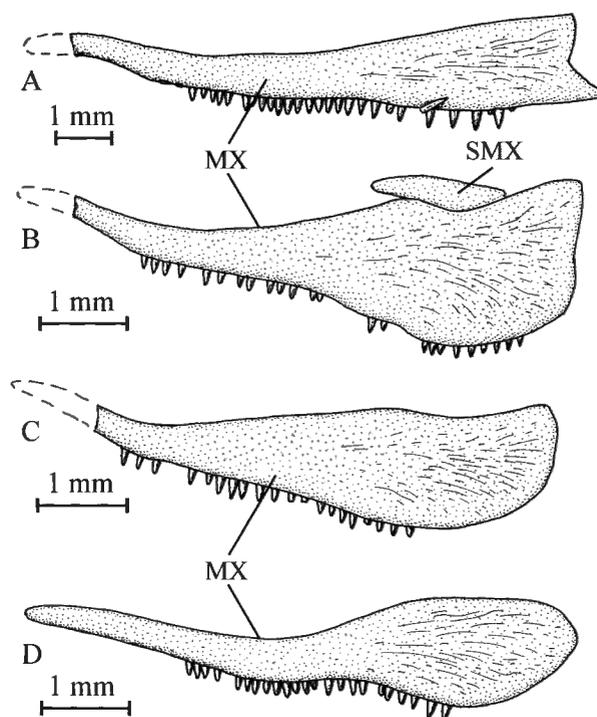


Fig. 26 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les maxillaires (A) du spécimen MRAC RG 7588 et des paratypes (B) MRAC RG 7508, (C) 7491 et (D) 7490 (renversé), montrant les hauteurs variables de la partie postérieure de l'os et la forme concave, plus ou moins droite ou convexe du bord postérieur.

Fig. 26 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Maxillae (A) of specimen MRAC RG 7588 and of paratypes (B) MRAC RG 7508, (C) 7491 and (D) 7490 (reversed), showing the various depths of the posterior part of the bone and the concave, more or less right or convex shape of the posterior border.

1973), qui relie au-dessus de l'orbite la commissure antorbitaire au canal orbitaire sur le dermosphénotique. La conservation d'une ligne épibranchiale complète un caractère tout à fait exceptionnel chez les "Pholidophoriformes" et les téléostéens, où on ne la trouve que chez les Notopteridae (TAVERNE, 1978: figs 62, 63, 84, 91, 92, 114, 115; TAVERNE & MAISEY, 1999: figs 1, 2).

Chez *Catervariolus*, l'œil est donc complètement entouré par les canaux sensoriels. Il y a trois grands postorbitaires situés entre les infraorbitaires postérieurs et le dermosphénotique, d'une part, et le préoperculaire, d'autre part. Le postorbitaire supérieur est le plus vaste et l'inférieur le moins étendu. Chez de rares exemplaires (MRAC RG 7485a, 7508 et 7587), on observe la présence de deux très petits postorbitaires accessoires entre le grand postorbitaire dorsal et le

dermoptérotique. Mais, dans la plupart des cas, ces deux petits postorbitaires supplémentaires manquent.

Le préoperculaire a la forme d'un étroit croissant dont les bords postérieur et ventral sont plus ou moins épineux selon les exemplaires (Figs 8, 35). Quelquefois, c'est tout le bord qui est orné d'épines, comme chez l'exemplaire MRAC RG 7751. Parfois, cette zone épineuse se réduit très fortement et seules deux ou trois petites épines s'observent encore dans la partie la plus ventrale du préoperculaire, comme chez les spécimens MRAC RG 7508 et 7912. Le canal sensoriel préoperculaire traverse l'os sur toute sa longueur; il est étroit, ouvert par quelques petits pores et il rejoint le canal otique au niveau de la jonction entre le dermoptérotique et le supratemporal.

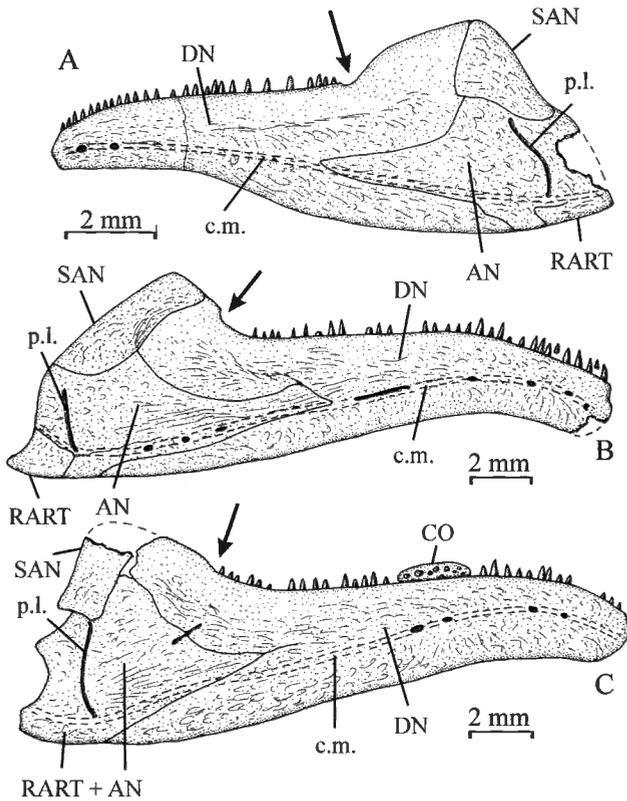


Fig. 27 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La mandibule en vue externe des spécimens (A) MRAC RG 7713, (B) 7751 et (C) 7592, montrant le rétroarticulaire partiellement (A) ou totalement (C) soudé à l'angulaire ou (B) autogène. Les flèches pointent vers l'encoche leptolépidé légèrement ébauchée.

Fig. 27 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The lower jaw in external view of specimens (A) MRAC RG 7713, (B) 7751 and (C) 7592, showing retroarticular partially (A) or totally (C) fused to angular or (B) autogenous. The arrows indicate the slightly pronounced leptolepid notch.

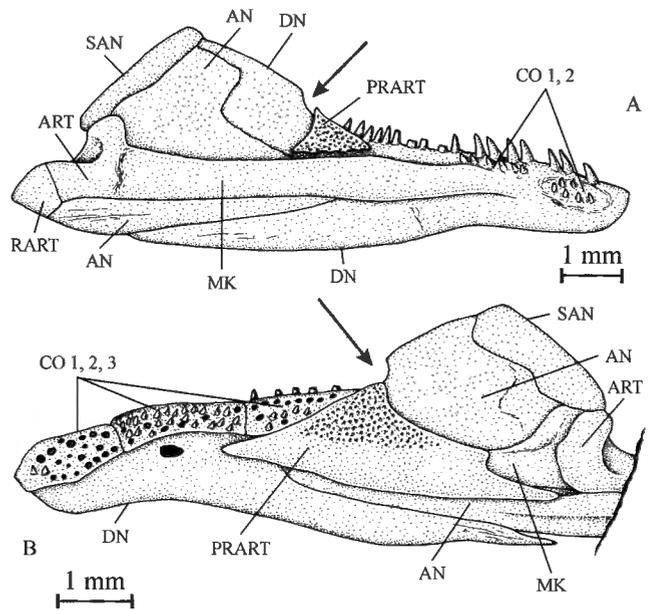


Fig. 28 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La mandibule en vue interne (A) du paratype MRAC RG 7491 et (B) du spécimen MRAC RG 7514a. En (A), une grande partie du préarticulaire est perdue, découvrant l'os de Meckel. Les flèches pointent vers l'encoche leptolépidé légèrement ébauchée.

Fig. 28 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The lower jaw in internal view of (A) paratype MRAC RG 7491 and of (B) specimen MRAC RG 7514a. In (A), a great part of the prearticular is lost, exposing the Meckelian bone. The arrows point on the slightly pronounced leptolepid notch.

L'operculaire est vaste, avec un bord antérieur presque droit et un bord postérieur plus ou moins arrondi (Fig. 8). La fossette articulaire pour l'hyomandibulaire est grande et arrondie. Quand l'operculaire est bien conservé, comme chez l'exemplaire MRAC RG 7820, on observe une ornementation faite de fines rides qui

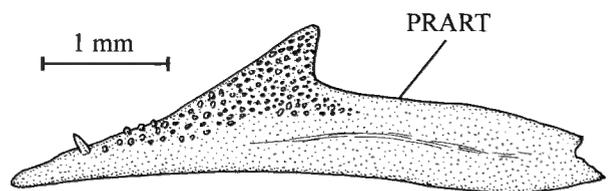


Fig. 29 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Le préarticulaire droit du spécimen MRAC RG 8000a en vue orale.

Fig. 29 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Right prearticular of specimen MRAC RG 8000a in oral view.

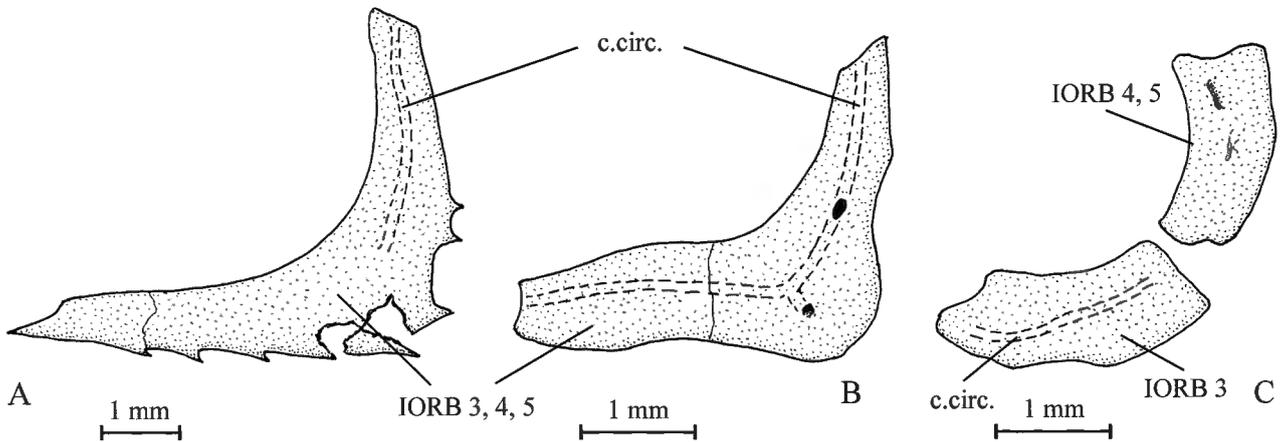


Fig. 30 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les infraorbitaires gauches 3 à 5 fusionnés ou non des spécimens (A) MRAC RG 7562, (B) 7585 et (C) 7768. En (A), le bord ventro-postérieur de l'os est épineux.

Fig. 30 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Left infraorbitals 3 to 5 fused or not of specimens (A) MRAC RG 7562, (B) 7585 and (C) 7768. In (A), the ventro-posterior border of the bone is spinous.

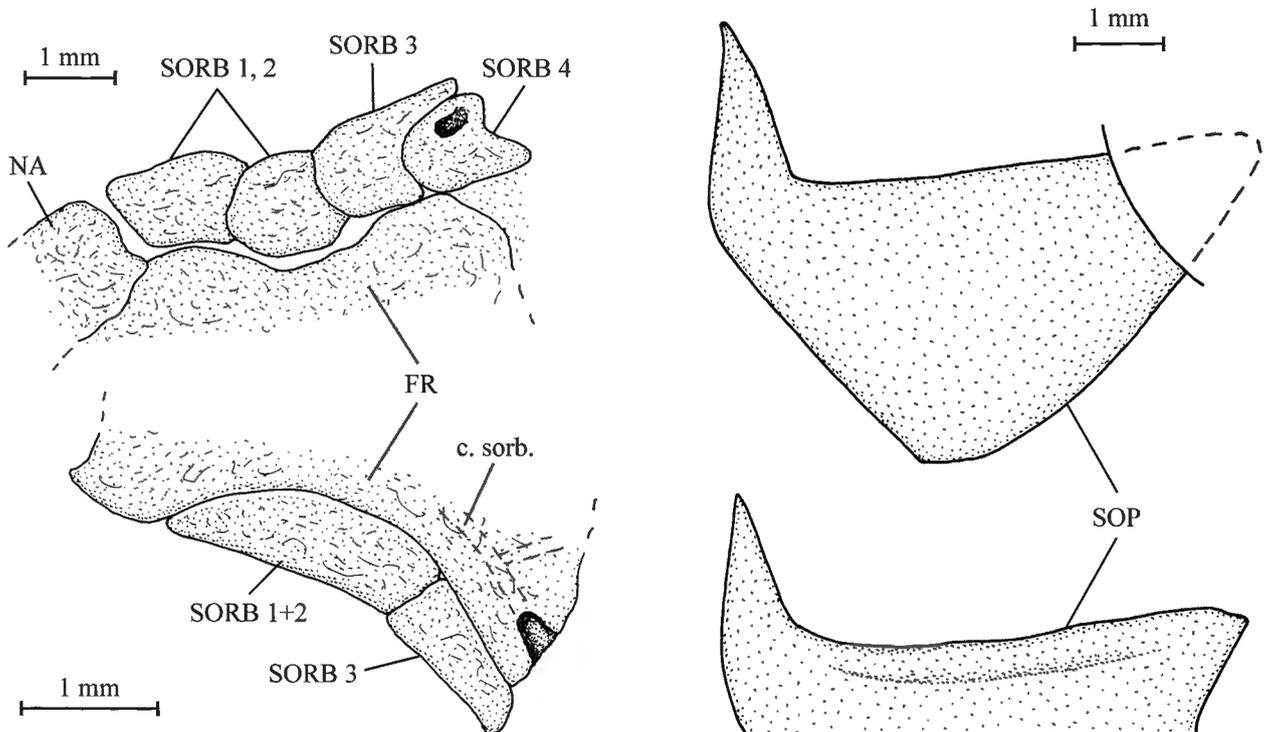


Fig. 31 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Deux cas exceptionnels au niveau des os supraorbitaires. (Au-dessus) les quatre supraorbitaires droits du spécimen MRAC RG 7509, suite à la division du troisième os en deux éléments. (En dessous) les deux supraorbitaires gauches du spécimen MRAC RG 10.160 (*C. passauï*), suite à la soudure des deux premiers éléments de la série.

Fig. 31 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Two exceptional cases at the level of the supraorbitals. (Above) the four right supraorbitals of specimen MRAC RG 7509, following the division of the third bone into two pieces. (Below) the two left supraorbitals of specimen MRAC RG 10.160 (*C. passauï*), following the fusion of the first two elements of the series.

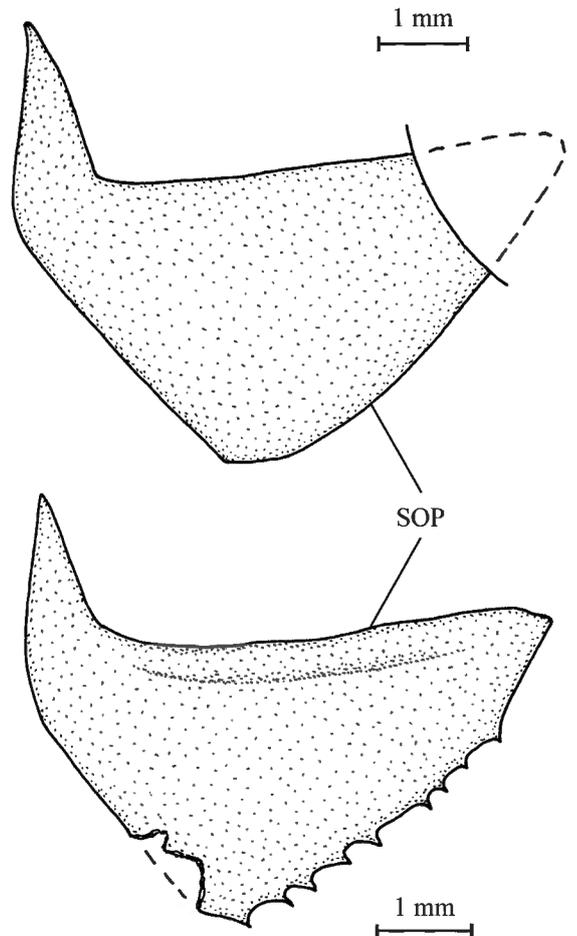


Fig. 32 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les sous-operculaires des spécimens MRAC RG 7527b (au-dessus) et 7625 (en dessous), montrant que le bord ventral de l'os peut être lisse ou épineux.

Fig. 32 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Subopercles of specimens MRAC RG 7527b (above) and 7625 (below), showing that the ventral border of the bone could be smooth or spinous.

rayonnent à partir de cette fossette d'articulation. On y voit aussi des stries de croissance le long du bord postérieur.

La ligne de suture entre l'operculaire et le sous-operculaire est horizontale ou légèrement oblique et inclinée vers l'arrière. Le sous-operculaire est beaucoup plus petit que l'operculaire. Son bord supérieur est rectiligne et presque horizontal. Son bord antéro-ventral, qui marque la suture avec l'interoperculaire, est court, rectiligne et oblique. Son bord postéro-ventral est arrondi et soit lisse, comme chez les exemplaires MRAC RG 7490 et 7527b, soit orné de quelques épines, comme chez le spécimen MRAC RG 7513 (Fig. 32).

Le coin antéro-dorsal du sous-operculaire porte un fort processus dorsal pointu qui est caché par le préoperculaire (Fig. 32). L'interoperculaire est triangulaire, pointu à l'avant, large à l'arrière, situé entre le sous-operculaire et le préoperculaire et son bord ventral est orné de quelques épines (Fig. 8). Il y a trois grandes plaques gulaires qui séparent très largement les deux dentaires (Figs 8, 33).

La plaque antérieure est la plus vaste des trois et aussi la plus large. Vers l'avant, elle est arrondie et touche à la région symphysaire. Son bord postérieur est légèrement triangulaire. Elle est suivie par une paire de plaques postérieures plus ou moins losangiques, articulées avec elle et qui résultent de la transformation de la première paire de rayons branchiostèges suite à un très fort élargissement. Aucun exemplaire ne permet de compter exactement le nombre des rayons branchiostèges mais il y en a au moins sept paires et ils sont souvent très larges (Fig. 33).

Le squelette hyoïde-branchial (Figs 34-36)

L'hyomandibulaire est massif, très large dorsalement où il forme un long et unique condyle pour l'articulation avec le neurocrâne. Le *processus opercularis* est court et massif. Le pédicule ventral est épais, évasé à sa base mais dépourvu de processus postérieur pointu de type leptolépide. L'os est creusé d'un long canal oblique pour le *truncus hyoïdeomandibularis* du nerf facial (VII). Le symplectique est petit, étroit et souvent caché

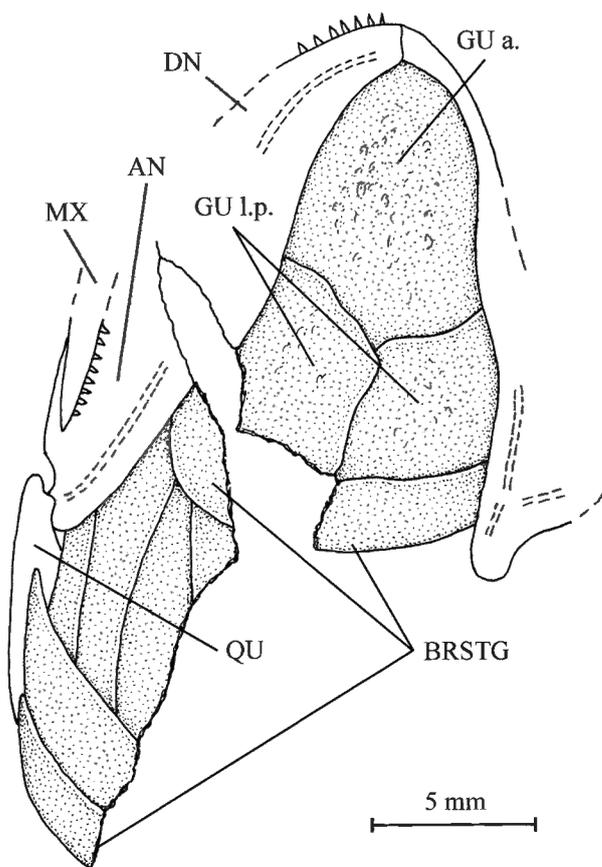


Fig. 33 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les plaques gulaires et les rayons branchiostèges du spécimen MRAC RG 7532.

Fig. 33 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Gular plates and branchiostegal rays of specimen MRAC RG 7532.

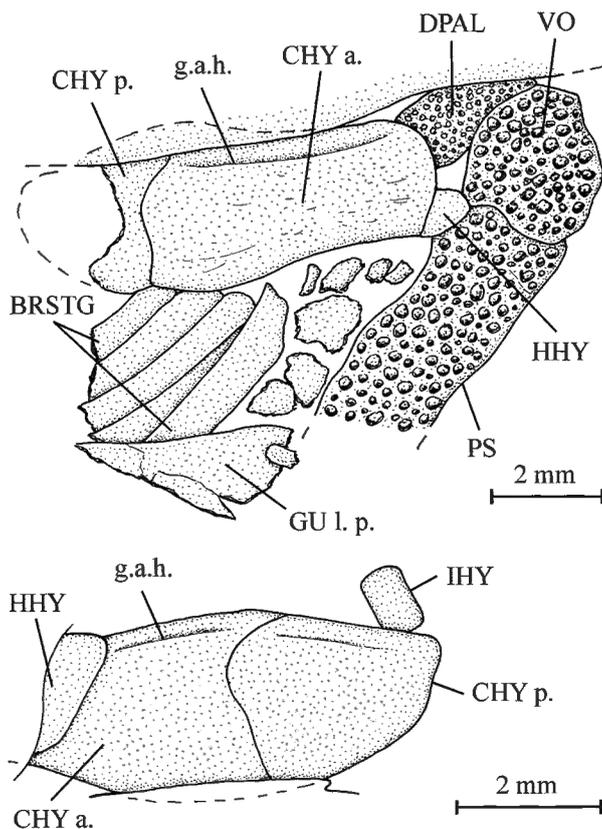


Fig. 34 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les barres hyoïdiennes du spécimen MRAC RG 7937 (au-dessus) et du paratype MRAC RG 7491 (en dessous).

Fig. 34 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Hyoidean bars of specimen MRAC RG 7937 (above) and of paratype MRAC RG 7491 (below).

par le carré et son processus quadratique.

La barre hyoïdienne est haute, pas très allongée et composée d'un unique hypohyal, d'un cératohyal antérieur, d'un cératohyal postérieur plus court et d'un petit interhyal. Le cératohyal antérieur n'est pas percé par un foramen béryciforme mais une fine gouttière destinée à l'artère hyoïdienne se remarque vers le bord dorsal des cératohyaux.

A l'avant du squelette branchial, on trouve un dermobasihyal impair, ossifié, arrondi et qui porte d'assez grandes dents coniques. Plus en arrière, on remarque un long dermobasibranchial impair unique, en forme de plaque ovale et couvert de denticules. Le basihyal et les basibranchiaux ne sont pas visibles. Ils demeuraient probablement cartilagineux. Les hypobranchiaux sont courts, tandis que les cératobranchiaux et les épibranchiaux sont allongés. Tous ces os sont étroits et ont leur face externe creusée d'une gouttière plus ou moins marquée qui loge les vaisseaux circulatoires branchiaux.

Au niveau des hypobranchiaux, les deux bords de cette gouttière se rejoignent presque, formant une sorte de canal. Le cinquième cératobranchial est étroit dans sa partie distale mais s'élargit en forme de triangle dans sa partie proximale qui porte aussi quelques denticules. Les épibranchiaux sont garnis de processus uncinés bien développés. Les branchiospines sont

allongées, pointues, lisses et serrées les unes contre les autres. Leur base est souvent bifide, ce qui permet un meilleur ancrage dans les tissus qui entourent les arcs branchiaux. L'urohyal n'a pas été observé.

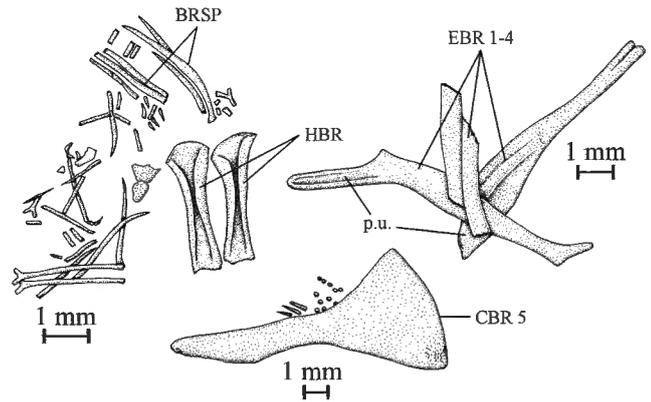


Fig. 36 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) deux hypobranchiaux et des branchiospines (MRAC RG 7843). (B) les quatre épibranchiaux (MRAC RG 8022). (C) le cinquième cératobranchial (MRAC RG 10.214).

Fig. 36 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) two hypobranchial and some branchiospines. (B) the four epibranchials (MRAC RG 8022). (C) the fifth ceratobranchial (MRAC RG 10.214).

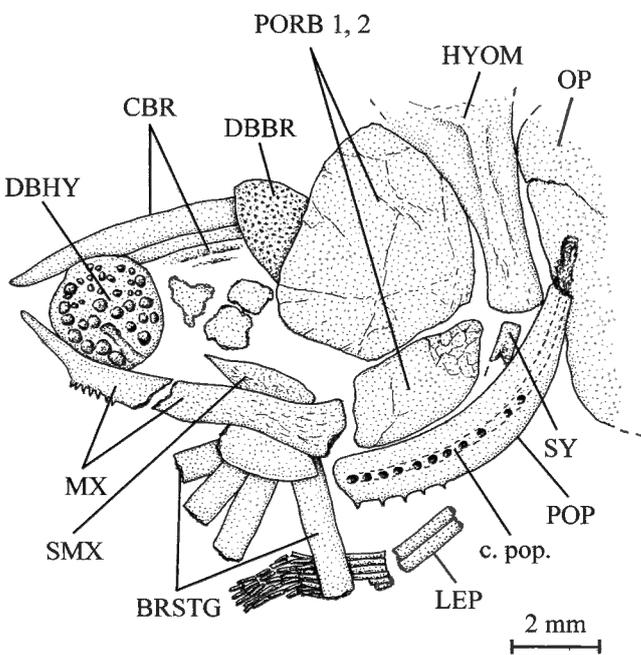


Fig. 35 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Quelques éléments du squelette branchial et autres fragments crâniens du spécimen MRAC RG 7694.

Fig. 35 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. A few pieces of the branchial skeleton and other cranial fragments of specimen MRAC RG 7694.

Les ceintures (Figs 37-40)

Chaque moitié de la ceinture scapulaire comporte un posttemporal, un hypercleithrum, un cleithrum, généralement deux postcleithra, une clavicule, un hypercoracoïde, un mésocoracoïde, un hypocoracoïde et une nageoire pectorale.

Le posttemporal est vaste, peu ornementé, de forme triangulaire avec le sommet tourné vers la ligne médio-dorsale du poisson. L'hypercleithrum (= supracleithrum) est haut, large, quelque peu pointu à sa base et ornementé dans sa région ventrale. Le canal sensoriel de la ligne latérale suit le bord ventral du posttemporal, puis traverse l'hypercleithrum et en ressort à mi-hauteur de son bord postérieur, avant de se poursuivre sur les écailles des flancs. Le cleithrum est grand, ornementé de ridules, avec une branche ventrale longue et large et une branche dorsale plus courte, plus étroite et pointue à son sommet. La clavicule est petite, de forme lenticulaire, pointue à ses deux extrémités et elle s'articule avec le bout du cleithrum. Les deux postcleithra sont bien développés, assez larges, généralement pas très hauts et leur bord postérieur s'orne souvent mais pas toujours de quelques épines. Dans de rares cas (MRAC RG 10.089), le postcleithrum dorsal peut être beaucoup plus haut que le postcleithrum ventral (Fig. 39B). Sur certains exemplaires (MRAC

RG 7587, etc.), la première écaille de la ligne latérale se soude à l'écaille immédiatement inférieure, formant ainsi en quelque sorte un troisième postcleithrum (Fig. 30A). L'hypercoracoïde (= scapula) est triangulaire

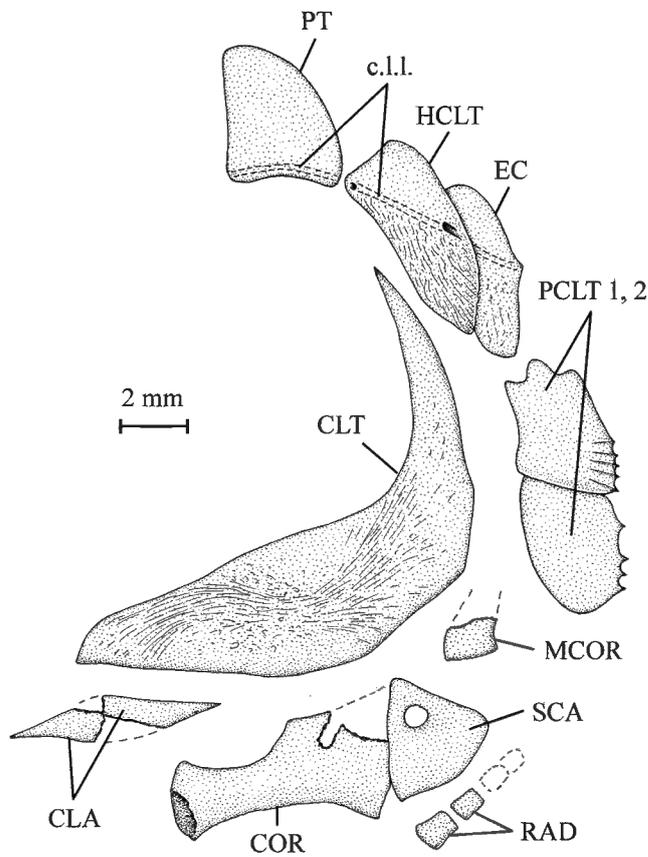


Fig. 37 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La ceinture scapulaire. Posttemporal (holotype MRAC RG 7591), hypercleithrum (MRAC RG 7489a), cleithrum (MRAC RG 7574b), postcleithra (MRAC RG 7606), clavicle (MRAC RG 7742), hypercoracoïde et hypocoracoïde (MRAC RG 7842), fragment de mésocoracoïde (MRAC RG 10.153, *C. passauï*), ptérygophores (MRAC RG 7912).

Fig. 37 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The pectoral girdle. Posttemporal (holotype MRAC RG 7591), hypercleithrum (MRAC RG 7489a), cleithrum (MRAC RG 7574b), postcleithra (MRAC RG 7606), clavicle (MRAC RG 7742), hypercoracoid and hypocoracoid (MRAC RG 7842), fragment of mesocoracoid (MRAC RG 10.153, *C. passauï*), pterygiophores (MRAC RG 7912).

et percée d'un large foramen arrondi pour le passage de vaisseaux circulatoire et de rameaux nerveux. Seul l'exemplaire MRAC RG 10.153 montre un morceau du mésocoracoïde. L'hypocoracoïde (= coracoïde) est modérément long, large à l'arrière, rétréci en son milieu et quelque peu évasé à son extrémité antérieure. Les ptérygophores pectoraux sont rarement visibles; le spécimen MRAC RG 7912 en montre deux. Il y en avait probablement quatre.

La nageoire pectorale est assez courte et compte de 11 (MRAC RG 7865) à 15 rayons (MRAC RG 7707) sur les spécimens où elle semble la plus complète. Le premier rayon est notablement plus massif que les rayons suivants. Son extrémité proximale, qui s'applique sur l'hypercoracoïde, est très élargie, suite à la fusion avec le proptérygium, formant ainsi une véritable tête articulaire, tandis que son extrémité distale est segmentée et branchue, comme les rayons ultérieurs. Les deux moitiés de ce premier rayon peuvent être simplement accolées l'une à l'autre, comme dans un lépidotriche normal; parfois ces deux moitiés se soudent entre elles. Un fulcre basilaire est, dans tous les cas, soudé à l'extrémité proximale élargie de ce premier rayon et des fulcres frangeants garnissent son bord ventral sur toute sa longueur. Selon les exemplaires, ces fulcres frangeants peuvent être autogènes (Fig. 38C, F) ou tous soudés au premier rayon (Fig. 38A, E). Parfois, les premiers fulcres lui sont soudés, alors que les derniers fulcres restent libres (Fig. 38B, D).

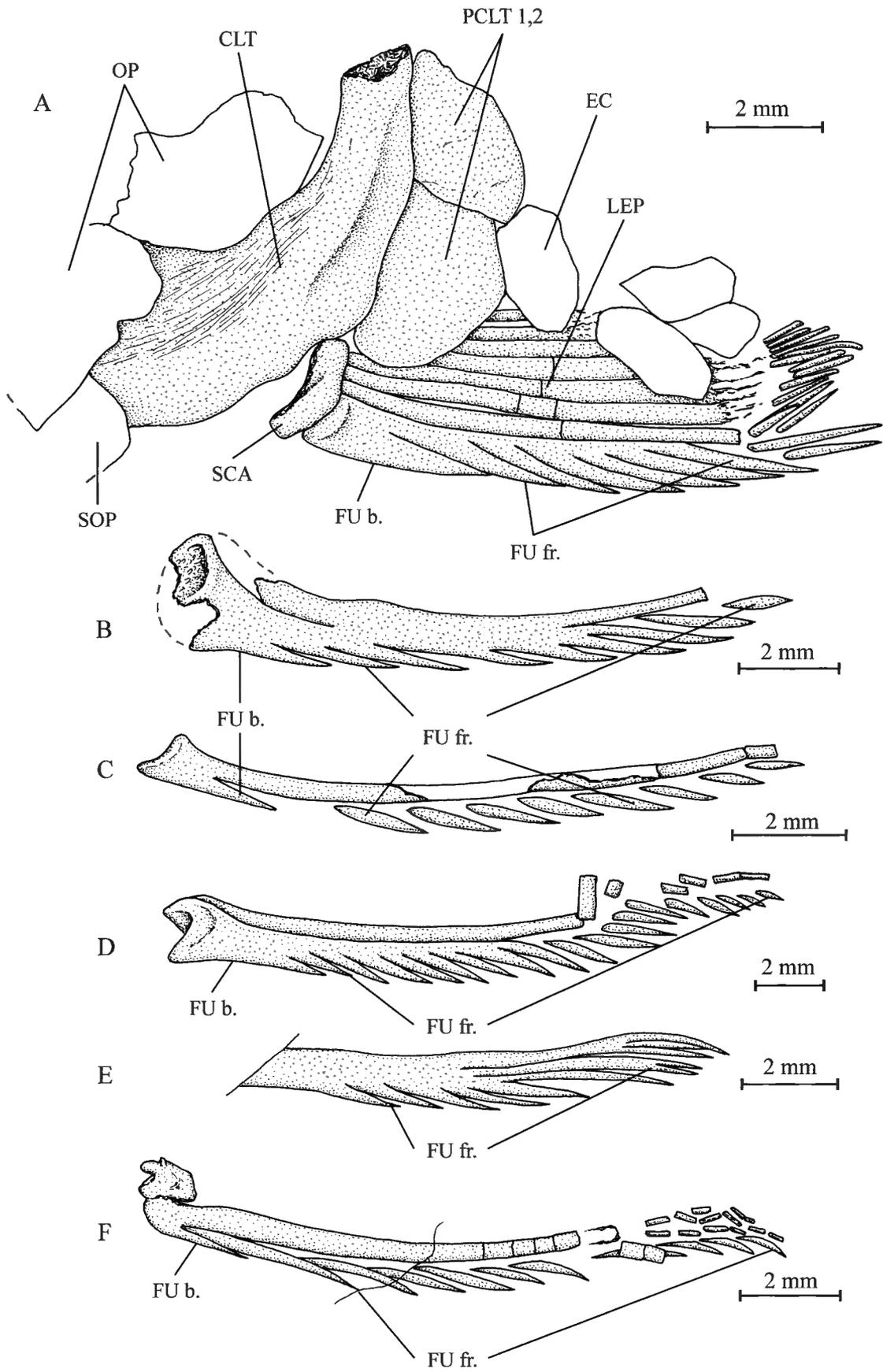
La ceinture pelvienne est composée d'une paire d'os pelviens et d'une paire de nageoires pelviennes. On n'observe pas de ptérygophore à ce niveau mais la région concernée est très rarement accessible.

L'os pelvien est bien développé, allongé, avec une extrémité proximale très élargie, servant à l'articulation avec la nageoire pelvienne, une partie moyenne étroite et une extrémité distale épaissie en forme de massue.

L'origine de la nageoire ventrale se situe à un niveau qui va de la 10^{ème} (MRAC RG 4826a, b, 7806) à la 13^{ème} rangée d'écailles (MRAC RG 10.090, 10.177), la 12^{ème} rangée étant la plus fréquente. Cette nageoire ventrale est courte. Là où elle est la plus complète, elle comporte 7 rayons tous segmentés et branchus. Elle débute par deux fulcres basilaires (= rayons procurrents) impairs

Fig. 38 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) la nageoire pectorale du spécimen MRAC RG 7815. Le premier rayon pectoral des spécimens (B) MRAC RG 7528, (C) 7501 (renversé), (D) 7742, (E) 7489a et (F) 7505b (renversé), montrant les différentes possibilités de fusion des fulcres frangeants avec ce rayon.

Fig. 38 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) Pectoral fin of specimen MRAC RG 7815. First pectoral ray of specimens (B) MRAC RG 7528, (C) 7501 (reversed), (D) 7742, (E) 7489a and (F) 7505b (reversed), showing the different possibilities of fusion of the fringing fulcra with this ray.



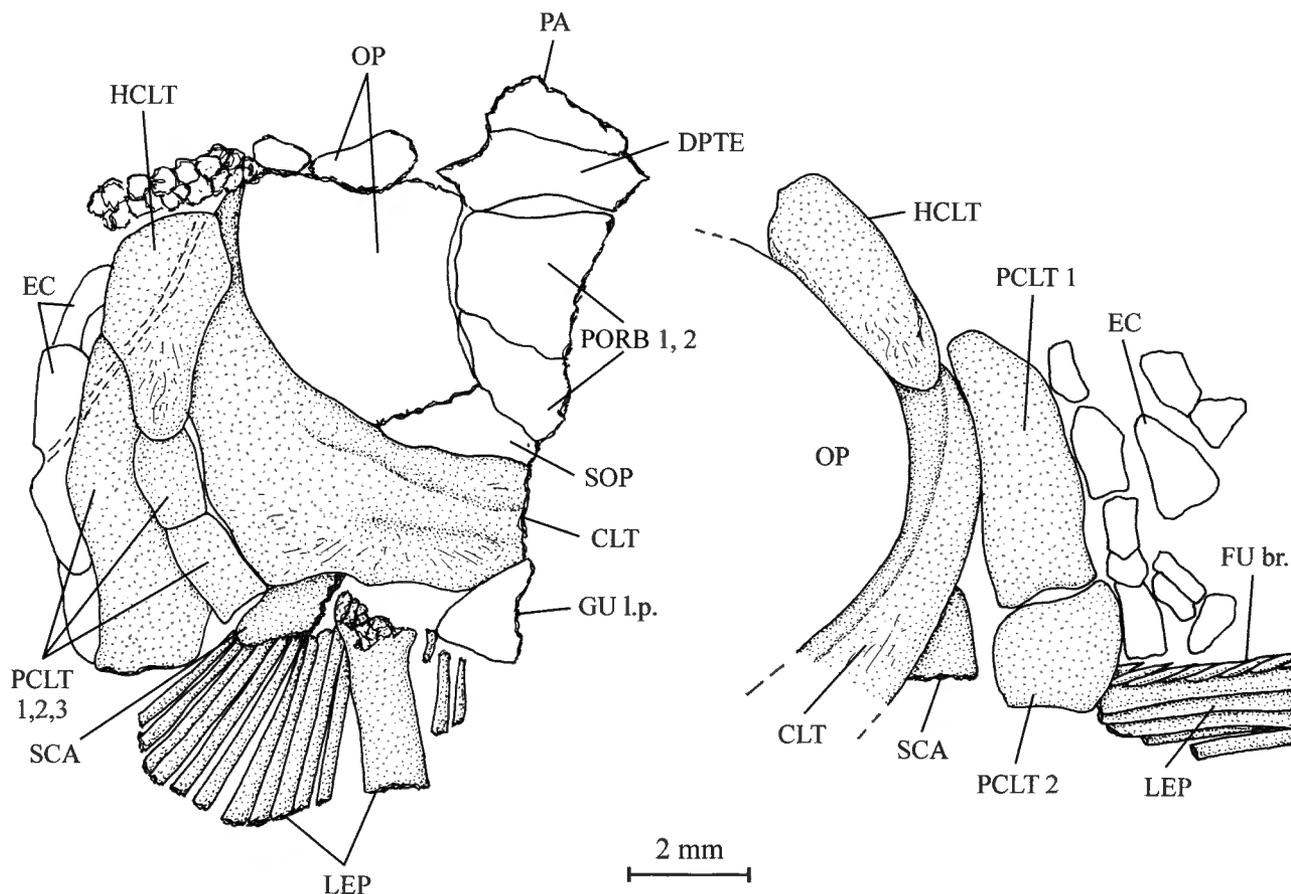


Fig. 39 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Ceintures scapulaires des spécimens MRAC RG 7587 (A) avec un troisième postcleithrum et 10.089 (*C. passaii*) (B) avec un très haut postcleithrum dorsal.

Fig. 39 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Pectoral girdles of specimens MRAC RG 7787 (A) with a third postcleithrum and 10.089 (*C. passaii*) (B) with a very deep dorsal postcleithrum.

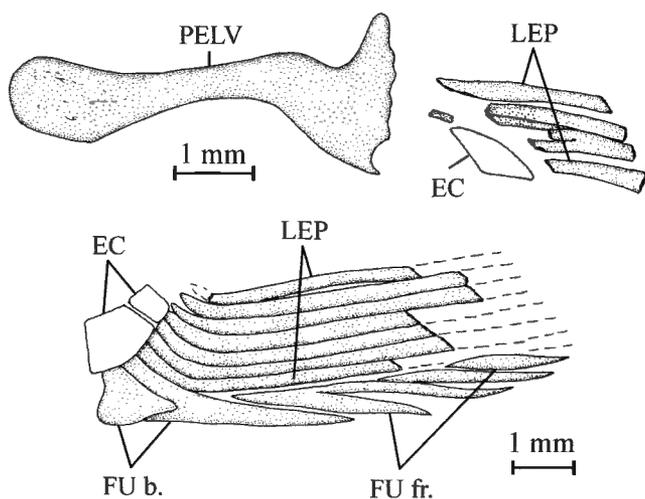


Fig. 40 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Os pelvien du spécimen MRAC RG 7693 (au-dessus) et nageoire ventrale du spécimen MRAC RG 7485a (en dessous).

Fig. 40 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Pelvic bone of specimen MRAC RG 7693 (above) and ventral fin of specimen MRAC RG 7485a (below).

et massifs, le premier triangulaire et court, le second long et pointu. Le bord du premier rayon est garni d'une série de fulcres frangeants dont certains peuvent fusionner entre eux. Le fulcra frangeant le plus basal s'intercale entre le second fulcra basilaire et le bord du premier rayon.

Le squelette axial (Figs 41-46)

Aucun exemplaire ne permet le décompte complet des vertèbres qui sont généralement recouvertes au moins en partie par la forte écaillure.

Ces vertèbres sont des cylindres osseux creux, à la paroi mince, souvent lisse, rarement ornée d'une légère crête horizontale sur la face latérale et qui laisse un vaste passage pour la chorde dorsale. Les corps vertébraux sont constitués de chordacentres auxquels s'ajoutent parfois des arcocentres. Chez de jeunes exemplaires, on observe encore parfois la bipartition de la vertèbre en deux héli-centres en forme d'arceaux opposés et accolés l'un à l'autre, l'un dorsal, l'autre ventral (Fig. 45). Les spécimens MRAC RG 10.143 et

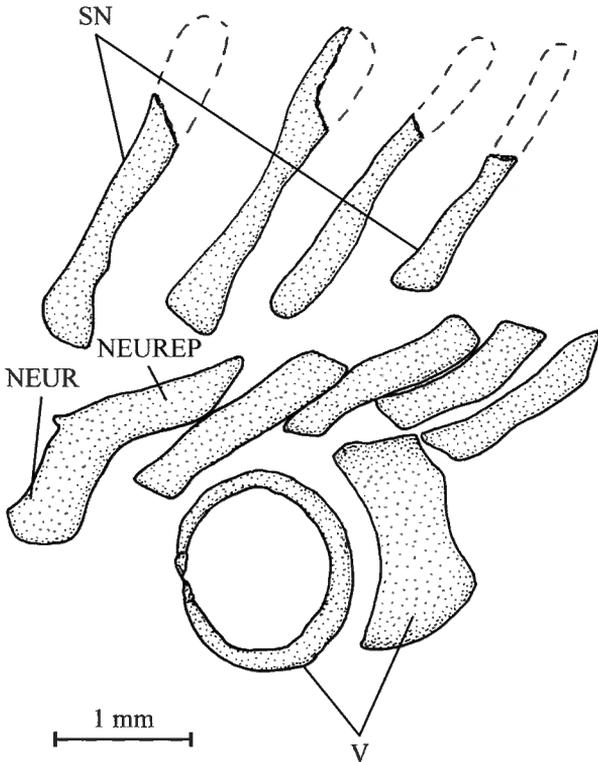


Fig. 41 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Début du squelette axial du paratype MRAC RG 7490.

Fig. 41 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Beginning of the axial skeleton of paratype MRAC RG 7490.

10.160, rapportés à *C. passau*, montrent une grande partie de la région postabdominale du squelette axial. A ce niveau, les vertèbres sont diplospondyles, avec les arcs neuraux et hémaux articulés à un même centre et un centre sur deux dépourvu d'arcs (Fig. 46). Quelques exemplaires laissent voir des parties de la région abdominale de la colonne vertébrale et, là, il y a toujours monospondylie.

Chez beaucoup de spécimens, les arcs neuraux et

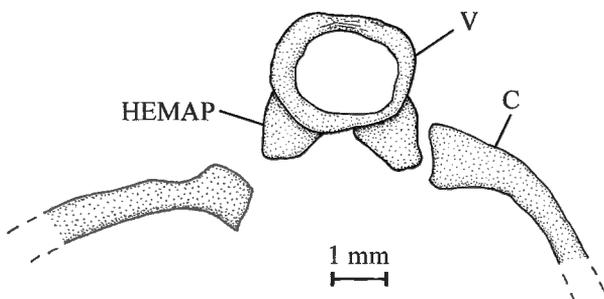


Fig. 42 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertèbre abdominale du spécimen MRAC RG 7532.

Fig. 42 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Abdominal vertebra of specimen MRAC RG 7532.

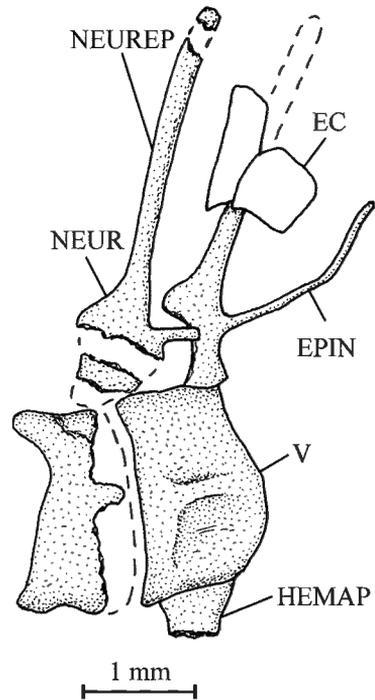


Fig. 43 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertèbres du début de la région caudale du spécimen MRAC RG 8036.

Fig. 43 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertebrae from the beginning of the caudal region of specimen MRAC RG 8036.

hémaux sont autogènes mais l'on trouve aussi des cas où ces arcs se soudent au centre vertébral correspondant. Au niveau des premières vertèbres, les arcs neuraux sont pairs et non soudés entre eux. Ils se prolongent chacun par une très courte neurépine. Il y a donc sur ces vertèbres deux neurépines par vertèbre (Fig. 41), ainsi qu'on l'observe encore chez certains téléostéens archaïques récents comme les Elopidae (TAVERNE, 1974: fig. 30). Plus en arrière mais toujours dans la région abdominale, l'arc neural se referme sur lui-même, formant ainsi un canal pour la chaîne nerveuse, et il ne porte plus qu'une neurépine unique et plus allongée (Figs 43, 45). Cette situation perdure jusqu'à la queue. L'arc hémal apparaît dès les premières vertèbres sous forme d'une paire de petites hémapophyses (= parapophyses) massives (Fig. 42) mais qui vont en s'allongeant tout au long de la région abdominale. Plus en arrière, dans la région caudale, les hémapophyses se soudent pour former un arc hémal typique, en forme de canal, et prolongé par une longue hémépine (Fig. 44).

Dans la région abdominale, en avant de la nageoire dorsale, on trouve une série de supraneuraux en forme de bâtonnets osseux et orientés obliquement (Fig. 41). Leur nombre ne peut être précisé.

Les côtes de la région abdominale sont courtes,

assez massives et articulées sur les hémaphyses (Fig. 42). Ici non plus, on ne peut les dénombrer.

Dans la région abdominale de certains exemplaires, on observe que, là où chaque vertèbre porte un arc neural fermé et une neurépine impaire, des épineaux fins et allongés sont soudés à cet arc (Fig. 43). On ne trouve pas trace d'épicentraux ni d'épileuraux.

Les nageoires dorsale et anale (Figs 47-49)

La nageoire dorsale est courte, située assez en arrière sur le dos. Son origine se situe entre celle des nageoires pelviennes et celle de la nageoire anale, à un niveau compris selon les exemplaires entre les 18^{ème} et 23^{ème} rangées d'écaillés. Elle débute par deux écaillés basilaires triangulaires qui font suite aux écaillés faitières

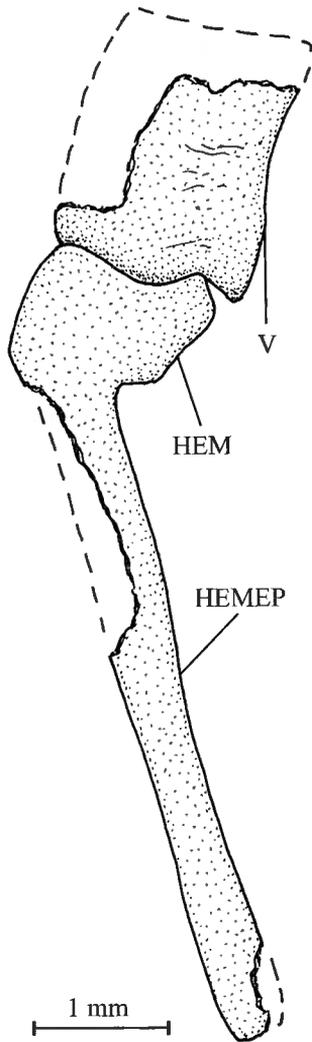


Fig. 44 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertèbre du début de la région caudale du spécimen MRAC RG 8036.

Fig. 44 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertebra from the beginning of the caudal region of specimen MRAC RG 8036.

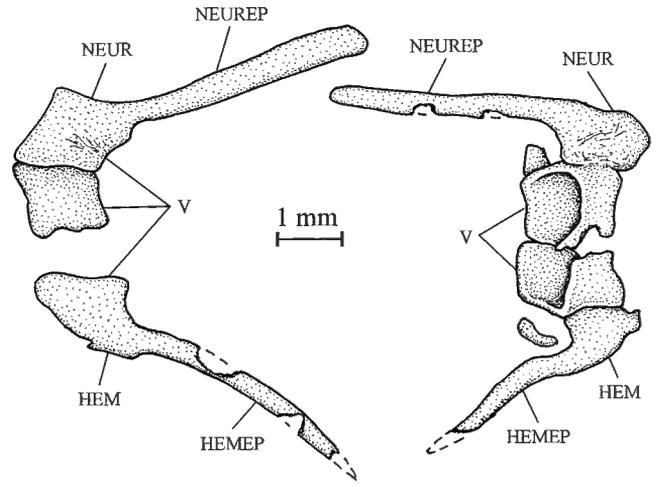


Fig. 45 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertèbres de la fin de la région caudale du spécimen MRAC RG 7561.

Fig. 45 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Vertebrae from the end of the caudal region of specimen MRAC RG 7561.

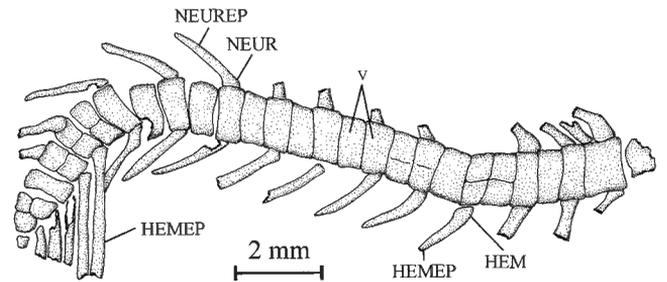


Fig. 46 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La région caudale du squelette axial du spécimen MRAC RG 10.143 (*C. passau*), montrant la diplospondylie.

Fig. 46 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The caudal region of the axial skeleton of specimen MRAC RG 19.143 (*C. passau*), showing the diplospondyly.

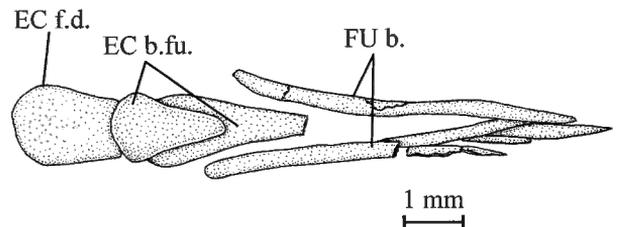


Fig. 47 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les écaillés basilaires et les premiers rayons procurentants (= fulcres basilaires) de la nageoire dorsale du spécimen MRAC RG 7768 en vue dorsale.

Fig. 47 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Basilar scales and first procurrent rays (= basal fulcra) of the dorsal fin of specimen MRAC RG 7768 in dorsal view.

dorsales antérieures (Fig. 47). La seconde écaille est nettement plus haute que la première. Elle est suivie par 2 à 4 rayons procurrents (= fulcres basilaires) pairs, non segmentés, pointus et de longueur croissante. Les rayons ultérieurs, au nombre de 7 à 10, sont segmentés et branchus et de longueur décroissante. Au-dessus du dernier rayon procurrent, le bord antérieur du premier grand rayon segmenté et branchu porte une série de fulcres frangeants (Fig. 48). Aucun spécimen ne permet le décompte exact des ptérygophores dorsaux.

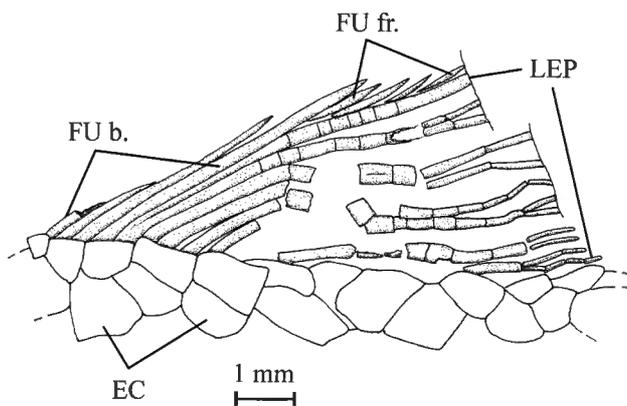


Fig. 48 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La nageoire dorsale du spécimen MRAC RG 10.092 (*C. passau*). Les écailles basilaires sont perdues.

Fig. 48 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Dorsal fin of specimen MRAC RG 10.092 (*C. passau*). Basilar scales are lost.

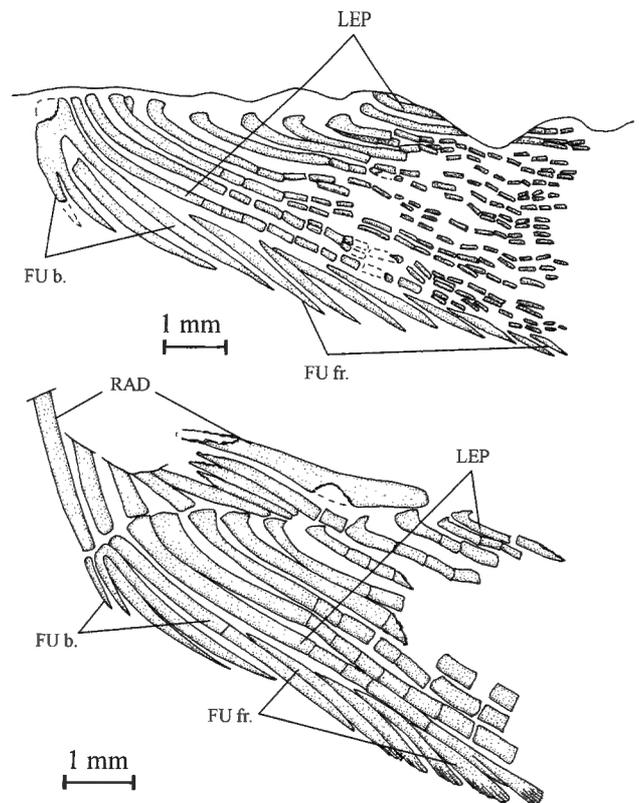


Fig. 49 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La nageoire anale des spécimens MRAC RG 7978 (au-dessus) et 7510b (en dessous), montrant des fulcres frangeants branchus.

Fig. 49 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Anal fin of specimens MRAC RG 7978 (above) and 7510b (below), showing branched fringing fulcra.

La nageoire anale est courte et reculée près de la queue. Selon les spécimens, son origine se situe au niveau des 23^{ème} ou 24^{ème} rangées d'écailles, soit toujours un peu en arrière de la nageoire dorsale. Elle débute par deux écailles basilaires suivies de 4 ou 5 rayons procurrents (= fulcres basilaires) pointus, de longueur croissante et dont le dernier est parfois segmenté. Certains de ces rayons procurrents peuvent se souder entre eux par leur base. Ils sont suivis par 9 à 11 rayons segmentés et branchus de longueur décroissante. En arrière du dernier rayon procurrent, le bord antérieur du premier grand rayon anal segmenté et branchu est garni d'une série de fulcres frangeants (Fig. 49, au-dessus). Sur l'exemplaire MRAC RG 7510b, ces fulcres frangeants montrent une extrémité distale branchue (Fig. 49, en dessous), ce qui est une situation exceptionnelle chez les poissons dont les nageoires s'ornent de fulcres frangeants. Ce même spécimen, qui comporte 5 rayons procurrents et 10 rayons segmentés et branchus, montre également la série des ptérygophores anaux au complet. On en compte 9 dont les deux premiers supportent les

5 rayons procurrents. Le dernier ptérygophore est plus massif que les précédents et il soutient les trois derniers petits rayons anaux.

Le squelette caudal (Figs 50-57)

Les spécimens qui montrent le squelette caudal sont rares et aucun n'est complet. Les meilleurs sont ceux des exemplaires MRAC RG 8029 (Fig. 53), 10.138 (Fig. 51) et RUG P 1607 (Fig. 52). En combinant les informations données par ces trois spécimens et quelques autres échantillons, on peut néanmoins le reconstituer intégralement (Fig. 50).

Les dernières vertèbres caudales sont bien ossifiées et gardent leur forme cylindrique creuse. Il n'y a pas de diplospondylie à ce niveau. Les deux centres qui formeront la vertèbre urale 1 des téléostéens "classiques" demeurent ici séparés l'un de l'autre (U 1a et U 1b) mais accolés. Les vertèbres urales 5 à 7 sont également ossifiées. Elles remontent dans le lobe dorsal de la queue et sont de plus en plus petites. Les arcs neuraux et hémaux de cette région sont autogènes.

La vertèbre préurale 2 est la dernière à porter une neurépine complète. Les hémépines et le parhypural sont nettement plus longs que les neurépines. Il y a au moins six épuraux en forme de bâtonnets osseux longs et épais (Fig. 54). Les arcs neuraux des vertèbres préurale 1 et suivantes sont transformés en uroneuraux. On compte au moins cinq de ces derniers.

Le premier uroneural est assez court et est parfois quelque peu élargi dans sa partie proximale, tandis que les autres sont longs et minces. On compte jusqu'à neuf hypuraux, tous autogènes. Le premier d'entre eux, articulé avec le centre U 1a, est un peu plus large et plus long que les autres dont les longueurs vont décroissantes. Quelques écailles losangiques se prolongent en une ou deux rangées dans le lobe supérieur de la queue et forment une série d'urodermaux (Fig. 55).

La nageoire caudale est homocerque et bilobée. Elle compte généralement 19, plus rarement 18 rayons principaux, dont 10 dans le lobe supérieur et le plus souvent 9, moins fréquemment 8 dans le lobe inférieur.

Tous ces rayons sont segmentés et branchus, y compris les deux rayons les plus externes, contrairement aux téléostéens « classiques » dont les deux rayons caudaux principaux les plus externes sont segmentés et pointus. Chaque lobe débute par une très grande écaille

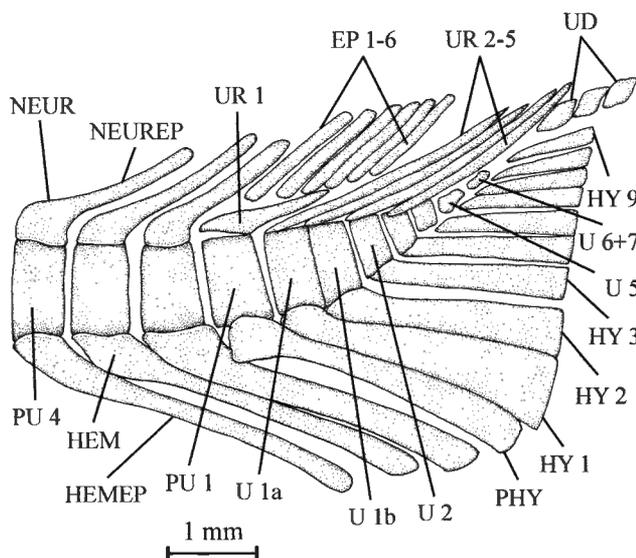


Fig. 50 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du squelette caudal d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique au spécimen MRAC RG 10.138 (*C. passau*).

Fig. 50 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the caudal skeleton based on all available specimens. The scale refers to specimen MRAC RG 10.138 (*C. passau*).

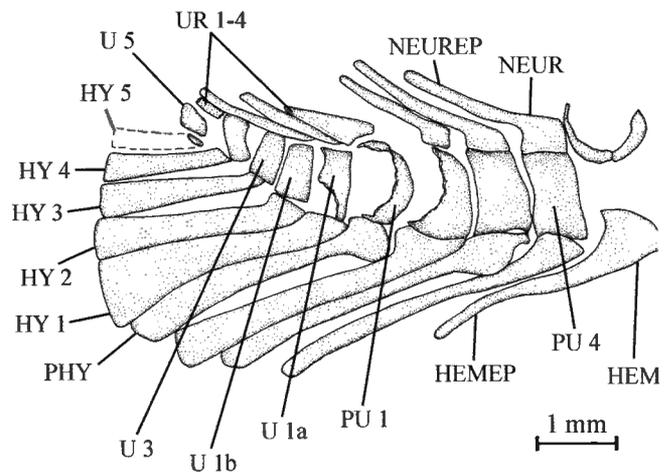


Fig. 51 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Le squelette caudal du spécimen MRAC RG 10.138 (*C. passau*).

Fig. 51 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Caudal skeleton of specimen MRAC RG 10.138 (*C. passau*).

basilaire (Figs 56, 57) pointue postérieurement et qui porte souvent un sillon médian, ce qui pourrait indiquer une origine double. Elle est suivie par quelques grands fulcres basilaires (= rayons procurrents) d'origine paire mais soudés entre eux par leurs extrémités distales, tandis que les fulcres frangeants qui bordent complètement les deux lobes sont doubles, ce qui correspond au "pattern II" d'ARRATIA (2009) (Fig. 56, 57). Les rayons procurrents du lobe ventral sont segmentés et leur segment distal pointu s'intègre dans la série des fulcres frangeants dont ils forment les éléments les plus basaux.

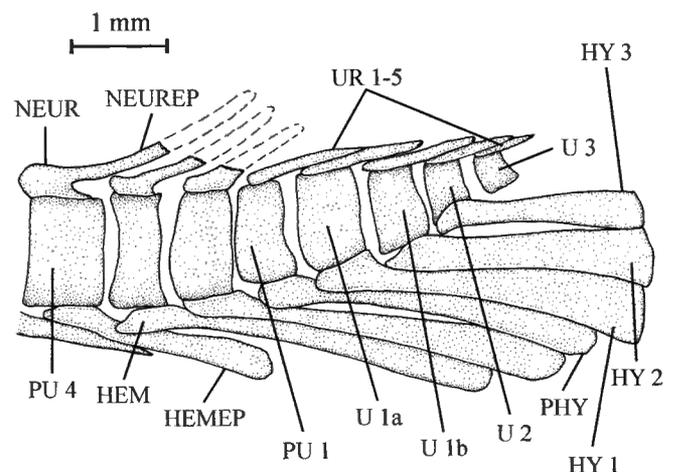


Fig. 52 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Le squelette caudal du spécimen RUG N° P 1607.
Fig. 52 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Caudal skeleton of specimen RUG N° P 1607.

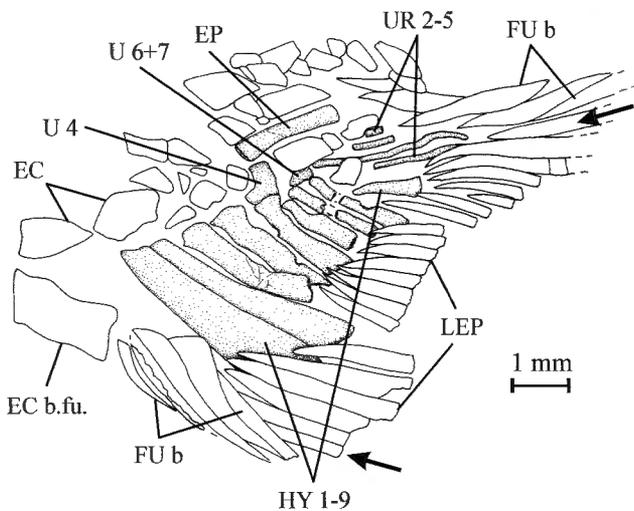


Fig. 53 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Le squelette caudal du spécimen MRAC RG 8029. Les flèches désignent les deux rayons caudaux principaux externes.

Fig. 53 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Caudal skeleton of specimen MRAC RG 8029. Arrows indicate the two external principal caudal rays.

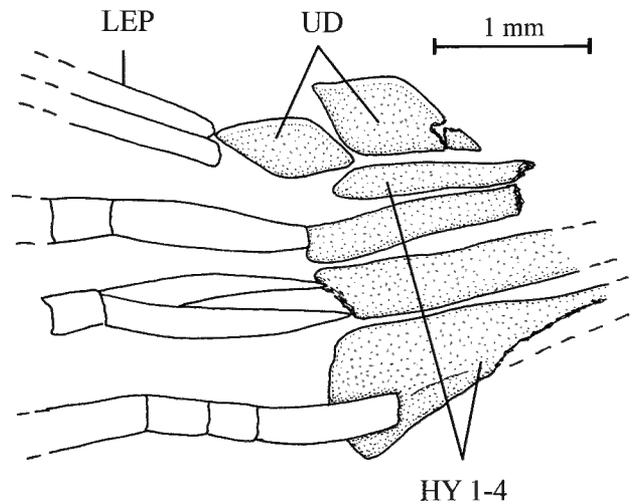


Fig. 55 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Le squelette caudal du spécimen MRAC RG 7510a.

Fig. 55 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Caudal skeleton of specimen MRAC RG 7510a.

L'écaillage (Figs 58, 59)

Les écailles sont modérément épaisses, de type lépisostéide, garnie extérieurement d'une couche de ganoïne et pourvue de l'articulation en tenon et mortaise (peg-and-socket) (Fig. 58). Généralement la face externe est plus ou moins unie mais l'on observe quelquefois une légère décoration faite de ridules irrégulières (Fig. 58C). Le bord postérieur est presque

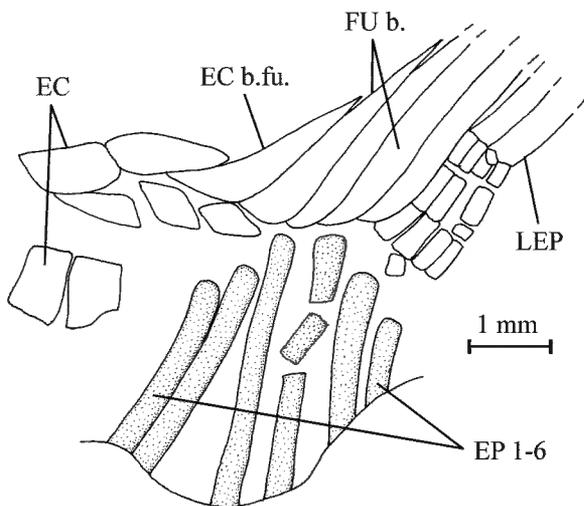


Fig. 54 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Les six épuraux du spécimen MRAC RG 7744.

Fig. 54 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The six epurals of specimen MRAC RG 7744.

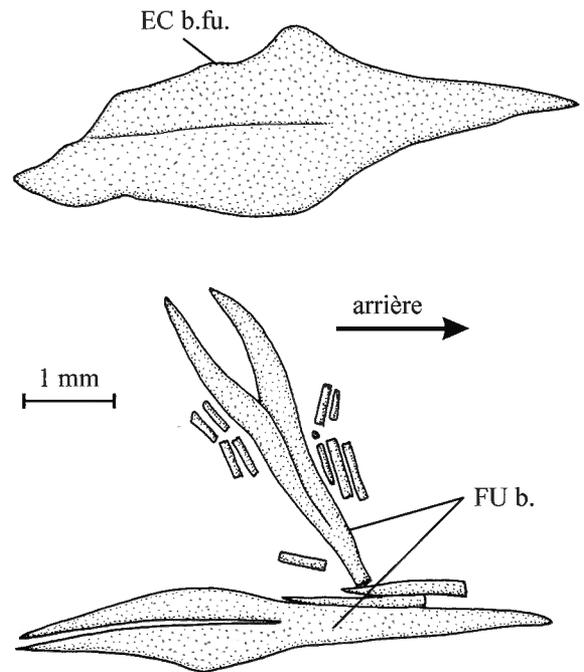


Fig. 56 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Ecaille basilaire caudale du spécimen MRAC RG 7533 (au-dessus) et fulcres basilaire caudaux (= rayons procurcents) du spécimen MRAC RG 7515 (en dessous).

Fig. 56 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Caudal basilar scale of specimen MRAC RG 7533 (above) and caudal basal fulcra (= procurcent rays) of specimen MRAC RG 7515 (below).

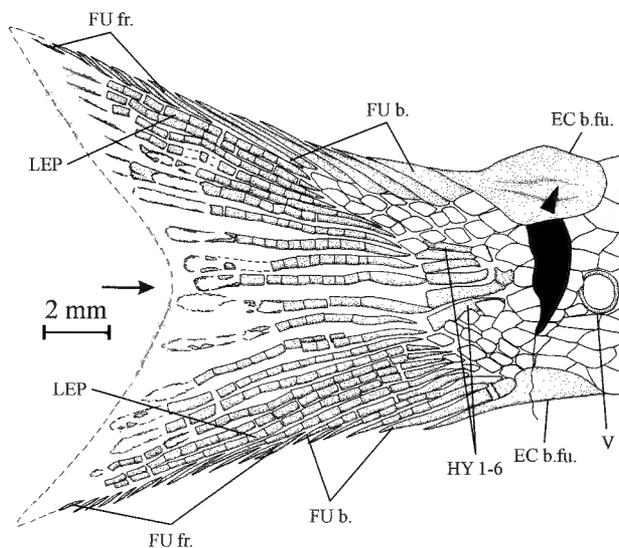


Fig. 57 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. La nageoire caudale du spécimen MRAC RG 7510a. La flèche désigne le milieu de la nageoire.

Fig. 57 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. The caudal fin of specimen MRAC RG 7510a. The arrow indicates the middle of the fin.

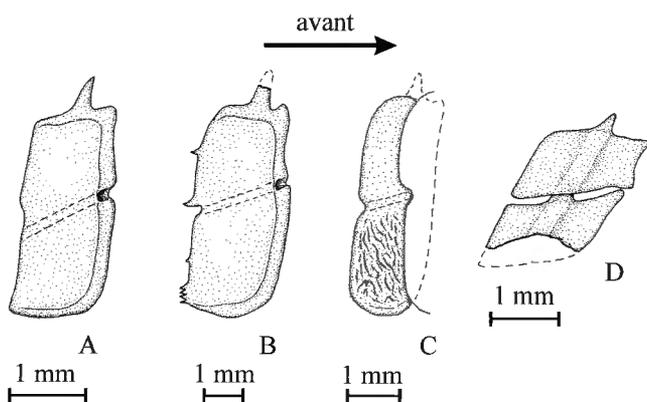


Fig. 58 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) écaille de la ligne latérale du spécimen MRAC RG 7510b, avec le bord postérieur lisse. (B) écaille de la ligne latérale du spécimen MRAC RG 7573, avec le bord postérieur épineux. (C) écaille de la ligne latérale du paratype MRAC RG 7489a, avec la partie ventrale ornée de ridules. (D) écailles dorsales de la région caudale du paratype MRAC RG 7489a.

Fig. 58 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. (A) scale from the lateral line of specimen MRAC RG 7510b, with a smooth posterior border. (B) scale from the lateral line of specimen MRAC RG 7573, with a spinous posterior border. (C) scale from the lateral line of paratype MRAC RG 7489a, with the ventral part ornamented with small ridges. (D) dorsal scales from the caudal region of paratype 7489a.

toujours lisse mais de rares écailles montrent quelques épines le long de ce bord (Fig. 58B).

Les écailles de la ligne latérale sont au nombre de 33 (spécimen MRAC RG 10.177) à 39 (spécimen MRAC RG 10.292) jusqu'au niveau de l'inversion de la queue. Elles sont traversées par le canal sensoriel qui y demeure fermé, sauf aux deux bords de l'écaille. Ce sont des écailles plus ou moins rectangulaires, plus élevées que les autres écailles et parfois de beaucoup. C'est un développement en hauteur de l'écaille à peu près similaire à celui observé chez les Ichthyokentemidae (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 14a, b) mais qui n'atteint cependant pas celui des Pleuropholidae. La hauteur des écailles de la ligne latérale décroît progressivement de l'avant vers l'arrière. Les autres écailles sont généralement losangiques, quoiqu'au début du corps, chez certains spécimens (MRAC RG

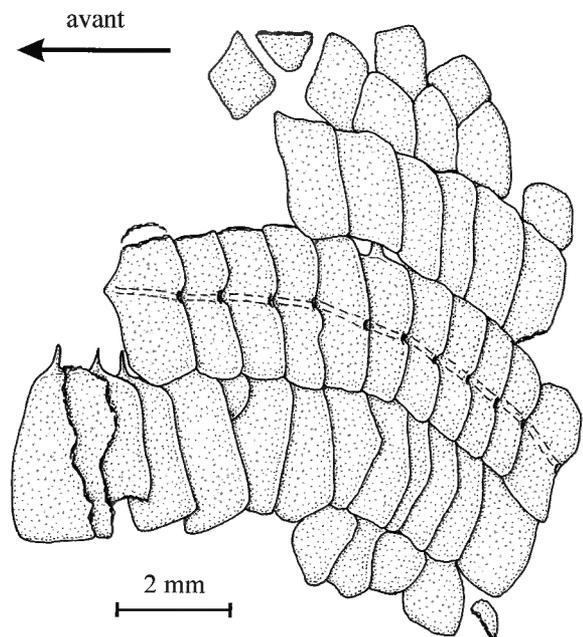


Fig. 59 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Écailles des flancs du spécimen MRAC RG 7502b, montrant le cas rare où les écailles des rangées qui entourent celles de la ligne latérale sont aussi hautes que ces dernières. Dans ce cas, il n'y a que deux rangées d'écailles entre celles de la ligne latérale et les écailles faitières dorsales.

Fig. 59 – *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955. Scales from the flanks of specimen MRAC RG 7502b, showing the rare case where the scales of the ranks above and below those of the lateral line are as deep as the latter. In this case, there are only two ranks of scales between those of the lateral line and the dorsal ridge scales.

7502b, etc.), les écailles des rangées qui jouxtent immédiatement celles de la ligne latérale peuvent être rectangulaires et hautes elles aussi (Fig. 59). Entre les écailles faîtières dorsales et celles de la ligne latérale, on compte le plus souvent 3 ou 4 rangées d'écailles, rarement 5 (MRAC RG 7678). Exceptionnellement, lorsque les écailles qui surplombent celles de la ligne latérale sont hautes, il n'y a que 2 rangées d'écailles entre celles de la rangée faîtière dorsale et celles de la ligne latérale (MRAC RG 7502b) (Fig. 59). Entre les écailles de la ligne latérale et celles du bord ventral, on trouve de 4 à 6 rangées d'écailles, le nombre de 5 étant le plus courant.

Discussion

La variabilité chez Catervariolus

Le très grand nombre d'exemplaires disponibles a permis de mettre en évidence une variabilité individuelle non négligeable chez *Catervariolus* et qui a même conduit DE SAINT-SEINE (1955) à diviser le genre en deux espèces distinctes. Cette variabilité est souvent insoupçonnée chez la plupart des autres "Pholidophoriformes" vu le petit nombre de spécimens généralement connus pour une espèce déterminée.

C'est ainsi que les nasaux peuvent être largement en contact l'un avec l'autre et séparer nettement le dermethmoïde des frontaux. Parfois, ils n'offrent plus qu'un contact restreint, réduit quelquefois à un seul point, et, d'autrefois, ils sont séparés par l'extrémité postérieure du dermethmoïde qui touche alors les frontaux. La denticulation des bords qui se manifeste sur certains os est plus ou moins importante selon les individus et peut parfois manquer. La taille des dents des os des mâchoires, du vomer, des dermopalatins et du parasphénoïde varie selon les individus. Le bord postérieur du maxillaire peut être convexe, plus ou moins droit ou concave. La hauteur de la partie postérieure du maxillaire peut être élevée ou, au contraire, peu importante. Le rétroarticulaire peut être autogène ou, au contraire, partiellement voire même totalement soudé à l'angulaire selon les cas. Le postcleithrum dorsal n'est généralement pas plus élevé que le postcleithrum ventral mais, parfois, il peut être beaucoup plus haut. Les arcs neuraux et hémaux sont le plus souvent autogènes mais, parfois, ils se soudent aux centres vertébraux. Le bord postérieur des écailles est presque toujours lisse mais de rares écailles font exception et présentent une ou plusieurs petites épines sur leur bord postérieur. La hauteur des écailles de la ligne latérale varie d'un exemplaire à l'autre. La

couche de ganoïne des écailles est généralement lisse mais peut parfois être ornée de ridules. Le nombre des écailles, tant en longueur qu'en hauteur, varie dans des proportions non négligeables.

Certains éléments de cette variabilité individuelle, comme l'ornementation épineuse de certains os ou le format des dents, sont peut-être liés au sexe des spécimens concernés ou à un rythme saisonnier.

Cette variabilité importante d'un certains nombre de traits ostéologiques découverte chez un "pholidophoriforme" grâce à l'abondance des exemplaires amène à considérer avec une certaine prudence les caractères définis chez d'autres "pholidophoriformes" sur la base d'un seul ou d'un petit nombre de spécimens.

Catervariolus et Ichthyokentema

PATTERSON (1973: 271-272) a émis l'hypothèse que *Catervariolus* et *Ichthyokentema* WOODWARD, 1941, un "pholidophoriforme" du Crétacé inférieur d'Angleterre, étaient de proches parents. Les données concernant *Ichthyokentema* mentionnées ci-après proviennent de GRIFFITH & PATTERSON (1963) et de PATTERSON (1975).

Les deux genres partagent effectivement plusieurs caractères spécialisés:

- (1) Les latérodermethmoïdes, qui séparent les deux prémaxillaires et forment le milieu de la mâchoire supérieure, sont dentés, soudés entre eux et portent des processus nasaux réduits.
- (2) Les nasaux sont en contact médian et séparent nettement le dermethmoïde des frontaux. Cependant, chez *Catervariolus*, la situation est moins nette puisque de nombreux exemplaires n'offrent qu'un contact réduit entre les nasaux, voire même perdent ce contact et ne séparent plus le dermethmoïde des frontaux. D'autres genres de "Pholidophoriformes" partagent également ce contact médian entre les nasaux qui semble être un caractère homoplasique.
- (3) Le vomer est raccourci et porte des dents sur toute sa surface.
- (4) Le parasphénoïde porte une longue plage de fortes dents.
- (5) Il n'y a qu'un seul supramaxillaire.
- (6) Le préoperculaire est étroit, en forme de croissant de lune et que les canalicules secondaires du canal sensoriel préoperculaire sont quasi inexistantes.
- (7) Les écailles de la ligne latérales sont nettement plus élevées que les écailles voisines. Ce trait est partagé par d'autres "Pholidophoriformes" et atteint son développement maximum au sein de la famille chez

les Pleuropholidae.

Néanmoins, leurs dissemblances sont encore bien plus nombreuses que leurs points de ressemblance. C'est ainsi que chez *Ichthyokentema*:

- (1) Il y a quatre supraorbitaires.
- (2) Le troisième infraorbitaire est atrophié et le quatrième très hypertrophié.
- (3) Il n'y a qu'un seul postorbitaire.
- (4) Le dermosphénotique est étroit et très allongé.
- (5) La fenêtre interorbitaire est vaste et sépare nettement l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes du parasphénoïde.
- (6) L'opisthotique est perdu.
- (7) La bulle sacculo-lagénnaire est fortement renflée.
- (8) Le supraoccipital est étroit.
- (9) Le basioccipital est dépourvu de gouttière aortique.
- (10) La mandibule est courte, avec une encoche leptolépide bien marquée et un bord oral denté surbaissé et raccourci.
- (11) Il n'y a plus qu'un seul coronoïde.
- (12) Le surangulaire est perdu.
- (13) Le préarticulaire a disparu.
- (14) Il n'y a pas de dermopalatin denté autogène.
- (15) L'entoptérygoïde est étroit et ne porte des denticules que dans sa partie antérieure.
- (16) Il n'y a qu'une seule plaque gulaire.
- (17) Le métaptérygoïde est spécialisé et porte deux processus dorsaux et un condyle.
- (18) L'hypercoracoïde, l'hypocoracoïde et le mésocoracoïde sont fusionnés en une seule pièce.
- (19) La clavicule a disparu.
- (20) Le corps est court proportionnellement au volume de la tête et au développement de la queue.

Au vu de ces multiples différences, il ne paraît guère possible d'envisager encore *Catervariolus* et *Ichthyokentema* comme deux genres proches parents, même s'ils appartiennent tous deux au groupe des "Pholidophoriformes". Ces différences montrent que, pour de nombreuses structures ostéologiques et notamment les caractères (3), (5), (6), (10) à (14) et (20), *Ichthyokentema* est déjà notablement plus évolué que *Catervariolus*. Les ressemblances qui semblent rapprocher ces deux genres ne sont donc que des convergences et non pas des synapomorphies.

La position de *Catervariolus* au sein des "Pholidophoriformes"

Rappelons que DE SAINT-SEINE (1955: 18) situait la famille des *Catervariolidae* et son unique genre

Catervariolus parmi les holostéens de l'ordre des Amiiiformes, une opinion suivie par ARAMBOURG & BERTIN (1958: 2189) et GARDINER (1967: 293), tandis que LEHMAN (1966: 133-134) les rangeait parmi les Parasemionotiformes. De telles positions systématiques pour le poisson fossile congolais sont aujourd'hui totalement abandonnées.

PATTERSON (1973: 271-272) est le premier à avoir souligné les rapports des *Catervariolidae* avec les "Pholidophoriformes" et donc les téléostéens archaïques. La présente étude confirme pleinement la pertinence de cette opinion. En effet, *Catervariolus* possède un carré muni d'un processus quadratique, un vomer impair, un dermobasihyal, un supraoccipital ossifié, le foramen pour l'artère efférente pseudobranchiale percé dans le parasphénoïde et des longs épineux soudés aux arcs neuraux. Ce sont là autant d'apomorphies qui distinguent les "Pholidophoriformes" des *Pachycormiformes*, ces derniers demeurant moins spécialisés à ce point de vue.

En revanche, il est clair aussi que *Catervariolus* n'a pas atteint le niveau évolutif des téléostéens "classiques" (le stade de *Leptolepis coryphaenoides*) puisque ses écailles sont encore lépisostéides et non pas cycloïdes, que ses deux centres uraux 1 ne sont pas encore fusionnés en une vertèbre unique, que son cératohyal antérieur n'est pas encore pourvu d'un foramen bérycoïde, que l'hypoethmoïde n'est pas encore présent, que ses vertèbres postabdominales conservent encore la diplospondylie, que le nombre de ses épuraux n'est pas encore réduit à 3 ou 4, que son premier hypural n'est pas encore très nettement élargi et qu'il possède toujours un opisthotique, un surangulaire, un préarticulaire, des coronoïdes et un os de Meckel.

En ce qui concerne la position systématique de *Catervariolus* parmi les "Pholidophoriformes", on constate que le genre jurassique congolais a conservé un grand nombre de caractères plésiomorphes pour l'ordre:

- (1) Ses latérodermethmoïdes sont dentés, forment le milieu de la mâchoire supérieure et rejettent latéralement les prémaxillaires. C'est la situation qui prévaut chez *Ankylophorus*, *Lehmanophorus*, *Siemensichthys*, *Steurbautichthys*, *Eurycormus*, *Pholidophoristion* et "Pholidophorus" *germanicus*, des "Pholidophoriformes" primitifs que TAVERNE (2011: fig. 39) a regroupé dans la famille des *Ankylophoridae*. Ces derniers se démarquent cependant de *Catervariolus* par l'élargissement considérable du processus nasal du latérodermethmoïde. Chez *Pholidophorus sensu stricto* (*Ph. latiusculus* AGASSIZ, 1832 et *Ph. bechei* AGASSIZ, 1837) et les "Pholidophoriformes" plus évolués, les prémaxillaires deviennent

- jointifs et recouvrent les latérodermethmoïdes qui perdent leurs dents (NYBELIN, 1966: nombr. figs; PATTERSON, 1975: 473-516).
- (2) Il n'y a pas d'hypoethmoïde différencié du mésethmoïde. Chez beaucoup de "Pholidophoriformes", on trouve déjà un hypoethmoïde articulé ou attaché à la face dorsale du vomer (ibid., 1975: 473-516), comme chez les téléostéens "classiques".
- (3) On ne trouve ni fosse subtemporale ni pont prootico-intercalaire, alors que beaucoup de "Pholidophoriformes" possèdent déjà ces structures (ibid., 1975: figs 46, 56, 67, 68, 71, 84). Rappelons qu'*Ichthyokentema* n'offre pas non plus de fosse temporale ni de pont prootico-intercalaire mais, dans ce cas, cette absence est due à l'hypertrophie de la bulle sacculo-lagénnaire qui gonfle fortement le basioccipital, l'exoccipital et le prootique (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: figs 2-5), ce qui empêche ces structures ostéologiques de se mettre en place.
- (4) On dénombre encore trois supraorbitaires. Le plus souvent, les "Pholidophoriformes" n'en présentent plus que deux (NYBELIN, 1966: figs 1, 3, 4; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2, pl. 2, fig. 1, pl. 3, fig. 2; ZAMBELLI, 1978: figs 1, 2, 1989 : figs 2, 3 ; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421C ; TAVERNE, 2011: fig. 4; entre autres).
- (5) Il y a trois vastes postorbitaires, alors que la plupart des "Pholidophoriformes" ne présente plus qu'un seul de ces grands postorbitaires (NYBELIN, 1966: figs 1, 3, 6, 7, 9, 12, 13, 14; entre autres). Les Pleuropholididae font toutefois exception car ils possèdent encore souvent plusieurs grands postorbitaires (BIESE, 1927: pl. 5, fig. 1a, pl. 6, fig. 1a; DE SAINT-SEINE, 1955: figs 65, 76, 79, 80A; PATTERSON, 1973: fig. 16; BRAVI, 1988 : fig. 2) mais c'est là sans doute un trait spécialisé causé par la multiplication de tous leurs os orbitaires. Les *Siyuichthyidae*, une famille de "Pholidophoriformes" du Crétacé de la Chine, présentent eux aussi plusieurs vastes postorbitaires et d'autres traits ostéologiques qui les rapprochent des *Catervariolidae* (SU, 1985: figs 5, 9, 10, 12, 14, 15, 18, 22) et qui pourraient faire croire à une proche parenté entre les deux familles. Cependant, les *Siyuichthyidae* sont décrits avec les prémaxillaires jointifs, ce qui est un stade évolutif plus spécialisé que chez *Catervariolus*. Il serait donc utile de réétudier la région prémaxillo-ethmoïde des *Siyuichthyidae* et de vérifier leur réelle morphologie à ce niveau.
- (6) Il n'y a qu'un seul très petit supramaxillaire surplombant le maxillaire. Chez la plupart des autres "Pholidophoriformes", les supramaxillaires sont nettement plus développés et l'on en trouve deux (NYBELIN, 1966: nombr. figs) comme chez beaucoup de téléostéens primitifs.
- (7) Chaque héli-mandibule comporte encore trois coronoïdes denticulés. Ces coronoïdes sont perdus ou ne comptent plus qu'une seule unité chez les autres "Pholidophoriformes" (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9; ARRATIA, 2000: fig. 15F).
- (8) L'encoche leptolépide de la mandibule est à peine ébauchée et même quelquefois absente, alors qu'elle est bien développée chez les autres "Pholidophoriformes" (NYBELIN, 1966: pl. 15, figs 5-7; ZAMBELLI, 1978: fig. 5, 1980a: fig. 5B, 1980b: fig. 5B; TAVERNE, 2011: fig. 8) et divers téléostéens "classiques" archaïques.
- (9) Le partie dentée du dentaire demeure allongée et n'est pas brutalement rabaisée et raccourcie en avant de l'encoche leptolépide comme chez *Pholidophorus sensu stricto*, *Ichthyokentema* et les "Pholidophoriformes" plus évolués (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9; NYBELIN, 1966: pl. 15, figs 5-7; ZAMBELLI, 1978: fig. 5; entre autres).

L'analyse de ces neuf caractères montre que *Catervariolus* est le plus primitif de tous les "Pholidophoriformes" décrits jusqu'ici. Cette position systématique du genre africain a déjà été évoquée de façon succincte dans l'ébauche de phylogénie de l'ordre présentée par TAVERNE (2011: fig. 39).

Remerciements

Je remercie vivement le Dr. Daniel Baudet, conservateur de la collection de fossiles du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren), pour m'avoir permis d'accéder au matériel étudié dans le présent article. Ma reconnaissance s'adresse aussi à Madame Miranda Moreels, technicienne au même musée, et à Monsieur Hugo De Potter, technicien principal à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, qui m'ont apporté leur aide technique, ainsi qu'à Monsieur Wilfried Miseur, également de l'Institut, qui a réalisé les photographies qui illustrent mon article. J'exprime enfin ma gratitude au Dr. Gloria Arratia (University of Kansas, Lawrence, USA) qui a bien voulu lire et commenter mon manuscrit.

Liste des abréviations des figures du texte

AN: angulaire
ANT: antorbitaire

- APAL: autopalatin
 APTE: autoptérotique
 ART: articulaire
 BO: basioccipital
 BRSP: branchiospines
 BRSTG: rayons branchiostèges
 BSPH: basisphénoïde
 C: côte
 CBR: cératobranchiaux
 CBR 5: cinquième cératobranchial
 CHY a., p.: cératohyal antérieur, postérieur
 CLA: clavicule
 CLT: cleithrum
 CO 1-3: coronoïdes 1 à 3
 COR: hypocoracoïde (= coracoïde)
 DBBR: dermobasibranchial
 DBHY: dermobasihyal
 DETH: dermethmoïde (= rostral)
 DN: dentaire
 DPAL: dermopalatin
 DPTE: dermoptérotique
 DSPH: dermosphénotique
 EBR 1-4: épibranchiaux 1 à 4
 EC: écaille
 EC b. fu.: écaille basilaire fulcrale
 EC f. d.: écaille faitière dorsale
 ECPT: ectoptérygoïde
 ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde)
 EP 1-6: épuraux 1 à 6
 EPI: épiotique (= épioccipital)
 EPIN: épineuraux
 EXO: exoccipital
 FR: frontal
 FU b.: fulcre basilaire
 FU fr.: fulcre frangeant
 GU a., l. p.: plaques gulaires antérieure, latéro-postérieure
 HBR: hypobranchiaux
 HCLT: hypercleithrum (= supracleithrum)
 HEM: arc hémal (= hémarcual)
 HEMAP: hémapophyse (= parapophyse)
 HEMEP: hémépine (= hémacanthé)
 HHY: hypohyal
 HY 1-9: hypuraux 1 à 9
 IC: intercalaire
 IHY: interhyal
 IOP: interoperculaire
 IORB 1-5: infraorbitaires 1 à 5
 LDETH: latérodermethmoïde
 LEP: lépidotriche
 LETH: ethmoïde latéral
 MK: os meckelien
 MCOR: mésocoracoïde
 METH: méséthmoïde
 MPT: métaptérygoïde
 MX: maxillaire
 NA: nasal
 NEUR: arc neural (= neurarcual)
 NEUREP: neurépine (= neuracanthé)
 OP: operculaire
 OPIS: opisthotique
 OSPH: orbitosphénoïde
 PA: pariétal
 PCLT 1-2, 3: postcleithra 1 et 2, 3
 PELV: os pelvien
 PHY: parhypural
 PMX: prémaxillaire
 POP: préoperculaire
 PORB 1-3: postorbitaires 1 à 3 (= suborbitaires 1 à 3)
 PORB a.: postorbitaires accessoires
 PRART: préarticulaire
 PRO: prootique
 PS: parasphénoïde
 PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
 PT: posttemporal
 PU1-4: vertèbres préurales 1 à 4
 QU: carré (= quadratique)
 RAD: ptérygophore (= radial)
 RART: rétroarticulaire
 SAN: surangulaire
 SCA: hypercoracoïde (= scapula)
 SCL: anneau osseux sclérotique
 SMX: supramaxillaire
 SN: supraneuraux (= prédorsaux)
 SOC: supraoccipital
 SOP: sous-operculaire
 SORB 1-3, 4: supraorbitaires 1 à 3, 4
 SPH: sphénotique (= autosphénotique)
 ST: supratemporal (= extrascapulaire)
 SY: symplectique
 U1a, b: vertèbres urales 1 antérieure et postérieure
 U2-7: vertèbres urales 2 à 7
 UD: urodermaux
 UR 1-5: uroneuraux 1 à 5
 V: vertèbre
 VO: vomer
 c. ant.: commissure sensorielle antorbitaire
 c. circ.: canal sensoriel orbitaire (= infraorbitaire)
 c. eth.: commissure sensorielle ethmoïdienne
 c. ext.: commissure sensorielle extrascapulaire
 c. l. l.: canal sensoriel de la ligne latérale
 c. m.: canal sensoriel mandibulaire
 c. ot.: canal sensoriel otique (= postorbitaire)
 c. pop.: canal sensoriel préoperculaire
 c. sorb.: canal sensoriel supraorbitaire
 c. t. h. VII: canal du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII)
 f. V° + V + VII + v. j. + a. o.: foramen de sortie de la chambre trigémino-faciale du *ramus profundus* (V°), du nerf trijumeau (V), des *rami ophthalmicus* et *buccalis* du nerf facial (VII), de la veine jugulaire et de l'artère orbitaire
 f. X: foramen du nerf vague (X)
 f. a. e. p.: foramen de l'artère efférente pseudobranchiale
 f. b. h.: foramen bucco-hypophysaire du parasphénoïde
 f. c. i.: foramen de la carotide interne

f. hyom.: fossette articulaire du neurocrâne pour l'hyomandibulaire
 f. ol.: fosse olfactive (= nasale)
 f. t.: fosse temporale (= posttemporale)
 f.t.h. VII+v.j.+a.o.: foramen du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) et d'entrée dans la chambre trigémino-faciale de la veine jugulaire et de l'artère orbitaire
 g. a.: gouttière aortique du basioccipital
 g. v. j.: gouttière pour la veine jugulaire
 l. ép.: ligne sensorielle épibranchiale
 my.: ouverture du myodome postérieur
 na.a., p.: narines antérieure, postérieure
 p. a.: processus ascendant du parasphénoïde
 p. b.: processus basiptyrgoïde du parasphénoïde
 p. l.: « pit-line »
 p. q.: processus quadratique du carré
 p. u.: processus unciné des épibranchiaux

Références

- ARAMBOURG, C. & BERTIN, L., 1958. Super-ordres des holostéens et des halécostomes (Holostei et Halecostomi). In: *Traité de Zoologie*, 13 (3), publié sous la direction de P. P. GRASSÉ, Masson et Cie, Paris: 2173-2203.
- ARRATIA, G., 2000. New teleostean fishes from the Jurassic of southern Germany and the systematic problems concerning the "pholidophoriforms". *Paläontologische Zeitschrift*, 74 (1/2): 113-143.
- ARRATIA, G., 2009. Identifying patterns of diversity of the actinopterygian fulcra. *Acta Zoologica*, 90 (supplement 1): 220-235.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 2007. *Eurycormus* – *Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. *Fossil Record*, 10 (1): 17-37.
- COLIN, J.-P., 1994. Mesozoic-Cenozoic lacustrine sediments in Zaire Interior Basin. In: GIERLOWSKI-KORDESCHAND, E. & KELTZ, K. (eds), *Global Geological Record of Lake Basins*, I.G.C.P. Project 324, Cambridge University Press, Cambridge, 1: 31-36.
- DE SAINT-SEINE, P. 1950. Contribution à l'étude des vertébrés fossiles du Congo Belge. *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Tervuren (Belgique)*, Série in-8°, *Sciences Géologiques*, 5: 1-32.
- DE SAINT-SEINE, P., 1955. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Première partie. La faune des argilites et schistes bitumineux. *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Tervuren (Belgique)*, Série in-8°, *Sciences Géologiques*, 14: 1-126.
- DE SAINT-SEINE & CASIER, E., 1962. Poissons fossiles des couches de Stanleyville (Congo). Deuxième partie. La faune marine des Calcaires de Songa. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique*, Série in-8°, *Sciences Géologiques*, 44: 1-52.
- GARDINER, B.G., 1967. The significance of the preoperculum in actinopterygian evolution. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 47 (311): 197-209.
- GAUDANT, J., 1978. Essai de révision taxonomique des « *Pholidophorus* » (Poissons Actinoptérygiens) du Jurassique supérieur de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire naturelle de Lyon*, 16: 101-121.
- GRANDE, L. & BEMIS, W.E. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (Supplement 1, Memoir 4): 1-690.
- GRIFFITH, J. & PATTERSON, C., 1963. The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 8 (1): 1-43.
- LEHMAN, J.-P., 1966. Actinopterygii. In: *Traité de Paléontologie*, 4 (3), publié sous la direction de J. PIVETEAU, Masson et Cie, Paris: 1-242.
- LEPERSONNE, J., 1977. Structure géologique du bassin intérieur du Zaïre. *Académie Royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences*, 5^e série, 63 (12): 941-965.
- LERICHE, M., 1911. Les Poissons des couches du Lualaba (Congo Belge). *Revue Zoologique Africaine*, 1 (2): 190-197.
- NYBELIN, O., 1966. On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s. str. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 11 (8): 351-432.
- PASSAU, G., 1923. La géologie du Bassin de schistes bitumineux de Stanleyville (Congo Belge). Imprimerie H. Vaillant-Carmanne, Liège: 1-155.
- PATTERSON, C., 1968. The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 16 (5): 201-239.
- PATTERSON, C., 1973. Interrelationships of holosteans. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 53, Supplement 1: 233-305.
- PATTERSON, C., 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, series B, *Biological Sciences*, 269 (899): 275-579.
- POPLIN, C., 1973. Survivance de la "ligne épibranchiale", en particulier du "canal dorso-latéral-antérieur" ("ligne profonde") chez les Vertébrés inférieurs. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3^{ème} série, n° 175, *Sciences de la Terre*, 29: 117-139.
- RAYNER, D.H., 1948. The structure of certain Jurassic holostean fishes, with special reference to their neurocrania. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, series B, *Biological Sciences*, 233 (601): 287-345.

- TAVERNE, L., 1974. L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences, Collection in-8°, 2^e série*, **42** (3): 1-96.
- TAVERNE, L., 1975. Étude ostéologique de *Leptolepis caheni*, téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupavus*. *Revue de Zoologie Africaine*, **89** (4): 821-853.
- TAVERNE, L., 1978. Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des ostéoglossomorphes. Deuxième partie. Ostéologie des genres *Phareodus*, *Phareoides*, *Brychaetus*, *Musperia*, *Pantodon*, *Singida*, *Notopterus*, *Xenomystus* et *Papyrocranus*. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences, Collection in-8°, 2^e série*, **42** (6): 1-213.
- TAVERNE, L. 2001. Position systématique et relations phylogénétiques de *Paraclupavus* ("*Leptolepis*") *caheni*, téléostéen marin du Jurassique moyen de Kisangani (Calcaires de Songa, Étage de Stanleyville), République Démocratique du Congo. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (Belgique), Département de Géologie et Minéralogie, Rapport Annuel 1999-2000*: 55-76.
- TAVERNE, L., 2011. Ostéologie et relations de *Steurbaulichthys* ("*Pholidophorus*") *aequatorialis* gen. nov. (Teleostei, "Pholidophoriformes") du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville, Calcaires de Songa) en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 129-173.
- TAVERNE, L. & MAISEY, J. G., 1999. A notopterid skull (Teleostei, Osteoglossomorpha) from the continental Early Cretaceous of Southern Morocco. *American Museum Novitates*, **3260**: 1-12.
- ZAMBELLI, R., 1978. Note sui Pholidophoriformes. II. *Pholidoctenus serianus* gen. n. sp. n. *Accademia Nazionale dei Lincei, Rendiconti*, Roma, serie 5, **3**, (1977-1978): 101-124.
- ZAMBELLI, R., 1980a. Note sui Pholidophoriformes. III contributo: *Pholidophorus gervasuttii* sp. n. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali « Enrico Caffi »*, Bergamo, **1**: 5-37.
- ZAMBELLI, R., 1980b. Note sui Pholidophoriformes. IV contributo: *Pholicorhyncodon malzannii* gen. nov. sp. nov. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali « Enrico Caffi »*, Bergamo, **2**: 129-167.
- ZAMBELLI, R., 1989. Note sui Pholidophoriformes. VII contributo: *Eopholidophorus forojulienensis* n. g., n. sp. *Gortiana – Atti del Museo Friulano di Storia Naturale*, Udine, **11**: 63-76.

Louis TAVERNE

Résidence « Les Platanes »

Boulevard du Souverain, 142 (Boîte 8)

B-1170 Bruxelles, Belgique

E-mail: louis.taverne@gmail.com

Typescript submitted: April 18, 2011

Revised typescript received: October 13, 2011