

# Ostéologie et relations de *Ligulella* (Halecostomi, Ligulelliformes *nov. ord.*), poisson du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo

par Louis TAVERNE

TAVERNE, L., 2011 – Ostéologie et relations de *Ligulella* (Halecostomi, Ligulelliformes *nov. ord.*), poisson 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**: 213-233, 33 figs, Brussels, November 30, 2011 – ISSN 0374-6291.

## Résumé

L'ostéologie de *Ligulella*, un très petit poisson halécostome du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo, est étudiée en détails sur la base de plus de 100 exemplaires. Il est montré que le genre est monospécifique et que *Ligulella fourmarieri* est un synonyme junior de *Ligulella shuyisi*. Les os dermiques du toit crânien sont couverts d'une couche de ganoïne fine et lisse. Les bords latéraux du toit crânien sont ornés d'une frange de grandes épines osseuses. Un petit latérodermethmoïde denté occupe la symphyse de la mâchoire supérieure et rejette latéralement les petits prémaxillaires. Le carré est dépourvu de processus quadratique ossifié. Le carré et le symplectique s'articulent tous deux sur la mandibule. Dans l'arbre phylogénétique des néoptérygiens, les caractères de *Ligulella* situent ce poisson entre les Pachycormiformes et les "Pholidophoriformes" et lui méritent un statut ordinal particulier et nouveau, les Ligulelliformes *nov. ord.*

**Mots-clés:** Halecostomi, *Ligulella*, ostéologie, relations, Jurassique moyen, Formation de Stanleyville (= Kisangani), République Démocratique du Congo.

## Abstract

The osteology of *Ligulella*, a very small halecostome 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 100 specimens. It is shown that the genus is monospecific and that *Ligulella fourmarieri* is a junior synonym of *Ligulella shuyisi*. The dermic bones of the skull roof are covered by a thin and smooth layer of ganoin. The lateral borders of the skull roof are ornamented with a fringe of large bony spines. A small toothed laterodermethmoid is located medially at the symphysis of the upper jaw and rejects laterally the premaxillae. The quadrate is devoid of a bony quadratic process. Both quadrate and symplectic

articulate with the lower jaw. Based on its characters *Ligulella* has to be positioned in the neopterygian phylogenetic tree between the Pachycormiformes and the "Pholidophoriformes", allowing the creation of a new and peculiar ordinal status for it, the Ligulelliformes *nov. ord.*

**Keywords:** Halecostomi, *Ligulella*, osteology, relationships, Middle Jurassic, Stanleyville Formation (= Kisangani), Democratic Republic of Congo.

## Introduction

La Formation de Stanleyville (actuellement Kisangani) en République Démocratique du Congo, longtemps attribuée au Kimméridgien (Jurassique supérieur), est aujourd'hui rapportée à la période géologique qui s'étend de l'Aalénien jusqu'au Bathonien (Jurassique moyen) (COLIN, 1994). La stratigraphie de cette formation a fait l'objet de plusieurs études détaillées (PASSAU, 1923; DE SAINT-SEINE, 1955; LEPERSONNE, 1977; entre autres). Le gisement comporte des strates d'argilites et de schistes bitumineux d'origine dulcicole et des strates de calcaires fins, les couches de Songa, souvent regardées comme marines mais plus vraisemblablement d'origine lacustre saline (TAVERNE, 2011a).

L'ichthyofaune fossile de la Formation de Stanleyville a été étudiée jadis dans trois petites monographies (DE SAINT-SEINE, 1950, 1955; DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Depuis lors, trois poissons de cette faune ont fait l'objet d'une révision moderne. Il s'agit de *Paraclupavus* ("Leptolepis") *caheni* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, un petit téléostéen proche des Leptolepididae, ainsi que de *Steurbautichthys* ("Pholidophorus") *aequatorialis* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962 et *Catervariolus hornemani* DE SAINT-SEINE, 1955, deux "Pholidophoriformes" (TAVERNE,

1975, 2001, 2011a, b).

Le présent article a pour but de réétudier un quatrième genre des couches de Stanleyville, *Ligulella* DE SAINT-SEINE, 1955, un curieux petit poisson dont les plus grands spécimens atteignent 3 centimètres de longueur totale.

C'est dans sa deuxième monographie que DE SAINT-SEINE (1955: 103-107) crée ce genre pour deux spécimens provenant des schistes bitumineux des rivières Mékombi et Maosaosa et pour lesquels il innove le taxon spécifique *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. L'auteur a déterminé également un troisième exemplaire de cette espèce mais il ne le mentionne pas dans son texte. De même, un quatrième exemplaire existe dans ce gisement mais il a été erronément déterminé et n'apparaît donc pas non plus dans le travail. Quelques années plus tard, DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: 24-29) établissent une seconde espèce dans le genre sur base, cette fois, d'une centaine de spécimens récoltés dans les calcaires de Songa. Elle est connue sous le nom de *Ligulella fourmarieri* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962.

Ces deux auteurs différencient *L. fourmarieri* de *L. shuysi* par deux de ses caractères, la forme plus allongée de sa voûte crânienne et surtout sa mandibule droite et plus courte. Mon propre examen ne m'a pas montré de différence dans les longueurs du neurocrâne des deux espèces. En revanche, la région rostrale est généralement plus large en vue dorsale chez *L. fourmarieri* que chez *L. shuysi*. Cependant, cette étroitesse rostrale observée chez l'holotype RG 7714 et l'exemplaire RG 7643 de *L. shuysi* se retrouve également chez certains spécimens de *L. fourmarieri*, notamment les RG 8601, 8728a et 8780. A l'inverse, le spécimen RG 10.222 de *L. shuysi* montre déjà une région rostrale plus large que chez les deux autres exemplaires précités de l'espèce. Le très petit nombre de spécimens de *L. shuysi* ne permet évidemment pas d'analyser de façon statistique valable les états de ce caractère chez ce poisson. Il se pourrait donc qu'il ne s'agisse là que de variabilité individuelle ou sexuelle. En ce qui concerne la mandibule soit disant incurvée de *L. shuysi*, ce caractère se vérifie sur le paratype RG 10.215 mais celle de l'holotype RG 7714 est parfaitement rectiligne. Il s'agit donc plus probablement là aussi de variabilité individuelle, voire de différences causées par la fossilisation. Quant à la longueur mandibulaire, je n'observe aucune différence réellement marquante entre les deux espèces.

Dans ces conditions, il ne semble pas que l'on puisse conserver la séparation du genre *Ligulella* en deux espèces distinctes. Je propose donc de considérer *L. fourmarieri* comme un synonyme-junior de *L. shuysi*.

C'est l'option qui est adoptée dans le présent article.

Remarquons encore que la plupart des exemplaires présentent des corps tordus et recourbés sur eux-mêmes, comme beaucoup d'autres petits poissons de la Formation de Stanleyville. Ce phénomène est connu dans d'autres gisements fossiles de par le monde. On l'attribue généralement à la déshydratation des dépouilles des poissons dans un milieu hypersalin.

## Matériel et méthode

Le matériel étudié ci-après fait partie des collections paléontologiques du Département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC), Tervuren (Belgique). L'examen des exemplaires concernés s'est effectué au moyen d'un stéréomicroscope Leica MZ 8. L'auteur a réalisé les dessins des figures à l'aide d'une chambre claire (camera lucida). La mise en évidence de certains détails ostéologiques a été améliorée par une immersion dans l'éthanol et par un éclairage en lumière rasante.

## Paléontologie systématique

Division Halecostomi REGAN, 1923

Ordre Ligulelliformes *nov. ord.*

### Diagnose

Voir celle du genre (ordre monofamilial et monogénérique).

Famille Ligulellidae DE SAINT-SEINE, 1955

### Diagnose émondée

Voir celle du genre (famille monogénérique).

Genre *Ligulella* DE SAINT-SEINE, 1955

*Espèce-type*: *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955.

Espèce *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955

*Synonymie*: *Ligulella fourmarieri* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962.

### Diagnose émondée

Petit halécostome de 3 centimètres de longueur totale au maximum. Toit crânien plat et triangulaire, orné de fortes épines sur ses bords latéraux, avec les os

dermiques couverts d'une fin couche de ganoïne sans ornementation. Dermethmoïde et nasaux fusionnés en une plaque naso-rostrale. Crâne médio-pariétal. Plaque naso-rostrale, frontaux, pariétaux et dermoptérotiques pouvant fusionner de différentes manières. Canaux sensoriels supraorbitaire et otique en contact. Commissure sensorielle pariétale présente. Supratemporal étroit, touchant le milieu du crâne. Vomer impair, allongé, triangulaire et édenté. Os endochondraux du neurocrâne individualisés. Dermoptérotique et autoptérotique non soudés. Orbitosphénoïde et pleurosphénoïde séparés du parasphénoïde, laissant une fenêtre interorbitaire ouverte. Parasphénoïde édenté. Petit supraoccipital présent et distinct des épitiques. Ectoptérygoïde et entoptyrygoïdes étroits, allongés et édentés. Mâchoires ornées de petites dents coniques, parfois édentées. Petit latérodermethmoïde impair, denté, dépourvu de processus nasal et rejetant latéralement les petits prémaxillaires triangulaires. Maxillaire allongé, étroit et plus ou moins large à l'extrémité postérieure. Pas de supramaxillaire. Mandibule longue, très étroite à la symphyse, plus large à l'arrière et plus courte que le museau. Surangulaire présent. Rétroarticulaire autogène. Série orbitaire comprenant l'antorbitaire, un petit supraorbitaire, cinq infraorbitaires et un petit dermosphénotique. Les trois infraorbitaires postérieurs élargis en vastes plaques. Préoperculaire en forme de croissant orienté verticalement. Grand

operculaire rectangulaire. Suture horizontale entre l'operculaire et le sous-operculaire. Bord ventral du sous-operculaire et de l'interoperculaire épineux. Une grande plaque gulaire. Carré et symplectique articulés avec la mandibule. Barre hyoïdienne allongée et dépourvue d'hypohyal ossifié. Clavicule présente. Hypercoracoïde, hypocoracoïde et mésocoracoïde fusionnés en un seul bloc osseux. Nageoires pectorales de 6 à 9 rayons segmentés et branchus, dépourvues de fulcres frangeants. Ceinture pelvienne en position abdominale. Nageoires ventrales de 6 à 7 rayons segmentés et branchus, dépourvues de fulcres frangeants. Environ 35 vertèbres dont 20 abdominales et 15 caudales. Vertèbres cylindriques, creuses, à parois ornées d'une crête dans la région abdominale et de petites alvéoles dans la région caudale. Pas d'épineux ossifiés. Nageoire dorsale haute, située en arrière des nageoires ventrales, avec environ 20 rayons segmentés et branchus et des fulcres frangeants. Nageoire anale basse, située en arrière de la nageoire dorsale, avec 9 ou 10 rayons segmentés et branchus et des fulcres frangeants. Vertèbres urales 1 à 7 présentes. Hypuraux étroits. Uroneuraux fins et allongés. Écailles faitières dorsales et ventrales du pédoncule caudal hypertrophiées. Nageoire caudale avec 14 à 19 rayons principaux segmentés et branchus et des fulcres frangeants sur les deux bords. Écailles couvertes d'une fine couche de ganoïne sans ornementation. Bord postérieur des écailles garni de petites épines.

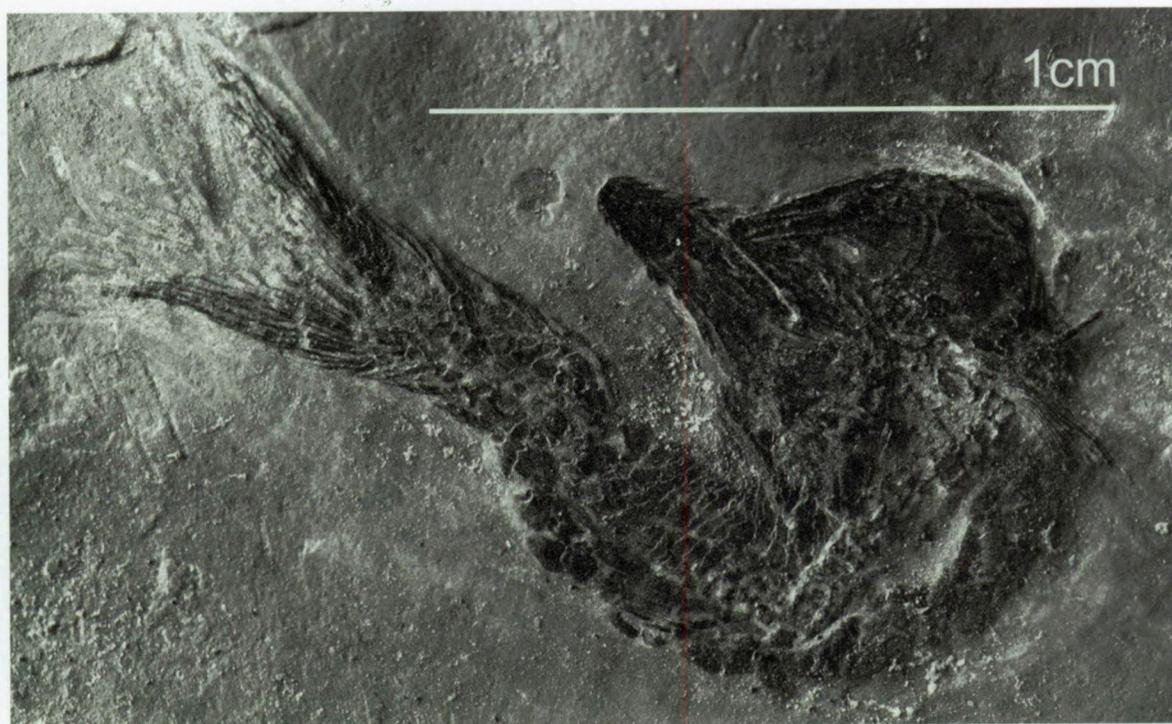


Fig. 1 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 77714.

Fig. 1 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 77714.

*Holotype de L. sluysi*

MRAC RG 7714, un spécimen complet, très tordu, mesurant détordu environ 3 cm de long et provenant de Majoki (niveau 4 de la Formation de Stanleyville) (Fig. 1).

*Paratype de L. sluysi*

MRAC RG 10.215, un spécimen long d'environ 2 cm et provenant de Maosaosa (niveau 4) (Fig. 2).

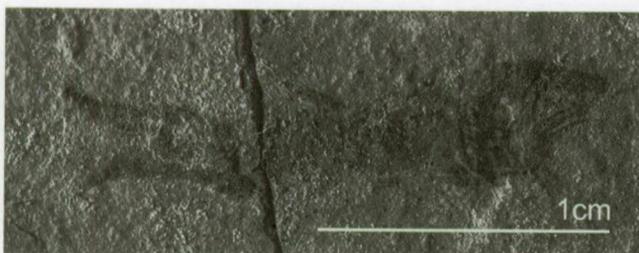


Fig. 2 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Paratype MRAC RG 10.215.

Fig. 2 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Paratype MRAC RG 10.215.

*Autre matériel de L. sluysi*

MRAC RG 7643, une voûte crânienne partielle provenant de Majoki (niveau 4).

MRAC RG 10.222, un petit spécimen très tordu, provenant de Maosaosa (niveau 4).

*Holotype de L. fourmarieri* (mis en synonymie de *L. sluysi*)

MRAC RG 8618a, b, les deux faces d'un spécimen très tordu, long d'environ 3 cm et provenant de Songa (Fig. 3).

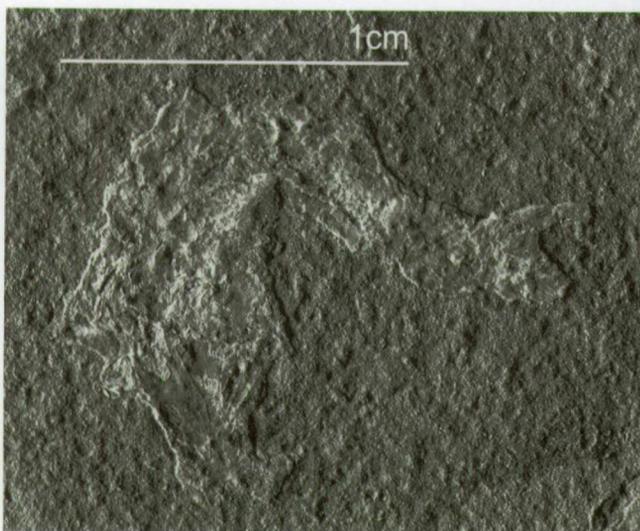


Fig. 3 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8618b (holotype de *L. fourmarieri*).

Fig. 3 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8618b (holotype of *L. fourmarieri*).

*Paratypes de L. fourmarieri* (mis en synonymie de *L. sluysi*), tous de Songa

MRAC RG 8279, un spécimen complet, légèrement tordu, long de 2,5 cm.

MRAC RG 8402, un spécimen complet, tordu, long de 2,6 cm.

MRAC RG 8452, un spécimen très tordu, auquel manque la queue et mesurant 2 cm.



Fig. 4 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8785a (paratype de *L. fourmarieri*).

Fig. 4 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8785a (paratype of *L. fourmarieri*).

MRAC RG 8596, un spécimen complet, tordu, long de 3 cm.

MRAC RG 8783, un spécimen presque complet (seuls les bouts des deux lobes de queue manquent), légèrement tordu, long de 1,9 cm.

MRAC RG 8785a, b, les deux faces d'un spécimen complet, légèrement tordu, long de 3,1 cm (Fig. 4).

MRAC RG 8795, un spécimen tordu, auquel manque la queue, long de 1,8 cm.

*Autre matériel de L. fourmarieri* (mis en synonymie de *L. shuysi*), tous de Songa

MRAC RG 8076, 8086, 8100a, b, 8115, 8128, 8142a, b, 8145, 8150, 8160, 8170, 8179a, b, 8194, 8195, 8196a, b, 8197a, b, 8201, 8205, 8216, 8223, 8233, 8267, 8268, 8271, 8272, 8278, 8291a, b, 8293, 8295, 8303, 8325, 8328, 8330, 8331, 8337, 8340a, b, 8343, 8344, 8345a, b, 8351, 8362, 8368, 8396a, b, 8397a, b, 8405a, b, 8433, 8438, 8443, 8445, 8448a, b, 8449a, b, 8451, 8454, 8455, 8457a, b, 8462, 8463, 8466, 8481, 8482, 8484, 8491, 8498, 8527, 8541, 8542, 8547, 8551a, b, 8553, 8554a, b, 8555, 8565, 8572a, b, 8578a, b, 8584a, b, 8585a, b, 8601, 8604a, b, 8611a, b, 8620, 8628, 8629, 8639, 8652, 8660, 8667a, 8673, 8683, 8687, 8688, 8694, 8703 (2 spécimens), 8721a, b, 8728a, b, 8730a, b, 8742a, b, 8750a, b, 8751a, b, 8756a, b, 8777a, b, 8780, 8793, 8796, 8797 et 8798.

#### Morphométrie (Fig. 5)

A titre exemplatif, les données morphométriques du paratype MRAC RG 10.215 sont fournies ci-après. Ce poisson est l'un des très rares exemplaires complets à ne pas avoir subi de torsion durant la fossilisation. Les valeurs sont données en % de la longueur totale du poisson, à savoir 19,7 millimètres. Longueur de

la tête (operculaire compris) = 27,9 % ; hauteur de la tête (dans la région occipitale) = 19,8 % ; hauteur du corps (juste après la tête) = 18,8 % ; hauteur du corps (au niveau de la nageoire dorsale) = 11,2 % ; longueur prépelvienne = 38,1 % ; longueur prédorsale = 46,7 % ; longueur préanale = 50,8 % ; hauteur du pédoncule caudal = 11,7 %.

#### Ostéologie

##### Le crâne (Figs 6-33)

La tête est volumineuse par rapport au corps. La longueur de la tête, pièces operculaires comprises, vaut un peu moins du tiers de la longueur totale du poisson. De même, la hauteur de la tête est plus importante que celle du corps. A part le plafond crânien, le reste du squelette céphalique est souvent mal et partiellement conservé.

Vue de dos, la voûte dermique crânienne est plate et montre la forme d'un triangle allongé dont le museau constitue le sommet et la région occipitale la base. Les rares exemplaires fossilisés sur le côté montrent que cette voûte vue de profil est légèrement courbe et non pas rectiligne comme dessinée par DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: fig. 8). Cette voûte crânienne se compose du dermethmoïde, des nasaux, des frontaux, des pariétaux et des dermoptérotiques (Figs 6-8). La fine couche de ganoïne qui recouvre ces os n'est pas ornée. Les bords latéraux de la région naso-rostrale, des frontaux et des dermoptérotiques sont ornés de fortes épines dont les bases sont plus larges à l'arrière du crâne qu'à l'avant. Les différents os dermiques de la voûte crânienne peuvent être suturés à leurs voisins ou fusionnés avec ceux-ci de manière diverse et plus ou moins importante selon les individus (Figs 10-13). Chez l'holotype MRAC RG

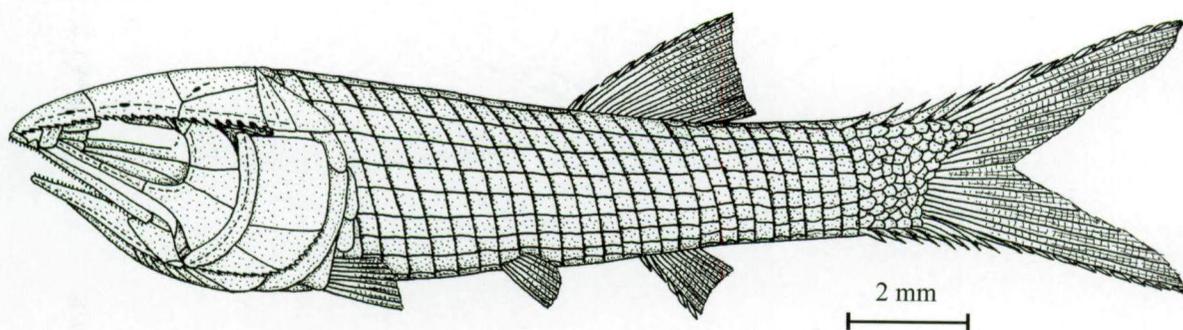


Fig. 5 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du poisson complet en vue latérale gauche d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique au paratype MRAC RG 10.215.

Fig. 5 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the complete fish in left lateral view based on all available specimens. The scale refers to the paratype MRAC RG 10.215.

7714 et plusieurs autres exemplaires, en arrière de la région rostrale, on observe encore les sutures entre les frontaux, les pariétaux et les dermoptérotiques (Figs 7, 14). Mais, chez certains spécimens, cette fusion entre les os s'accroît, les frontaux se soudant entre eux ou avec la région rostrale ou encore avec les pariétaux, voire avec les dermoptérotiques. Sur un certain nombre d'exemplaires, comme les MRAC RG 8728a et 8780, la fusion de tous ces os est complète et la voûte crânienne devient alors une plateforme osseuse faite d'une seule pièce (Fig. 15). La fusion entre certains os dermiques de la voûte crânienne est connue chez les holostéens et les halécostomes et elle peut varier d'un individu à l'autre au sein d'une même espèce. Dans aucun cas recensé, cependant, cette fusion n'atteint le degré extrême qui se présente chez divers spécimens de *Ligulella*.

Chez tous les spécimens observés, le dermethmoïde (=rostral) et les nasaux sont fusionnés en une vaste plaque naso-rostrale impaire (Fig. 16). Cette fusion est prouvée par le fait que les canaux sensoriels supraorbitaires gauche et droit se prolongent longuement sur cette plaque, ainsi qu'on le remarque sur l'holotype MRAC RG 7714 et d'autres spécimens (Fig. 16). Dans de rares cas, comme l'exemplaire MRAC RG 8601, on observe aussi que la suture entre les deux nasaux se poursuit jusque dans la région rostrale (Fig. 7). Les os considérés comme les nasaux par DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: figs 7, 8) sont en réalité les antorbitaires. On n'observe pas de commissure sensorielle ethmoïdienne sur la plaque naso-rostrale. Cette commissure est peut-être enfouie en profondeur dans l'os. En avant de la plaque, on trouve les latérodermethmoïdes soudés en

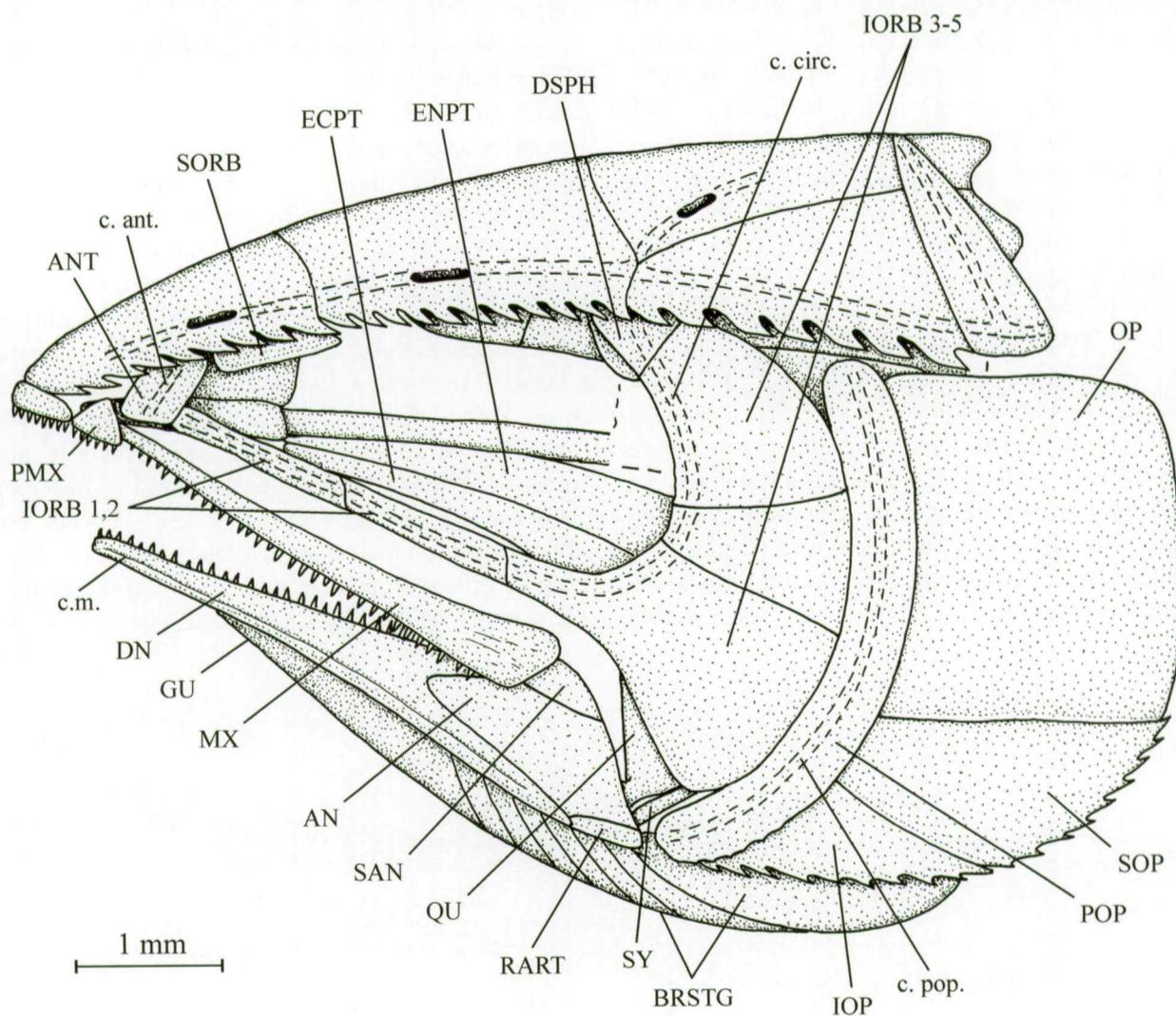


Fig. 6 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du crâne en vue latérale gauche d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique à l'holotype MRAC RG 7714. Les os dessinés à la Figure 8 ne sont pas indiqués dans les légendes.

Fig. 6 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the skull in left lateral view based on all available specimens. The scale refers to holotype MRAC RG 7714. The bones drawn on Figure 8 are not indicated in the legends.

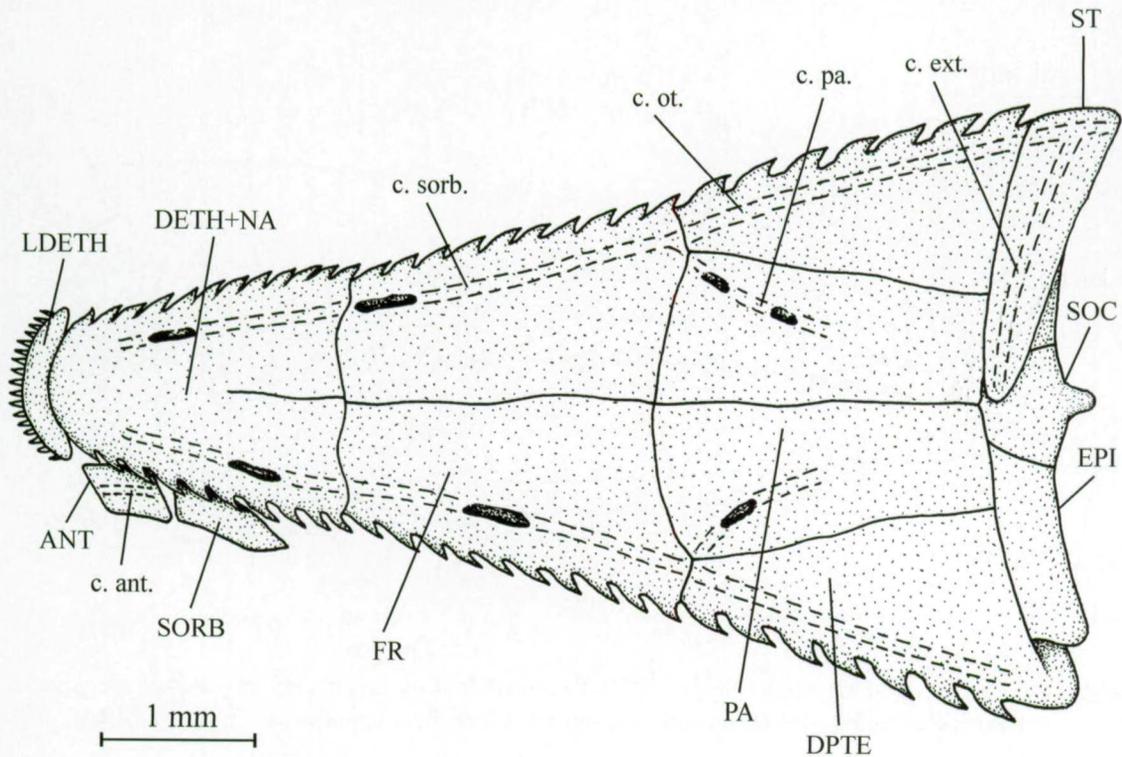


Fig. 7 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du neurocrâne en vue dorsale d'après l'ensemble des spécimens disponibles. Le cas montré est celui où tous les os dermiques de la voûte crânienne sont individualisés. L'échelle s'applique à l'holotype MRAC RG 7714.

Fig. 7 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the braincase in dorsal view based on all available specimens. The case shown is that where all the dermic bones of the cranial vault are individualized. The scale refers to holotype MRAC RG 7714.

un os unique, en forme de croissant et qui porte une rangée de petites dents pointues. Les processus nasaux, qui ornent traditionnellement les latérodermethmoïdes, ont ici complètement disparu. Aucun spécimen ne montre le mésethmoïde qui restait peut-être entièrement cartilagineux. L'ethmoïde latéral droit est bien visible sur l'exemplaire MRAC RG 8756a. C'est un os massif, vaguement triangulaire et percé d'un foramen pour le nerf olfactif (I) (Fig. 17). Seules les deux faces de ce même spécimen MRAC RG 8756a et b montrent le vomer. Il s'agit d'une plaque osseuse impaire, assez grande, triangulaire, édentée, située en avant du parasphénoïde et en dessous et de l'ethmoïde latéral (Fig. 17).

Les frontaux sont vastes, triangulaires, étroits à l'avant et ils s'élargissent progressivement vers l'arrière, sans qu'il y ait de rétrécissement au niveau de l'orbite. Les pariétaux sont grands, nettement plus longs que larges, souvent plus larges à l'avant qu'à l'arrière et en étroit contact médian, déterminant un crâne médio-pariétal. L'exemplaire MRAC RG 8777b montre particulièrement bien la suture entre les deux frontaux, qui sont fusionnés, et les pariétaux, qui sont

tous deux individualisés. Cette suture se fait en arc de cercle, avec la concavité tournée vers l'arrière (Fig. 11). Les dermoptérotiques sont de même longueur que les pariétaux mais sont souvent plus étroits à l'avant qu'à l'arrière, contrairement aux pariétaux. Le canal sensoriel supraorbitaire, qui provient de la plaque nasorostrale, suit le bord externe du frontal. Il y reste étroit et s'ouvre parfois partiellement. Il se prolonge à la fois par la commissure sensorielle pariétale, qui s'étend sur la moitié antérieure du pariétal et qui peut être en partie ouverte, et par le canal sensoriel otique qui longe le bord externe du dermoptérotique. Le supratemporal (= extrascapulaire) est triangulaire, très étroit et sa pointe atteint le milieu du crâne. L'os reçoit le canal otique qui s'y poursuit par le canal sensoriel de la ligne latérale et il est également traversé sur toute sa hauteur par la commissure sensorielle extrascapulaire.

Les os neurocrâniens d'origine endochondrale sont individualisés et non pas fusionnés en une seule masse osseuse.

En arrière des pariétaux et des dermoptérotiques, on observe un supraoccipital médian, bien développé, en forme de gros bouton osseux pourvu d'une très courte

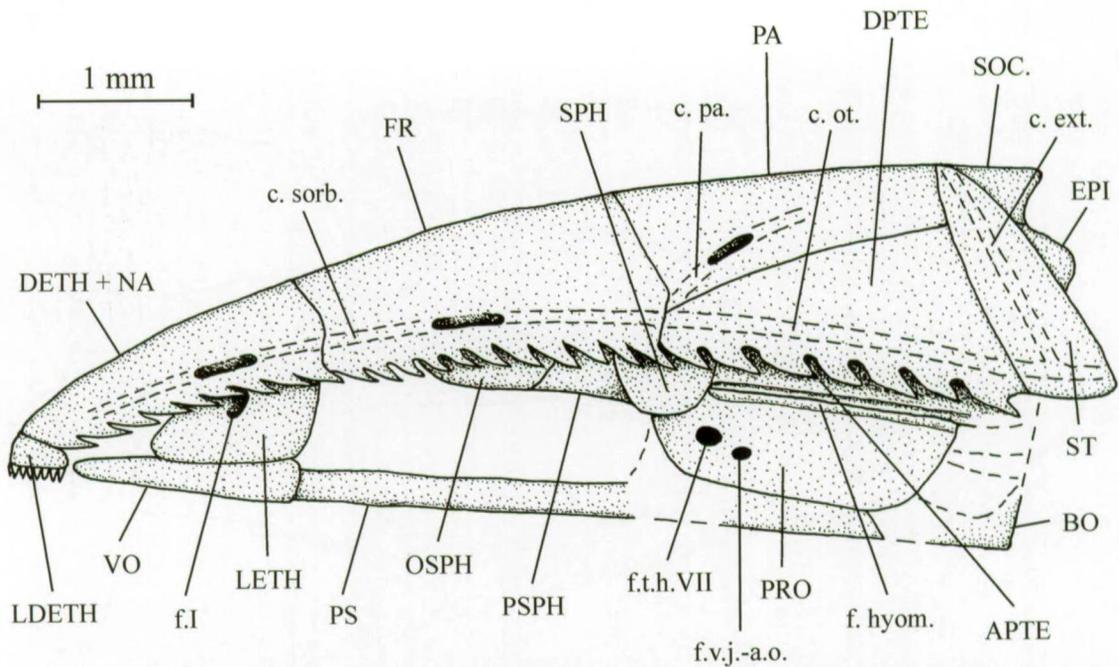


Fig. 8 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du neurocrâne en vue latérale gauche d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique à l'holotype MRAC RG 7714.

Fig. 8 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the braincase in left lateral view based on all available specimens. The scale refers to holotype MRAC RG 7714.

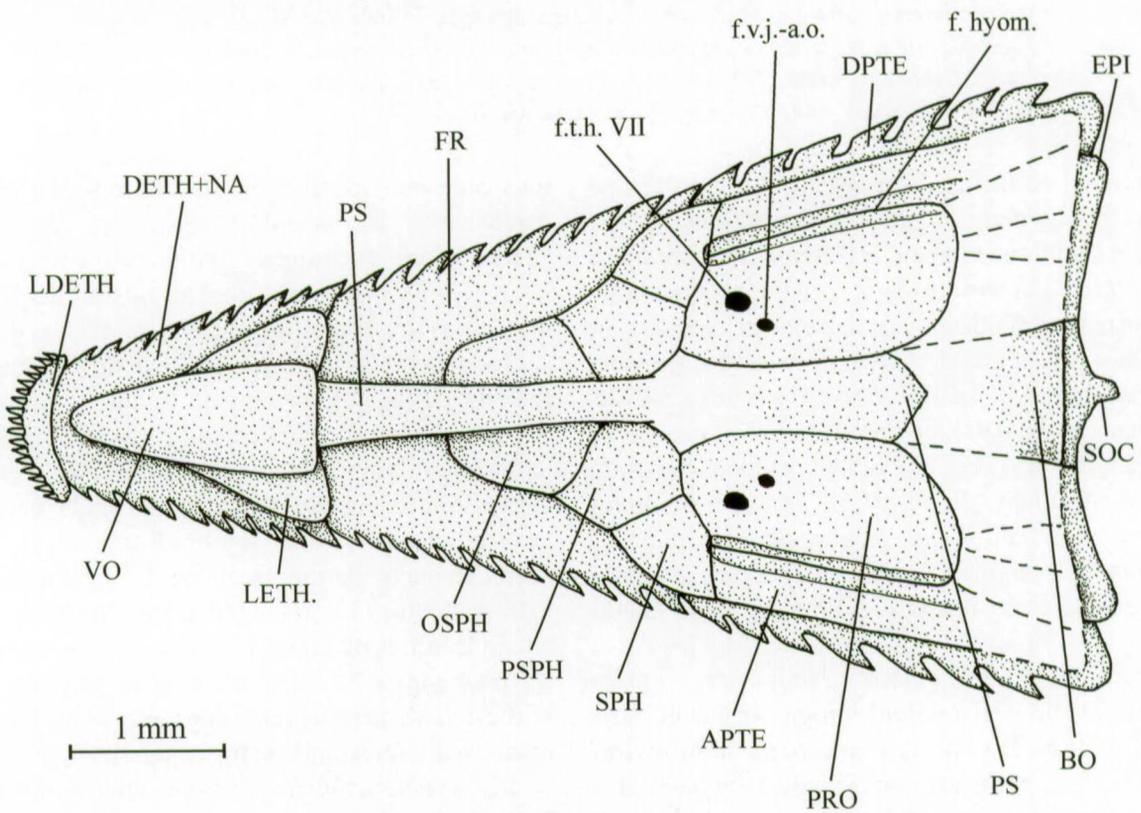


Fig. 9 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution du neurocrâne en vue ventrale d'après l'ensemble des spécimens disponibles. L'échelle s'applique à l'holotype MRAC RG 7714.

Fig. 9 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the braincase in ventral view based on all available specimens. The scale refers to holotype MRAC RG 7714.

crête médiane bien visible sur le spécimen MRAC RG 8683, ainsi que les épitiques (= épiciocipitiaux) qui l'encadrent et qui sont étroits mais allongés.

Rares sont les spécimens où la face ventrale du neurocrâne est accessible. Une partie de l'orbitosphénoïde et le pleurosphénoïde droit sont visibles sur l'exemplaire MRAC RG 10.222, de même

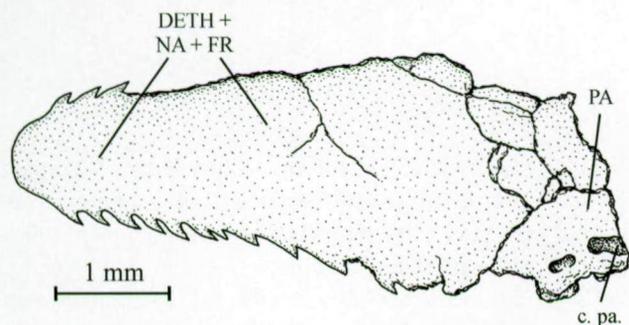


Fig. 10 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 7643: partie de toit crânien où le dermethmoïde, les nasaux et les frontaux sont fusionnés, tandis que les pariétaux restent libres.

Fig. 10 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Specimen MRAC RG 7643: part of the skull roof where the dermethmoid, the nasals and the frontals are fused whereas the parietals remain unfused.

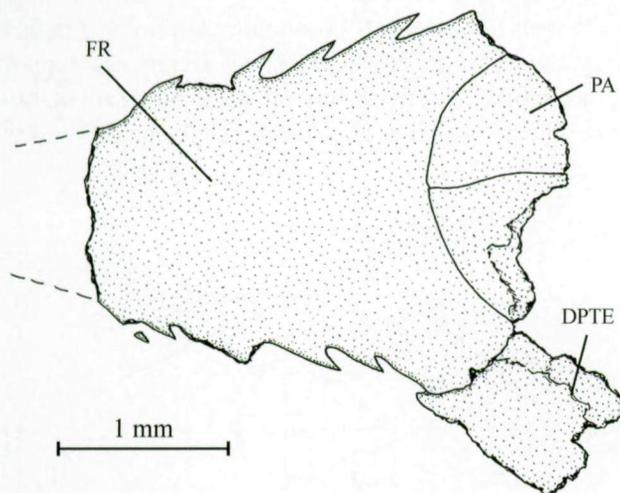


Fig. 11 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8777b: partie de toit crânien où les frontaux sont fusionnés, tandis que le dermoptérotique gauche et les pariétaux restent libres.

Fig. 11 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Specimen MRAC RG 9777b: part of the skull roof where the frontals are fused, whereas the left dermopterotic and the parietals remain unfused.

que le sphénotique droit (= autosphénotique) qui est un petit os vaguement triangulaire mais qui ne fait pas saillie par rapport au bord du frontal et du dermoptérotique (Fig. 18). Le sphénotique gauche s'observe sur le spécimen MRAC RG 8554b (Fig. 19). Le basisphénoïde n'est pas connu. Le parasphénoïde, dont généralement seule la partie antérieure est conservée, est une longue tige osseuse, édentée, étroite mais qui s'élargit légèrement vers l'avant. L'extrémité postérieure du parasphénoïde s'observe sur le spécimen MRAC RG 8742b. En revanche, la partie moyenne de l'os n'est jamais visible. On ignore donc s'il y avait une paire de processus basiptérygoïdes et quelle était la position des forams pour les carotides internes et les artères efférentes pseudobranchiales. L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes restent distants du parasphénoïde et la fenêtre interoculaire est largement ouverte. Le prootique droit est conservé sur le spécimen MRAC RG 10.222. Il n'y a pas trace de fosse subtemporale. On y remarque deux forams; le premier est probablement celui du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) et le second celui de la veine jugulaire ou de l'artère orbitaire ou peut-être encore de ces deux vaisseaux sanguins réunis. Une partie du prootique gauche est visible sur le spécimen MRAC RG 8554b qui montre aussi la fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire. Cette fossette touche le sphénotique et s'étire tout au long de la suture entre l'autoptérotique et le prootique. L'autoptérotique n'est pas soudé au dermoptérotique.

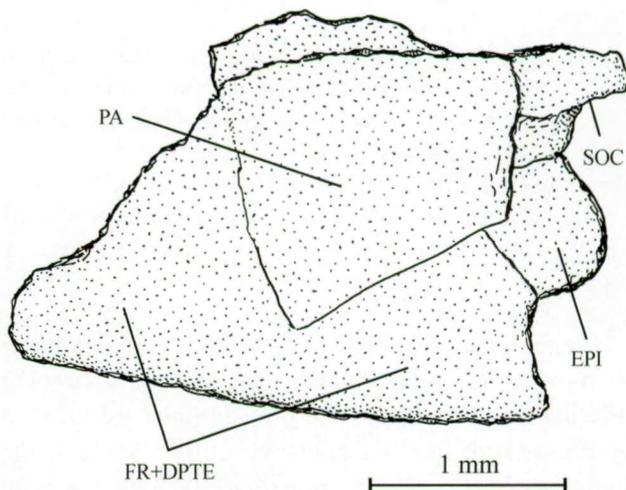


Fig. 12 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8397b: partie de toit crânien où le frontal et le dermoptérotique gauches sont fusionnés, tandis que le pariétal gauche reste libre.

Fig. 12 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Specimen MRAC RG 8397b: part of the skull roof where the left frontal and dermopterotic are fused, whereas the left parietal remains unfused.

La partie condyloire du basioccipital se voit de profil sur l'exemplaire MRAC RG 8194. Les exoccipitaux ainsi que les éventuels opisthotiques et intercalaires ne sont visibles sur aucun spécimen.

C'est le spécimen MRAC RG 8498 qui présente l'arc palato-carré le mieux conservé (Fig. 20) mais des parties de l'arc se voient également sur d'autres échantillons. Le palatin n'est visible sur aucun exemplaire. Il demeure peut-être cartilagineux. L'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde sont édentés, allongés, étroits mais néanmoins un peu plus larges à l'arrière qu'à l'avant. Le carré est grand, vaguement triangulaire, muni d'un petit condyle articulaire pour la mandibule mais dépourvu de processus quadratique. Le métaptérygoïde est situé juste derrière le carré. Il longe la branche ventrale de l'hyomandibulaire et n'a pas de contact avec l'entoptérygoïde.

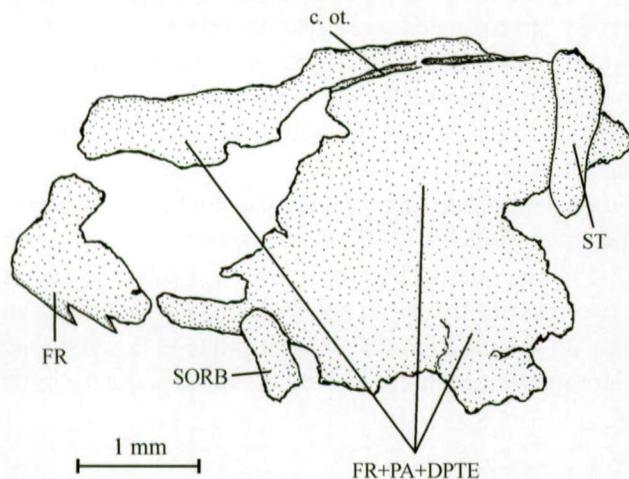


Fig. 13 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8660: partie de toit crânien où les frontaux, les pariétaux et les dermopterotics sont fusionnés.

Fig. 13 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Specimen MRAC RG 8660: part of the skull roof where the frontals, parietals and dermopterotics are fused.

L'exemplaire MRAC RG 8194 est le seul à montrer clairement le prémaxillaire accolé à l'extrémité antérieure du maxillaire. Ce prémaxillaire est un petit os triangulaire qui n'a conservé qu'une seule petite dent conique (Fig. 21). Le maxillaire est long et très fin dans sa partie antérieure. Chez certains exemplaires, il reste assez étroit dans sa partie postérieure (Fig. 18). Chez d'autres spécimens, l'extrémité postérieure du maxillaire s'élargit quelque peu ou même fortement (Fig. 22A). Ces différences de forme sont peut-être d'ordre sexuel. Selon les exemplaires, le maxillaire est édenté (Fig. 21) ou porte des petites dents coniques (Figs

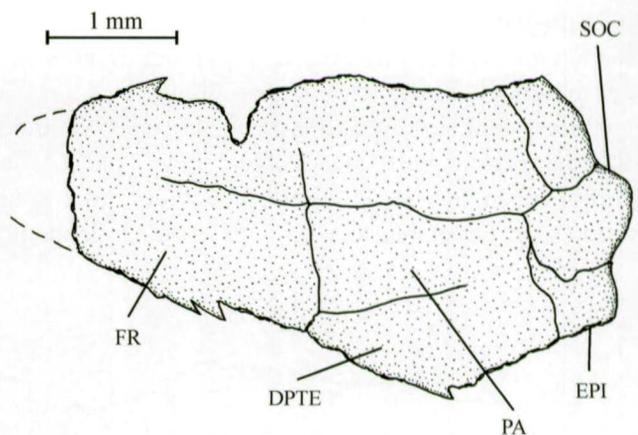


Fig. 14 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8466: partie de toit crânien où les frontaux, les pariétaux et les dermopterotics sont partiellement libres.

Fig. 14 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Specimen MRAC RG 8466: part of the skull roof where the frontals, parietals and dermopterotics are partly unfused.

18, 22A). Cette perte des dents correspond peut-être à une variation saisonnière, à une différence sexuelle ou pourrait être due aux aléas taphonomiques. Il n'y a pas de supramaxillaire.

La mandibule (Fig. 22B, C) est allongée, petite par rapport à la taille du neurocrâne, très étroite au niveau symphysaire mais elle s'élève vers l'arrière, sans qu'il y ait de processus coronoïde clairement marqué. Vers l'avant, elle demeure en net retrait par rapport à l'extrémité antérieure du museau. Son articulation avec le carré se situe en arrière du niveau de l'orbite.

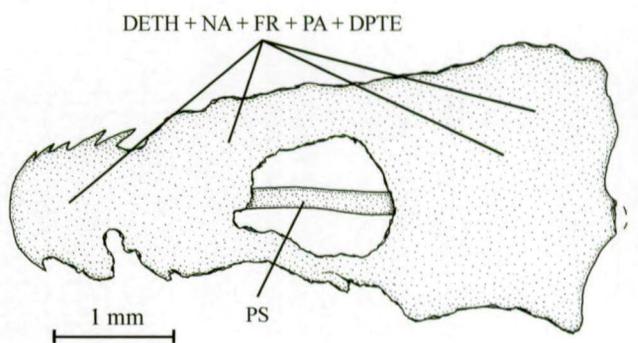


Fig. 15 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Spécimen MRAC RG 8780: toit crânien où tous les os dermiques sont fusionnés en une seule grande plaque osseuse.

Fig. 15 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Specimen MRAC RG 8780: skull roof where all the dermic bones are fused in only one large bony plate.

Le dentaire porte des petites dents coniques sur certains exemplaires mais est édenté sur d'autres spécimens, un caractère déjà observé au niveau du maxillaire. Le bord oral du dentaire ne porte pas d'encoche leptolépide. Chez certains exemplaires, on observe une rainure qui longe le bord inférieur du dentaire et qui marque très probablement le passage du canal sensoriel mandibulaire. Sur de très rares exemplaires, on observe que l'angulaire est surmonté d'un petit surangulaire (Fig. 22B, C). Le rétroarticulaire paraît autogène. La face interne de la mandibule n'est pas connue. On ignore donc si l'articulaire était autogène ou soudé à l'angulaire et s'il y avait un os meckelien, un préarticulaire et des coronoides.

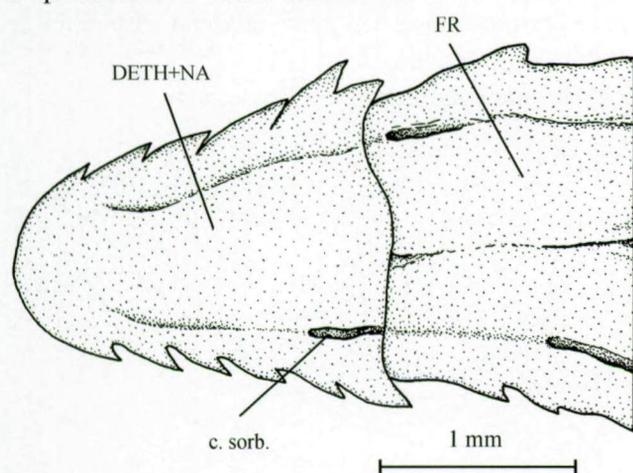


Fig. 16 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 7714: partie antérieure du toit crânien montrant la fusion du dermethmoïde (= rostral) et des nasaux en une plaque naso-rostrale sur laquelle les canaux sensoriels supraorbitaux se terminent.

Fig. 16 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Holotype MRAC RG 7714: anterior part of the skull roof showing the fusion of the dermethmoid (= rostral) and nasals in a naso-rostral plate on which the supraorbital sensory canals are ending.

La série des os orbitaires comprend de chaque côté du crâne l'antorbitaire, le supraorbitaire et cinq infraorbitaires (Fig. 6). L'antorbitaire est petit, de forme vaguement losangique, situé à côté de la plaque naso-rostrale et traversé par la commissure sensorielle antorbitaire. L'exemplaire MRAC RG 8205, montre un petit supraorbitaire situé juste en arrière de l'antorbitaire (Fig. 23). Quelques autres échantillons présentent également ce petit os. C'est l'holotype MRAC RG 7714 qui présente les infraorbitaires les mieux conservés. Les deux premiers infraorbitaires sont allongés, très étroits et réduits à leur composant neurodermique. Les trois infraorbitaires postérieurs sont élargis en de grandes plaques qui couvrent la joue.

Le troisième infraorbitaire est le plus vaste des trois. DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: fig. 8) montrent un très fin infraorbitaire postérieur, porteur du canal sensoriel, suivi de deux grands postorbitaire (= suborbitaires). Selon mes propres observations, cette reconstitution est erronée et leurs postorbitaires sont, en fait, les quatrième et cinquième infraorbitaires postérieurs proprement dits. Le dermosphénotique est petit. Le canal sensoriel orbitaire traverse les cinq infraorbitaires et le dermosphénotique.

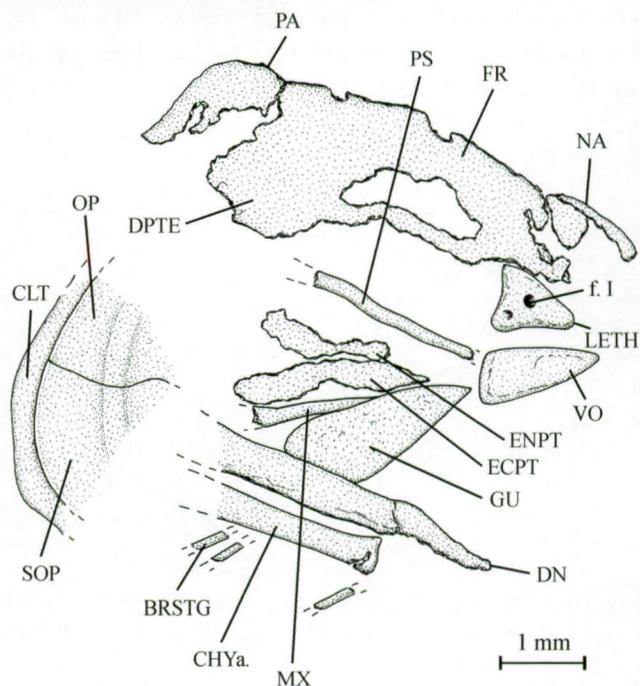


Fig. 17 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Crâne du spécimen MRAC RG 8756a en vue latérale droite.

Fig. 17 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Skull of specimen MRAC RG 8756a in right lateral view.

La région operculaire comprend de chaque côté le préoperculaire, l'operculaire, le sous-operculaire, l'interoperculaire, les rayons branchiostèges et la plaque gulaire. Le préoperculaire a la forme d'un croissant assez étroit, orienté verticalement et traversé par le canal sensoriel préoperculaire, lequel n'émet pas de diverticules latéraux. Le canal préoperculaire rejoint le canal otique au niveau de la partie postérieure du dermoptérotique. Le bord postérieur du préoperculaire est généralement lisse mais peut parfois s'orner de quelques légères dentelures dans sa partie basse, comme chez l'holotype MRAC RG 7714 et l'exemplaire MRAC RG 8584a, b (Fig. 24). L'operculaire est vaste, souvent aussi large que haut et de forme vaguement quadrangulaire. Son bord postérieur est souvent lisse mais, chez certains exemplaire, tels les MRAC RG 8584a et 8742b, il porte quelques petites épines (Fig.

24). Le sous-operculaire est grand, plus ou moins triangulaire, dépourvu de processus antéro-dorsal remontant et son bord ventral arrondi est garni d'épines. La suture entre l'operculaire et le sous-operculaire est à peu près horizontale. L'interoperculaire est allongé, peu élevé et son bord ventral est également orné d'épines. On observe des fragments de rayons branchiostèges sur différents exemplaires mais il n'est pas possible de les dénombrer. Le dernier rayon branchiostèges est nettement plus large que les autres ainsi qu'on peut le voir sur l'holotype et le paratype MRAC RG 10.215. La grande plaque gulaire triangulaire est bien visible sur le spécimen MRAC RG 8756a, b.

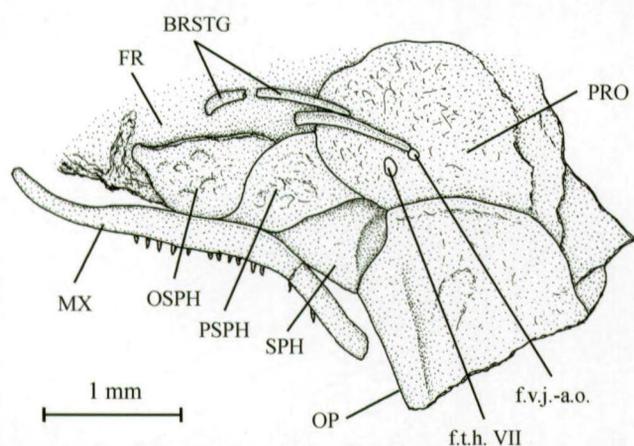


Fig. 18 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie droite du crâne du spécimen MRAC RG 10.222 en vue ventrale.

Fig. 18 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Right part of the skull of specimen MRAC RG 10.222 in ventral view.

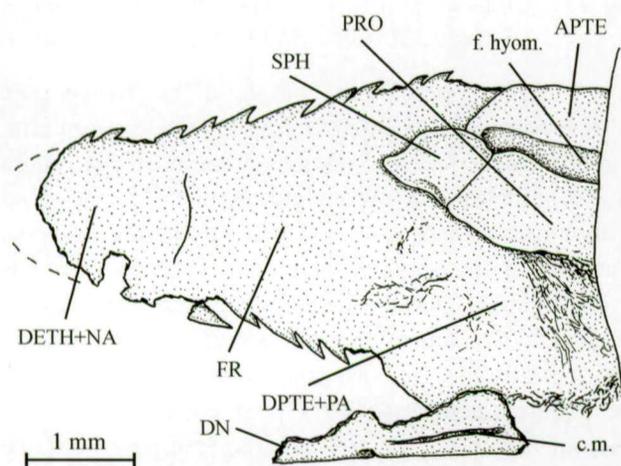


Fig. 19 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie antérieure du crâne du spécimen MRAC RG 8554b en vue ventrale.

Fig. 19 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Anterior part of the skull of specimen MRAC RG 8554b in ventral view.

#### Le squelette hyoïdeo-branchial (Figs 20, 25)

Aucun exemplaire ne montre un hyomandibulaire complet. Seule sa branche ventrale assez étroite est quelquefois visible. Le symplectique est étroit, allongé et situé sous le carré dans le prolongement direct de la branche ventrale de l'hyomandibulaire. Comme le carré, ce symplectique s'articule avec la mandibule (Fig. 20). Il y a donc une double articulation de la mandibule au reste du crâne.

La barre hyoïdienne est allongée (Figs. 17, 25). On ne trouve pas d'hypohyal ossifié. Le cératohyal antérieur est très long, étroit dans sa partie antérieure mais quelque peu élargi à son extrémité postérieure. Le cératohyal postérieur est beaucoup plus court mais aussi nettement plus élevé. Un petit interhyal surplombe le cératohyal postérieur.

Le squelette branchial n'est pas connu.

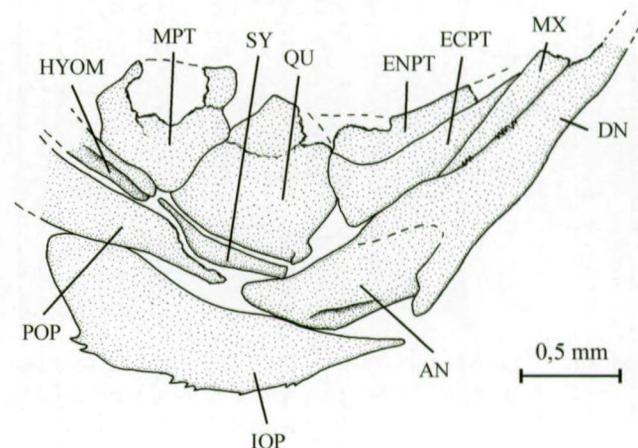


Fig. 20 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie du suspensorium droit du spécimen MRAC RG 8498.

Fig. 20 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Part of the right suspensorium of specimen MRAC RG 8498.

#### Les ceintures (Fig. 26)

Chaque moitié de la ceinture scapulaire comprend le posttemporal, l'hypercleithrum (= supracleithrum), le cleithrum, deux postcleithra, la clavicule et un bloc scapulo-coracoïde fait d'une seule pièce (Fig. 26). Le posttemporal est vaste et de forme triangulaire. L'hypercleithrum est plus étroit mais aussi plus allongé. Le canal sensoriel de la ligne latérale n'est jamais clairement distinguable sur ces deux os. Le cleithrum a la forme d'un grand croissant dont la partie dorsale est étroite et la partie ventrale nettement élargie. Derrière la branche dorsale du cleithrum on observe deux grandes écailles, les postcleithra. Une petite clavicule s'appuie sur l'extrémité antéro-ventrale du cleithrum. Les trois os d'origine endochondrale, à savoir l'hypercoracoïde

(= scapula), l'hypocoracoïde (= coracoïde *sensu stricto*) et le mésocoracoïde, sont fusionnés en un seul bloc scapulo-coracoïde compact qui soutient la nageoire.

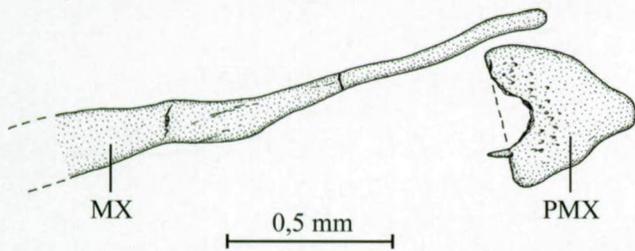


Fig. 21 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Mâchoire supérieure droite du spécimen MRAC RG 8194.

Fig. 21 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Right upper jaw of specimen MRAC RG 8194.

Les nageoires pectorales sont courtes. On compte de 6 à 9 rayons tous segmentés et branchus. Il n'y a pas de fulcres frangeants.

La ceinture pelvienne est abdominale et positionnée à mi-chemin entre les nageoires pectorales et anale et en avant de l'origine de la nageoire dorsale. L'exemplaire MRAC RG 8194 montre que l'origine des nageoires ventrales se situe à la verticale de la jonction entre les 11<sup>ème</sup> et 12<sup>ème</sup> vertèbres. Les os pelviens ne sont jamais bien visibles.

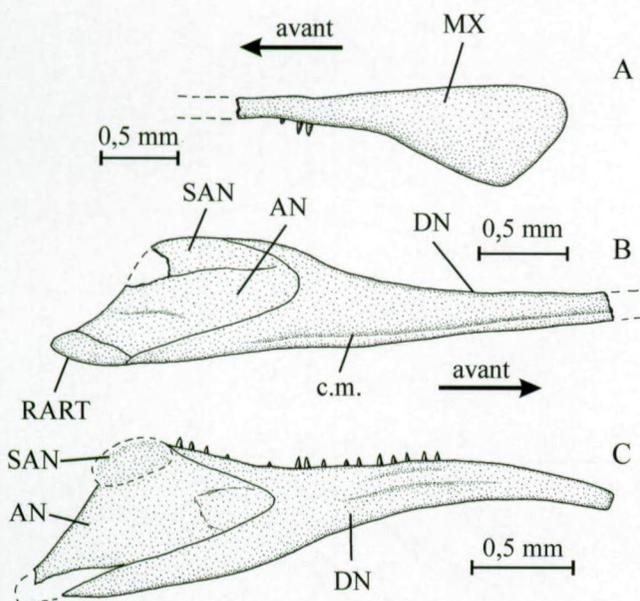


Fig. 22 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. A: maxillaire gauche du spécimen MRAC RG 8553. B: Mandibule droite de l'holotype MRAC RG 7714. C: mandibule droite du spécimen MRAC RG 8742b.

Fig. 22 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. A: left maxilla of specimen MRAC RG 8553. B: Right lower jaw of holotype MRAC RG 7714. C: Right lower jaw of specimen MRAC RG 8742b.

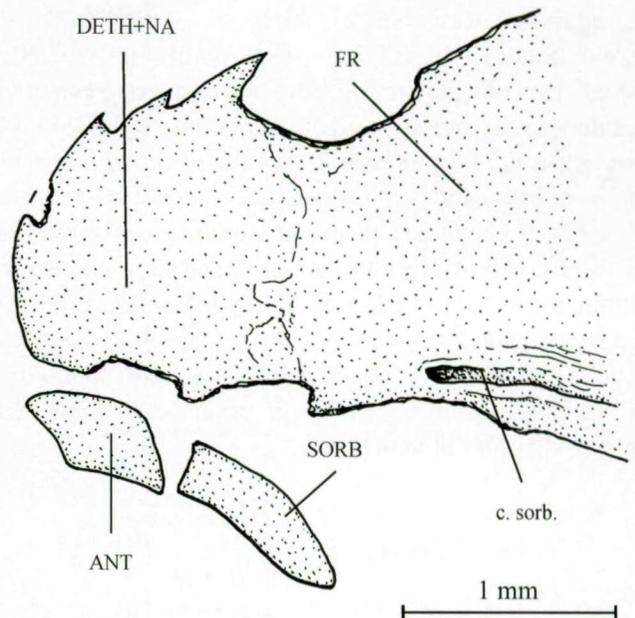


Fig. 23 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Partie antérieure du crâne du spécimen MRAC RG 8205 montrant l'antorbitaire suivi du supraorbitaire.

Fig. 23 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Anterior part of the skull of specimen MRAC RG 8205 showing antorbital followed by supraorbital.

Les nageoires ventrales sont également courtes, composées de 6 à 7 rayons, tous segmentés et branchus, et dépourvues de fulcres frangeants.

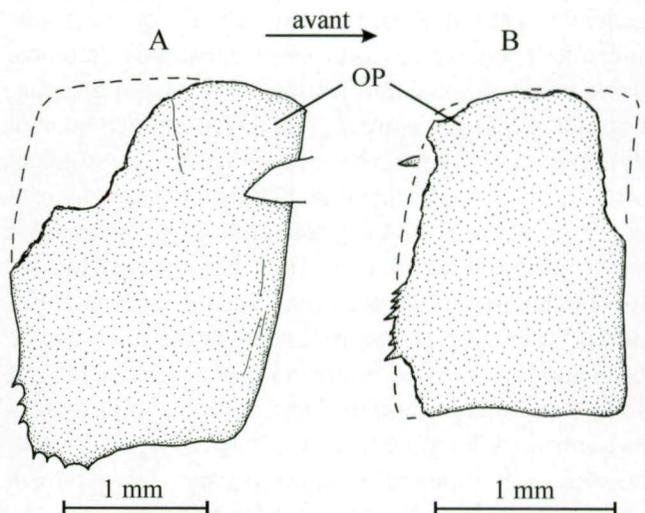


Fig. 24 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Operculaires à bord postérieur garni d'épines chez les spécimens MRAC RG 8742b (A) et 8584a (B). Sur (B) l'épine supérieure est ajoutée de la face 8584b.

Fig. 24 – *Ligulella shuysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Opercles with a spiny posterior border in specimens MRAC RG 8742b (A) and 8584a (B). On (B) the upper spine is added from face 8584b.

*Le squelette axial* (Figs 27, 30)

L'exemplaire MRAC RG 8194 montre le squelette axial dans son intégralité, sauf les derniers très petits centres uraux qui sont perdus. On compte environ 35 vertèbres dont à peu près 20 vertèbres abdominales et 15 vertèbres caudales. Le mauvais état de conservation ne permet cependant pas de dénombrer ces vertèbres à l'unité près ni de marquer de façon plus précise la limite entre les vertèbres abdominales et les vertèbres caudales. Sur les spécimens où les vertèbres sont les mieux visibles, on n'observe jamais de diplospondylie et tous les centres vertébraux préuraux portent des pièces neurales et hémales.

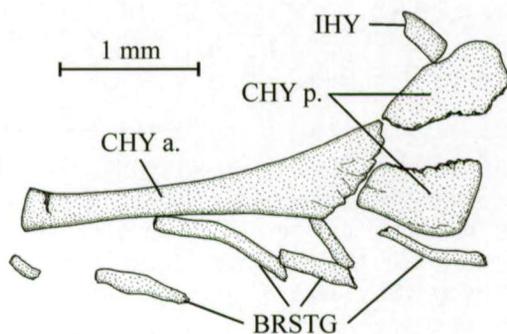


Fig. 25 - *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. La barre hyoïdienne du spécimen MRAC RG 8756b.

Fig. 25 - *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Hyoid bar of specimen MRAC RG 8756b.

Les vertèbres sont des cylindres osseux creux et généralement fait d'une seule pièce mais, chez certains spécimens, on voit encore par-ci par-là des vertèbres divisées en deux demi-centres en forme d'arceaux, l'un dorsal, l'autre ventral (Fig. 27B). La face latérale des premières vertèbres abdominales est souvent ornée d'une crête horizontale flanquée de deux légères dépressions (Fig. 27A). Cette crête disparaît sur les vertèbres postérieures mais l'on remarque parfois de très petites fossettes irrégulières sur les faces latérales de ces vertèbres postérieures et cela jusqu'au niveau de la queue (Fig. 30). Les arcs neuraux et hémaux semblent soudés au corps vertébraux. Des courtes neurépinnes sont présentes des les premières vertèbres (Fig. 27A). Ces neurépinnes s'allongent quelque peu sur les vertèbres ultérieures (Fig. 27B). De petites hémaphyses (= parapophyses) sont associées aux premières vertèbres (Fig. 27A). Dans la région postabdominale, l'arc hémal porte une courte hémépine (Fig. 27B).

La présence de supraneuraux (= prédorsaux) n'a pas été décelée mais c'est peut-être la conséquence du mauvais état de conservation et de la couverture de la région concernée par les écailles. Cependant, un petit os court et large, qui surplombe la petite neurépine de

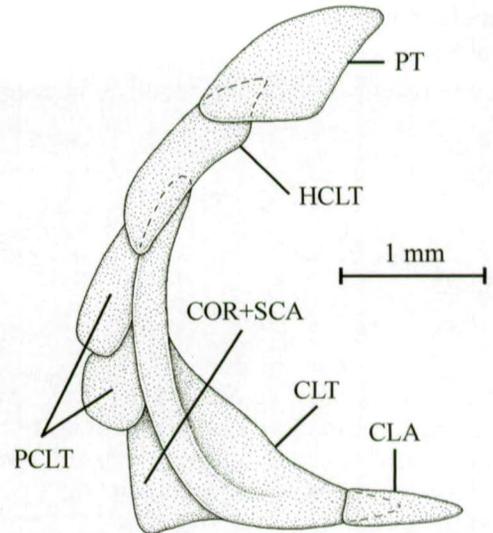


Fig. 26 - *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstitution de la ceinture scapulaire droite d'après les spécimens MRAC RG 8527, 8673, 8688 et 8796. L'échelle se rapporte à l'exemplaire 8796.

Fig. 26 - *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Reconstruction of the right pectoral girdle from specimens MRAC RG 8527, 8673, 8688 and 9796. The scale refers to sample 8796.

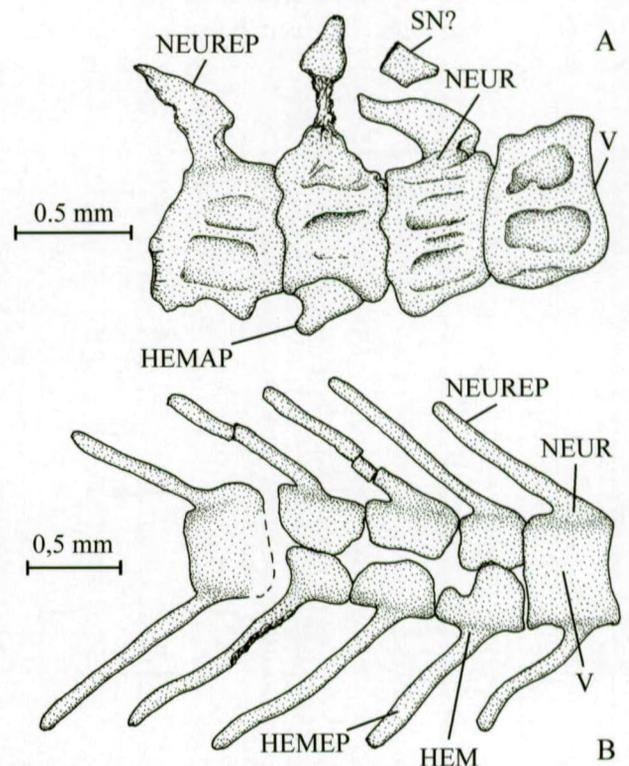


Fig. 27 - *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. A: les vertèbres abdominales 3 à 6 de l'holotype MRAC RG 7714. B: quelques vertèbres caudales du spécimen MRAC RG 8721a.

Fig. 27 - *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. A: Abdominal vertebrae 3 to 6 of holotype MRAC RG 7714. B: A few caudal vertebrae of specimen MRAC RG 8721a.

la quatrième vertèbre de l'holotype MRAC RG 7714, pourrait être un fragment de supraneural.

Il n'y a pas d'épineux ossifiés associés aux arcs neuraux ni d'épicentraux ni d'épileuraux.

#### *Les nageoires dorsale et anale* (Figs 28, 29)

La nageoire dorsale est haute et assez longue. Son origine est postérieure à celle des nageoires ventrales et correspond au niveau de la quinzième vertèbre sur l'exemplaire MRAC RG 8194. Aucun spécimen ne permet le décompte exact des rayons de la nageoire dorsale. Là où elle est la mieux préservée, on dénombre environ 20 rayons, tous segmentés et branchus, précédés de 2 petits rayons procurcents (= fulcres basilaires). Le bord du premier grand rayon est garni d'une série de

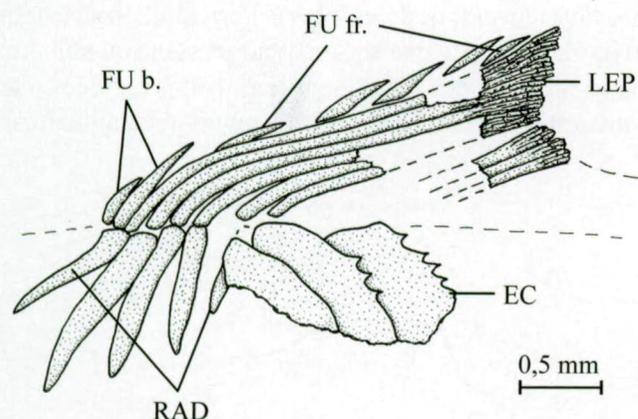


Fig. 28 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Début de la nageoire dorsale du spécimen MRAC RG 8694.

Fig. 28 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Beginning of the dorsal fin of specimen MRAC RG 8694.

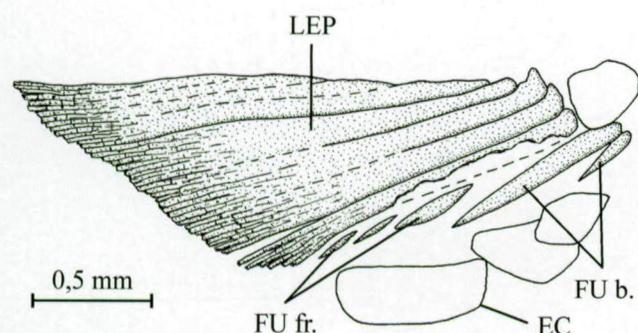


Fig. 29 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Nageoire anale de l'holotype MRAC RG 7714. Les derniers rayons sont écrasés les uns sur les autres et ne permettent pas de les dénombrer.

Fig. 29 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Anal fin of holotype MRAC RG 7714. The last rays are crushed together and hence cannot be counted.

fulcres frangeants. Le premier ptérygophore soutient les deux rayons procurcents et le premier grand rayon. Les ptérygophores suivants soutiennent chacun un unique rayon.

La nageoire anale est plus courte et moins élevée que la nageoire dorsale. Son origine est postérieure à celle de la nageoire dorsale et se situe à la verticale de la vingt-et-unième vertèbre sur l'exemplaire MRAC RG 8194. Elle débute par 2 petits rayons procurcents suivis de 9 à 10 rayons segmentés et branchus. Le bord du premier grand rayon est orné d'une série de fulcres frangeants. Les ptérygophores ne sont jamais clairement visibles.

#### *Le squelette caudal* (Figs 30-32)

Aucun spécimen ne possède un squelette caudal complet et bien conservé. Une reconstitution du complexe urophore n'est donc pas possible et seules quelques informations éparses peuvent être récoltées çà et là.

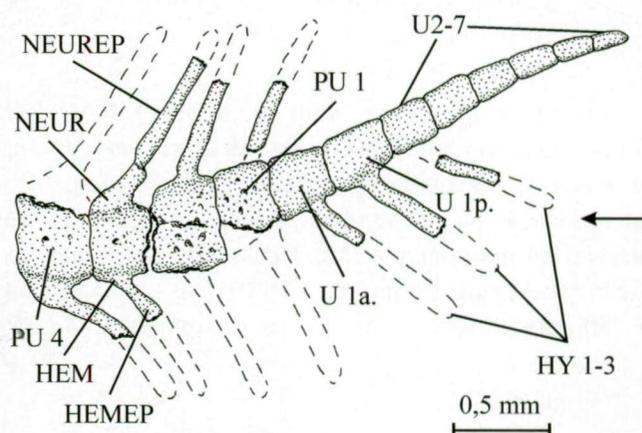


Fig. 30 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Squelette caudal partiel du spécimen MRAC RG 8780. La flèche désigne le milieu de la nageoire.

Fig. 30 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Partial caudal skeleton of specimen MRAC RG 8780. The arrow indicates the middle of the fin.

Plusieurs individus, dont les exemplaires MRAC RG 8295, 8454 et 8780, montrent que l'axe vertébral se prolonge dans le lobe dorsal de la queue et que les vertèbres urales sont nombreuses et bien ossifiées (Fig. 30) mais leur nombre exact est généralement difficile à préciser faute de pouvoir déterminer quelle est la vertèbre urale 1. Cependant, le spécimen MRAC RG 8780 montre les deux hypuraux ventraux associés au lobe ventral de la queue. Si l'on considère que les deux centres correspondants à ces hypuraux ventraux sont les vertèbres urales 1 antérieure et postérieure, on peut en déduire que cet exemplaire comporte également les vertèbres urales 2 à 7 (Fig. 30). D'autres

exemplaires, tels les MRAC RG 8194, 8396b, 8688 et 8742a, présentent des fragments d'uroneuraux étroits, allongés et rabattus sur les centres vertébraux (Fig. 31). Les hypuraux, en nombre indéterminé, ne sont pas plus larges que les hémépines qui précèdent (Fig. 30). Les éventuels épuraux ne sont pas visibles.

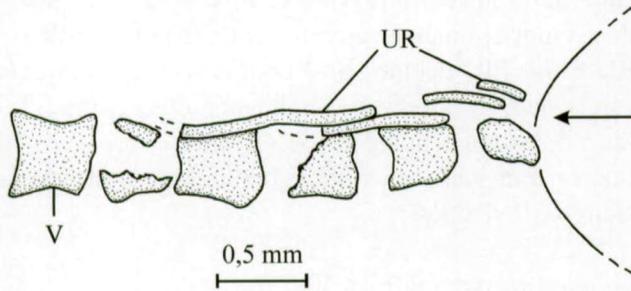


Fig. 31 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Squelette caudal partiel du spécimen MRAC RG 8688. La flèche désigne le milieu de la nageoire.

Fig. 31 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Partial caudal skeleton of specimen MRAC RG 8688. The arrow indicates the middle of the fin.

Quelques spécimens, dont l'holotype MRAC RG 7714, ont la nageoire caudale assez bien conservée (Fig. 32). Les rayons caudaux principaux sont tous segmentés et branchus, même les deux extrêmes. Leur nombre varie d'un individu à l'autre. Cela va de 14 (7 dans les deux lobes) chez l'holotype à 19 (9 dans le lobe dorsal et 10 dans le lobe ventral) chez l'exemplaire MRAC

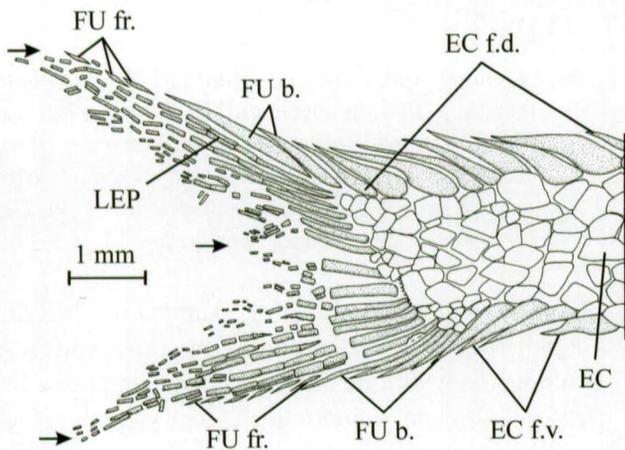


Fig. 32 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Nageoire caudale de l'holotype MRAC RG 7714. Les flèches pointent vers les deux rayons caudaux principaux externes et le milieu de la nageoire.

Fig. 32 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. Caudal fin of holotype MRAC RG 7714. Arrows indicate the two external principal caudal rays and the middle of the fin.

RG 8673. Les dernières écailles faitières dorsales et ventrales sont fortement hypertrophiées et s'étirent en de longues pointes, ce qui rend très facilement reconnaissable la région caudale de *Ligulella* (Figs 32, 33B). Cette hypertrophie des écailles faitières débute plus tôt et est plus marquée dans la région dorsale que dans la région ventrale. Les dernières écailles faitières dorsales et anales deviennent des fulcres basilaires (= rayons procurenturs). Au-delà de ces fulcres basilaires, le bord externe des deux rayons caudaux principaux porte une série de fulcres frangeants.

*L'écaillure* (Figs 28, 33)

L'écaillure est mal conservée. Les écailles sont couvertes d'une fine couche de ganoïne qui ne porte pas d'ornementation. Aucun spécimen ne permet un décompte précis des rangées d'écailles. Il n'a pas été possible non plus de déterminer si l'articulation en tenon et mortaise (= peg and socket) était présente ou non. Là où les écailles des flancs sont le mieux préservées, on remarque qu'elles sont plus ou moins rectangulaires,

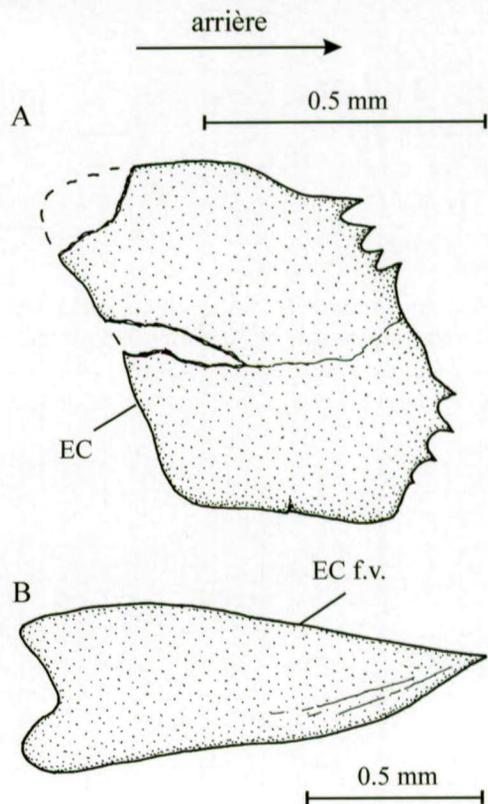


Fig. 33 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. A: écaille des flancs dans la région caudale du spécimen MRAC RG 8396b. B: écaille faitière ventrale da la queue du spécimen MRAC RG 8742a.

Fig. 33 – *Ligulella sluysi* DE SAINT-SEINE, 1955. A: flank scale in the caudal region of specimen MRAC RG 8396b. B: ventral ridge scale of the tail of specimen MRAC RG 8742a.

plus hautes que longues et que leur bord postérieur est orné de petites épines. Au niveau du corps, les écailles sont réparties en rangées régulières. Au niveau du pédoncule caudal, la disposition et la taille des écailles deviennent très irrégulières.

## Discussion

DE SAINT-SEINE (1955) et DE SAINT-SEINE & CASIER (1962) situent les Ligulellidae parmi les halécostomes mais ne précisent pas davantage la position systématique et les relations de la famille au sein de ce vaste taxon. ARAMBOURG & BERTIN (1958: 2198) les rangent dans les "Pholidophoriformes". LEHMAN (1966: 186) souligne leur particularité et les rapporte avec doute aux "Pholidophoriformes". Quant à PATTERSON (1973: 271), il leur voit des affinités avec les Pleuropholidae mais précise qu'à part ce fait, rien d'utile ne peut être dit à propos des relations de *Ligulella*. La présente révision permet de trancher cette question.

En effet, *Ligulella* présente plusieurs caractères qui situent ce genre avec précision au sein des halécomorphes:

- (1) Les latérodermethmoïdes dentés et soudés entre eux forment la partie médiane de la mâchoire supérieure et rejettent latéralement les prémaxillaires. C'est là un caractère spécialisé qui est partagé par les Pachycormiformes et les plus primitifs des "Pholidophoriformes" (PATTERSON, 1973: fig. 4, 1975: figs 82, 121, 124, 125, 139; MAINWARING, 1978: fig. 3; ARRATIA, 1999: fig. 6, 2000: fig. 15A; TAVERNE, 2011a: figs 4, 5, 20B). Chez les holostéens, au contraire, le prémaxillaire et le latérodermethmoïde ne sont pas différenciés l'un de l'autre et ils forment un os unique porteur d'un processus nasal plus ou moins développé (GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 42A-D; entre autres), tandis que les prémaxillaires redeviennent médians par-dessus les latérodermethmoïdes chez les "Pholidophoriformes" évolués (NYBELIN, 1966: nombr. figs; PATTERSON, 1975: 473-516; TAVERNE, 2011a: fig. 20).
- (2) Le vomer est impair, alors qu'il est encore pair chez les Pachycormiformes (MAINWARING, 1978: fig. 6) et les holostéens (GRANDE & BEMIS, 1998: figs 24C, 28, 34; GRANDE, 2010: fig. 38; entre autres). Le vomer est également impair chez les "Pholidophoriformes" (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 3; PATTERSON, 1975: figs 84, 122, 126; TAVERNE, 2011b: figs 11, 23), les Pycnodontiformes (NURSALL, 1999b: figs 1, 3), les Aspidorhynchiformes (BRITO, 1992: fig. 2) et les téléostéens.
- (3) Le supraoccipital est ossifié. Chez les Pachycormiformes, le supraoccipital ne s'individualise pas et les deux épitiques sont séparés par une zone non ossifiée (MAINWARING, 1978: fig. 20), zone qui était probablement fermée par du cartilage comme chez beaucoup d'holostéens (GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 36C; GRANDE, 2010: fig. 40; entre autres). Chez les "Pholidophoriformes", le supraoccipital est présent (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 4; PATTERSON, 1975: nombr. figs; entre autres). Chez les Aspidorhynchiformes, le supraoccipital ne s'individualise pas mais il est néanmoins présent sous forme d'un gros bouton osseux médian à l'extrémité du neurocrâne (BRITO, 1992: fig. 5; BOGAN *et al.*, 2011: fig. 6). Le cas des Pycnodontiformes est incertain. Ils possèdent souvent un ou plusieurs supraoccipitaux dermiques. Certains pensent qu'il y a aussi, chez ces poissons, un supraoccipital d'origine endochondrale (NURSALL, 1999a: fig. 22), tandis que d'autres estiment que l'os concerné est un supraotique et pas un véritable supraoccipital (MAISEY, 1999; MACHADO, 2008: figs 2B, 8).
- (4) Le carré est dépourvu de processus quadratique ossifié. Ce processus quadratique est l'une des apomorphies majeures servant à définir aujourd'hui le groupe des Teleostei, y compris les "Pholidophoriformes" (ARRATIA & SCHULTZE, 1991; ARRATIA, G., 1999, 2000; entre autres).
- (5) Le carré et le symplectique sont tous deux articulés avec la mandibule. Cette double articulation est un caractère primitif chez les néoptérygiens. Elle se rencontre chez les Amiiformes (PATTERSON, 1973: fig. 20A-D; GRANDE & BEMIS, 1998: nombr. figs; entre autres), les Pycnodontiformes (KRIWET, 2005: fig. 22A-C; entre autres) et les Aspidorhynchiformes (BRITO, 1988: figs 2, 3). Chez les "Pholidophoriformes" et les téléostéens "classiques", l'articulation se fait uniquement par le condyle du carré et le symplectique n'y est plus impliqué. Le cas des Pachycormiformes est particulier puisque l'articulation est réalisée par le seul carré (MAINWARING, 1978: fig. 9a,c) mais que le symplectique, réduit à une courte baguette osseuse, peut parfois se souder au carré (PATTERSON, 1973: fig. 18). Ce net raccourcissement du symplectique des Pachycormiformes explique peut-être le fait que, chez ces poissons, l'os concerné ne touche plus la mandibule.

- (6) *Ligulella* ne montre pas d'encoche leptolépide sur le bord oral du dentaire. Cette encoche n'est pas non plus présente chez les Pachycormiformes (MAINWARING, 1978: fig. 4; LAMBERS, 1988: fig. 1; entre autres). Elle s'ébauche chez *Catervariolus*, le plus primitif des "Pholidophoriformes" (TAVERNE, 2011b: figs 27, 28), et est pleinement développée chez les autres "Pholidophoriformes" (NYBELIN, 1966: pl. 15, figs 5-7; ZAMBELLI, 1978: fig. 5, 1980a: fig. 5B, 1980b: fig. 5B; TAVERNE, 2011a: fig. 8) ainsi que chez quelques téléostéens "classiques" archaïques. Les Aspidorhynchiformes et les Pycnodontiformes ne présentent pas d'encoche leptolépide à la mandibule mais celle-ci est très spécialisée chez ces deux ordres.
- (7) On n'observe pas d'épineux ossifiés. Ces arêtes ne sont pas non plus connues chez les holostéens, les Pachycormiformes, les Aspidorhynchiformes ou les Pycnodontiformes. En revanche, de longs et fins épineux ossifiés sont soudés aux arcs neuraux des vertèbres abdominales chez les "Pholidophoriformes" (LUND, 1966: figs 1, 2; SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 17D; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 9C; TAVERNE, 2011b: fig. 43) et ces mêmes arêtes se retrouvent chez la plupart des téléostéens.
- (8) Au niveau du squelette caudal, on observe que les derniers arcs neuraux sont transformés en uroneux fins et allongés. C'est là un caractère homoplasique qui s'est réalisé plusieurs fois et de manière indépendante chez les actinoptérygiens les plus évolués. On retrouve ainsi des uroneux allongés chez les Pachycormiformes (PATTERSON, 1973: fig. 19; MAINWARING, 1978: fig. 28; ARRATIA & LAMBERS, 1996: figs 3A, 4B, 8B, 11). Chez les Aspidorhynchiformes, certaines espèces, mais pas toutes, possèdent également des uroneux allongés (ARRATIA & LAMBERS, 1996: fig. 15; TAVERNE, 1998: fig. 3; BRITO, 1999: figs 1B, 3B). Il en va de même chez les "Pholidophoriformes", où l'on trouve de nombreuses formes qui exhibent des uroneux allongés (PATTERSON, 1968: fig. 6, 1973: figs 15, 17; TAVERNE, 2011a: fig. 17, 2011b: fig. 50; entre autres).

Les caractères (1) et (8) montrent que *Ligulella* se situe au moins au niveau des Pachycormiformes, tandis que les caractères (2) et (3) attestent que le poisson congolais est plus évolué que les Pachycormiformes. Le caractère (6) indique que *Ligulella* est moins spécialisé que les "Pholidophoriformes". Les caractères (4), (5) et (7) confirment que *Ligulella* n'a pas encore atteint le stade des "Pholidophoriformes" ni, a fortiori, celui des

téléostéens "classiques" (= *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830) et les formes plus évoluées).

On peut donc en conclure que *Ligulella* occupe une position intermédiaire entre les Pachycormiformes et les "Pholidophoriformes" dans l'arbre évolutif des actinoptérygiens.

D'autre part, il est clair aussi que le fossile congolais n'appartient ni aux Aspidorhynchiformes ni aux Pycnodontiformes, deux ordres d'halécostomes évolués mais très spécialisés. Il est donc logique d'élever la famille des Ligulellidae au rang d'ordre des Ligulelliformes, un ordre monofamilial et monogénérique nouveau et qui est, dès lors, comme la famille, défini par les caractères de son unique genre.

## Remerciements

J'exprime ma vive gratitude au Dr. Daniel Baudet, conservateur de la collection de fossiles du Département de Géologie et Minéralogie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren), pour m'avoir permis d'étudier le matériel qui fait l'objet de la présente note. Ma reconnaissance va également 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, pour leur aide technique, ainsi qu'à Monsieur Wilfried Miseur, également de l'Institut, qui est l'auteur des photographies qui illustrent l'article. Je remercie enfin mon collègue le Dr. Jean Gaudant qui a bien voulu lire et commenter mon manuscrit.

## Liste des abréviations des figures du texte

AN: angulaire  
 ANT: antorbitaire  
 APTE: autoptérotique  
 BO: basioccipital  
 BRSTG: rayons branchiostèges  
 CHY a., p.: cératohyal antérieur, postérieur  
 CLA: clavicule  
 CLT: cleithrum  
 COR-SCA: bloc scapulo-coracoïde  
 DETH: dermethmoïde (= rostral)  
 DN: dentaire  
 DPTE: dermoptérotique  
 DSPH: dermosphénotique  
 EC: écaille  
 EC f. d. v.: écaille faîtière dorsale, ventrale  
 ECPT: ectoptérygoïde  
 ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde)  
 EPI: épiotique (= épioccipital)  
 FR: frontal  
 FU b.: fulcre basilaire  
 FU fr.: fulcre frangeant  
 GU: plaque gulaire  
 HCLT: hypercleithrum (= supracleithrum)

HEM: arc hémal (= hémarcual)  
 HEMAP: hémaphyse (= parapophyse)  
 HEMEP: hémépine (= hémacanthé)  
 HY 1-3: hypuraux 1 à 3  
 IHY: interhyal  
 IOP: interoperculaire  
 IORB 1-5: infraorbitaires 1 à 5  
 LDETH: latérodermethmoïde  
 LEP: lépidotriche  
 LETH: ethmoïde latéral  
 MPT: métaptérygoïde  
 MX: maxillaire  
 NA: nasal  
 NEUR: arc neural (= neurarcual)  
 NEUREP: neurépine (= neuracanthé)  
 OP: operculaire  
 OSPH: orbitosphénoïde  
 PA: pariétal  
 PCLT 1-2: postcleithra 1 et 2  
 PMX: prémaxillaire  
 POP: préoperculaire  
 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  
 SN: supraneural (= prédorsal)  
 SOC: supraoccipital  
 SOP: sous-operculaire  
 SORB: supraorbitaire  
 SPH: sphénotique (= autosphénotique)  
 ST: supratemporal (= extrascapulaire)  
 SY: symplectique  
 U1a., p.: vertèbres urales 1 antérieure et postérieure  
 U2-7: vertèbres urales 2 à 7  
 UR: uroneuraux  
 V: vertèbre  
 VO: vomer  
 c. ant.: commissure sensorielle antorbitaire  
 c. circ.: canal sensoriel orbitaire (= infraorbitaire)  
 c. ext: commissure sensorielle extrascapulaire  
 c. m.: canal sensoriel mandibulaire  
 c. ot.: canal sensoriel otique (= postorbitaire)  
 c. pa.: commissure sensorielle pariétale  
 c. pop.: canal sensoriel préoperculaire  
 c. sorb.: canal sensoriel supraorbitaire  
 f. I: foramen du nerf olfactif (I)  
 f. hyom.: fossette articulaire du neurocrâne pour l'hyomandibulaire  
 f. t. h. VII.: foramen du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII)  
 f. v. j. - a. o: foramen de la veine jugulaire ou de l'artère orbitaire ou des deux vaisseaux circulatoires réunis

## 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., 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 265-334.
- 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. & LAMBERS, P., 1996. The caudal skeleton of pachycormiforms: parallel evolution. In: ARRATIA, G. & VIOHL, H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleocology*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 191-218.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 1991. The palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, **208**: 1-81.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 2007. *Eurycormus* – *Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. *Fossil Record*, **10** (1): 17-37.
- BOGAN, S., TAVERNE, L. & AGNOLIN, F.L., 2011. Description of a new aspidorhynchid fish, *Belonostomus lamarquensis* sp. nov. (Halecostomi, Aspidorhynchiformes), from the continental Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 235-245.
- BRITO, P. M., 1988. La structure du suspensorium de *Vinctifer*, poisson actinoptérygien mésozoïque: remarques sur les implications phylogénétiques. *Geobios*, **21** (6): 819-823.
- BRITO, P. M., 1992. L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Brésil. *Annales de Paléontologie (Vertébrés – Invertébrés)*, **78** (3): 129-157.
- BRITO, P. M., 1999. The caudal skeleton of aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi): phylogenetic implications. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 249-264.
- 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.
- GRANDE, L., 2010. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of *Holosteï. Copeia*, supplementary issue, **10** (2A): 1-871.
- 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.
- KRIWET, J., 2005. A comprehensive study of the skull and dentition of pycnodont fishes. *Zitteliana*, **A15**: 135-188.
- LAMBERS, P., 1988. *Orthocormus teyleri* nov. sp., the first pachycormid (Pisces, Actinopterygii) from the Kimmeridge lithographic limestone at Cerin (Ain), France; with remarks on the genus *Orthocormus* Weitzel. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, series B*, **91** (4): 369-391.
- 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<sup>e</sup> série*, **63** (12): 941-965.
- LUND, R., 1966. Intermuscular bones in *Pholidophorus bechei* from the Lower Lias of England. *Science*, **152** (3720): 348-349.
- MACHADO, L.P., 2008. The braincase of *Neoprosclinetes penalvai* (Pycnodontiformes, Pycnodontidae). In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M.V.H. (eds), *Mesozoic Fishes 4. Homology and Phylogeny*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 167-180.
- MAINWARING, A.J., 1978. Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, a family of Mesozoic fossil fishes. Ph. D. thesis (unpublished), University of London: 1-162.
- MAISEY, J.G., 1999. The supraotic bone in neopterygian fishes (Osteichthyes, Actinopterygii). *American Museum Novitates*, **3267**: 1-52.
- NURSALL, J.R., 1999a. The family +Mesturidae and the skull of pycnodont fishes. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 153-188.
- NURSALL, J. R., 1999b. The pycnodontiform bauplan: the morphology of a successful taxon. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 189-214.
- 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.
- SCHAEFFER, B. & PATTERSON, C., 1984. Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *American Museum Novitates*, **2796**: 1-86.
- 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., 1998. Les poissons crétacés de Nardo. 6°. *Belonostomus* sp. (Aspidorhynchidae) et considérations sur les relations entre les Aspidorhynchiformes et les téléostéens (Pisces, Actinopterygii). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **22**: 275-290.
- 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., 2011a. Ostéologie et relations phylogénétiques de *Steurbaulichthys* ("Pholidophorus") *aequatorialis* gen. nov. (Teleostei, "Pholidophoriformes") du Jurassique moyen de Kisangani en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 129-173.

TAVERNE, L., 2011b. 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.

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.

Louis TAVERNE

Résidence « Les Platanes »

Boulevard du Souverain, 142 (Boîte 8)

B-1170 Bruxelles, Belgique

E-mail: louis.taverne@gmail.com

Typescript submitted: May 24, 2011

Revised typescript received: October 4, 2011

