

# Les Ichthyodectidae (Teleostei, Ichthyodectiformes) des schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur) de Guinée Équatoriale et du Gabon

Ichthyodectidae (Teleostei, Ichthyodectiformes) from the Aptian (Lower Cretaceous) bituminous shales of Equatorial Guinea and Gabon

par Louis TAVERNE

TAVERNE, L., 2010 – Les Ichthyodectidae (Teleostei, Ichthyodectiformes) des schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur) de Guinée Équatoriale et du Gabon. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **80**: 115-143, 24 figs, Brussels, October 31, 2010 – ISSN 0374-6291.

## Résumé

L'ostéologie et les relations phylogénétiques de trois ichthyodectidés des schistes bitumineux de l'Aptien de Guinée Équatoriale et du Gabon sont étudiés. La première espèce était déjà connue sous le nom de *Chirocentrites guinensis*. Cette espèce est valable mais son squelette montre qu'elle appartient non pas à *Chirocentrites* mais à *Chiomystus*, un genre caractérisé par des rayons pectoraux élargis et branchus et un axe vertébral court. Les différences entre *Chiomystus* et *Cladocyclus* sont soulignées pour démontrer la validité de *Chiomystus*. La deuxième espèce n'est connue que par quelques fragments crâniens, en particulier les mâchoires. Elle est nouvelle et représente un nouveau genre, *Africathrissops weileri*, qui paraît primitif et proche de *Thrissops*. Sa fossette d'articulation pour le carré est formée par le rétroarticulaire et l'articulaire sans participation de l'angulaire. La troisième espèce est inédite et représente aussi un nouveau genre, *Verraesichthys bloti*, caractérisé également par un squelette axial court mais son crâne et sa ceinture scapulaire diffèrent nettement de ceux de *Chiomystus*. Le squelette caudal d'un ichthyodectidé indéterminé mais évolué est également décrit.

**Mots-clefs:** Teleostei, Ichthyodectidae, *Chiomystus guinensis*, *Africathrissops weileri* gen. et sp. nov., *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov., ostéologie, phylogénie, Crétacé inférieur, Aptien, Guinée Équatoriale, Gabon, Afrique.

## Abstract

The osteology and the phylogenetic relationships of three ichthyodectids from the Aptian bituminous shales of Equatorial Guinea and Gabon are studied. The first species was already known as *Chirocentrites guinensis*. It is a valid species but its skeleton shows that it does not belong to *Chirocentrites* but to *Chiomystus*, a genus characterized by its enlarged and branched pectoral rays and a short vertebral axis. The differences between *Chiomystus* and *Cladocyclus* are brought to light to demonstrate the validity of *Chiomystus*. The second species is only known by

some cranial fragments, particularly the jaws. It is a new genus and species, *Africathrissops weileri*, which seems primitive and close to *Thrissops*. Its articulation facet for the quadrate is formed by the retroarticular and the articular without a participation of the angular. The third species *Verraesichthys bloti* is new and represents a new genus too, also characterised by a short axial skeleton, but its skull and its pectoral girdle strongly differ from those of *Chiomystus*. The caudal skeleton of an unnamed but specialised ichthyodectid is also described

**Keywords:** Teleostei, Ichthyodectidae, *Chiomystus guinensis*, *Africathrissops weileri* gen. and sp. nov., *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov., osteology, phylogeny, Lower Cretaceous, Aptian, Equatorial Guinea, Gabon, Africa.

## Introduction

L'ichthyofaune marine des schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur, série de Cocobeach) de Guinée Équatoriale et du Gabon a déjà suscité une abondante littérature (EASTMAN, 1911; WEILER, 1922a, b, 1961; ARAMBOURG & SCHNEEGANS, 1935; TAVERNE, 1969, 1974, 1975b, 1976, 1997a; CASIER & TAVERNE, 1971; GAYET, 1989) sans avoir cependant jusqu'ici fait l'objet d'une étude générale approfondie.

WEILER (1922a: 149-152) fut le premier à décrire et figurer un ichthyodectidé provenant de cette région et appartenant à ce gisement. Il le nomma *Chirocentrites ? guinensis*. Il s'agissait d'un unique spécimen dépourvu de tête, long d'environ 30 centimètres (ibid.: fig. 1) et qui avait été découvert à Ibando, petite localité proche de Bata en Guinée Équatoriale (Fig. 1). Le squelette axial comportait 48 vertèbres, dont 23 abdominales et 25 caudales. On comprend dès lors le doute de l'auteur quant à l'attribution générique de ce fossile puisque les autres espèces rapportées à cette époque au genre *Chirocentrites* HECKEL, 1849 comptaient entre 61 et 64 vertèbres (HECKEL, 1850, 1856 ; TAVERNE, 2008), soit nettement plus que la nouvelle forme africaine.

Ce nombre de 48 vertèbres est extrêmement bas pour un ichthyodectidé. Les autres membres de la famille en possèdent plus de 50 et même très souvent plus de 60. Seuls deux genres sud-américains *Chiromystus* COPE, 1885 et *Itaparica* DA SILVA SANTOS, 1986 ne dépassent pas les 50 vertèbres. Le premier compte 46 à 50 vertèbres (SCHAEFFER, 1947: 15-16; DA SILVA SANTOS, 1949: 7), le second n'en possède que 40 (ibid., 1949: 10). Un autre élément aurait dû orienter WEILER vers *Chiromystus*. Le premier rayon pectoral des ichthyodectidés est élargi et souvent pointu ou pointu antérieurement et branchu postérieurement, les autres rayons restant normaux. Chez plusieurs genres sud-américains, l'élargissement porte sur les deux ou trois premiers rayons et ils sont tous branchus, y compris le premier (DA SILVA SANTOS, 1950: pl. 3, fig. 1; BLANCO-PINON & ALVARADO-ORTEGA, 2007: fig. 3; entre autres). Chez *Chiromystus*, ce sont les quatre à cinq premiers rayons pectoraux et ventraux qui s'élargissent de façon considérable et qui sont tous branchus à leur extrémité distale et dépourvus ou quasi dépourvus de segmentation (JORDAN, 1910: pl. 9, fig. 15, pl. 12; SCHAEFFER, 1947: pl. 3, fig. 2; DA SILVA SANTOS, 1949: pl. 2, fig. 1, pl. 4, fig. 3). Or, ce caractère si particulier se retrouve sur l'exemplaire holotype de "*Chirocentrites*" *guinensis* (WEILER, 1922a: fig. 1), lequel doit donc être rapporté à *Chiromystus*. L'espèce africaine est cependant nouvelle, ainsi que nous le

verrons plus loin. L'holotype concerné est aujourd'hui perdu, probablement détruit ou volé durant la Seconde Guerre mondiale (Dr. Jürgen Kriwet, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, lettre du 8 juillet 2008; Dr. Angela Ehling, Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin, lettre du 28 août 2008).

Beaucoup plus tard, WEILER (1961) étudia d'autres restes d'ichthyodectidés découverts dans ces schistes bitumineux aptiens à Cocobeach, à l'extrême nord de la côte atlantique du Gabon, sur le Rio Congué qui marque la frontière avec la Guinée Équatoriale (Fig. 1). Il s'agissait de fragments crâniens, d'un morceau de ceinture scapulaire et de la région caudale d'un poisson qui, entier, devait dépasser 50 centimètres de longueur. Les mâchoires étaient ornées de fortes dents à base beaucoup plus large que chez aucun autre ichthyodectidé connu (ibid.: fig. 1). L'auteur attribua ces pièces à *Chirocentrites guinensis* WEILER, 1922, convaincu, mais à tort, qu'elles appartenaient à la même espèce que le spécimen d'Ibando qu'il avait décrit bien des années auparavant. Il n'émettait à nouveau aucun argument ostéologique pour justifier son choix du genre *Chirocentrites*. Ce matériel, qui fut jadis la propriété de la société pétrolière Shell, est également perdu (Mr Bruno Rosenthal, Shell, France, lettres des 22 juillet et 2 septembre 2008).

Par la suite, BARDACK (1965: 36) a mis *Chiro-*

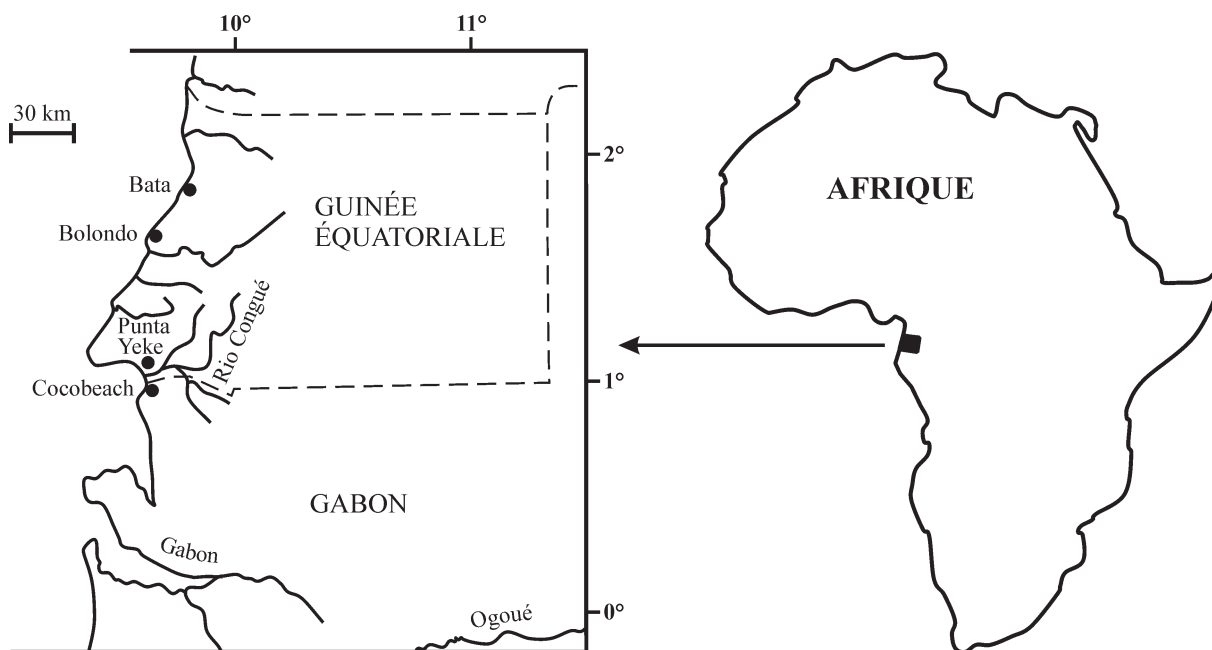


Fig. 1 – Carte de Guinée Équatoriale et du nord-ouest du Gabon montrant les différents sites où les ichthyodectidés fossiles ont été trouvés.

Fig. 1 – Map of Equatorial Guinea and northwest Gabon showing the different sites having yielded fossil ichthyodectids.

*centrites guinensis* en synonymie de *Proportheus kameruni* JAEKEL, 1909, un autre ichthyodectidé provenant du Turonien de Mamfe, au Cameroun. Toutefois, l'espèce camerounaise possède des dents longues et étroites ainsi qu'un maxillaire nettement plus large à l'avant qu'à l'arrière (JAEKEL, 1909: pl. 1). Ce sont là des mâchoires qui diffèrent totalement de celles rapportées à *Ch. guinensis* par WEILER (1961: fig. 1). Cette mise en synonymie ne paraît donc pas justifiée. Aujourd'hui, le genre *Proportheus* JAEKEL, 1909 est généralement considéré comme synonyme de *Cladocyclus* AGASSIZ, 1841 (PATTERSON & ROSEN, 1977: 90; TAVERNE, 1986: 45).

Plus tard encore, CASIER & TAVERNE (1971: 20) ont reconnu trois espèces différentes d'ichthyodectidés dans du matériel fossile récolté par la Spanish Gulf Oil Company à la fin des années 1950 dans les terrains de l'Aptien de Guinée Équatoriale et du Gabon, matériel devenu depuis la propriété du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren). A l'époque, ces trois ichthyodectidés n'ont pas été déterminés de façon plus précise.

Une première espèce montre un neurocrâne assez court et des mâchoires prognathes. Elle comporte moins de 50 vertèbres et ses quatre ou cinq premiers rayons pectoraux et ventraux sont extrêmement larges. Il s'agit là assurément de l'espèce décrite sous le nom de *Chirocentrites ? guinensis* par WEILER (1922a).

Une deuxième espèce possède les énormes dents à base large caractéristiques du spécimen également attribué mais erronément à *Ch. guinensis* par WEILER (1961: fig. 1). Il s'agit cette fois d'un nouveau genre.

Une troisième espèce montre un neurocrâne assez long, une fente buccale plus horizontale et des mâchoires moins prognathes. Elle comporte également moins de 50 vertèbres mais ne présente que le premier rayon pectoral fortement élargi. Il s'agit d'un second nouveau genre.

Par la suite, j'ai identifié dans ce matériel une quatrième espèce représentée par un unique squelette caudal qui montre certains caractères spécialisés.

L'objet du présent article est de décrire ces quatre espèces, d'en montrer la validité et de les situer dans la phylogénie des Ichthyodectidae telle que TAVERNE (2008: fig. 8) l'a récemment proposée.

Rappelons également que cette famille de téléostéens fossiles comptent, outre *Proportheus kameruni*, *Chiromystus guinensis* et les deux nouveaux genres, deux autres représentants en Afrique, *Heckelichthys vexillifer* (HECKEL, 1856) et *Cladocyclus pankowskii* FOREY & CAVIN, 2007, tous deux du Cénomaniens du Maroc (ARAMBOURG, 1954; TAVERNE, 1986, 2008;

FOREY & CAVIN, 2007). L'ichthyodectidé évolué représenté par un unique squelette caudal doit également être ajouté à cette liste.

## Matériel et méthode

Le matériel ci-dessous étudié est conservé dans les collections paléontologiques du Département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC), à Tervuren, Belgique. Son examen a été fait au moyen d'un stéréomicroscope Leica MZ 8 muni d'une chambre claire. L'observation de certains détails ostéologiques a parfois été améliorée par une aspersion d'éthanol et par un éclairage en lumière rasante. L'étude de certaines parties des crânes et des squelettes caudaux a quelquefois été complétée par la réalisation et l'observation d'empreintes positives en pâte à modeler. Les dessins des figures ont été réalisés par l'auteur.

## Paléontologie systématique

Division Teleostei MÜLLER, 1846  
 Super-ordre Osteoglossomorpha  
 GREENWOOD *et al.*, 1966  
 Ordre Ichthyodectiformes  
 BARDACK & SPRINKLE, 1969  
 Sous-ordre Ichthyodectoidei ROMER, 1966  
 Famille Ichthyodectidae CROOK, 1892  
 Genre *Chiromystus* COPE, 1885

*Espèce-type: Chiromystus mawsoni* COPE, 1885

### *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922) Figs 2- 12

1922 – *Chirocentrites ? guinensis* nov. sp. - in WEILER, 1922a: 149 (non *Chirocentrites guinensis* WEILER, in WEILER, 1961: 192).

*Néotype* (l'holotype étant perdu)  
 MRAC RG 17224, un spécimen incomplet (Fig. 2), long de 30 cm, provenant de Punta Yeke (Fig. 1) en Guinée Équatoriale et comprenant une grande partie de la tête, bien conservée, la région abdominale ainsi que le début de la région caudale.

*Autre matériel*  
 MRAC RG 17206, un spécimen incomplet (Fig. 3),

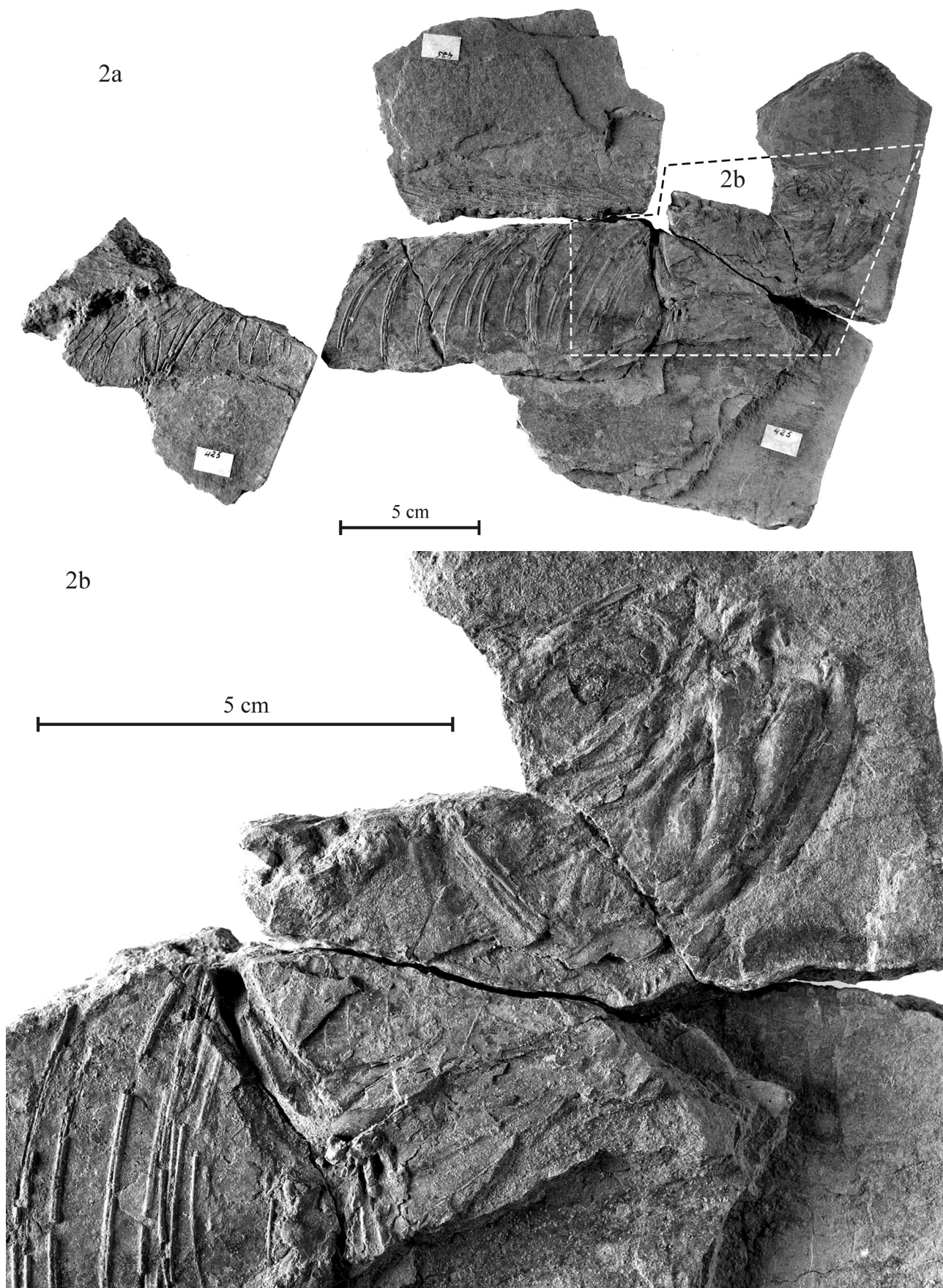


Fig. 2 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). (2a): le néotype MRAC RG 17224. (2b): la tête du même.

Fig.2 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). (2a): the neotype MRAC RG 17224. (2b): head of the same specimen.

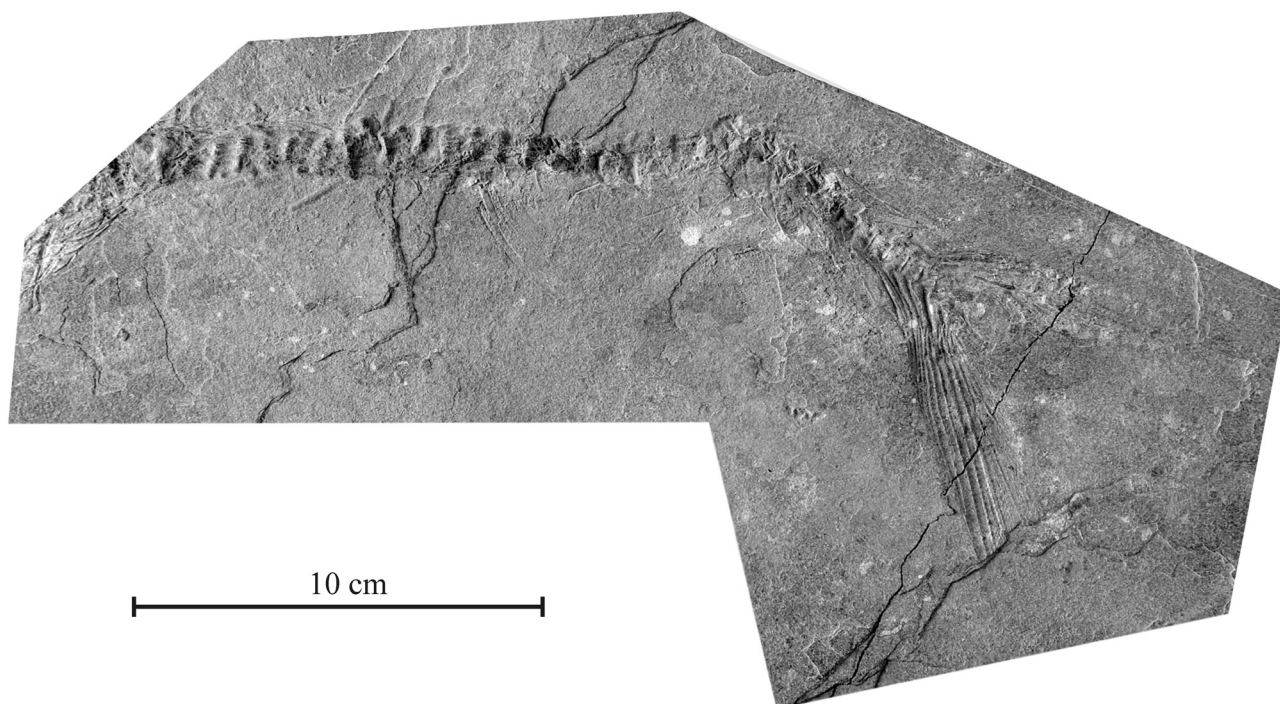


Fig. 3 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Spécimen MRAC RG 17206.

Fig. 3 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Specimen MRAC RG 17206.

vu de droite, long de 26 cm, auquel manque la tête et le début de la région abdominale et provenant de Cocobeach au Gabon.

MRAC RG 17208, un spécimen incomplet, vu de droite, provenant de Cocobeach au Gabon. La partie antérieure, longue de 17 cm, montre un morceau de la tête et de la région abdominale. La partie postérieure, longue de 4 cm, montre le squelette caudal.

MRAC RG 17250, un spécimen incomplet, long de 22 cm, comprenant la région occipitale, une partie du squelette axial (32 vertèbres) et un morceau de

nageoire pelvienne, provenant de Bolondo en Guinée Équatoriale.

MRG RG 18519, un spécimen incomplet, vu de gauche, dépourvu de tête et de queue, provenant de Bolondo en Guinée Équatoriale.

#### *Formation et localité*

Schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur, série de Cocobeach) de Punta Yeke et de Bolondo, Guinée Équatoriale, et de Cocobeach, Gabon, Afrique (Fig. 1).

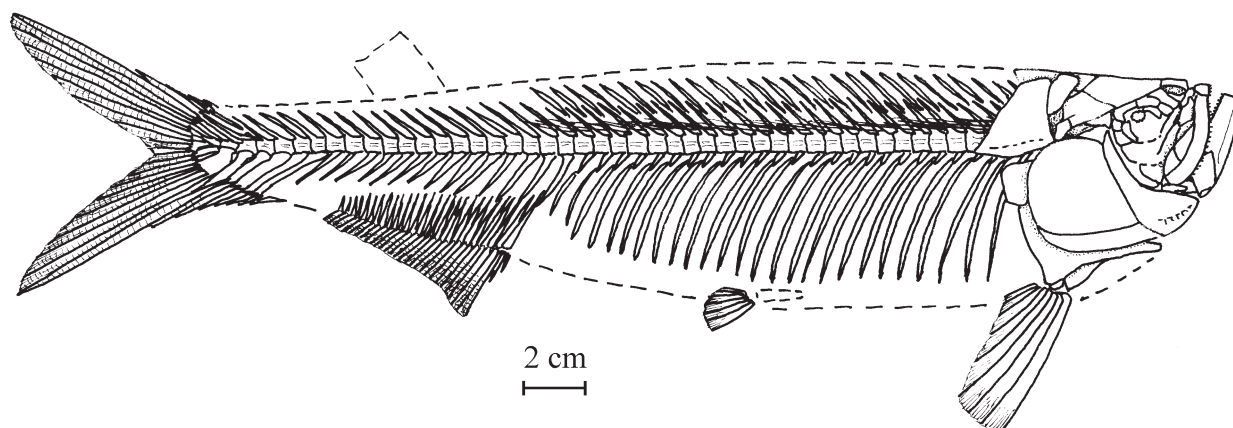


Fig. 4 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Reconstitution d'après l'ensemble des spécimens. L'échelle se rapporte au néotype MRAC RG 17224.

Fig. 4 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Reconstruction based on the totality of available specimens. The scale refers to the neotype MRAC RG 17224.

*Diagnose éméndée*

*Chiromystus* caractérisé par (1) de très petites dents coniques aux mâchoires, (2) les quatrième et cinquième infraorbitaires étroits, (3) un squelette axial comportant 49 (28 + 21) vertèbres, (4) la présence d'un unique épural allongé surplombant l'arc neural de la vertèbre préurale 1, lequel est dépourvu de neurépine [ce caractère est probablement commun aux autres espèces du genre mais leur squelette caudal n'est pas connu], (5) une nageoire anale comptant une trentaine de rayons, (6) un premier hypural dont la tête articulaire élargie s'étend sur toute la face ventrale de la vertèbre urale 1 et (7) un deuxième hypural dont la tête articulaire réduite est rejetée entre les vertèbres urale 1 et urale 2.

*Ostéologie**Le crâne (Figs 5-7)*

La région antérieure du crâne est bien conservée chez le néotype, tandis que le spécimen RG 17208 n'en montre que la partie postérieure et en partie sous forme d'empreintes. La tête est courte et, si l'on se réfère à ces deux exemplaires, le neurocrâne semble plutôt petit en proportion du crâne entier, vu le développement important du splanchnocrâne et de la région operculaire. Le profil frontal se situe dans la prolongation du bord dorsal du corps. Les mâchoires sont fortement

prognathes.

Le méséthmoïde est un os massif, constitué par la fusion du rostral dermique et du supraéthmoïde d'origine endochondrale. L'extrémité antérieure du méséthmoïde s'orne d'une paire de petits processus latéraux. L'éthmoïde latéral est vaste et descend du frontal jusqu'au parasphénoïde. L'éthmoïde latéro-basal (= ethmopalatin) est bien développé quoique pas très grand. Il est large à sa base, qui est légèrement convexe, et effilé à son sommet, lequel n'atteint pas le niveau du frontal. La fosse nasale se creuse entre le méséthmoïde, l'éthmoïde latéral et l'éthmoïde latéro-basal. Les nasaux ne sont pas conservés. Des fragments d'un vomer allongé et qui paraît édenté s'observent sur le néotype.

Les frontaux sont triangulaires, étroits à l'avant, larges à l'arrière où ils ne dépassent que de peu le niveau de la limite postérieure de l'orbite. Seule la pointe antérieure du pariétal médian est visible chez le néotype. Le sphénotique, le ptérotique, l'intercalaire, une petite partie de l'épiotique et du supratemporal se voient sur l'exemplaire MRAC RG 17208. Le supraoccipital n'est pas conservé sur le néotype et est caché par le supratemporal et le posttemporal sur le spécimen MRAC RG 17208. En revanche, la région dorso-occipitale a laissé une empreinte avec des traces

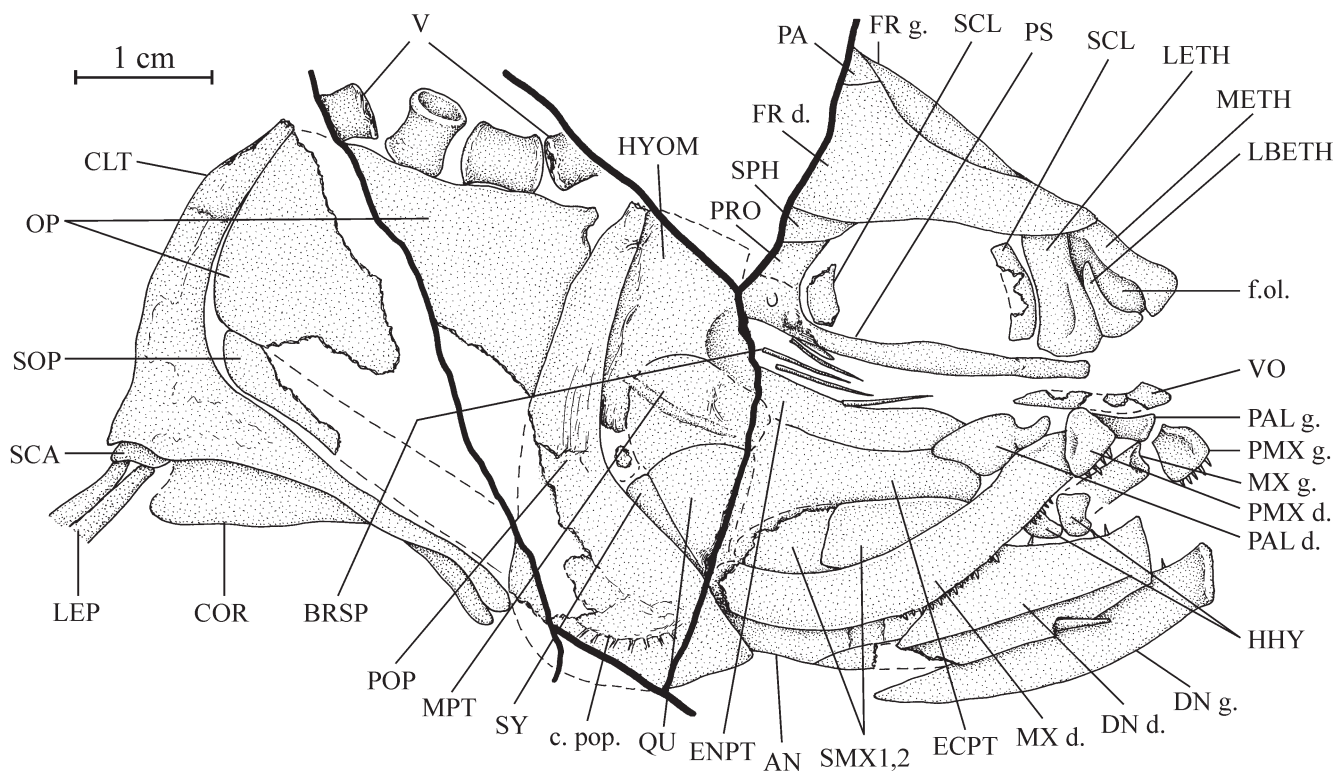


Fig. 5 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Crâne partiel du néotype MRAC RG 17224.

Fig. 5 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Partial skull of the neotype MRAC RG 17224.

osseuses chez le spécimen MRAC RG 17250. On y voit le pariétal impair, le supraoccipital orné d'une longue crête médiane ainsi qu'un petit morceau du ptérotique et de l'épiotique. Le sphénotique est assez grand, plus long que haut et il est orné d'un petit processus postorbitaire ventral pointu. Le ptérotique est vaste, triangulaire, pointu à l'avant et plus large à l'arrière. L'intercalaire est massif, articulé avec le ptérotique et s'observe clairement sur la face latérale du crâne. Le sphénotique, le ptérotique et l'intercalaire forment la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire. Les canaux sensoriels supraorbitaire et otique ne sont pas visibles. Le supratemporal est bien développé et plus haut que large.

L'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde ne sont pas connus. La fenêtre interorbitaire est vaste. Le parasphénoïde est une longue et épaisse tige osseuse édentée qui porte un processus basiptyrogoïde. La partie la plus antérieure du prootique est conservée chez le néotype. Le basioccipital et les exoccipitaux ne sont pas visibles.

L'arc palato-carré droit est presque complet chez le

néotype. Le palatin est massif mais assez court, pointu vers l'arrière et édenté. Sa partie antérieure s'amincit fortement et forme deux petites facettes articulaires situées au même niveau, l'une ventrale pour le maxillaire, l'autre dorsale pour l'ethmoïde latéro-basal. L'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde sont allongés et semblent, eux aussi, édentés. Vers l'avant, les deux os encadrent la partie postérieure pointue du palatin. Vers l'arrière, l'ectoptérygoïde s'élargit fortement, ce qui n'est pas le cas de l'entoptérygoïde. Le métaptérygoïde est bien développé. Le carré est triangulaire.

Le prémaxillaire est court, triangulaire, garni d'un petit processus ascendant médian et il porte cinq petites dents coniques. La face interne de l'os se creuse d'une légère fossette pour la tête articulaire du maxillaire. Le maxillaire est long, courbe et son extrémité antérieure est un peu moins large que le reste de l'os. Le bord oral porte une rangée de très petites dents pointues. Il y a deux vastes supramaxillaires, l'antérieur étant un peu plus allongé que le postérieur.

La mâchoire inférieure est imparfaitement connue. Son articulation avec le carré se situe au niveau de

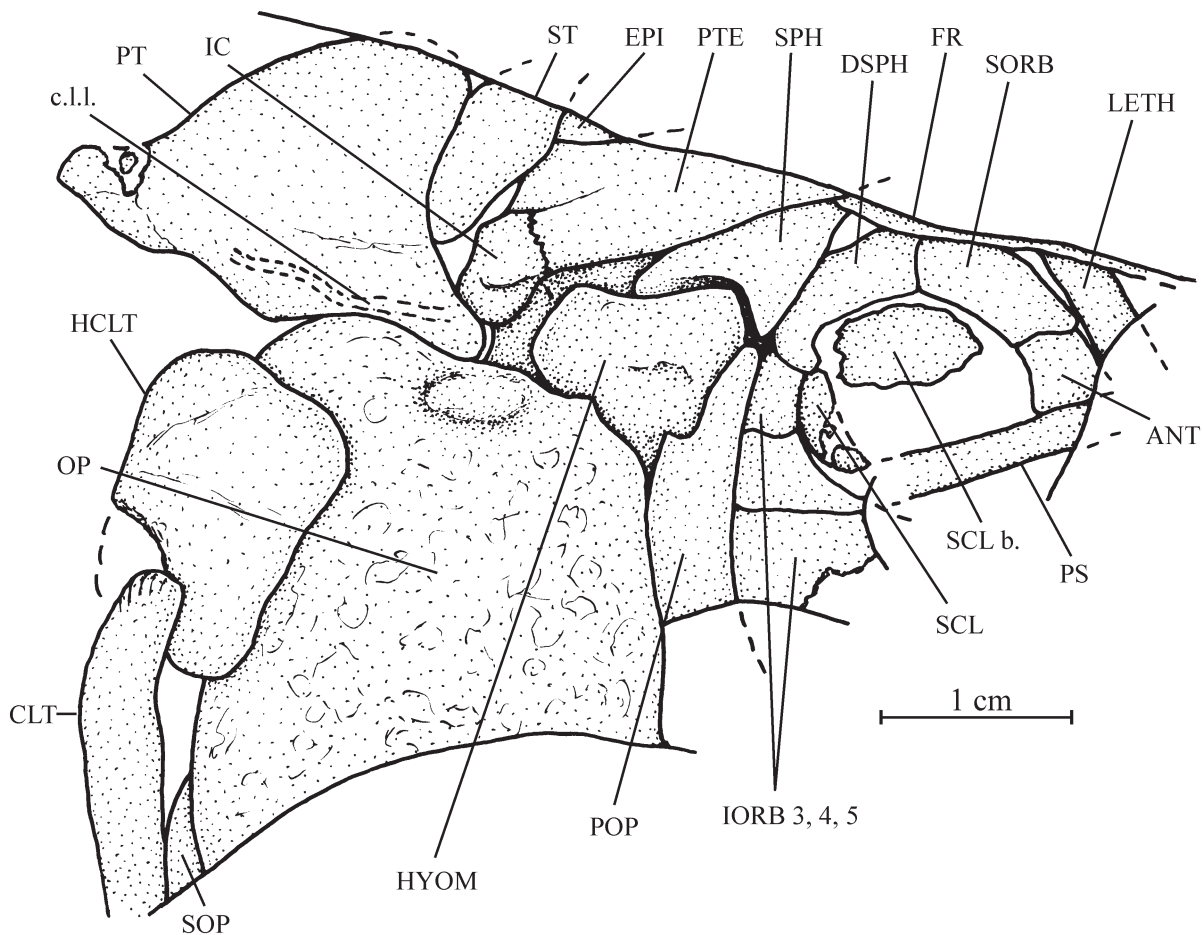


Fig. 6 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Crâne partiel du spécimen MRAC RG 17208.

Fig. 6 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Partial skull of specimen MRAC RG 17208.

l'arrière de l'orbite. Le dentaire est allongé et divisé en deux branches. Il est assez étroit au niveau symphysaire mais s'élargit progressivement vers l'arrière. Le coin ventral de cette symphyse forme une petite pointe. Sa face externe s'orne d'une longue gouttière horizontale dominée par une crête. Cela marque probablement le passage du canal sensoriel mandibulaire dans la profondeur de l'os. Le bord oral est orné de très petites dents du même type que celles du maxillaire. Les os de la mâchoire supérieure cachent l'éventuel processus coronoïde. La partie ventrale de l'angulaire se voit en dessous du maxillaire. La face interne de la mandibule n'est pas accessible. On ignore donc quels os composaient la fossette d'articulation pour le carré.

Les os circumorbitaires ne sont pas conservés chez le néotype. En revanche, l'antorbitaire, le supraorbitaire, les trois infraorbitaires postérieurs et le dermosphénotique sont visibles en empreintes sur le spécimen RG 17208. L'antorbitaire est petit et accolé au supraorbitaire qui est court mais large. Le troisième infraorbitaire est vaste. Le quatrième est large à sa base mais se rétrécit fortement dans sa partie supérieure. Le cinquième est très étroit. Le dermosphénotique est long, large et articulé avec le supraorbitaire. Le néotype montre les os sclérotiques antérieur et postérieur ainsi que l'œil sous forme d'une grande trace charbonneuse ronde. L'os sclérotique postérieur se voit également sur l'exemplaire MRAC RG 17208 qui montre aussi un vaste os sclérotique basal plus ou moins ovale et au pourtour irrégulier situé dans le fond de l'orbite.

Le préoperculaire est divisé en deux branches, l'une ventrale, courte mais très large, l'autre dorsale plus longue mais aussi plus étroite. Le canal sensoriel préoperculaire s'observe sur la branche inférieure de l'os où il émet sept canalicules secondaires ventraux. L'operculaire est très vaste et plus long que haut. Seule la partie postérieure du sous-operculaire est visible sur le néotype. L'interoperculaire et les rayons branchiostèges ne sont pas conservés.

#### *Le squelette hyoïdéo-branchial* (Fig. 5)

L'exemplaire MRAC RG 17208 montre que la tête condylaire de l'hyomandibulaire est large et divisée en deux parties, l'une antérieure qui s'articule sur le sphénotique et l'autre postérieure articulée avec le ptérotique et l'intercalaire. Le reste de l'os s'observe chez le néotype MRAC RG 17224. Il y a une vaste aile antérieure qui surplombe entièrement le métaptérygoïde et une très courte branche ventrale comprise entre le préoperculaire et le métaptérygoïde. Le *processus opercularis* n'est pas visible. Le symplectique longe ventralement le carré. Deux hypohyaux se voient juste

au-dessus du dentaire droit du néotype. Sur ce spécimen, on remarque un os plat, fin et pointu qui s'insinue entre les deux dentaires. Il s'agit peut-être de l'extrémité antérieure de l'urohyal. Le néotype montre également sous le parasphénoïde quelques branchiospines longues, fines et effilées. Rien d'autre n'est connu du squelette hyoïdéo-branchial.

#### *Les ceintures* (Figs 8-10)

La ceinture scapulaire est presque complète chez l'exemplaire RG 17208 mais plus partielle chez le

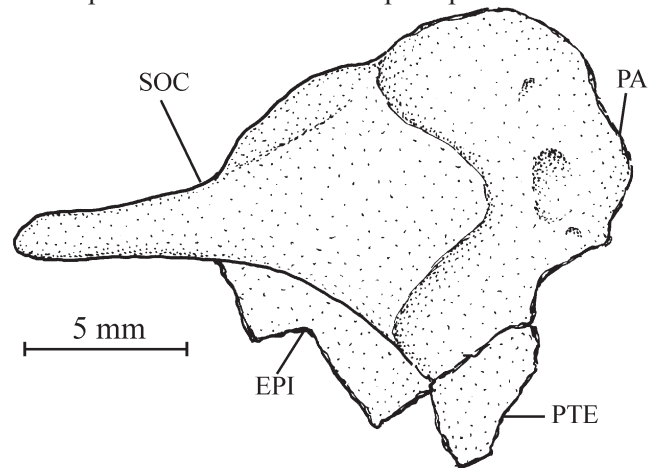


Fig. 7 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Région dorso-occipitale du spécimen MRAC RG 17250.

Fig. 7 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Dorso-occipital area of specimen MRAC RG 17250.

néotype. Le posttemporal est énorme, vaguement triangulaire et plus large que haut. On y voit le début du canal sensoriel de la ligne latérale. L'hypercleithrum est large, nettement plus large que le cleithrum et de forme presque rectangulaire. Le cleithrum se divise en deux longues branches assez étroites. La branche ventrale est plus longue encore que la dorsale. L'hypercoracoïde (= scapula) est petite. L'hypocoracoïde est modérément large et nettement plus court que la branche ventrale du cleithrum à laquelle il est accolé. Sur le spécimen RG 17208, la base du cleithrum est cassée et laisse voir la partie basale d'un mésocoracoïde qui paraît très développé.

Les nageoires pectorales sont mal conservées sur le néotype. Deux rayons sont encore rattachés à l'hypercoracoïde. Leur base est étroite mais ils s'élargissent assez vite. Un peu plus en arrière, on trouve des fragments de trois autres rayons pectoraux accolés et très élargis ceux-là. Les nageoires pectorales sont plus complètes sur les exemplaires RG 17208 et 18519. Les cinq premiers rayons y sont très larges. Le revêtement externe des rayons est conservé sur le



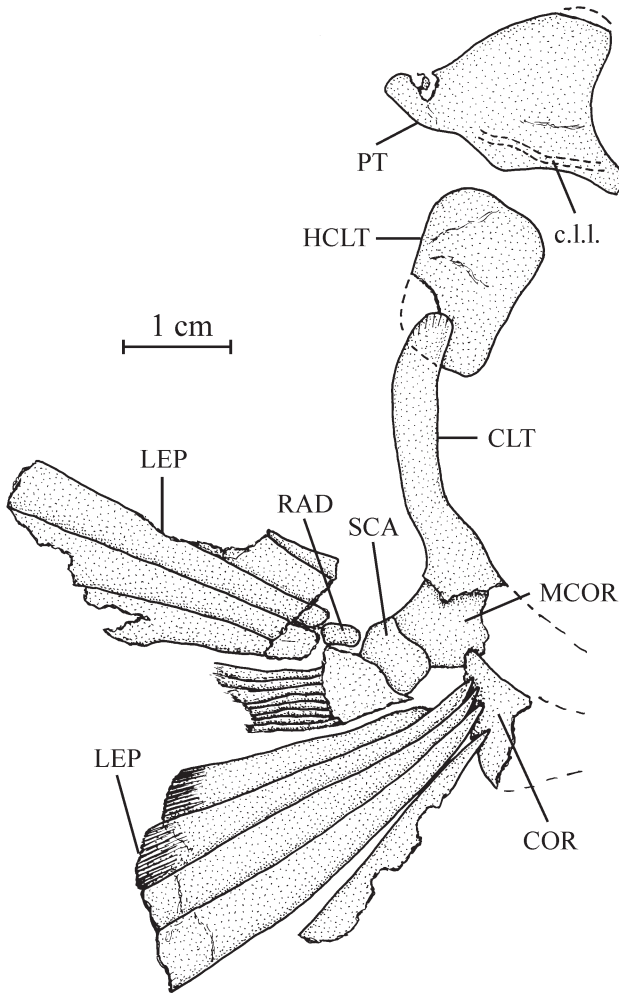


Fig. 8 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Ceinture scapulaire du spécimen MRAC RG 17208.

Fig. 8 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Scapular girdle of specimen MRAC RG 17208.

spécimen RG 18519. On y voit que la moitié distale des rayons est ornée de fines stries longitudinales qui se différencient en autant de petites branches à l'extrémité de ces rayons, y compris le premier d'entre eux qui n'est donc pas pointu.

La ceinture pelvienne n'est conservée sur aucun spécimen. Un morceau de nageoire pelvienne à gros rayons se voit sur le spécimen RG 17208 où elle est déplacée vers le dos du poisson par la fossilisation. L'exemplaire RG 17250 montre aussi des fragments de quatre très larges rayons pelviens situés un peu en arrière du milieu de la région abdominale. Les nageoires pelviennes possèdent donc la même morphologie que les nageoires pectorales.

*Le squelette axial* (Fig. 4)

Aucun spécimen ne montre le squelette axial dans son intégralité. Chez le néotype, seules la région

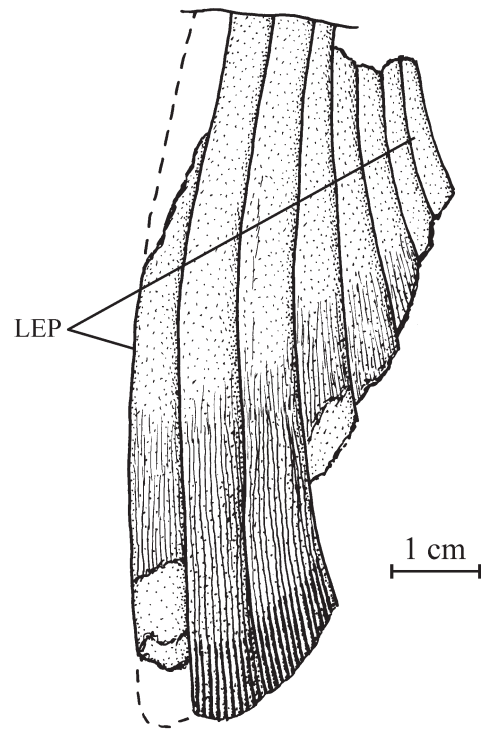


Fig. 9 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Reconstitution de la nageoire pectorale gauche d'après les deux faces du spécimen MRAC RG 18519.

Fig. 9 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Reconstruction of the left pectoral fin based on the two sides of specimen MRAC RG 18519.

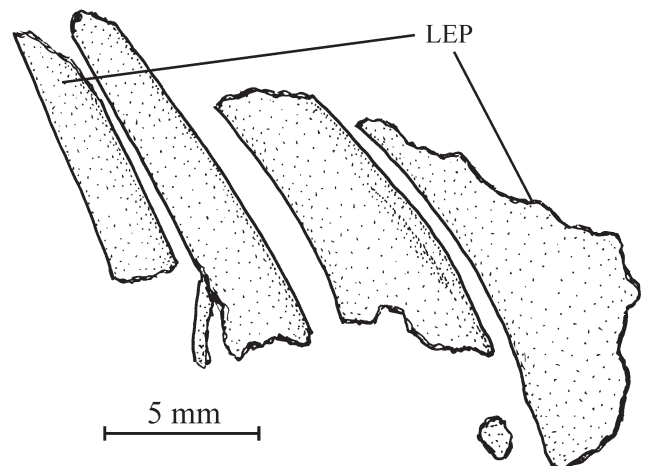


Fig. 10 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Fragment de nageoire ventrale du spécimen MRAC RG 17250.

Fig. 10 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Fragment of the ventral fin of specimen MRAC RG 17250.

abdominale et le début de la région caudale sont conservés. Mais la plupart des vertèbres se trouvent sur une ligne de brisure et il est difficile de les dénombrer exactement. On observe cependant 26 paires de côtes. Chez les ichthyodectidés, la première paire de côtes est généralement rattachée à la troisième vertèbre (obs. pers.). On peut donc estimer que le spécimen concerné possédait 28 vertèbres abdominales. WEILER (1922a: 149) mentionne 23 vertèbres abdominales sur l'holotype mais les premières vertèbres de son spécimen, cachées sous l'operculaire et la ceinture scapulaire, manquent. L'exemplaire RG 17206 comporte les trente-deux dernières vertèbres et l'origine de la nageoire anale se situe à la verticale de la limite entre les douzième et treizième vertèbres. La douzième vertèbre, qui est aussi la vertèbre préurale 19, paraît donc être la première vertèbre abdominale. Ce spécimen possède ainsi 21 vertèbres caudales, y compris les deux vertèbres urales, soit moins que l'holotype qui, selon WEILER (1922a: 149), en comptait 25.

Les faces latérales des vertèbres sont ornées d'une forte crête horizontale qui sépare deux dépressions. Les arcs neuraux sont soudés aux corps vertébraux. Les hémaphyses de la région abdominale et les arcs hémaux de la région caudale sont autogènes. Les neurépines et les hémépines sont longues. Il y a des supraneuraux associés aux neurépines dans la partie prédorsale du corps. Dans la région abdominale, des épineuraux longs, épais et pressés les uns contre les autres sont attachés aux arcs neuraux et rabattus

vers l'axe vertébral. On n'observe ni épicaux ni épipleuraux.

#### *Les nageoires dorsale et anale* (Fig. 4)

Aucun spécimen n'a conservé la nageoire dorsale. WEILER (1922a: 151) signale que la nageoire dorsale de l'holotype débute au niveau de la dixième ou onzième vertèbre caudale et qu'elle comporte au moins 8 rayons.

L'exemplaire RG 17206 montre les neuf premiers rayons de la nageoire anale qui débute au niveau de la vertèbre préurale 19. Ces rayons sont tous segmentés mais les deux premiers sont pointus et les autres branchus. Des débris de lépidotriches anaux s'observent également plus près de la queue, ce qui montre que cette nageoire anale était longue. WEILER (1922a: 151) renseigne une trentaine de rayons.

#### *Le squelette caudal* (Figs 11,12)

Le néotype a perdu la plus grande partie de sa région caudale. Le squelette caudal du spécimen RG 17208 est présent mais assez abîmé. Il est mieux conservé chez l'exemplaire RG 17206.

Toutes les vertèbres sont bien individualisées, y compris les deux vertèbres urales. La vertèbre urale 2 est moins haute mais plus longue que la vertèbre urale 1. Les arcs neuraux sont soudés aux vertèbres, tandis que les arcs hémaux y sont articulés. La vertèbre préurale 2 porte la dernière neurépine complète. L'arc neural de la vertèbre préurale 1 est dépourvu de neurépine.

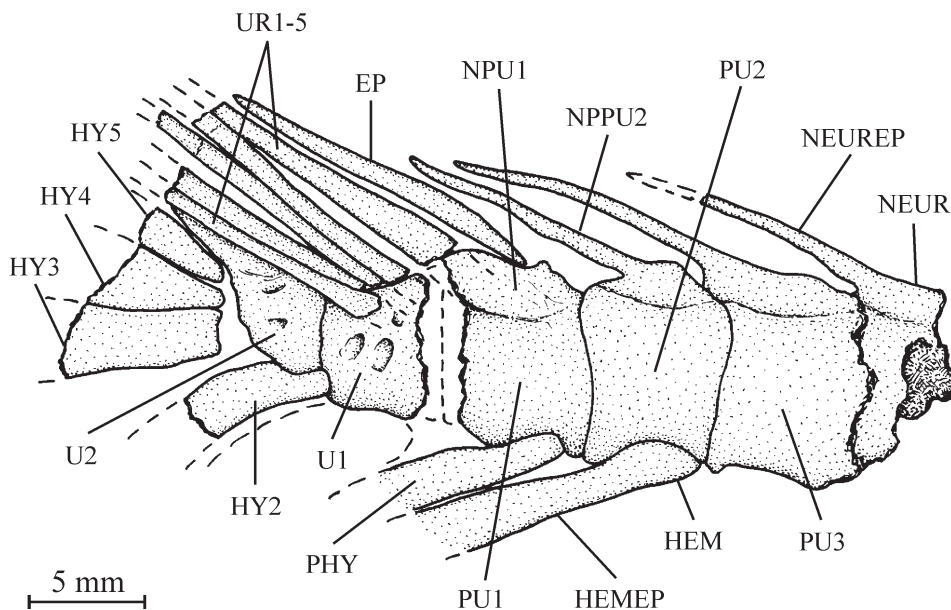


Fig. 11 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Squelette caudal du spécimen MRAC RG 17208.

Fig. 11 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Caudal skeleton of specimen MRAC RG 17208.

L'éventuel arc neural de la vertèbre urale 1 est caché sous les uroneuraux. Les dernières hémépines et le parhypural s'allongent et s'épaississent dès la vertèbre préurale 4. Il y a un long épural dont la pointe ventrale s'appuie sur l'arc neural préural 1. Il y a cinq uroneuraux mais ils sont incomplètement conservés. On ne peut donc pas déterminer jusqu'à quel niveau ils s'étendaient vers l'avant. Le premier hypural est large et son extrémité postéro-ventrale forme un processus en pointe. La tête articulaire de ce premier hypural est très large et s'étend sur toute la longueur de la face ventrale de la vertèbre urale 1. Cela rejette l'étroite tête articulaire du deuxième hypural à un niveau situé entre les deux vertèbres urales. Les hypuraux dorsaux ne sont pas conservés sur le spécimen RG 17206 mais les parties proximales des troisième, quatrième et cinquième hypuraux sont visibles sur l'exemplaire RG 17208.

La nageoire caudale est bilobée et comporte 19 rayons principaux dont 17 branchus. Le nombre de rayons procurrents du lobe dorsal n'est pas déterminable. Le spécimen RG 17206 montre 6 rayons procurrents et un écusson dermique au lobe ventral.

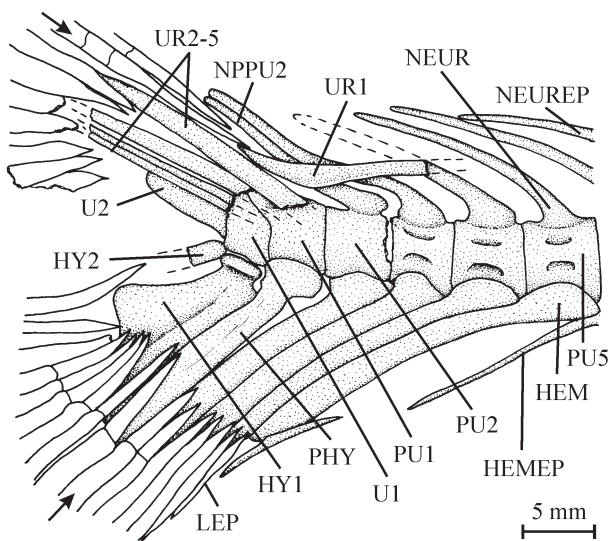


Fig. 12 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Squelette caudal du spécimen MRAC RG 17206, complété par une empreinte en pâte à modeler (à partir de laquelle le dessin a été réalisé). Les deux flèches indiquent les rayons caudaux principaux les plus externes de chaque lobe.

Fig. 12 – *Chiromystus guinensis* (WEILER, 1922). Caudal skeleton of specimen MRAC RG 17206, using a plaster mould (on which the drawing was based). The two arrows indicate the most external principal caudal rays of each lobe.

#### Les écailles

Les écailles sont grandes, cycloïdes mais trop mal conservées pour qu'on puisse en décrire l'ornementation.

#### Genre *Africathrissops* gen. nov.

*Espèce-type*: *Africathrissops weileri* sp. nov. (par monospécificité).

#### *Derivatio nominis*

Le nom générique fait référence à l'Afrique. Le nom du taxon *Thrissops* lui est adjoint.

#### *Diagnose*

La même que celle de l'espèce (genre monospécifique).

#### *Africathrissops weileri* sp. nov.

Figs 13-15

#### *Derivatio nominis*

Le nom de la nouvelle espèce est dédié à feu le Dr. Wilhelm Weiler de Worms, Allemagne, qui fut le premier à décrire les ichthyodectidés du Crétacé inférieur du Gabon et de Guinée Équatoriale.

#### *Synonymie*

*Chirocentrites guinensis* WEILER (in WEILER, 1961: 192) [non *Chirocentrites ? guinensis* nov. sp., in WEILER, 1922a: 149].

#### *Holotype*

MRAC RG 17286, une plaque schisteuse longue de 31 centimètres et comportant divers os crâniens vus de droite, des fragments branchiaux et des vertèbres (Fig. 13) et provenant de Cocobeach (Fig. 1) au Gabon.

#### *Formation et localité*

Schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur, série de Cocobeach) de Cocobeach, Gabon, Afrique (Fig. 1).

#### *Diagnose*

Grand ichthyodectidé de plusieurs dizaines de centimètres de longueur. Ethmoïde latéro-basal présent, étroit, plus large à sa base qu'à son sommet. Extrémité antérieure de l'autopalatin non renflée en « tête de marteau » et présentant deux condyles articulaires, l'un antérieur et dorsal pour l'ethmoïde latéro-basal, l'autre postérieur et ventral pour le maxillaire. Prémaxillaire

triangulaire. Maxillaire allongé, courbe, étroit dans sa partie antérieure et garni d'une rangée de grandes dents coniques. Deux supramaxillaires. Dentaire allongé, peu élevé et portant une rangée de très grandes dents pointues à large base. Processus coronoïde formé par le dentaire et l'angulaire. Fossette articulaire pour le carré formée par l'articulaire et le rétroarticulaire sans

participation de l'angulaire. Préoperculaire large et à branche ventrale longue.

#### *Ostéologie*

##### *Le crâne* (Figs 14, 15)

Presque rien n'est connu du neurocrâne. La partie la plus ventrale de l'ethmoïde latéral droit est visible sous

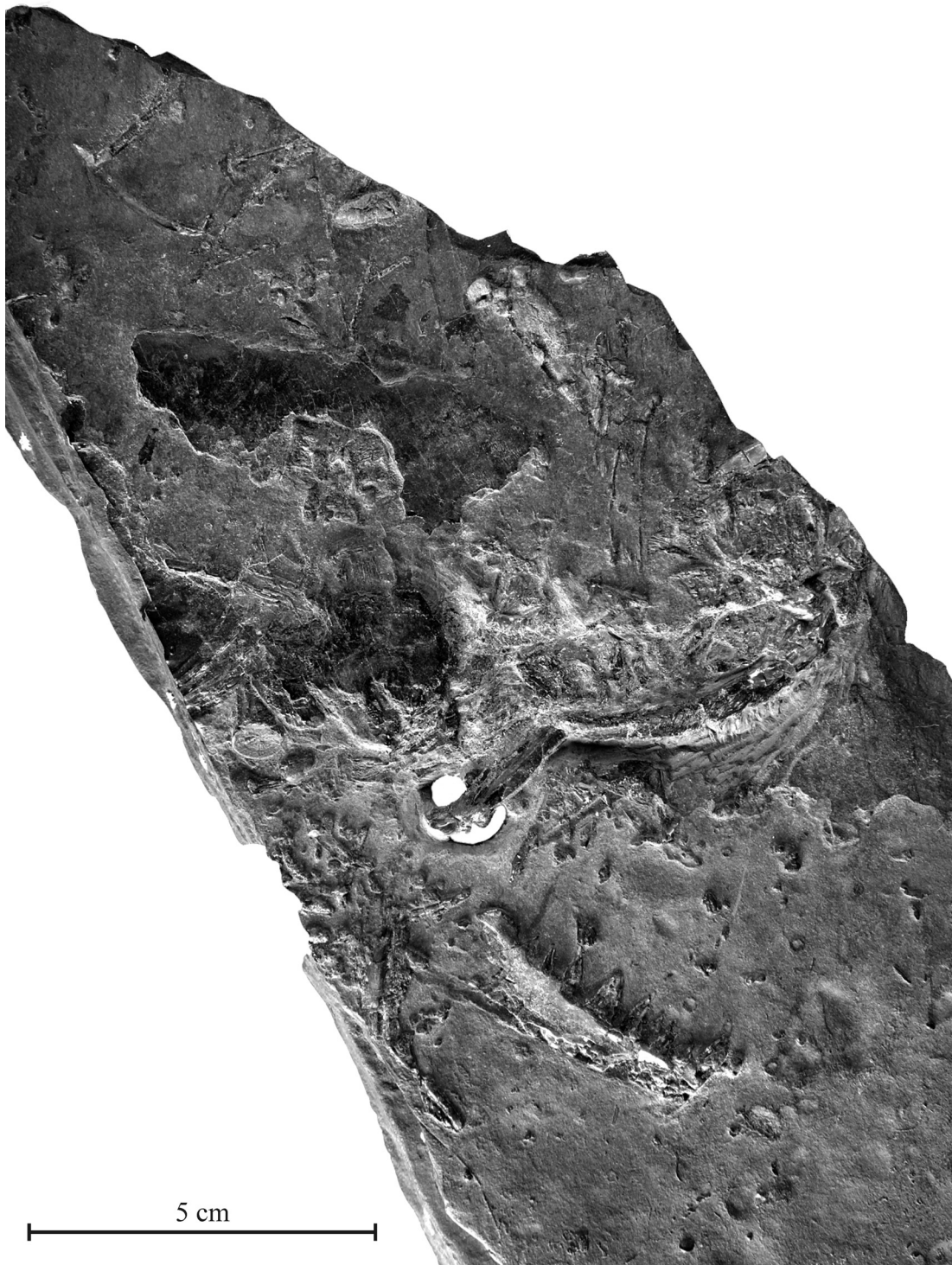


Fig. 13 – *Africathrissops weileri* gen. et sp. nov. L'holotype MRAC RG 17286.  
 Fig. 13 – *Africathrissops weileri* gen. and sp. nov. Holotype MRAC RG 17286.

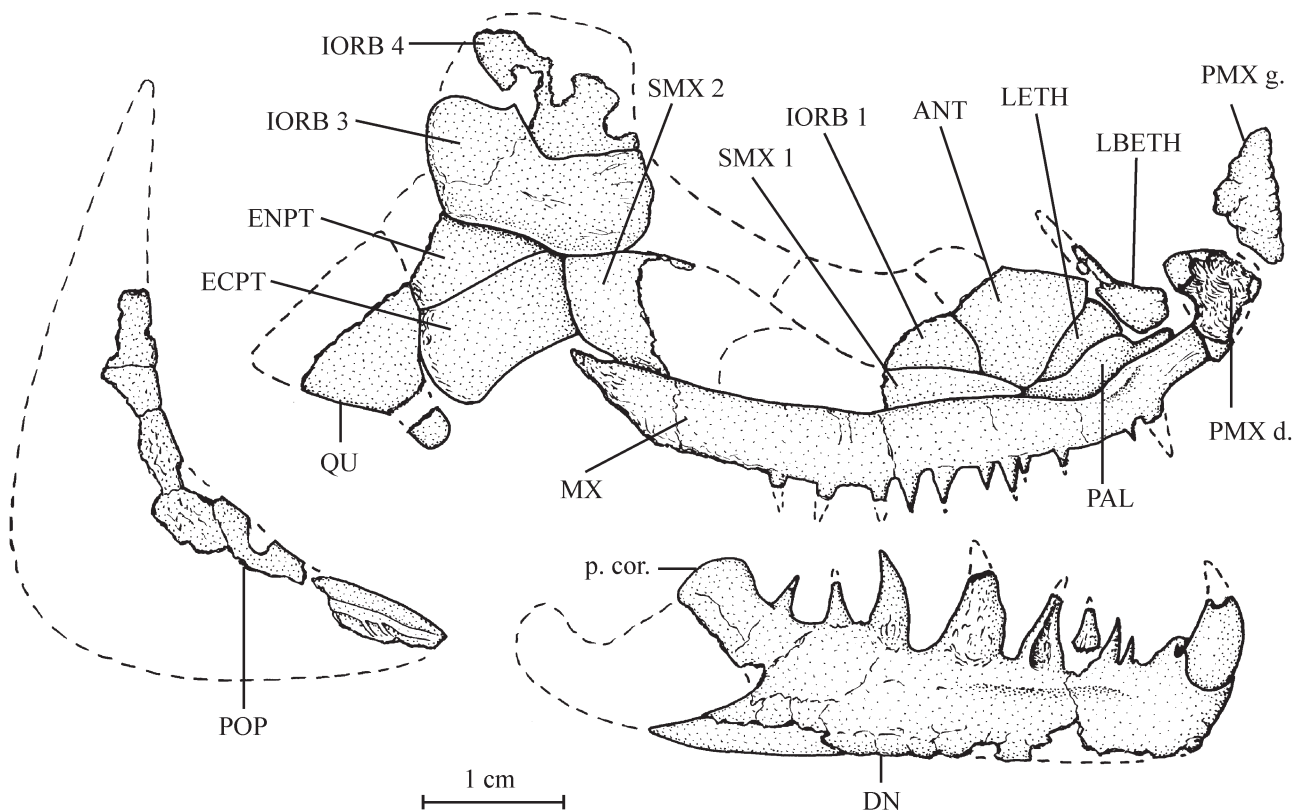


Fig. 14 – *Africathrissops weileri* gen. et sp. nov. Quelques éléments crâniens de l'holotype MRAC RG 17286. Les os éparés sur la plaque ont été rapprochés sur la figure.

Fig. 14 – *Africathrissops weileri* gen. and sp. nov. A selection of cranial elements of holotype MRAC RG 17286. The dislocated bones on the original shale plate are drawn more closely together on the figure.

l'antorbitaire. L'ethmoïde latéro-basal (= ethmopalatin) droit est long et étroit, quoique plus large à sa base qu'à son sommet. WEILER (1961: 193 et fig. 1) signale aussi un fragment d'un long parasphénoïde édenté visible dans l'orbite du spécimen qu'il étudie.

Quatre pièces de l'arc palato-carré sont partiellement conservées sous forme de traces ou de fragments osseux, la portion ventrale d'un carré de forme triangulaire et muni d'un fort condyle articulaire, les parties postérieures de l'entoptérygoïde et de l'ectoptérygoïde, qui sont tous deux larges et paraissent édentés, et la partie antérieure du palatin. Ce dernier os présente une extrémité avant amincie et dont la face dorsale forme une facette articulaire pour l'ethmoïde latéro-basal. Juste en arrière, le palatin s'épaissit quelque peu et sa face ventrale forme une seconde facette d'articulation destinée, cette fois, au maxillaire. Il n'y a donc pas d'épaississement de la partie antérieure du palatin en forme « de tête de marteau » avec les deux facettes articulaires au même niveau.

L'hémi-mâchoire supérieure droite est complète. Les prémaxillaires sont très mal conservés et une bonne partie de leur revêtement osseux externe est perdue. Ils

sont petits, de forme triangulaire, avec un petit processus ascendant situé en leur milieu. On n'observe pas de dents mais cela est peut-être dû aux aléas taphonomiques. Le maxillaire est allongé, légèrement courbe et peu élevé. Il s'amincit encore à son extrémité antérieure qui passe en dessous du prémaxillaire. Le bord oral porte une rangée de 11 dents coniques, certaines petites, d'autres grandes. Il semble qu'il y ait eu d'autres dents perdues durant la fossilisation. Des traces partielles des deux supramaxillaires sont visibles.

Au niveau de la mandibule, le dentaire droit et la région postérieure de la branche gauche sont conservés. Le dentaire est allongé, peu élevé et son bord dorsal se termine postérieurement par un petit processus coronoïde. Le coin ventral de la symphyse dentaire ne forme pas de petite pointe. Il porte une rangée de 9 grandes dents coniques dont plusieurs ont une large base. La dent symphysaire ainsi que les quatrième, cinquième et sixième dents sont énormes et forment de véritables crocs. La neuvième dent est située juste devant le processus coronoïde. L'angulaire est très allongé et peu élevé sauf dans sa région postérieure où il émet une petite aile dorsale qui participe au processus

coronoïde. La face interne de l'os est ornée d'une forte crête horizontale. Plus en arrière, l'angulaire forme un large processus postarticulaire. L'articulaire est autogène et plutôt petit. Le rétroarticulaire est plus vaste et, lui aussi, autogène. La fossette articulaire pour le carré est formée pour l'essentiel par l'articulaire et pour une part moins importante par le rétroarticulaire. L'angulaire ne participe pas à la fossette en question. La partie du rétroarticulaire qui participe à la formation de la fossette s'amincit en une fine aile osseuse qui recouvre l'angulaire sous-jacent. On ne distingue pas le canal sensoriel mandibulaire sur le dentaire. En revanche, on observe son ouverture postérieure située sur la face interne de l'angulaire, tout près de la limite de cet os avec l'articulaire et le rétroarticulaire.

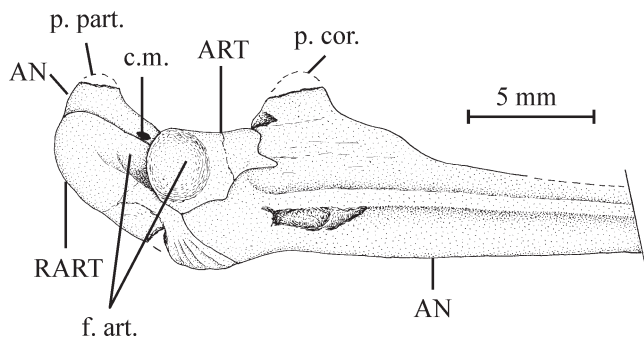


Fig. 15 – *Africathrissops weileri* gen. et sp. nov. Région postérieure de la mandibule gauche de l'holotype MRAC RG 17286 en vue interne.

Fig. 15 – *Africathrissops weileri* gen. and sp. nov. Internal view of the posterior area of the left lower jaw of the holotype MRAC RG 17286.

Les os de la série orbitaire ont laissé quelques traces et quelques fragments osseux. On observe ainsi une grande partie d'un antorbitaire bien développé, un petit morceau du premier infraorbitaire, la totalité d'un assez vaste troisième infraorbitaire et une partie du quatrième infraorbitaire.

Le préoperculaire est large, avec une branche ventrale allongée et le canal sensoriel préoperculaire émet des diverticules sur toute sa longueur (WEILER, 1961: fig. 1). L'operculaire est de grande taille, avec un coin antéro-ventral anguleux (ibid.: fig. 5).

#### *Le squelette hyoïdéo-branchial*

Quelques fragments d'os branchiaux ainsi que des branchiospines longues, fines et pointues sont préservés.

#### *Les ceintures*

Un morceau du cleithrum, un vaste hypocoracoïde

et quelques rayons des nageoires pectorales étaient conservés sur le matériel de WEILER (ibid.: figs 1, 5). Le premier rayon pectoral est pointu et plus épais que les autres rayons qui sont, eux, fins et branchus. La ceinture pelvienne n'est pas conservée.

#### *Le squelette axial*

Le nombre des vertèbres composant le squelette axial n'est pas connu. Les faces latérales des vertèbres portent une crête horizontale qui séparent deux dépressions (ibid.: fig. 3, 4), ce qui est une morphologie vertébrale fréquente chez les ichthyodectidés.

#### *Les nageoires dorsale et anale*

La nageoire dorsale n'est pas conservée. La nageoire anale débute par deux rayons épineux plus courts que les lépidotriches branchus qui les suivent. Elle est très allongée et falciforme, les huit premiers rayons branchus étant beaucoup plus longs que les suivants (ibid.: fig. 3). Le nombre exact des rayons n'est pas connu mais se situait aux environs de la trentaine.

#### *Le squelette caudal*

La description et la figuration du complexe urophore données par WEILER sont très superficielles et paraissent même erronées (ibid.: figs 3, 4). On ne peut guère en déduire la morphologie réelle du squelette caudal. La nageoire caudale est vaste, bilobée et elle compte 19 rayons principaux dont 17 branchus (ibid.: 195).

### Genre *Verraesichthys* gen. nov.

*Espèce-type*: *Verraesichthys bloti* sp. nov. (par monospécificité).

#### *Derivatio nominis*

Le nom du nouveau genre est dédié au Dr. Walter Verraes, professeur honoraire de la Rijksuniversiteit Gent, Belgique, en hommage à ses nombreux travaux consacrés à la morphologie fonctionnelle des téléostéens. Le nom grec « ichthys », poisson, est adjoint à son patronyme.

#### *Diagnose*

La même que celle de l'espèce (genre monospécifique).

*Verraesichthys bloti* sp. nov.

Figs 16-22

*Derivatio nominis*

Le nom de l'espèce est choisi en hommage à feu le Dr. Jacques Blot, directeur de recherches au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et auteur d'une œuvre abondante traitant des poissons fossiles.

*Holotype*

MRAC RG 17289, un exemplaire incomplet (Fig. 16), vu de gauche, de 13,5 cm de long, comprenant la tête bien conservée et le début du corps (une vingtaine de vertèbres abdominales) et provenant de Cocobeach, Gabon, Afrique.

*Paratypes*

MRAC RG 17252a, un exemplaire presque complet

(Fig. 17) mais mal conservé, vu de gauche, long de 15 cm mais légèrement tordu et provenant de Bolondo en Guinée Équatoriale.

MRAC RG 17253, cinq plaquettes dont une comprenant les nageoires pectorales, vues de gauche, et quelques os crâniens très mal conservés, provenant de Bolondo en Guinée Équatoriale.

*Formation et localité*

Schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur, série de Cocobeach) de Bolondo (Guinée Équatoriale) et de Cocobeach (Gabon), Afrique (Fig. 1).

*Diagnose*

Ichthyodectidae au crâne plus long que haut. Neurocrâne vaste par rapport à l'ensemble de la tête. Frontal allongé. Pariétal impair. Ethmoïde latéro-basal très élargi à la base et portant une gouttière articulaire

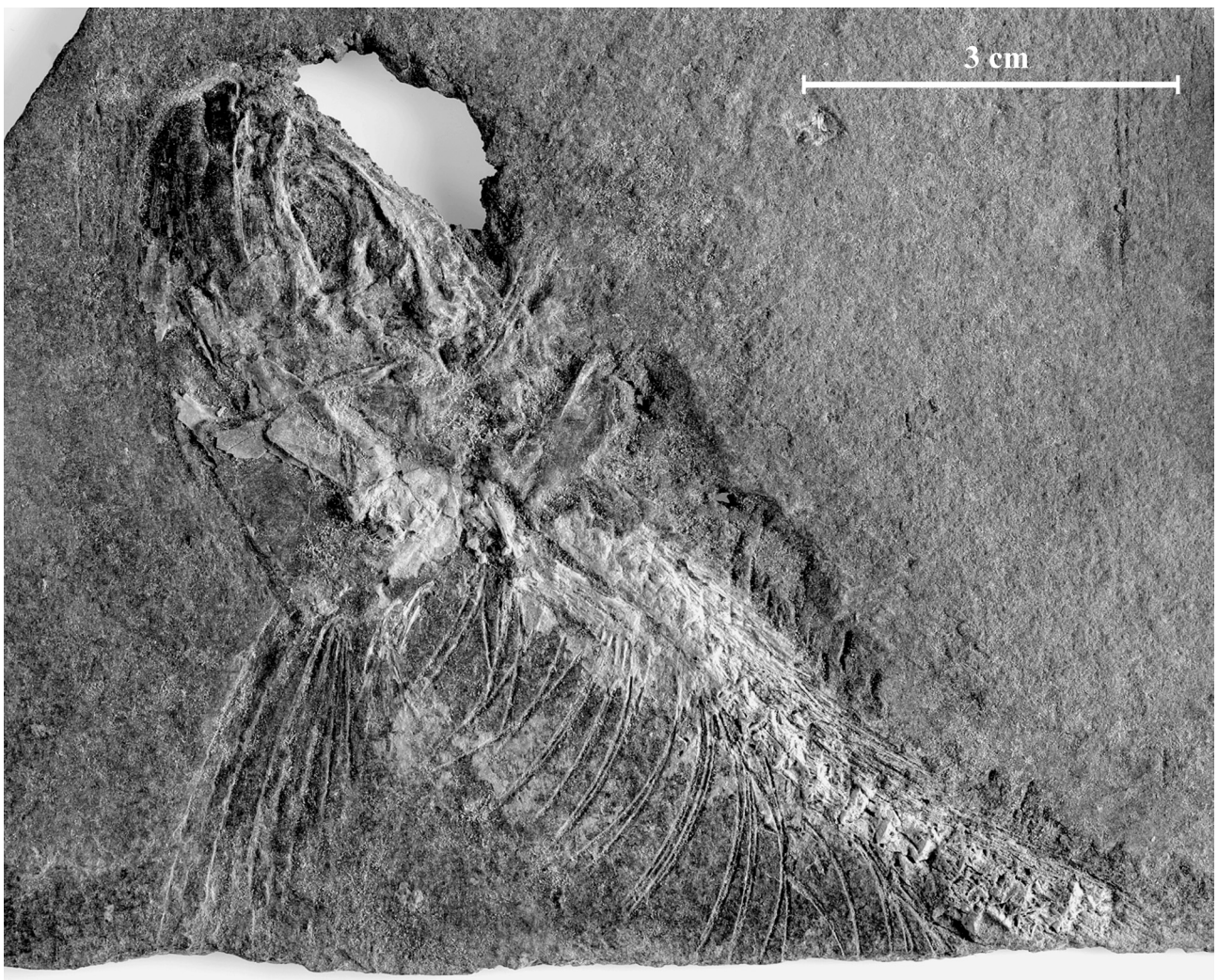


Fig. 16 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. L'holotype MRAC RG 17289.

Fig. 16 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Holotype MRAC RG 17289.

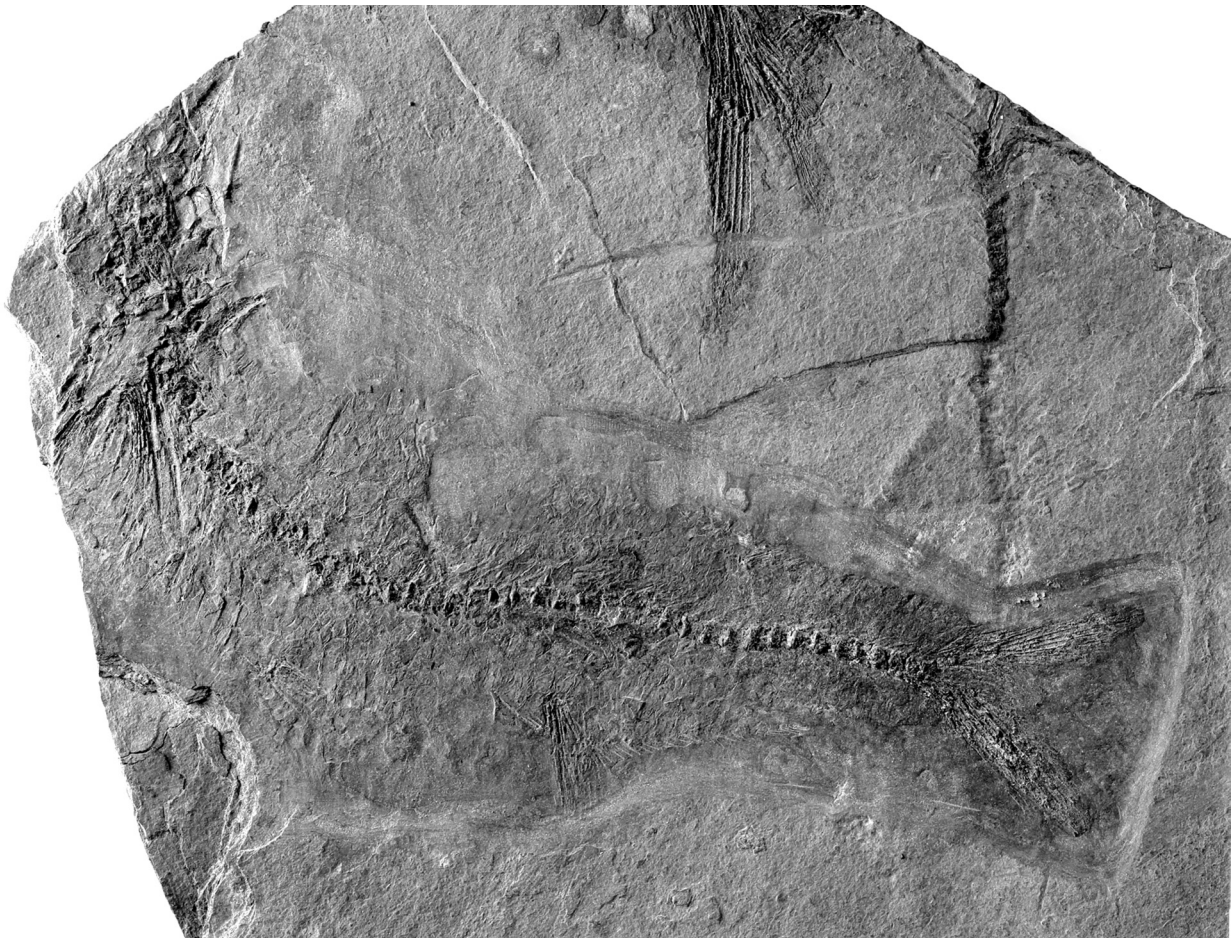
pour le palatin. Supraoccipital orné d'une longue crête formant un angle plat avec le pariétal. Orbitosphénoïde orné d'un processus antérieur articulé aux ethmoïdes latéraux. Extrémité antérieure du palatin non élargie en « tête de marteau » et portant un très petit processus dorsal pointu. Facettes articulaires du palatin pour l'ethmoïde latéro-basal et le maxillaire situées au même niveau. Prémaxillaire petit, triangulaire à processus ascendant médian. Mâchoires peu prognathes et fente buccale peu redressée. Dents des mâchoires très petites. Dentaire à bord symphysaire peu élevé. Préoperculaire à branche ventrale courte. Posttemporal haut mais étroit. Cleithrum à longue branche ventrale et à branche dorsale courte mais très large. Hypocoracoïde vaste. Premier rayon pectoral très large et divisé en au moins deux branches. Rayons pectoraux ultérieurs étroits. Ceinture pelvienne très petite et située à mi-chemin entre les nageoires pectorales et anale. Squelette axial composé de 47 vertèbres, dont 22 abdominales et 25 caudales. Nageoire dorsale comportant environ 17

rayons et débutant au niveau de la trente-troisième vertèbre. Nageoire anale comportant 33 rayons et débutant au niveau de la vingt-huitième vertèbre. Neurépine complète sur la vertèbre préurale 2. Arc neural dépourvu de neurépine à la vertèbre préurale 1. Un épural allongé. Tête articulaire du premier hypural courte et large. Au moins trois uroneuraux.

#### *Ostéologie*

##### *Le crâne* (Figs 19, 20)

Le crâne de l'holotype est relativement bien conservé et presque complet quoique certains os soient quelque peu déplacés suite aux aléas de la fossilisation. La partie la plus antérieure de la tête du paratype RG 17252a manque, sa partie médiane n'a laissé qu'une trace carbonneuse sur le substrat et seule la partie postérieure de son crâne donne quelques informations ostéologiques utiles. Par rapport à l'ensemble du crâne, le neurocrâne offre ici des proportions nettement plus vastes que ce n'est le cas chez *Chiromystus guinensis*.



5 cm

Fig. 17 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. Le spécimen MRAC RG 17252a.  
Fig. 17 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Specimen MRAC RG 17252a.



Les mâchoires sont aussi moins prognathes et la fente buccale plus horizontale.

Le mésethmoïde est un os épais, assez court et qui résulte de la fusion du rostral dermique et du supraethmoïde d'origine endochondrale. Vers l'avant, deux courtes expansions latérales se détachent du corps de l'os. L'ethmoïde latéral est vaste et descend des frontaux jusqu'au parasphénoïde. L'ethmoïde latéro-basal (= ethmopalatin) est bien développé. Sa partie dorsale est fine, pointue et touche le frontal, tandis que sa partie ventrale s'élargit considérablement et se creuse d'une vaste gouttière articulaire pour le palatin. Le vomer est court et renflé antérieurement suite à sa soudure avec l'hypoethmoïde. Les nasaux ne sont pas conservés. La fosse nasale, creusée dans le mésethmoïde et l'ethmoïde latéral, est limitée ventralement par l'ethmoïde latéro-basal.

Les frontaux sont allongés et présentent une légère dépression sagittale en leur milieu, trace probable du passage du canal sensoriel supraorbitaire. Les pariétaux sont fusionnés en un os unique en forme de pointe de flèche dont les larges ailerons latéro-postérieurs rejoignent une paire de grands épitiques. Le supraoccipital est bien développé et porte une longue crête médiane qui dépasse nettement la face arrière du neurocrâne. Cette crête reste en parfaite continuité avec le pariétal et ne forme donc pas d'angle avec ce dernier. Le sphénotique est peu développé et porte un petit processus postorbitaire. Le ptérotique est allongé et peu élevé. La *dilatator fossa* est peu profonde. Elle se creuse sur la partie postérieure du sphénotique et sur la partie postéro-ventrale du ptérotique. L'intercalaire est volumineux et bien visible sur la face latérale du neurocrâne, juste derrière le ptérotique et sous l'épitiotique. Le canal sensoriel otique n'a pas laissé de trace observable.

L'orbitosphénoïde est allongé suite à la présence d'un long processus antérieur qui s'appuie sur les faces postérieures des ethmoïdes latéraux. Les pleurosphénoïdes sont petits. Le parasphénoïde forme une épaisse tige osseuse qui s'élargit nettement vers l'arrière, au niveau de sa jonction avec les prootiques. Il ne paraît pas y avoir de dents. Son processus basiptygoïde est bien développé. L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes sont séparés du parasphénoïde par une grande fenêtre interorbitaire qui est, cependant, moins vaste que chez *Chiromystus guinensis*. Le basisphénoïde est présent et son bélophragme s'appuie sur le parasphénoïde. Une partie du prootique gauche est visible sur l'exemplaire RG 17289. La fosse articulaire pour l'hyomandibulaire s'y voit également suite au déplacement *post mortem* de ce dernier os vers l'arrière. Cette fosse se creuse à la limite du ptérotique et du prootique, juste en arrière du sphénotique, et implique aussi l'intercalaire. Les exoccipitaux et le basioccipital ne sont pas connus.

Seule une partie de l'arc palato-carré peut s'observer. L'extrémité antérieure du palatin reste mince et donc dépourvue de tout élargissement en forme de « tête de marteau ». On note cependant la présence à cet endroit du palatin d'un très petit processus dorsal. Les facettes articulaires ventrale pour le maxillaire et dorsale pour l'ethmoïde latéro-basal y sont situées au même niveau. L'entoptérygoïde est long et large. L'ectoptérygoïde et le métaptérygoïde ne sont pas connus. Le carré est long, semble peu élevé et porte un processus quadratojugal qui longe le corps de l'os sans le dépasser vers l'arrière.

Le prémaxillaire est petit, vaguement triangulaire et garni d'un court processus ascendant médian. Il porte une dizaine de très petites dents pointues disposées en une rangée. Le maxillaire est allongé et nettement plus étroit dans sa partie antérieure que dans sa partie

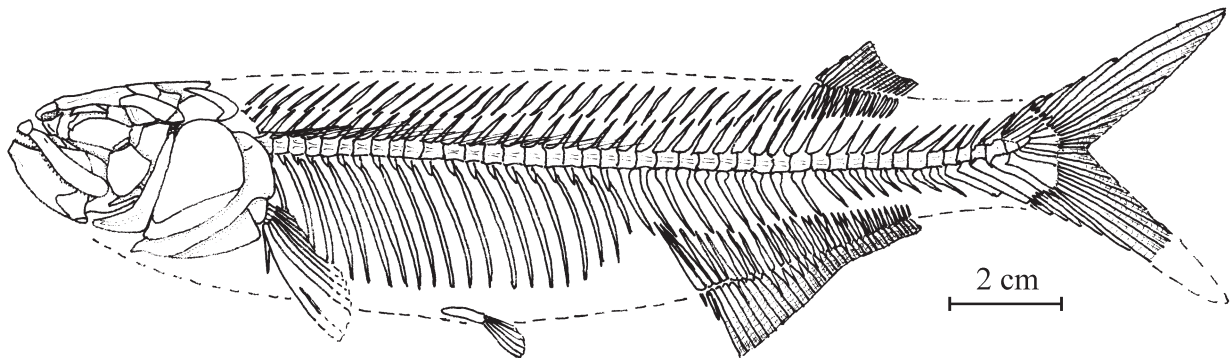


Fig. 18 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. Reconstitution d'après l'ensemble des spécimens. L'échelle se rapporte à l'holotype MRAC RG 17289.

Fig. 18 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Reconstruction based on the totality of available specimens. The scale refers to the holotype MRAC RG 17289.

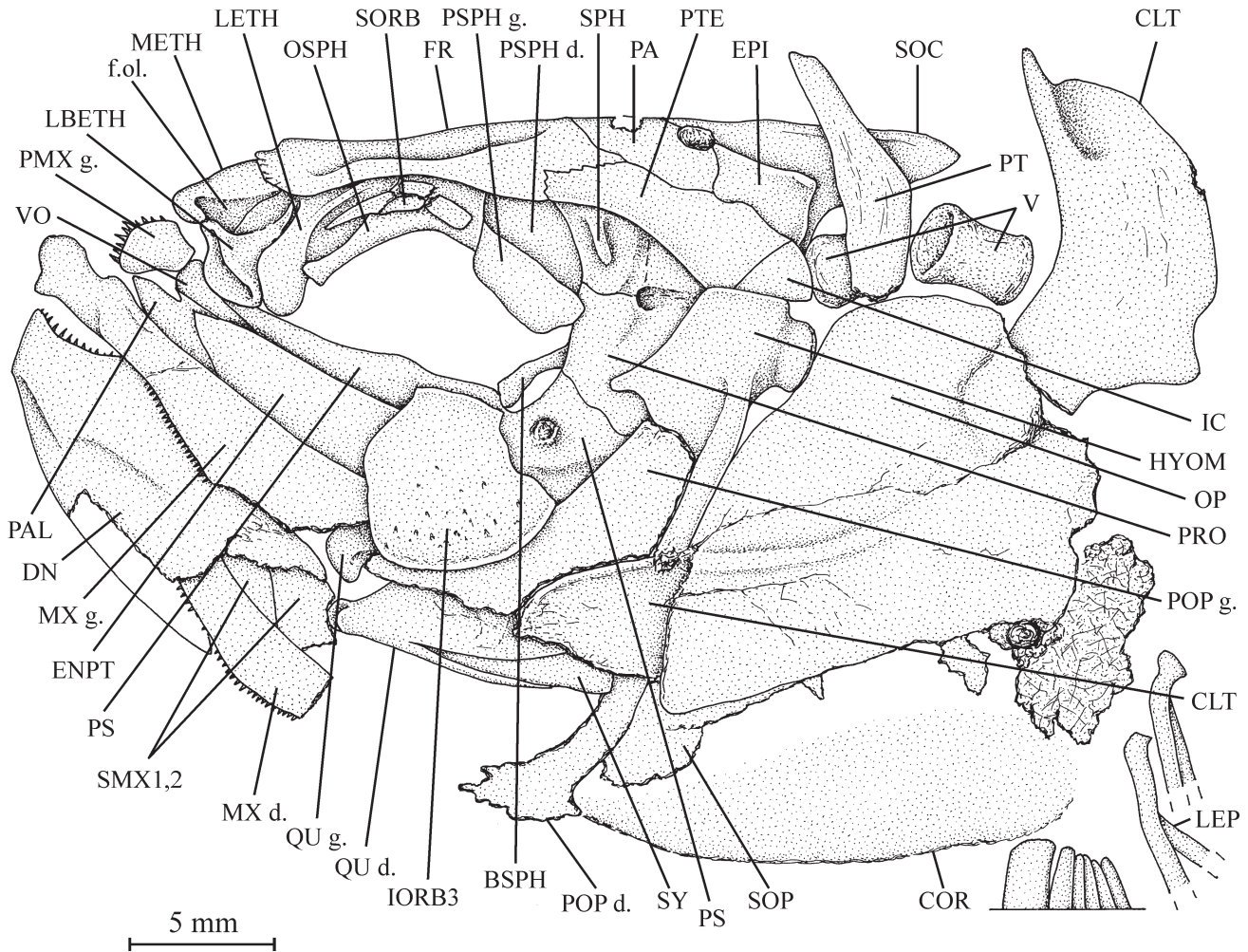


Fig. 19 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. Crâne de l'holotype MRAC RG 17289.

Fig. 19 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Skull of holotype MRAC RG 17289.

postérieure. Vers l'avant, son bord dorsal se creuse d'une petite fossette articulaire pour le palatin et d'une légère encoche ventrale destinée à recevoir le prémaxillaire. Les dents du maxillaire sont minuscules, pointues et disposées en un seul rang. Des parties des deux supramaxillaires droits sont visibles chez l'holotype mais les deux os gauches sont perdus.

De la mandibule, seul le dentaire droit est préservé. L'articulaire, l'angulaire et le rétroarticulaire ne sont pas connus. On ignore donc quels os participaient à la formation de la fossette articulaire pour le carré. Le bord symphysaire du dentaire est beaucoup plus étroit que la portion postérieure de l'os, laquelle se divise en deux courtes branches. Le coin ventral de la symphyse dentaire ne forme pas de petite pointe. Le bord oral s'élève rapidement et porte, lui aussi, une rangée de très petites dents pointues. L'éventuel processus coronoïde est masqué par le maxillaire. D'après la position des deux carrés, l'articulation de la mandibule se situe au niveau du milieu de l'orbite.

Les os du cercle orbitaire ne sont que très partiellement conservés sur le spécimen RG 17289. On observe, sous le frontal et sur l'éthmoïde latéral et l'orbitosphénoïde, quatre fragments d'un petit supraorbitaire. Le troisième infraorbitaire est vaste et couvre la région du métaptérygoïde et du carré. Les autres infraorbitaires, le dermosphénotique ainsi que les os sclérotiques sont perdus mais l'œil a laissé une large trace charbonneuse qui remplit l'orbite.

Les os de la série operculaire ne sont, eux aussi, que partiellement préservés. Le préoperculaire est divisé en deux branches, l'une dorsale longue et assez large, l'autre ventrale, plus courte mais néanmoins bien développée. Chez le paratype RG 17252a, la trace du canal sensoriel préoperculaire s'observe sur la branche ventrale de l'os. L'operculaire est vaste, plus ou moins arrondi dorsalement et triangulaire à son extrémité antéro-ventrale. Seul une très petite partie du sous-operculaire est visible chez l'holotype. L'interoperculaire et les rayons branchiostèges ne sont pas connus.

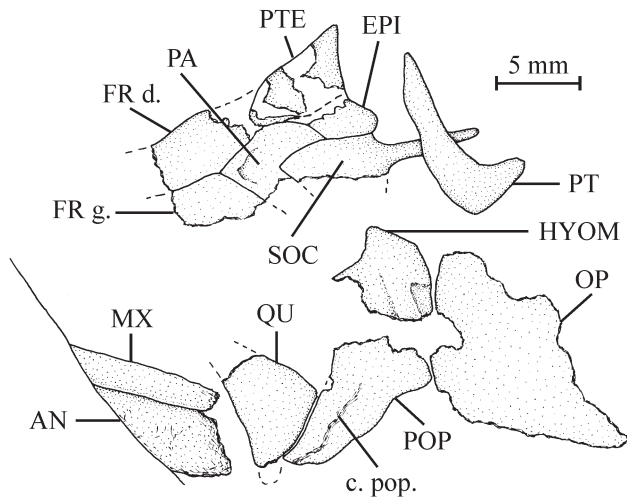


Fig. 20 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. Fragments crâniens du spécimen MRAC RG 17252a.

Fig. 20 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Cranial fragments of specimen MRAC RG 17252a.

#### Le squelette hyoïdéo-branchial (Figs 19, 20)

L'hyomandibulaire se renfle dorsalement en un condyle articulaire unique qui n'est pas très large. Ventralement, l'os se prolonge par une épaisse tige osseuse. Antéro-dorsalement, l'hyomandibulaire développe une aile osseuse triangulaire. Le *processus opercularis* est court mais très épais. Le symplectique est bien développé. Rien d'autre n'est connu du squelette hyoïdéo-branchial.

#### Les ceintures (Figs 19-21)

La ceinture scapulaire n'est complètement conservée sur aucun exemplaire. Le posttemporal se divise en deux branches, l'une dorsale longue et étroite, l'autre ventrale et très courte. Le cleithrum est massif et de grande taille. Sa branche ventrale est longue, tandis que sa branche dorsale est nettement moins allongée mais très large. L'hypocoracoïde est très vaste. L'hypercleithrum, l'hypercoracoïde et le mésocoracoïde ne sont pas connus. L'holotype montre que la nageoire pectorale est allongée et comporte au moins 9 rayons dont le premier est très large et se divise en au moins deux branches dont les extrémités sont perdues. La première branche est nettement plus étroite que la seconde. Cela indique peut-être une morphologie identique à celle du premier rayon pectoral de l'ichthyodectidé *Saurodon elongatus* TAVERNE & BRONZI, 1999 du Crétacé supérieur d'Italie qui présente au niveau du premier rayon pectoral une première branche plus fine et pointue et une deuxième branche plus large et qui se divise elle-même en de nombreuses petites branches (TAVERNE & BRONZI,

1999: fig. 4A). Les autres rayons sont nettement moins épais. Les paratypes RG 17252a et 17253 ont une nageoire pectorale moins bien conservée mais qui présente également un premier rayon très élargi et des rayons suivants moins larges. Aucun spécimen ne montre l'extrémité tout à fait distale des rayons.

La ceinture pelvienne est visible sous forme d'une faible empreinte sur le paratype RG 17252a. Elle est de très petite dimension et située en position abdominale à mi-chemin entre les nageoires pectorales et anale. L'origine des nageoires ventrales est située au niveau de la dix-septième vertèbre. La morphologie des rayons ne peut être décrite suite au très mauvais état de conservation mais il est sûr qu'ils n'étaient pas très larges.

#### Le squelette axial (Fig. 18)

Les vertèbres sont mal conservées chez les deux exemplaires. On en observe 44 sur le paratype RG 17252a mais les débris de la ceinture scapulaire cachent un segment vertébral dont la longueur équivaut à trois vertèbres. On peut donc estimer à 47 le nombre total des vertèbres dont 25 caudales, y compris les vertèbres urales 1 et 2. Les faces latérales des vertèbres sont ornées d'une crête médiane horizontale qui sépare

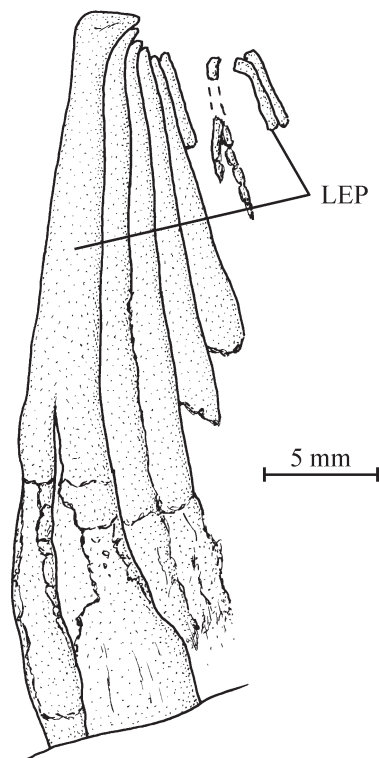


Fig. 21 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. Nageoire pectorale droite de l'holotype MRAC RG 17289.

Fig. 21 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Right pectoral fin of holotype MRAC RG 17289.

deux dépressions. Les arcs neuraux sont soudés aux corps vertébraux. Les hémaphyses de la partie abdominale et les arcs hémaux de la partie caudale sont autogènes. Les neurépine et les hémépine ainsi que les côtes sont bien développés. Dans la région abdominale, on observe des épineaux soudés aux arcs neuraux. Ces épineaux sont longs, épais, pressés les uns contre les autres et rabattus vers l'axe vertébral. Il n'y a pas d'épicentraux ni d'épileuraux. Des traces de supraneaux associés aux neurépine sont visibles dans la région prédorsale du poisson.

#### *Les nageoires dorsale et anale* (Fig. 18)

La nageoire dorsale est mal conservée. Elle est peu élevée, débute au niveau de la trente-troisième vertèbre et compte aux environs de 17 rayons. La nageoire anale est longue mais, elle aussi, peu élevée. Elle comporte 33 rayons dont les deux premiers sont petits et pointus, alors que les suivants sont branchus. Elle débute au niveau de la vingt-huitième vertèbre, soit un peu en avant de la dorsale, ce qui est quasi toujours le cas chez les ichthyodectidés à la seule exception de *Garganoichthys decosmoi* TAVERNE, 2009 du Santonien d'Italie dont l'origine de la dorsale est antérieure à celle de l'anale (TAVERNE, 2009: fig. 4).

#### *Le squelette caudal* (Fig. 22)

Le complexe urophore de l'holotype manque. Celui du paratype RG 17252a est présent, mal conservé mais néanmoins interprétable.

Les vertèbres préurales et les deux vertèbres urales sont bien individualisées. Les ultimes neurépine sont conservées en empreintes au fond desquelles on distingue quelques traces osseuses. Ces neurépine sont assez courtes et restent fines. Les arcs neuraux sont soudés aux centres correspondants. La dernière neurépine complète est celle de la vertèbre préurale 2. L'arc neural de la vertèbre préurale 1 ne porte pas de neurépine. L'éventuel arc neural de la vertèbre urale 1 est caché par les uroneaux. Les dernières hémépine ainsi que le parhypural s'allongent et s'épaississent. Leurs arcs hémaux sont articulés et non pas soudés aux corps vertébraux. On observe des fragments de trois uroneaux fins et allongés. L'empreinte d'un long épural est visible. Il est rectiligne et plus allongé et plus épais que les dernières neurépine. Le premier hypural est large, triangulaire et son coin postéro-ventral forme un petit processus pointu. Sa tête articulaire est courte et large. Le deuxième hypural est étroit et sa tête articulaire est petite. Dans sa partie proximale, il est parfois difficile à distinguer du premier hypural vu le mauvais état de conservation.

Le troisième hypural est allongé et plutôt étroit. Seules les parties antérieures des quatrième et cinquième hypuraux sont visibles. On voit aussi la pointe d'un sixième hypural.

La nageoire caudale bilobée est mal conservée. On peut néanmoins compter 19 rayons principaux. Il y a des rayons procurrents dans chaque lobe mais leur nombre précis n'est pas déterminable.

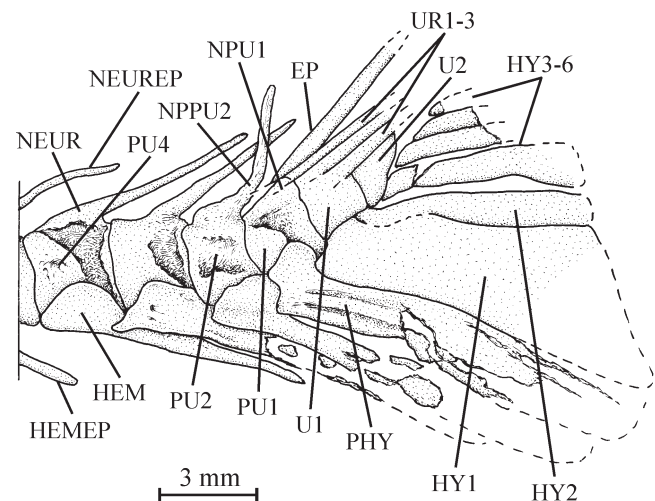


Fig. 22 – *Verraesichthys bloti* gen. et sp. nov. Squelette caudal du spécimen MRAC RG 17252a.

Fig. 22 – *Verraesichthys bloti* gen. and sp. nov. Caudal skeleton of specimen MRAC RG 17252a.

#### *Les écailles*

L'écaillure a laissé des traces charbonneuses. Les écailles sont grandes et cycloïdes mais trop mal conservées pour qu'on puisse les décrire utilement. En quelques rares endroits, on observe des morceaux d'écailles portant de fins *circuli* à disposition concentrique.

### **Ichthyodectidae** genre et espèce indéterminés

#### Fig. 23

#### *Matériel*

MRAC RG 17252b, un squelette caudal isolé, vu de droite, situé sur la même plaque que le paratype MRAC RG 17252a de *Verraesichthys bloti* et provenant de Bolondo, Guinée Équatoriale.

#### *Formation et localité*

Schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur, série de Cocobeach) de Bolondo, Guinée Equatoriale, Afrique (Fig. 1).

*Ostéologie**Le squelette caudal* (Fig. 23)

Toutes les vertèbres sont individualisées, y compris les deux vertèbres urales. La vertèbre urale 2 est un peu plus allongée que la vertèbre urale 1. La face ventrale de la vertèbre urale 1 se creuse de deux fossettes articulaires destinées à recevoir les têtes des deux hypuraux ventraux. Les arcs neuraux sont soudés aux corps vertébraux. Les dernières neurépinnes sont longues et fines. La vertèbre préurale 3 supporte deux neurépinnes, ce qui est vraisemblablement une variation individuelle plutôt que spécifique. La vertèbre préurale 2 porte encore une neurépinne complète. Entre la neurépinne préurale 2 et le premier uroneural, on observe un morceau d'une tige osseuse qui est soit un épural, soit une neurépinne préurale 1, sans qu'il soit possible de choisir entre les deux solutions. On ne distingue pas de neurépinne urale

1 mais cette région est couverte par les uroneuraux. Les dernières hémépinnes s'allongent et s'épaississent. Les arcs hémaux sont articulés aux vertèbres. Le premier hypural est large mais sa tête articulaire est longue, étroite, précédée d'un petit processus antérieur pointu et elle forme un angle avec le corps de l'os. Son extrémité postéro-ventrale s'étire en un processus triangulaire. Le deuxième hypural est étroit. Seules sont visibles les parties les plus proximales des troisième et quatrième hypuraux. Les hypuraux ultérieurs sont cachés par les lépidotriches. Quatre uroneuraux sont visibles. Les trois premiers sont longs et fins. Le premier atteint la vertèbre préurale 3 et les deux suivants la vertèbre préurale 2. Le quatrième uroneural est beaucoup plus court et se situe juste en arrière de la vertèbre urale 2.

La nageoire caudale bilobée comporte 19 rayons principaux dont 17 branchus. Il y a 6 rayons procurrents

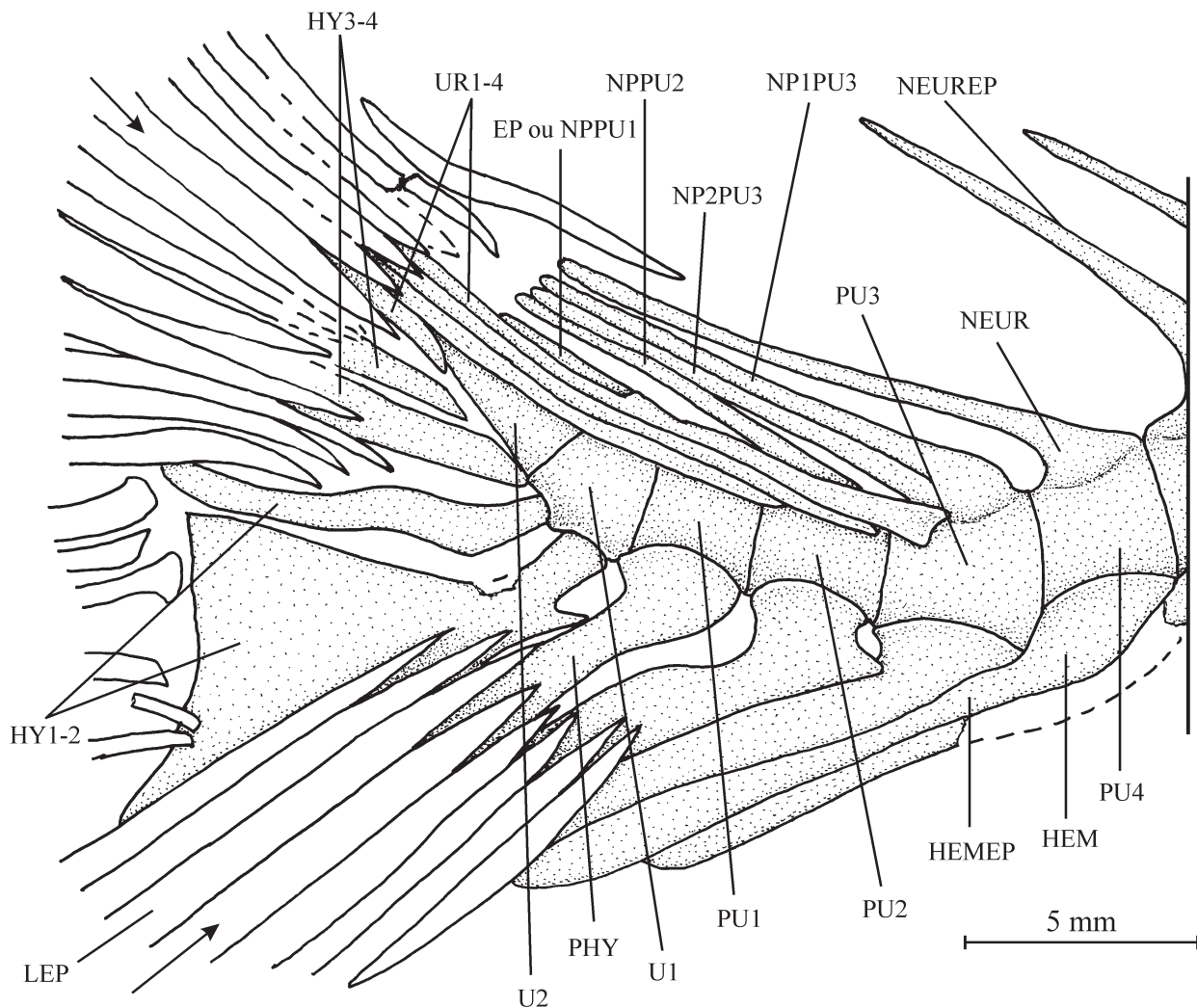


Fig. 23 – Le squelette caudal de l'Ichthyodectidae indéterminé MRAC RG 17252b, complété par une empreinte en pâte à modeler. Les deux flèches indiquent les rayons caudaux principaux les plus externes de chaque lobe.

Fig. 23 – The caudal skeleton of the unidentified Ichthyodectid MRAC RG 17252b, additionally based on a plaster mould. The two arrows indicate the most external principal caudal rays of each lobe.

au lobe dorsal et 4 rayons procurent au lobe ventral.

## Discussion

### Validité du genre *Chiromystus*

*Chiromystus* est un genre brésilien du Crétacé. Il est resté mal connu jusqu'ici car le matériel qui lui est rapporté est rare, partiel, mal conservé et n'a été étudié que superficiellement (COPE, 1885; JORDAN, 1910; SCHAEFFER, 1947; DA SILVA SANTOS, 1949, 1950; CAVIN & FOREY, sous presse). De plus, l'holotype jamais figuré de l'espèce-type est perdu (SCHAEFFER, 1947: 15). Le genre est constitué de deux espèces, *Chiromystus mawsoni* COPE, 1885 du Crétacé inférieur, l'espèce-type, et *Chiromystus alagoensis* JORDAN, 1910 du Crétacé supérieur. Cependant, des doutes relatifs à la nécessité de séparer *Ch. alagoensis* de *Ch. mawsoni* ont été émis par SCHAEFFER (1947: 16).

Une troisième espèce, *Chiromystus woodwardi* DA SILVA SANTOS, 1949, également du Crétacé inférieur du Brésil a été décrite jadis (DA SILVA SANTOS, 1949: 8-10) puis érigée ultérieurement en un genre particulier, *Itaparica*, justifié par quelques caractères particuliers dont l'important allongement de la branche ventrale du préoperculaire et un nombre particulièrement réduit (40) de vertèbres (DA SILVA SANTOS, 1986).

*Chiromystus* est souvent regardé aujourd'hui comme un simple synonyme de *Cladocyclus* (DA SILVA SANTOS, 1950; BARDACK, 1966; etc.) mais, néanmoins, considéré par d'autres comme un genre valable (MAISEY, 1991; CAVIN & FOREY, sous presse).

*Cladocyclus* est représenté par une espèce dans le Crétacé inférieur du Brésil, *Cladocyclus gardneri* AGASSIZ, 1841, dont l'ostéologie est actuellement bien connue (PATTERSON & ROSEN, 1977; MAISEY, 1991). Une deuxième espèce brésilienne, *Cladocyclus ferus* DA SILVA SANTOS, 1950, a été décrite jadis mais DE CASTRO LEAL & BRITO (2004) ont prouvé qu'elle était synonyme de *C. gardneri*. Récemment, un *Cladocyclus* sp. a été brièvement décrit sur base d'un exemplaire incomplet dans le Crétacé inférieur d'Italie (SIGNORE *et al.*, 2006). Une espèce marocaine, *Cladocyclus pankowskii* FOREY & CAVIN, 2007, est également connue depuis peu mais uniquement par un neurocrâne et un dentaire (FOREY & CAVIN, 2007). Un *Cladocyclus* sp. vient d'être signalé dans des terrains de l'Albien terminal ou du Cénomaniens inférieur du Queensland (Australie) mais il n'a pas encore fait l'objet d'une description (BERREL *et al.*, 2008).

En fait, plusieurs caractères ostéologiques différencient *Chiromystus* de *Cladocyclus*:

(1) Les quatre ou cinq premiers rayons pectoraux

de *Chiromystus* sont considérablement élargis et branchus (Figs 8, 9; JORDAN, 1910: pl. 12; SCHAEFFER, 1947: pl. 3, fig. 2; DA SILVA SANTOS, 1949: pl. 2, fig. 1, pl. 4, fig. 3). Chez *Cladocyclus*, les premiers rayons sont également branchus mais l'élargissement porte essentiellement sur le premier rayon et est beaucoup moins considérable sur les rayons suivants (DA SILVA SANTOS, 1950: pl. 3, fig. 1). *Chiromystus* est donc plus spécialisé que *Cladocyclus* pour ce caractère.

(2) La ceinture pelvienne de *Chiromystus* est située à mi-chemin entre les nageoires pectorales et anale ou un peu plus proche de la nageoire anale que des pectorales et les rayons pelviens sont notablement élargis (Figs 4, 10; SCHAEFFER, 1947: pl. 3, fig. 1; DA SILVA SANTOS, 1949: pl. 3, fig. 1). En revanche, chez *Cladocyclus*, la ceinture pelvienne est très éloignée de la ceinture scapulaire et très près proche de la nageoire anale, tandis que les rayons restent de taille normale (MAISEY, 1991: fig. p. 190).

(3) Le squelette axial de *Chiromystus* est court, ce qui le différencie nettement des autres ichthyodectidés, à l'exception d'*Itaparica* dont l'axe vertébral est plus court encore. Le genre compte 50 vertèbres chez *Ch. mawsoni*, dont 28 abdominales et 22 caudales, et 46 à 48 vertèbres chez *Ch. alagoensis*, dont 21 à 23 abdominales et 25 caudales. Quant à *Cladocyclus*, son squelette axial n'est connu que chez *C. gardneri*. Il est long et comporte 64 vertèbres, dont 37 abdominales et 27 caudales (MAISEY, 1991: 203). Chez *Allothrissops* NYBELIN, 1964, le genre-type de la famille des Allothrissopidae, on compte de 58 à 63 vertèbres (NYBELIN, 1964: 17, 22). Chez *Thrissops* AGASSIZ, 1833, l'ichthyodectidé le moins spécialisé, le nombre des vertèbres varie selon les espèces de 53 à 63 (NYBELIN, 1964: 6, 11, 15; TAVERNE, 1977: 20). Il semble donc y avoir eu une évolution régressive de ce nombre chez *Chiromystus*, alors que, chez *Cladocyclus*, le nombre des vertèbres reste tout proche du chiffre maximal d'*Allothrissops* et de *Thrissops*. A ce niveau, *Chiromystus* paraît donc plus évolué que *Cladocyclus*.

(4) Chez *Chiromystus*, le squelette caudal est décrit et figuré uniquement dans l'espèce *Ch. guinensis* (Figs 11, 12). L'arc neural préural 1 y est court, large et il ne porte pas de neurépine. Chez *Cladocyclus*, le complexe urophore n'a pu être étudié que chez un seul spécimen (PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 19; MAISEY, 1991: fig. p. 199, au milieu). L'arc neural y est dédoublé sur les vertèbres préurales 1 et 2. C'est là, vraisemblablement, le résultat d'une variation individuelle plutôt qu'un caractère spécifique. Les

arcs neuraux préuraux 1 portent encore chacun une très courte neurépine. Cela rappelle la situation primitive au sein des Ichthyodectiformes, avec les Allothrissopidae et le genre *Thrissops* qui présentent une petite neurépine préurale 1 (TAVERNE, 1975a: figs 14-15, 1977: figs 14, 15; PATTERSON & ROSEN, 1977: figs 17, 18; entre autres). Pour ce caractère, *Chiromystus* se montre donc encore une fois plus spécialisé que *Cladocyclus*.

Ces quelques différences suffisent à justifier la séparation de *Cladocyclus* et *Chiromystus* en deux genres distincts.

#### Validité de l'espèce *Chiromystus guinensis*

*Chiromystus mawsoni* et *Chiromystus alagoensis* possèdent tous deux de très larges infraorbitaires postérieurs (JORDAN, 1910: pl. 12; SCHAEFFER, 1947: 16; CAVIN & FOREY, sous presse: fig. 20A). Chez *Chiromystus guinensis*, ces os sont étroits (Fig. 6).

Le dentaire de *Ch. mawsoni* présente quelques dents de grande taille (DA SILVA SANTOS, 1947: pl. 1, figs 2, 3). Celui de *Ch. alagoensis* porte des dents de moyenne dimension (JORDAN, 1910: pl. 12). En revanche, les dents du dentaire de *Ch. guinensis* sont minuscules (Fig. 5).

La nageoire anale de *Ch. mawsoni* compte 16 rayons et celle de *Ch. alagoensis* 21 rayons (SCHAEFFER, 1947: 15-16), contre une trentaine de rayons chez *Ch. guinensis*.

La composition de l'axe vertébral de *Ch. guinensis*, avec 28 vertèbres abdominales et 21 vertèbres caudales, diffère nettement de celle de *Ch. alagoensis* (21-23 + 25) mais est proche de celle de *Ch. mawsoni* (28 + 22) (ibid.: 15-16).

Ces quatre caractères particuliers différencient suffisamment *Ch. guinensis* des deux autres espèces du genre et prouvent sa validité spécifique.

#### Position systématique du genre *Chiromystus* au sein des Ichthyodectidae (Fig. 24)

MAISEY (1991: fig. p. 206) a fait éclater les Ichthyodectidae en plusieurs familles différentes. Il a notamment créé les Cladocyclidae pour les trois genres *Cladocyclus*, *Chiromystus* et *Chirocentrites*. Il a basé cette famille sur un seul caractère, la crête supraoccipitale qui dépasse vers l'arrière le niveau de l'occiput. TAVERNE & CHANET (2000: 31) ont montré que ce caractère ne résistait pas à l'analyse. Ils ont donc estimé qu'une famille des Cladocyclidae ne se justifiait pas et que l'homogénéité ostéologique des Ichthyodectidae ne militait pas pour un éclatement de la famille. Quant à *Chirocentrites*, l'étude récente de

TAVERNE (2008) révèle que ce genre se différencie très nettement de *Cladocyclus*.

Plusieurs caractères permettent aujourd'hui de situer *Chiromystus* de façon précise dans la phylogénie des Ichthyodectidae présentée par TAVERNE (2008):

- (1) L'extrémité antérieure de son palatin est aplatie et donc dépourvue de tout élargissement en « tête de marteau ».
- (2) Son palatin possède des facettes d'articulation dorsale pour l'ethmoïde latéro-basal et ventrale pour le maxillaire situées au même niveau.
- (3) Son pariétal est unique et médian.
- (4) Son posttemporal s'élargit très fortement et devient extrêmement vaste.
- (5) Son hypercleithrum est très large.
- (6) Le premier rayon pectoral est très large et branchu à son extrémité distale.
- (7) L'arc neural préural 1 ne porte pas de neurépine complète.
- (8) Il n'y a qu'un seul épural.
- (9) La tête articulaire du premier hypural est courte et très large.

Le caractère (9) montre que *Chiromystus* est plus primitif que *Garganoichthys* TAVERNE, 2009 et les membres plus spécialisés de la famille dont le premier hypural possède une tête articulaire étroite et allongée (CAVENDER, 1966: figs 1, 2; PATTERSON & ROSEN, 1977: figs 15, 16; TAVERNE, 1997: figs 4, 5, 2009: fig. 5). Les caractères (1), (7) et (8) situent *Chiromystus* en position plésiomorphe par rapport à *Heckelichthys* TAVERNE, 2008 et aux ichthyodectidés plus évolués qui possèdent tous un palatin dont l'extrémité antérieure est épaissie en forme de « tête de marteau » [caractère (48) dans TAVERNE, 2008] (BARDACK, 1965: figs 9, 11, 16; TAVERNE, 1986: fig. 4; entre autres), une longue neurépine rattachée à l'arc neural préural 1 et plus d'épural libre [caractères (49) et (50) dans TAVERNE, 2008] (TAVERNE, 1986: fig. 5, 1997b: fig. 5, 2009: fig. 5; entre autres). Le caractère (2) [caractère (38) dans TAVERNE, 2008] le place en position apomorphe par rapport à *Thrissops*, *Unamichthys* ALVARADO-ORTEGA, 2004 et *Eubiodectes* HAY, 1903 qui ont la fossette articulaire pour l'ethmoïde latéro-basal située antérieurement à celle pour le maxillaire (TAVERNE, 1977: figs 6-8, 2008: fig. 9; ALVARADO-ORTEGA, 2004: fig. 3B; CAVIN & FOREY, sous presse: figs 6, 11, 32). Le caractère (3) [caractère (30) dans TAVERNE, 2008] le met en position apomorphe par rapport à *Thrissops* et *Unamichthys* qui possèdent encore une paire de pariétaux (TAVERNE, 1977: 8; ALVARADO-ORTEGA, 2004 : figs 3, 4). Le caractère (4) [caractère (43) dans TAVERNE, 2008] est rare chez les ichthyodectidés mais

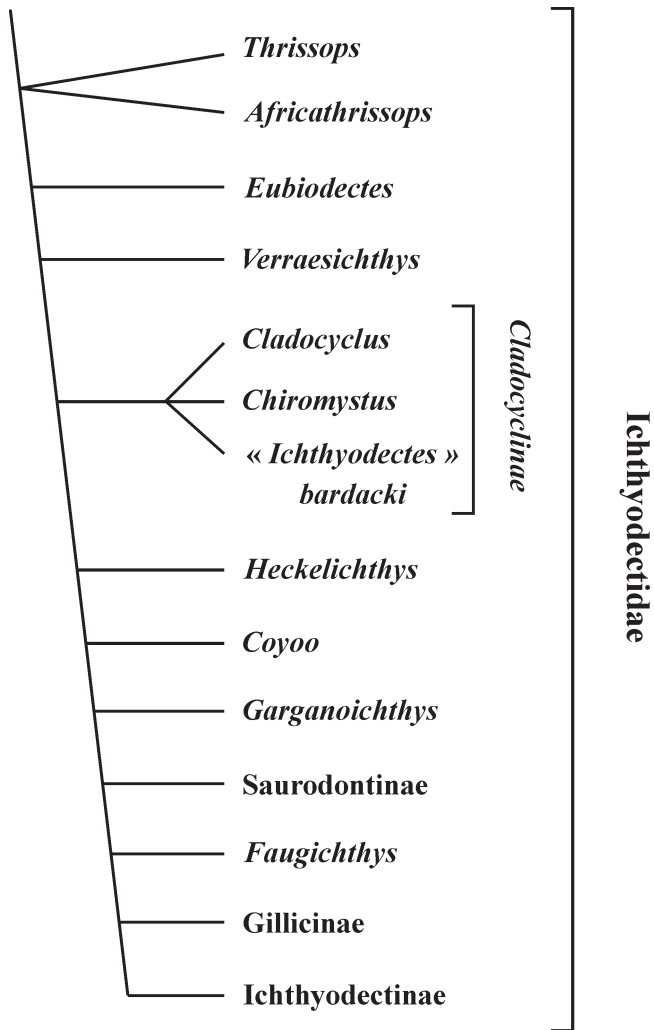


Fig. 24 – *Chiromystus*, *Africathrissops* et *Verraesichthys* insérés dans la phylogénie des Ichthyodectidae proposée par TAVERNE (2008, 2009).

Fig. 24 – *Chiromystus*, *Africathrissops* and *Verraesichthys* inserted in the phylogeny of the Ichthyodectidae as proposed by TAVERNE (2008, 2009).

néanmoins partagé par *Cladocyclus* et “*Ichthyodectes*” *bardacki* CAVIN, 1997 [un nouveau genre sera érigé prochainement pour cette espèce par CAVIN & FOREY, sous presse] (DA SILVA SANTOS, 1950: pl. 3, fig. 1; CAVIN & FOREY, sous presse : fig. 22A). Les caractères (5), (6) et (8) existent aussi chez *Cladocyclus* (DA SILVA SANTOS, 1950: pl. 3, fig. 1; PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 19) et ne sont pas connus chez d’autres Ichthyodectidae. Rappelons que le squelette caudal d’ “*I.*” *bardacki* est inconnu et qu’on ignore donc s’il possédait un seul épural comme *Cladocyclus* et *Chiromystus*. Quant au premier rayon pectoral d’ “*I.*” *bardacki*, il est également très large mais on n’en connaît pas l’extrémité distale (CAVIN & FOREY, sous presse: fig. 22A).

TAVERNE (2008) avait déjà rapproché *Cladocyclus* et “*I.*” *bardacki*. Il y a lieu désormais d’ajouter *Chiromystus* à ce duo. Je propose de regrouper ces trois genres d’Ichthyodectidae dans une sous-famille des Cladocyclinae définie par le caractère (4) et probablement aussi par les caractères (6) et (8) si du nouveau matériel d’ “*I.*” *bardacki* venait confirmer leur présence chez ce poisson. Il est possible qu’*Itaparica* doive être également intégré à cette sous-famille car il partage le caractère (6) (DA SILVA SANTOS, 1949: 10, 1986: 231) mais un réexamen de ce genre, jusqu’ici très mal connu, est nécessaire avant de pouvoir se prononcer.

#### Validité du genre *Africathrissops*

La présence d’un ethmoïde latéro-basal de grande taille suffit à attester que ce poisson appartient aux ichthyodectidés. Ses énormes crocs du dentaire, à base élargie, le distinguent de tous les autres membres de la famille et montrent qu’il représente un genre inédit.

Ces crocs devaient faire d’*Africathrissops* l’un des plus féroces prédateurs dans l’ichthyofaune de l’Aptien-Albien de Guinée Équatoriale et du Gabon aux côtés du *Calamopleurus* sp., autre grand prédateur présent dans cette faune (TAVERNE, 1997a).

#### Position systématique du genre *Africathrissops* au sein des Ichthyodectidae (Fig. 24)

Quoique *Africathrissops weileri* ne soit que très imparfaitement connu, trois de ses caractères permettent néanmoins de le situer de façon précise dans la phylogénie de la famille proposée par TAVERNE (2008: fig. 8):

- (1) L’extrémité antérieure de son palatin s’affine et n’est donc pas élargie « en tête de marteau » comme chez *Heckelichthys* et les ichthyodectidés plus spécialisés. Sa facette articulaire dorsale pour l’ethmoïde latéro-basal est située en avant de sa facette articulaire ventrale pour le maxillaire. C’est la situation primitive au sein des Ichthyodectidae. Elle se rencontre, comme on l’a vu plus haut, chez *Thrissops*, *Unamichthys* et *Eubiodectes*. Chez *Cladocyclus*, “*Ichthyodectes*” *bardacki* et *Chiromystus*, l’extrémité antérieure du palatin prend la forme d’un disque plat et les deux facettes articulaires sont situées l’une au-dessus de l’autre (Fig. 5; ROSEN & PATTERSON, 1977: figs 1-3; CAVIN, 1997: fig. 1b; SIGNORE *et al.*, 2006: fig. 2). Chez *Heckelichthys* et les ichthyodectidés plus évolués, les deux facettes sont toujours situées l’une au-dessus de l’autre mais le disque terminal du palatin s’épaissit considérablement et prend une forme « en tête de marteau » tout à fait caractéristique ainsi que



nous l'avons déjà écrit.

- (2) Son maxillaire est étroit, légèrement courbe et son extrémité antérieure est plus fine que le reste de l'os. Une situation similaire existe chez *Thrissops*, le plus plésiomorphe des ichthyodectidés (TAVERNE, 1977: figs 5-8; CAVIN & FOREY, sous presse: figs 32, 33). Mais, dès *Unamichthys* et chez les ichthyodectidés plus spécialisés, l'extrémité antérieure du maxillaire s'élargit, devenant aussi élevée et souvent plus élevée que le reste de l'os, ce qui permet une articulation plus solide avec le prémaxillaire (ALVARADO-ORTEGA, 2004: figs 3, 4; entre autres). Un ichthyodectidé évolué, *Garganoichthys*, fait cependant exception et possède un maxillaire à extrémité antérieure plus étroite que le corps de l'os (TAVERNE, 2009: fig. 2).
- (3) Son rétroarticulaire participe avec l'articulaire à la formation de la fosse glénoïde pour le carré. En revanche, l'angulaire en est exclu. C'est, encore une fois, la situation primitive au sein des Ichthyodectiformes. Elle est connue chez les Allothrissopidae (TAVERNE, 1975a: fig. 12; PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 8A). Chez *Thrissops*, le rétroarticulaire et l'articulaire participent également à la formation de la fosse mais on ignore si l'angulaire en est exclu ou non (CAVIN & FOREY, sous presse). Chez les ichthyodectidés plus évolués, le rétroarticulaire va perdre par deux fois et de façon indépendante sa participation à la fossette. Cette perte se réalise une première fois chez *Unamichthys* dont la fossette se creuse désormais sur l'articulaire et l'angulaire (ALVARADO-ORTEGA, 2004: fig. 5). Chez *Cladocycclus*, un genre pourtant plus spécialisé qu'*Unamichthys* par plusieurs caractères, le rétroarticulaire conserve encore sa participation à la fosse, formée également par l'articulaire et l'angulaire (PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 8B, C). Chez les ichthyodectidés plus évolués, le rétroarticulaire perd définitivement son rôle dans la formation de la fossette qui se creuse désormais uniquement sur l'articulaire et l'angulaire (BARDACK, 1965: figs 10, 20; NELSON, 1973: figs 3A, B, C, 6A; entre autres).

Le caractère (1) place *Africathrissops* au niveau des trois genres les plus primitifs des ichthyodectidés, *Thrissops*, *Unamichthys* et *Eubiodectes*. Le caractère (2) le rapproche des Allothrissopidae et de *Thrissops* et le place en position plésiomorphe par rapport à *Unamichthys* et *Eubiodectes*. Le caractère (3) le positionne également au même niveau que les Allothrissopidae et que *Thrissops*, encore qu'on ignore si l'angulaire était déjà partie prenante dans

la formation de la fossette articulaire chez ce dernier genre. Dans ce cas, *Thrissops* serait même plus évolué qu'*Africathrissops*. Les traits ostéologiques connus du nouvel ichthyodectidé africain le situent donc au moins au même niveau évolutif que *Thrissops* dont il se différencie très nettement par sa dentition très spécialisée.

#### **Validité du genre *Verraesichthys***

La présence chez *Verraesichthys bloti* d'un squelette axial composé de seulement 47 vertèbres est, comme on l'a vu, un caractère exceptionnel chez les ichthyodectidés qui comptent presque toujours un nettement plus grand nombre de vertèbres, souvent au-dessus de la soixantaine. Ce caractère rare est cependant partagé par les genres sud-américains *Chiromystus* et *Itaparica*. Il y a donc lieu de comparer ces trois poissons afin de voir si leurs différences justifient ou non de faire de *Verraesichthys* un genre distinct.

*Chiromystus* se différencie de *Verraesichthys* par sa tête courte, son petit neurocrâne, sa mandibule prognathe, son très large operculaire, son énorme posttemporal, sa branche dorsale du cleithrum étroite et ses premiers rayons pectoraux et pelviens très élargis et branchus.

*Itaparica* n'a été étudié que très superficiellement jusqu'ici malgré les deux travaux que DA SILVA SANTOS (1949, 1986) lui a consacré. Son squelette crânien demeure en bonne partie inconnu. On sait néanmoins que son crâne est allongé et sa mandibule peu prognathe, ce qui pourrait marquer un rapprochement avec *Verraesichthys*. En revanche, son préoperculaire présente une branche ventrale étroite et allongée, alors qu'elle est courte chez *Verraesichthys*. De plus, *Itaparica* présente encore nettement moins de vertèbres (40) que *Chiromystus* ou *Verraesichthys*.

On ne peut donc identifier *Verraesichthys* à aucun de ces deux genres.

Sans entrer dans une analyse détaillée, il est clair que le crâne de *Verraesichthys* diffère suffisamment de celui des autres ichthyodectidés pour qu'on puisse l'intégrer à l'un ou l'autre genre connu. La validité générique de *Verraesichthys* semble donc bien établie.

#### **Position systématique du genre *Verraesichthys* au sein des Ichthyodectidae** (Fig. 24)

Ici également, plusieurs de ses caractères permettent de situer le nouveau genre dans la phylogénie familiale:

- (1) La partie antérieure de son palatin reste étroite et ne s'élargit donc pas en forme de « tête de marteau ».
- (2) Les facettes articulaires de son palatin pour l'ethmoïde latéro-basal et le maxillaire sont situées

au même niveau.

- (3) Son pariétal est impair et médian.
- (4) L'arc neural de la vertèbre préurale 1 ne porte pas de neurépine.
- (5) Il n'y a qu'un seul long épural.
- (6) La tête articulaire du premier hypural est courte et large.

Le caractère (3) place *Verraesichthys* en position apomorphe par rapport à *Thrissops* et *Unamichthys* qui possèdent encore une paire de pariétaux. Les caractères (2) et (5) montrent qu'outre ces deux derniers genres, il est aussi plus spécialisé qu'*Eubiodectes*. Le caractère (6) montre qu'il est plus primitif que *Garganoichthys* et les genres plus évolués. Les caractères (1), (4) et (5) le situent en position plésiomorphe vis-à-vis d'*Heckelichthys* et des genres plus évolués.

L'analyse de ces quelques caractères place donc *Verraesichthys* au même niveau évolutif que les Cladocyclinae.

Deux caractères au moins permettent de positionner ces deux taxons l'un par rapport à l'autre.

- (1) *Verraesichthys* présente encore un petit processus dorsal pointu sur la partie antérieure du palatin. Cela semble correspondre à un reste du processus dorsal plus développé du palatin d'*Eubiodectes*, processus qui sert à l'articulation avec l'ethmoïde latéral (CAVIN & FOREY, sous presse: figs 6A, C, 11). Un tel processus n'est pas connu chez les cladocyclinés ni chez les ichthyodectidés plus évolués.
- (2) Le dentaire de *Verraesichthys* montre une région symphysaire peu élevée et nettement moins élevée que le reste de l'os. C'est là un trait primitif qui rappelle les Allothrissopidae, *Thrissops* et *Eubiodectes* (PATTERSON & ROSEN, 1977: fig. 3; TAVERNE, 1977: figs 5-8; CAVIN & FOREY, sous presse: figs 4, 5). Chez les cladocyclinés et les genres plus spécialisés, la symphyse est plus élevée proportionnellement à la hauteur postérieure du dentaire (DA SILVA SANTOS, 1950: pl. 1, figs 1, 2, pl. 2, figs 1-3, pl. 3, fig. 1; BARDACK, 1965: figs 9, 10, 16, 20; PATTERSON & ROSEN, 1977: figs 2, 3; SIGNORE *et al.*, 2006: fig. 2; FOREY & CAVIN, 2007: fig. 6; entre autres).

Il apparaît donc que *Verraesichthys* se situe dans la phylogénie des Ichthyodectidae en position plésiomorphe par rapport aux Cladocyclinae.

#### **Position systématique de l'ichthyodectidé indéterminé au sein de la famille**

Chez cet ichthyodectidé, la tête articulaire du premier hypural est longue, étroite et forme un angle avec le corps de l'os. Cette apomorphie est partagée par les

membres évolués de la famille (CAVENDER, 1966: figs 1, 2; PATTERSON & ROSEN, 1977: figs 15, 16; TAVERNE, 1997: figs 4, 5, 2009: fig. 5), un groupe qui, du moins au plus spécialisé, comprend *Garganoichthys*, les Saurodontinae, *Faugichthys* TAVERNE & CHANET, 2000, les Gillicinae et les Ichthyodectinae (TAVERNE, 2009: fig. 7). Cette apomorphie place donc le poisson concerné en position apomorphe par rapport aux ichthyodectidés plus primitifs dépourvus de ce caractère, des genres tels que *Thrissops*, *Unamichthys*, *Eubiodectes*, *Cladocycclus*, *Chiromystus* ou *Heckelichthys*.

Le caractère évolué de ce squelette caudal empêche également de penser qu'il pourrait être celui d'un ichthyodectidé aussi primitif qu'*Africathrissops* dont le complexe urophore demeure à ce jour inconnu.

Rien de plus ne peut être dit des relations et de la position de ce fossile parmi les Ichthyodectidae.

On peut néanmoins remarquer qu'il est le plus ancien membre de la famille à présenter l'apomorphie ci-dessus évoquée. Les autres ichthyodectidés qui la partagent sont tous du Crétacé supérieur.

#### **Remerciements**

Je remercie vivement Monsieur D. Baudet, conservateur de la collection de fossiles du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren), pour m'avoir permis l'accès au matériel ci-dessus étudié, Madame M. Moreels, du même Musée, ainsi que Monsieur H. De Potter, de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, pour leur aide technique. J'exprime aussi ma gratitude à Monsieur W. Miseur, également de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, qui a réalisé les photos qui illustrent le présent article. Ma reconnaissance va enfin au Dr. M. Gayet (Lyon) et au Dr. A. Bannikov (Moscou) qui ont bien voulu lire et commenter mon texte.

#### **Liste des abréviations des figures du texte**

AN: angulaire  
 ANT: antorbitaire  
 ART: articulaire  
 BSPH: basisphénoïde  
 BRSP: branchiospine  
 CLT: cleithrum  
 COR: hypocoracoïde (= coracoïde)  
 DN: dentaire  
 DSPH: dermosphénotique  
 ECPT: ectoptérygoïde  
 ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde)  
 EP: épural  
 EPI: épiotique (= épioccipital)  
 FR: frontal  
 HCLT: hypercleithrum (= supracleithrum)  
 HEM: arc hémal (= hémarcual)  
 HEMEP: hémépine (= hémacanthé)  
 HHY: hypohyal

HY 1-6: hypuraux 1 à 6  
 HYOM: hyomandibulaire  
 IC: intercalaire  
 IORB 1-5: infraorbitaires 1 à 5  
 LBETH: ethmoïde latéro-basal (= ethmopalatin)  
 LEP: lépidotriches  
 LETH: ethmoïde latéral  
 MCOR: mésocoracoïde  
 METH: mésethmoïde  
 MPT: métaptérygoïde  
 MX: maxillaire  
 NEUR: arc neural (= neurarcual)  
 NEUREP: neurépine (= neuracanthé)  
 N PU1: arc neural de la vertèbre préurale 1  
 NPPU1: neurépine de la vertèbre préurale 1  
 NPPU2: neurépine de la vertèbre préurale 2  
 NP1PU3: première neurépine de la vertèbre préurale 3  
 NP2PU3: deuxième neurépine de la vertèbre préurale 3  
 OP: operculaire  
 OSPH: orbitosphénoïde  
 PA: pariétal  
 PAL: palatin  
 PHY: parhypural  
 PMX: prémaxillaire  
 POP: préoperculaire  
 PRO: prootique  
 PS: parasphénoïde  
 PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)  
 PT: posttemporal  
 PTE: ptérotique  
 PU1-5: vertèbres préurales 1 à 5  
 QU: carré (= quadratique)  
 RAD: ptérygophore  
 RART: rétroarticulaire  
 SCA: hypercoracoïde (= scapula)  
 SCL: os sclérotique  
 SMX: supramaxillaire  
 SOC: supraoccipital  
 SOP: sous-operculaire  
 SORB: supraorbitaire  
 SPH: sphénotique (= autosphénotique)  
 ST: supratemporal  
 SY: symplectique  
 U1-2: vertèbres urales 1 et 2  
 UR1-5: uroneuraux 1 à 5  
 V: vertèbre  
 VO: vomer  
 b.: basal  
 c. l. l.: canal sensorial de la ligne latérale  
 c. m.: canal sensoriel mandibulaire  
 c. pop.: canal sensoriel préoperculaire  
 d.: droit  
 f. art.: fossette articulaire de la mandibule pour le carré  
 f. ol.: fosse nasale  
 g.: gauche  
 p. cor: processus coronoïde  
 p. part.: processus postarticulaire

## Références

- ALVARADO-ORTEGA, J., 2004. Description and relationships of a new ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albian), Puebla, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24** (4): 802-813.
- ARAMBOURG, C., 1954. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires*, **118**: 1-188.
- ARAMBOURG, C. & SCHNEEGANS, D., 1935. Poissons fossiles du Bassin sédimentaire du Gabon. *Annales de Paléontologie*, **24**: 139-160.
- BARDACK, D., 1965. Anatomy and evolution of chirocentrid fishes. *The University of Kansas, Paleontological Contributions, Vertebrata*, **10**: 1-88.
- BERRELL, R., ALVARADO-ORTEGA, J., YABUMOTO, Y. & SALISBURY, S., 2008. A new ichthyodectiform fish from the Mid-Cretaceous of Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28** (3, Supplement): 52A.
- BLANCO-PINON, A. & ALVARADO-ORTEGA, J., 2007. Review of *Vallecillichthys multivertebratum* (Teleostei: Ichthyodectiformes), a Late Cretaceous (early Turonian) "Bulldog fish" from northeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **24** (4): 450-466.
- CASIER, E. & TAVERNE, L., 1971. Note préliminaire sur le matériel paléoichthyologique éocrétaïque récolté par la Spanish Gulf Oil Company en Guinée Equatoriale et au Gabon. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, **83** (1-2): 16-20.
- CAVENDER, T., 1966. The caudal skeleton of the Cretaceous teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, and its bearing on their relationship with *Chirocentrus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, **650**: 1-15.
- CAVIN, L., 1997. Nouveaux Teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la terre et des planètes*, **325**: 719-724.
- CAVIN, L. & FOREY, P.L., sous presse. Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert, 1866) and some other Ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology*.
- COPE, E.D., 1885. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **23**: 1-21.
- DA SILVA SANTOS, R., 1949. Sobre alguns peixes fósseis do genero *Chiromystus* da ilha de Itaparica, Bahia. *Ministério da Agricultura, Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Estudos, Notas Preliminares e Estudos*, Rio de Janeiro, **50**: 1-12.
- DA SILVA SANTOS, R., 1950. *Anaedopogon*, *Chiromystus* e

- Ennelichthys* como sinônimos de *Cladocyclus*, da família Chirocentridae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **22** (1): 123-134.
- DA SILVA SANTOS, R., 1986. Posição taxonômica do *Cladocyclus woodwardi* (Silva Santos) do Crétáceo do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **58** (2): 229-231.
- DE CASTRO LEAL, M.E. & BRITO, P.M., 2004. The ichthyodectiform *Cladocyclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, North-Eastern Brazil. *Annales de Paléontologie*, **90**: 103-113.
- EASTMAN, C.R., 1911. Tertiary fish-remains from Spanish Guinea in West Africa. *Annals of the Carnegie Museum*, **8** (1): 370-378.
- FOREY, P.L. & CAVIN, L., 2007. A new species of *Cladocyclus* (Teleostei: Ichthyodectiformes) from the Cenomanian of Morocco. *Palaeontologia Electronica*, **10** (3) 12A: 1-10.
- GAYET, M., 1989. Note préliminaire sur le matériel paléoichthyologique éocétacique du Rio Benito (sud de Bata, Guinée Équatoriale). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, Paris, 4<sup>e</sup> série, 11, section C, **1**: 21-31.
- HECKEL, J.J., 1850. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Oesterreichs. Abhandlung I. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, Wien, **1**: 201-242.
- HECKEL, J.J., 1856. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Oesterreichs. Abhandlung II. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, Wien, **11**: 187-274.
- JAEKEL, O., 1909. Beiträge zur Geologie von Kamerun. X. Fischreste aus der Mamfe Schiefer. *Abhandlungen der Königlich-Preussischen Geologischen Landesanstalt*, **62**: 392-398.
- JORDAN, D.S., 1910. Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shales at Riaco Doce, State of Alagoas, Brazil. *Annals of the Carnegie Museum*, **7**: 23-34.
- MAISEY, J.G., 1991. *Cladocyclus* Agassiz, 1841. In: MAISEY, J. G. (edit.), "Santana Fossils. An Illustrated Atlas", T. H. F. Publications, Inc., Neptune City: 190-207.
- NELSON, G., 1973. Notes on the structure and relationships of certain Cretaceous and Eocene teleostean fishes. *American Museum Novitates*, **2524**: 1-31.
- NYBELIN, O., 1964. Versuch einer taxonomischen Revision der Jurassischen Fishgattung *Thrissops* Agassiz. *Meddelanden fran Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning*, **135**: 1-44.
- PATTERSON, C. & ROSEN, D.E., 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **158** (2): 81-172.
- SCHAEFFER, B., 1947. Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **89** (1): 1-40.
- SIGNORE, M., PEDE, C., BUCCI, E. & BARBERA, C. 2006. First report of the genus *Cladocyclus* in the Lower Cretaceous of Pietraraja (Southern Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **45** (1): 141-146.
- TAVERNE, L., 1969. Sur la présence d'un Aspidorhynchidae (Pisces, Holostéens, ordre des Aspidorhynchiformes) dans les terrains éocétaciques de la Guinée Équatoriale. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, **74** (3-4): 261-264.
- TAVERNE, L., 1974. *Parachanos* Arambourg et Schneegans (Pisces, Gonorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Gabon et de Guinée Équatoriale et l'origine des Ostariophys. *Revue de Zoologie Africaine*, **88** (3): 683-688.
- TAVERNE, L., 1975a. Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyphylétisme des poissons téléostéens. *Académie Royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences, 5<sup>e</sup> série*, **61** (3): 336-371.
- TAVERNE, L., 1975b. Étude complémentaire de *Wenzia congolensis* (Arambourg, C. et Schneegans, D., 1935), téléostéen salmoniforme fossile du Wealdien du Gabon, précédemment décrit dans le genre *Leptolepis* Agassiz, L., 1832. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 3<sup>e</sup> série, 344, *Sciences de la Terre*, **49**: 229-240.
- TAVERNE, L., 1976. *Mutanda Ichthyologica*. *Wenzichthys nomen novum* en remplacement de *Wenzia* Taverne, L., 1976, téléostéen Salmoniforme fossile du Crétacé inférieur du Gabon et de Guinée Équatoriale. *Revue de Zoologie Africaine*, **90** (4): 1032.
- TAVERNE, L., 1977. Ostéologie et position systématique du genre *Thrissops* Agassiz, 1833 (*sensu stricto*) (Jurassique supérieur de l'Europe occidentale) au sein des téléostéens primitifs. *Cybium*, **10** (1): 5-33.
- TAVERNE, L., 1986. Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons téléostéens du Jurassique et du Crétacé. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, **116** (1): 33-54.
- TAVERNE, L., 1997a. Sur la présence du genre *Calamopleurus* (= *Enneles*) (Pisces, Actinopterygii, Amiidae) dans l'ichthyofaune marine éocétacée de Guinée Équatoriale (Afrique). *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Département de Géologie et de Minéralogie, Rapport Annuel 1995 & 1996*: 215-220.
- TAVERNE, L., 1997b. Les poissons crétacés de Nardò. 3°. L'ordre des Ichthyodectiformes (Pisces, Teleostei). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **21**: 383-400.

- TAVERNE, L., 2008. Considerations about the Upper Cretaceous genus *Chirocentrites* and erection of the new genus *Heckelichthys* (Teleostei, Ichthyodectiformes). A new visit inside the ichthyodectid phylogeny. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **81**: 209-228.
- TAVERNE, L., 2009. Les poissons du Santonien (Crétacé supérieur) d'Apricena (Italie du Sud). 2°. *Garganoichthys decosmoi* gen. et sp. nov. (Teleostei, Ichthyodectiformes, Ichthyodectidae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria*, **33**: 27-39.
- TAVERNE, L. & BRONZI, P., 1999. Les poissons crétacés de Nardò. 9°. Note complémentaire sur le Saurodontinae (Teleostei, Ichthyodectiformes): *Saurodon elongatus* sp. nov. In: « Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca. 8 », Museo Civico di Storia Naturale di Verona: 105-116.
- TAVERNE, L. & CHANET, B., 2000. *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) du vallon de la Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie des Ichthyodectidae. *Geodiversitas*, **22** (1): 23-34.
- WEILER, W., 1922a. Die Fischreste aus den bituminösen Schiefen von Ibando bei Bata (Spanisch Guinea). *Palaeontologische Zeitschrift*, **5** (2): 148-160.
- WEILER, W., 1922b. Nachträgliche Bemerkungen zur Abhandlung über die Fischreste aus den bituminösen Schiefen von Ibando. *Palaeontologischen Zeitschrift*, **5** (2): 161.
- WEILER, W., 1961. Fischreste aus der Cocobeach Formation (Untere Kreide) in Nord-Gabon, Äquatorial-Afrika. *Palaeontologische Zeitschrift*, **35** (3-4): 191-199.

Louis TAVERNE  
Résidence "Les Platanes"  
Boulevard du Souverain, 142 (Boîte 8)  
B-1170 Bruxelles, Belgique  
E-mail: louis.taverne@gmail.com

Typescript submitted: February 3, 2010  
Revised typescript received: July 8, 2010

