

Les Actinoptérygiens du Mésozoïque continental d'Asie centrale et orientale et le problème de l'origine des Téléostéens

par Jean GAUDANT*.

Sommaire. — Révision systématique des Poissons fossiles du Jurassico-Crétacé continental d'Asie centrale et orientale, généralement considérés par les auteurs comme étant à l'origine des *Lycoperidae* ou appartenant à cette famille.

A l'exception des genres *Galkinia* BERG et *Paraclupea* DU, l'ensemble des Poissons étudiés dans cette note a été considéré de façon erronée, successivement par Takai [1943], Daniltshenko [1964] et Jakovlev [1965], comme appartenant à la famille des *Lycoperidae*. C'est pourquoi nous avons cherché à dégager dans ce texte leurs affinités réelles¹.

Ordre des PHOLIDOPHORIFORMES.

Famille des *Galkiniidae* JAKOVLEV 1962.

DÉFINITION SOMMAIRE : Poissons pholidophoriformes à couverture d'écaillés réduite se présentant sous forme de petites ossifications disposées sans ordre dans la peau.

Genre *Galkinia* BERG 1949.

ESPÈCE-TYPE : *Galkinia nuda* BERG 1949 (voir fig. 1).

DESCRIPTION SOMMAIRE (d'après V. N. Jakovlev [1962, p. 94-97]). — Petits Poissons mesurant jusqu'à 6 cm de longueur totale. Crâne caractérisé par ses frontaux et ses pariétaux unis dans le plan sagittal par une suture droite. Canal supraorbitaire se terminant de façon aveugle sur le pariétal. Opercule séparé du sous-opercule par une suture droite, horizontale. Préopercule crescentiforme, ses deux branches, étroites, formant entre elles un angle de 130°.

Un sous-orbital étroit, longeant la branche verticale du préopercule. Trois infra-orbitaux très développés, limitant vers l'arrière l'orbite, très grande. Os du crâne, lisses, recouverts d'une fine couche de ganoïne.

Articulation mandibulaire située un peu en arrière de la verticale passant par le milieu de l'orbite. Dentaire portant une forte apophyse coronoïde. Maxillaire étroit. Un seul supra-maxillaire. Prémamaxillaire relativement grand. Petites dents coniques portées par le prémamaxillaire et la partie antérieure du dentaire. 10 paires de rayons branchiostèges ensiformes. Plaque guilaire fusiforme.

40-42 vertèbres. 13-14 paires de côtes fines, n'atteignant pas le bord ventral du corps. Dernières vertèbres caudales recourbées vers le haut. Vertèbres post-abdominales pouvant être diplospondyles. Pectorales relativement longues, comportant I + 10 rayons soutenus par 10 radiaux. Pelviennes petites, composées de 6 rayons, le premier portant des fulcres développés. Dorsale débutant en arrière du milieu du corps, au niveau de la 17^e vertèbre.

* Note présentée à la séance du 21 mars 1966.

1. A l'occasion de la présente étude, je désire vivement exprimer mes très respectueux remerciements à mon Maître, M. le professeur J. P. Lehman, directeur de l'Inst. de paléontologie du Muséum pour les nombreux conseils qu'il a bien voulu me prodiguer au cours de la préparation de ce travail. Ma gratitude va également à M. le professeur M. David, doyen de la Faculté des sciences de Reims, dont la compréhension m'a rendu possible l'accès aux textes chinois et soviétiques, indispensables à la réalisation de ce travail.

III-IV + 7 rayons soutenus par 10 radiaux, 3^e rayon non bifurqué pourvu de fulcres. Anale : IV + 9 rayons soutenus par 11 radiaux, 3^e rayon non bifurqué pourvu de fulcres. Caudale homocercue composée de 17 rayons principaux soutenus par 12 hypuraux. Fulcres en avant des deux lobes de la caudale.

Couverture d'écaillés réduite « constituée essentiellement de petites ossifications dispersées dans la peau ». Ces ossifications sont plus nombreuses du côté ventral que du côté dorsal. En outre, s'observent le long de l'axe du corps au-dessous de la colonne vertébrale « quatre rangées de petites épines brillantes

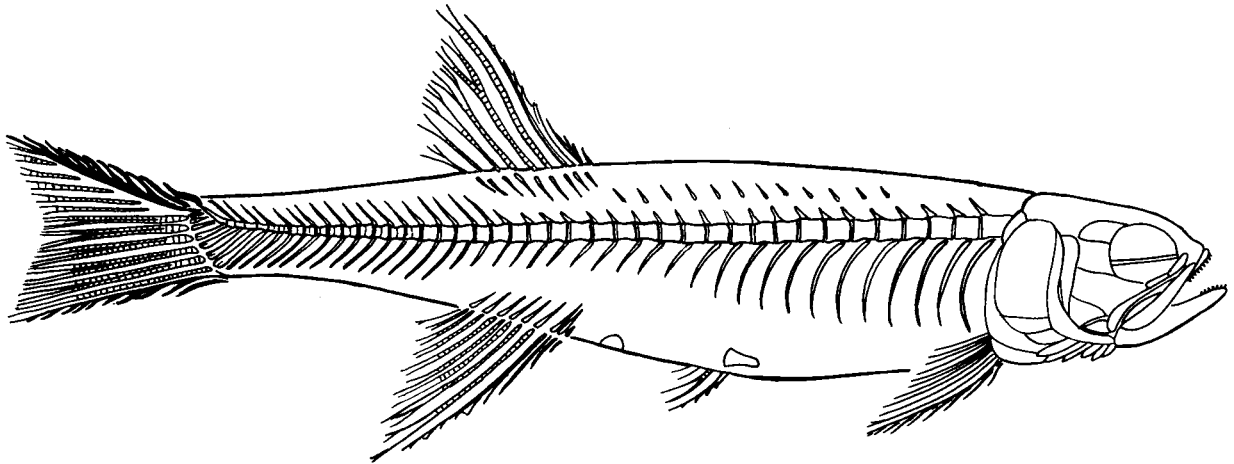


FIG. 1. — *Galkinia nuda* BERG. Reconstitution du corps (d'après JAKOVLEV [1962, fig. 3 b et 4 a]).

couvertes de ganoïne... Chaque épine est portée par un disque osseux de forme elliptique, non couvert de ganoïne, situé apparemment sous la peau ».

REMARQUES. — Par les caractères énumérés ci-dessus, *Galkinia*, connu uniquement dans le Jurassique supérieur continental du Karatau (Kazakhstan), paraît représenter un type tout à fait particulier de *Pholidophoriformes*, caractérisé par l'extrême réduction du recouvrement dermique du corps. Seul le genre *Ceramurus* EGERTON, du Purbeckien d'Angleterre, présente des affinités marquées avec lui. Se fondant sur la forme de l'appareil operculaire et sur la position de la suture entre opercule et sous-opercule, V. N. Jakovlev [1962, p. 100] suppose qu'au sein des *Pholidophoriformes*, les familles des *Pleuropholidae* et des *Galkiniidae* pourraient représenter une lignée conduisant aux *Lycoperidae*, précocement détachée de l'axe *Pholidophoridae-Leptolepidae*.

Récemment cependant, cet auteur [1965, p. 91] semble être revenu sur cette opinion, affirmant que, dans l'état actuel de nos connaissances « l'ancêtre le plus vraisemblable des *Lycoperidae*... semble être *Baleiichthys graciosus* ROHON, du Jurassique moyen de Sibérie

orientale ». Pour notre part, nous croyons pouvoir affirmer que le genre *Galkinia* paraît trop spécialisé, notamment par la régression du recouvrement dermique du corps et par la forme très étroite de son préopercule, pour pouvoir être considéré comme un ancêtre éventuel de certains groupes de Téléostéens inférieurs tels que les *Lycoperidae*.

Ordre des LEPTOLÉPIFORMES.

Famille des *Lycoperidae* COCKERELL 1925.

Genre *Lycoptera* MÜLLER 1848.

ESPÈCE-TYPE : *Lycoptera middendorffi* MÜLLER 1848.

A la suite des travaux de T. D. A. Cockerell [1925, p. 316], *Lycoptera* a été fréquemment rapproché des Cypriniformes dont il pourrait représenter, selon cet auteur, une forme ancestrale chez laquelle l'appareil de Weber ne serait pas encore individualisé. Cependant, une opinion plus conforme aux caractères anatomiques de ce Poisson a été récemment formulée par J.-P. Lehman [1966, p. 196], qui écrit que « ce genre pourrait être très proche de l'origine des Clupéiformes ».

Ce point de vue nous a paru confirmé par l'étude anatomique de *Lycoptera davidi* (SAUVAGE) que nous avons effectuée récemment² (voir fig. 2).

Au cours de cette étude, il nous a été possible de mettre en évidence, entre *Lycoptera* et les *Elopidae*, des ressemblances relatives à la forme du préopercule et de la mandibule. Par

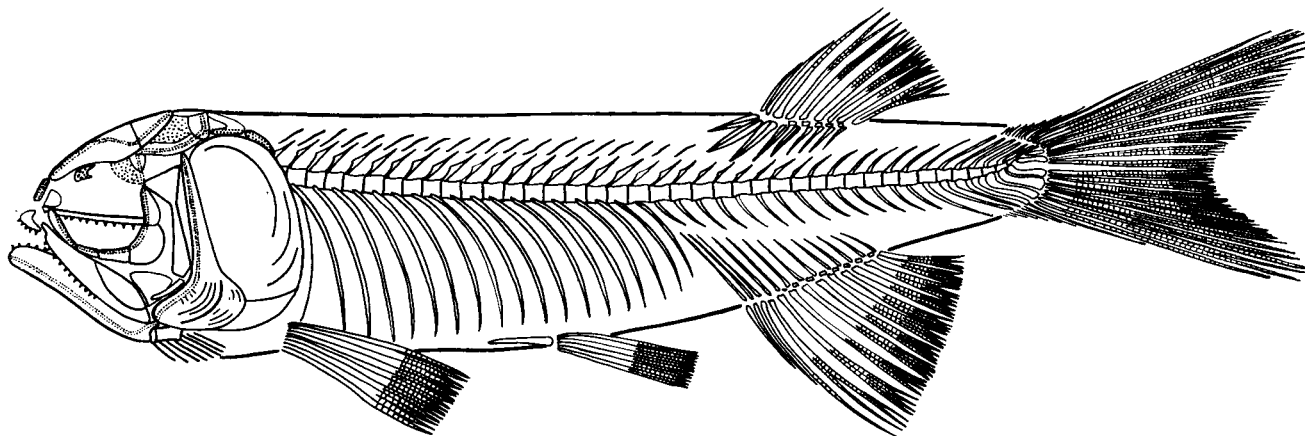


FIG. 2. — *Lycoptera davidi* (SAUVAGE). Reconstitution du corps (principalement d'après SAITO [1936, pl. I]).

contre, la forte régression du recouvrement dermique de la joue et de la région temporale, marquée d'une part par la disparition de la plaque sous-orbitale et la régression des infra-orbitaux, et d'autre part par l'apparition d'une fosse temporale entre le pariétal et le dermoptérotique très régressé, écarte *Lycoptera* de cette famille.

En conséquence, il semble que *Lycoptera* doive être considéré comme le représentant d'une ligne issue de Pholidophoriformes dulcaquicoles probablement voisins du genre *Baleiichthys* РОНОН. Contrairement à ce que croyait pouvoir affirmer T. D. A. Cockerell, ces Poissons ne semblent avoir joué aucun rôle dans l'apparition des différents groupes de Téléostéens inférieurs actuels, en raison de leur mode de vie très particulier.

? Famille des **Anaethalionidae nov. fam.**

Genre ***Sinolycoptera*** JAKOVLEV 1965.

ESPÈCE-TYPE : *Sinolycoptera langshanensis* (Su) 1963.

DESCRIPTION SOMMAIRE (d'après T. T. Su [1963, p. 132-133]). — Poissons mesurant environ 11 cm de longueur totale. Corps fusiforme.

Crâne relativement mal conservé. Orbites de taille moyenne. Sclérotiques ossifiés. Parasphé-

noïde se relevant légèrement vers l'avant. Maxillaire étroit. Prémaxillaire petit. Supramaxillaires indiscernables. Mandibule étroite. Dentaire sans apophyse coronoïde marquée. Petit angulo-articulaire. Dents coniques, très espacées, relativement grosses et peu coupantes, portées seulement par le dentaire. Carré triangulaire. Hyomandibulaire vertical. Opércule grand, rectangulaire. Sous-opercule plus petit, triangulaire. Préopercule étroit, croissantiforme, ses deux branches formant un angle supérieur à 90°. Interopercule triangulaire. Rayons branchiostèges imparfaitement conservés.

58 vertèbres environ. Vertèbres caudales recourbées vers le haut. Épineux longs et minces. Côtes atteignant presque le bord ventral du corps. 7-8 hypuraux faiblement élargis. Pectorales basses, petites, mal conservées. Pelviennes très petites, situées plus près des pectorales que de l'anale. Dorsale située entre pelviennes et anale; III + 11 rayons. Radiaux non conservés. Anale : III + 10 rayons. Radiaux non conservés. Caudale homocercue, profondément fourchue. 18 rayons principaux.

REMARQUES. — On notera tout particulièrement dans cette description que plusieurs caractères écartent *Sinolycoptera* — Poisson du

2. GAUDANT, J. (1966) : Contribution à l'étude du genre *Lycoptera*. Thèse 3^e cycle, Paris.

Jurassique supérieur continental (Tèershènaolè formation) de Langshan (Mongolie intérieure) — du genre *Anaethalion*, ainsi que l'a déjà démontré V. N. Jakovlev [1965, p. 82]. Il ne s'agit pas seulement du nombre différent de rangées d'os intermusculaires indiqué par cet auteur, mais également de caractères craniens tels que la forme générale de la tête ou le fort développement de l'opercule, beaucoup plus grand que celui d'*Anaethalion*. De plus, le nombre de vertèbres (58) est supérieur à celui observé chez les diverses espèces d'*Anaethalion*.

En dépit de ces différences, il nous paraît préférable de classer *Sinolycoptera* (genre pour lequel nous avons l'intention de proposer le nom générique de *Mongolichthys*, afin d'éviter de suggérer d'hypothétiques affinités phylogénétiques) au voisinage d'*Anaethalion*, au sein de la famille des *Anaethalionidae nov. fam.*

Famille des *Anaethalionidae nov. fam.*³.

DÉFINITION SOMMAIRE. — Poissons leptolépiformes à mandibule longue, sans épaississement marqué. Arc maxillaire très redressé, de type leptolépide. Préopercule à branche inférieure très élargie. Écailles cycloïdes.

Genre *Manchurichthys* SAITO 1936.

ESPÈCE-TYPE : *Manchurichthys uwatokoï* SAITO 1936 (voir fig. 3).

Rapproché tout d'abord de *Leptolepis* AGASSIZ et *Aethalion* MÜNSTER [Saito, 1936, p. 11]; *Manchurichthys*, POISSON du Crétacé inférieur continental (Talatzu series) des environs de Lungching (Mandchourie), fut ensuite considéré par F. Takai [1942, p. 132] comme possédant

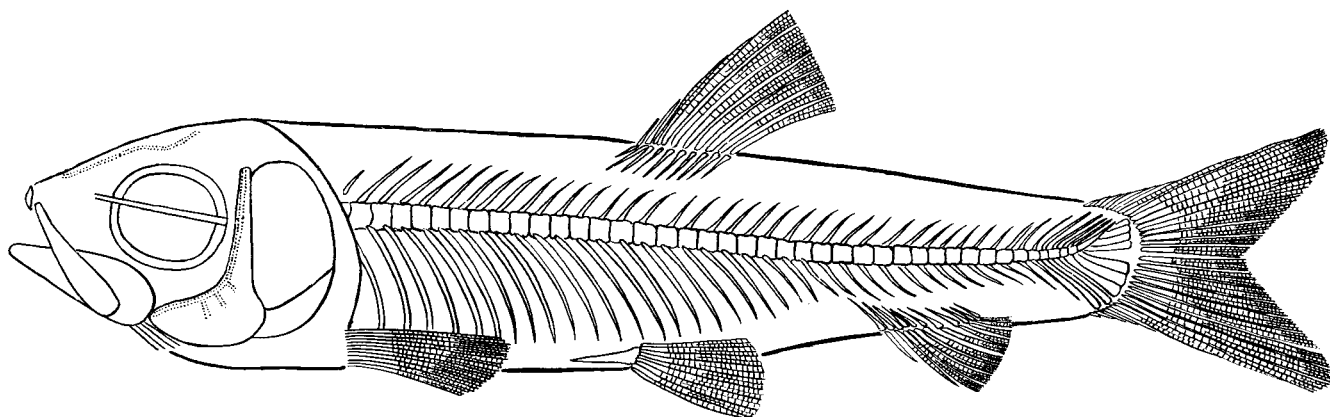


FIG. 3. — *Manchurichthys uwatokoï* SAITO. Reconstitution du corps (principalement d'après TAKAI [1943, fig. 12]).

des « caractères intermédiaires entre *Lycoptera* et *Leptolepis* ». Par la disposition de son appareil maxillaire, le fort développement de la région antéorbitaire, la possession d'os sclérotiques, la structure de la région operculaire et la position de la nageoire dorsale, située au-dessus des pelviennes, *Manchurichthys* se rapproche du type *Leptolepis*. Par contre, la forme du préopercule (dont la branche horizontale est relativement bien développée comme c'est le cas chez *Anaethalion*) et de la mandibule (allongée, sans apophyse coronoïde nettement marquée), constitue un caractère écartant *Manchurichthys* des *Leptolepidae*. Il apparaît donc clairement que *Manchurichthys* est une forme voisine d'*Anaethalion*, genre caractérisé, par la possession, à la fois de caractères clupéoïdes et élopoïdes, dont nous avons fait le type d'une

famille nouvelle de Leptolépiformes, distincte des *Lycopteridae* et des *Leptolepidae*.

Ordre des CLUPÉIFORMES.

Famille des *Chirocentridae*.

Genre *Mesoclupea* PING et YEN 1933.

ESPÈCE-TYPE : *Mesoclupea showchangensis* PING et YEN 1933 (voir fig. 4).

DESCRIPTION SOMMAIRE (d'après M. M. Chang [1963, p. 106-109]). — Poissons mesurant environ 12 cm de longueur totale. Corps fusiforme.

3. Une diagnose complète de la famille des *Anaethalionidae* sera donnée dans une note en préparation consacrée à l'étude du genre *Anaethalion*.

Tête plus longue que haute. Frontaux longs et étroits unis dans le plan sagittal par une suture droite. Canal supra-orbitaire se divisant à l'arrière du frontal. Pariétaux en contact dans le plan médian sauf dans leur partie postérieure où ils sont séparés par le supraoccipital, petit. Aucune pit-line sur le pariétal. Région antéorbitaire courte. Mésethmoïde visible. Post-temporal trifide, les branches supérieure et moyenne étant liées au supratemporal. Système sensoriel céphalique de type moderne (tracé téléostéen). Orbite grande. Sclérotiques ossifiés. Pas de supraorbital. Infraorbitaux étroits, mal conservés. Dermosphénotique triangulaire. Parasphénoïde non denté traversant l'orbite dans sa partie inférieure. Bouche oblique. Arc maxillaire portant des dents coniques très serrées. Pré-

maxillaire petit. Deux supramaxillaires. Mandibule longue. Dentaire présentant une apophyse coronioïde marquée et portant des dents coniques sur sa partie inférieure. Articulaires visible mais pas l'angulaire. Préopercule crescentiforme, la branche supérieure et la partie antérieure de la branche inférieure formant un angle droit. Canal préoperculaire émettant environ 12 ramifications vers le bas et vers l'arrière. Opercule rectangulaire. Sous-opercule et interopercule triangulaires. Rayons branchiostèges étroits, s'élargissant vers l'arrière, en nombre supérieur à 10 paires. Hyomandibulaire vertical. Carré triangulaire portant une apophyse saillante contre laquelle s'appuie le symplectique en forme de bâtonnet. Métaptérygoïde semi-circulaire. Entoptérygoïde semi-circulaire, entrant en contact

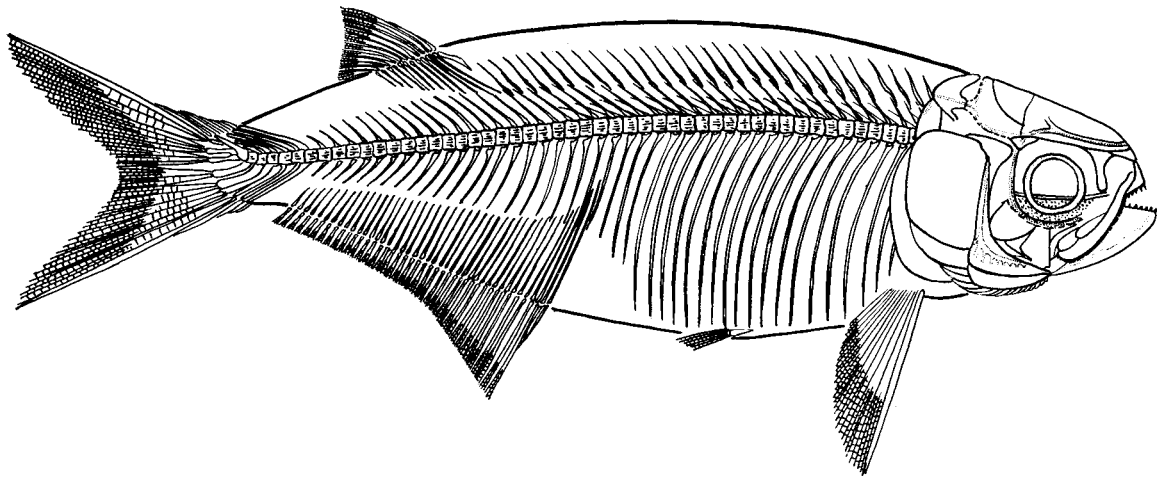


FIG. 4. — *Mesoclupea showchangensis* PING et YEN. Reconstitution du corps (d'après CHANG [1963, fig. 2]).

dans sa partie supérieure avec le parasphénoïde et portant des dents sur sa face externe. Ectoptérygoïde long et étroit.

53-54 vertèbres dont 30 caudales. Vertèbres antérieures non fusionnées en appareil de Weber. Corps vertébraux cylindriques, plus hauts que larges. Cinq dernières vertèbres caudales recourbées vers le haut. 23-24 paires de côtes, fines et longues, atteignant presque le bord ventral du corps. Épines neurales longues et fines en forme de S. Os intermusculaires grêles, en avant de la dorsale.

Cleithrum puissant. Pas de postcleithrum. Scapula mal conservée. Coracoïdes élargis formant une quille en avant de l'abdomen. Pectorales basses, relativement grandes; I + 11 rayons. Pelviennes très petites insérées au milieu, entre pectorales et anale ou un peu

plus près de celle-ci; 6 rayons. Dorsale en position très reculée; III + 11 rayons insérés sur 14 radiaux. Premier radial court. Second radial situé entre les 29^e et 30^e épines neurales. Anale à base très longue; III + 40 rayons insérés sur 41 radiaux environ. Premier radial situé entre les 24^e et 25^e épines hémiales. Caudale profondément fourchue; I + 17 + I rayons, dont I + 9 rayons au lobe supérieur. 7 hypuraux (3 soutenant le lobe supérieur). Troisième hypural (compté en partant du bas) très large.

Écailles cycloïdes, dont la surface semble couverte d'une fine couche de ganoïne.

REMARQUES. — Ainsi que l'a démontré M. M. Chang [1963, p. 114-122], *Mesoclupea*, connu dans le Jurassique supérieur continental du Chekiang (gisements de Showchang, Linhai,

Chunan et Kienteh) mais aussi dans les provinces de Fukien (Chungan et Yungan) et de Kiangsi (gisement de Taiho), possède des caractères indubitables de *Chirocentridae*, contrairement à ce qu'affirmaient C. Ping et T. C. Yen [1933, p. 271], qui le considéraient comme « très proche du genre *Clupea* ». Terminant son étude par une analyse de la famille des *Chirocentridae*, M. M. Chang [1963, p. 122] écrit que, « *Mesoclupea* doit être considéré comme l'un des genres primitifs de *Chirocentridae* et le compare aux espèces jurassiques de *Thrissops*, telles que *Thrissops formosus* avec lesquelles elle le réunit au sein de la sous-famille des *Thrissopinae*.

? Famille des **Chirocentridae**.

Genre ***Sungarichthys*** TAKAI 1943.

ESPÈCE-TYPE : *Sungarichthys longicephalus* (TAKAI) 1941.

Connu par un seul exemplaire du Crétacé supérieur (Sungari series) de la province de Kirin (Mandchourie), et décrit tout d'abord sous le nom générique de *Leptolepis*, *Sungarichthys* constitue indiscutablement une forme très différente des autres Actinoptérygiens du Jurasso-Crétacé d'Asie orientale. Ses caractères généraux : position très avancée de la nageoire dorsale, épaissement postérieur très marqué du dentaire, grand nombre de vertèbres, centra vertébraux « délicats et quelque peu rétrécis en leur milieu » [Takai, 1943, p. 263], le rapprochent de la famille des *Clupeidae*. Cependant, le développement d'un museau très long, « extrêmement protractile », représentant environ deux cinquièmes de la longueur totale de la tête, écarte *Sungarichthys* de cette famille, et rend possible son appartenance à la famille des *Chirocentridae*.

Famille des **Clupeidae** MULLER.

Genre ***Paraclupea*** DU 1950.

ESPÈCE-TYPE : *Paraclupea chetungensis* DU 1950.

Les *Clupeidae* de Lin-Hai (Chekiang) décrits par H. C. Du sous le nom de *Paraclupea*, ont été comparés par cet auteur aux genres *Clupea* et *Mesoclupea*. Cependant à la suite des travaux de A. L. Sun [1956], il paraît préférable de les rapprocher de genres plus récents comme *Knightia* et *Diplomystus*.

Reprenant les idées de B. Schaeffer [1947], A. L. Sun [1956, p. 418] précise en effet, que *Paraclupea* — dont les écailles dorsales, situées à l'origine de la nageoire dorsale, sont plus larges que longues et possèdent un bord postérieur non pectiné — pourrait être proche du groupe ancestral dont ont dû dériver tous les autres *Clupeidae* à double armure d'écailles.

Cette opinion paraît être également celle de H. T. Liu [1963, p. 37] qui écrit : « *Paraclupea*... représente un type primitif qui possède probablement des affinités étroites avec l'ancêtre de *Diplomystus* et *Knightia*. »

* *

La connaissance de l'ichthyofaune mésozoïque d'Asie centrale et orientale permet, ainsi que nous avons pu le remarquer, de mieux comprendre l'étendue du processus de diversification phylétique manifesté par les Actinoptérygiens au Jurasso-Crétacé. Si, en raison de leur habitat en eaux douces, aucune de ces formes ne semble avoir donné naissance à des genres actuels, leur étude donne néanmoins l'occasion de saisir l'importance du rôle joué par les ichthyofaunes importantes durant le Mésozoïque.

Bibliographie.

- BERG L. S. (1949). — Sous-classe des Actinopterygii. In Atlas des formes maîtresses de la faune fossile de l'U. R. S. S., t. 7, p. 57-75 (en russe). Leningrad, Ak. Nauk. S. S. S. R.
- CHANG M. M. (1963). — New materials of *Mesoclupea* from Southeastern China and on the systematic position of the genus. *Vert. Palasiatica*, vol. 7, n° 2, p. 105-122, 4 fig., 1 tabl., pl. I-III. Péking (en chinois avec résumé en anglais).
- COCKERELL T. D. A. (1925). — The affinities of the Fish *Lycoptera middendorffi*. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, vol. 51, p. 129-144, 6 fig., pl. I-II.
- DANILTSHENKO P. G. (1964). — Super-ordre des Teleostei. In J. A. Orlov, Bases de la Paléontologie, tome « Agnathes et Poissons », p. 396-398. (en russe). Moscou, Izdat. Nauka.
- DU H. C. (1950). — The discovery of the Cretaceous herrings from Nin-Hai, Chekiang. *Geol. Rev. China*, vol. 15 (4-6), p. 185-193 (en chinois).
- JAKOVLEV V. N. (1962). — Les Poissons de l'ordre des

- Pholidophoriformes du Jurassique du Karatau. *Paleont. Zhurn*, n° 3, p. 90-101, 6 fig. (en russe).
- (1965). — Systématique de la famille des *Lycoperidae*. *Ibid.*, n° 2, p. 80-92, 3 tabl. (en russe).
- LEHMAN J. P. (1966). — Actinopterygii. In J. PIVETEAU, *Traité de paléontologie*, t. IV, fasc. 3, p. 196. Paris, Masson et Cie édit.
- LIU H. T. (1963). — The discovery of double armored herrings from Itu, Hupei. *Vert. Palasiatica*, vol. 7, n° 1, p. 31-37, 1 fig., pl. I. (en chinois avec résumé en anglais).
- PING C. et YEN T. C. (1933). — Descriptions of two new fossil Fishes from Chekiang. *Bull. geol. Soc. China*, vol. 12 (2), p. 269-273, 2 fig., pl. I.
- SAITO K. (1936). — Mesozoic Leptolepid Fishes from Jehol and Chientao, Manchuria. *Rep. first scient. Exped. Manchoukuo*, Sec. II, pt. III, p. 1-23, 2 fig., pl. I-V (en japonais avec résumé en anglais). Tokyo.
- SCHAEFFER B. (1947). — Cretaceous and Tertiary Actinopterygian Fishes from Brazil. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, vol. 89, art. 1, p. 1-39, 6 fig., pl. 1-7, tabl. 1-2.
- SU T. T. (1963). — A new species of *Anaethalion*. *Vert. Palasiatica*, vol. 7, n° 2, p. 132-135, pl. I (en chinois avec résumé en anglais).
- SUN A. L. (1956). — *Paraclupea*. A genus of double armored herrings from Chekiang. *Acta Palaeont. Sinica*, vol. 4, n° 3, p. 413-418, 1 fig., pl. I (en chinois avec résumé en anglais).
- TAKAI F. (1941). — Two new occurrences of the Mesozoic Leptolepid Fishes in Manchoukuo. *Journ. geol. Soc. Japan*, vol. 48, n° 574, p. 362 (en japonais).
- (1942). — An occurrence of *Leptolepis* in the Cretaceous Sungari Series in Manchoukuo. *Journ. Fac. Sc. imp. Univ. Tokyo*, sect. 2, vol. 6, pt 8, p. 129-133, 1 fig.
- (1943). — A monograph of the Lycoperid Fishes from the Mesozoic of Eastern Asia. *Ibid.*, sect., 2, vol. 6, pt. 11, p. 259-264, pl. IX.