

# Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur d'Amérique du Sud

Mireille Gayet, François J. Meunier

---

#### Citer ce document / Cite this document :

Gayet Mireille, Meunier François J. Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur d'Amérique du Sud. In: Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon, n°125, 1993. Paléontologie et stratigraphie d'Amérique latine. Table ronde européenne. Lyon, 7-8-9 juillet 1992. pp. 169-185;

[https://www.persee.fr/doc/geoly\\_0750-6635\\_1993\\_act\\_125\\_1\\_1556](https://www.persee.fr/doc/geoly_0750-6635_1993_act_125_1_1556)

---

Fichier pdf généré le 03/06/2021



## **Resumen**

Consecuencias paleobiogeográficas y bioestratigráficas de la identificación de las escamas ganoidas del Cretácico superior y del Terciario inferior de América del Sur.

Los recientes hallazgos en América del Sur de restos de peces ganoides pertenecientes a los Holosteanos (Semionotiformes y Lepisosteiformes) y a los Brachiopterygios (Polypteriformes) permiten interpretar con más solvencia la paleobiogeografía de estos grupos, definen de manera más precisa su supuesta edad de aparición y de desaparición y aportan datos complementarios sobre la paleogeografía sud-americana.

## **Abstract**

Palaeogeographical and biostratigraphical implications of ganoid fish scales from the Upper Cretaceous and Lower Tertiary of South America.

The recent discoveries in South America of ganoid fish remains belonging to holosteans (Semionotiformes and Lepisosteiformes) and to brachiopterygians (Polypteriformes) allow us to define more precise the palaeobiogeography of these groups, to delimit their age of appearance and disappearance and to give supplementary data on the palaeogeography of South America.

## **Résumé**

Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur d'Amérique du Sud.

Les découvertes récentes en Amérique du Sud de restes de poissons ganoïdes appartenant aux Holostéens (Sémionotiformes et Lépisostéiformes) et aux Brachiopterygiens (Polyptériformes) permettent de mieux cerner la paléobiogéographie de ces groupes, définissent de manière plus précise leur âge supposé d'apparition et de disparition et apportent des données supplémentaires sur la paléogéographie sud-américaine.





# **CONSÉQUENCES PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES ET BIOSTRATIGRAPHIQUES DE L'IDENTIFICATION D'ÉCAILLES GANOÏDES DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR ET DU TERTIAIRE INFÉRIEUR D'AMÉRIQUE DU SUD**

**Mireille GAYET (\*) & François J. MEUNIER (\*\*)**

(\*) URA 11 CNRS, Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard (Lyon I), 43 bd du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France.

(\*\*) Laboratoire d'Ictyologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 PARIS cedex 05, France et URA 1137 CNRS, Formations Squelettiques, Université Paris 7, 2 Place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France.

## Résumé

### Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur d'Amérique du Sud

Les découvertes récentes en Amérique du Sud de restes de poissons ganoïdes appartenant aux Holostéens (Sémionotiformes et Lépisostéiformes) et aux Brachiopterygiens (Polyptériformes) permettent de mieux cerner la paléobiogéographie de ces groupes, définissent de manière plus précise leur âge supposé d'apparition et de disparition et apportent des données supplémentaires sur la paléogéographie sud-américaine.

MOTS-CLÉS : Amérique du Sud, poissons ganoïdes, Crétacé supérieur, Tertiaire inférieur, paléobiogéographie, biostratigraphie.

## Resumen

### Consecuencias paleobiogeográficas y bioestratigráficas de la identificación de las escamas ganoidas del Cretácico superior y del Terciario inferior de América del Sur.

Los recientes hallazgos en América del Sur de restos de peces ganoides pertenecientes a los Holosteos (Sémionotiformes y Lepisosteiformes) y a los Brachiopterigios (Polypteriformes) permiten interpretar con más solvencia la paleobiogeografía de estos grupos, definen de manera más precisa su supuesta edad de aparición y de desaparición y aportan datos suplementarios sobre la paleogeografía sud-americana.

PALABRAS CLAVE : América del Sur, peces ganoides, Cretácico superior, Terciario inferior, paleobiogeografía, bioestratigrafía

## Abstract

### Palaeogeographical and biostratigraphical implications of ganoid fish scales from the Upper Cretaceous and Lower Tertiary of South America.

The recent discoveries in South America of ganoid fish remains belonging to holosteans (Sémionotiformes and Lépisostéiformes) and to brachiopterygians (Polypteriformes) allow us to define more precise the palaeobiogeography of these groups, to delimit their age of appearance and disappearance and to give supplementary data on the palaeogeography of South America.

KEYWORDS : South America, ganoid fish, Upper Cretaceous, Lower Tertiary, Palaeobiogeography, Biostratigraphy.

## INTRODUCTION

Pendant la période qui nous intéresse (Crétacé supérieur /Tertiaire inférieur), les poissons à écailles ganoïdes sont relativement rares par rapport aux périodes précédentes et se limitent aux Polyptériformes et à deux ordres d'Holostéens, les Sémionotiformes et les Lépisostéiformes. Les premiers Sémionotiformes apparaissent au Permien. Ils deviendront nombreux et variés au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur dans tous les sédiments qu'ils soient marins ou d'eau douce et disparaîtront à la fin du Crétacé. A la fin du Crétacé inférieur, se reconnaissent les premiers Lépisostéiformes tandis que les premiers Polyptériformes connus (d'âge certain) datent du Maastrichtien. Ces deux derniers groupes perdurent jusqu'à nos jours.

Géographiquement, si les Polyptériformes sont limités en Afrique et, par une découverte récente, en Amérique du Sud (Gayet & Meunier 1991, 1992) les deux autres ordres se rencontrent dans le monde entier, à l'exception de l'Antarctique pour les Sémionotiformes (McKuhne 1986) et de l'Antarctique + l'Australie pour les Lépisostéiformes (Wiley 1976).

Jusqu'à ces dernières années (Gayet & Meunier 1986) le problème de la reconnaissance de ces groupes ne s'était pas réellement posé, même lorsqu'ils n'étaient représentés que par des écailles, éléments généralement bien préservés, quels que soient la nature et l'âge des sédiments. En effet, les Sémionotiformes caractérisaient le Secondaire et disparaissaient avant la fin du Crétacé inférieur (les formes reconnues au Cénomanien étaient douteuses), date à laquelle apparaissaient les Lépisostéiformes. Quant aux Polyptériformes, ils n'étaient alors présents qu'en Afrique et leurs écailles, largement ornementées, ne posaient apparemment aucun problème de reconnaissance avec celles des Lépisostéiformes. Le problème est devenu crucial avec la découverte, dans le Sénonien d'In Bechetem au Niger, d'écailles morphologiquement identiques mais appartenant, soit à des Lépisosteidae, soit à des Polypteridae (Gayet *et al.* 1988) puis, en Bolivie, dans des niveaux maastrichtiens, d'écailles de Semionotidae (Gayet 1982 ; Meunier & Gayet 1992),

de Lepisosteidae (Gayet 1987a) et de Polypteridae (Gayet & Meunier 1991, 1992), parfois, pour ces deux dernières familles, morphologiquement peu ou pas différenciables entre elles (Gayet *et al.* 1988).

## PROBLÈME DE DIFFÉRENCIATION DES ÉCAILLES

Les écailles ganoïdes des poissons présentés ci-dessus sont classiquement divisées par les auteurs (Goodrich 1907 ; Kerr 1952 ; Schultze 1977), en deux grands groupes (fig. 1) :

1) les écailles paléoniscoïdes, dont le type correspond à celles des Paléoniscides mais aussi à celles des Polyptères, constituées de trois couches : a) la plus externe formée de ganoïne pluristratifiée qui recouvre, b) une couche moyenne de dentine située au-dessus de, c) la couche la plus profonde, osseuse, formant la plaque basale (fig. 1A) ;

2) les écailles lépisostéoïdes typiques des Lepisosteidae actuels qui ont perdu, par rapport aux précédentes, la couche moyenne de dentine. La ganoïne repose donc sur la plaque osseuse (fig. 1B).

Si, effectivement, il est possible de rattacher sommairement les différentes écailles ganoïdes des Actinoptérygiens fossiles et actuels à l'un de ces deux types, il est toutefois indispensable de donner des descriptions beaucoup plus précises dès lors que l'on envisage, soit des comparaisons, soit, plus simplement, des attributions taxinomiques. Nous considérerons donc successivement des aspects morphologiques issus d'observations au microscope électronique à balayage (d'accès commode, rapide et n'abîmant pas le fossile) et des données histologiques plus classiques (nécessitant une coupe, donc une inclusion et une destruction partielle du fossile).

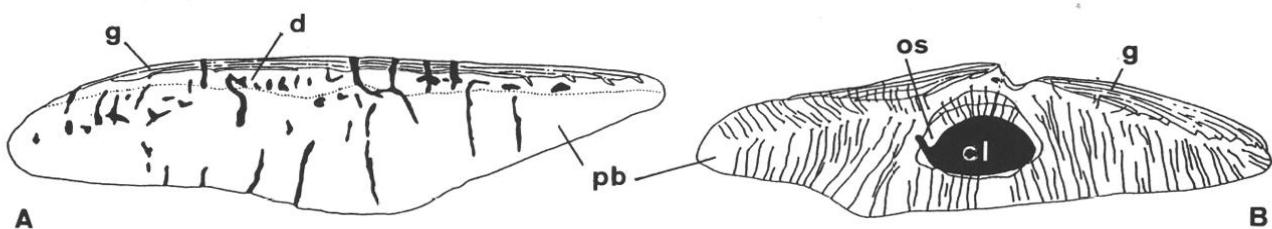


Fig. 1 - Comparaison de l'organisation générale d'écailles ganoïdes du gisement d'In Becetem.  
a) *Polypterus* sp. ; b) *Lepisosteus* sp. (écaille de la ligne latérale). cl : canal vasculaire ; d : dentine ; g : ganoïne ; os : os secondaire ; pb : plaqué basale.

### 1. MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE

La surface externe de la ganoïne présente de nombreux reliefs microscopiques ou tubercules, en forme de petits cônes au sommet émoussé, non visibles à l'œil nu (pl. 1, fig. 1), différents par conséquent, des «tubercules» décrits par Wenz & Brito (1992) comme ornementation des écailles d'*Obaichthys*, lesquelles possèdent également des tubercules microscopiques. Ces tubercules, d'abord mis en évidence sur les écailles de *Polypterus* (Ermin *et al.* 1971) puis du Palaeonisciforme *Dapedium* (Schultze 1977), ont été décrits aussi bien sur les écailles (Gayet & Meunier 1986), y compris sur la ganoïne des écailles régénérées (Sire *et al.* 1987), que sur les divers autres dépôts de ganoïne des espèces concernées, comme par exemple les odontodes des gulaires, des pinnules et des lépidotriches chez les Polypteridae (Meunier *et al.* 1987).

Assurant probablement une fonction mécanique de fixation de l'épiderme par adhésion d'une couche organique issue de la membrane basale sous-épidermique (Zylberberg *et al.* 1985), ces tubercules ont des caractéristiques morphologiques (tabl. 1), diamètres et distances intertuberculaires qui permettent de séparer les familles, les genres, voire même, dans certains cas, les espèces, sur la base de comparaisons avec les espèces actuelles et/ou les espèces fossiles complètes, taxinomiquement bien définies (Gayet & Meunier 1986 ; Gayet *et al.* 1988). Les diamètres des tubercules sont, pour un groupe donné, très constants avec une

faible marge de variabilité. Cette variabilité est plus importante lorsque l'on considère la distance séparant deux tubercules. Toutefois, cette deuxième donnée s'avère également un paramètre significatif, tout au moins des genres.

### Sémionotiformes

L'étude des écailles des Sémionotiformes au MEB actuellement en cours, se heurte au problème d'un groupe totalement fossile dont les définitions taxinomiques sont encore à revoir. Quelques mesures ont cependant été faites chez quelques taxons bien définis (tabl. 1). Celles-ci ne permettent pas par elles-mêmes de nommer le taxon puisqu'on les retrouve mélangées à celles des Lepisosteidae. Néanmoins, il semble que la répartition des tubercules à la surface de la ganoïne soit plus irrégulière, ce que ne révèle évidemment pas la moyenne des mesures effectuées.

En Bolivie, quelques écailles épaisses, provenant du Crétacé supérieur de Vila Vila donnent les mesures suivantes : 4,41 µm pour les diamètres et 4,51 µm pour les espaces intertuberculaires, paramètres qui, à première vue, devraient permettre de les intégrer au sein des *Lepisosteus*. Cependant, l'irrégularité de la répartition des tubercules nous a enclin à penser qu'il s'agit d'un Semionotidae et non pas d'un Lepisosteidae, hypothèse, sinon prouvée, du moins supportée par l'absence de toute vertèbre de Lepisosteidae dans ce gisement (alors qu'elles sont présentes dans les autres gisements boliviens à *Lepisosteus*).

Les tubercules de la ganoïne de *Lepidotyle* (Meunier & Gayet 1992) ne sont pas suffisamment bien cernés pour être mesurables.

Taxons	mesures diamètres tubercules (µm)	mesures intertuberculaires (µm)	Taxon	mesures diamètres tubercules (µm)	mesures intertuberculaires (µm)
<i>Lepidotes laevis</i>	3,93	4,82			
<i>Lepidotes mantelli</i>	4,66	5,02	Semionotidae indet. Bolivie	4,41	4,51
<i>Lepidotes elvensis</i>	4,78	4,57			

Tabl. 1 - Mesures des diamètres des tubercules et des distances intertuberculaires chez quelques Semionotidae crétacés et tertiaires. Classement basé sur les diamètres des tubercules.

### Lepisosteiformes

Chez les formes actuelles et chez les Lépisostéiformes fossiles bien définis (formes sub-complètes comprenant généralement tout ou partie de la tête), on constate ainsi que les écailles d'*Atractosteus* ont des diamètres (5,68 µm à 9,07 µm) supérieurs à ceux de *Lepisosteus* (3,79 µm à 5,61 µm). En revanche, les espaces intertuberculaires, qui ne sont pas inversement proportionnels à la taille des tubercules, sont nettement plus faibles chez les premiers (1,96 µm à 2,82 µm) que chez les seconds (3,14 µm à 4,75 µm). Les mesures des diamètres des tubercules et des espaces intertuberculaires chez les formes fossiles connues par un matériel restreint, voire même simplement par des écailles, permettent, par comparaison avec les données de base précédemment définies, de les reconnaître taxinomiquement. C'est ainsi que l'espèce «*Clastes*» *pustulosus* du Crétacé du Portugal doit être considérée comme un *Lepisosteus* (mesures : 3,82 µm - 3,82 µm) et non comme un *Atractosteus* (*contra* Wiley 1976 : 61). *Paralepidosteus praecursor* du Crétacé inférieur d'Afrique, par ses mesures très différentes (5,94 µm - 6,25 µm) ne peut pas être un *Atractosteus* comme le supposait Wiley (1946 : 41) ni un *Lepisosteus* et se doit donc d'être réhabilité (Gayet 1987a) ; ce genre est également présent en Inde à la limite Crétacé/Tertiaire (mesures : 5,73 µm - 6,00 µm). Il est nécessaire de noter que certains spécimens au moins, de *Lepisosteus fimbriatus* (parmi ceux qui avaient été décrits comme *L. suessionensis*) du Tertiaire d'Europe sont en fait à rapporter à *Atractosteus* puisque leurs mesures sont parfaitement intégrées dans celles de ce genre (8,26 µm - 1,57 µm). En Bolivie, les Lepisosteidae provenant des gisements maastrichtiens (ils sont absents dans les gisements paléocènes) sont tous des *Lepisosteus* (mesures : 4,48 µm - 4,47 µm pour Vila Vila, 4,55 µm - 4,07 µm pour Hotel Cordillera-Aqua Clara et 4,27 µm - 3,91 µm pour

Tarija). Notons cependant que ces distances intertuberculaires sont parmi les plus grandes pour *Lepisosteus* (la plus grande même pour Vila Vila).

Taxons	Mesures diamètres tubercules (μm)	Mesures intertubercules (μm)	Taxons	Mesures diamètres tubercules (μm)	Mesures intertubercules (μm)
<i>Lepisosteus osseus</i> (A)	3,79	3,14	<i>Atractosteus tropicus</i> (A)	5,68	1,96
<i>Lepisosteus</i> sp. Niger (K)	3,80	3,11	<i>Atractosteus trichoechus</i> (A)	6,11	1,89
<i>Lepisosteus cominatoi</i> (K)	3,80	4,48	<i>Atractosteus spatula</i> (A)	6,25	2,82
<i>Clastes pustulosus</i> (K)	3,82	3,82	<i>Atractosteus occidentalis</i> (K)	6,95	2,36
<i>Lepisosteus platyrhinchus</i> (A)	3,95	3,18	<i>Atractosteus simplex</i> (T)	7,07	2,61
<i>Lepisosteus occulatus</i> (A)	4,00	3,14	" <i>Lepisosteus</i> " <i>sueessionensis</i> (T)	8,26	1,57
<i>Lepisosteus</i> sp. Tarija (K)	4,27	3,91	<i>Atractosteus strausi</i> (T)	9,07	2,38
<i>Lepisosteus</i> sp. Pakistan (K/T)	4,32	3,07			
<i>Lepisosteus indicus</i> (K)	4,34	4,04			
<i>Lepisosteus</i> sp. Vila Vila (K)	4,48	4,77			
<i>Lepisosteus</i> sp. Hotel Cordillera (K)	4,55	4,07	<i>Paralepidosteus</i> sp. Deccan (K/T)	5,73	6,00
<i>Lepisosteus platostomus</i> (A)	5,38	3,59	<i>Paralepidosteus praecurser</i> (K)	5,94	6,25
<i>Lepisosteus cuneatus</i> (T)	5,57	4,75			
<i>Lepisosteus fimbriatus</i> (T)	5,61	4,00			

Tabl. 2 - Mesures des diamètres des tubercules et des distances intertuberculaires chez les Lépisostéidae actuels et fossiles. Classement basé sur les diamètres des tubercules (A = Actuel ; K = Crétacé ; T = Tertiaire).

### Polypteriformes

Les tubercules des Polypteridae actuels sont beaucoup plus petits (2,19 μm à 3,03 μm) et les espaces beaucoup plus grands (5,67 μm à 8,54 μm) que ceux des Lépisostéiformes. Les mesures prises chez les Polypteridae fossiles du Sénonien d'In Becetem (Niger) sont respectivement 2,7 μm et 8,2 μm tandis que chez le Polypteridae *Dagetella sudamericana*\*, elles atteignent 3,20 μm et 5,80 μm. On constate par conséquent que pour le genre sud-américain, les mesures, pour les tubercules, sont légèrement plus grandes que les plus grandes observées chez les Polypteridae actuels (*Polypterus palmas* : 3,03 μm). Les distances intertuberculaires sont au contraire presque à la limite des plus petites (*P. delhesi* : 5,6 μm). Par ailleurs, de nouvelles observations faites sur des écailles de *P. bichir* ont donné pour cette espèce des mesures qui s'intègrent parfaitement dans le genre *Polypterus*, soit 2,63 μm et 6,19 μm, contrairement à ce que nous avons écrit précédemment (Gayet & Meunier 1992).

\* *Dagetella* a été proposé (Gayet & Meunier 1992) en l'honneur du Professeur J. Daget, mais orthographié "Dajetella". Selon le code de nomenclature (art. 32c ii), il s'agit d'une "orthographe originale incorrecte" qui se doit d'être corrigée.

	Taxons	mesures diamètres tubercules ( $\mu\text{m}$ )	mesures intertubercules ( $\mu\text{m}$ )
Actuel	<i>Polypterus delhesi</i>	2,19	5,76
	<i>Polypterus bichir lapradii</i>	2,53	6,60
	<i>Polypterus endlicheri</i>	2,54	5,87
	<i>Polypterus bichir bichir</i>	2,63	6,19
	<i>Polypterus weeksii</i>	2,63	7,23
	<i>Polypterus senegalus</i>	2,63	8,17
	<i>Polypterus ornatipinnis</i>	2,81	5,97
	<i>Polypterus retropinnis</i>	2,81	8,54
	<i>Polypterus palmas</i>	3,03	6,71
	<i>Erpetoichthys calabaricus</i>	2,98	5,57
K - T	<i>Polypterus</i> sp. In Becetem	2,70	8,20
	<i>Dagetella sudamericana</i>	3,20	5,80

Tabl. 3 - Mesures des diamètres des tubercules et des distances intertuberculaires chez les Polyptéridae actuels. Comparaison avec *Dagetella sudamericana* (Crétacé supérieur et Tertiaire inférieur de Bolivie) et *Polypterus* sp. d'In Becetem (Sénonien du Niger). Classement basé sur les diamètres des tubercules .  
K-T = Crétacé-Tertiaire.

## HISTOLOGIE

Une première différence fondamentale permet de séparer les Polyptériformes des deux autres groupes (Lépisostéiformes et Séminotiformes), outre l'absence de dentine (abondante chez les Polyptériformes, présente cependant chez certains Séminotiformes), il s'agit de la présence, chez les Holostéens (pl. 1, fig. 2, 3), de canalicules de Williamson (Kerr 1952 ; Schultze 1966 ; Meunier *et al.* 1978). De plus, les écailles de Polyptériformes (pl. 1, fig. 4) sont abondamment vascularisées grâce à un réseau de canaux, localisé dans la dentine, duquel partent d'assez nombreuses ramifications qui traversent, soit la ganoïne, soit la plaque basale osseuse (Goodrich 1907 ; Kerr 1952 ; Meunier *et al.* 1978). Enfin, entre la couche de dentine et la plaque basale, on observe, tant chez les formes actuelles (Sire 1989, 1990) que fossiles (Gayet & Meunier 1991, 1992), une organisation des fibres de collagène en un contre-plaqué orthogonal d'une douzaine de strates (pl. 1, fig. 4b).

Lépisostéiformes et Séminotiformes ont donc des canalicules de Williamson dont le diamètre moyen est de 2,7  $\mu\text{m}$  à 5,7  $\mu\text{m}$ . Issus de cellules spécialisées localisées au milieu des ostéoblastes et qui ne sont jamais incorporées dans la matrice osseuse (Kerr 1952 ; Moss 1964 ; Sire & Meunier travaux en cours), ils se terminent dans les zones osseuses les plus anciennes de la plaque basale par un «plumet» de ramifications cytoplasmiques (pl. 1, fig. 3). Très nombreux et plus ou moins rayonnants dans la plaque basale, ils peuvent également traverser la ganoïne (pl. 1, fig. 3, 5).

Chez les Lépisosteidae, la couche de dentine a entièrement disparu (pl. 1, fig. 6). D'une façon générale, la vascularisation de l'os est quasiment nulle sauf dans les écailles de la ligne latérale où quelques rares canaux vasculaires peuvent s'associer au canal latéral qui traverse l'écaillle et dont les parois peuvent présenter des images de remaniement osseux. En outre, il est fréquent d'observer, surtout sur les fossiles, à la limite os-ganoïne et débordant sur cette dernière, des odontodes dont ne persistent que les bases ; l'apex a, en général, été détruit et l'odontode se trouve secondairement recouvert par de nouvelles couches de ganoïne (pl. 1, fig. 6).

Chez les Semionotidae, il est possible de trouver entre la ganoïne et la plaque basale osseuse une fine couche de dentine (Schultze 1966). Dans d'autres cas, des canalicules ramifiés, semblant provenir d'un canalique de Williamson, s'étalent sous chaque unité de ganoïne (pl. 1, fig. 2). Enfin, des exemples de disparition totale de la dentine sont aussi fréquents. Dans tous les cas et notamment chez *Lepidotes* et chez *Lepidotyle*, l'écaillle est relativement épaisse, la plaque basale étant peu ou pas vascularisée comme chez les Lepisosteidae. Des bases d'odontodes peuvent également être observées, noyées dans les couches les plus anciennes de la ganoïne chez *Lepidotes*.

## POISSONS GANOÏDES DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR ET DU TERTIAIRE : ÉTAT DES CONNAISSANCES

Si des Séminotiformes et des Lépisostéiformes ont été trouvés préservés dans leur totalité, bon nombre de poissons ganoïdes du Crétacé supérieur et même du Tertiaire sont en fait reconnus uniquement sur la base d'écailles isolées, de fragments de toits crâniens, de vertèbres (pour les Lepisosteidae et les Polyptéridae) et, en plus, pour ces derniers, de pinnules. Néanmoins, les observations réalisées sur les écailles ont permis de définir certains taxons par rapport aux formes connues.

### LES SEMIONOTIDAE

Les plus anciens Semionotidae proviennent du Permien d'Angleterre avec le genre *Acentrophorus*. Le premier *Lepidotes*, genre qui occupera le devant de la scène, pour cette famille, pendant tout le secondaire, apparaît avec certitude seulement dans le Rhétien d'Allemagne. Il aurait également été signalé dans le Trias (?) congolais. Les Séminotidae ont ensuite été trouvés dans des sédiments marins ou dulçaquicoles dans le monde entier, à l'exception de l'Antarctique (Schaeffer & Patterson 1984 ; McCune 1986).

En Amérique du Sud, les Semionotidae sont connus dans le Trias de Bolivie (Wenz *in* Gofni & Hoffstetter 1963 ; Gayet *et al.* 1991) et d'Argentine (Geinitz 1876 ; Rusconi 1946), dans le Jurassique d'Argentine (Bocchino 1973 ; 1974 ; Wagner 1963 *in* Mones 1986), le Crétacé inférieur du Chili (Biese 1961 ; Arratia 1985 ; Salinas *et al.* 1991), le Crétacé moyen du Brésil (Agassiz 1844 ; Roxo & Löfgren 1936 ; Woodward 1895, 1908), le Crétacé supérieur de Bolivie (Formation El Molino) (Gayet 1982 ; Gayet 1991 ; Meunier & Gayet 1992) et d'Argentine (Formation Los Alamitos) (Cione 1987). La forme connue dans le Maastrichtien de Bolivie (*Lepidotyle enigmatica*) est également présente dans la Formation Yacoraité (Cione comm. pers.), équivalent latéral de la Formation El Molino en Bolivie (Gayet *et al.* 1991). Par ailleurs, il semblerait qu'un autre Semionotidae indéterminé soit également présent, au moins sous forme d'écailles, dans le gisement maastrichtien de Vila Vila. L'attribution des restes de toits crâniens holostéens n'a pas été décidée jusqu'à présent, entre cette forme et *Lepidotyle*, ces deux Semionotidae se côtoyant dans les mêmes gisements des bassins d'Agua Clara et de Vila Vila.

Les Semionotidae, signalés dans l'Oligo-Miocène d'Argentine (Scalabrini 1887 ; Ameghino 1898, 1899) ne peuvent pas être pris en considération, en raison, soit de l'âge erroné des gisements (Cione comm. pers.), soit d'erreurs de détermination des anciens auteurs (Cione 1987).

On constate par conséquent, qu'à l'exception de la présence maastrichtienne de *Lepidotyle enigmatica* en Bolivie et en Argentine (ce qui correspond au même bassin) et d'un Semionotidae indéterminé en Bolivie, cette famille, tant en Amérique du Sud que hors de ce continent, même si les taxons sont mal définis au sein de la famille ou de l'ordre des Séminotiformes, ne dépasse jamais le sommet du Crétacé inférieur.

### LES LEPISOSTEIDAE

#### Afrique

En Afrique, les plus anciens Lepisosteidae connus appartiennent au genre *Paralepidosteus* (*P. praecursor*) du Congo Belge (Casier 1961). Ce même genre (*P. africanus*) avait été reconnu par Arambourg & Joleaud (1943) dans le Sénonien de Damergoun, au Niger et, une forme «proche du genre *Paralepidosteus*», dans le Sénonien d'In Becetem (Broin *et al.* 1974). Le genre *Paralepidosteus* avait été mis en synonymie par Wiley (1976), puis réhabilité (Gayet & Meunier 1986) sur la base des écailles de *P. praecursor* (les écailles

de *P. africanus* sont inconnues). Quant à la forme en provenance d'In Becetem, elle appartient au genre *Lepisosteus* (Gayet *et al.* 1988), proche de *L. cominatoi* du Brésil. Le genre *Lepisosteus* vient également d'être découvert dans le Crétacé supérieur du Soudan (Werner, en préparation).

Aucune forme de Lepisosteidae n'est donc présente, en Afrique, dans les niveaux post-crétacés.

#### Inde

En Inde, le seul Lepisosteidae spécifiquement défini, parce que possédant son toit crânien, est *Lepisosteus indicus* (Woodward 1890) provenant du Crétacé supérieur de Dongargaon. Le genre *Lepisosteus* est cette fois présent dans la Formation Kuldana, d'âge Eocène inférieur-moyen, au Pakistan (Gayet 1987b) et apparaît proche des Lepisosteidae boliviens. En revanche, les restes provenant du Crétacé/Paléocène de Gitti Khadan (Gayet *et al.* 1984) appartiennent au genre *Paralepidosteus* (Gayet 1987a).

Contrairement aux observations faites en Afrique, l'Inde et le Pakistan se singularisent par la présence de Lepisosteidae au Tertiaire, dans le Paléocène et même dans l'Eocène. Ils semblent disparaître ensuite. Ces observations se rapprochent de celles faites en Europe.

#### Europe

*Lepisosteus* (*L. pustulosus* = *Clastes pustulosus*) apparaît dès le Crétacé au Portugal (Sauvage 1887 ; Gayet 1987a) (et non *Atractosteus pustulosus* contra Wiley 1976) et perdure après la limite Crétacé/Tertiaire puisqu'on connaît *L. fimbriatus* dans l'Eocène et jusqu'à l'Oligocène en France, en Belgique et en Angleterre [bien qu'au moins une partie des fossiles attribués à *L. fimbriatus* appartiennent en fait au genre *Atractosteus* (Gayet 1987a)]. Par ailleurs, *Atractosteus* [*A. suessionensis* (= *L. suessionensis* ; cf. Casier 1943)] est présent dans ces mêmes régions, aux mêmes âges.

#### Amérique du Nord

Les Lepisosteidae apparaissent dès le Crétacé avec les genres *Atractosteus* (*A. occidentalis*) en provenance de plusieurs localités du nord-ouest des Etats-Unis (Leidy 1856) et *Lepisosteus* [*L. opertus* de la Formation Hell Creek au Montana (Wiley 1976) et *L. sp* de la Formation Niobrara au Kansas (Wiley & Stewart 1977)]. Ils perdurent jusqu'à nos jours (Wiley 1976 ; Wiley & Schultze 1984) mais sont actuellement limités au sud des Etats-Unis, à Cuba et en Amérique Centrale.

#### Amérique du Sud

En Bolivie, dans trois localités appartenant au membre inférieur (EM1) de la Formation El Molino (Campanien terminal-Maastrichtien inférieur) et deux appartenant au membre moyen (EM2) (Maastrichtien moyen à terminal?), ont été découverts des restes (écailles, vertèbres, fragments de toits crâniens) de Lepisosteidae. A Agua Clara (EM1), Rancho Hoyada (EM1 et EM2) et Hotel Cordillera (EM2), ces Lepisosteidae ont été reconnus comme appartenant au genre *Lepisosteus*. Dans les gisements paléocènes de la Formation Santa Lucia (Gayet *et al.* 1991), toutes les écailles ganoïdes présentes appartiennent soit au Polypteridae vrai *Dagetella sudamericana* (Gayet & Meunier 1992) soit à un Polyptéridiforme probablement non Polypteridae (Meunier & Gayet en préparation) et jamais à des Holostéens.

Ainsi, les Lepisosteidae ne dépassent pas, en Bolivie (dans l'état actuel de nos connaissances), comme en Afrique, la limite Crétacé/Tertiaire placée entre la Formation El Molino et la Formation Santa Lucía (ou peut-être entre les membres 2 et 3 de cette première formation).

En Argentine, le genre *Atractosteus* aurait été reconnu, sur la base de dents, par Cione (1987) dans la Formation Los Alamitos, équivalent latéral des membres inférieurs et moyens de la Formation El Molino (Maastrichtien). Cette détermination n'a cependant pas pu être confirmée par l'observation d'écailles au MEB. Par ailleurs, des écailles en provenance d'El Abra, d'âge incertain mais du même bassin, doivent être attribuées à *Lepisosteus* (obs. pers.) et non à *Atractosteus*.

En Colombie, le genre *Lepisosteus* a pu également être repéré dans des niveaux du Crétacé supérieur (Gayet 1991).

Au Brésil, *Lepisosteus* (*L. cominatoi*) a été reconnu (Santos 1984 ; Gayet & Brito 1989) dans les formations Adamantina et Marília (Groupe Bauru) d'âge Crétacé terminal (Bertini *et al.* 1992). Récemment, Wenz & Brito (1992) ont décrit un nouveau Lépisostéiforme (*Obaichthys*) dans l'Albien de la Formation Santana au Brésil. Ce Lépisostéiforme, considéré comme groupe frère plésiomorphe de tous les autres Lépi-

sosteidae, présente soit, comme *O. decoratus*, des écailles fortement ornementées par de gros tubercules visibles à l'oeil nu (sans rapport avec les tubercules décrits au MEB), soit comme *O.? laevis*, des écailles lisses au bord postérieur dentelé. Au MEB Les écailles des deux espèces de ce genre semblent correspondre, d'après Wenz & Brito (1992), à celles du genre *Lepisosteus*, mais aucune mesure tant des tubercules que des espaces n'est donnée.

Les Lepisosteidae sud-américains ne sont donc présents que dans le Crétacé inférieur (Albien) à supérieur et semblent disparaître avant le Paléocène.

#### LES POLYPTERIDAE

Les Polypteridae actuels sont limités aux rivières et aux lacs de l'Afrique tropicale ouest et centrale et sont représentés par deux genres seulement : *Polypterus* (13 espèces) et *Erpetoichthys* (1 espèce) (Daget & Desoutter 1983). Les restes fossiles sont rares et, jusqu'à une date récente, limités à la partie nord de ce continent : Holocène du bassin de Taoudenni-Araouane au Mali (Van Neer & Gayet 1988), Pléistocène de la Vallée de l'Omo en Ethiopie (Arambourg 1948) et de Wadi Natrum en Egypte (Greenwood 1972a), Miocène du Kenya (Greenwood 1951) et de Tunisie (Greenwood 1972b), Crétacé supérieur (Sénonien) d'In Becketem au Niger (Gayet *et al.* 1988) et Crétacé moyen-Eocène de la dépression de Bahariya (Ghorbiya) en Egypte (Stromer 1936 ; Schaal 1984). Des restes de deux Polypteridae viennent d'être découverts dans le Crétacé du Soudan (Werner, en préparation).

En 1991, Gayet & Meunier découvraient dans le Maastrichtien (Vila Vila) et le Paléocène (Tiupampa) de Bolivie, le premier Polypteridae sudaméricain (donc hors Afrique) dénommé *Dagetella sudamericana*.

### CONSÉQUENCES BIOSTRATIGRAPHIQUES, PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES ET PALÉOGÉOGRAPHIQUES DE CES RÉCENTES DÉCOUVERTES

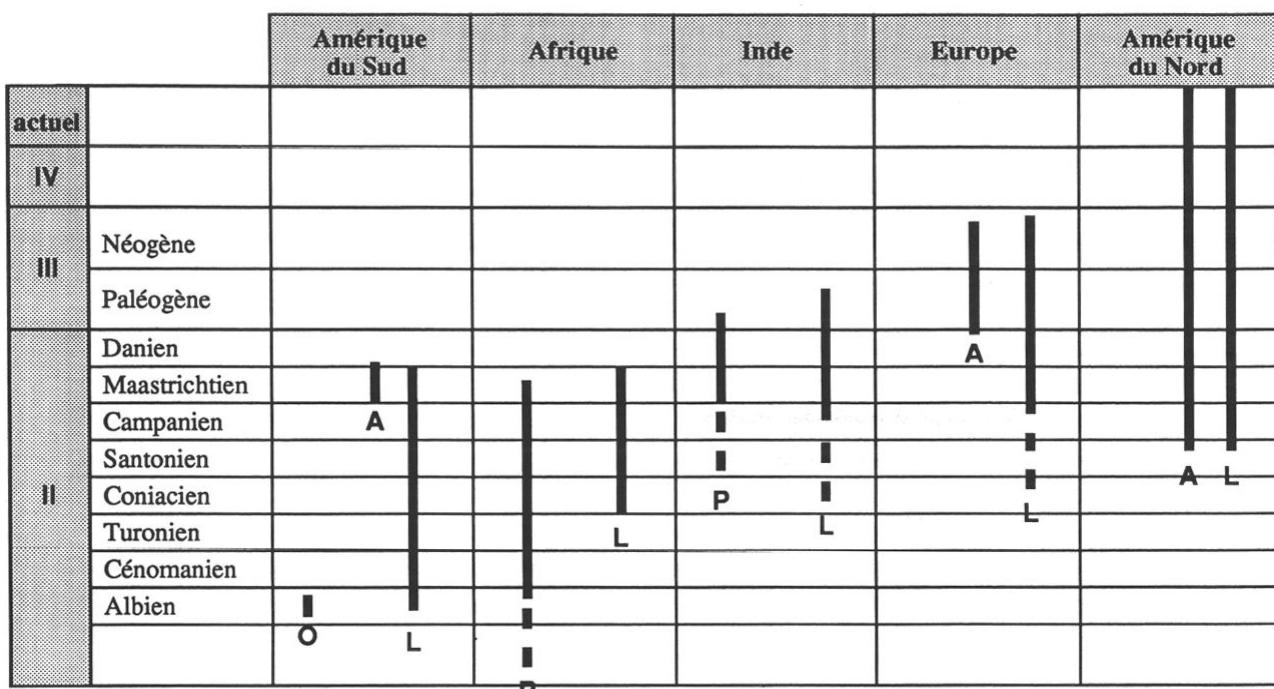
#### SEMIOTIDAE

La découverte de *Lepidotyle enigmatica* dans le Maastrichtien de Bolivie (Meunier & Gayet 1992) et d'Argentine (A. Cione, comm. pers.), ainsi que celle d'un Semionotidae indéterminé, permet de rajeunir la date d'extinction de cette famille en Amérique du Sud. *Lepidotyle*, forme endémique au bassin argentinobolivien devait probablement être une forme marine ou une forme passant du milieu marin au milieu dulçaquicole (ou l'inverse) (Meunier & Gayet 1992). Les remaniements de ganoïne observés chez la majorité des écailles ont été interprétés comme une conséquence d'une modification de milieu avec deux cas possibles : 1) migration (au cours de la maturité sexuelle) de l'animal d'un milieu riche en calcium (marin) à un milieu plus pauvre (eau douce) ou 2) arrivée massive d'eau douce en provenance du continent dans un milieu marin limité. Quelle que soit l'interprétation adoptée, cela nécessite la présence d'une mer, ou d'un bras de mer, à proximité (Gayet *et al.* 1992b ; Gayet *et al.*, sous presse). Son absence dans les Formations Adamantina et Marília, de même âge, au Brésil (Gayet & Brito 1989) dans un milieu strictement défini comme continental (Bertini *et al.* 1992) peut s'expliquer, soit par le milieu, soit par une province biogéographique différente, ces formations n'appartenant pas au même bassin que celui défini en Argentine et en Bolivie. L'ichtyofaune décrite (Gayet & Brito 1989) est d'ailleurs apparue différente de celle de Bolivie.

#### LEPISOSTEIDAE

On constate que les Lepisosteidae fossiles sont limités au nord du Gondwana (ils sont absents d'Antarctique et d'Australie) et à l'ouest de la Laurasia (ils sont absents de toute la région située à l'est de l'Allemagne).

Wiley (1976), suivi par Patterson (1984), considère que l'apparition des Lepisosteidae a eu lieu à - 180 Ma ou plus, dans la mesure où les seuls deux genres considérés par eux comme valables, *Lepisosteus* et *Atractosteus* (*Paralepidosteus* ayant été mis en synonymie avec ce second genre par Wiley) ont leur origine dans toute la Pangée, la sympatrie des deux genres impliquant la dispersion de l'un dans l'espace de l'autre



A : *Atractosteus* ; L : *Lepisosteus* ; O : *Obaichthys* ; P : *Paralepidosteus*

Tabl. 4 - Répartition spatio-temporelle des Lépisostéiformes.

et ce, sur toute la Pangée. Selon Patterson (1984), cette hypothèse basée sur le principe de vicariance s'oppose à celle «du plus ancien fossile» (approximativement - 120 Ma en Afrique) suivie d'une dispersion en Europe et en Inde, puis d'Europe en Amérique du Nord.

Les récentes découvertes en Amérique du Sud et le changement taxinomique de certains fossiles déjà connus, grâce à la méthode de reconnaissance des écailles, modifient légèrement cette interprétation.

Si, comme le suggère Patterson (1984), l'origine des Lepisosteidae est pangéenne, leur répartition limitée, entre autres, à l'ouest de l'Europe s'explique difficilement. En revanche, en alliant vicariance et dispersion, le problème est plus facilement cerné. En effet, considérons la répartition des genres :

- le genre *Obaichthys*, considéré comme groupe-frère plésiomorphe de tous les autres Lepisosteidae, est connu en Amérique du Sud à l'Albien (donc dans le Gondwana Nord) ;
- *Paralepidosteus* est présent en Gondwana Nord (Afrique, Inde) dès le Crétacé moyen et absent du Gondwana Sud (Antarctique et Australie) ; il disparaît dès le Crétacé supérieur (à la limite entre le Crétacé et le Tertiaire en Inde).

Par conséquent, l'apparition des Lépisostéiformes à partir d'un type *Obaichthys-Paralepidosteus* serait limitée au Gondwana nord à une époque antérieure à la séparation de l'Inde, soit -148 Ma selon Williams (1986) ou -165 Ma selon Rabinowitz *et al.* (1983).

• *Lepisosteus* est présent en Gondwana Nord (Amérique du Sud, Afrique et Inde) et en Laurasie (Portugal, Amérique du Nord) dès le Crétacé supérieur. Il est absent d'Australie et d'Antarctique. L'origine des *Lepisosteus* pourrait être, par conséquent, non pas la Pangée mais seulement le Gondwana nord (séparé de la Laurasie par la Téthys) à une époque antérieure à la séparation de l'Inde. Selon Briggs (1989), il n'y aurait plus de contact entre l'Inde et l'Antarctique dès cette époque, ce qui pourrait expliquer l'absence de dispersion des *Lepisosteus* entre ces deux continents. Leur passage en Laurasie s'expliquerait alors par dispersion et non plus par vicariance. Il a, en effet, été démontré qu'un passage continental avait dû exister à la fin du Crétacé entre l'Afrique et l'Europe (Laurasie) (Crochet 1980 ; Gayet 1987a) d'une part, et entre les deux Amériques, d'autre part (Gayet *et al.* 1992a). Cette migration «tardive» en Europe pourrait expliquer la limitation géographique observée de la dispersion vers l'est. En Amérique du Nord, les fossiles du Crétacé supérieur

sont limités à la zone ouest de ce continent, zone alors séparée par une mer intérieure (Nicholls & Russells 1990). Avec une origine pangéenne et la vicariance, les fossiles crétacés devaient être répartis sur toute la surface de ce continent nord-américain. Or, *Lepisosteus* (comme *Atractosteus*) n'est connu, au Crétacé supérieur, que dans la partie ouest des Etats-Unis. Il faudra attendre l'Eocène pour voir apparaître les premiers Lepisosteidae plus à l'est, dans le Dakota du Sud (Bjork 1967). Cette région ouest était, par ailleurs, la seule en contact avec l'Amérique du Sud à la fin du Crétacé et au Paléocène (Gayet *et al.* 1992a).

Cette paléobiogéographie est de plus en accord avec la phylogénie des espèces de *Lepisosteus* (Wiley 1976 ; Gayet 1987a) : le groupe nord-américain *L. osseus-occultatus-platyrhinchus* étant à relier à *L. cominatoi* du Crétacé supérieur du Brésil, lui-même proche de *Lepisosteus* sp du Sénonien d'In Bechetem (Niger) et de *L. pustulatus* du Crétacé supérieur du Portugal.

• Enfin, *Atractosteus* est présent, dès le Crétacé supérieur, en Laurasie mais est absent d'Afrique et d'Inde. Dans l'état de nos connaissances, la paléobiogéographie de ce genre est plus difficile à cerner. Il est connu, dès le Crétacé supérieur en Amérique du Nord et en Europe (à l'ouest de l'Allemagne), à l'Eocène seulement. D'après Wiley (1976) et Gayet (1987a), ce genre serait plus proche, parmi les Lepisosteidae, du groupe *L. cuneatus-platostomus*, donc nord-américains. Son origine pourrait être laurasiennes ; sa présence en Amérique du Sud, non confirmée, devrait alors être due à une dispersion nord-sud. Or il semble, justement, que la dispersion des poissons, particulièrement, et de la majorité des autres vertébrés se soit faite plutôt du sud vers le nord (Gayet *et al.* 1992). Ce passage préférentiel a été expliqué par une probable connexion terrestre, dans un premier temps, entre l'Amérique du Sud et l'Amérique Centrale, puis, dans un second temps, de cet ensemble à l'Amérique du Nord, donnant ainsi à la faune sud-américaine une «avance» géographique et temporelle sur celle de l'Amérique du Nord. Il est néanmoins nécessaire de s'assurer de la présence d'*Atractosteus* en Argentine pour conclure avec plus de certitude sur la paléobiogéographie de ce genre.

## POLYPTERIDAE

La présence de Polypteridae (*Dagetella sudamericana* Gayet & Meunier, 1991) en Amérique du Sud représente donc la première découverte de ce groupe hors d'Afrique et indique une origine antérieure à la séparation des deux continents, soit au moins - 110 Ma. Par ailleurs, une hypothèse peut être formulée avec cependant une certaine réserve dans la mesure où elle s'appuie sur une absence de fossiles ; les Polypteridae sont absents d'Australie et d'Antarctique, mais aussi d'Inde. Dans ce dernier continent, de nombreuses écailles ganoïdes ont été découvertes (contrairement à l'Australie et à l'Antarctique où aucune écaille ganoïde ne semble présente). Toutes les écailles indiennes étudiées appartiennent incontestablement à des Holostéens, mais «toutes» n'ont pas été observées (voir le cas d'In Bechetem où pendant longtemps seule la présence de *Lepisosteus* avait été notée avant de rencontrer, par hasard, une écaille de Polyptère). Dans l'état actuel de nos connaissances, nous admettrons l'absence de Polypteridae en Inde comme historique ce qui permet de supposer pour l'origine de cet ordre, au plus soit - 148 Ma (selon Williams 1986) soit - 165 Ma (selon Rabinowitz *et al.* 1983), date de la séparation de l'Inde et de l'Afrique. Par ailleurs, la présence de Polypteridae vrais en Bolivie permet de dater l'apparition de cette famille à au moins -110 Ma, date de la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud.

## CONCLUSIONS

Les découvertes récentes de poissons ganoïdes attribuables aux trois grands groupes des Séminotiformes, des Lépisostéiformes et des Polyptériformes, permettent de mieux cerner leur répartition paléobiogéographique. Il est incontestable que l'étude des Séminotiformes est encore trop incomplète pour en tirer des conclusions valables. Leur présence en Bolivie permet de reculer la date de leur disparition au moins au Maastrichtien. Endémique à la Bolivie et au nord de l'Argentine, *Lepidotyle* apporte, quant à lui, un argument supplémentaire à la présence, à la fin du Maastrichtien d'une relation avec la mer.

Les Lépisostéiformes sont beaucoup mieux connus dans la mesure où ils existent encore actuellement et où des squelettes complets ou sub-complets sont connus au Tertiaire, permettant une étude taxinomique valable. Grâce à cette présence bien définie au Tertiaire et à l'Actuel, une échelle de références basée sur les écailles a pu être réalisée, permettant de situer les espèces crétacées et/ou tertiaires fragmentaires, voire

connues uniquement par leurs écailles. La nouvelle répartition paléogéographique et temporelle des quatre genres de Lépisostéiformes permet ainsi de reconsiderer la paléobiogéographie du groupe. En alliant vicariance et dispersion, celle-ci devient possible et plausible. Des contrôles pour certains fossiles, notamment l'*Atractosteus* argentin, sont cependant nécessaires.

Si la présence de Polyptériformes en Amérique du Sud n'est en rien incongrue, dans la mesure où ce groupe était déjà connu au Crétacé moyen en Afrique, elle a tout de même surpris tant ce groupe était considéré comme endémique à ce dernier continent. La famille des Polypteridae apparaît donc comme étant gondwanienne mais l'étude de la nouvelle forme de Polyptériformes nous apportera peut-être quelques surprises quant aux relations phylogénétiques - encore inconnues - de ces poissons.

## RÉFÉRENCES CITÉES

- AGASSIZ L. (1844) - Sur quelques poissons fossiles du Brésil. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 18 (22), p. 1007-1015.
- AMEGHINO F. (1898) - Sinopsis geológico-paleontológico. In Segundo Censo de la República Argentina, 1, p. 111-255, Buenos Aires.
- AMEGHINO (1899) - Sinopsis geológico-paleontológico. Supl. 1-13, La Plata.
- ARAMBOURG C. (1948) - Mission scientifique de l'Omo. Géologie et paléontologie. Firmin-Didot & Cie (ed.), p. 1-562, Mesli.
- ARAMBOURG C. & JOLEAUD L. (1943) - Vertébrés fossiles du Bassin du Niger. *Bull. Dir. Mines A.O.F.*, 7, p. 1-74, Dakar.
- ARRATIA G. (1985) - Peces del Jurásico de Chile y Argentina. *Ameghiniana* 21 (2-4), p. 205-210.
- BERTINI R., MARSHALL L. G., GAYET M. & BRITO P. (1992) - Vertebrate fauna from the Adamantina and Marília formations (Baurú Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *N. J. Geol. Paläont.*, Abh., 188, Stuttgart.
- BJORK P. R. (1967) - Latest Eocene vertebrates from Northwestern South Dakota. *J. Paleont.* 41, p. 227-236.
- BOCCHINO A. (1973) - «Semionotidae» (Pisces, Holostei, Semionotiformes) de la Formación Lagarcito (Jurásico Superior ?), San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, 10 (3), p. 254-268.
- BOCCHINO A. (1974) - *Australolepidotes cuyanus* gen. y sp. nov. y otros restos de peces fósiles de la Formación Lagarcito (?Jurásico Superior), San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, 11 (3), p. 237-248.
- BRIGGS J. C. (1989) - The historic biogeography of India : isolation or contact ? *Syst. Zool.*, 38 (4), p. 322-332.
- BROIN F. DE, BUFFETAUT E., KOENIGER J.-C., RUSSELL D., TAQUET P., VERGNAUD-GRAZZINI C. & WENZ S. (1974) - La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Bechetem (Sénonien du Niger). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 279, D, p. 469-472.
- CASIER E. (1943) - Contribution à l'étude des poissons fossiles de Belgique. II. Restes du genre *Lepisosteus* du Landénien continental de la Hesbaye. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Belgique*, 19 (1), p. 1-12, Bruxelles.
- CASIER E. (1961) - Matériaux pour la faune ichthyologique éocrétacique du Congo. *Annals. Mus. r. Afr. centr. (Sci. géol.)*, 39, p. 1-96.
- CIONE A. (1987) - The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part I : The Fishes. *Rev. Mus. Argent. Cienc. nat. «Bernardino Rivadavia»*, Paleont., 3 (3), p. 111-120, Buenos Aires.
- CROCHET J.-Y. (1980) - Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Fondation Singer-Polignac (ed), 1, p. 1-279, Paris.
- DAGET J. & DESOUTTER M. (1983) - Essai de classification cladistique des Polyptéridés (Pisces, Brachiopterygii). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4 (5A), p. 661-674.
- ERMIN R., RAU R. & REIDEBANZ H. (1971) - Der submikroskopische Aufbau der Ganoidschuppen von *Polypterus* in Vergleich zu den Zahngeweben der Säugetiere. *Biomimetication*, 3, p. 12-21.
- GAYET M. (1982) - Nouvelle extention géographique et stratigraphique du genre *Lepidotes*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 294, 2, p. 1387-1390.
- GAYET M. (1987a) - Affinités paléobiogéographiques des Lepisosteidae crétacés du Brésil et de Bolivie. *Anal. X Congr. bras. Paleont.*, 19-25 de Julho 1987, I, p. 55-65, Rio de Janeiro
- GAYET M. (1987b) - Lower Vertebrates from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan) : Holostei and Teleostei. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan*, 27 (7), p. 151-168, Ann Arbor.

- GAYET M. (1991) - Holostean and teleostean fishes from Bolivia. In R. SUÁREZ-SORUCO (ed.) Fósiles y Facies de Bolivia. *Rev. Téc. YPFB*, 12 (3-4), p. 453-494, Santa Cruz de la Sierra.
- GAYET M. & BRITO P. (1989) - Ichthyofaune nouvelle du Crétacé supérieur du Groupe Bauru (Etats de São Paulo et Minas Gerais, Brésil). *Geobios*, 22 (6), p. 841-847, Lyon.
- GAYET M., MARSHALL L. G. & SEMPLERE T. (1991) - The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. In R. SUÁREZ-SORUCO (ed.) Fósiles y Facies de Bolivia. *Rev. Téc. YPFB*, 12 (3-4), p. 393-434, Santa Cruz de la Sierra.
- GAYET M. & MEUNIER F. J. (1986) - Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 303, 2 (13), p. 1259-1261.
- GAYET M. & MEUNIER F. J. (1991) - Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polyptériformes) from the Maastrichtian and Paleocene of Bolivia. *Geobios*, 24 (4), p. 463-466, Lyon.
- GAYET M. & MEUNIER F. J. (1992) - Etude des Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polyptériformes) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie. *Geobios*, M. S. 14, p. 159-168, Lyon.
- GAYET M., MEUNIER F. J. & LEVRAT-CALVIAC V. (1988) - Mise en évidence des plus anciens Polypteridae connus dans le gisement d'In Becetem (Niger). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 307, II, p. 205-210.
- GAYET M., RAGE J.-CL. & RANA R.S. (1984) - Nouvelles ichthyofaune et herpétofaune de Gitti Khadan, le plus ancien gisement connu du Deccan (Crétacé/Paléocène) à Microvertébrés. Implications paléogéographiques. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. s. 147, p. 55-65, Paris.
- GAYET M., RAGE J.-CL., SEMPLERE T. & GAGNIER P.-Y. (1992a) - Modalités des échanges de Vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. *Soc. géol. Fr., Paris*, 163 (6), p. 93-103.
- GAYET M., SEMPLERE T. & CAPPETTA H. (1992b) - A propos de l'environnement marin restreint du bassin centro-andin au Maastrichtien. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 314, II, p. 223-228.
- GAYET M., SEMPLERE T., CAPPETTA H., JAILLARD E. & LÉVY A. (sous presse) - La présence de fossiles marins dans le Crétacé terminal des Andes centrales et ses conséquences paléogéographiques. *Paleogeogr., Palaeoclimat., Paleoecol.*
- GEINITZ H. B. (1876) - Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Argentinischen Republik. II. *Paleontographica*, suppl. 3. (2), p. 1-15.
- GOÑI J. C. & HOFFSTETTER R. (1963) - Lexique stratigraphique international. V. Amérique latine, 9a, Uruguay, CNRS (ed.), Paris, p. 1-202.
- GOODRICH, E. S. (1907) - On the scales of fish living and extinct, and their importance in classification. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, p. 751-774.
- GREENWOOD P. H. (1951) - Fish remains from the Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province, Kenya. *Annals. Mag. nat. Hist.*, 12 (4), p. 1192-1201, London.
- GREENWOOD P. H. (1972a) - New fish fossils from the Pliocene of Wadi Natrum, Egypt. *J. Zool., London*, 168, p. 503-519.
- GREENWOOD P. H. (1972b) - Fish fossils from the Late Miocene of Tunisia. *Notes Serv. géol.*, 37 : 41-72, Tunis.
- JAIN S. L. & SAHNI A. (1983) - Some Upper Cretaceous Vertebrates from Central India and their palaeogeographical implications. *Proc. Symp. Cretaceous of India. Ind. ass. Palynost., B.S.I.P.*, Lucknow, p. 66-83.
- KERR T. (1952) - The scales of primitive living Actinopterygians. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 122, p. 55-78.
- LEIDY J. (1856) - Notice of remains of extinct reptiles and fishes, discovered by F.V. Hayden in the Bad Lands of the Judith River. Nebraska Territory. *Amer. J. Sci.*, 2, p. 118-120.
- McKUHNE A. (1986) - A revision of *Seiomotus* (Pisces : Seiomotidae) from the Triassic and the Jurassic of Europe. *Palaeontology*, 29, 2, p. 213-233.
- MEUNIER F. J. & GAYET M. (1992) - Remaniement de la ganoïne chez un Seiomotidae nouveau du Crétacé supérieur de Bolivie : intérêt paléobiologique. *Geobios*, 6, p. 767-774.
- MEUNIER F. J., FRANÇOIS Y. & CASTANET J. (1978) - Etude histologique et microradiographique des écailles de quelques Actinoptérygiens primitifs actuels. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (3), p. 309-318.
- MEUNIER F. J., GAYET M., GÉRAUDIE J., SIRE J. Y. & ZYLBERBERG L. (1987) - Données ultrastructurales sur la ganoïne du dermosquelette des Actinoptérygiens primitifs. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, 53, p. 77-83.

- MONES A. (1986) - Palaeovertebrata sudamericana. Catálogo sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. parte I. Lista Preliminar y Bibliografía. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 82, 625 pp., Frankfurt.
- MOSS M. (1964) - Development of cellular dentine and lepisosteal tubules in the bowfin, *Amia calva*. *Acta Anat.*, 60, p. 262-276.
- NICHOLLS E. L. & RUSSELLS A. P. (1990) - Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior seaway of North America : the vertebrate evidence. *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol.*, 79, p. 149-169.
- PATTERSON C. (1975) - The distribution of the Mesozoic freshwater fish. In *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. *Mem. Mus. natn. Hist. nat.*, n.s., sér. A, Zool., p. 156-174, Paris.
- PATTERSON C. (1984) - The development of the North American fish fauna - a problem of historical biogeography. In *Historical Biogeography*, 20, p. 265-280.
- RABINOWITZ P. D., COFFIN M. L. & FALVEY D. (1983) - The separation of Madagascar and Africa. *Science*, 220, p. 67-69.
- ROXO M. & LÖFGREN A. (1936) - *Lepidotus piauhensis*, sp. nov. *Serv. Geol. Min., notas prelim. estudos*, 1, p. 7-12, Rio de Janeiro.
- RUSCONI C. (1946) - Un pez jurásico de Mendoza. *Div. Geol. Mineral., notas prelim. estudos* (32), p. 3-8, Rio de Janeiro.
- SALINAS P., MARSHALL L. G. & SEPULCEDA P. (1991) - Vertebrados continentales del Paleozoico y Mesozoico de Chile. *VI Congres. geol. Chileno, Niña de Mar*, Actas I, p. 534-537, Santiago de Chili.
- SANTOS R. DA SILVA (1984) - *Lepisosteus cominatoi* n. sp. da Formação Bauru, estado de São Paulo, Brazil. *Anais Acad. brasil. Ciênc.*, 56 (2), p. 161-167, Rio de Janeiro.
- SAUVAGE Y. E. (1887) - Note sur les Lépisostéidés du terrain garumien du Portugal. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 25, p. 92-96, Paris.
- SCALABRINI P. (1887) - Cartas científicas al General Eduardo Racedo. Museo de la Provincia del Entre Ríos, p. 1-209, La Velocidad, Paraná.
- SCHAAL S. (1984) - Oberkretazische Osteichthyes (Knochenfische) aus dem Bereich von Bahariya und Kharga, Ägypten, und ihre Aussagen zur Paläökologie und Stratigraphie. *Berliner Geowiss. Abh.*, A/ 53, p. 1-53, Berlin.
- SCHAEFFER B. & PATTERSON C. (1984) - Jurassic Fishes from the Western United States with comments on Jurassic fish distribution. *Amer. Mus. Novit.*, 2796, p. 1-86, New York.
- SCHULTZE H. P. (1966) - Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 126, p. 232-314.
- SCHULTZE H. P. (1977) - Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläont. Z.*, 51, p. 152-168.
- SIRE J. Y. (1989) - Scales in young *Polypterus senegalus* are elasmoid : new phylogenetic implications. *Amer. J. Anat.*, 186, p. 315-323.
- SIRE J. Y. (1990) - From ganoid to elasmoid scales in the Actinopterygian fishes. *Netherld. J. Zool.*, 40, p. 75-92.
- SIRE J. Y., GÉRAUDIE J., MEUNIER F. J. & ZYLBERBERG L. (1987) - On the origin of the ganoine : histological and ultrastructural data on the experimental regeneration of the scales of *Calamoichthys calabaricus* (Osteichthyes, Brachiopterygii, Polypteridae). *Amer. J. Anat.*, 180, p. 391-402.
- STROMER E. (1936) - Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. VII. Baharije-Kessel und Stufe mit deren Fauna und Flora. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss.*, Abt., N.F. 33, 102 p, München.
- THIES D. (1989) - *Lepidotes gloriae* sp. nov. (Actinopterygi, Semionotiform) from the Late Jurassic of Cuba. *J. Vert. pal.*, 9, 1, p. 18-40, Lawrence.
- VAN NEER W. & GAYET M. (1988) - Etude des poissons en provenance des sites holocènes du bassin de Taoudenni-Araouane (Mali). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4 è sér., 10, sect. C (4), p. 343-353, Paris.
- WAGNER A. (1963) - Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayern's. *Abh. K. bay. Akad. wiss, math.-phys.*, 9, p. 611-748.

- WENZ S. & BRITO P. (1992) - Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil). Conséquences sur la phylogénie des Ginglymodi. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 314, II, p. 1519-1525.
- WILEY E. O. (1976) - The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii, Lepisosteidae). *Misc. Publ. 64*, Univ. Kansas, p. 1-111, Lawrence.
- WILEY E. O. & SCHULTZE H. P. (1984) - Family Lepisosteida (Gars) as living fossils. In *Living fossils*. N. ELDREDGE & S.M. STANLEY (eds), Springer-Verlag, New York, Berlin, 291 pp.
- WILEY E. O. & STEWART J. D. (1977) - A gar (*Lepisosteus* sp.) from the marine Cretaceous Niobrara Formation of Western Kansas. *Copeia* 1977, p. 761-762.
- WILLIAMS C. A. (1986) - An oceanwide view of Paleogene plate tectonic events. *Paleogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 57, p. 3-25.
- WOODWARD A.S. (1888) - Notes in some vertebrates fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6, 2, p. 132-136, London.
- WOODWARD A. S. (1890) - Description of a fish skull (from the Lameta beds, Nagpur, Indian). *Rech. geol. Surv. India*, 23, p. 23-24.
- WOODWARD A. S. (1895) - Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). London, 3 + XIII, p. 1-544.
- WOODWARD A. S. (1908) - Cretaceous fishes from Brazil. *Quart. J. Geol. Soc.* 64, p. 358-362.
- ZYLBERBERG L., GÉRAUDIE J., SIRE J. Y. & MEUNIER F. J. (1985) - Mise en évidence ultrastructurale d'une couche organique entre l'épiderme et la ganoïne du dermosquelette des Polypteridae. *C. R. Acad. Sci. Paris*, III, 10, p. 517-522.

## PLANCHE 1

- Fig. 1 - Détail (MEB) de la surface de la ganoïne montrant les tubercules : a) *Lepisosteus platostomus* ; b) *Polypterus ornatipinnis* (x 700)
- Fig. 2 - Détail d'une coupe transversale (lumière naturelle transmise) d'écaillle d'un Semionotidae de Charagua (Bolivie, Jurassique). On remarque la présence, sous chaque nouvelle couche de ganoïne (G), de dentine (flèche). Des canalicules de Williamson (cw) sont visibles dans la plaque basale osseuse (PB).
- Fig. 3 - Détail d'une écaille de *Lepidotyle enigmatica* (lumière naturelle transmise) montrant des canalicules de Williamson (CW) de la plaque basale osseuse (PB) qui traversent la ganoïne (G). On distingue l'extrémité proximale ramifiée de l'un d'entre eux dans la plaque basale. Os : ostéocytes. Spécimen n° ICH.3a3 , gisement d'Agua Clara, Bolivie.
- Fig. 4 - Détail d'une coupe transversale d'une écaillle de *Dagetella sudamericana* montrant les différentes couches. a) lumière naturelle ; b) lumière polarisée mettant en évidence, notamment, la structure en contre-plaquée (Cp). Do I : dentine primaire ; Do II : dentine secondaire ; PB : plaque basale. Spécimen n° ICH.35a3. Gisement de Tiupampa, Paléocène inférieur, Bolivie.
- Fig. 5 - Coupe d'une écaillle de *Lepidotyle enigmatica* (lumière naturelle) montrant la présence de nombreux canalicules de Williamson (CW) dans la plaque basale (PB) comme dans la ganoïne (G). Spécimen n° ICH.3b4. Gisement de Vila Vila, Crétacé supérieur, Bolivie.
- Fig. 6 - Détail d'une coupe transversale (lumière naturelle) d'écaillle de *Lepisosteus* sp. montrant les bases d'odontodes (Od) à la jonction plaque basale (PB) - ganoïne (G). Noter l'absence de dentine entre ganoïne et os de la plaque basale. Spécimen n° ICH.23.3. Gisement de Tarija, Crétacé supérieur, Bolivie).

