

# The morphology and histology of the scales of the Cretaceous gar *Obaichthys* (Actinopterygii, Lepisosteidae): phylogenetic implications

Paulo M. Brito<sup>a,b</sup>, François J. Meunier<sup>b,c\*</sup>, Mireille Gayet<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, rua São Francisco Xavier, 524, Rio de Janeiro, Brazil

<sup>b</sup> Laboratoire d'ichtyologie générale et appliquée, FRE CNRS 1451, Muséum national d'histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris, France

<sup>c</sup> Laboratoire d'anatomie comparée, UMR 8570 du CNRS, université Denis-Diderot, 2, place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France

<sup>d</sup> FRE 2158 CNRS, UFR des sciences de la Terre, université Claude-Bernard, Lyon-I, 27, bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

Received 26 September 2000; accepted 20 November 2000

Communicated by Jean Dercourt

**Abstract** – Scales of the lepisosteid fish  $\dagger$ *Obaichthys decoratus* and  $\dagger$ *O.?* *laevis*, from the Lower Cretaceous of the Araripe Plateau (Northeast Brazil) resemble those of palaeoniscoid-type, in which a ganoine layer overlies a dentin layer located above a basal plate composed of lamellar bone. However, the presence of canaliculi of Williamson in these scales confirms that  $\dagger$ *Obaichthys* is a typical neopterygian. The scales of  $\dagger$ *Obaichthys* differ from those of other gars, which do not have a dentin layer and that have ganoin tubercles with characteristic size and density. Our observations support the plesiomorphic status of  $\dagger$ *Obaichthys* within the Lepisosteidae, and confirm the validity of the two species:  $\dagger$ *O. decoratus* and  $\dagger$ *O.?* *laevis*. © 2000 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Lepisosteidae /  $\dagger$ *Obaichthys* / Early Cretaceous / scales / histology / phylogeny

**Résumé – Morphologie et histologie des écailles du lépisosté *Obaichthys* (Actinopterygii, Lepisosteidae) du Crétacé du Brésil : implications phylogénétiques.** Les écailles des deux lépisostées  $\dagger$ *Obaichthys decoratus* et  $\dagger$ *O.?* *laevis*, du Crétacé inférieur du plateau d'Araripe (Nord-Est du Brésil) ressemblent aux écailles de type paléoniscoidé ; elles sont constituées d'une couche de ganoïne recouvrant une couche de dentine, elle-même située au-dessus d'une plaque basale d'os avasculaire. Cependant, la présence de canalicules de Williamson dans ces écailles confirme que le genre  $\dagger$ *Obaichthys* est un Néoptérygien. Les écailles d' $\dagger$ *Obaichthys* diffèrent de celles des autres Lepisosteidae par la présence de dentine et par la taille et la densité des tubercules de la ganoïne. Nos résultats confirment l'état plésiomorphe d' $\dagger$ *Obaichthys* dans la famille des Lepisosteidae ainsi que la validité des deux espèces d' $\dagger$ *Obaichthys* :  $\dagger$ *O. decoratus* et  $\dagger$ *O.?* *laevis*. © 2000 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Lepisosteidae /  $\dagger$ *Obaichthys* / Crétacé inférieur / écailles / paléohistologie / phylogénie

\* Correspondence and reprints.

E-mail addresses: meunier@mnhn.fr (F.J. Meunier), pmbrito@uerj.br (P.M. Brito), gayet@univ-lyon1.fr (M. Gayet).

## Version abrégée

### 1. Introduction

Les Lepisosteidae sont des Neopterygii particuliers représentés, de nos jours, par deux genres : *Lepisosteus* et *Atractosteus* ; ces taxons, vivant actuellement dans le Sud-Est de l'Amérique du Nord, en Amérique centrale et aux Caraïbes [24], ont été largement distribués au Crétacé supérieur et au Tertiaire [8, 24]. Les plus anciens restes de lepisostées sont attribués au Crétacé inférieur (Albien) du Brésil ( $\dagger$  *Obaichthys*) et au Crétacé inférieur (? Albien) du Congo et du Niger ( $\dagger$  *Paralepistosteus*) [1, 3, 7].

Le genre  $\dagger$  *Obaichthys* – connu par deux espèces,  $\dagger$  *O. decoratus* (figure 1) et  $\dagger$  *O. ? laevis* (figure 2) –, partage de nombreuses synapomorphies avec les Lepisosteidae [17, 24, 25] et a été considéré comme le groupe frère des représentants actuels de cette famille [22, 23]. Le présent travail porte sur l'étude de la morphologie et de l'histologie des écailles de ces deux espèces, afin de comprendre leurs relations avec les autres représentants de la famille des Lepisosteidae.

### 2. Matériel et Méthodes

L'étude est limitée aux écailles d' $\dagger$  *Obaichthys*, les autres données sur les espèces fossiles et actuelles, incluant l'ontogénie, sont prises dans la littérature et/ou dans nos propres recherches non publiées. Pour tous les spécimens étudiés, les tubercules de la surface externe de la ganoïne ont été observés au microscope électronique à balayage (MEB) et les mesures faites selon la méthode de Gayet et Meunier [4]. L'histologie a été étudiée sur plaques minces [12, 13].

### 3. Résultats

#### 3.1. Morphologie externe

Chez les deux espèces d' $\dagger$  *Obaichthys*, les écailles sont épaisses et présentent un type d'articulation « bouton-pression ». Chez  $\dagger$  *O. decoratus*, elles sont ornementées par de nombreuses protubérances arrondies, régulièrement disposées le long d'une ride médiane (figure 3). Les écailles des flancs, de même dimension, sont plus hautes que longues ; les écailles caudales sont petites, losangiques et lisses. Les écailles de la partie antérieure du corps d' $\dagger$  *O. ? laevis*, les seules connues chez cette espèce, sont lisses et isométriques ; seul leur bord postérieur est ornémenté de trois à sept pointes, en fonction de la position de l'écaille sur la rangée (figure 2). Aucune trace d'odontodes n'a été trouvée à la surface ou le long du bord postérieur des écailles. La taille et la densité des tubercules de la surface externe de la ganoïne (figures 4 et 5) ne varient pas de manière significative entre les deux taxons (diagrammes : 4,73–5,27  $\mu\text{m}$  ; espaces : 4,55–4,79  $\mu\text{m}$ ).

### 3.2. Histologie

La structure générale des écailles est la même chez les deux taxons, avec trois couches superposées : une couche de ganoïne pluristratifiée recouvrant un niveau de dentine, au-dessus d'une partie basale formée d'os avasculaire cellulaire (figures 6 et 7). Chez  $\dagger$  *O. ? laevis*, la surface de l'écaille est totalement recouverte de ganoïne (figure 6), tandis que chez  $\dagger$  *O. decoratus*, la ganoïne est limitée à des reliefs externes, où elle est également stratifiée (figure 9). Elle est traversée par endroits par des canalicules de Williamson, mais ne montre pas d'odontodes entre les différentes strates. Chez  $\dagger$  *O. ? laevis*, la dentine est développée dans la moitié postérieure seulement de l'écaille et s'organise dans une strate autour d'une aire vascularisée d'où partent, essentiellement en direction de la ganoïne, les canalicules odontoblastiques (figure 8). Chaque aire vascularisée et son entourage de dentine ressemblent à une unité odontoblastique et l'ensemble forme un odontocomplexe [16]. Chez  $\dagger$  *O. decoratus*, la dentine, organisée également autour d'un canal vasculaire, est localisée sous les épaisseurs de ganoïne (figure 9).

Chez les deux espèces, la plaque basale est constituée d'os cellulaire avasculaire, traversé par de nombreux canalicules de Williamson, dont le diamètre mesure environ 3,5 à 5  $\mu\text{m}$  (figure 8). Des fibres de Sharpey indiquent que les écailles étaient fortement liées entre elles et au *stratum compactum* de la peau. Quelques rares canaux vasculaires peuvent être observés dans les écailles latérales seulement.

### 4. Discussion

Les écailles d' $\dagger$  *Obaichthys decoratus* et d' $\dagger$  *O. ? laevis* décrites ci-dessus présentent donc les trois couches superposées typiques des écailles de type paléoniscoïde [9, 11, 13, 15, 19, 20]. Cependant, la présence de canalicules de Williamson, absents tant chez les « Paléoniscoïdés » que chez les Polyptériformes, confirme l'exclusion d' $\dagger$  *Obaichthys* de ces deux groupes. La présence de ces canalicules est utilisée par différents auteurs pour définir les écailles lépidostéoïdes [5, 9, 20, 21]. Leur présence a également été notée chez des Télosstéens basaux, comme les Pholidophoridae [18, 20] et les Aspidorhynchidae [2, 18], et peut donc être considérée comme une synapomorphie néoptérygienne.

Tous les autres lepisostées présentent des écailles typiques lépidostéoïdes (figure 10) avec une couche d'os lamellaire directement recouverte par la ganoïne, sans intercalation de dentine [9, 19–21]. Si l'on prenait en compte ce seul caractère,  $\dagger$  *Obaichthys* ne semblerait donc pas pouvoir être considéré comme un Lepisosteidae. Cependant, la transition entre une écaille de type paléoniscoïde et une écaille de type lépidostéoïde a probablement été graduelle. Ainsi, chez le sémionotidé  $\dagger$  *Lepidotes mantelli*, la moitié antérieure de certaines écailles présente les deux couches caractéristiques des écailles lépidostéoïdes (ganoïne et plaque basale), tan-

dis que la moitié postérieure présente de la dentine [10, 18, 20]. Des observations similaires ont été faites chez certains Semionotidae, non encore décrits, du Trias–Jurassique inférieur de Bolivie [5]. L'écailler d'*Obaichthys* peut donc représenter un stade intermédiaire parmi les Lepisosteidae.

Les écaillers d'*Obaichthys* diffèrent également des écaillers des autres Lepisosteidae par l'absence de traces d'odontodes à la surface de la ganoïne, structures connues chez tous les représentants fossiles (figure 10) et actuels de cette famille [5, 14], ainsi que chez les Polypteridae [9] et quelques téléostéens basaux comme les Aspidorhynchidae [2].

La taille et la densité des tubercules de la surface externe de la ganoïne chez *Obaichthys* sont nettement différentes de celles des écaillers des autres genres de lépisostées [5, 6]. De même, ces paramètres n'ont rien à voir avec les valeurs mesurées chez les Semionotidae étudiés ou chez les Polypteridae actuels [6].

## 5. Conclusions

Nous pouvons tirer de cette étude les conclusions ci-après.

**1.** La présence d'une couche de dentine entre la ganoïne pluristratifiée et la plaque osseuse basale (écailler « paléoniscoïde »), considérée comme une condition plésiomorphe chez les actinoptérygiens, est

présente chez *†Obaichthys decoratus* et chez *†O. laevis*, mais non chez les autres lépisostées. Cette condition confirme la position plésiomorphe du genre *†Obaichthys* par rapport aux autres taxa de cette famille.

**2.** En dépit de ces trois couches superposées, des canalicules de Williamson, structures typiques des Neopterygii, sont présents chez *†Obaichthys*.

**3.** La présence de dentine sur la moitié postérieure des écaillers chez *†O. laevis* montre l'existence d'une transition graduelle de l'écailler paléoniscoïde à l'écailler lépisostéoïde, transition apparue plusieurs fois au cours de l'évolution.

**4.** Excepté en ce qui concerne la présence de dentine chez *†Obaichthys*, le patron histologique de l'écailler chez tous les autres lépisostées fossiles et actuels est homogène et ne présente donc pas d'utilité taxinomique.

**5.** Au contraire, la taille et la densité des tubercules de la surface externe de la ganoïne des écaillers permettent une attribution des écaillers, au moins au niveau générique, parmi les Lepisosteidae.

**6.** La présence d'écaillers de type « paléoniscoïde », l'absence d'odontodes ainsi que la taille et la densité des tubercules de la ganoïne confirment qu'*†Obaichthys decoratus* et *†O. laevis* forment bien un clade.

## 1. Introduction

Lepisosteids or gars are a very particular neopterygian group, represented today by seven species and two genera, *Lepisosteus* and *Atractosteus*. These taxa are easily distinguished by several synapomorphies, including an elongate ethmoid region, a series of toothed 'infraorbitals' crossed by the infraorbital canal, a mosaic of postorbital plates, an independent large quadratojugal overlying the horizontal branch of the preopercular and thus connected with the symplectic and quadrate, loss of several neurocranial bones, absence of anterior and posterior myodomes, teeth with plicidentine, opisthocephalous vertebrae, as well as the presence of ganoid diamond-shaped lepisosteoid-type scales [17, 24, 25].

Extant gars are geographically restricted to North and Central America and the Caribbean, although in their geological past, the group had a widespread distribution, especially during the Late Cretaceous and Early Tertiary; its stratigraphic range extends from the Mid Cretaceous to the Present [8, 24].

The discovery in the early 1990s of two articulated lepisosteid specimens in the Albian Romualdo Member of the Santana Formation, one nearly complete, *†Obaichthys decoratus* (figure 1), and the other, *†O. laevis* (figure 2), known only by the anterior part of its body, confirmed the presence of gars in the Lower Cretaceous

of Western Gondwanaland [22, 23]. *†Obaichthys* possesses a great number of lepisosteid synapomorphies, although the absence of plicidentin, the presence of a free maxilla, and the structure of the postorbital region indicate that this clade forms the sister group to all other lepisosteids [22].

Other confirmed gar remains (e.g. vertebrae, infraorbitals and scales) are known from the Early Cretaceous (?Albian) of Niger and Congo and have been attributed to the genus *†Paralepidosteus* [1, 3, 7]. Fossils of the extant genera *Lepisosteus* and *Atractosteus* are recorded from the Late Cretaceous and appear to have had a widespread distribution, especially during the Palaeogene [8, 24].

The scope of the present study is to describe the morphology and histology of the scales of *†Obaichthys decoratus* and *†O. laevis*, and compare this genus with other gars. We identify more congruent characters that allow us to elucidate evolutionary trends within the clade Lepisosteidae.

## 2. Methods and material

This study is specifically restricted to the scales of *†Obaichthys*. Due to the large number of fossil and extant lepisosteid species, the numerous ontogenetic stages available for analysis, and the many taxonomic



**Figure 1.** *†Obaichthys decoratus*. General view of the holotype (DGM 1136-P) (bar: 5 cm).

**Figure 1.** *†Obaichthys decoratus*. Vue d'ensemble de l'holotype (DGM 1136-P) (échelle : 5 cm).

problems that they raise, we describe only the morphological structure of the two *†Obaichthys* species, which we then compare with that of other gars.

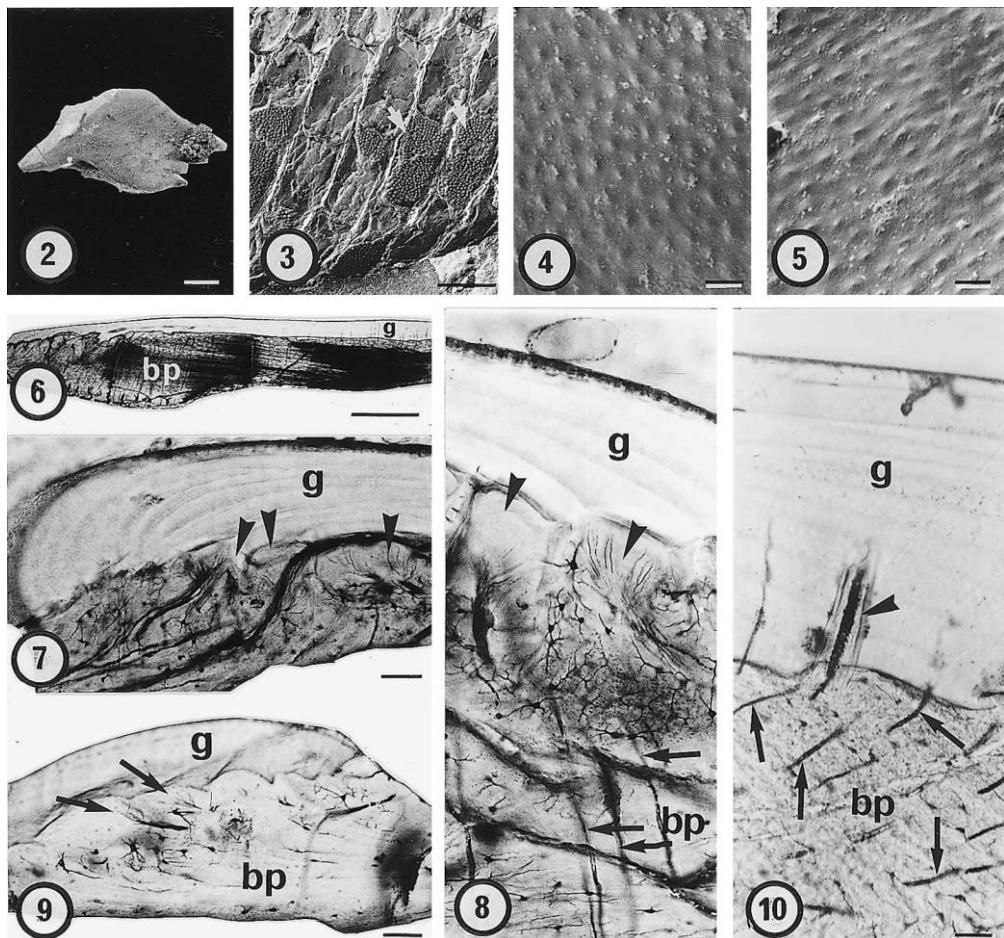
This work is based on specimens belonging to the Museum national d'histoire naturelle, Paris (MNHN). The ground sections of *†Obaichthys* were made from the holotypes, deposited in the Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro (e.g. *†O. decoratus* – DGM 1136-P, and *†O. laevis* – DGM 1155-P).

In all studied taxa, the tubercles on the external surface of ganoin were observed using a scanning elec-

tronic microscope (SEM) and measured following the methodology of Gayet and Meunier [4]. Ground cross sections were made using the methodology of Matrajt et al. [12], modified by Meunier et al. [13]. The taxa examined were the following.

### 2.1. Lepisosteidae

*†Obaichthys decoratus* and *†Obaichthys? laevis* – Early Cretaceous (Albian) Santana Formation, Chapada do Araripe, Northeast Brazil; *†Paralepidosteus* sp. – Early Cretaceous (? Albian), Congo, Africa; *†Paralepi-*



*sosteus* sp. – Late Cretaceous, Gitti Khadan, India;  $\dagger$  *Lepisosteus cominatoi* – Upper Cretaceous, Adamantina Formation, Baurú Bassin, Southeast Brazil;  $\dagger$  *Lepisosteus indicus* – Upper Cretaceous, Lameta Formation, India;  $\dagger$  *Lepisosteus* sp. – Upper Cretaceous (Campanian / Maastrichtian) of Agua Clara, Bolivia;  $\dagger$  *Lepisosteus cuneatus* – Eocene, Green River Formation, USA;  $\dagger$  *Atractosteus strausi* – Eocene ‘Oil Shales’ of Messel, Germany; *Lepisosteus platostomus* – extant, Eastern North America; *Atractosteus spatula* – extant, Eastern North America, Central America and Cuba.

## 2.2. Semionotidae

$\dagger$  *Lepidotes* sp. – Triassic/Early Jurassic, Castellón Formation, Charagua, Bolivia;  $\dagger$  *Lepidotes mantelli* – Wealden, South East England.

## 2.3. Palaeonisciformes

$\dagger$  *Aeduella* sp. – Autin, France;  $\dagger$  *Paramblypterus* indet. – France.

## 3. Description

### 3.1. External morphology

In both  $\dagger$  *Obaichthys decoratus* and  $\dagger$  *O.?* *laevis*, the scales are very thick and display a ‘peg and socket’ type of articulation.

$\dagger$  *Obaichthys decoratus* possesses scales ornamented with numerous round protuberances, which are irregularly arranged around a longitudinal thickening at the centre of the scale (figure 3). There are 9 or 10 scales in each transversal row in the anterior part of the body. The flank scales are higher than wide, and all have the same dimension. The caudal scales are small, diamond-shaped and smooth.

Only the anterior body scales in  $\dagger$  *Obaichthys? laevis* are preserved; however, these scales are distinct from those of  $\dagger$  *O. decoratus* in being smooth and isometric, in lacking ornamentation, and in possessing a denticulated posterior border, with 3 to 7 teeth, depending on the position of the scale within the row (figure 2).

Neither odontodes nor remains of their insertion were found on the surface or posterior margin of scales in either species, although these are commonly present in other gars.

Typical tubercles on the external surface of the ganoin (figures 4 and 5), which are characteristic for ganoid elements, are present in both species. Width and density of the tubercles do not seem to vary significantly between the two species. The tubercles are between 4.73 and 5.27  $\mu$ m wide and 4.55 to 4.79  $\mu$ m from each other.

**Figure 2.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. A complete scale, the surface of which is smooth (bar: 2 mm).

**Figure 2.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Écaille entière avec surface lisse (échelle : 2 mm).

**Figure 3.**  $\dagger$  *Obaichthys decoratus*. Scales surface showing thin granules, of the anterior area of the right side of the body (bar: 500  $\mu$ m).

**Figure 3.**  $\dagger$  *Obaichthys decoratus*. Écailles entières de la région antérieure du flanc droit ; elles ont une surface granuleuse (échelle : 500  $\mu$ m).

**Figure 4.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Superficial face of scale showing the tubercles of ganoin (bar: 10  $\mu$ m).

**Figure 4.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Face superficielle d'une écaille montrant les tubercles de la ganoïne (échelle : 10  $\mu$ m).

**Figure 5.**  $\dagger$  *Obaichthys decoratus*. External surface of scale showing the tubercles of ganoin (bar: 10  $\mu$ m).

**Figure 5.**  $\dagger$  *Obaichthys decoratus*. Face superficielle d'une écaille, montrant les tubercles de la ganoïne (échelle : 10  $\mu$ m).

**Figure 6.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Ground section. General view of a scale showing the ganoin layer (**g**) and the basal plate (**bp**) ; the dentin is not obvious at this magnification (bar: 500  $\mu$ m).

**Figure 6.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Lame mince. Vue d'ensemble d'une écaille montrant la couche de ganoïne (**g**) et la plaque basale osseuse (**bp**) ; à ce grossissement, on ne voit pas nettement la dentine (bar: 500  $\mu$ m).

**Figure 7.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Another section showing dentin (arrows) between the ganoin layer (**g**) and the basal plate (bar: 50  $\mu$ m).

**Figure 7.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Autre coupe montrant la dentine (flèches) entre la ganoïne (**g**) et la plaque basale (échelle : 50  $\mu$ m).

**Figure 8.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Detail of the dentin (arrow heads) below the ganoin layer (**g**) ; any canaliculi of Williamson (arrows) cross the basal plate (**bp**) (bar: 25  $\mu$ m).

**Figure 8.**  $\dagger$  *Obaichthys? laevis*. Détail de la dentine (têtes de flèches) sous la ganoïne (**g**) ; des canalicules de Williamson (flèches) traversent la plaque basale (**bp**) (échelle : 25  $\mu$ m).

**Figure 9.**  $\dagger$  *Obaichthys decoratus*. Transversal ground section of a scale showing the dentin (arrows) between the ganoin layer (**g**) and the bony basal plate (**bp**) (bar: 50  $\mu$ m).

**Figure 9.**  $\dagger$  *Obaichthys decoratus*. Lame mince. Coupe transversale d'une écaille montrant la dentine (flèches) entre la couche de ganoïne (**g**) et la plaque basale osseuse (**bp**) (échelle : 50  $\mu$ m).

**Figure 10.**  $\dagger$  *Lepisosteus* sp. Isolated scale of Agua Clara (Bolivia). Detail of a ground section showing the base of an odontode (arrow head) inserted at the surface of the basal plate (**bp**) and embedded at least with three strata of ganoin (**g**). Some canaliculi of Williamson (arrows) cross the basal plate (bar: 25  $\mu$ m).

**Figure 10.**  $\dagger$  *Lepisosteus* sp. Écaille isolée du gisement d'Agua Clara (Bolivie). Détail d'une lame mince montrant une base d'odontode (tête de flèche) insérée à la surface de la plaque basale (**bp**) et enrobée par au moins trois strates de ganoïne (**g**). Des canalicules de Williamson (flèches) traversent la plaque basale (échelle : 25  $\mu$ m).

### 3.2. Histology

The general structure of the scales in both  $\dagger O. decoratus$  and  $\dagger O. laevis$  consists of three superimposed layers: a pluristratified ganoin layer overlapping a dentin layer above a basal plate of avascular cellular bone (figures 6 and 7).

In  $\dagger O. laevis$  (figure 8), the entire surface of the scale is covered by the ganoin layer (figure 6) whereas in  $\dagger O. decoratus$ , ganoin is located only on the external ridges where it is also stratified (figure 9). The ganoin is crossed here and there by canaliculi of Williamson, but it lacks any inserted odontodes at the base of the deepest stratum or between more recent layers. In  $\dagger O. laevis$  the dentin layer is developed only in the posterior half of the scales and is organised around a single stratum of vascular regions from which odontoblastic canaliculi mainly radiate toward the ganoin (figure 8); each vascular area with its surrounding dentin resembles an odontode unit and, combined, they form an odontocomplex [16]. In  $\dagger O. decoratus$ , the dentinal tissue is also organised around a vascular canal and is situated only beneath the thickened ganoin.

In the both taxa the basal plate of the scales is made of avascular cellular bone, crossed by numerous canaliculi of Williamson (figure 8). The diameter of these canaliculi is approximately 3.5 to 5  $\mu\text{m}$ . Radiating Sharpey's fibers are present in the basal plate indicating that the scales were strongly linked between each other and with the stratum compactum of the skin. A few vascular canals can be seen in the lateral part of the scales but are not seen elsewhere.

## 4. Discussion

The scales of  $\dagger Obaichthys decoratus$  and  $\dagger O. laevis$  described above have the typical three superimposed layers, as in palaeoniscoid-type scales [9, 11, 13, 15, 19, 20]. These layers are respectively: a stratified ganoin layer, a dentin layer, and a bony basal plate. However, the presence of the canaliculi of Williamson, not found either in palaeoniscoids or in fossil and extant polypterids, confirms its exclusion from these two clades.

The presence of the canaliculi of Williamson has been used to define 'holosteian' scales [5, 9, 20, 21]. However these canaliculi are also present in basal teleosts such as pholidophorids [18, 20] and aspidorhynchids [2, 18] and the presence of these structures can be hypothesised as a neopterygian synapomorphy.

All the other gars present the typical lepisosteoid-like scales (figure 10) in that the basal lamellar bone layer is directly overlaid by stratified ganoin, without an intercalated dentin layer [9, 19, 20, 21].

The transition from palaeoniscoid-type to lepisosteoid-type scales is gradual. In  $\dagger Lepidotes minor$ , the anterior half of some scales has the two layers characteristic of lepisosteoid scales, whereas the posterior half

retains the dentin layer of the palaeoniscoid scales [10, 18, 20]; this seems also to be the case for semionotids from the Triassic/Early Jurassic of Charagua, Bolivia [5].

The scales of  $\dagger Obaichthys$  also differ from the scales of other gars by the absence of odontodes, or remains of their insertions, on the surface of the ganoin; these structures are known to develop in all extant and fossil gars [5, 14], as well as in polypterids [9], and some basal teleosts such as the aspidorhynchids [2].

Comparison of the size and density of the tubercles of the upper surface of the scales in  $\dagger O. decoratus$  and  $\dagger O. laevis$  with other ganoid fish confirms these species as a clade. The size of the tubercles and the space between them are respectively: 4.73–5.27  $\mu\text{m}$  and 4.55–4.79  $\mu\text{m}$  in  $\dagger Obaichthys$ ; 5.73–5.94  $\mu\text{m}$  and 6–6.25  $\mu\text{m}$  in  $\dagger Paralepidosteus$ ; 3.79–5.61  $\mu\text{m}$  and 3.14–4.75  $\mu\text{m}$  in  $Lepisosteus$ , and 5.68–9.07  $\mu\text{m}$  and 1.89–2.82  $\mu\text{m}$  in  $Atractosteus$  [5, 6]. In the studied semionotids, in addition to the fact that the arrangement of the tubercles is irregular, the measurements are 3.06 and 4.96  $\mu\text{m}$  for the Charagua specimen, and 3.97 and 4.14  $\mu\text{m}$  for  $\dagger L. mantelli$ . The measurements are respectively between 2.19–3.03  $\mu\text{m}$  and 5.57–8.54  $\mu\text{m}$  for the fossil and extant polypterids [6], whereas those of the studied palaeoniscoids are respectively 2.03 and 4.79  $\mu\text{m}$  for  $\dagger Aeduella$  sp., and 2.66 and 6.88  $\mu\text{m}$  for the  $\dagger$ Paramblypteridae.

## 5. Conclusions

We conclude that:

- the presence of a dentin layer between the stratified ganoin layer and the bony basal plate (palaeoniscoid-type scale) is considered the plesiomorphic condition for actynopterygians; this condition, found in  $\dagger Obaichthys decoratus$  and  $\dagger O. laevis$ , strongly confirms these species as the plesiomorphic sister group of all other gars;
- despite the three superimposed layers, exactly as in palaeoniscoid-type scales, the presence of canaliculi of Williamson, found in  $\dagger Obaichthys$ , are a typical neopterygian feature;
- the presence of a dentin layer on the posterior half of the scales in  $\dagger Obaichthys laevis$  shows a gradual transition from the palaeoniscoid to the lepisosteoid type of scales;
- except for  $\dagger Obaichthys$ , where a dentin layer is present, the histological scale pattern is very similar in all other fossil and extant gars (e.g.  $\dagger Paralepidosteus$ ,  $Lepisosteus$  and  $Atractosteus$ ), and is therefore not a useful taxonomic character to diagnose these taxa;
- size and distance between tubercles on the external surface of the ganoin are confirmed, at least within the Lepisosteidae, as being of taxonomic interest, allowing the different gar genera to be distinguished;

- the presence of palaeoniscoid-type scales, the supposed absence of odontodes, as well as the size and the

distance between ganoin tubercles suggest that *†Obaichthys decoratus* and *†O? laevis* form a clade.

**Acknowledgements.** The authors are indebted to S. Wenz, D. Martill and N. Micklich, as well as to C. Chancogne (SEM), D. Serrette (photos) and Dr M. Laurin who improved the English manuscript. P. M. Brito's research was supported by the Brazilian Federal Government (CNPq).

## References

- [1] Arambourg C., Joleaud L., Vertébrés fossiles du bassin du Niger, Bull. Dir. Mines Afr. fr. 7 (1943) 1–74.
- [2] Brito P.M., Meunier F.J., The morphology and histology of the scales of Aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi), Geobios 33 (1) (2000) 105–111.
- [3] Casier E., Matériaux pour la faune ichthyologique éocrétacique du Congo, Ann. Mus. roy. Afr. Centr. 39 (1961) 1–96.
- [4] Gayet M., Meunier F.J., Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'apparence générique et/ou spécifique des écailles isolées, C. R. Acad. Sci. Paris, série II 303 (1986) 1259–1261.
- [5] Gayet M., Meunier F.J., Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire d'Amérique du Sud, Doc. Lab. Géol. Lyon 125 (1993) 169–185.
- [6] Gayet M., Meunier F.J., A new polypteriform from the Late Cretaceous and the Middle Paleocene of South America, in: Arratia G., Viöhl G. (Eds.), Mesozoic fishes: Systematics and paleoecology, Verlag Dr. Pfiel, 1996, pp. 95–103.
- [7] Gayet M., Meunier F.J., Levrat-Calviac V., Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans les gisements sénoniens d'In Beçetem (Niger), C. R. Acad. Sci. Paris, série II 307 (1988) 205–210.
- [8] Gayet M., Meunier F.J., Werner C., Diversification in Polypteriforms with special comparison with the other actinopterygian Lepisosteiformes, Palaeontology (in press).
- [9] Goodrich E.S., On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification, Proc. Zool. Soc. London 2 (1907) 751–774.
- [10] Gross W., Histologische Studien am Aussenkelett fossiler Agnathen und Fische, Palaeontographica A 83 (1935) 1–60.
- [11] Kerr T., The scales of primitive living actinopterygians, Proc. Zool. Soc. London 122 (1952) 55–78.
- [12] Matraut H., Bordier P., Martin J., Hioco D., Technique pour l'inclusion de biopsies osseuses non décalcifiées, Microscopy 6 (1967) 499–504.
- [13] Meunier F.J., François Y., Castanet J., Étude histologique et microradiographique des écailles de quelques Actinoptérygiens primitifs actuels, Bull. Soc. Zool. France 103 (1978) 309–318.
- [14] Nickerson W.S., The development of the scales of *Lepisosteus*, Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 24 (1893) 115–139.
- [15] Ørvig T., Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs. 1. The endoskeleton with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general, Ark. Zool. Stockholm 2 (1951) 321–454.
- [16] Ørvig T., A survey of odontodes ('dermal teeth') from developmental, structural, functional, and phyletic points of view, in: Andrews S.M., Miles R.S., Walker A.D. (Eds.), Problems in Vertebrate evolution, Linn. Soc. Symp. Ser., 4, 1977, pp. 53–75.
- [17] Patterson C., Interrelationships of holosteans, in: Greenwood P.M., Miles R.S., Patterson C. (Eds.), Interrelationships of fishes, Academic Press, 1973, pp. 233–305.
- [18] Schultze H.P., Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen Mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid-zu undschuppen), Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie 126 (1966) 232–314.
- [19] Schultze H.P., Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces), Paläontologische Zeitschrift 51 (1977) 152–168.
- [20] Schultze H.P., The scales of Mesozoic actinopterygians, in: Arratia G., Viöhl G. (Eds.), Mesozoic fishes: Systematics and paleoecology, Verlag Dr. Pfiel, 1996, pp. 83–93.
- [21] Sire J.Y., Meunier F.J., The canaliculi of Williamson in Holostean bone (Osteichthyes, Actinopterygii): a structural and ultrastructural study, Acta Zoologica 75 (1994) 235–247.
- [22] Wenz S., Brito P.M., Découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (Nord-Est du Brésil) : systématique et phylogénie, C. R. Acad. Sci. Paris, série II 314 (1992) 1519–1525.
- [23] Wenz S., Brito P.M., New data about lepisosteids and semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): phylogenetic implications, in: Arratia G., Viöhl G. (Eds.), Mesozoic fishes: Systematics and paleoecology, Verlag Dr. Pfiel, 1996, pp. 153–165.
- [24] Wiley E.O., The phylogeny and biogeography of fossil and Recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae), Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. 64 (1976) 1–111.
- [25] Wiley E.O., Schultze H.P., Family Lepisosteidae (Gars) as Living Fossils, in: Eldredge N., Stanley S.M. (Eds.), Living Fossils, Springer Verlag, 1984, pp. 160–165.