

## Note sur les Poissons du Trias de Lunz. I. *Thoracopterus* BRONN

Par J. P. LEHMAN <sup>1)</sup>

(Mit 4 Abbildungen und 6 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 24. Februar 1978

### Zusammenfassung

Die Beschreibung des flugfisches *Thoracopterus* aus der oberen Trias von Lunz wird vervollständigt. Es wird gezeigt, daß der Fisch wie die Cypsiluridae zum Fliegen fähig war. Die Ordnung Luganoiformes, die von GRIFFITH vorgeschlagen wurde, besteht nicht zu Recht und es wird belegt, daß *Thoracopterus* ein Perleididae ist.

### Résumé

La description du genre *Thoracopterus*, Poisson volant du Trias supérieur de Lunz, est à certains égards précisée. L'auteur conclut que ce Poisson était adapté au vol comme les Cypsiluridae; il n'admet pas la légitimité de l'ordre des Luganoiformes proposé par GRIFFITH et maintient que *Thoracopterus* est un Perleididae.

### Introduction

La présente étude est la première d'une série portant sur les Poissons de Polzberg (environs de Lunz); je me propose en effet de reprendre la description de ces Poissons. Ceux-ci ont déjà fait l'objet de deux importantes publications: celle d'O. ABEL (1906) sur les Poissons volants fossiles, dans laquelle ABEL a eu le grand mérite de reconnaître deux genres de Poissons fossiles, *Thoracopterus* et *Gigantopterus*, d'en décrire l'anatomie et la paléobiologie, et celle de J. GRIFFITH (1977) sur les Poissons triasiques supérieur de Polzberg, près de Lunz, Autriche; cet auteur a pu reconnaître dans la faune de Lunz un très grand nombre de genres ou d'espèces nouveaux; je le remercie de m'avoir communiqué le manuscrit de ce travail; j'avais commencé pour ma part, à la demande de Monsieur le Docteur BACHMAYER, la révision des Poissons de Lunz dès 1974 mais n'ai rien voulu publier à ce sujet, car Mr. GRIFFITH avait clairement la priorité; mais je ne suis pas d'accord sur certains points avec mon collègue GRIFFITH et il existe entre nous des divergences d'interprétation qu'il est nécessaire de mettre en lumière, encore que j'accepte parfaitement certains

<sup>1)</sup> Prof. Dr. J. P. LEHMAN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie, 8 Rue de Buffon, F-75 005 Paris. — France.

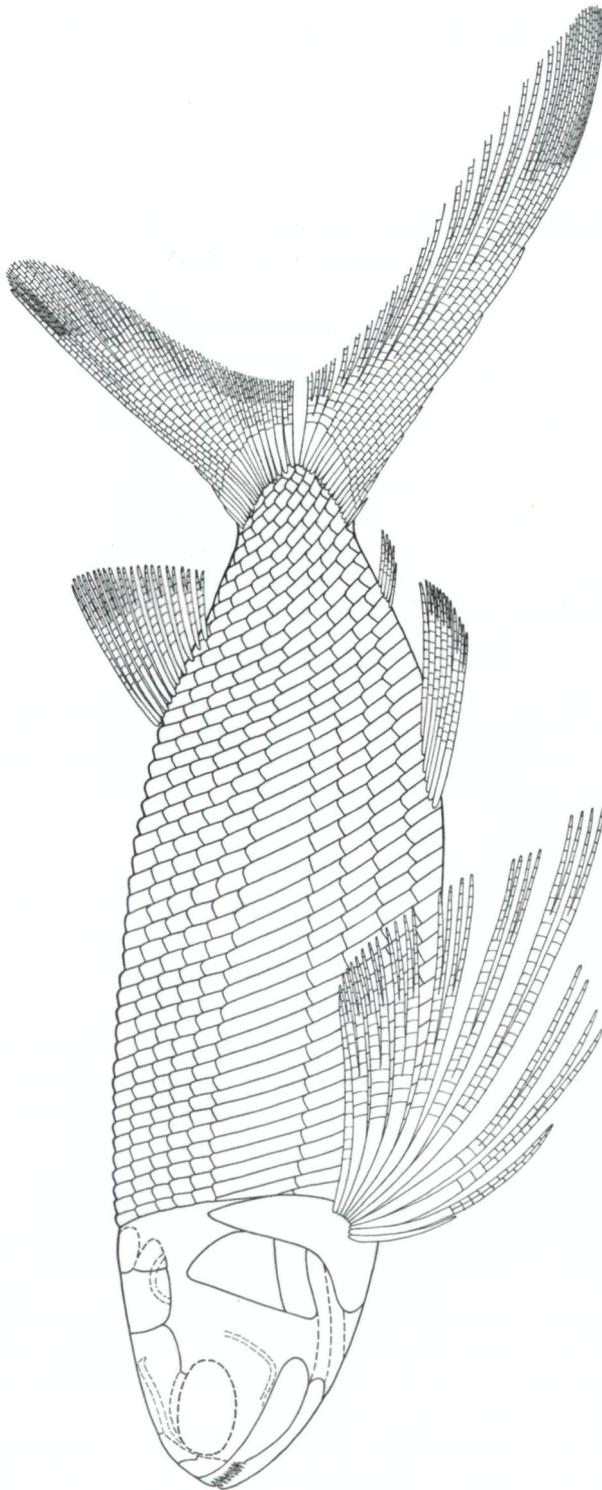


Fig. 1. *Thoracopterus niederristi*: reconstruction ( $\times 2,4$ )

des résultats de Monsieur GRIFFITH notamment ceux concernant la nomenclature des genres et des espèces.

Comme J. GRIFFITH le rappelle, la faune des Poissons de Polzberg est carnienne (Base du Trias supérieur).

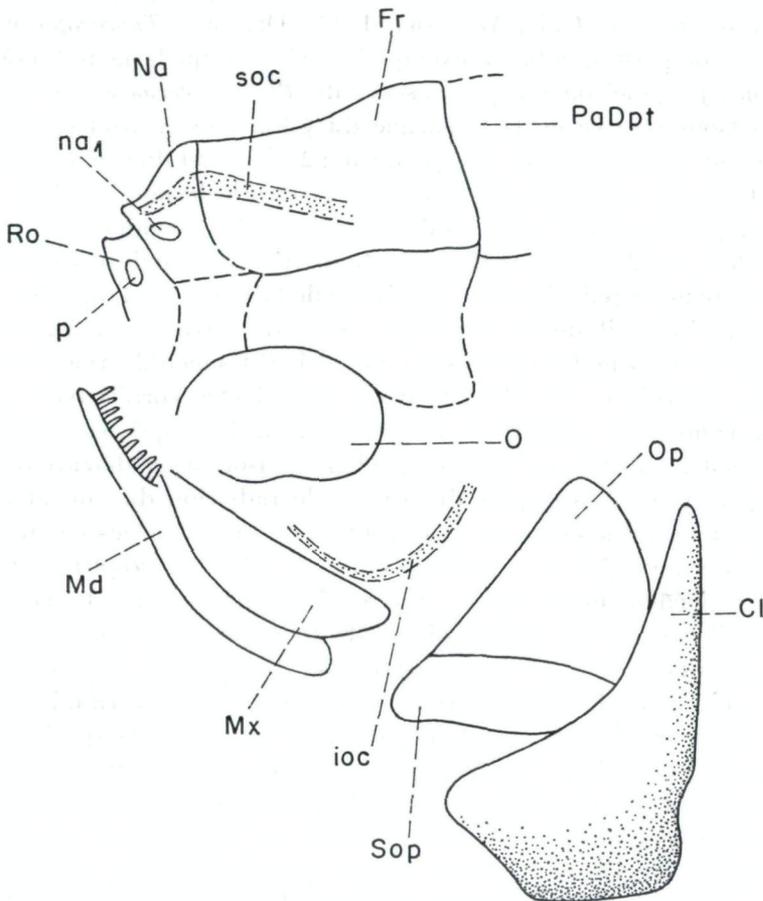


Fig. 2. *Thoracopterus niederristi*. Toit crânien, joue et ceinture scapulaire ( $\times 5$ ). Cl, cleithrum; Fr, frontal; ioc, canal infraorbitaire; Md, mandibule; Mx, maxillaire; Na, nasal; na<sub>1</sub>, narine médiale; O, oeil; Op, opercule; p, pore; PaDpt, pariétodermoptérotique; Ro, rostral; Sopc, sousopercule.

### Description

Le toit crânien (pl. 2 et 3; fig. 2 et 3) comprend à l'arrière une paire de grands os appelés par GRIFFITH dermoptérotiques. Mais peut-on réellement souscrire à cette interprétation? Chacun de ces os est parcouru par la partie crânienne du canal infraorbitaire qui sort de l'os peu en avant de sa suture antérieure avec le frontal; puis le canal se dirige vers le préopercule, postérieurement aux postorbitaux (infraorbitaux). Comme ce „dermoptérotique“ contient

une partie crânienne du canal infraorbitaire, il est incontestablement bien nommé, mais ne contient-il pas aussi un élément pariétal ? 1°) Il existe presque toujours chez les Actinoptérygiens un ou des éléments pariétaux situés entre le dermoptérotique droit et le dermoptérotique gauche. Chez quelques Poissons toutefois, des pariétaux libres ne sont pas connus (Haplolépiformes, Carbonifère supérieur de Linton, Ohio, WESTOLL 1944). Or, chez *Thoracopterus*, on ne connaît qu'un petit nombre d'exemplaires chez lesquels le toit crânien est observable; jusqu'ici on n'a pas observé de *Thoracopterus* à pariétaux indépendants (sous réserve de la remarque du § 3), mais peut-être n'a-t-on pas étudié un nombre suffisant de ces spécimens; 2°) le trajet du canal infraorbitaire sur le toit crânien est anormal; au lieu de parcourir le dermoptérotique d'arrière en avant, parallèlement au rebord du toit crânien, comme c'est le cas en général chez les Actinoptérygiens, cette partie du canal se dirige d'abord antérolatéralement puis, à partir du niveau de la moitié de l'os, se recourbe en direction latérale; il décrit ainsi une convexité très marquée, disposition exceptionnelle chez les Chondrostéens. Cependant les modifications de direction des lignes sensorielles semblent bien en général être corrélatives de fusions osseuses, comme l'a montré JARVIK (1948, p. 121) qui a établi la règle suivante: s'il y a fusion osseuse, chaque ligne sensorielle se déplace de manière à venir passer par le (ou près du) centre de radiation du nouvel os formé, centre lui-même situé entre les deux centres de radiation des composants; or le centre de radiation du „dermoptérotique“ de *Thoracopterus* (pl. 3) est situé plus médianement qu'un centre de radiation de dermoptérotique d'Actinoptérygien; l'os en question est donc probablement un pariéto-dermoptérotique; 3°) l'ornementation de l'os semble être discontinuée à droite et à gauche de la ligne de petits pores qui suit le canal; cette ligne marque d'ailleurs peut-être la limite de deux os différents (pariétal médial, dermoptérotique latéral), car la surface médiale semble, au moins dans un spécimen, plus haute que la partie latérale; ces deux champs d'ornementation distincts semblent donc correspondre à deux os, fusionnés ou non; 4°) mais cependant *Thoracopterus* était un Poisson volant comme le montre l'aspect des nageoires; or on connaît chez ces Poissons des régressions locales de canaux sensoriels; notons ainsi la régression de la commissure supratemporale, de la partie postérieure du canal supraorbitaire dans le frontal, des pit lines du pariétal; toutes ces lignes ou parties de lignes ne sont pas actuellement connues chez *Thoracopterus*; il n'est pas impossible d'admettre que les régressions observées ont pu entraîner une involution dans la morphogenèse de certains os, quoique l'hypothèse m'apparaisse moins vraisemblable que celle de la fusion pariéto-dermoptérotique.

Les deux os postérieurs du toit crânien sont (Exsm, pl. 4) dénommés par GRIFFITH des os „médio-suprascapulaires“ (et non extrascapulaires) parce qu'ils ne contiennent pas la commissure supratemporale; mais il est probable que ces os „médio-suprascapulaires“ sont en fait homologues aux extrascapulaires médians bien que ces derniers os soient en principe traversés

par la commissure supratemporale, car les „medio-suprascapulaires“ ont une forme et un aspect très habituels d'extrascapulaires médians d'Actinoptérygiens. Latéralement par rapport aux extrascapulaires médians, existent des extrascapulaires latéraux parcourus par le canal de la ligne latérale du corps (partie antérieure). Si le canal est bien visible, on ne saurait affirmer qu'il y a deux

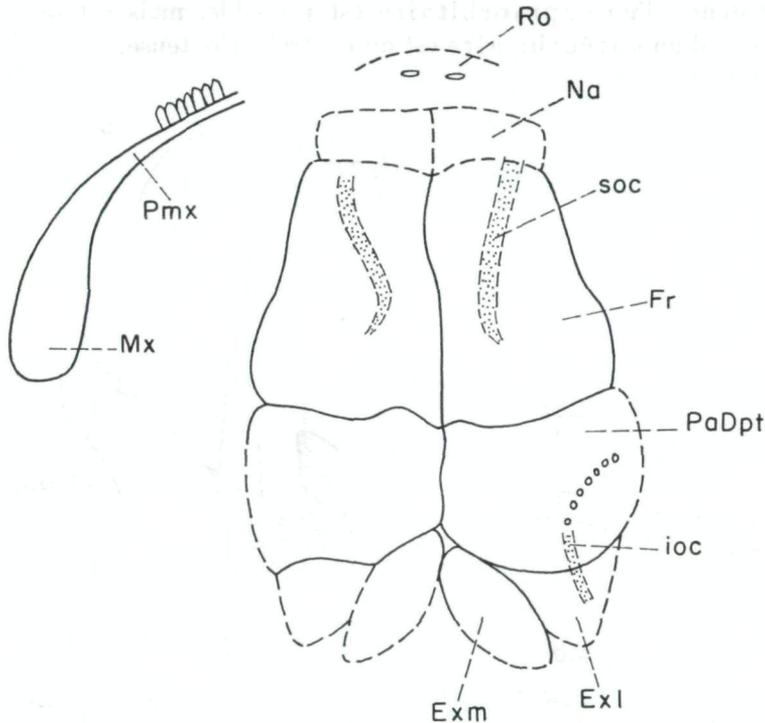


Fig. 3. *Thoracopterus niederristi*. Toit crânien et maxillaire ( $\times 5$ ). Exl, extrascapulaire latéral; Exm, extrascapulaire médian; Fr, frontal; ioc, canal infraorbitaire; Mx, maxillaire; Na, nasal; PaDpt, pariétodermoptérotique; Pmx, prémaxillaire; Ro, rostral; soc, canal supraorbitaire.

paires symétriques d'extrascapulaires latéraux; GRIFFITH figure d'ailleurs leur limite en traits interrompus.

Les frontaux très larges sont à peine plus étroits vers l'avant du museau, leurs rebords latéraux étant un peu rapprochés vers l'avant.

Les nasaux, dont un seul est visible sur un même échantillon, étaient parcourus par l'avant du canal supraorbitaire; ces os étaient échancrés par une narine et perforés par une autre narine plus médiale. Aucune pièce n'a été vue montrant les deux nasaux en connexion. La narine  $na_1$  (pl. 2, fig. 2), dans un spécimen où elle est visible, est située médialement par rapport au canal mais je n'ai pu observer, comme dans la figure de GRIFFITH, une autre narine en position latérale par rapport à ce canal.

Le rostral impair (pl. 4, fig. 2, 3) est bien parcouru par une commissure ethmoïdienne dont le tracé est marqué par des reliefs en forme de côtes allongées qui sont des empreintes négatives de pores; j'ai pu ainsi compter 3 pores (et non 4). Cet os est donc bien un rostral. Si on considère que les pores ne sont pas ceux d'un canal sensoriel, interprétation à laquelle je ne crois pas, cet os serait un postrostral.

L'existence d'un supraorbitaire est probable, mais cet os n'est pas visible. Celle d'un antéorbitaire est au contraire douteuse.

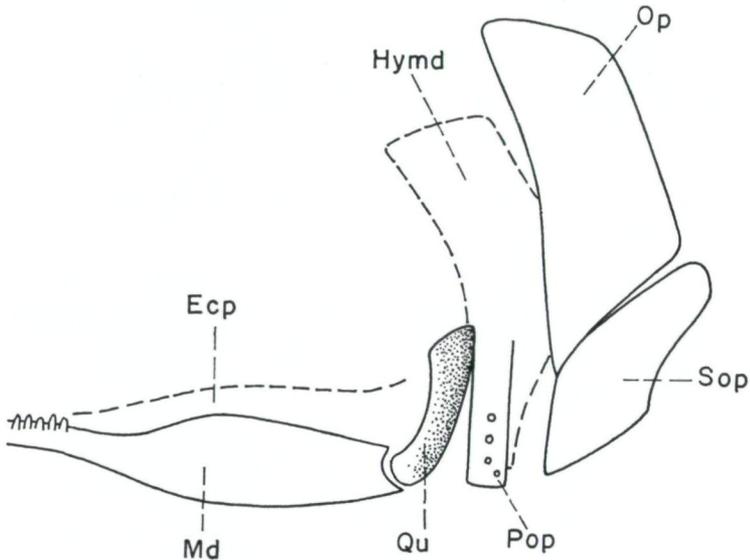


Fig. 4. *Thoracopterus niederristi*. Détail de la joue ( $\times 4$ ). Ecp, ectoptérygoïde; Hymd, hyomandibulaire; Md, mandibule; Op, opercule; Pop, préopercule; Qu, carré; Sop, sousopercule.

La joue (pl. 2, pl. 6 A, fig. 2, 4).

L'opercule est au moins deux fois plus grand que le sousopercule. Le bord avant de ces os, opercule et sousopercule, est rectiligne (fig. 4).

Le préopercule (fig. 4) présente au moins trois pores visibles appartenant au canal préoperculaire. Dans un spécimen, il occupe toute la hauteur de la joue sans laisser de lacune entre joue et toit crânien. Les sutures entre os infraorbitaires ne sont pas visibles. Au-dessus du préopercule, s'observent (fig. 4) les restes de l'hyomandibulaire; cet os peu arqué rappelle celui de *Boreosomus* (NIELSEN 1942; LEHMAN 1952) mais le processus operculaire n'est pas visible. Le maxillaire et la mandibule sont bien conservés; les dents sont tout à fait comparables à celles des *Perleidus*, cylindriques, hautes, à apex aigu et émailloïde. Des traces du carré, de l'ectoptérygoïde et de l'entoptérygoïde sont visibles. L'existence du prémaxillaire est douteuse.

Les reconstitutions de la tête par GRIFFITH sont en partie hypothétiques; aussi avons-nous préféré publier des croquis partiels ou des photographies.

### Corps (pl. 1, 5, 6)

Les précédents auteurs ont déjà parlé des grandes dimensions de la caudale ainsi que de l'hypocercie très marquée (voir plus loin: adaptation au vol). Il y a cependant deux erreurs dans la reconstitution d'ABEL (1906) (qui toutefois est remarquable pour l'époque). 1°) Nous n'avons pas vu de voile falciforme („sensenförmiges Segel“) annexée à l'arrière de la nageoire pectorale; je n'ai pu retrouver cette disposition dans le matériel du Musée de Vienne; il semble bien que GRIFFITH non plus; en tout cas, cette voile falciforme telle qu'ABEL l'a dessinée semble plutôt n'être qu'un repli de peau déplacé dans la région immédiatement postérieure à la pectorale. 2°) Il n'y a aucun hiatus entre le lobe supérieur et le lobe inférieur de la caudale (pl. 4 B).

La nageoire anale est réduite; cependant cette réduction est plus forte dans la reconstitution d'ABEL que dans celle de GRIFFITH; je suis en état de confirmer à ce point de vue la reconstitution de GRIFFITH; cette nageoire semble souvent manquer.

### Le problème du vol chez *Thoracopterus*.

Les proportions des lobes de la caudale ou celles de la pectorale par rapport à la longueur du corps (longueur du corps-tête comprise-mesurée jusqu'à l'extrémité du lobe écailleux de la caudale) montrent que ces paramètres varient beaucoup avec la croissance. Ainsi en ce qui concerne la longueur des lobes de la caudale avons-nous obtenu les nombres suivants sur les échantillons eux-mêmes et sur les reconstitutions de GRIFFITH et ABEL.

	Lobe inférieur	Lobe supérieur	Longueur jusqu'à l'extrémité du lobe écailleux de la caudale
	cm	cm	cm
	2,5	2	6
	3,1	1,9	6
	3	2	7,5
	2,6	1,9	6
reconstitution GRIFFITH	3	2,1	6
reconstitution ABEL	3,2	2,7	8,6

Nous voyons donc que le lobe inférieur s'accroît plus que le lobe supérieur, dont la longueur est constante — 1,9 à 2 — (le dernier résultat d'ABEL n'a pas été considéré; il est probablement inexact car les deux lobes supérieur et inférieur auraient des longueurs assez voisines, selon ABEL, ce qui est faux).

Les longueurs de la pectorale (pl. 4 B) par rapport à la longueur du corps (mesurée jusqu'à l'extrémité du lobe écailleux de la caudale) nous ont donné

sur les échantillons de *Thoracopterus* et sur les reconstitutions d'ABEL et de GRIFFITH un rapport au voisinage de 60—66% tandis que ce rapport chez *Cypsilurus cyanopterus* et chez *Cypsilurus heterurus* atteignait 66%. Chez l'Exocet, il atteint 75% (d'après les illustrations de BRUNN 1935, p. 29, 30, et tableau 13).

De même la longueur de la pelvienne par rapport à la longueur du corps (définie comme précédemment) a donné pour *Thoracopterus* 21%, pour l'*Exocoetus* 13% et *Cypsilurus* de 28 à 35% selon les espèces (toujours d'après les figures de BRUNN).

Le rapport du lobe inférieur de la caudale à la longueur du corps est de même chez *Thoracopterus* de 38%, de 30% chez *Exocoetus*, de 30 à 33% chez *Cypsilurus*. Les nombres mesurés chez *Thoracopterus* sont plus conformes à ceux de *Cypsilurus* qu'à ceux mesurés sur l'Exocet. De même chez *Thoracopterus*, d'après GRIFFITH, la nageoire pelvienne débute 20 rangées d'écaillés après le cleithrum; l'origine de cette nageoire chez *Cypsilurus* est située 20 rangées d'écaillés après le cleithrum, tandis qu'elle débute seulement à la 5ème—7ème rangée d'écaillés chez l'Exocet.

Le lobe inférieur de la caudale étant le plus grand chez *Thoracopterus*, cette disposition manifeste une adaptation au vol. Mais les proportions du corps sont au total plus proches de *Thoracopterus* chez *Cypsilurus* que chez l'Exocet. *Cypsilurus* étant mieux adapté que l'Exocet, il en résulte que *Thoracopterus* devait aussi être mieux adapté au vol que ce dernier Poisson.

Le vol des Poissons volants a été bien étudié par HUBBS (1932, p. 581) chez l'Exocet et les Cypsilurinae. Chez l'Exocet, le Poisson se catapulte simplement hors de l'eau sans aucun mouvement hors du liquide (ce mouvement est appelé le „taxi“); ses bonds dans l'air ne dépassent guère 20 cm. C'est chez les Cypsilurinae que le vol des Poissons est le plus parfait: c'est un vol biplan; le mouvement de vol peut être ainsi décomposé: 1°) le Poisson approche de la surface; les nageoires pelviennes et pectorales sont repliées; la vitesse est grande; 2°) le Poisson sort l'avant du corps hors de l'eau et étend ses pectorales pour soutenir l'avant du corps; 3°) le Poisson gagne de la vitesse par un mouvement de surface sur l'eau („taxi“); la caudale bat l'eau; le corps tremble et les extrémités des pectorales tremblent, donnant une illusion de vol battu 4°) le Poisson prend de la hauteur en déployant ses pelviennes et en sortant la queue de l'eau. Les plans de vol sont maintenus rigides. La distance du „taxi“ semble varier de 5 à 20 cm. La vitesse atteinte est considérable, parce que la queue reste dans l'eau et prend appui sur elle. Le vol n'est jamais battu chez les Poissons. *Thoracopterus* avait-il un vol réellement comparable à celui des Cypsilurinae? Il est certain que la pectorale pouvait s'étendre, car on possède divers spécimens à pectorales fossilisées étendues, mais il est sûr aussi que cette nageoire s'insérait plus haut chez les Cypsilurinae; par suite il serait dangereux d'admettre une identité du mode de natation chez ces Poissons et chez *Thoracopterus*, bien que les proportions du corps, semblables chez les deux Poissons, soient en faveur d'une identité de fonctionnement.

### Les canaux sensoriels.

GRIFFITH admet que „la réduction remarquable du système des canaux sensoriels de la tête est évidemment liée au mode de vie de cette espèce, puisque des modifications semblables sont connues chez les Poissons volants actuels“. En effet chez l'*Exocoetus* (TRETJAKOV 1938), il y a régression du canal infraorbitaire (partie crânienne de ce canal et partie circumorbitaire). Chez *Thoracopterus* toutefois, il ne semble pas y avoir de régressions importantes des canaux sensoriels; il existe probablement 1°) une commissure ethmoïdienne comme en témoigne la présence de pores dans le rostral 2°) un canal préoperculaire dont l'existence est attestée par trois pores; la partie supérieure de ce canal n'est pas visible car la région comprise entre le toit crânien et le préopercule est mal conservée. Font défaut la commissure supratemporale et le canal mandibulaire mais ces canaux peuvent bien avoir existé au-dessus des os dans la peau. S'il y a régression des canaux sensoriels, elle ne concerne que ces deux canaux et l'absence de canaux est invérifiable, de façon certaine, chez un Poisson fossile.

### Les affinités du genre *Thoracopterus*.

GRIFFITH classe *Thoracopterus* dans l'ordre de Luganoïformes, lequel comprendrait 3 familles, les Luganoïdæ, les Habroichthydæ et les Thoracopteridæ. Je ne pense pas que les Luganoïformes comprennent autre chose que les genres *Luganoia* et *Besania* (LEHMAN dans PIVETEAU 1966, ORLOV (OBRUCEV) 1964, GARDINER 1967). PATTERSON (1973) subdivise les Neopterygii (= Holostéens) en 2 groupes de familles: 1) Pycnodontidæ, Gyrodontidæ, Coccodontidæ et 2) Luganoïdæ, mais ne semble pas altérer la définition même de cette famille.

La diagnose, corrigée par GRIFFITH, des Luganoïformes comprend les caractères suivants:

1°) „Toit crânien comprenant principalement des frontaux et des grands dermoptérotiques (pariétaux de BROUGH) situés immédiatement en arrière des frontaux et en contact médialement, ou quelque modification simple de ce plan résultant de fusion osseuse“.

En réalité la forme des frontaux fusionnés, très étroits vers l'avant, est tout à fait spéciale chez *Luganoia*. *Besania*, où tout le toit crânien est fusionné en avant des extrascapulaires, présente aussi une constriction du toit crânien et appartient probablement, comme par les caractères du préopercule, aux Luganoïdés. Cette constriction n'existe pas chez *Habroichthys* et *Nannolepis*, de même que chez *Thoracopterus* et *Gigantopterus*. Les „pariétaux“ de *Luganoia* et *Thoracopterus* ont aussi une forme différente, la suture pariéto-frontale étant oblique chez *Luganoia* mais droite chez *Thoracopterus*.

## 2° „Pariétaux non présents comme éléments séparés“

Il est probable que les dermoptérotiques de *Thoracopterus* sont des pariéto-dermoptérotiques de même que les pariétaux de *Luganoia* sont des os composés; c'était d'ailleurs l'avis de BROUGH (1939) à propos de *Luganoia*. „Ces os sont appelés pariétaux“ seulement par commodité et représentent sûrement une fusion d'éléments. La ligne céphalique principale passe le long du bord externe de ces „pariétaux“, et il y a peu de doute qu'un supratemporal et probablement un dermoptérotique sont inclus, avec un vrai pariétal, dans cette ossification“.

Les caractères de fusion — fragmentation, éminemment variables à l'intérieur non seulement d'un même genre mais d'une même espèce (*Parasemionotus labordei*, voir LEHMAN 1952, p. 177), ne peuvent être retenus comme valables pour la classification.

3° „Absence de dermosupraoccipital“. Cette absence est quasi générale chez les Poissons plus archaïques que les Téléostéens.

4° „Canal sensoriel supraorbitaire se terminant postérieurement dans le frontal.“

Chez *Thoracopterus*, le canal supraorbitaire ne parcourt pas le tiers postérieur du frontal; son orientation n'est pas la même que chez *Luganoia*, où il longe le bord latéral de l'os (BROUGH 1939); chez *Luganoia*, selon BROUGH (1939), il y a une série de petits sillons allant de l'extrémité postérieure des pariétaux à l'extrémité antérieure des frontaux; la ligne céphalique principale était donc prolongée par le canal supraorbitaire.

5° „extrascapulaires subdivisés“. Caractère éminemment variable dans une espèce et sans valeur (voir *Pteronisculus cicatrosus* et *P. macropterus*, LEHMAN 1952, p. 46, fig. 22).

6° „suspensorium vertical ou incliné vers l'avant“. Les deux types de suspensorium ne se rencontrent pas en même temps. *Luganoia* et *Besania* ont un suspensorium incliné vers l'avant, *Thoracopterus*, *Nannolepis* et *Habroichthys* un suspensorium vertical. Les joues sont très différentes: en particulier la position du maxillaire, beaucoup plus antérieure chez *Luganoia* et n'excavant pas le bord antérieur du préopercule; d'ailleurs GRIFFITH reconnaît lui-même que „la région de la joue est de structure variable“.

7° „Série operculaire bien développée; sans interopercule“. MacALLISTER (1968) et PATTERSON (1973) admettent qu'un os interopercule peut avoir été présent chez *Luganoia*.

8° „préopercule élevé et se montrant fragmenté dorsalement, contact avec le maxillaire réduit ou perdu“.

En dehors du fait que la fragmentation dorsale est douteuse chez *Thoracopterus*, elle n'existe pas chez *Besania*. Nous avons déjà insisté sur la différence de la forme du contact maxillaire-préopercule chez *Luganoia* et *Thoracopterus*. Le contact maxillaire-préopercule existe bien chez *Thoracopterus*.

9° „Absence de quadratojugal“. La présence de cet os n'est pas connue chez la plupart des Poissons fossiles.

10°) „Maxillaire modérément étendu postérieurement; pas de supramaxillaire“. Le maxillaire est très étendu postérieurement chez *Thoracopterus*: il atteint presque le sousopercule; mais est séparé de cet os par un large préopercule chez *Luganoia*. L'absence de supramaxillaire est trop générale pour permettre d'invoquer une parenté entre genres.

11°) „Mandibule à processus coronoïde absent ou seulement modérément développé“. D'après BROUGH 1939 (fig. 18B), le processus coronoïde est bien développé chez *Luganoia*. Le texte de GRIFFITH présente une contradiction entre la p. 24 où il donne la diagnose des Luganoïformes („Mandible with coronoid process absent or only moderately developed“) et la p. 83: caractère dérivé („mandible with coronoid process“). *Thoracopterus* a aussi un processus coronoïde bien développé. C'est de toute façon un caractère général des Holostéens; quelle est la valeur de ce caractère d'un ordre, les Luganoïformes, qui, de l'avis de GRIFFITH n'est partagé que par deux genres de cet ordre *Habroichthys* et *Nannolepis* ?

12°) „La colonne vertébrale est dépourvue de centra „ossifiés“. Là aussi nous avons affaire à un caractère d'ossification, qui n'est pas déterminant.

13°) „absence de clavicule“. Cette absence n'est pas certaine. Chez *Luganoia* la clavicule n'est pas conservée; n'existait-elle pas du vivant de l'animal à l'état cartilagineux ? Mais, de toute façon, l'absence de clavicule est un caractère holostéen.

14°) „rayons de la nageoire caudale complètement segmentés; rayons des autres nageoires segmentés dans leurs parties distales seulement ou, exceptionnellement, insegmentés“. Ce caractère est présent dans de nombreux groupes, notamment chez les Perleididae.

15°) „Fulcres basales seulement modérément développées; fulcres frangeantes absentes“; comme BROUGH (1939) ne nous dit rien à ce sujet, il est difficile de savoir si on doit attacher quelque importance à ce caractère.

16°) „Lobe caudal du corps grandement réduit, queue homocercue ou presque“. La réduction du lobe caudal n'a pas lieu suivant le même mode: celle du lobe caudal de *Luganoia* est asymétrique, le lobe étant surtout prolongé dans la partie supérieure de la queue; il est symétrique au contraire chez *Thoracopterus*. De toute façon il serait bien étonnant qu'une ressemblance puisse être établie entre une caudale adaptée au vol, à hétérocercie inverse (*Thoracopterus*) et une caudale ordinaire (*Luganoia*).

17°) „Écailles quadrangulaires, avec articulations en tenon et mortaise peu développées ou absentes“. De nombreux groupes de Poissons Actinoptérygiens ont des écailles quadrangulaires. Quant à l'articulation en tenon et mortaise peu développée, elle existe aussi dans des groupes variés.

18°) „Structure de l'écaille de type lépidostéide réduit, à

canaux de Williamson et organes cellulaires présents“. BROUGH (1939) ne dit rien sur la structure histologique des écailles de *Luganoia*.

Nous pensons en conséquence que les Lugañoïdés sont fortement distincts de *Thoracopterus* et que l'ordre des Lugañoïformes n'est pas valable. GRIFFITH admet au contraire l'existence de cet ordre, les Lugañoïformes comprenant une famille des Lugañoïdés qui s'oppose à un groupe comprenant deux familles, les Thoracopteridae et les Habroichthyidae. Les Lugañoïformes seraient monophylétiques, mais la structure du toit crânien (argument fondamental selon GRIFFITH) oppose les deux sous-groupes plutôt qu'elle ne les relie.

Je ne discuterai pas ici la théorie cladistique sur laquelle se fonde l'établissement d'une phylogénie de ces Poissons; je ferai remarquer simplement que les bases logiques de la théorie sont pour le moins discutables (LEHMAN, 1975, p. 258—259) et qu'elle est de toute évidence difficilement applicable aux fossiles dont le témoignage est fatalement incomplet quant aux unités systématiques et à leur anatomie (BRUNDIN 1966, p. 27).

Si *Thoracopterus* n'est donc pas un Lugañoïforme, de quel groupe peut-on rapprocher ce genre? En 1966 (Traité de Paléontologie, tome IV fasc. 3), je l'avais placé avec *Dollopterus* dans les Perleiididae, suivant en cela l'opinion de ROMER (1945) mais j'ajoutais: „En réalité ces Poissons (*Thoracopterus*, *Gigantopterus*) sont trop mal connus pour qu'on puisse leur assigner une place dans la classification. Cependant il existe un certain nombre de caractères communs aux Perleiidés et à *Thoracopterus*:

1°) toit crânien à peine rétréci à l'avant de la région frontale. Canal supraorbitaire se terminant dans les frontaux (*Perleidus*). Grands os pariétaux, ceux-ci fusionnés aux dermoptérotiques chez *Thoracopterus*.

2°) suspensorium vertical ou presque vertical chez *Perleidus*; le maxillaire a son bord postérieur convexe au contact du préopercule comme chez *Thoracopterus*. Bord antérieur de l'opercule et du sousopercule pratiquement droit (*Perleidus piveteaui*, LEHMAN 1952, fig. 86; *Meridensia gibba* BROUGH 1939, fig. 5 A).

3°) forme des dents (*Perleidus madagascariensis*; 1952, fig. 81 B), cylindrique avec un petit apex aigu.

4°) la position des nageoires est sensiblement la même chez *Thoracopterus*, *Perleidus* (LEHMAN 1952, fig. 1), *Meridensia* (BROUGH 1939, fig. 3); ces nageoires ont, sauf la caudale, leurs rayons indivis à la base à la fois chez *Thoracopterus* et les Perleiididae. La caudale est hétérocercue dans les deux cas (mais il s'agit d'une hétérocercie inverse chez *Thoracopterus*). Mais cette hétérocercie s'accompagne au contraire chez *Thoracopterus* d'une homocercie assez marquée du pédoncule caudal.

5°) écailles, dans les deux cas, quadrangulaires, plus hautes au niveau de la moitié supérieure du cleithrum.

Au total, tant en ce qui concerne les nageoires (division longitudinale et transversale des rayons; position de celles-ci) que la verticalité du suspensorium,

les Perleididés <sup>2)</sup> semblent en être arrivés approximativement au même niveau d'évolution que *Thoracopterus*, genre toutefois spécialisé dans un sens particulier (adaptation au vol).

### Bibliographie

- ABEL, O. (1906): Fossile Flugfische. — Jahrb. K. K. Geolog. Reichsanstalt, 56/1.
- BROUGH, J. (1939): The Triassic Fishes of Besano, Lombardy. — Londres, British Museum.
- BRUNDIN, L. (1966): Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., (4) 11/1.
- BRUNN, A. F. (1935): Flying-Fishes (Exocoetidae) of the Atlantic. Systematic and Biological Studies. — The Carlsberg Foundation Oceanographical Expedition round the world 1928—1930 and previous "Dana" Expeditions, Dana-Report, n° 6.
- GARDINER, B. G. (1967): Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. — Bull. of the British Museum of Natural History, Geology 14.
- GRIFFITH, J. (1977): The Upper Triassic fishes from Polzberg bei Lunz, Austria. — Zool. Journ. of the Linnean Society, 60/1.
- HERRICK, J. (1901): The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid Fishes. — Journ. Comp. Neurol., 11.
- HUBBS, C. L. (1932): Observations on the flight of fishes, with a statistical study of the flight of the Cypsilurinae and remarks on the evolution of the flight of Fishes. — Papers of the Michigan Acad. of Sciences, Arts and Letters 17.
- JARVIK, E. (1948): On the morphology and taxonomy of the middle Devonian Osteolepid Fishes of Scotland. — Kungl. Svenska Vetensk. Handl., (3), 25.
- LEHMAN, J. P. (1952): Etude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. — Kungl. Svenska Vetensk. Handl., (4) 2/6.
- (1975): Quelques réflexions sur la phylogénie des Vertébrés inférieurs. — Colloque Internat. CNRS, n° 218 (1973).
- MAC ALLISTER, D. E. (1968): Evolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. — Bull. Natur. Mus. Can., 221.
- NIELSEN, E. (1942): Studies on triassic Fishes from East Greenland I. *Glaucolepis* and *Boreosomus*. — Paleozoologica groenlandica, I. — Copenhagen.
- ORLOV, Y. A. (1964): Traité de Paléontologie, XI (D. V. OBRUCHEV Edit.).
- PATTERSON, C. (1973): Interrelationships of holosteans. Dans Greenwood P. H. etc. Interrelationships of Fishes. — Londres (Academic Press).
- ROMER, A. S. (1945, 1966): Vertebrate paleontology. — Univ. Chicago Press.
- TRETYAKOV, R. K. (1938): Seismosensory canals in the flying Fish. — C. R. Acad. Sc. URSS, 18.
- WADE, R. T. (1935): The triassic Fishes of Brookvale, New South Wales. — Brit. Mus.
- (1940): The triassic Fishes of Gosford, New South Wales. — Journ. Proceed. of the Royal Soc. of New South Wales, 73.
- WESTOLL, T. S. (1944): The Haplolepididae, a new family of late carboniferous bony Fishes. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 83.

<sup>2)</sup> La comparaison avec les Perleididae d'Australie décrits par WADE (1940) est délicate, la figuration des genres *Tripelta*, *Chrotichthys*, *Pristisomus*, *Zeuchthiscus*, étant insuffisante; de même en ce qui concerne *Manlietta* et *Procheirichthys* (WADE 1935).

## Planche 1

*Thoracopecterus niederristi* ( $\times 5$  environ).

## Planche 2

*Thoracopecterus niederristi*: tête ( $\times 5$  environ). Cl, cleithrum; Fr, frontal; Io, infra-orbitaire; Md, mandibule, Mx, maxillaire; Na, nasal; na<sub>1</sub>, narine médiale; Op, opercule; ot, otolithe; Pa, pariétal; Pop, préopercule; Ro, rostral; soc, canal supraorbitaire; Sop, sousopercule.

## Planche 3

*Thoracopecterus niederristi*: toit crânien ( $\times 6$ ). Dpt, dermoptérotique; ioc, canal infraorbitaire; Fr, frontal; Pa, pariétal; p. ioc, pores du canal infraorbitaire; p. soc, pores du canal supraorbitaire.

## Planche 4

*Thoracopecterus niederristi*. A, nageoire pectorale ( $\times 2$  environ); B, nageoire caudale ( $\times 9/4$ ); C, toit crânien ( $\times 9/2$ ). Cl, cleithrum; Exsl, extrascapulaire latéral; Exsm, extrascapulaire médian; Fr, frontal; ioc, canal infraorbitaire; Mx, maxillaire; Na, nasal; Pa, pariétal; Pmx, prémaxillaire; p. soc, pores du canal supraorbitaire; Ro, rostral; soc, canal supraorbitaire.

## Planche 5

*Thoracopecterus niederristi*. A, même spécimen que pl. 4 C ( $\times 3/2$ ); B, ( $\times 3/2$ ).

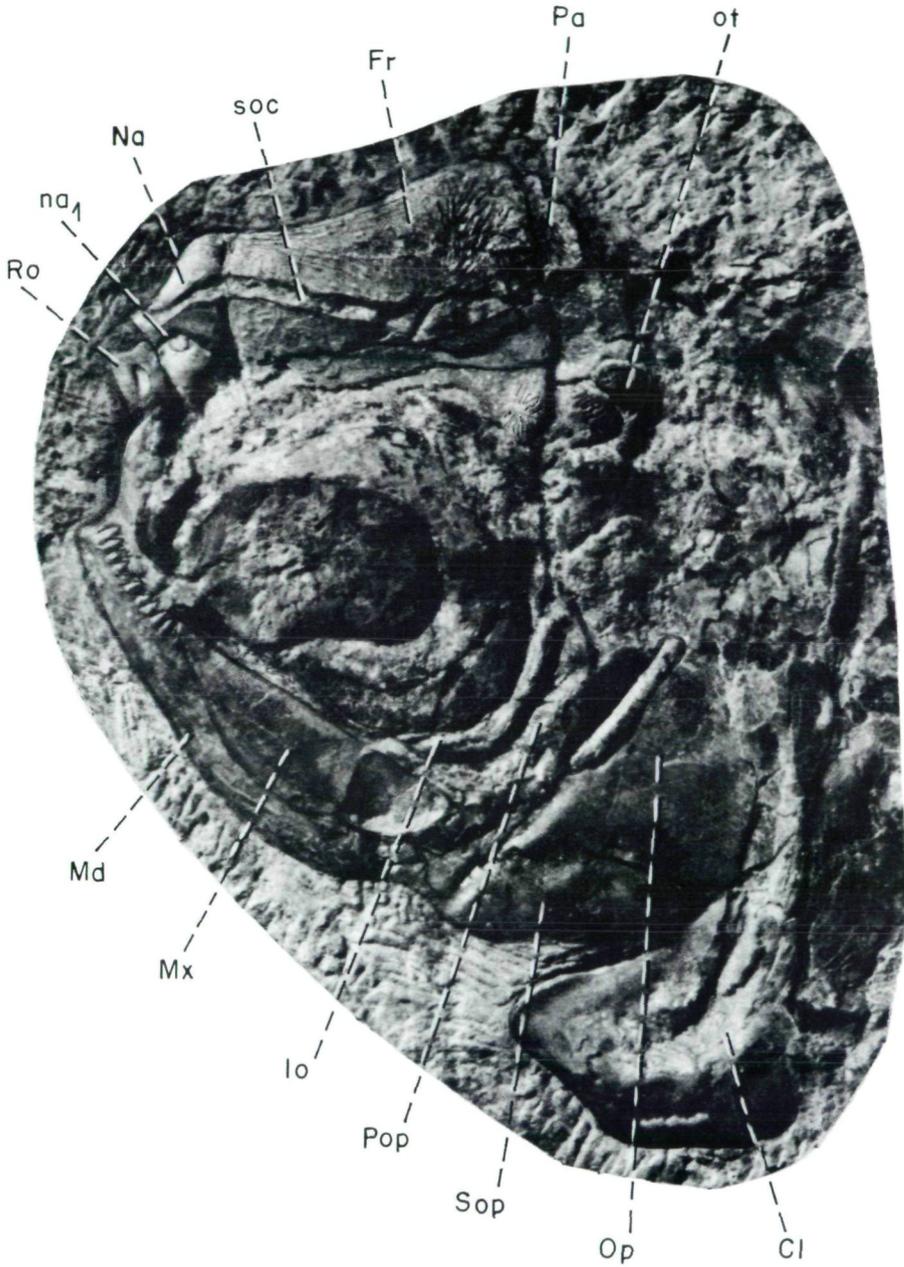
## Planche 6

*Thoracopecterus niederristi*. A, corps et tête incomplets ( $\times 3/2$ ). Md, mandibule; Mx, maxillaire; Op, opercule; p, pore du canal préoperculaire; Pcd, pectorale droite; Pcg, pectorale gauche; Pop, préopercule; Q, quadratojugal (?).

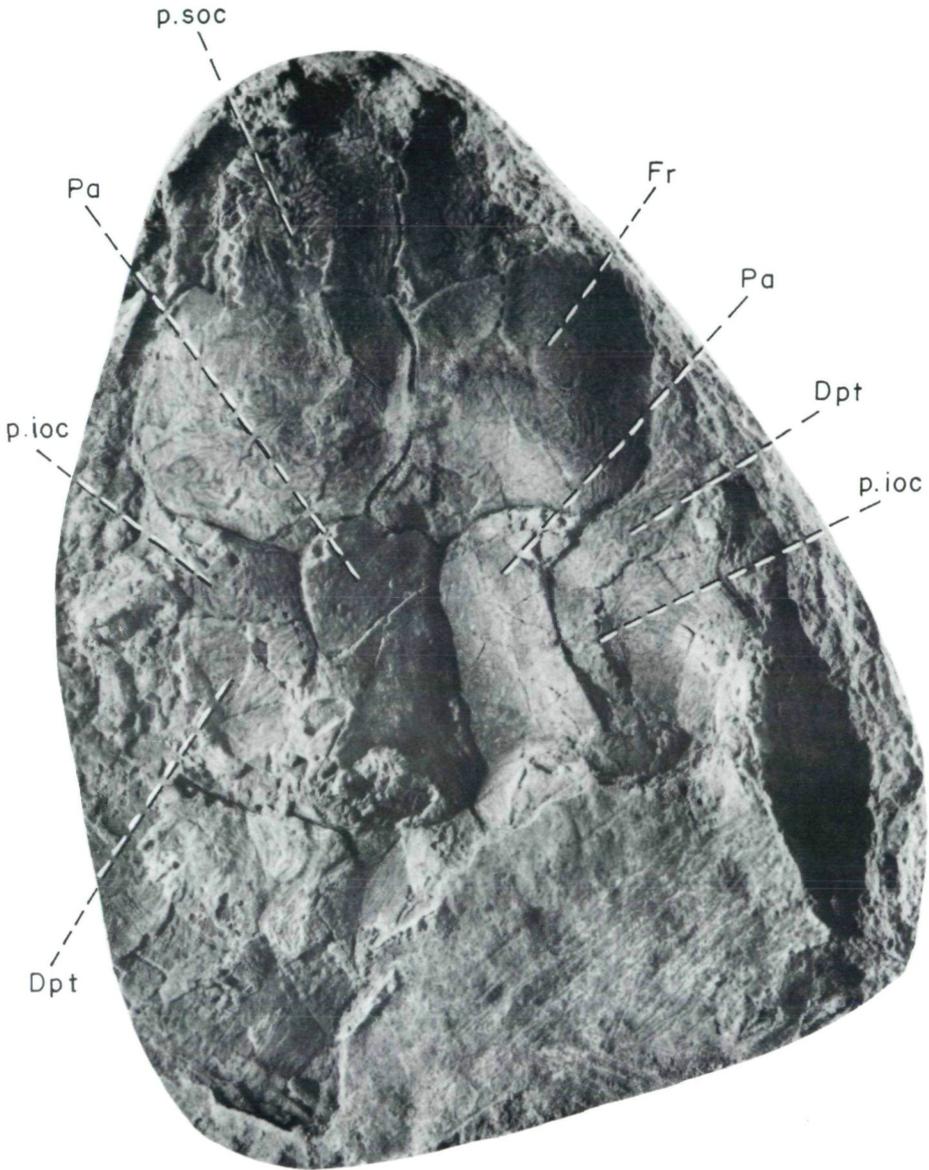
B ( $\times 3/2$ ); C, ( $\times 3/2$ ), Fr, frontal; Na, nasal; ot, otolithes; p, pore; Pa, pariétal; Ro, rostral.



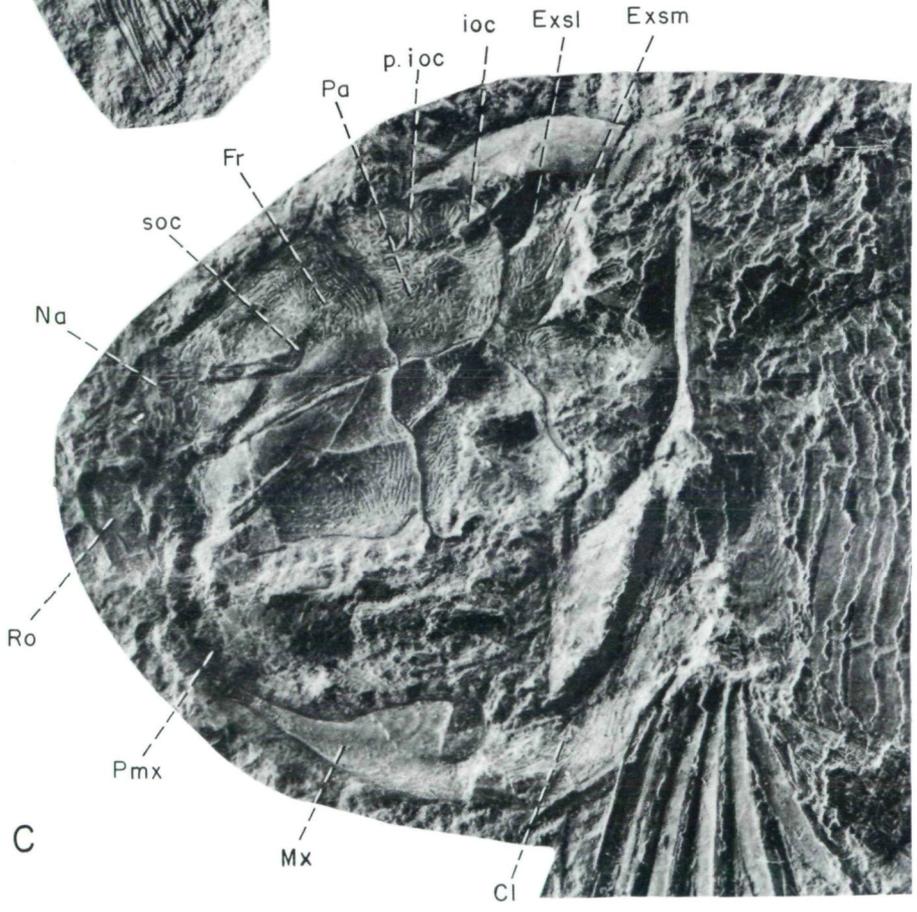
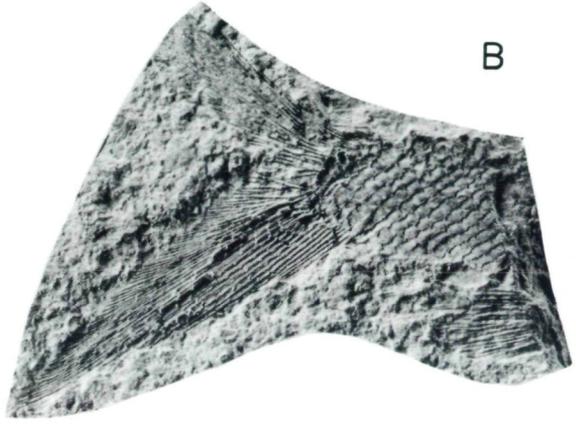












A

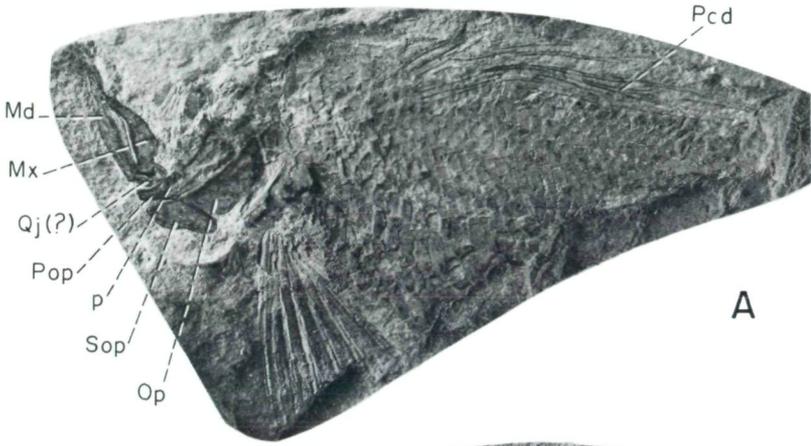
B

C

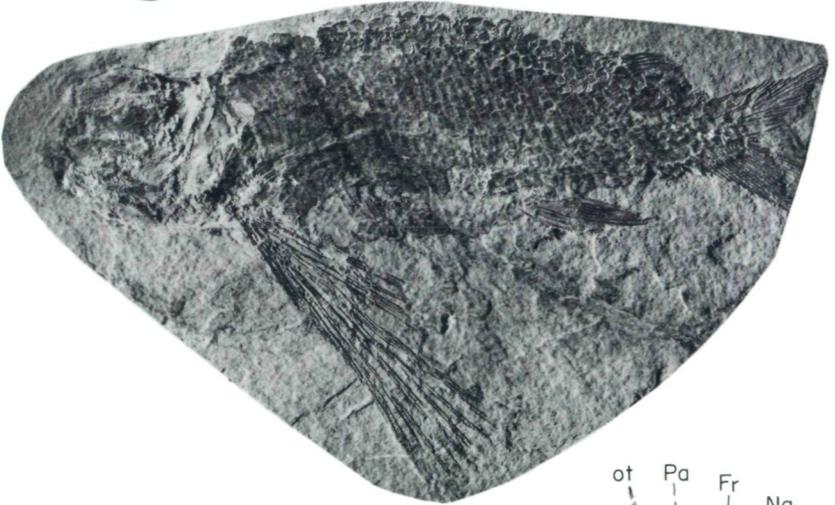




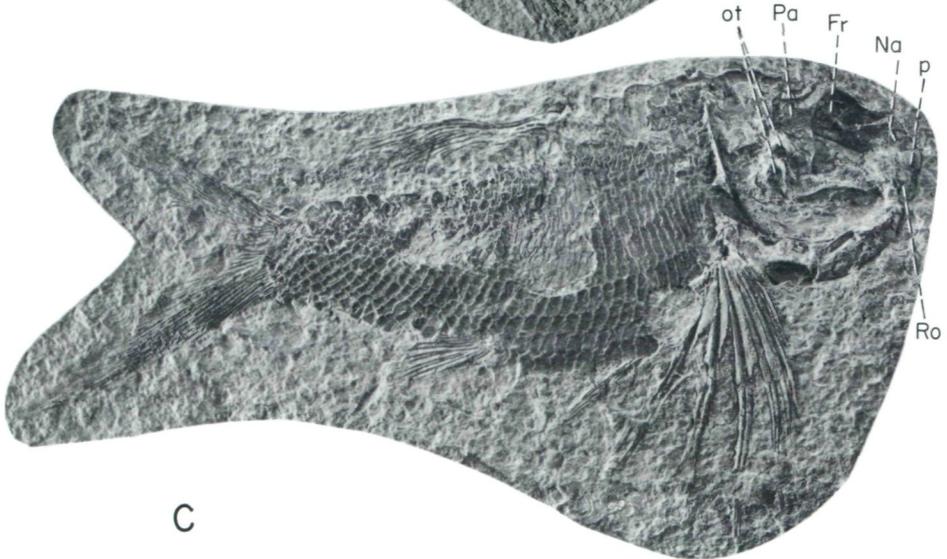




A



B



C