

Ostéologie et position systématique de *Songanella callida* (Teleostei, Catervarioliformes nov. ord.) du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville, Calcaires de Songa) en République Démocratique du Congo

Osteology and relationships of *Songanella callida* (Teleostei, Catervarioliformes nov. ord.) from the Middle Jurassic of Kisangani (Stanleyville Formation, Songa Limestones) in the Democratic Republic of Congo

Louis TAVERNE¹

Abstract: The osteology of *Songanella callida*, a small fish from the Middle Jurassic of the Songa Limestones (Stanleyville Formation, Democratic Republic of Congo), is studied in details. It does not belong to the families Macrosemiidae or Ophiopsidae, as previously thought, but is a primitive member of the polyphyletic order "Pholidophoriformes". It possesses only one vomer, a bony supraoccipital, a bony quadratic process on the quadrate, a bony toothed dermobasihyal and ganoid scales with a peg-and-socket articulation. The toothed lateral dermethmoids are fused together in an elongated bone occupying the symphysis of the upper jaw and rejecting laterally the small premaxillae. *Songanella* also exhibits a series of mixed primitive and advanced characters that ally it more particularly to *Catervariolus*, another primitive "pholidophoriform" fish from the Jurassic of Congo. The two genera are gathered in the Catervariolidae. A new order Catervarioliformes is erected for this family that was formerly ranged in the "Pholidophoriformes". So begins the necessary break-down of that heterogeneous order "Pholidophoriformes".

Key words: Teleostei, « Pholidophoriformes », Catervarioliformes nov. ord., *Songanella callida*, osteology, phylogeny, Middle Jurassic, Stanleyville (= Kisangani) Formation, Democratic Republic of Congo.

Résumé: L'ostéologie de *Songanella callida*, un petit poisson du Jurassique moyen des Calcaires de Songa (Formation de Stanleyville, République Démocratique du Congo), est étudiée en détails. Il n'appartient pas aux familles des Macrosemiidae ou des Ophiopsidae, comme on le pensait jusqu'ici, mais est un membre primitif de l'ordre polyphylétique des « Pholidophoriformes ». Il possède un vomer unique, un supraoccipital ossifié, un carré garni d'un processus quadratique ossifié, un dermobasihyal ossifié et denté ainsi que des écailles ganoïdes avec l'articulation en tenon et mortaise. Les latérodermethmoïdes sont dentés et soudés en un os unique, allongé et qui occupe la symphyse de la mâchoire supérieure, rejetant latéralement les petits prémaxillaires. *Songanella* présente aussi une série de caractères à la fois primitifs et spécialisés qui l'apparentent plus particulièrement à *Catervariolus*, un autre « pholidophoriforme » primitif du Jurassique du Congo. Les deux genres sont regroupés dans les Catervariolidae. Un nouvel ordre des Catervarioliformes est créé pour cette famille qui était jusque là rangée dans les « Pholidophoriformes ». Ainsi commence la nécessaire fragmentation de cet ordre hétérogène des « Pholidophoriformes ».

Mots-clés: Teleostei, « Pholidophoriformes », Catervarioliformes nov. ord., *Songanella callida*, ostéologie, phylogénie, Jurassique moyen, Formation de Stanleyville (= Kisangani), République Démocratique du Congo.

¹ Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Département de Paléontologie, rue Vautier, 29, B-1000 Bruxelles, Belgique. louis.taverne@gmail.com

INTRODUCTION

La Formation de Stanleyville (actuellement Kisangani) en République Démocratique du Congo comporte deux faciès, des couches de schistes bitumineux d'origine continentale et des couches de calcaires fins, les Calcaires de Songa (PASSAU, 1923, DE SAINT-SEINE, 1955). Ces strates de Songa ont longtemps été regardées comme marines mais sont plutôt considérées aujourd'hui comme lacustres salines (TAVERNE, 2011a: 130). La Formation de Stanleyville, jadis rapportée au Kimméridgien, est de nos jours attribuée au Jurassique moyen et plus particulièrement à la période située entre l'Aalénien et le Bathonien (COLIN, 1994: 34), soit un âge compris entre 161 et 178 millions d'années (HARLAND *et al.*, 1989).

L'ichthyofaune associée à la Formation de Stanleyville est très variée et fortement endémique. Elle a été étudiée une première fois dans une série de trois petites monographies (DE SAINT-SEINE, 1950, 1955; DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962). Par la suite, quatre genres de cette faune ont fait l'objet d'une révision plus détaillée et selon des critères anatomiques plus précis, à savoir l'halécostome *Ligulella* DE SAINT-SEINE, 1955, les « pholidophoriformes » *Catervariolus* DE SAINT-SEINE, 1955 et *Steurbautichthys* TAVERNE, 2011 ainsi que le téléostéen primitif *Paraclupavus* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962 (TAVERNE, 1975, 2001, 2011a, b, c).

Le présent article est consacré à l'examen ostéologique et aux relations phylogénétiques d'un cinquième représentant de cette faune, *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962, une espèce de petite taille, connue seulement par trois exemplaires et qui provient des Calcaires de Songa. Elle a été rapportée initialement aux Macrosemiidae, une famille d'holostéens fossiles (DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962: 11). La nouvelle étude de ce poisson réalisée ci-après a prouvé qu'il n'appartenait pas à cette famille mais qu'il était apparenté à *Catervariolus*, le genre que TAVERNE (2011a, b) considère comme le plus primitif des « Pholidophoriformes ».

Rappelons que les « Pholidophoriformes », longtemps regardés comme des holostéens, sont aujourd'hui intégrés aux téléostéens puisqu'ils partagent notamment avec ces derniers la possession d'un processus quadratique ossifié sur le carré, un caractère qui est regardé comme l'une des apomorphies majeures de ce vaste taxon (ARRATIA & SCHULTZE, 1991), ainsi que la présence d'un dermobasihyal ossifié, une autre apomorphie importante des téléostéens (NELSON, 1969: 504).

Notons également que les « Pholidophoriformes », tels qu'on les a conçus jusqu'ici, forment un ordre extrêmement hétérogène qui regroupe quantité de téléostéens fossiles archaïques pas forcément proches parents mais qui sont les précurseurs directs des téléostéens « classiques », c'est-à-dire de *Leptolepis coryphaenoides* (BRONN, 1830) et des formes plus évoluées (ARRATIA, 2000; TAVERNE, 2011a).

Il est nécessaire désormais d'envisager le démembrement de cet ordre polyphylétique en diverses unités monophylétiques. J'entame ce mouvement aujourd'hui en retirant des « Pholidophoriformes » la famille des Catervariolidae et en l'élevant au rang d'ordre des Catervarioliformes.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel sur lequel porte la présente étude fait partie des collections paléontologiques du Département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC), Tervuren, Belgique. Son observation a été réalisée grâce à un stéréomicroscope Leica MZ 8 et parfois améliorée par une immersion dans l'éthanol ou par des variations d'angle d'éclairage en lumière rasante. Les dessins des figures ont été exécutés par l'auteur au moyen d'une chambre claire (camera lucida).

PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Division Teleostei MÜLLER, 1845 Ordre Catervarioliformes nov. ord.

Diagnose: La même que celle de la famille (ordre unifamilial)

Famille Catervariolidae DE SAINT-SEINE, 1955

Diagnose éმendée

Petits téléostéens basaux, anciennement rapportés aux « Pholidophoriformes », d'une longueur totale comprise entre 5 et 14 cm. Os dermiques crâniens recouverts d'une couche de ganoïne, ornementés ou pas. Milieu de la mâchoire supérieure occupé par les latérodermethmoïdes soudés entre eux et à bord oral denté et très allongé. Processus nasal du latérodermethmoïde réduit et dépourvu de foramen olfactif. Dermethmoïde (= rostral) bien développé, traversé par la commissure sensorielle ethmoïdienne et en contact ou non avec les frontaux. Vomer denté. Hypoethmoïde absent. Supraethmoïde en forme de bâtonnet. Ethmoïdes latéraux de grande taille. Grandes nasaux en contact ou séparées. Région trabéculaire du parasphénoïde complètement dentée. Autopalatin présent. Dermopalatin denté présent ou absent. Ectoptérygoïde édenté. Entoptérygoïde denticulé. Processus quadratique ossifié sur le carré. Mâchoires dentées. Prémaxillaires rejetés latéralement par les latérodermethmoïdes. Maxillaire plus large à l'arrière qu'à l'avant. Un seul petit supramaxillaire. Bord oral de la mandibule rectiligne et dépourvu d'abaissement de la partie dentée. Surangulaire présent. Rétroarticulaire autogène présent. Préarticulaire et jusqu'à trois coronoides présents. Trois supraorbitaires. Infraorbitaires postéro-ventraux réduits au composant neurodermique. Deux ou trois grands postorbitaires. Préoperculaire allongé en forme d'étréit croissant. Canal sensoriel préoperculaire dépourvu de diverticules. Operculaire vaste, à la fois large et haut. Suture entre l'operculaire et le sous-operculaire légèrement oblique et inclinée ventralement vers l'arrière. Une plaque gulaire antérieure et deux plaques gulaires postérieures. Rayons branchiostéges courts et larges. Clavicule présente. Vertèbres ossifiées en cylindre. Origine de la nageoire dorsale postérieure à celle des nageoires ventrales et antérieure à celle de la nageoire anale. Neurépines courtes. De 4 à 7 vertèbres urales ossifiées. De 6 à 9 hypuraux. Premier hypural non élargi. De 5 à 6 paires d'uroneuraux fins et allongés. Nageoire caudale bilobée comptant 18 ou 19 rayons principaux. Fulcres frangeants présents sur le bord antérieur de toutes les nageoires. Écailles ganoïdes pas ou peu ornementées, à bord lisse et pourvue de l'articulation en tenon et mortaise. Moins de 40 rangées d'écailles en ligne latérale le long des flancs. De 7 à 10 rangées d'écailles en hauteur, entre les écailles faîtères dorsales et ventrales.

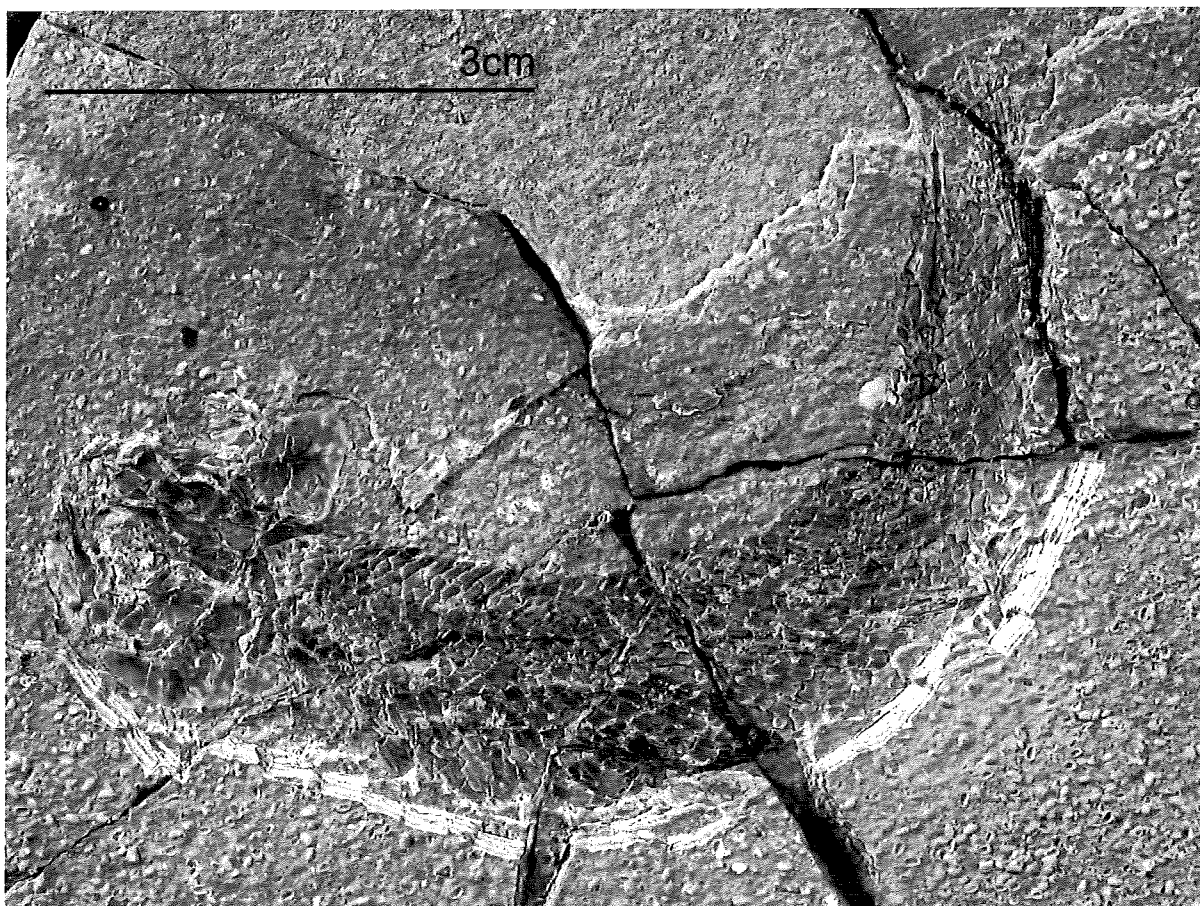
Genre *Songanella* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962

Espèce-type: *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962 (par monospécificité)

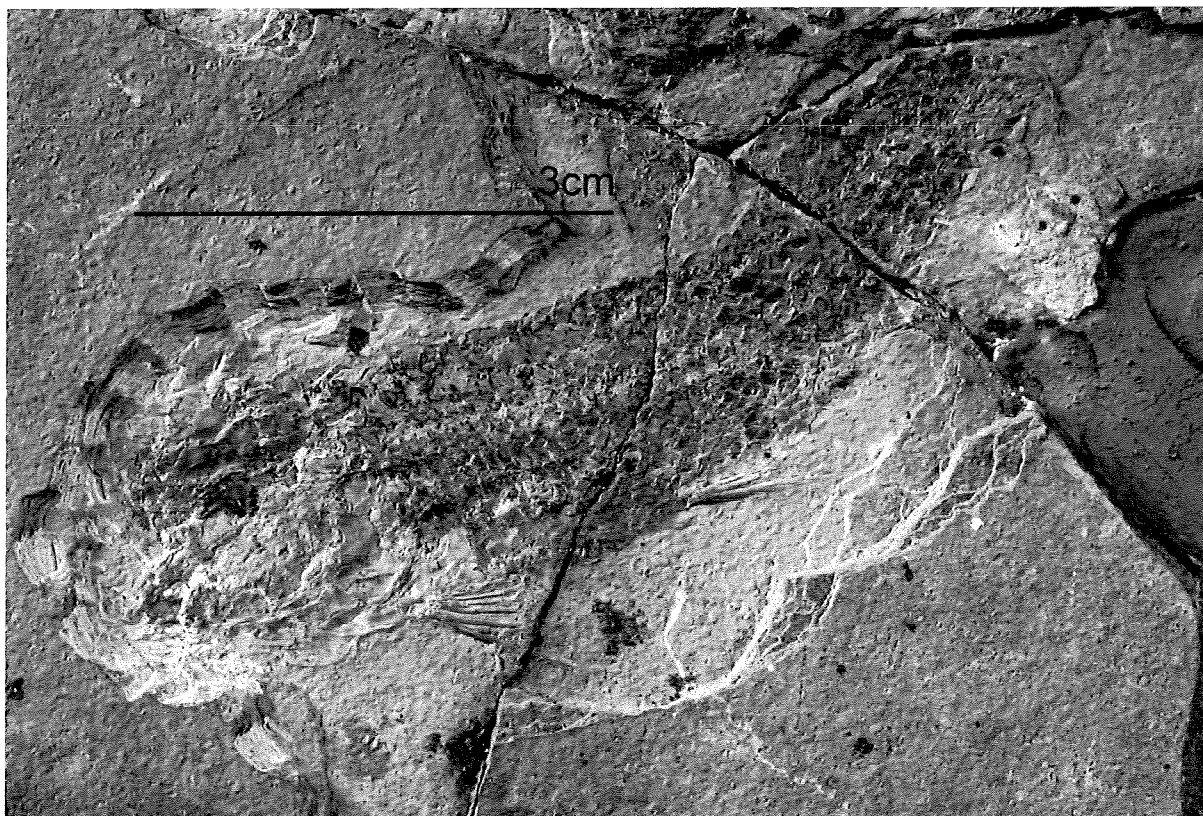
Espèce: *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962

Holotype: MRAC RG 8676a, b, les deux faces d'un spécimen long de 91 mm, ayant perdu les nageoires dorsale et pelvienne (Fig. 1). La face b a également perdu une partie de sa région ventrale.

Paratype : MRAC RG 8545, un spécimen long de 82 mm (Fig. 2)



(Figure. 1)



Autre matériel: MRAC RG 8538a, b, les deux faces d'un spécimen long de 51 mm.

Diagnose éمندée

Petit Catervariolidae ne dépassant pas 10 cm de longueur totale. Os dermiques crâniens couverts d'une fine couche de ganoïne mais non ornementés. Os endocrâniens non soudés. Latérodermethmoïdes soudés entre eux, à bord oral denté très allongé et occupant le milieu de la mâchoire supérieure. Processus nasaux des latérodermethmoïdes très réduits et dépourvus de foramen olfactif. Dermethmoïde (= rostral) triangulaire.

Commissure sensorielle ethmoïdienne traversant le dermethmoïde et rejoignant les canaux sensoriels supraorbitaires en arrière de leurs extrémités antérieures sur les nasaux. Nasaux larges. Frontaux larges et triangulaires à l'avant. Dermethmoïde, nasaux et frontaux en contact en un seul point. Vomer allongé et denté dans sa partie antérieure. Pas d'hypoethmoïde. Supraethmoïde en forme de bâtonnet osseux. Ethmoïdes latéraux bien développés. Grand pariétaux en contact médian. Canal sensoriel supraorbitaire prolongé sur le pariétal et sans connexion avec le canal sensoriel otique. Une « pit-line » sur le pariétal.

Supraoccipital petit. Supratemporal haut et étroit. Orbitosphénoïde et pleurosphénoïdes petits, laissant ouverte la fenêtre interorbitaire. Basisphénoïde présent. Parasphénoïde garni d'une rangée de très fortes dents occupant toute la région trabéculaire. Autopalatin très développé, avec un processus dorsal très marqué. Pas de dermopalatin. Entoptérygoïde étroit et denticulé dans sa partie postérieure. Ectoptérygoïde étroit et édenté.

Carré muni d'un long processus quadratique ossifié. Prémaxillaire très réduit, denté et rejeté latéralement par le latérodermethmoïde. Maxillaire court, denté, étroit à l'avant, large à l'arrière, avec un bord postérieur à peu près droit. Un seul petit supramaxillaire. Mandibule étroite à la symphyse, élevée à l'arrière, avec un bord oral s'élevant régulièrement et sans abaissement de la région dentée. Surangulaire présent. Rétroarticulaire autogène. Antorbitaire triangulaire, portant la partie antérieure du canal sensoriel orbitaire et la commissure antorbitaire. Infraorbitaires réduits au composant neurodermique.

Trois supraorbitaires. Dermosphénitique petit, assurant la jonction du canal sensoriel orbitaire avec le canal otique. Deux vastes postorbitaires. Préoperculaire étroit, en forme de croissant et à bord postéro-ventral épineux. Canal sensoriel préoperculaire dépourvu de diverticules secondaires. Operculaire vaste. Sous-operculaire et interoperculaire de taille décroissante. Trois plaques gulaires, une antérieure et deux postérieures. Sept paires de rayons branchiostèges courts et larges. Un seul hypohyal. Cératohyal antérieur court et dépourvu de foramen béryciforme. Hypocoracoïde et hypercoracoïde fusionnés en un petit scapulo-coracoïde. Cleithrum petit, à branches égales. Clavicule présente. Vertèbres en forme de cylindre ossifié et creux. Nageoire pectorale comportant 9 rayons segmentés et branchus.

Nageoire ventrale comptant 3 rayons segmentés et branchus. Origine de la nageoire dorsale entre les nageoires ventrales et la nageoire anale. Nageoire dorsale composée de 3 fulcres basilaires et 9 rayons segmentés et branchus. Nageoire anale composée de 3 fulcres basilaires et 8 rayons segmentés et branchus. Bords antérieurs des nageoires pectorales, ventrales, dorsale et anale garnis de fulcres frangeants. Nageoire caudale bilobée, composée de 18 rayons principaux et de plusieurs fulcres basilaires dans chaque lobe. Centres vertébraux ossifiés jusqu'à la vertèbre urale 5. Les deux centres de la vertèbre urale 1 non fusionnés. Au moins 6 hypuraux. Premier hypural non élargi. 6 uroneuraux.

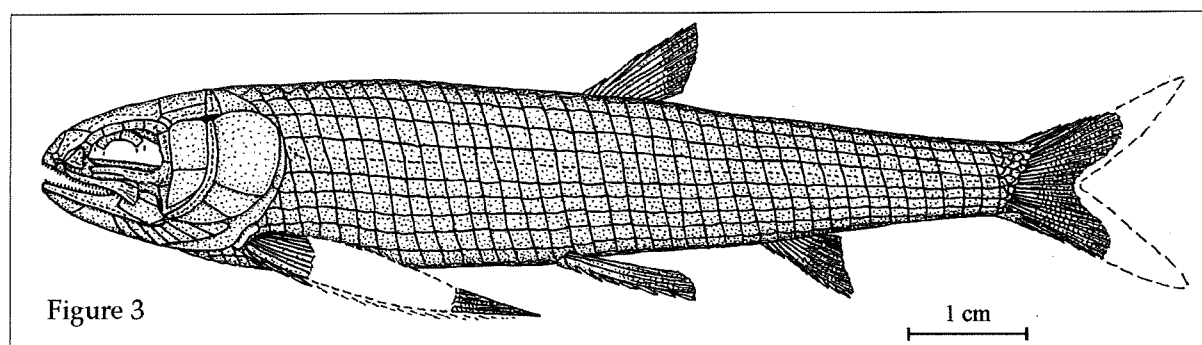
Écailles ganoïdes, à surface lisse, à bord postérieur dépourvu d'épines et à articulation en tenon et mortaise (peg-and-socket). Écailles des flancs en forme de parallépipèdes rectangles. Autres écailles losangiques. Une grande écaille basilaire fulcrale à chaque lobe de la queue. 36 rangées d'écailles le long des flancs, avant l'inversion écaillière de la queue.

Morphométrie (Fig. 3)

Le paratype 8545 a conservé toutes ses nageoires, contrairement à l'holotype 8676a, b, et est donc choisi de préférence à ce dernier pour illustrer la morphométrie de *Songanella callida*. Les pourcentages qui suivent sont exprimés en fonction de la longueur standard du paratype, soit 69 mm.

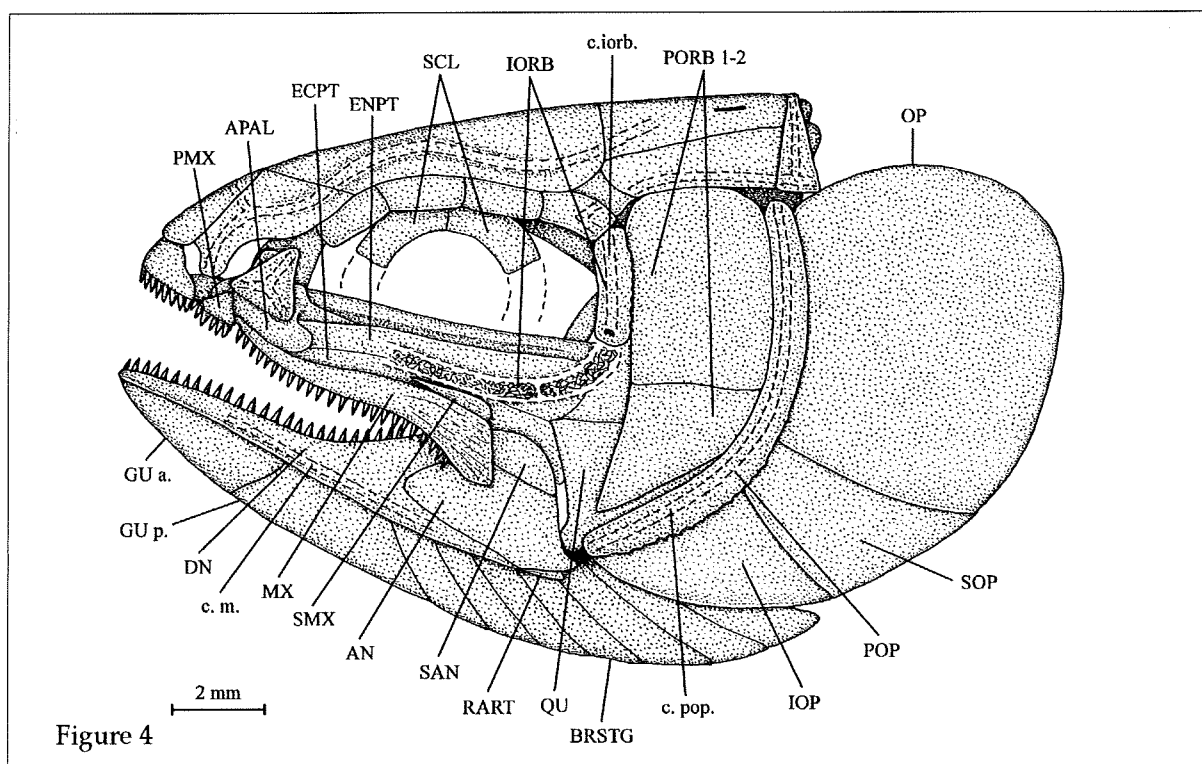
Longueur de la tête	18,1 %
Hauteur du corps (devant les nageoires pelviennes)	21,7 %
Hauteur du corps (devant la nageoire anale)	19,4 %
Longueur prépelvienne	50,7 %
Longueur prédorsale	65,2 %
Longueur préanale	71,0 %
Hauteur du pédoncule caudal	13,3 %

Remarquons que DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: 11) évoquent un allongement corporel quasi anguilliforme pour *Songanella*. Les chiffres ci-avant et les figures 1, 2 et 3 montrent qu'il n'en est rien. Le poisson congolais a un corps allongé mais nullement anguilliforme.

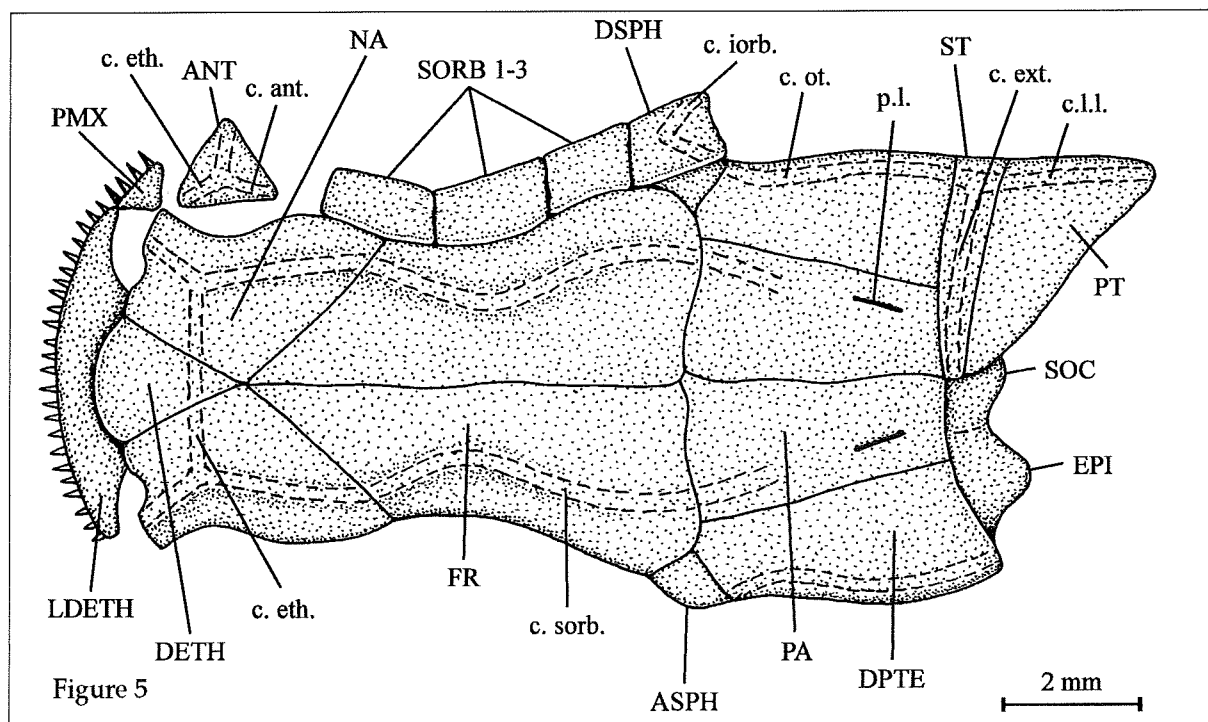


Ostéologie

1. - Le crâne (Fig. 4 à 10)

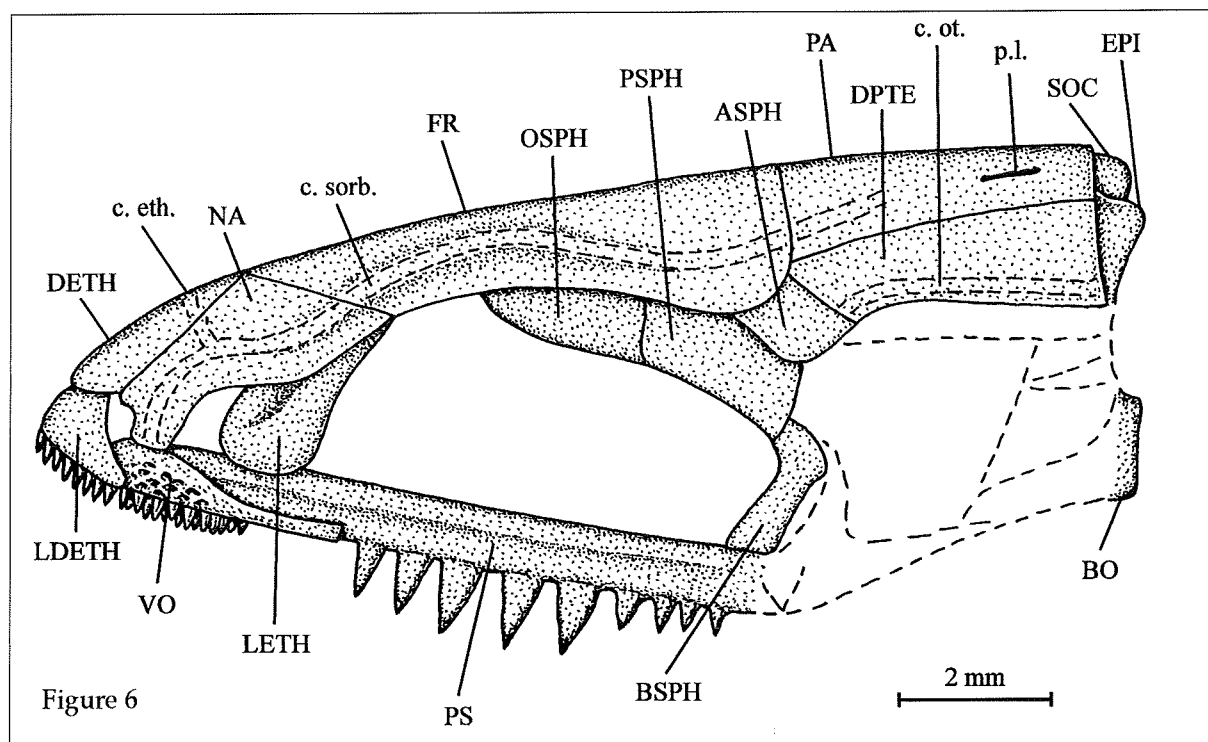


Les latérodermethmoïdes, le dermethmoïde (= rostral) et les nasaux forment le plafond osseux dermique de la région ethmoïdienne. L'extrémité antérieure du museau est formée par les deux latérodermethmoïdes qui fusionnent en un os unique, très allongé dans le sens transversal. Il rejette ainsi les deux prémaxillaires en position latérale par rapport à lui. Son bord oral porte des dents coniques qui semblent disposées en une seule rangée. Ses processus nasaux sont très réduits et dépourvus de tout foramen olfactif. Juste en arrière des latérodermethmoïdes, on observe un vaste dermethmoïde (= rostral) de forme triangulaire et dont la pointe postérieure touche en un point la pointe antérieure des deux frontaux. De part et d'autre du dermethmoïde et séparés par lui, on trouve les deux très vastes nasaux. Ils n'ont de contact entre eux qu'en un seul point, là où se rencontrent aussi le dermethmoïde et les frontaux. La narine antérieure forme une petite encoche dans le bord antérieur du nasal et la narine postérieure se loge dans une concavité du bord latéral du même nasal. Le vomer s'observe bien sur le spécimen 8538b où il est conservé pour une petite partie en empreinte et pour une grande partie en os. C'est une pièce impaire de grande taille, plate, avec une extrémité antérieure élargie et une extrémité postérieure étirée en une languette qui recouvre le bout du parasphénoïde. Dans la partie antérieure du vomer, la face orale est percée de multiples petites alvéoles, restes de l'implantation de nombreux denticules. Une portion de la partie antérieure du vomer et trois de ses dents se voient aussi sur la face 8676a de l'holotype où les nasaux se sont perdus à la fossilisation. Il n'y a pas d'hypoethmoïde associé à la face dorsale de ce vomer, cette zone restant probablement cartilagineuse chez le poisson concerné. Sur cette même face de l'holotype, le supraethmoïde et les deux ethmoïdes latéraux, tous trois d'origine endochondrale, sont visibles juste en avant des frontaux. L'ethmoïde latéral gauche se voit également sur l'exemplaire 8538b où la fossilisation l'a légèrement déplacé vers le bas. Il est ainsi coincé entre le vomer et le parasphénoïde qui le recouvre partiellement. Le supraethmoïde a la forme d'un petit bâtonnet osseux, tandis que les ethmoïdes latéraux sont deux os très massifs.

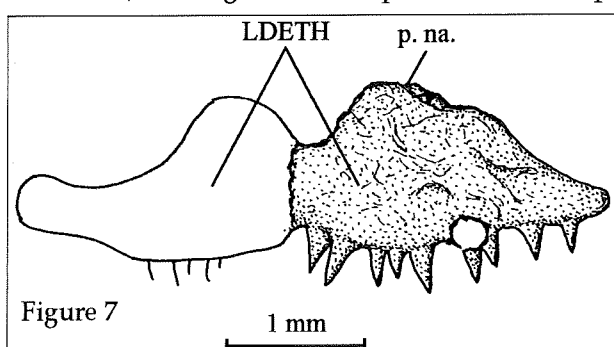


Chez *Songanella*, la commissure sensorielle ethmoïdienne, qui se voit à la surface des os dermiques du museau, présente un trajet tout à fait exceptionnel. Elle traverse la région postérieure du dermethmoïde et se prolonge de part et d'autre sur les deux nasaux pour rejoindre les canaux sensoriels supraorbitaires en arrière de l'extrémité antérieure de ces derniers. De plus, la commissure ethmoïdienne ne possède pas de connexion directe avec les canaux sensoriels infraorbitaires portés par les antorbitaires. Normalement, chez les autres « Pholidophoriformes » et chez les téléostéens « classiques » primitifs qui conservent une

commissure ethmoïdienne, le canal infraorbitaire porté par l'antorbitaire se prolonge par la commissure ethmoïdienne qui passe près du bord antérieur du dermethmoïde; le canal supraorbitaire rejoint les deux autres canaux à leur point de jonction via l'extrémité antérieure du nasal (NYBELIN, 1966: fig. 1, 2, 9, 10, 12-15; TAVERNE, 1974: fig. 1, 3, 2011b: fig. 8, 9; entre autres).

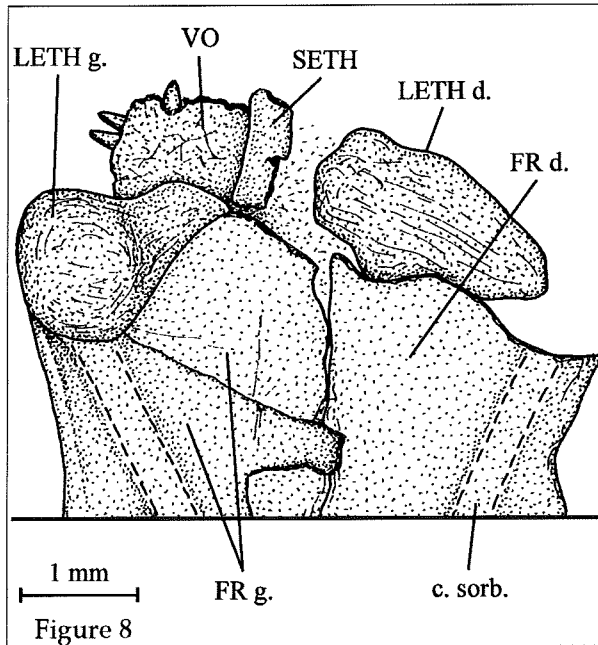


La voûte dermique est la partie la mieux conservée du neurocrâne. Les os qui la composent sont individualisés, contrairement au cas de certains « Pholidophoriformes » où ils ont tendance à se fusionner. Ces os du toit crânien sont recouverts d'une fine couche de ganoïne mais dépourvus d'ornementation marquée. Il n'y a pas de fontanelle frontale. Les frontaux sont vastes et plus longs que larges. Vers l'avant, ils se terminent chacun par une pointe antérieure triangulaire qui s'insère entre les nasaux. Ils se rétrécissent légèrement au-dessus de l'orbite et s'élargissent quelque peu dans la région postorbitaire. Les pariétaux sont bien développés, plus longs que larges, plus larges à l'avant qu'à l'arrière et en contact médian, déterminant ainsi un crâne médiopariétal. Les dermoptérotiques sont situés de part et d'autre des pariétaux et forment les bords latéraux du plafond crânien en arrière des frontaux. Les autosphénotiques semblent petits et sont situés au niveau de la jonction entre les frontaux et les dermoptérotiques mais sont peu visibles car cachés par ces derniers os et par les dermosphénotiques. L'épiotique gauche est visible sur le paratype 8545 où il forme une sorte de promontoire osseux en arrière du pariétal et du dermoptérotique. Cet exemplaire montre aussi la trace du petit supraoccipital médian juste en arrière des pariétaux. Les supratemporaux (= extrascapulaires) sont allongés et se rejoignent sur la ligne médiane du neurocrâne. Ils sont très étroits, contrairement au dessin qu'en donnent DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: fig. 3 et 4) et qui les montrent pourvus d'une base large.



Le canal sensoriel supraorbitaire provenant du nasal se prolonge sur le frontal qu'il traverse entièrement pour venir se terminer sur le pariétal. Il n'y a pas de connexion avec le canal sensoriel otique (= postorbitaire) qui longe le bord latéral du dermoptérotique et se poursuit à la base du supratemporal, lequel est également traversé sur toute sa hauteur par la commissure sensorielle extrascapulaire.

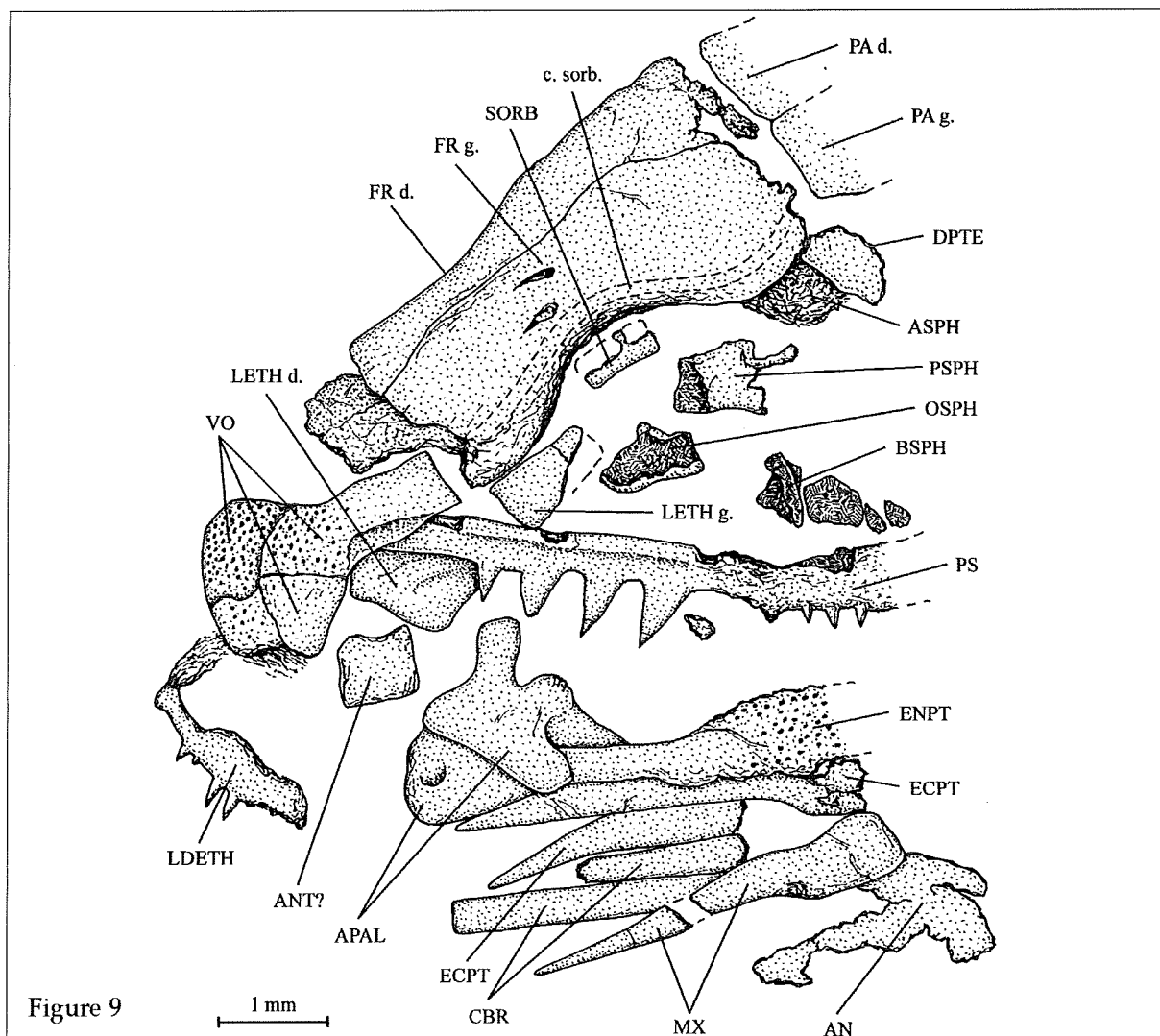
Dans la partie postérieure du pariétal, on observe une courte ligne horizontale de fossettes sensorielles (= pit-line).



La partie endocrânienne du neurocrâne se compose également d'os individualisés et ne s'ossifie donc pas d'une seule pièce comme chez certains holostéens.

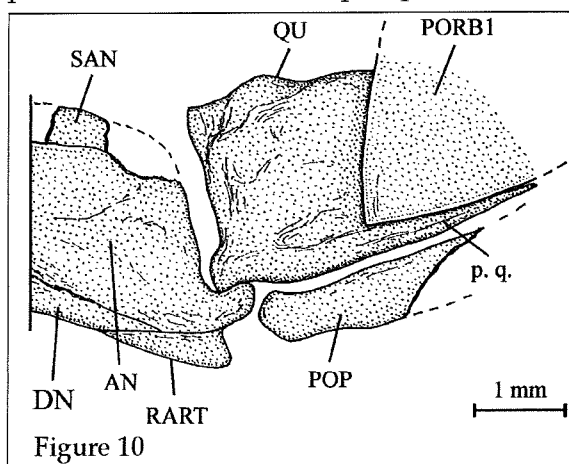
Le petit orbitosphénoïde, l'un des pleurosphénoïdes et le basisphénoïde s'aperçoivent dans la cavité orbitaire du spécimen 8538a, b sous la forme de débris osseux. Vu la petite taille de ces os, il est clair que la fenêtre interorbitaire était largement ouverte chez *Songanella*. La partie trabéculaire du parasphénoïde est bien conservée sur l'échantillon 8538b. C'est une forte baguette osseuse rectiligne qui porte des dents coniques disposées en une seule rangée. Les dents antérieures sont énormes, beaucoup plus grandes que celles des mâchoires et sont munies d'une pointe en acrodine. Les dents postérieures sont plus petites. La région parachordale du parasphénoïde n'est accessible sur aucun spécimen et l'on ignore s'il y avait des processus basiptérygoïdes et quelle était la disposition des forams pour l'artère efférente pseudobranchiale et pour la carotide interne.

postérieures sont plus petites. La région parachordale du parasphénoïde n'est accessible sur aucun spécimen et l'on ignore s'il y avait des processus basiptérygoïdes et quelle était la disposition des forams pour l'artère efférente pseudobranchiale et pour la carotide interne.



Les prootiques, les autoptérotiques, les opisthotiques, les intercalaires, les exoccipitaux et le basioccipital ne sont pas connus. Toutefois, le condyle articulaire arrondi du basioccipital se voit sur le paratype 8545 où la fossilisation l'a déplacé et coincé entre l'operculaire et le posttemporal. On ne peut le confondre avec une vertèbre puisque celles-ci sont ossifiées en cylindres osseux creux laissant une grande place à la chorde dorsale, alors que lui est complètement ossifié jusqu'en son centre.

L'exemplaire 8538b montre le palatin, une partie de l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde. Le palatin un os massif, garni d'un processus articulaire dorsal et dépourvu de dents. Il semble donc réduit au seul autopalatin, le dermopalatin étant perdu. L'entoptérygoïde est allongé, plus large à l'arrière qu'à l'avant et sa partie postérieure est criblée de nombreuses petites alvéoles, restes de l'implantation de denticules. L'ectoptérygoïde est long, étroit, pointu à l'avant et dépourvu de dents. L'os interprété comme l'ectoptérygoïde par DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: 16, fig. 4) est en réalité un morceau du parasphénoïde. Seul un petit fragment du carré (= quadratique) est visible sur la face 8676a de l'holotype. Une beaucoup plus grande partie du carré se voit sur le paratype 8545 où l'on observe que l'os est prolongé par un long processus quadratique pointu coincé entre le postorbitaire ventral et le préoperculaire.



Les mâchoires sont petites en comparaison avec la taille du crâne. Elles portent des dents assez petites, coniques et pointues. Le prémaxillaire est un très petit os triangulaire où ne s'insèrent que trois ou quatre dents. Il est rejeté en position latérale par les latérodermethmoïdes qui occupent la région symphysaire de la mâchoire supérieure. Le maxillaire est pointu à l'avant et va en s'élargissant progressivement vers l'arrière. Son bord postérieur est à peu près droit. Sur la face 8676a de l'holotype, on distingue un fragment d'un unique petit supramaxillaire. La mandibule est un peu plus longue que la mâchoire supérieure. Elle est très étroite à la symphyse, presque pointue chez l'holotype 8676a. Cette étroitesse symphysaire est un peu moins marquée chez le paratype 8545. Il s'agit peut-être là d'une différence d'ordre sexuel. La mandibule s'élargit progressivement vers l'arrière et la région coronoïde. Le bord oral de la mandibule s'élève régulièrement vers l'arrière et donc dépourvu d'abaissement marqué de la zone dentée. La région de l'éventuelle encoche leptolépide est cachée par le maxillaire et l'on ignore donc si une telle structure existait ou non chez *Songanella*. Le surangulaire, visible sur la face 8676a de l'holotype, surplombe l'angulaire. Sur le paratype 8545, on remarque un petit rétroartaire autogène en dessous de l'angulaire. La face interne de la mandibule n'est pas visible et l'on ignore si l'articulaire était autogène ou soudé à l'angulaire. Le canal sensoriel mandibulaire est visible en partie sur l'holotype 8676a et sur le paratype 8545.

Les os orbitaires forment un cercle complet autour de l'œil. Il y a trois petits supraorbitaires articulés les uns aux autres et qui longent le bord latéral du frontal. Plus en avant, on trouve l'antorbitaire. C'est un petit os triangulaire qui porte l'extrémité antérieure du canal sensoriel infraorbitaire ainsi qu'une courte commissure sensorielle antorbitaire. Une partie des infraorbitaires sont visibles sur la face 8676a de l'holotype. Les infraorbitaires ventraux sont très mal conservés et ne se présentent que sous forme de traces étroites, ce qui indique que ces os ne comportaient que le composant neurodermique. Il y a un seul infraorbitaire postérieur qui, lui, est bien conservé. Il est également réduit à un simple tube neurodermique et son bord postérieur est légèrement épineux. Le dermosphénotique est petit. Il porte l'extrémité postérieure du canal infraorbitaire et le prolonge vers le canal otique porté par le dermoptérotique. Deux vastes postorbitaires (= suborbitaires) sont présents. Le postorbitaire dorsal, de forme à peu près quadrangulaire, est nettement plus grand que le ventral, lequel est de forme triangulaire. On observe également un anneau osseux sclérotique

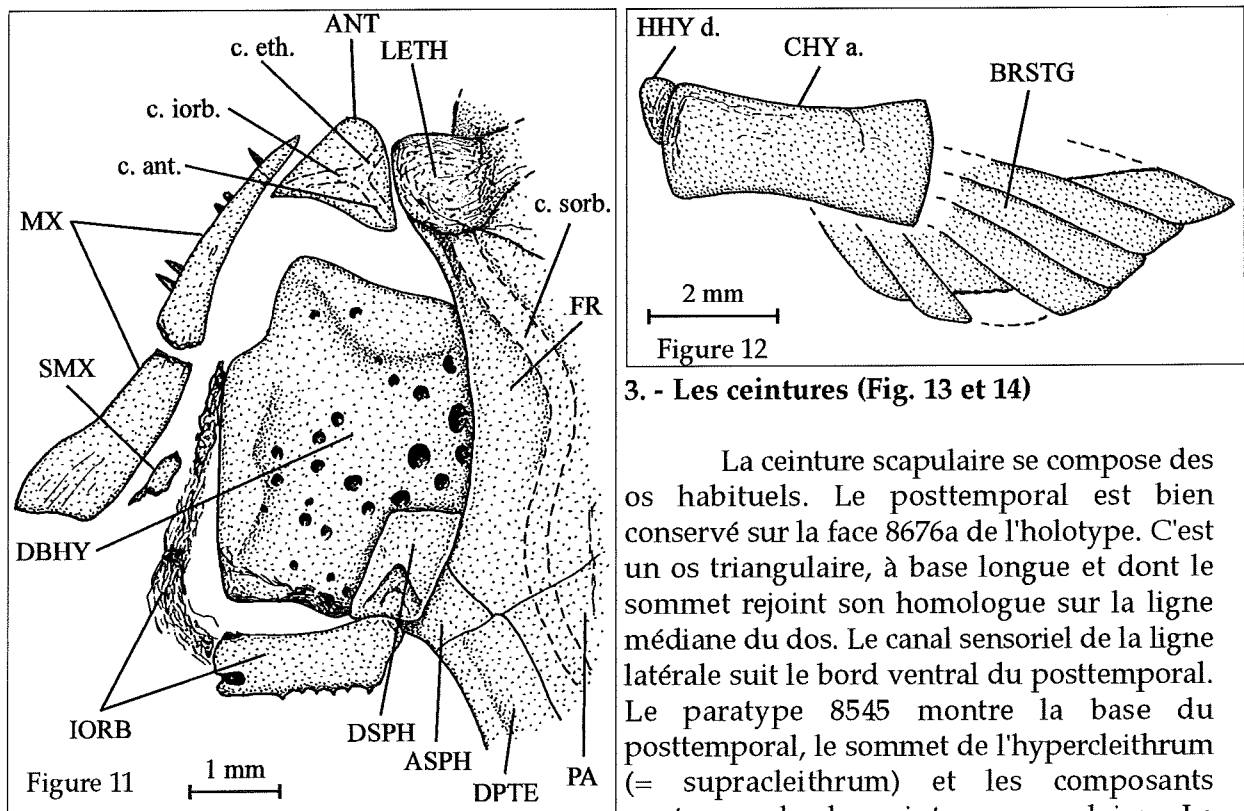
fait de plusieurs plaques assez larges.

Le préoperculaire a la forme d'un long et étroit croissant osseux dont le bord postérieur est orné de petites épines. L'os est traversé sur toute sa longueur par le canal sensoriel préoperculaire, lequel n'émet aucun diverticule latéral. La série operculaire est constituée des trois os habituels. L'operculaire est de grande taille, à la fois haut et large, avec un bord antérieur légèrement concave, un bord postérieur arrondi et des bords dorsal et ventral presque droits. Le sous-operculaire et l'interoperculaire sont de taille décroissante. La suture entre l'operculaire et le sous-operculaire est légèrement oblique et inclinée ventralement vers l'arrière. Il y a une grande plaque gulaire antérieure vaguement triangulaire et qui s'avance jusqu'à l'extrémité antérieure de la mandibule. Une paire de plaques gulaires postérieures suit la première. On les observe sur la face 8676a de l'holotype où la fossilisation a fait glisser celle de droite un peu en arrière de celle de gauche. Ces deux plaques gulaires postérieures résultent de l'élargissement de la première paire de rayons branchiostèges. Il y a 7 paires d'autres rayons branchiostèges courts et larges qui sont bien visibles sur le paratype 8545.

2. - Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 11 et 12)

Le dermobasihyal est bien conservé sur la face 8676a de l'holotype et se voit aussi sur le paratype 8545 mais il y est plus abîmé. C'est un os de grande taille, de forme vaguement carrée, qui porte de nombreuses alvéoles, traces de l'implantation de dents et qui occupe toute la partie antérieure de la cavité buccale. La face 8676b de l'holotype a conservé quelques fragments de ces dents. Le paratype 8545 montre une partie de la barre hyoïdienne. Il y a un très petit hypohyal dorsal mais pas d'hypohyal ventral. Le cératohyal antérieur est presque aussi haut à l'avant qu'à l'arrière et dépourvu de foramen béryciforme. Le cératohyal postérieur et l'interhyal ne sont pas connus.

Quelques rares fragments de cératobranchiaux sont les seules parties préservées du squelette branchial. L'urohyal n'a pas été observé.



3. - Les ceintures (Fig. 13 et 14)

La ceinture scapulaire se compose des os habituels. Le posttemporal est bien conservé sur la face 8676a de l'holotype. C'est un os triangulaire, à base longue et dont le sommet rejoint son homologue sur la ligne médiane du dos. Le canal sensoriel de la ligne latérale suit le bord ventral du posttemporal. Le paratype 8545 montre la base du posttemporal, le sommet de l'hypercleithrum (= supracleithrum) et les composants ventraux de la ceinture scapulaire. Le

cleithrum est petit, en forme de croissant et plus étroit dorsalement que ventralement. Juste en avant du cleithrum, il y a une petite clavicule. La partie endochondrale de la ceinture est ossifiée en un unique petit scapulo-coracoïde et, à ce niveau, le bord postéro-ventral du

cleithrum s'infléchit. Un seul ptérygophore pectoral est visible. C'est également le paratype qui a la nageoire pectorale la mieux conservée bien que son extrémité distale soit perdue. Elle débute par un petit fulcre basilaire pointu suivi de 9 rayons dont les extrémités distales sont perdues. Un petit morceau postérieur du premier rayon est segmenté et branchu, ce qui montre que toute la série de ces rayons l'était également. Deux fulcres frangeants longent le bord du premier rayon mais il y en avait très probablement d'autres. L'exemplaire 8538b montre le bout de la nageoire pectorale qui atteint le niveau de l'origine des nageoires pelviennes.

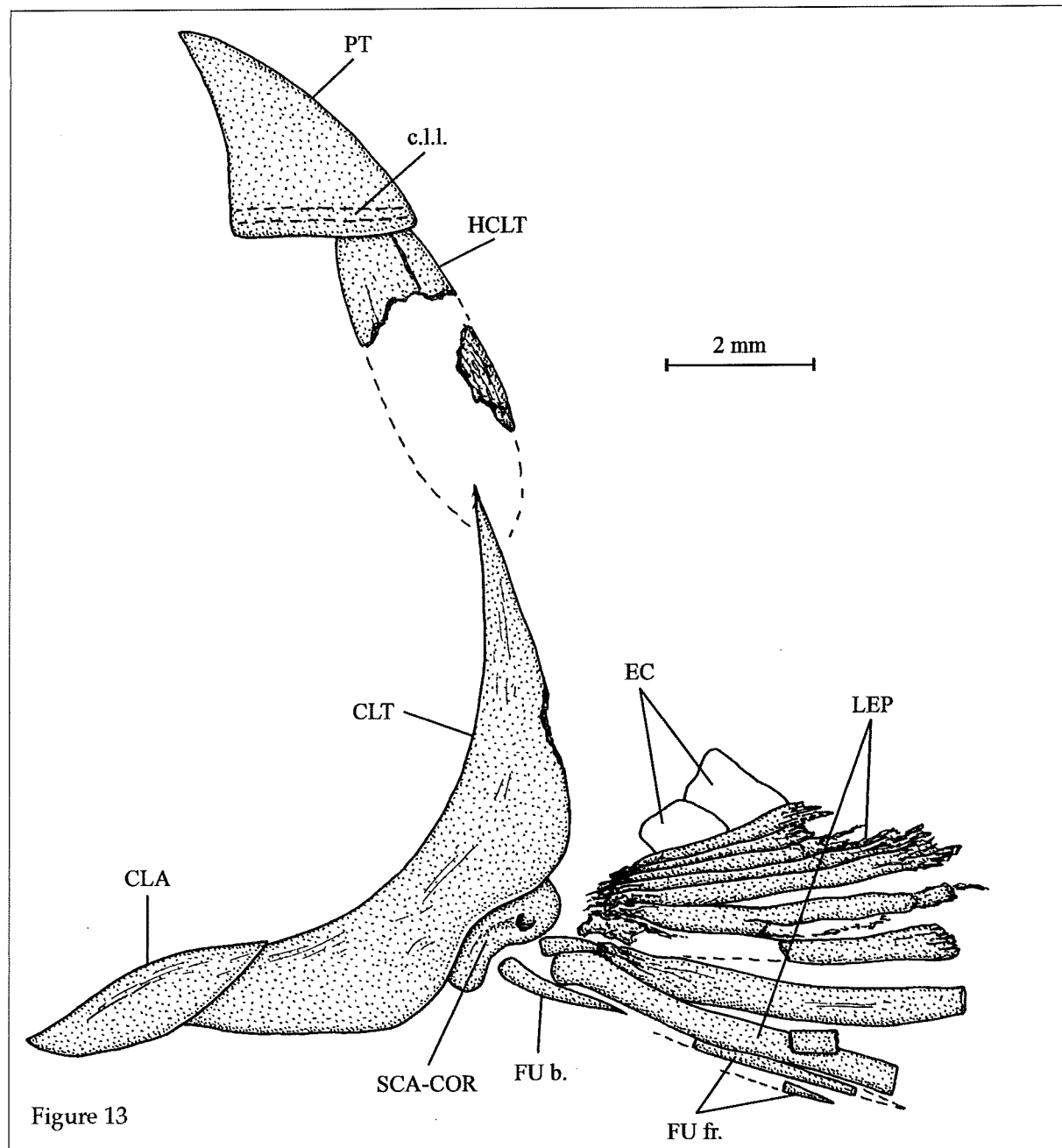
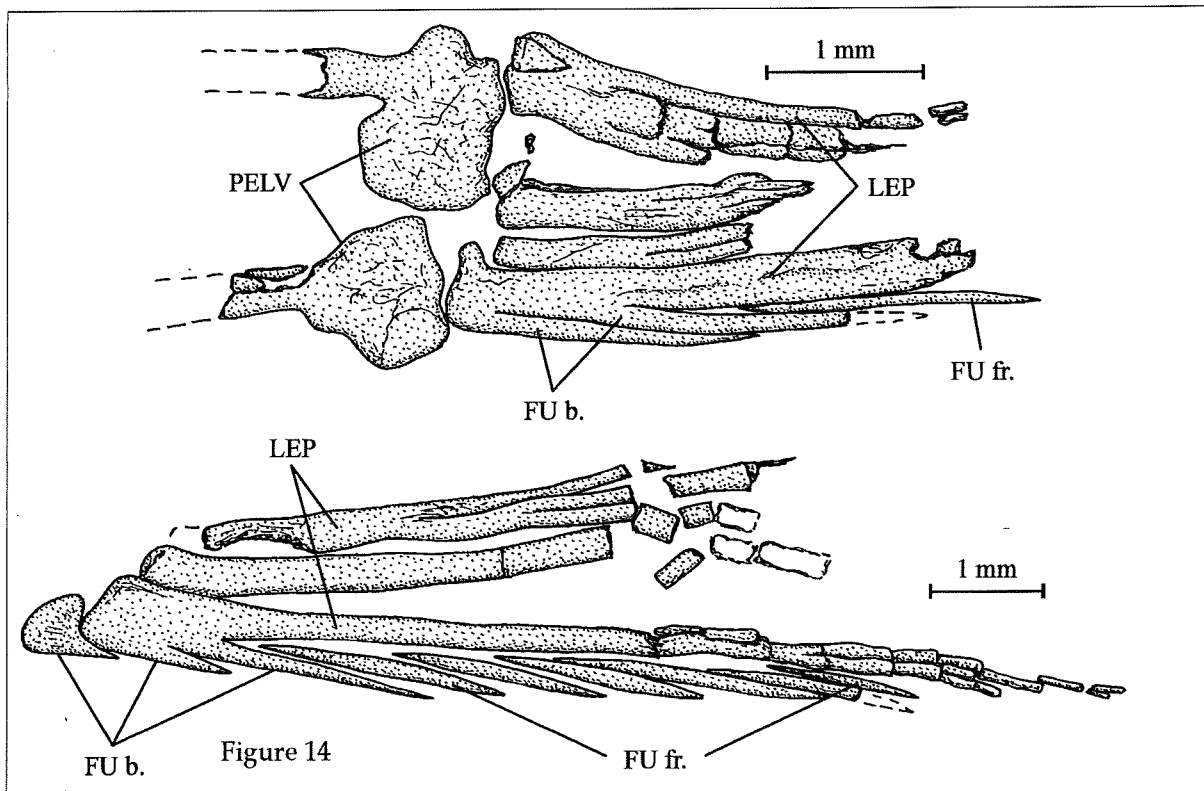


Figure 13

Aucun spécimen ne montre les os pelviens au complet. La partie basale élargie de ces deux os et le début de leurs branches antérieures étroites est visible sur le spécimen 8538b. L'origine des nageoires pelviennes est située juste en arrière de la 13ème rangée d'écailles, soit en avant de celle de la nageoire dorsale. C'est le paratype 8545 qui possède la nageoire pelvienne la mieux conservée. Elle est longue et se compose de 3 rayons segmentés et branchus. Le premier d'entre eux présente une base nettement plus large que les deux autres. La nageoire débute par un fulcre basilaire à base élargie et qui s'étire en une très courte pointe. Deux autres fulcres basilaire pointus et de longueur croissante sont soudés à la base du

premier rayon. Six fulcres frangeants longs et pointus sont appuyés contre le premier rayon. Il y avait probablement d'autres fulcres frangeants, car le premier rayon se prolonge bien au-delà, mais ils se sont perdus à la fossilisation.



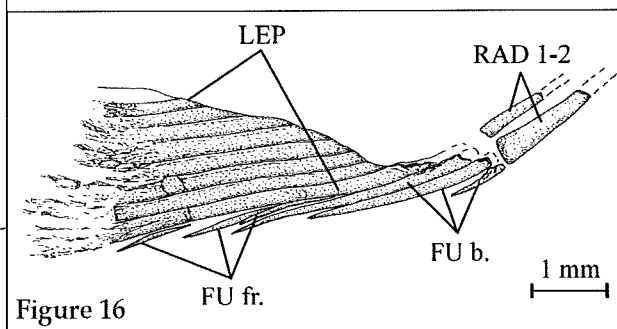
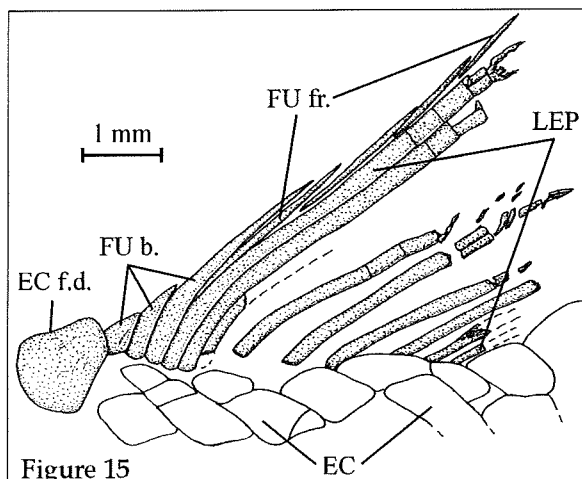
4. - Le squelette axial

Seules quelques rares vertèbres sont visibles. Ce sont de minces cylindres osseux chordacentriques dont les faces ne semblent pas ornementées. Le nombre de ces vertèbres et leur répartition entre les régions abdominale et caudale sont inconnus. De même, il n'est pas possible de déterminer s'il y avait de la diplospondylie au niveau d'une partie de la région caudale comme c'est le cas chez certains « *Pholidophoriformes* » (ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 9C, D; TAVERNE, 2011b: fig. 46). Des traces de courtes neurépines se voient sur le paratype 8545. Les supraneuraux, les éventuels épineuraux et les côtes ne sont pas connus.

5. - Les nageoires dorsale et anale (Fig. 15 et 16)

L'origine de la nageoire dorsale est située juste derrière la 16ème rangée d'écailles, soit en arrière de celle des nageoires pelviennes. La nageoire dorsale la mieux conservée est celle de l'exemplaire 8538a, b. Elle est assez courte et de forme triangulaire. En arrière de la dernière écaille faitière prédorsale, la nageoire débute par 3 fulcres basilaires pointus, le premier très court, le deuxième un peu plus long et le troisième nettement plus allongé. Les fulcres basilaires sont suivis par une série de 9 rayons segmentés et branchus, les premiers allongés, les suivants de taille décroissante. On est donc très loin de la longue nageoire dorsale à 26 lépidotriches décrite et figurée par DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: 18, fig. 5). On remarque 4 fulcres frangeants qui longent le bord antérieur du premier rayon. Le premier de ces fulcres frangeants est enserré entre le troisième fulcre basilaire et le premier rayon.

L'origine de la nageoire anale se situe derrière la 24ème ou la 25ème rangée d'écailles, soit nettement en arrière de celle de la dorsale. C'est également l'exemplaire 8538a, b qui possède la nageoire anale la mieux conservée. C'est une nageoire courte. Elle débute par 3 fulcres basilaires pointus, de taille croissante, qui sont suivis par 8 rayons segmentés et branchus de taille décroissante. Il y a 3 fulcres frangeants le long du bord du premier rayon.



6. - Le squelette caudal (Fig. 17, 18, 21)

Le squelette caudal se voit sur la face 8676b de l'holotype. Il est mal conservé mais néanmoins interprétable, d'autant plus que son observation peut être améliorée par une immersion dans l'éthanol et par des variations de l'angle d'éclairage.

Les vertèbres caudales sont toutes ossifiées, y compris les six centres de la série urale. Elles sont de forme cylindrique et de taille décroissante. La dernière forme une sorte de petit cône osseux. Il n'y a pas de diplospondylie à ce niveau. Cette ossification complète des dernières vertèbres de la queue est très rare chez les « Pholidophoriformes » mais est connue chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 50 à 55). Ces vertèbres supportent des arcs neuraux et hémaux autogènes qui sont prolongés par de courtes neurépines et des hémépines plus longues. Il y a au moins six uroneuraux étroits et allongés qui surplombent les cinq dernières vertèbres et dont les derniers s'intercalent entre deux gros rayons du lobe supérieur de la nageoire caudale. Les éventuels épuraux ne sont pas visibles. Les hypuraux sont aussi étroits que les hémépines précédentes et sont donc difficiles à distinguer de ces dernières et du parhypural. Si l'on considère que la vertèbre qui correspond au premier uroneural est le centre ural 1 antérieur qui supporte le premier hypural, il y a alors six hypuraux visibles qui s'articulent respectivement avec les vertèbres urale 1 antérieure, urale 1 postérieure et urales 2 à 5. Il y avait probablement d'autres petits hypuraux supérieurs mais ils sont couverts par des débris de lépidotriches.

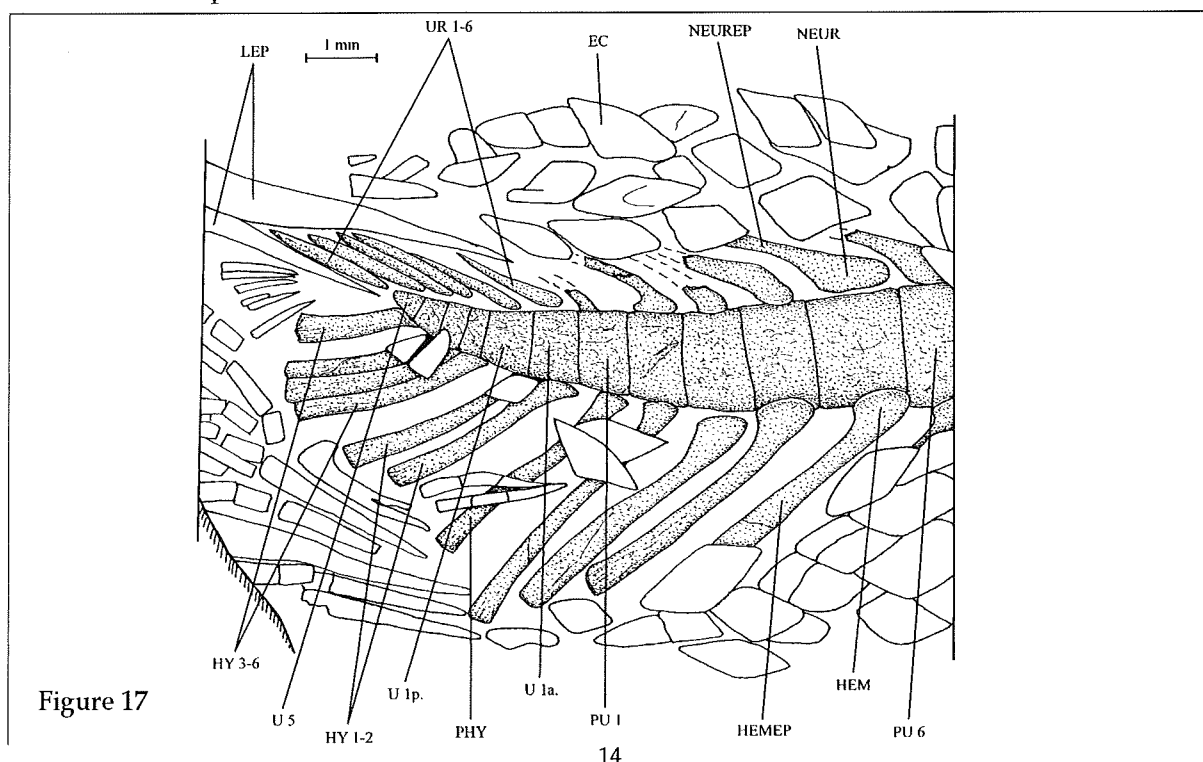
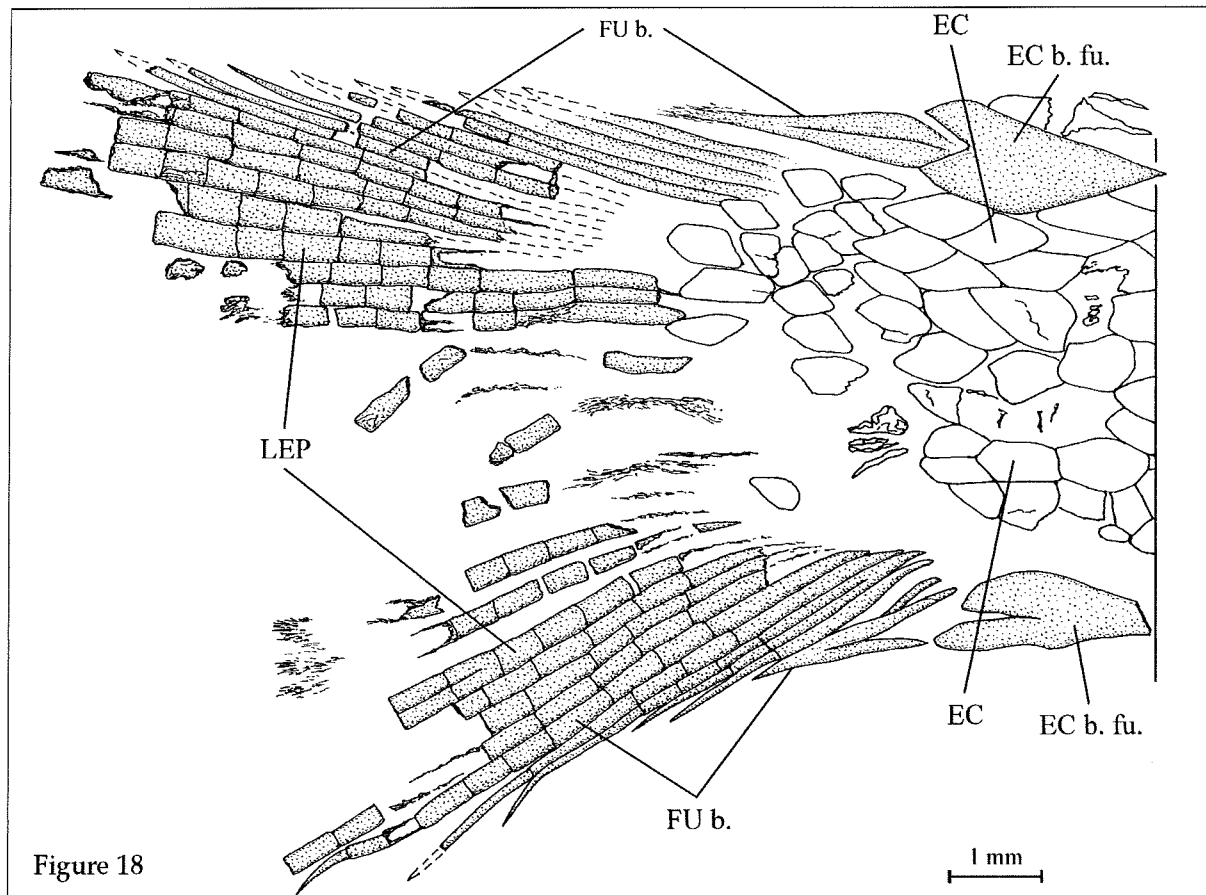


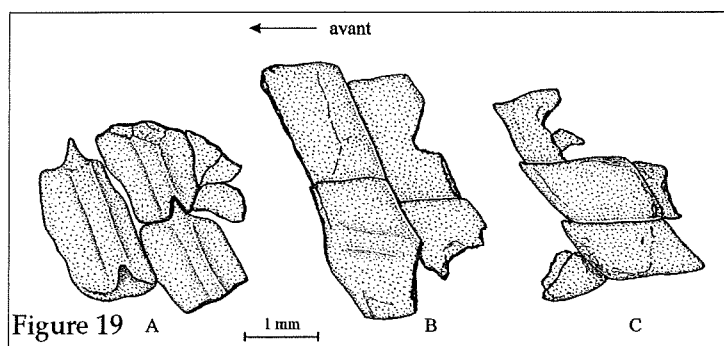
Figure 17

Seule une petite partie de la nageoire caudale est préservée chez l'holotype et le paratype. La nageoire caudale la plus complète appartient au spécimen 8538a où elle est conservée en os et en empreintes. Elle est bilobée mais l'extrémité distale de chaque lobe est perdue. La nageoire paraît composée de 18 rayons principaux segmentés et probablement branchus, comme chez beaucoup de « Pholidophoriformes ». Chaque lobe débute par une série de fulcres basilaires (= rayons procurrents) de longueur croissante. Il y a au moins 10 de ces fulcres basilaires dans le lobe dorsal et au moins 6 dans le lobe ventral. Dans chaque lobe, le premier de ces fulcres demeure insegmenté et son origine est double mais ses deux pièces se soudent par leur sommet. Les autres fulcres basilaires sont segmentés et leurs sommets pointus s'échelonnent le long du premier rayon principal de chaque lobe, jouant ainsi le rôle des fulcres frangeants. Les bouts des deux lobes étant perdus, il n'est pas possible de savoir si de vrais fulcres frangeants étaient présents ou non plus en arrière sur les bords de la nageoire.

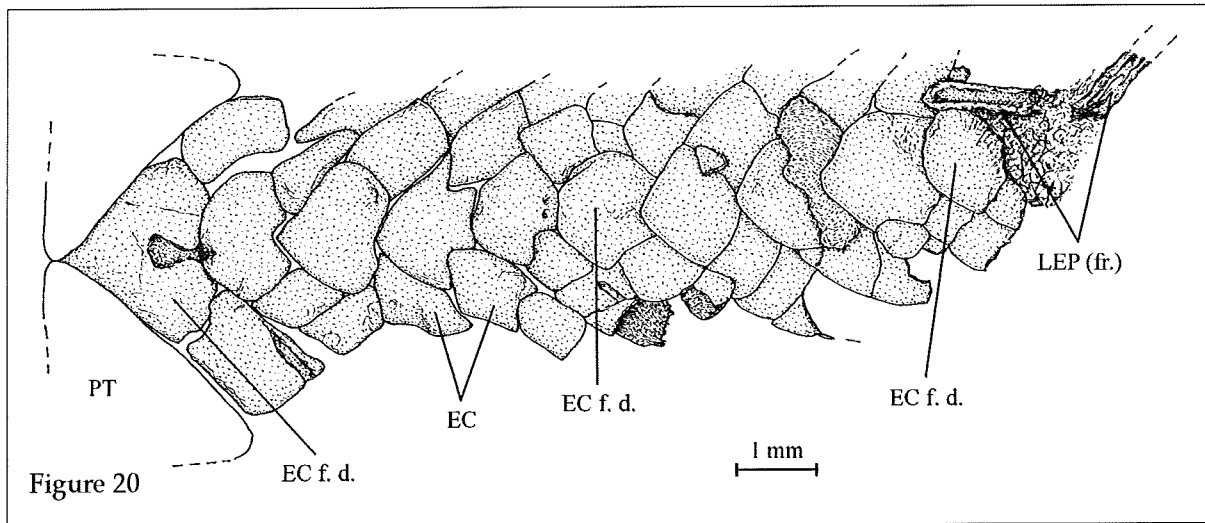


7. - L'écaillure (Fig. 19 à 21)

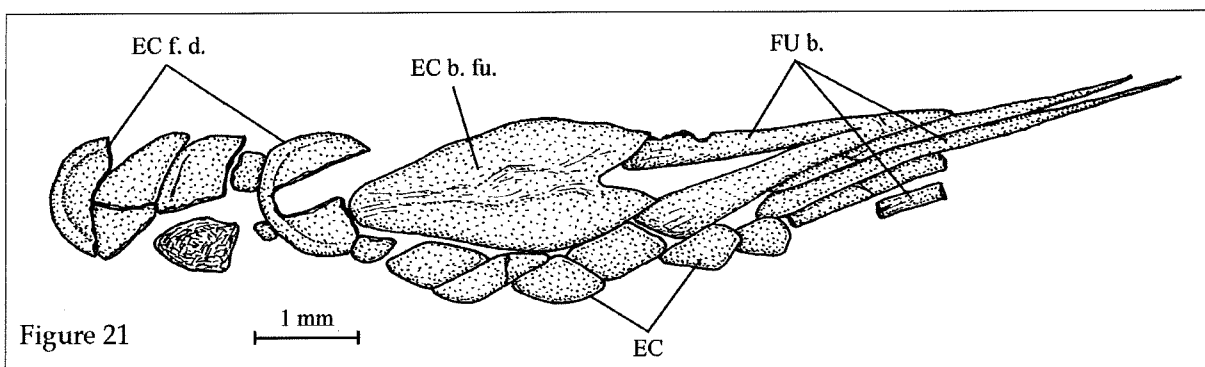
C'est l'holotype 8676a, b qui permet le meilleur décompte des écailles. On en dénombre 37 rangées le long des flancs, en avant de l'inversion des dernières écailles caudales. Il y a 9 rangées d'écailles sur la hauteur du poisson entre les rangées d'écailles faîtières dorsales et ventrales. La ligne sensorielle latérale se voit clairement sur les écailles tout au long des flancs du paratype 8545.



La surface des écailles porte une couche de ganoïne lisse et le bord postérieur est rectiligne et dépourvu de denticules. Les écailles des flancs sont plus hautes que larges et ont la forme de parallélépipèdes rectangles. Elles possèdent l'articulation en tenon et mortaise (peg-and-socket). Vers le dos, vers le ventre et vers la queue, les écailles deviennent plus ou moins losangiques et l'articulation en tenon et mortaise tend à disparaître.



La rangée des écailles faîtières dorsale est particulière. La première écaille est la plus grande de la série. Elle a la forme d'un triangle équilatéral dont l'un des sommets s'insère entre les deux posttemporaux. Les écailles faîtières dorsales suivantes gardent plus ou moins cette forme en pointe de flèche mais elles deviennent plus petites. A l'approche de la nageoire dorsale, ces écailles s'arrondissent. Elles gardent cette forme plus ou moins ronde en arrière de la nageoire dorsale sauf la dernière de la série qui précède directement les premiers fulcres basilaires du lobe dorsal de la nageoire caudale. Cette ultime écaille faîtière est beaucoup plus allongée que les écailles qui précèdent et elle reprend la forme en pointe de flèche dont la pointe est dirigée vers l'avant et dont le bord postérieur est creusé par une profonde échancrure. Du côté ventral, on observe également une rangée d'écussons et la dernière de ces écailles médio-ventrales, celle qui précède directement les premiers fulcres basilaires du lobe ventral de la nageoire caudale, présente la même forme plus allongée, en pointe de flèche dirigée vers l'avant et garnie d'une encoche postérieure.



DISCUSSION

1. - *Songanella*, les Macrosemiidae et les Ophiopsidae

DE SAINT-SEINE & CASIER (1962: 11, 12) ont rangé *Songanella* dans les Macrosemiidae, l'unique famille des Macrosemiiformes, un ordre de poissons halécostomes dont l'existence s'étend du Trias supérieur au Crétacé inférieur et dont la majorité des espèces

sont européennes. Ces deux auteurs ont rapproché tout spécialement le poisson congolais d'*Ophiopsis* AGASSIZ, 1834, un genre du Jurassique supérieur qui était inclus jadis dans les Macrosemiidae. Aujourd'hui, ce genre forme avec *Macrepistius* COPE, 1894 et *Teoichthys* APPLGATE, 1988 la famille des Ophiopsidae, elle-même incorporée aux Ionoscopiformes, un autre ordre fossile de poissons halécostomes.

Il y a donc lieu de vérifier si les Macrosemiidae, d'une part, ou les Ophiopsidae, d'autre part, présentent des caractères ostéologiques qui justifieraient d'inclure *Songanella* dans l'une ou l'autre de ces deux familles. Les informations qui suivent concernant les Macrosemiidae proviennent de BARTRAM (1977) et de GONZÁLEZ-RODRIGEZ *et al.* (2004) et celles qui se rapportent aux Ophiopsidae de SCHAEFFER (1960, 1971), de BARTRAM (1975), de APPLGATE (1988) et de MACHADO *et al.* (2013).

Les mâchoires des Macrosemiidae sont courtes et leur aspect rappelle donc celles de *Songanella*. C'est probablement la raison essentielle du rapprochement proposé par DE SAINT-SEINE & CASIER (1962). En revanche, les poissons de cette famille ont les mâchoires garnies de fortes dents, les prémaxillaires en position médiane et porteurs de longs processus nasaux, un petit rostral séparé des frontaux par les nasaux, des nasaux étroits et réduits à leur composant neurodermique, des frontaux allongés et étroits dans leur région antérieure, un très vaste orbitosphénoïde qui joint les frontaux et le parasphénoïde, une série orbitaire avec neuf infraorbitaires mais dépourvue de postorbitaires, un parasphénoïde édenté, un dermopalatin et un ectoptérygoïde dentés, le supratemporal réduit, la partie supérieure de la commissure extrascapulaire soudée au pariétal, les canaux sensoriels céphaliques très élargis et ouverts par des gouttières ou de nombreuses fenêtres, un interoperculaire réduit et une ou deux longues nageoires dorsales qui couvrent une grande partie du dos. C'est donc là une ostéologie totalement différente de celle de *Songanella*.

Les Ophiopsidae ont également des mâchoires assez courtes. Cependant, ces poissons possèdent des prémaxillaires médians et garnis de long processus nasaux, un petit rostral séparé des frontaux par les nasaux, des frontaux longs mais pas très larges, un antorbitaire extrêmement étiré et muni d'un long prolongement antérieur tubulaire, les trois premiers infraorbitaires très fortement hypertrophiés, un vaste orbitosphénoïde qui ferme complètement la fenêtre interoculaire, une nageoire dorsale longue et débutant en avant des nageoires pelviennes et une nageoire anale très réduite. C'est à nouveau une ostéologie très éloignée de celle de *Songanella*.

Le poisson congolais ne peut donc être rapporté à aucune de ces deux familles.

2. - La position systématique de *Songanella* au sein des néoptérygiens

Bien que l'ostéologie de *Songanella* ne soit que partiellement connue, plusieurs de ses caractères permettent de situer ce genre de façon précise parmi les ordres de la sous-classe des Neopterygii.

(1) Les prémaxillaires sont séparés des latérodermethmoïdes. Ces derniers occupent le milieu de la mâchoire supérieure et rejettent les premiers en position latérale. Cette morphologie particulière est très rare chez les néoptérygiens. Elle se rencontre uniquement chez les plus primitifs des « Pholidophoriformes » (PATTERSON, 1973: fig. 4, 1975: fig. 82, 121, 124, 125; ARRATIA, 1999: fig. 6; TAVERNE, 2011a: fig. 4 et 5, 2011b: fig. 8, 15, 19) ainsi que chez les Pachycormiformes où les latérodermethmoïdes, libérés des prémaxillaires, se soudent à la face interne du dermethmoïde (PATTERSON, 1975: fig. 139; MAINWARING, 1978: fig. 3) et chez les Ligulelliformes (TAVERNE, 2011c: fig. 6).

(2) Le vomer est impair et médian. Ce caractère est typique des téléostéens mais se rencontre aussi dans trois ordres fossiles d'halécostomes, les Aspidorhynchiformes (BRITO, 1992: fig. 2), les Pycnodontiformes (NURSALL, 1999: fig. 1 et 3) et les Ligulelliformes (TAVERNE, 2011c: fig. 9). En revanche, le vomer est un os pair chez les

holostéens (GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 24C, 28,34; GRANDE, 2010: fig. 38) et chez les Pachycormiformes (MAINWARING, 1978: fig. 6).

(3) Le supraoccipital est ossifié. C'est un caractère qui existe chez les Ligulelliformes (TAVERNE, 2011c: fig. 7 à 9, 12, 14) et les téléostéens, y compris de nombreux « Pholidophoriformes » (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 4; PATTERSON, 1975: nombr. fig.). Chez les Pachycormiformes, il n'y a pas encore de supraoccipital ossifié (MAINWARING, 1978: fig. 20).

(4) Le carré porte un processus quadratique ossifié. Ce caractère est une autapomorphie des « Pholidophoriformes » et des autres téléostéens (ARRATIA & SCHULTZE, 1991).

(5) Un dermobasihyal est présent. Cet os n'existe que chez les téléostéens (TAVERNE, 1974: fig. 20 et 22; entre autres), y compris les « Pholidophoriformes » (TAVERNE, 2011a: fig. 40, 2011b: fig. 35). Il n'est pas connu chez les Pachycormiformes, les Ligulelliformes, les Pycnodontiformes et les Aspidorhynchiformes ni chez les holostéens.

(6) La vertèbre urale 1 est encore composée de deux centres séparés sur lesquels s'articulent les deux premiers hypuraux. C'est un caractère primitif. Dès le stade évolutif des téléostéens « classiques » archaïques, les deux centres sont soudés en une vertèbre urale 1 unique qui supporte les deux hypuraux ventraux (NYBELIN, 1963: fig. 4, 6 à 10; PATTERSON, 1968: fig. 9 à 11; ARRATIA, 1991: fig. 3, 5-14, 18 à 23; entre autres).

(7) Le premier hypural n'est pas plus large que les autres hypuraux ni que les hémépines précédentes. Chez les téléostéens « classiques » actuels et fossiles, le premier hypural s'élargit considérablement (MONOD, 1968: nombr. fig.; FUJITA, 1991: nombr. fig.).

(8) Les arcs neuraux des dernières vertèbres s'allongent et se rétrécissent pour former des paires d'uroneuraux. Parmi les néoptérygiens, c'est un caractère évolué mais homoplasique. Il est présent chez les Pachycormiformes (WENZ, 1967: fig. 69; PATTERSON, 1973: fig. 19; MAINWARING, 1978: fig. 28; ARRATIA & LAMBERS, 1996: fig. 3A, 4B, 8B, 11), chez certains Aspidorhynchiformes (ARRATIA & LAMBERS, 1996: fig. 15; TAVERNE, 1998: fig. 3; BRITO, 1999: fig. 1B et 3B), chez les Ligulelliformes (TAVERNE, 2011c: fig. 31), chez beaucoup de « Pholidophoriformes » (NYBELIN, 1963: fig. 13 à 15; PATTERSON, 1968: fig. 6; TAVERNE, 2011a: fig. 17, 2011b: fig. 50 à 53; entre autres) et ce caractère est commun à l'ensemble des téléostéens « classiques » (MONOD, 1968: nombr. fig.; FUJITA, 1991: nombr. fig.).

(9) Les écailles sont ganoïdes et présentent l'articulation en tenon et mortaise. De telles écailles se rencontrent chez de nombreux néoptérygiens, y compris la plupart des « Pholidophoriformes » (SCHULTZE, 1966: fig. 16a, 20, 21b, c, 37a, b, 41b, 43, 44; ARRATIA, 2000: fig. 2, 10, 11; TAVERNE, 2011a: fig. 18, 2011b: fig. 58; entre autres) mais sont absentes chez les téléostéens « classiques » archaïques qui possèdent de fines écailles cycloïdes (SCHULTZE, 1966: fig. 17, 39, 40a, b, 1996: fig. 3b; entre autres).

Les caractères (1) et (8) indiquent que *Songanella* a atteint le stade évolutif des Pachycormiformes, des Ligulelliformes, des « Pholidophoriformes » et des autres téléostéens. Les caractères (2) et (3) montrent que le poisson congolais est plus évolué que les Pachycormiformes et qu'il se situe dans le groupe des Ligulelliformes, des « Pholidophoriformes » et des téléostéens « classiques ». Les caractères (4) et (5) font de *Songanella* un poisson plus spécialisé que les Pachycormiformes et les Ligulelliformes. Quant

aux caractères (6), (7) et (9), ils indiquent que le poisson de Songa est plus primitif que les téléostéens « classiques ». L'addition de ces données place donc *Songanella* au sein des « Pholidophoriformes », le seul ordre compatible avec la présence simultanée de ces différents caractères.

3. - La position systématique de *Songanella* au sein des « Pholidophoriformes »

Ici aussi, plusieurs traits anatomiques permettent de préciser la position systématique du taxon congolais parmi les membres de l'ordre concerné.

(1) Les latérodermethmoïdes de *Songanella* occupent le milieu de la mâchoire supérieure et rejettent latéralement les prémaxillaires. C'est un caractère qui est partagé, comme on l'a écrit plus haut, par les Pachycormiformes, les Ligulelliformes et par les plus primitifs des « Pholidophoriformes », à savoir les Catervariolidae (TAVERNE, 2011b: fig. 8 à 10), les Ankylophoridae sensu TAVERNE, 2011a (PATTERSON, 1973: fig. 4, 1975: fig. 82, 121, 124, 125; ARRATIA, 1999: fig. 6, 2000: fig. 15A; TAVERNE, 2011a: fig. 4) et les Ichthyokentemidae (PATTERSON 1975: fig. 126). Chez les « Pholidophoriformes » plus évolués, tels les Pholidophoridae, les Archaeomaenidae, les Aetheolepidae, les Aphnelepidae ou les Pleuropholidae, les prémaxillaires viennent se rejoindre à la symphyse de la mâchoire supérieure par-dessus les latérodermethmoïdes (TAVERNE, 2011a: fig. 20C).

(2) Le vomer du poisson de Songa n'est pas associé à un hypoethmoïde ossifié. Cela rappelle le cas de *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: 184). Beaucoup de « Pholidophoriformes » possèdent un hypoethmoïde soudé à la face dorsale du vomer (PATTERSON 1975: 473 à 516).

(3) Le maxillaire de *Songanella* n'est surplombé que par un seul petit supramaxillaire, comme chez les Pachycormiformes (LEHMAN, 1949: fig. 2; MAINWARING, 1978: fig. 2; LAMBERS, 1992, chapitre 6: fig. 1B, chapitre 7: fig. 7B; entre autres), chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 8 et 26B) et chez les Ichthyokentemidae (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 6). Chez les autres « Pholidophoriformes », on trouve généralement deux supramaxillaires (NYBELIN, 1966: fig. 1, 3, 6, 7, 9, 12 à 14; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2, pl. 2, fig. 1, pl. 3, fig. 2, pl. 4, fig. 2; entre autres).

(4) La mandibule de *Songanella* possède un bord oral garni de dents, qui s'élève régulièrement de l'avant vers l'arrière et qui dépourvu de toute trace d'abaissement de la région dentée par rapport à la région coronoïde. Il en va de même chez les Pachycormiformes (WENZ, 1967: fig. 56, 57, 65 à 67; MAINWARING, 1978: fig. 7 et 8), les Ligulelliformes (TAVERNE, 2011c: fig. 6 et 22), *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 27 et 28) et les Ankylophoridae (GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2; ARRATIA, 2000: fig. 15E, F; TAVERNE, 2011a: fig. 8). En revanche, chez les autres « Pholidophoriformes », et cela à partir du stade évolutif des Ichthyokentemidae, on note un raccourcissement et un abaissement important de la partie dentée du bord oral de la mandibule en avant de l'encoche leptolépide, ce qui accentue d'autant le processus coronoïde (RAYNER, 1948: fig. 27D; GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 8 et 9; NYBELIN, 1966: pl. 15, fig. 5 à 8; GAUDANT, 1978: pl. 3, fig. 2; ZAMBELLI, 1978: fig. 5)

(5) Trois supraorbitaires bordent le frontal du poisson de Songa. De rares « Pholidophoriformes », tels *Catervariolus*, ont eux aussi trois supraorbitaires (TAVERNE, 2011b: fig. 8, 9, 13) et, chez les Ichthyokentemidae, ce nombre monte même jusqu'à quatre (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 1, 6). En revanche, chez la majorité des taxons de l'ordre, le nombre des supraorbitaires se réduit à deux

(NYBELIN, 1966: figs 1, 3, 4; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2, pl. 2, fig. 1, pl. 3, fig. 2; ZAMBELLI, 1978: figs 1, 2, 1989: figs 2, 3; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421C; TAVERNE, 2011a: fig. 4; entre autres) et quelquefois même à un seul (NYBELIN, 1966: figs 9, 10).

(6) *Songanella* possède deux vastes postorbitaires situés entre les infraorbitaires postérieurs et le préoperculaire. La plupart des membres de l'ordre ne montrent plus qu'un seul grand postorbitaire quelquefois surmonté d'un ou deux très petits postorbitaires dorsaux accessoires (NYBELIN, 1966: figs 1, 3, 6, 7, 9, 12-14; entre autres). A ce niveau, *Catervariolus*, avec ses trois vastes postorbitaires (TAVERNE, 2011b: fig. 8), est encore plus primitif que *Songanella*. Les Pleuropholididae possèdent aussi souvent plusieurs grands postorbitaires mais il s'agit probablement d'un caractère spécialisé lié à la multiplication du nombre des os de la série orbitaire (BIESE, 1927: pl. 5, fig. 1a, pl. 6, fig. 1a; DE SAINT-SEINE, 1955: figs 65, 76, 79, 80A; PATTERSON 1973: fig. 16; BRAVI, 1988: fig. 2). Quant aux Siyuichthyidae, qui exhibent également plusieurs vastes postorbitaires (SU, 1985: figs 5, 9, 10, 12, 14, 15, 18, 22), ils sont encore trop imparfaitement connus pour qu'on puisse valablement les comparer à *Songanella* ou à *Catervariolus*.

(7) Le préoperculaire du poisson congolais a la forme d'un étroit croissant osseux au bord postérieur épineux et dont le canal sensoriel n'émet pas de diverticules, comme chez les Catervariolidae (TAVERNE, 2011b: figs 8, 35). La plupart des autres « Pholidophoriformes » ont un préoperculaire nettement plus large, avec quelquefois le développement d'une branche ventrale courte et large et l'apparition de nombreux diverticules sur le canal sensoriel préoperculaire (NYBELIN, 1966: fig. 16; entre autres).

(8) Les vertèbres préurales et les multiples vertèbres urales qui composent le squelette caudal de *Songanella* sont complètement ossifiées, comme chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: figs 50-52). C'est une situation primitive qui rappelle le cas de nombreux holostéens. En revanche, à de très rares exceptions près, les « Pholidophoriformes » ne possèdent que des vertèbres incomplètement ossifiées au niveau du squelette caudal et les vertèbres urales sont très souvent absentes (PATTERSON, 1968: figs 1-4, 6, 1973: fig. 15; ARRATIA, 1991: figs 15, 17; TAVERNE, 2011a: fig. 17; entre autres).

Les huit caractères de *Songanella* évoqués ci-dessus placent ce poisson parmi les « Pholidophoriformes » les plus primitifs et le rapprochent plus particulièrement d'un autre « pholidophoriforme » archaïque, le genre congolais *Catervariolus* présent dans le même gisement jurassique de la Formation de Stanleyville.

4. - *Songanella* et *Catervariolus*

Outre ces huit caractères primitifs, *Songanella* et *Catervariolus* partagent aussi quatre apomorphies remarquables.

(1) Les latérodermethmoïdes se soudent et leur bord oral denté s'allonge fortement. Cet allongement est encore nettement plus marqué chez *Songanella* que chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 12). Chez les Ankylophoridae, le bord oral des latérodermethmoïdes reste relativement étroit (PATTERSON, 1973: fig. 4; ARRATIA, 1999: fig. 6C, 2000: fig. 15A; TAVERNE, 2011a: fig. 4 et 5). Chez les Ichthyokentemidae, les deux os concernés sont également soudés mais leur bord oral ne s'allonge pas (PATTERSON, 1975: fig. 126).

(2) Le processus nasal du latérodermethmoïde est très réduit et cette réduction est plus accentuée encore chez *Songanella* que chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 12). Chez les Ichthyokentemidae, ces processus nasaux sont petits mais conservent néanmoins un développement plus important que chez les deux genres précédents (PATTERSON, 1975: fig. 126). Les Ankylophoridae possèdent un vaste processus nasal du latérodermethmoïde et quelquefois encore percé d'un foramen olfactif comme chez les holostéens (WENZ, 1967: fig. 77B; PATTERSON, 1973: fig. 4; ARRATIA, 2000: fig. 15A; TAVERNE, 2011a: fig. 4 et 5).

(3) La région trabéculaire du parasphénoïde des deux poissons porte de grandes dents sur toute son étendue. Celles de *Songanella* sont moins nombreuses mais encore bien plus développées que chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 10 et 11). Il en va de même chez les Ichthyokentemidae (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 2 et 3). Chez les Pachycormiformes, la portion trabéculaire du parasphénoïde n'est que partiellement couverte par des denticules (LEHMAN, 1949: fig. 4; MAINWARING, 1978: fig. 5a). Beaucoup de « Pholidophoriformes » montrent un parasphénoïde édenté (TAVERNE, 2011a: fig. 4, 6, 7) ou qui ne porte que des denticules et cela parfois sur une surface très restreinte de l'os (PATTERSON, 1975: fig. 62 et 142a; entre autres).

(4) La première paire de rayons branchiostèges de *Songanella* et de *Catervariolus* s'élargit considérablement et forme une paire de plaques gulaires postérieures qui s'ajoute à la plaque gulaire antérieure (TAVERNE, 2011b: fig. 8 et 33).

Ces quatre apomorphies particulières, conjuguées aux huit traits plésiomorphes qui situent les deux genres congolais parmi les « Pholidophoriformes » les plus archaïques, autorisent à ranger *Songanella* au côté de *Catervariolus* dans les Catervariolidae, la famille que TAVERNE (2011a, b) considère comme la plus primitive du groupe.

Mais, malgré les multiples ressemblances qui unissent les deux genres, *Songanella* présente aussi de notables différences par rapport à *Catervariolus* et justifie ainsi amplement son statut générique particulier.

(1) Les os dermiques crâniens ne sont pas ornementés. Ils le sont chez *Catervariolus* (TAVERNE, 2011b: fig. 8 à 10).

(2) La commissure sensorielle ethmoïdienne, qui traverse le dermethmoïde, est connectée aux deux canaux sensoriels supraorbitaires en arrière de l'extrémité antérieure de ces derniers, contrairement au cas de *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 9).

(3) Le vomer se divise en une partie antérieure arrondie et denticulée et une partie postérieure plus étroite et édentée. Le vomer est beaucoup plus court chez *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 11, 23, 34).

(4) Une large fenêtre interorbitaire sépare l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes, qui sont petits, du parasphénoïde. La fenêtre orbitaire est fermée chez *Catervariolus* car l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes sont de grands os (ibid., 2011b: fig. 10 et 18).

(5) Les dents du parasphénoïde sont très grandes et disposées en une rangée. Elles sont plus petites et réparties en plage chez *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 11 et 34).

(6) Le prémaxillaire est très réduit. Il est beaucoup plus grand chez *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 25).

(7) L'autopalatin est hypertrophié. Il est nettement plus petit chez *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 19).

(8) Le dermopalatin est perdu. Il est présent chez *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 19, 22, 23).

(9) L'entoptérygoïde est étroit et ne porte de denticules que sur sa partie postérieure. L'entoptérygoïde est large et denticulé sur pratiquement toute sa surface chez *Catervariolus* (ibid., 2011b: fig. 15 et 21).

(10) La mandibule est petite et son extrémité symphysaire très étroite. Elle est nettement plus développée chez *Catervariolus* et son extrémité symphysaire est beaucoup moins étroite (ibid., 2011b: fig. 8, 27, 28).

(11) Il n'y a que deux grands postorbitaires, alors qu'on en compte trois chez *Catervariolus* (ibid., 2011b : fig. 8).

(12) Les ossifications endochondrales de la ceinture scapulaire sont fusionnées en un petit scapulo-coracoïde. Chez *Catervariolus*, les composants endochondraux demeurent séparés et sont de beaucoup plus grande taille (ibid., 2011b: fig. 37).

5. - Les *Catervariolidae* et les *Ichthyokentemidae*

Quant aux ressemblances qui semblent unir les *Ichthyokentemidae* aux *Catervariolidae* (PATTERSON, 1973), elles découlent d'évolutions homoplastiques et ne marquent pas un réel rapprochement entre les deux familles puisque les *Ichthyokentemidae* se montrent nettement plus évolués que les *Catervariolidae* et même que les *Ankylophoridae* au niveau des caractères de la mandibule (TAVERNE, 2011b: 207-208).

6. - La fragmentation des « *Pholidophoriformes* » et l'ordre nouveau des *Catervarioliformes*

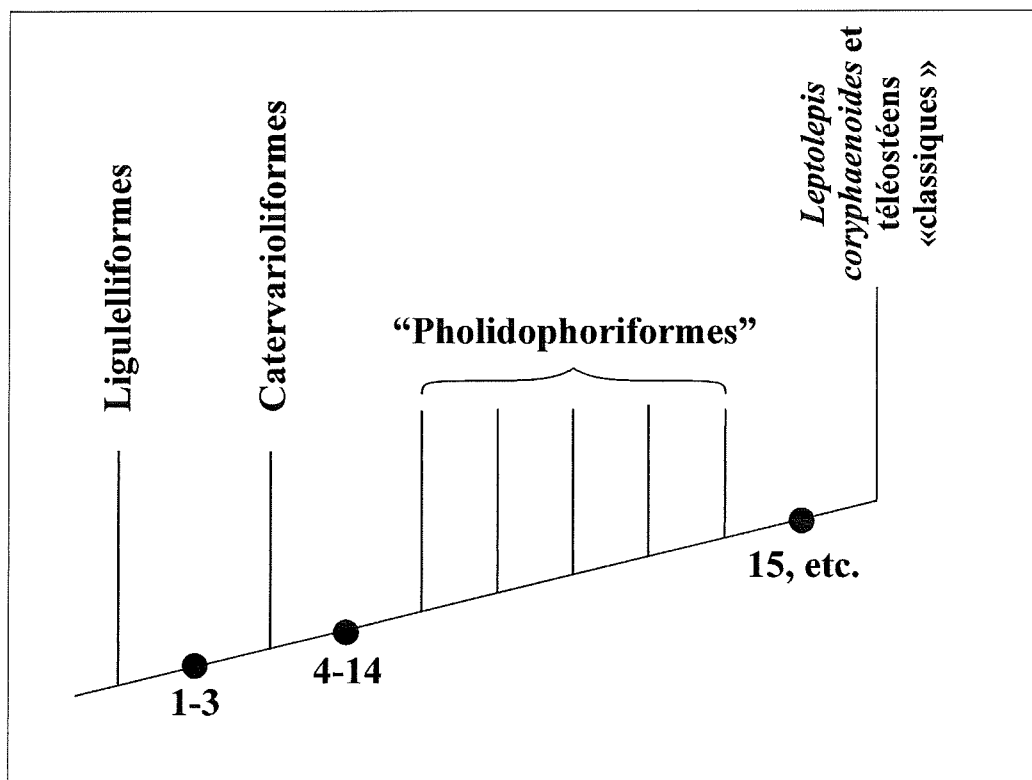
Comme je l'ai écrit dans l'introduction, les « *Pholidophoriformes* » sont un ordre artificiel, hétérogène et polyphylétique. Les travaux récents qui leur sont consacrés (ARRATIA, 2000; TAVERNE, 2011a, b) commencent néanmoins à clarifier la situation confuse de ce vaste groupe de téléostéens archaïques. Divers travaux en progrès, tels ceux d'ARRATIA sur les « *Pholidophoriformes* » européens et de TAVERNE sur les « *Pholidophoriformes* » africains, vont encore éclairer davantage ce problème dans un proche avenir. On arrive maintenant à mieux cerner certaines familles ou sous-groupes de « *Pholidophoriformes* » qui pourraient être élevés valablement au rang d'ordre, tels les *Catervariolidae*, les *Ankylophoridae* (*sensu* TAVERNE, 2011a) ou les *Pholidophoridae* (*sensu stricto*). Il y a donc lieu d'entamer progressivement la fragmentation de ces « *Pholidophoriformes* » polyphylétiques en lignées monophylétiques. C'est pourquoi je retire aujourd'hui de cet ordre « fourre-tout » les *Catervariolidae* et que j'élève cette famille au rang d'ordre des *Catervarioliformes*.

7. - La position systématique des *Catervarioliformes* (Fig. 22)

Quelques caractères suffisent à situer les *Catervarioliformes* dans la phylogénie des téléostéens les plus archaïques.

TAVERNE (2011c: 229 et 230) a montré que les *Ligulelliformes* représentaient la lignée-sœur immédiatement plésiomorphe des « *Pholidophoriformes* », lesquels, à l'époque, incluaient encore les *Catervariolidae*.

Les *Catervarioliformes*, les « *Pholidophoriformes* » et les téléostéens plus évolués se distinguent des *Ligulelliformes* par au moins trois caractères spécialisés inconnus chez ces derniers et chez les holostéens plus primitifs.



(1) Le carré assure désormais seul l'articulation avec la mâchoire inférieure, sans participation du symplectique, et il acquiert un processus quadratique osseux qui est attaché à son bord ventral (Fig. 10; PATTERSON, 1973: fig. 7; ARRATIA, 2000: fig. 8 et 15D; TAVERNE, 2011a: fig. 6 et 9, 2011b: fig. 21 et 24). ARRATIA & SCHULTZE (1991: 67, fig. 46C) ont montré que ce processus n'était pas un quadratojugal soudé au carré, comme on l'a longtemps cru, mais qu'il dérivait d'une expansion membraneuse embryonnaire du carré.

(2) Un dermobasihyal osseux impair denté ou denticulé apparaît (Fig. 11; TAVERNE, 2011a: fig. 40, 2011b: fig. 35). Il n'est pas encore associé à un basihyal ossifié, lequel est une apomorphie des téléostéens « classiques » (NELSON, 1969: 504).

(3) Des épineuraux ossifiés en forme de longues et fines baguettes sont rattachés aux arcs neuraux des vertèbres abdominales (LUND, 1966: fig. 1 et 2; SCHAEFFER & PATTERSON, 1984: fig. 17D; PATTERSON & JOHNSON, 1995: 11; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 9C; TAVERNE, 2011b: fig. 43).

Les « Pholidophoriformes » et les autres téléostéens acquièrent plusieurs nouvelles apomorphies que les Catervarioliformes ne possèdent pas encore.

(4) Deux supramaxillaires surmontent le maxillaire (NYBELIN, 1966: fig. 1, 3, 6, 7, 9, 12, 14; ZAMBELLI, 1975: fig. 1, 1978: fig. 1, 1980a: fig. 1, 1980b: fig. 1, 1986: fig. 1, 1989: fig. 2). Chez l'ankylophoridé *Siemensichthys* ARRATIA, 2000, les deux supramaxillaires se soudent en un os unique très allongé qui surplombe une grande partie du maxillaire (ARRATIA, 2000: fig. 7 à 9, 14 et 15C).

(5) Le nombre des supraorbitaires se réduit généralement à deux (NYBELIN, 1966: fig. 1, 3, 4; GAUDANT, 1978: pl. 1, fig. 2, pl. 2, fig. 1, pl. 3, fig. 2; ZAMBELLI, 1978: fig. 1, 2, 1989: fig. 2 et 3; GRANDE & BEMIS, 1998: fig. 421C; TAVERNE, 2011a: fig. 4). Les Ichthyokentemidae font cependant exception parmi les « Pholidophoriformes » en augmentant jusque quatre le nombre de leurs supraorbitaires (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 1 et 6).

(6) Seul le vaste postorbitaire supérieur est conservé, parfois accompagné d'un ou deux petits postorbitaires accessoires (NYBELIN, 1966: fig. 1, 3, 6, 7, 9, 12-14; ZAMBELLI, 1975: fig. 1, 1978: fig. 1, 1980a: fig. 1, 1980b: fig. 1, 1986: fig. 1, 1989: fig. 1). Parmi les « Pholidophoriformes », les Pleuropholidae et les Siyuichthyidae font exception et possèdent encore plusieurs grands postorbitaires. Chez les premiers, il s'agit probablement d'un caractère spécialisé lié à la multiplication des os de la série orbitaire (BIESE, 1927: pl. 5, fig. 1a, pl. 6, fig. 1a; DE SAINT-SEINE, 1955: fig. 65, 76, 79, 80A; PATTERSON, 1973: fig. 16; BRAVI, 1988: fig. 2). Quant aux seconds, leur ostéologie reste mal connue (SU, 1985) et il est donc difficile de les situer au sein des « Pholidophoriformes ». TAVERNE (2011a: 163) a montré qu'ils se rapprochent des Catervariolidae par plusieurs caractères. Une révision de ces poissons chinois amènera peut-être à les intégrer à l'ordre des Catervarioliformes.

(7) Beaucoup de « Pholidophoriformes » et quasi tous les téléostéens « classiques » possèdent un hypoethmoïde ossifié qui est articulé ou soudé au vomer (PATTERSON, 1975: 473 à 516), tandis que seul le supraethmoïde s'ossifie chez les Catervarioliformes.

(8) Les dents du parasphénoïde s'amenuisent et peuvent éventuellement disparaître complètement, en même temps que la surface dentée de cet os se réduit considérablement (RAYNER, 1948: fig. 28 et 29; PATTERSON, 1975: fig. 62, 84, 142a). Les Ichthyokentemidae font exception et conservent un parasphénoïde fortement denté (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 2 et 3).

(9) Une fosse subtemporale chevauchée par un pont prootico-intercalaire existe chez bon nombre de « Pholidophoriformes » (PATTERSON, 1975: fig. 46, 56, 67, 68, 71, 84). Ces structures perdurent chez divers téléostéens primitifs, tels les Elopiformes (TAVERNE, 1974: fig. 2 et 4) et les Osteoglossiformes (TAVERNE, 1977: fig. 43, 45, 72, 74, 125, 127), tandis qu'elles disparaissent chez d'autres, tel *Leptolepis coryphaenoides* (RAYNER, 1937: fig. 9; PATTERSON, 1975: fig. 89).

(10) Les coronoïdes denticulées de la face interne de la mandibule disparaissent ou leur nombre se réduit à une seule unité (GRIFFITH & PATTERSON, 1963: fig. 9; ARRATIA, 2000: fig. 15F; TAVERNE, 2011a: fig. 8).

(11) L'encoche « leptolépide » du dentaire, qui est à peine ébauchée chez les Catervarioliformes, se développe davantage et acquiert souvent une profondeur importante (GRIFFITH & PATTERSON, 1863: fig. 8 et 9; NYBELIN, 1966, pl. 15, fig. 5 à 7; ZAMBELLI, 1978: fig. 5, 1980a: fig. 5B, 1980b: fig. 5B; TAVERNE, 2011a : fig. 8).

(12) Le préoperculaire perd la forme en étroit croissant et s'élargit considérablement dans sa région ventrale (NYBELIN, 1966: fig. 1, 3, 5-7, 9, 12, 13; ZAMBELLI, 1975: fig. 1, 1978: fig. 1, 1980a: fig. 1, 1980b: fig. 1, 1989: fig. 9; entre autres).

(13) Les vertèbres urales sont peu ossifiées, réduites en nombre et peuvent même complètement disparaître (PATTERSON, 1968: fig. 1 à 4, 1973: fig. 15 et 17; ARRATIA & SCHULTZE, 2007: fig. 12; TAVERNE, 2011a: fig. 17). Chez les téléostéens « classiques » les plus primitifs, il n'y a que deux vertèbres urales présentes et la première résulte de la fusion des deux premiers centres de la série urale (ARRATIA, 1991: nombr. fig.).

Il y a également une apomorphie typique des Catervarioliformes que les « Pholidophoriformes » ne possèdent pas.

(14) Ils ne présentent qu'une plaque gulaire unique et sont dépourvus des plaques gulaires latéro-postérieures. La première paire de rayons branchiostèges gardent des

proportions normales. Toutefois, une plaque ovale chevauchant les premiers rayons branchiostèges existe chez certains « Pholidophoriformes » du Trias supérieur d'Italie (ZAMBELLI, 1978: fig. 1, 1980: fig. 5A, 1986: fig. 1). Il n'est pas sûr cependant que cette plaque ovale soit homologue au premier rayon branchiostège agrandi de *Songanella* et de *Catervariolus*. En effet, chez les deux poissons congolais, ce rayon élargi s'intègre parfaitement dans la série branchiostège et précède les autres rayons sans qu'il y ait le chevauchement observé chez les « Pholidophoriformes » triasiques italiens.

Leptolepis coryphaenoides et les téléostéens « classiques » les plus basaux se distinguent à leur tour des « Pholidophoriformes » par toute une série de caractères spécialisés.

(15, etc.) L'analyse de ces nombreuses apomorphies nouvelles est faite dans TAVERNE (2001: 69 à 71, fig. 9). J'y renvoie le lecteur.

Il apparaît donc que les Catervarioliformes sont les plus primitifs de l'ensemble des téléostéens basaux.

CONCLUSIONS

Les genres *Catervariolus* et *Songanella* sont proches parents et forment à eux deux la famille des Catervariolidae. Cette famille de poissons fossiles du Jurassique moyen est endémique de la République Démocratique du Congo. Les Catervariolidae sont retirés de l'ordre polyphylétique des « Pholidophoriformes » et intègrent désormais l'ordre unifamilial nouveau des Catervarioliformes. Ceux-ci deviennent l'ordre-frère immédiatement plésiomorphe de tous les autres « Pholidophoriformes » et sont ainsi les plus primitifs de tous les téléostéens basaux. Le démembrement des « Pholidophoriformes » en groupes monophylétiques devra se poursuivre à l'avenir, lorsque leur ostéologie aura été mieux étudiée.

ABRÉVIATIONS DES FIGURES

AN: angulaire
 ANT: antorbitaire
 APAL (g., d.): autopalatin (gauche, droit)
 ASPH : autosphénotique
 BO: basioccipital
 BRSTG: rayons branchiostèges
 BSPH: basisphénoïde
 CBR: cératobranchiaux
 CHY a.: cératohyal antérieur
 CLA: clavicule
 CLT: cleithrum
 DBHY: dermobasihyal (= dermentoglosse)
 DETH: dermethmoïde (= rostral)
 DN: dentaire
 DPTE: dermoptérotique
 DSPH: dermosphénotique
 EC: écaille
 EC b. fu.: écaille basilaire fulcrale de la nageoire caudale
 EC f. d.: écaille faitière dorsale
 ECPT (g., d.): ectoptérygoïde (gauche, droit)
 ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde)
 EPI: épiotique (= épioccipital)
 FR (g., d.): frontal (gauche, droit)
 FU (b., fr.): fulcre (basilaire, frangeant)

GU a., p.: plaque gulaire antérieure, postérieure
 HCLT: hypercleithrum (= supracleithrum)
 HEM: arc hémal (= hémarcual)
 HEMEP: hémépine (= hémacanthe)
 HHY d.: hypohyal dorsal
 HY 1-6: hypuraux 1 à 6
 IOP: interoperculaire
 IORB: infraorbitaires
 LDETH: latérodermethmoïde
 LEP (fr.): lépidotriches (fragment)
 LETH (g., d.): ethmoïde latéral (gauche, droit)
 MX: maxillaire
 NA: nasal
 NEUR: arc neural (= neurarcual)
 NEUREP: neurépine (= neuracanthé)
 OP: operculaire
 OSPH: orbitosphénoïde
 PA (g., d.): pariétal (gauche, droit)
 PELV: os pelvien
 PHY: parhypural
 PMX: prémaxillaire
 POP: préoperculaire
 PORB 1-2: postorbitaires (= suborbitaires, sous-orbitaires)
 PS: parasphénoïde
 PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
 PT: posttemporal
 PU 1-6: vertèbres préurales 1 à 6
 QU: carré (= quadratique)
 RAD 1-2: ptérygophores anaux 1 et 2
 RART: rétroarticulaire
 SAN: surangulaire
 SCA-COR: scapulo-coracoïde
 SCL: anneau osseux sclérotique
 SETH: supraethmoïde
 SMX: supramaxillaire
 SOC: supraoccipital
 SOP: sous-operculaire
 SORB 1-3: supraorbitaires 1 à 3
 ST: supratemporal (= extrascapulaire)
 U 1a., p.: vertèbres urales 1 antérieure et postérieure
 U 2-5: vertèbres urales 2 à 5
 UR 1-6: uroneuraux 1 à 6
 VO: vomer
 c. ant.: commissure sensorielle antorbitaire
 c. eth.: commissure sensorielle ethmoïdienne
 c. ext.: commissure sensorielle extrascapulaire
 c. iorb.: canal sensoriel infraorbitaire
 c. l. l.: canal sensoriel de la ligne latérale
 c. m.: canal sensoriel mandibulaire
 c. ot.: canal sensoriel otique (= postorbitaire)
 c. pop.: canal sensoriel préoperculaire
 c. sorb.: canal sensoriel supraorbitaire
 na. a., p.: narines antérieure et postérieure
 p. l.: ligne de fossettes sensorielles (= pit-line)

p. na.: processus nasal du latérodermethmoïde
p. q.: processus quadratique du carré

REMERCIEMENTS

J'adresse une nouvelle fois mes vifs remerciements au Dr. Daniel BAUDET, conservateur des collections paléontologiques du Musée Royal de l'Afrique Centrale, pour m'avoir permis l'accès au matériel sur lequel porte le présent article. Je remercie également M. Wilfrid MISEUR, technicien photographe à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, qui a réalisé les photographies des deux premières figures, ainsi que M. Hugo DE POTTER, également technicien à l'Institut, pour son aide technique dans la réalisation des figures. Ma gratitude va enfin aux deux collègues anonymes qui ont bien voulu lire et commenter mon manuscrit.

RÉFÉRENCES

- APPLEGATE, S. P., 1988. A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous near Tepexi de Rodriguez, Puebla. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 7: 200-205.
- ARRATIA, G., 1991. The caudal skeleton of Jurassic teleosts: a phylogenetic analysis. In: CHANG, M.-M., LIU, Y.-H. & ZHANG, G.-R. (eds), *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology*, Science Press, Beijing: 249-340.
- ARRATIA, G., 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H. P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 265-334.
- ARRATIA, G., 2000. New teleostean fishes from the Jurassic of southern Germany and the systematic problems concerning the « pholidophoriforms ». *Paläontologische Zeitschrift*, 74 (1/2): 113-143.
- ARRATIA, G. & LAMBERS, P., 1996. The caudal skeleton of pachycormiforms: parallel evolution. In: ARRATIA, G. & VIOHL, G. (eds), *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 191-218.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 1991. The palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, 208: 1-81.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P., 2007. *Eurycormus* - *Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. *Fossil record*, 10 (1): 17-37.
- BARIRAM, A. W. H., 1975. The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 36 (3): 183-205.
- BARIRAM, A. W. H., 1977. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology series*, 29 (2): 137-234.
- BIESE, W., 1927. Ueber einige Pholidophoriden aus den lithographischen Schieferen Bayerns. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 58, Beilage-Band, Abteilung B, *Geologie und Paläontologie*, Stuttgart: 50-100.
- BRAVI, S., 1988. Contributo allo studio del giacimento ad ittioliti di Pietraraja (Benevento). I. *Pleurapholis decastroi* n. sp. (Pisces, Actinopterygii, Pholidophoriformes). *Memorie della Società Geologica Italiana*, 41: 575-586.
- BRITO, P. M., 1992. L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Brésil. *Annales de Paléontologie (Vertébrés - Invertébrés)*, 78 (3): 129-157.
- BRITO, P. M., 1999. The caudal skeleton of aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi): phylogenetic implications. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H. P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 249-264.
- COLIN, J.-P., 1994. Mesozoic-Cenozoic lacustrine sediments in Zaire Interior Basin. In: GIERLOWSKI-KORDESCHAND, E. & KELTZ, K. (eds), *Global Geological Record of Lake Basins*, I.G.C.P. Project 324, Cambridge University Press, Cambridge, 1: 31-36.
- DE SAINT-SEINE, P., 1950. Contribution à l'étude des vertébrés fossiles du Congo Belge. *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Tervuren (Belgique), Série in-8°, Sciences Géologiques*, 5: 1-32.

- DE SAINT-SEINE, P., 1955. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Première partie. La faune des argilites et schistes bitumineux. *Annales du Musée Royal du Congo Belge*, Tervuren (Belgique), Série in-8°, *Sciences Géologiques*, 14: 1-126.
- DE SAINT-SEINE, P. & CASIER, E., 1962. Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo). Deuxième partie. La faune marine des Calcaires de Songa.. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale*, Tervuren (Belgique), Série in-8°, *Sciences Géologiques*, 44: 1-52.
- FUJITA, K., 1990. The caudal skeleton of teleostean fishes. Tokai University Press, Tokyo: XIII + 897 p.
- GAUDANT, J., 1978. Essai de révision taxonomique des « *Pholidophorus* » (Poissons Actinoptérygiens) du Jurassique supérieur de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon*, 16: 101-121.
- GONZÁLEZ-RODRIGUEZ, K., APPLIGATE, S. P. & ESPINOSA-ARRUBARRENA, L., 2004. A new world macrosemiid (Pisces: Neopterygii-Halecostomi) from the Albian of Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (2): 281-289.
- GRANDE, L., 2010. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei. *Copeia*, supplementary issue, 10 (2A): 1-871.
- GRANDE, L. & BEMIS, W. E., 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (Supplement 1, Memoir 4): 1-690.
- GRIFFITH, J. & PATTERSON, C., 1963. The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology, 8 (1): 1-43.
- HARLAND W. B., ARMSTRONG R. L., COX A. V., CRAIG L. E., SMITH A. G. & SMITH D. G., 1989. A geologic time scale. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 263pp.
- LAMBERS, P., 1992. On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany). Rijksuniversiteit Groningen , Doctoraat Proefschrift: I-X + 1-336.
- LEHMAN, J.-P., 1949. Étude d'un *Pachycormus* de Normandie. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Fjärde Serien, 2 (6) : 1-201.
- LUND, R., 1966. Intermuscular bones in *Pholidophorus bechei* from the Lower Lias of England. *Science*, 152 (3720): 348-349.
- MACHADO, G. P., ALVARADO-ORTEGA, J., MACHADO, L. P. & BRITO, P. M., 2013. *Teioichthys brevipina*, sp. nov., a new ophiopsid fish (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (2): 482-487.
- MAINWARING, A. G., 1978. Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, a family of Mesozoic fossil fishes. Ph. D. thesis (unpublished), University of London: 1-162.
- MONOD, T., 1968. Le complexe urophore des poissons téléostéens. Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire (IFAN), Dakar: VI + 705 pp.
- NELSON, G. J., 1969. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141 (4): 475-552.
- NURSALL, J. R., 1999. The pycnodontiform bauplan: the morphology of a successful taxon. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H. P. (eds), *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. PFEIL, München: 189-214.
- NYBELIN, O., 1963. Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskeletes der Actinopterygier. *Arkiv för Zoologi*, Serie 2, 15 (35): 485-516.
- NYBELIN, O., 1966. On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s. str. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology, 11 (8): 351-432.
- PASSAU, G., 1923. La géologie du Bassin des schistes bitumineux de Stanleyville (Congo Belge). Imprimerie H. Vaillant-Carmanne, Liège: 155 p.
- PATTERSON, C., 1968. The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology, 16 (5): 201-219.
- PATTERSON, C., 1973. Interrelationships of holosteans. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 53, supplement 1: 233-305.

- PATTERSON, C., 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, series B, Biological Sciences, 269 (899): 275-579.
- PATTERSON, C. & JOHNSON, G. D., 1995. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 559: 1-83.
- RAYNER, D. H., 1937. On *Leptolepis bronni* Agassiz. *Annals and Magazine of Natural History*, series 10, 19: 46-74.
- RAYNER, D. H., 1948. The structure of certain Jurassic holostean fishes, with special reference to their neurocrania. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, series B, Biological Sciences, 233 (601): 287-345.
- SCHAEFFER, B., 1960. The Cretaceous holostean fish *Macrepistius*. *American Museum Novitates*, 2011: 1-18.
- SCHAEFFER, B., 1971. The braincase of the holostean fish *Macrepistius*, with comments on neurocranial ossifications in the Actinopterygii. *American Museum Novitates*, 2459: 1-34.
- SCHAEFFER, B. & PATTERSON, C., 1984. Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *American Museum Novitates*, 2796: 1-86.
- SCHULTZE, H.-P., 1966. Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoicher Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 126 (3): 232-314.
- SCHULTZE, H.-P., 1996. The scales of Mesozoic actinopterygians. In: ARRATIA, G. & VIOHL, G. (eds), *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 83-93.
- SU, D., 1985. On Late Mesozoic fish fauna from Xinjiang (Sinkiang), China. *Memoirs of the Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica*, 17: 61-136 (en chinois avec résumé anglais).
- TAVERNE, L., 1974. L'ostéologie d'Elops Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, Collection in-8°, 2e série, 41 (2) : 1-96.
- TAVERNE, L., 1975. Étude ostéologique de *Leptolepis caheni*, téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupavus*. *Revue de Zoologie Africaine*, 89 (4) : 821-853.
- TAVERNE, L., 1977. Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycopera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, collection in-8°, 2e série, 42 (3): 1-235.
- TAVERNE, L., 2001. Position systématique et relations phylogénétiques de *Paraclupavus* (« *Leptolepis* ») *caheni*, téléostéen marin du Jurassique moyen de Kisangani (Calcaires de Songa, Étage de Stanleyville), République Démocratique du Congo. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (Belgique), Département de Géologie et Minéralogie, Rapport Annuel 1999-2000*: 55-76.
- TAVERNE, L., 2011a. Ostéologie et relations phylogénétique de *Steurbauchtichthys* (« *Pholidophorus* ») *aequatorialis* gen. nov. (Teleostei, « *Pholidophoriformes* ») du Jurassique moyen de Kisangani, en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 81: 129-173.
- TAVERNE, L., 2011b. Ostéologie et relations de *Catervariolus* (Teleostei, « *Pholidophoriformes* ») du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 81: 175-212.
- TAVERNE, L., 2011c. Ostéologie et relations de *Ligulella* (Halecostomi, Ligulelliformes nov. ord.) du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 81: 213-233.
- WENZ, S., 1967. Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. *Cahiers de Paléontologie*, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris: 276 p.

- ZAMBELLI, R., 1975. Note sui Pholidophoriformes. I. *Parapholidophorus nybelini* gen. n. sp. n. Istituto Lombardo, Academia di Scienze e Lettere, Rendicinti, Classe di Scienze (B), Milano, 109: 4-49.
- ZAMBELLI, R., 1978. Note sui Pholidophoriformes. II. *Pholidoctenus serianus* gen. n. sp. n. Academia Nazionale dei Lincei, Rendiconti, Roma, serie 5, 3 (1977-1978): 101-134.
- ZAMBELLI, R., 1980a. Note sui Pholidophoriformes. III Contributo: *Pholidophorus gervasuttii* sp. n. *Revista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, 1: 5-37.
- ZAMBELLI, R., 1980b. Note sui Pholidophoriformes. IV Contributo: *Pholidorhynchodon malzannii* gen. nov. sp. nov. *Revista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, 2: 129-167.
- ZAMBELLI, R., 1986. Note sui Pholidophoriformes. VI Contributo. Pholidophorinae subfamiglia nuova del Triassico Superiore. *Revista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, Bergamo, 10: 1-32.
- ZAMBELLI, R., 1989. Note sui Pholidophoriformes. VII contributo: *Eopholidophorus forojulensis* n. g., n. sp. *Gortiana - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale*, Udine, 11: 63-76.

Légendes des figures dans le texte

- Fig. 1. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Holotype MRAC RG 8676a.
- Fig. 2. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Paratype MRAC RG 8545.
- Fig. 3. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Reconstitution du poisson complet en vue latérale gauche d'après les trois exemplaires. L'échelle se rapporte à l'holotype.
- Fig. 4. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Reconstitution du crâne en vue latérale gauche d'après les trois exemplaires. L'échelle se rapporte au paratype MRAC RG 8545. Les os dessinés aux figures 5 et 6 ne sont pas indiqués dans les légendes.
- Fig. 5. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Reconstitution du neurocrâne en vue dorsale d'après les trois exemplaires. L'échelle se rapporte au paratype MRAC RG 8545.
- Fig. 6. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Reconstitution du neurocrâne en vue latérale gauche d'après les trois exemplaires. L'échelle se rapporte au paratype MRAC RG 8545.
- Fig. 7. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Les latérodermethmoïdes fusionnés du paratype MRAC RG 8545. La partie gauche de l'os n'a laissé qu'une empreinte.
- Fig. 8. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Le museau de l'holotype MRAC RG 8676a en vue dorsale.
- Fig. 9. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Partie du crâne du spécimen MRAC RG 8538b.
- Fig. 10. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Le carré et la région avoisinante du paratype MRAC RG 8545.
- Fig. 11. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Le dermobasihyal et la région avoisinante de l'holotype MRAC RG 8676a.
- Fig. 12. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. La barre hyoïdienne et les rayons branchiostèges du paratype MRAC RG 8545.
- Fig. 13. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. La ceinture scapulaire du paratype MRAC RG 8545. Le posttemporal de l'holotype MRAC RG 8676a est ajouté.

Fig. 14. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Partie de la ceinture pelvienne du spécimen MRAC RG 8538b (au-dessus). La nageoire pelvienne du paratype MRAC RG 8545 (en dessous).

Fig. 15. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. La nageoire dorsale du spécimen MRAC RG 8538b. Les troisième et neuvième rayons sont ajoutés d'après la face 8538a.

Fig. 16. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. La nageoire anale du spécimen MRAC RG 8538a.

Fig. 17. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Le squelette caudal de l'holotype MRAC RG 8676b.

Fig. 18. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. La nageoire caudale du spécimen MRAC RG 8538a.

Fig. 19. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. (A) écailles des flancs de la région abdominale de l'holotype MRAC RG 8676a en vue interne. (B) écailles des flancs de la région abdominale et (C) de la région précédant la queue du paratype MRAC RG 8545 en vue externe.

Fig. 20. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Écailles faitières dorsales entre le crâne et la nageoire dorsale chez l'holotype MRAC RG 8676a.

Fig. 21. *Songanella callida* DE SAINT-SEINE & CASIER, 1962. Dernières écailles faitières dorsales et les premiers fulcres basilaires du lobe dorsal de la nageoire caudale chez l'exemplaire MRAC RG 8538b.

Fig. 22. La position systématique des Catervarioliformes au sein des téléostéens basaux. Les chiffres font référence aux caractères discutés dans le texte.

ADDENDUM

ARRATIA (2013) vient de publier une très intéressante monographie consacrée aux Pholidophoridae du Trias supérieur de l'Italie du Nord et d'Autriche, alors que le présent article était déjà sous presse. Elle y présente une hypothèse de la phylogénie des « Pholidophoriformes » (ibid.: fig. 95) qui diffère en certains points de la mienne (TAVERNE, 2011a: fig. 39, 2011b) et notamment sur la position de *Catervariolus* au sein de cet ordre hétérogène. Faute de place ici, je commenterai les divergences entre nos deux hypothèses phylogénétiques dans mes prochains travaux relatifs aux « Pholidophoriformes » de la Formation de Stanleyville.

ARRATIA, G., 2013. Morphology, taxonomy, and phylogeny of Triassic pholidophorid fishes (*Actinopterygii*, *Teleostei*). *Journ. Vert. Paleont.*, 33 (Suppl. to 6, Mem. 13):1-138.
Pour TAVERNE (2011a, b), voir Références.