

Les *Lepidotes* (Actinopterygii, Semionotiformes) du Crétacé inférieur (Barrémien) de Las Hoyas (Province de Cuenca, Espagne)

Sylvie WENZ

Département Histoire de la Terre, UMR 8569 du CNRS,
Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Wenz S. 2003. — Les *Lepidotes* (Actinopterygii, Semionotiformes) du Crétacé inférieur (Barrémien) de Las Hoyas (Province de Cuenca, Espagne). *Geodiversitas* 25 (3) : 481-499.

RÉSUMÉ

Deux nouvelles espèces de *Lepidotes* Agassiz, 1832 sont décrites du Crétacé inférieur (Barrémien) continental de Las Hoyas (Province de Cuenca, Espagne). *Lepidotes microrhis* n. sp. et *Lepidotes tanyrhis* n. sp. sont représentés par des spécimens articulés. Ces espèces sont définies par la coexistence de caractères, soit inconnus chez *Lepidotes* (infraorbitaux situés au coin postéro-inférieur de l'orbite allongés vers l'arrière, entrant en contact avec le préopercule chez *L. microrhis* n. sp. seulement), soit exceptionnels (pariétal traversé par la commissure extrascapulaire, sousorbitaux au nombre de deux, maxillaire édenté), soit diversement répartis chez les nombreuses espèces de *Lepidotes* (absence de dents broyeuses, vomer impair). Les *Lepidotes* sont fréquents à Las Hoyas. Ils sont différents des rares individus du Montsec (Province de Lérida, Espagne), gisement daté classiquement du Berriasien-Valanginien et présentant de nombreux éléments communs avec Las Hoyas.

MOTS CLÉS

Pisces,
Actinopterygii,
Semionotiformes,
Crétacé inférieur,
Espagne,
nouvelles espèces.

ABSTRACT

Lepidotes fishes (Actinopterygii, Semionotiformes) from the Lower Cretaceous (Barremian) of Las Hoyas (Cuenca Province, Spain).

Two new *Lepidotes* Agassiz, 1832 species are described from the Early Cretaceous (Barremian) lacustrine beds from Las Hoyas (Cuenca Province, Spain). *Lepidotes microrhis* n. sp. and *Lepidotes tanyrhis* n. sp. are represented by articulated specimens. They are defined by the coexistence of characters either unknown in *Lepidotes* (infraorbitals at the posteroventral corner of the orbit posteriorly extended, reaching the preoperculum only in *L. microrhis* n. sp.), exceptional (extrascapular commissure passing through the parietal, two suborbitals, edentulous maxillary) or variously distributed (lack of tritoral teeth, unpaired vomer). *Lepidotes* is frequent at Las Hoyas. It differs from the rare specimens described at Montsec (Province of Lérida, Spain), a usually Berriasian-Valanginian locality that presents numerous elements in common with Las Hoyas.

KEY WORDS

Pisces,
Actinopterygii,
Semionotiformes,
Lower Cretaceous,
Spain,
new species.

INTRODUCTION

Le gisement de Las Hoyas est situé dans la Serranía de Cuenca (Province de Cuenca, Espagne), à une trentaine de kilomètres à l'est de la ville de Cuenca. Il est daté du Crétacé inférieur, Barrémien (Fregenal-Martínez & Meléndez 1994) ou plus précisément, après étude des ostracodes et des charophytes, du Barrémien supérieur (Diéguez *et al.* 1995). Il représente un dépôt lacustre d'après la composition de la faune et de la flore d'une part, les données sédimentologiques et isotopiques d'autre part (Fregenal-Martínez 1995 ; Fregenal-Martínez & Meléndez 1994, 1995a-c ; Talbot *et al.* 1995 ; Poyato-Ariza *et al.* 1998).

Las Hoyas, découvert et régulièrement exploité depuis une quinzaine d'années seulement, a livré une flore et une faune toutes deux riches et diversifiées : plantes terrestres, crustacés, insectes, poissons, grenouilles et salamandres, tortues, lézards, crocodiles, dinosaures et oiseaux (Sanz *et al.* 1988 ; Ortega *et al.* 1999). Les poissons, parmi lesquels on compte les Semionotidae qui font l'objet de cette étude, sont nombreux et représentent le groupe de vertébrés le plus abondant et varié (Poyato-Ariza & Wenz 1995). Les Semionotidae font partie intégrante de toutes les ichthyofaunes du Trias au Crétacé et Las Hoyas ne fait pas exception à cette règle. Les *Lepidotes* de Las Hoyas, qui n'ont fait l'objet d'aucune description jusqu'à présent, ne peuvent être attribués à aucune des nombreuses espèces déjà connues du genre. Ces nouvelles espèces de *Lepidotes* sont des formes de petites dimensions qui, dans l'état actuel des découvertes, ne dépassent pas 160 mm de longueur standard (MCCM LH-7410, ADR-0004). La plupart des spécimens sont des individus juvéniles. Le plus petit individu ne mesure que 19 mm de longueur standard (MCCM LH-7042). Les plus grands sont néanmoins adultes compte tenu de l'aspect des lépidotriches (dès 65 mm de longueur standard). Quelques rares individus, incomplets et déformés, témoignent de la présence de formes de grandes dimensions. Le mauvais état de conservation de ces derniers spécimens interdit, pour l'instant, d'en assurer la détermination spécifique.

MATÉRIEL

Les *Lepidotes* récoltés à Las Hoyas sont complets ou subcomplets et, en général, en excellent état de conservation. Ils ont gardé la plupart de leurs éléments en connexion anatomique ou sont peu déformés, exception faite des quelques rares individus de grandes dimensions. Des écailles isolées, ou des groupes d'écailles dissociées appartenant à un même individu, ainsi que quelques groupes de dents ont également été recueillis. Les spécimens ont été préparés soit à l'aiguille afin de ne conserver que l'empreinte du fossile sur la gangue, soit à l'acide, utilisé localement ou par transfert.

Plus de 120 spécimens ont été étudiés. Ils font partie des collections du Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha, Province de Cuenca (Espagne) et sont provisoirement déposés à l'Universidad Autónoma de Madrid ou appartiennent à la collection personnelle d'Armando Díaz Romeral, Cuenca.

ABRÉVIATIONS

a-b	empreinte et contre-empreinte ;
ADR	collection Armando Díaz Romeral ;
MCCM	Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha, Universidad Autónoma de Madrid ;
MGB	Museu de Geologia de Barcelona ;
R	spécimen de la collection Armando Díaz Romeral provisoirement déposé à l'UAM ;
UAM	Universidad Autónoma de Madrid ;
*	spécimen préparé par transfert acide.

SYSTÉMATIQUE

- Sous-classe ACTINOPTERYGII Cope, 1887
- Infra-classe NEOPTERYGII Regan, 1923
- Division HALECOSTOMI Regan, 1923
- (*sensu* Patterson 1973)
- Ordre SEMIONOTIFORMES
- Arambourg & Bertin, 1958
- Famille SEMIONOTIDAE Woodward, 1890 *pro parte*
- Genre *Lepidotes* Agassiz, 1832

Lepidotes microrhis n. sp.
(Figs 1A, B ; 2-5 ; 6B)

HOLOTYPE. — MCCM LH-8010a-b*.

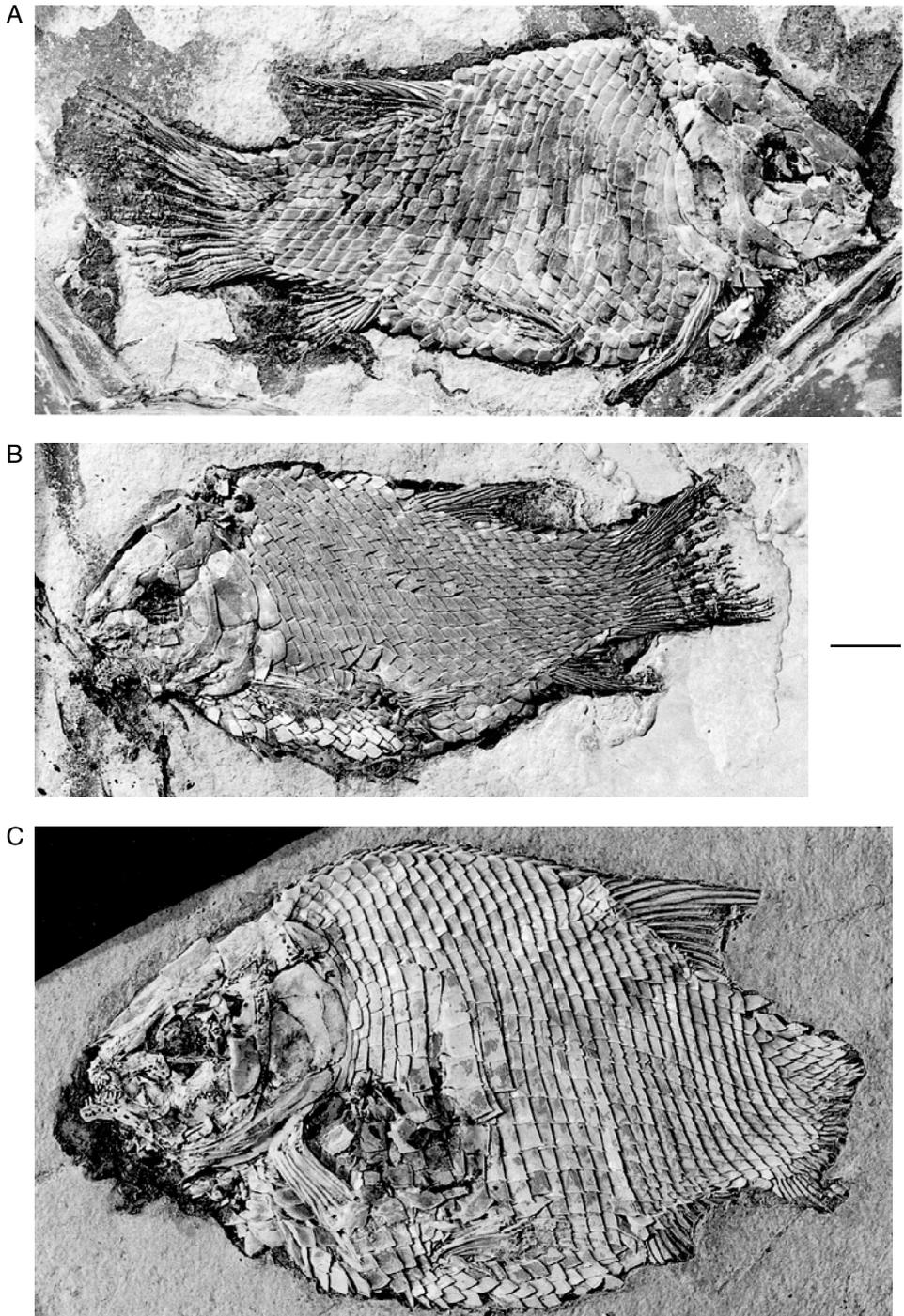


FIG. 1. — **A, B**, *Lepidotes microrhis* n. sp., corps ; **A**, holotype (MCCM LH-8010b) ; **B**, MCCM LH-8011a ; **C**, *Lepidotes* aff. *microrhis*, corps (MCCM LH-7266a). Échelle : 1 cm.

ÉTYMOLOGIE. — Du grec *micros* : petit ; et *rhis* : nez, allusion au museau court.

PARATYPES. — MCCM LH-8011a-b*, LH-8012a-b*, ADR-219*.

LOCALITÉ TYPE. — Las Hoyas, Province de Cuenca, Espagne.

NIVEAU TYPE. — Formation « Calizas de la Huérguina », Barrémien supérieur.

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ. — MCCM : LH-0012-Ra-b, LH-0016-R, LH-0090-R, LH-0095-Ra-b, LH-0376, LH-1356, LH-2144a-b, LH-2148a-b, LH-7042a-b, LH-7253a-b, LH-7407a-b, LH-13087a-b, LH-14000, LH-14019, LH-14045, LH-15274, LH-16007, LH-16337, LH-16338a-b, LH-17034.

ADR : ADR-0004a-b, ADR-0005a-b, ADR-0006, ADR-0010a-b, ADR-0011a-b, ADR-0013, ADR-0014, ADR-0015, ADR-0016, ADR-0017, ADR-0018, ADR-0019a-b, ADR-0030, ADR-0031, ADR-0032, ADR-0107, ADR-0108, ADR-0109a-b, ADR-0110, ADR-0111a-b, ADR-0112, ADR-0113a-b, ADR-0117, ADR-0118a-b, ADR-0119a-b, ADR-0122, ADR-0128, ADR-0153, ADR-0167, ADR-0173, ADR-0210, ADR-213, ADR-219, ADR-0245a-b, ADR-0247, ADR-0250, ADR-0251, ADR-0285.

Lepidotes aff. *microrhis* : MCCM LH-7266, LH-15975.

DIAGNOSE. — *Lepidotes* de petites dimensions ne dépassant pas 160 mm de longueur standard, frontal 2,5 fois plus long que le pariétal, pariétaux droit et gauche subégaux, pariétal traversé par la commissure extrascapulaire, anneau circumorbitaire complet fermé en avant de l'œil, un ou deux infraorbitaux en avant de la jonction entre supra- et infraorbitaux, infraorbitaux situés à l'angle postéro-inférieur de l'orbite s'étendant vers l'arrière jusqu'au préopercule, deux sousorbitaux, museau court, articulation quadrato-mandibulaire sous la région antérieure de l'orbite, processus coronoïde très élevé, aussi haut que la longueur de la mandibule, maxillaire édenté, pas de dents broyeuses, vomer impair, écailles dorsales faitières dépourvues d'épine postérieure, fulcres basaux et fulcres frangeants bien développés sur toutes les nageoires, os dermiques du crâne et écailles lisses, bord postérieur des écailles droit, 27/28 rangées transversales d'écailles, 5/6 en avant de la pelvienne, 18/19 en avant de la dorsale, 17/18 en avant de l'anale, D : 3 F + 8 lépidotriches, An : 4 F + 7 lépidotriches, C : 15 lépidotriches répartis 8-7 plus fulcres basaux.

DESCRIPTION

Caractères généraux

Le corps est fusiforme et relativement élevé (Fig. 1A, B). La hauteur maximum est située à

TABLEAU 1. — *Lepidotes microrhis* n. sp., holotype (MCCM LH-8010). Abréviations : m, mesures en mm ; %, pourcentage de la longueur standard.

	m	%
Longueur standard	92	
Longueur tête (extrémité du museau au bord postérieur de l'opercule)	30	32,6
Hauteur maximum	46	50,0
Hauteur du pédoncule caudal	39	42,4
Distance prédorsale	60	65,2
Distance préanale	72	78,2
Distance prépelvienne	43	46,7

mi-chemin entre le bord postérieur de la tête et le début de la nageoire dorsale. Elle varie considérablement d'un individu à l'autre, représentant approximativement de 35 % (ADR-0251) à 60 % (*Lepidotes* aff. *microrhis*, Fig. 1C) de la longueur standard. En revanche le nombre d'écailles d'une même rangée transversale est comparable quelle que soit l'élévation du corps. Les variations du rapport de la hauteur maximum à la longueur standard s'expliquent en partie par l'âge des spécimens, les plus petits d'entre eux étant, en général, moins élevés que les grands, mais surtout par leur état de conservation. La longueur de la tête est comprise environ trois fois dans la longueur standard. La pelvienne est située à mi-chemin entre la pectorale et l'anale, légèrement plus proche des pectorales. La dorsale, courte, débute sur la seconde moitié du tronc et l'anale débute au niveau des derniers rayons de la dorsale (Tableau 1).

Squelette crânien

La tête est courte, sa longueur représentant approximativement le tiers de la longueur standard. La distance préorbitaire est sensiblement égale au diamètre de l'orbite et correspond au tiers de la longueur de la tête mesurée de l'extrémité du museau au bord postérieur de l'opercule. La fente buccale est courte, l'articulation quadrato-mandibulaire étant située en avant du milieu de l'orbite. Tous les os du crâne sont lisses exception faite de la surface à peine chagrinée des os du toit crânien.

Toit crânien (Figs 2-5). Exception faite des caractères et de la combinaison de caractères propres à la nouvelle espèce, le toit crânien de *L. microrhis* n. sp. présente la disposition classique des *Lepidotes*. Il se distingue cependant par : 1) les proportions relatives des divers éléments ; 2) un pariétal traversé par la commissure extrascapulaire ; 3) la présence d'un grand extrascapulaire unique occupant une position latérale en arrière du dermosphénotique ; et 4) le trajet des canaux sensoriels.

Le nasal, étroit, surmonte la branche ascendante profonde du prémaxillaire ; il est sans contact avec son symétrique sur la ligne médio-dorsale du crâne mais atteint le frontal vers l'arrière et s'insère dans le V couché formé par le bord antérieur de cet os.

Les frontaux gardent sensiblement la même largeur sur toute leur longueur, accusant une légère constriction au niveau de l'orbite et atteignant un maximum de largeur en arrière de celle-ci. Ils sont approximativement trois fois plus longs que larges. De telles proportions se retrouvent chez de nombreuses espèces, éliminant seulement les espèces à frontaux étroits telles *L. deccanensis* Sykes, 1851 et *L. minor* Agassiz, 1833 ou, au contraire, larges telles *L. latifrons* Woodward, 1893 (Jain 1983). Comme chez la majorité des espèces, exception faite de *L. gallinecki* Michael, 1893 et *L. latifrons*, les frontaux sont de deux à deux fois et demi plus longs que les pariétaux (les os étant mesurés dans leurs dimensions maximales sans tenir compte des indentations des sutures). Les frontaux sont flanqués latéralement de deux supraorbitaux, qui sont plus longs que hauts, et du dermosphénotique qui fait partie intégrante de l'anneau circumorbitaire. Les sutures interfrontale et interpariétale sont sensiblement rectilignes. Le trajet du canal supraorbitaire (Figs 2-5) peut être déduit de la position des pores qui sont situés immédiatement au-dessus du canal et de l'épaississement osseux, développé autour du canal, visible sur la face inférieure du frontal. Le canal supraorbitaire suit le bord latéral du frontal, se recourbe en arrière de l'orbite jusqu'au contact avec le dermosphénotique et envoie une branche postérieure en direction du

pariétal, le dernier pore visible étant situé pratiquement au contact de cet os (Fig. 5). D'après la direction des pores, la liaison postorbitaire avec le canal infraorbitaire sur le dermosphénotique est probable mais les canaux eux-mêmes n'ont pu être observés.

Le pariétal est un peu plus long que large. Son bord postéro-médian est immédiatement suivi par les premières écailles du corps tandis que la région postéro-latérale de l'os se creuse d'une large baie dans laquelle s'encastre un extrascapulaire indépendant qui occupe le coin postéro-latéral du toit crânien. Le pariétal présente un ou deux pores dans le prolongement du canal supraorbitaire du frontal ce qui laisse supposer que ce dernier pénétrait dans le pariétal (Fig. 5). L'os supporte par ailleurs une courte pit line antérieure placée dans le prolongement du canal supraorbitaire et une longue pit line moyenne qui se prolonge sur le dermosphénotique. Une série de pores suit le bord postérieur du pariétal et correspond à la portion médiane de la commissure extrascapulaire. Un tel os résulte soit de la fusion du pariétal avec un ou plusieurs extrascapulaire(s) médian(s), soit de l'extension postérieure de l'os aux dépens du territoire du ou des extrascapulaire(s). Quoiqu'il en soit, cette disposition, commissure extrascapulaire incluse dans le pariétal, est exceptionnelle chez les actinoptérygiens. Chez les *Lepidotes* elle a été décrite par Thies (1989a) chez *L. gloriae* Thies, 1989. La fusion du pariétal et d'un extrascapulaire est cependant connue chez de nombreux pycnodontes (i.e. *Ocloedus subdiscus* (Wenz, 1989) où elle a été signalée pour la première fois par Kriwet *et al.* (1999) ; caractère 18 de Poyato-Ariza & Wenz 2002) et les clupéomorphes (Patterson 1970 ; Grande 1985).

Le dermosphénotique, court, atteint le frontal vers l'avant mais pas le niveau du bord postérieur du pariétal. Il supporte les pores du canal infraorbitaire le long de son bord latéral.

Un extrascapulaire indépendant forme le coin postéro-latéral du toit crânien et surmonte l'opercule. Il est traversé par la portion céphalique de la ligne latérale principale visible sous forme de pores alignés le long du bord latéral de l'os (i.e.



Fig. 2. — *Lepidotes microrhis* n. sp., crâne en vue latérale, holotype (MCCM LH-8010b). Échelle : 1 cm.

LH-8010) et par la commissure extrascapulaire dont les pores suivent le bord postérieur de l'os et prolongent ceux du pariétal (Fig. 5).

Joue. L'anneau circumorbitaire est complet, le supraorbital antérieur entrant en contact avec la série infraorbitaire en avant de l'orbite. L'anneau circumorbitaire se prolonge sur le museau par deux éléments, un antorbitaire en forme de virgule, développé autour du canal infraorbitaire et un infraorbital antérieur, exceptionnellement deux (= lacrymal de Wiley 1976 ; Olsen & McCune 1991). La série infraorbitaire comprend au total de neuf à 13 éléments : l'antorbitaire et un, exceptionnellement deux, infraorbitaux en avant de la jonction supraorbitaire-infraorbitaire, sept à neuf éléments sous et en arrière de l'orbite et le dermosphénotique à l'angle postéro-supérieur de l'orbite. Les infraorbitaux situés en avant et sous l'orbite sont subcarrés. Les éléments situés en arrière de l'œil sont extérieurement très étroits,

restreints à la portion entourant le canal sensoriel, ils sont prolongés vers l'arrière par une plaque occupant une situation profonde, recouverte par les sousorbitaux. Les infraorbitaux situés à l'angle postéro-inférieur de l'orbite sont allongés et atteignent vers l'arrière le préopercule. Ils sont au nombre de deux (cas le plus fréquent, Figs 3 ; 5) et, exceptionnellement, trois (LH-8012). Ils correspondent à une éventuelle fusion entre infraorbitaux et sousorbitaux ou à une extension postérieure des os aux dépens du territoire des sousorbitaux. Parmi les *Lepidotes*, cette disposition est unique aux deux *Lepidotes*, *L. microrhis* n. sp. de Las Hoyas et *L. ilergetis* Sauvage, 1903 du Montsec (cf. p. 495). Maisey (1991) l'a également décrite chez le Sémionotidae *Araripelapidoles temnurus* (Agassiz, 1841) où un seul infraorbital, hypertrophié, entre en contact avec le préopercule. Une tendance à l'allongement postérieur des plaques infraorbitaires situées à l'angle postéro-inférieur de l'orbite a été signalée

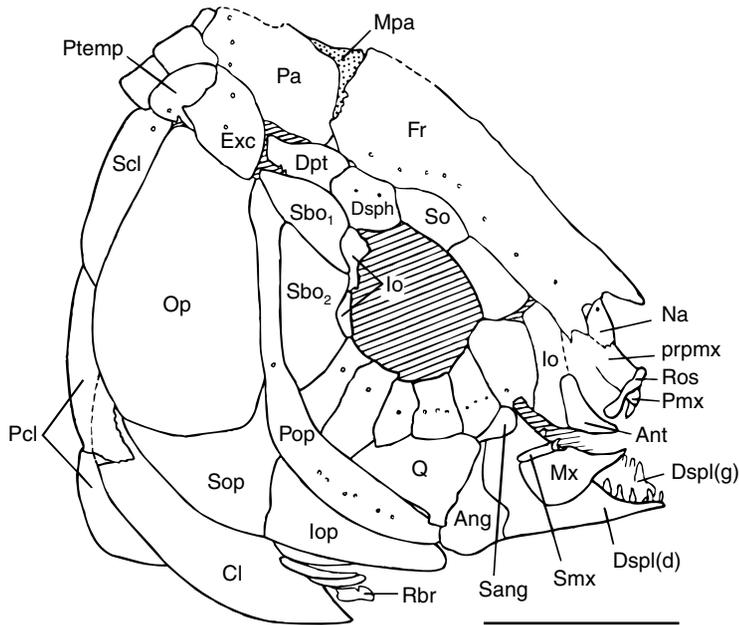


FIG. 3. — *Lepidotes microrhis* n. sp., schéma interprétatif du crâne en vue latérale, holotype (MCCM LH-8010). Abréviations : **Ang**, angulaire ; **Ant**, antorbital ; **Cl**, cleithrum ; **Dpt**, dermoptérotique ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Dspl**, dentalosplénial ; **Exc**, extrascapulaire ; **Fr**, frontal ; **Io**, infraorbital ; **Iop**, interopercule ; **Mpa**, marge de recouvrement du pariétal ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pa**, pariétal ; **Pcl**, postcleithrum ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **prpmx**, processus ascendant du prémaxillaire ; **Ptemp**, posttemporal ; **Q**, carré ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Ros**, rostral ; **Sang**, susangulaire ; **Sbo**, sousorbital ; **Scl**, supracléithrum ; **Smx**, supramaxillaire ; **So**, supraorbital ; **Sop**, sousopercule ; **(d)**, droit ; **(g)**, gauche. Échelle : 1 cm.

par Arratia & Schultze (1999) chez *L. tendaguruensis* Arratia & Schultze, 1999 et existe également chez *L. tanyrhis* n. sp.

La série des sousorbitaux double l'anneau circumorbitaire entre infraorbitaux et branche verticale du préopercule, elle comprend deux éléments seulement (Figs 3 ; 5). Ces sousorbitaux sont alignés l'un au-dessous de l'autre formant ainsi une rangée verticale régulière. Une suture oblique délimite un petit sousorbital supérieur (Sbo_1) un peu plus long que haut et un grand élément, le sousorbital inférieur (Sbo_2), deux à trois fois plus haut que large, qui double pratiquement toute la branche verticale du préopercule. Le sousorbital 2 est exceptionnellement divisé en deux plaques (LH-16338, Fig. 6B). Une telle disposition (présence de deux plaques sousorbitales) n'est connue que chez *L. minor* (Woodward 1916 ; Jain & Robinson 1963 ; Thies 1989a), *L. tendaguruensis* (Arratia & Schultze 1999) et *L. xinjinensis* Su, 1983.

Appareil operculaire. Le préopercule est étroit, formé de deux branches mal individualisées formant un angle obtus largement ouvert vers l'avant. La lame verticale atteint le bord latéral du dermoptérotique ou en est séparé par un prolongement postérieur de la plaque sousorbitaire supérieure. La lame horizontale, à peine plus courte que la verticale, est bien développée comme c'est le cas chez la majorité des espèces de *Lepidotes* exception faite de *L. alagoensis* Gallo, 2000 et *L. roxoi* Silva Santos, 1953 (Gallo 2000). Les pores du canal préoperculaire sont visibles le long du bord postérieur de l'os sur toute sa hauteur. Le canal se raccorde à la portion otique du canal infraorbitaire à l'angle postérieur du dermoptérotique.

L'appareil operculaire proprement dit est complet, formé d'un opercule relativement étroit, approximativement deux fois plus haut que large, d'un sousopercule élevé et plus ou moins triangulaire



FIG. 4. — *Lepidotes microrhis* n. sp., crâne en vue latérale (ADR-219). Échelle : 1 cm.

et de l'interopercule qui prolonge vers l'avant le sousopercule et double toute la branche antéro-ventrale du préopercule. On compte un nombre peu élevé de rayons branchiostèges (environ cinq ou six). La gulaire est absente comme chez tous les *Semionotidae*.

Mâchoire supérieure. Comme chez tous les *Lepidotes* le prémaxillaire comprend un bord oral supportant une rangée unique de sept ou huit dents relativement fortes et un processus ascendant qui occupe une situation profonde et atteint le frontal vers l'arrière. Le maxillaire est formé d'un processus antéro-médian qui s'appuie sur la face mésiale du prémaxillaire et d'une plaque ovoïde au bord postérieur arrondi. Cette plaque est courte, ne représentant que la moitié de la longueur de la mandibule. Un étroit supramaxillaire surmonte la moitié du bord postéro-supérieur du maxillaire. Les dents du prémaxillaire sont fortes, tubulaires et surmontées d'un petit capuchon

d'acrodine. Le maxillaire est édenté, exception faite du maxillaire de *L. aff. microrhis* (LH-7266a) qui porte une unique dent au contact du prémaxillaire. Le reste du bord oral est édenté. Cette dent est beaucoup moins développée que celles du prémaxillaire ou du dentalosplénial. Un maxillaire édenté a été signalé chez *L. alagoensis* (Gallo 2000). Le maxillaire des *Lepidotes* est généralement denté (i.e. *L. elvensis* (Blainville, 1818), *L. minor*) bien que les dents maxillaires soient moins développées que celles du prémaxillaire et de la mâchoire inférieure. La distribution de ce caractère, maxillaire édenté, ne peut être précisée dans l'état actuel de nos connaissances, le maxillaire étant rarement bien conservé chez les *Lepidotes*. Un maxillaire édenté est également connu chez *Araripelepidotes temnurus* (Thies 1996) et *Pliodetes nigeriensis* Wenz, 1999.

Mâchoire inférieure. Seule la face externe est conservée. La mandibule est courte et élevée, munie d'un fort processus coronoïde dont le développement est comparable à ce que l'on connaît chez *Semionotus* Agassiz, 1832 et *Lepidotes*. Ce processus coronoïde est absent chez *Araripelepidotes* Silva Santos, 1990 et chez *Pliodetes* Wenz, 1999. L'articulation quadrato-mandibulaire est située en avant du milieu de l'orbite. L'extrémité antérieure de la mandibule est fortement recourbée vers la ligne médiane du crâne et la symphyse peu élevée, moins de 20 % de la longueur de la mandibule. Le processus coronoïde est très élevé, pratiquement aussi haut que la longueur de la mandibule. Comme chez les autres *Lepidotes*, le dentalosplénial envoie un processus postérieur qui double la marge inférieure de l'angulaire en direction de la facette articulaire pour le carré sans toutefois, ici, atteindre cette dernière. L'angulaire est uni au dentalosplénial par une ligne de suture verticale, le susangulaire forme le sommet du processus coronoïde. Une ligne unique de pores suit le bord ventral de la mandibule au contraire d'un certain nombre d'espèces, telles *L. elvensis* (Thies 1989b), *L. gloriae* (Thies 1989a) ou *L. vendaguruensis* (Arratia & Schultze 1999), où la ligne de pores du canal mandibulaire est dédoublée dans la région anté-

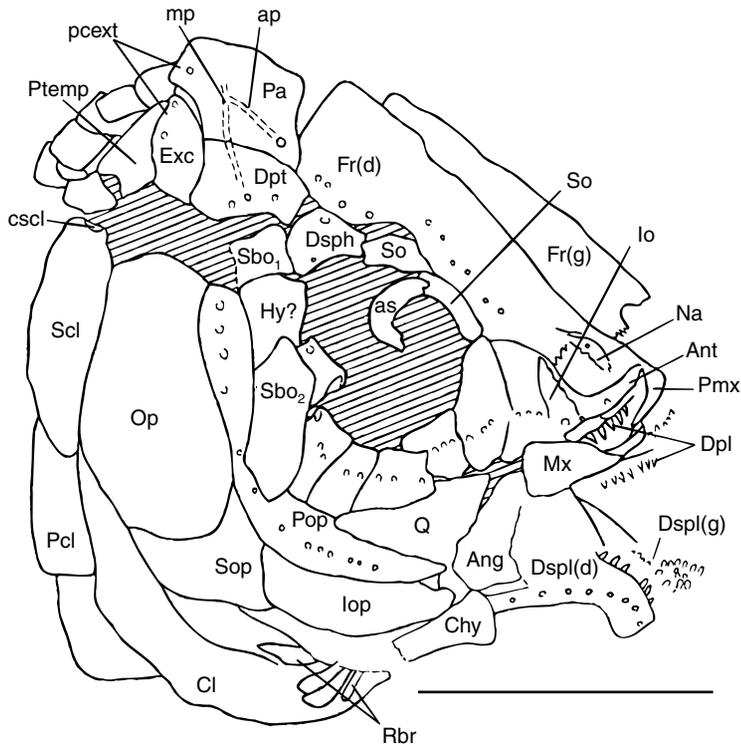


FIG. 5. — *Lepidotes microrhis* n. sp., schéma interprétatif du crâne en vue latérale (ADR-219). Abréviations : **Ang**, angulaire ; **Ant**, antorbital ; **Cl**, cleithrum ; **Chy**, cératohyal ; **ap**, pit line antérieure ; **as**, anneau sclérotyque ; **Dpl**, dermopalatin ; **Dpt**, dermopterotique ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Dspl**, dentalosplénial ; **cscl**, cupule du supracleithrum ; **Exc**, extrascapulaire ; **Fr**, frontal ; **Hy**, hyomandibulaire ; **Io**, infraorbital ; **lop**, interopercule ; **mp**, pit line moyenne ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **pcext**, pore de la commissure extrascapulaire ; **Pa**, pariétal ; **Pcl**, postcleithrum ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **Ptemp**, posttemporal ; **Q**, carré ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Sbo**, sousorbital ; **Scl**, supracleithrum ; **So**, supraorbital ; **Sop**, sousopercule ; **(d)**, droit ; **(g)**, gauche. Échelle : 1 cm.

rière de la mandibule. Sur la région étroite et recourbée vers le plan médian du dentalosplénial, des dents marginales, styloformes, sont implantées de la symphyse jusqu'à la base du processus coronoïde. Elles sont fortes et comparables à celles du prémaxillaire bien que plus petites. La face interne de l'extrémité antérieure du dentalosplénial est garnie d'une plage de petites dents courtes et non molariformes (Fig. 5).

Denture. Il n'y a pas de dents broyeuses. Toutes les dents, marginales ou internes, sont styloformes et élevées, avec une constriction à la base du capuchon d'acrodine.

Vomer, coronoïdes et dermopalatins supportent des dents styloformes disposées sur plusieurs rangs

irréguliers exception faite d'une rangée marginale régulière.

Le vomer, impair, est formé d'une plaque subcirculaire arrondie située dans le plan médian et supportant une plage de petites dents implantées irrégulièrement (LH-8012a). Cette plaque est prolongée vers l'arrière par deux ailes formant une fourche dans laquelle s'insère l'extrémité antérieure du parasphénoïde. La présence d'un vomer impair a été signalée par Woodward (1916) chez *L. mantelli* Agassiz, 1834. Elle semble être la règle chez les formes à dents broyeuses. Selon Jain (1983), le vomer est pair chez *L. deccanensis* bien qu'il puisse y avoir fusion des vomers droit et gauche chez des individus de grandes dimensions.

Squelette postcrânien

Squelette axial. Il n'existe aucune trace du squelette axial ou du soutien endosquelettique des nageoires exception faite de quelques extrémités distales d'axonostes témoignant de la correspondance 1-1 axonostes-lépidotriches aux nageoires impaires (LH-8106, LH-14000).

Revêtement écailleux. Le corps comprend 27 à 28 rangées transversales d'écailles comptées le long de la ligne latérale principale, depuis le bord postérieur du supracleithrum jusqu'à l'inversion de la caudale. Les écailles du corps se prolongent sur environ le tiers du lobe dorsal de la caudale ou un peu plus du tiers. La pelvienne commence avec la cinquième ou sixième rangée transversale d'écaille, la dorsale avec la 18/19^e rangée et l'anale avec la 17/18^e, la caudale avec la 24^e rangée. La formule ptérygienne s'établit donc comme suit :

$$\begin{array}{r} 18/19 \\ \hline 5/6 \quad 17/18 \quad 24 \end{array} \quad 27/28$$

La plupart des espèces de *Lepidotes* comptent approximativement 35 à 38 rangées transversales d'écailles : 34 chez *L. deccanensis*, 36 chez *L. elvensis* et *L. piauhensis*, 37/38 chez *L. laevis* Agassiz, 1837, *L. notopterus* Agassiz, 1837, *L. maximus* Wagner, 1863, *L. minor*, *L. degenhardti* Branco, 1885 et *L. roxoi*.

Les écailles, recouvertes de ganoïne, présentent une articulation « peg and socket ». Elles sont lisses et relativement minces par rapport à ce que l'on connaît chez la plupart des *Lepidotes*. Les dimensions et la forme des écailles montrent les habituelles variations observées de l'avant vers l'arrière du corps : la région exposée de l'écaille est deux fois plus haute que large et l'articulation « peg and socket » très développée au niveau des premières rangées transversales d'écailles, les écailles sont sensiblement isodiamétriques et sont dépourvues d'articulation « peg and socket » au niveau du pédoncule caudal. Le bord postérieur libre de l'écaille est droit. Seules les écailles de la région abdominale antérieure présentent un angle postéro-inférieur étiré vers l'arrière formant ainsi une courte épine postérieure. Dans la rangée transversale d'écailles précédant la nageoire pel-

vienne (15^e rangée), on compte environ huit écailles au-dessus de la rangée d'écailles de la ligne latérale principale et neuf au-dessous.

Nageoires. Toutes les nageoires sont précédées d'une petite écaille impaire, de deux à quatre fulcres basilaires et de fulcres frangeants. Ces chiffres varient dans des limites restreintes mais sont toujours peu élevés. Les fulcres basilaires sont allongés, le dernier pouvant représenter jusqu'à plus de la moitié du bord d'attaque de la nageoire. Les fulcres frangeants sont, eux aussi, très longs et, partant, peu nombreux (de l'ordre de cinq ou six aux nageoires dorsale et anale). Les fulcres frangeants semblent moins nombreux et plus allongés chez les individus juvéniles. La première paire de fulcres basaux est précédée d'une écaille impaire qui prolonge les écailles faitières des profils dorsal et ventral. Le nombre de ces écailles impaires est élevé le long des lobes dorsal et ventral de la nageoire caudale. L'article basal est long, des traces d'anciennes segmentations transversales sont visibles dans l'épaisseur de cet article ; les articles suivants sont courts. Il y a au moins trois dichotomies successives chez l'adulte. Le premier rayon des nageoires dorsale et anale ainsi que le premier rayon des lobes, dorsal et ventral, de la nageoire caudale ne sont dichotomes qu'au plus une fois.

Ceinture scapulaire dermique et nageoire pectorale. Le posttemporal est une plaque triangulaire dépourvue de processus antérieur et ventral en direction de l'endocrâne. Il double le bord postérieur de l'extrascapulaire, se termine en pointe arrondie contre l'angle postero-latéral du pariétal et est donc largement séparé de son symétrique par les premières écailles du corps. Il existe une zone d'articulation qui s'appuie sur une cupule du bord antéro-dorsal du supracleithrum (Fig. 5), elle est suivie d'une profonde encoche qui entaille le bord inférieur de l'os. Une telle disposition est visible sur le *Lepidotes* sp. figuré par Thies (1997 : fig. 7), mais les rapports avec les os avoisinants sont différents le posttemporal s'appuyant sur l'opercule et le supracleithrum. Des pores de la

portion céphalique de la ligne latérale sont visibles le long du bord ventral de l'os. Le supra-cleithrum ne présente rien de particulier exception faite de la cupule articulaire pour le posttemporal (Fig. 5). Le cleithrum a une forme de croissant. La branche verticale, courte et étroite, est partiellement éliminée de la couverture externe par deux grandes plaques postcleithrales. La branche horizontale, plus élargie, est visible en arrière du sousopercule, de l'interopercule et des rayons branchiostèges.

Les nageoires pectorales sont grandes, atteignant presque le niveau des pelviennes. Elles sont formées d'approximativement 10 lépidotriches précédés de deux ou trois fulcres basaux et de fulcres frangeants.

Nageoires pelvienne, dorsale, anale et caudale.

Les nageoires pelviennes sont beaucoup moins développées que les pectorales en longueur et en nombre de lépidotriches. La base du bord d'attaque de la nageoire est formée d'une écaille impaire, de deux ou trois fulcres basilaires et de fulcres frangeants peu nombreux. On compte sept lépidotriches dont seul le premier n'est pas dichotome.

Les nageoires, dorsale et anale, sont triangulaires, plus élevées que longues. La nageoire dorsale compte trois fulcres basilaires et huit ou neuf lépidotriches, l'anale respectivement trois et sept ou huit.

La nageoire caudale est faiblement échancrée. Elle compte 15 rayons principaux, sept au lobe dorsal, huit au ventral. Ils sont précédés de fulcres basilaires, eux mêmes précédés par des écailles impaires prolongeant celles des profils dorsal et ventral.

Lepidotes aff. *microrhis*

Quelques rares spécimens présentent un corps très élevé (hauteur maximum représentant plus de 60 % de la longueur standard) et ceci indépendamment de leur l'âge. Compte tenu de l'excellent état de conservation de certains d'entre eux, ces différences ne peuvent être attribuées uniquement à des déformations dues à la fossilisation. Le nombre des écailles d'une même rangée transver-

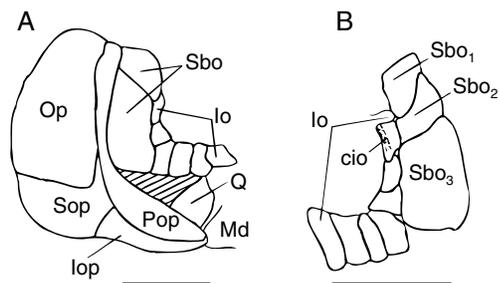


FIG. 6. — Détail de la joue ; **A**, *Lepidotes tanyrhis* n. sp. (ADR-0118) ; **B**, *Lepidotes microrhis* n. sp. (MCCM LH-16338). Abréviations : **cio**, canal infraorbitaire ; **lo**, infraorbital ; **lop**, interopercule ; **Md**, mandibule ; **Op**, opercule ; **Pop**, préopercule ; **Q**, carré ; **Sbo**, sousorbital ; **Sop**, sousopercule. Échelles : 1 cm.

sale reste sensiblement le même quel que soit le rapport de la hauteur maximum à la longueur standard. L'ensemble des caractères crâniens restant par ailleurs comparables, ces spécimens ont été rapprochés avec doute de *L. microrhis* n. sp. malgré les différences observées sur la forme du corps.

Lepidotes tanyrhis n. sp.

HOLOTYPE. — MCCM LH-7410.

ÉTYMOLOGIE. — Du grec, *tanuo* : être étendu ou allongé ; et *rhis* : nez, allusion au museau long.

LOCALITÉ TYPE. — Las Hoyas, Province de Cuenca, Espagne.

NIVEAU TYPE. — Formation « Calizas de la Huérguina », Barrémien supérieur.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MCCM LH-R 373a-b, ADR-0118.

DIAGNOSE. — Semionotidae de petites dimensions ne dépassant pas 160 mm de longueur standard, frontal trois fois plus long que le pariétal, pariétaux droit et gauche subégaux, pariétal traversé par la commissure extrascapulaire, anneau circumorbitaire complet fermé en avant de l'œil, trois infraorbitaux en avant de la jonction entre supra- et infraorbitaux, infraorbitaux situés à l'angle postéro-inférieur de l'orbite à peine allongés vers l'arrière en direction du préopercule, présence d'une lacune osseuse entre infraorbitaux et branche horizontale du préopercule, deux sous-orbitaux, museau allongé, articulation quadrato-mandibulaire sous le milieu de l'orbite, processus

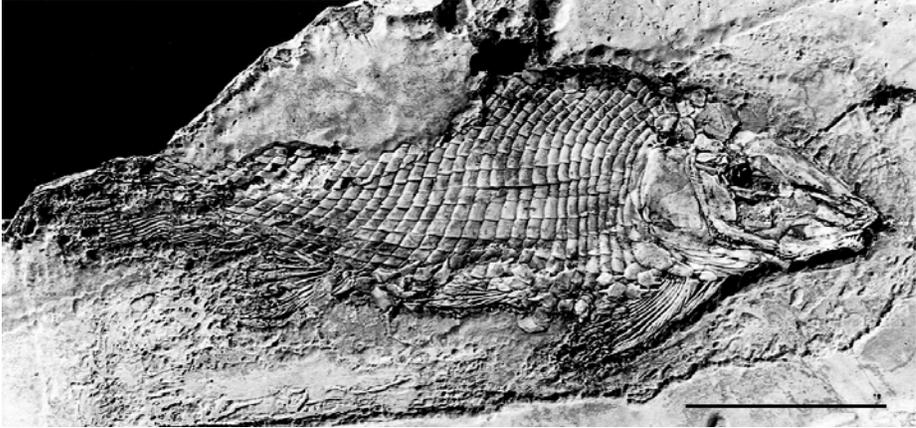


Fig. 7. — *Lepidotus tanyrhis* n. sp., corps, holotype (MCCM LH-7410). Échelle : 2 cm.

coronoïde élevé, moins haut que la longueur de la mandibule, pas de dents broyeuses, écailles dorsales faitières dépourvues d'épine postérieure, fulcres basaux et fulcres frangeants bien développés sur toutes les nageoires, os dermiques du crâne et écailles lisses, bord libre des écailles antérieures du tronc dentelé, 30-31 rangées transversales d'écailles, sept ou huit en avant de la pelvienne, 22/23 en avant de la dorsale, 17/18 en avant de l'anale.

DESCRIPTION

L. tanyrhis n. sp. (Fig. 7) est très proche de *L. microrhis* n. sp. et s'en distingue par son museau allongé et la disposition des os de la joue. Seuls les caractères soit justifiant ce rapprochement, soit distinctifs seront examinés ici. Compte tenu du nombre restreint de spécimens découverts jusqu'ici, un certain nombre de dispositions nous sont inconnues.

Caractères partagés

Le pariétal est immédiatement suivi par les premières écailles du corps. Il existe un extrascapulaire indépendant situé au coin postéro-latéral du toit crânien, traversé par la portion céphalique de la ligne latérale qui suit le bord externe de l'os et par les pores de la commissure extrascapulaire qui longent son bord postérieur en direction du pariétal. Bien que les pores de la commissure extrascapulaire n'aient pas été observés sur le pariétal, la disposition des pores sur l'extrascapulaire latéral et

l'absence d'un ou de plusieurs extrascapulaires médians montrent que cette région est comparable à celle de *L. microrhis* n. sp.

Le posttemporal présente une zone d'articulation avec une cupule du supratemporal suivie d'une encoche du bord inférieur de l'os (Figs 8 ; 9).

Les plaques sousorbitaires sont au nombre de deux. Elles sont alignées l'une en dessous de l'autre et présentent la même extension chez les deux espèces du Montsec, caractère partagé également avec les autres *Lepidotus* pourvus de deux plaques sousorbitaires seulement.

La symphyse mandibulaire est relativement peu élevée.

Le maxillaire est édenté.

Il n'y a pas de dents broyeuses (caractère demandant à être confirmé).

Caractères distinctifs

Le museau est allongé. La distance préorbitaire est sensiblement égale au double du diamètre de l'orbite et aux 2/5 de la longueur de la tête. Par rapport à ce que l'on observe chez *L. microrhis* n. sp., l'allongement du museau est dû en partie à un accroissement du nombre des infraorbitaux mais également à un allongement antéro-postérieur de ces éléments. Corrélativement les proportions des divers éléments du toit crânien changent, telles que l'allongement des frontaux, les proportions relatives du frontal et du pariétal, l'allongement



FIG. 8. — *Lepidotes tanyrhis* n. sp., crâne en vue latérale, holotype (MCCM LH-7410). Échelle : 1 cm.

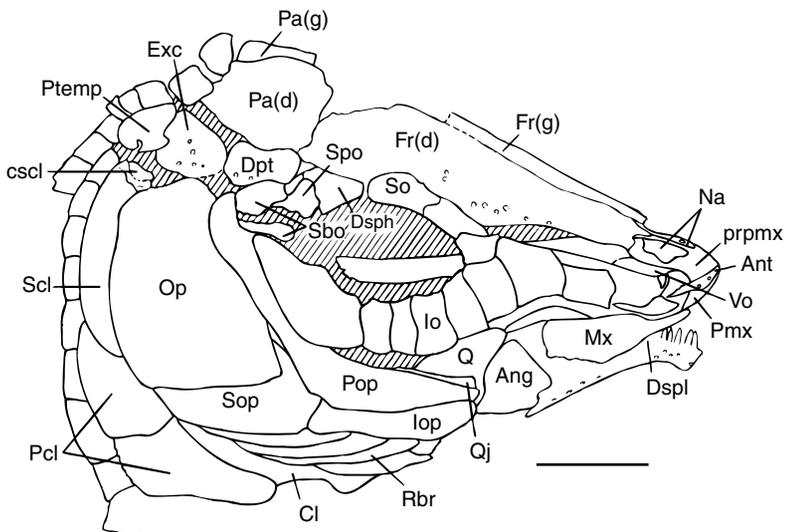


FIG. 9. — *Lepidotes tanyrhis* n. sp., schéma interprétatif du crâne en vue latérale, holotype (MCCM LH-7410). Abréviations : **Ang**, angulaire ; **Ant**, antorbital ; **Cl**, cleithrum ; **Dpt**, dermoptéroïque ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Dspl**, dentalosplénial ; **cscl**, cupule du supracléithrum ; **Exc**, extrascapulaire ; **Fr**, frontal ; **Io**, infraorbital ; **Iop**, interopercule ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pa**, pariétal ; **Pcl**, postcléithrum ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **prpmx**, processus ascendant du prémaxillaire ; **Ptemp**, posttemporal ; **Q**, carré ; **Qj**, quadratojugal ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Sbo**, sousorbital ; **Scl**, supracléithrum ; **So**, supraorbital ; **Sop**, sousopercule ; **Spo**, sphénotique ; **Vo**, vomer ; (d), droit ; (g), gauche. Échelle : 1 cm.

et la forme de la mandibule. L'allongement du museau est exceptionnel chez les *Lepidotes* et se retrouve uniquement chez *L. xinjinensis* (Su 1983) et, à un moindre degré, chez *L. lennieri* Sauvage, 1892 (Wenz 1968).

Les infraorbitaux situés à l'angle postéro-inférieur de l'orbite sont allongés vers l'arrière mais n'atteignent pas le bord antérieur du préopercule, ménageant ainsi une lacune d'ossification dans la couverture dermique des os de la joue qui permet d'observer le carré et le métaptérygoïde (Figs 6A ; 9). Une telle disposition n'est observée que chez les *Lepidotes* pourvus de deux sousorbitaux seulement et chez *L. lennieri* qui présente cinq sousorbitaux et un préopercule à branche horizontale relativement courte (Wenz 1968).

Le nombre de rangées transversales d'écaillés est un peu plus élevé que chez *L. microrhis* n. sp., 30/31 contre 27/28.

Les écaillés de la région abdominale du tronc présentent un bord postérieur dentelé.

REMARQUE SUR LES *LEPIDOTES* DU MONTSEC (PROVINCE DE LÉRIDA, ESPAGNE)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Lepidotes ilergetis* : MGB 525 (holotype), MGB 6021, MGB 605+30362. *Lepidotes* sp. : MGB 523, 524, 30361, 30363, 589, 590, 591, 592/600, 30366.2.

Le genre *Lepidotes* est également présent au Montsec, gisement daté classiquement du Berrisien-Valanginien (Peybernès & Oertli 1972 ; Brenner *et al.* 1974) et présentant de nombreux éléments communs avec Las Hoyas (Poyato-Ariza & Wenz 1995 ; Wenz & Poyato-Ariza 1995). Récemment Martín-Closas & López-Morón (1995) ont suggéré un âge Hauterivien supérieur-Barrémien inférieur après étude des charophytes de sorte que le laps de temps séparant les deux gisements est aujourd'hui beaucoup plus restreint. Sauvage (1903 : pl. 1, fig. 3) a créé une nouvelle espèce de *Lepidotes*, *L. ilergetis*, pour un spécimen incomplet qu'il rapproche de *L. notopterus*. Dans le même article, l'auteur signale un autre

Lepidotes (Sauvage 1903 : pl. 3, fig. 1), sans détermination spécifique, qu'il rapproche du *L. itieri* Thiollière, 1873 créé pour un spécimen provenant des environs de Pierre-Châtel (Ain, France) et connu par une tête incomplète et quelques écaillés de la région antérieure du tronc. Gómez-Alba (1997) recense les spécimens du Museu de Geologia de Barcelona qu'il attribue à *L. ilergetis* ou qu'il laisse sans détermination spécifique compte tenu de leur mauvais état de conservation. Les rares *Lepidotes* du Montsec conservés dans d'autres institutions et collections privées sont trop incomplets pour être interprétés. Contrairement à ceux de Las Hoyas, les spécimens du Montsec sont à la fois rares, fragmentaires et mal conservés. Ils sont tous de plus grandes dimensions que ceux de Las Hoyas, la longueur de la tête étant comprise entre 50 mm (MGB 30361) et 150 mm (MGB 524).

LEPIDOTES ILERGETIS

Le type (MGB 525, figuré à l'envers par Sauvage [1903 : pl. 1, fig. 3]) comprend le corps, conservé sous forme osseuse, et l'empreinte du contour de la tête. Cette dernière est courte, représentant approximativement 30 % de la longueur standard. Le museau est court et obtus. Le corps est élevé, la hauteur maximum correspondant à 56 % de la longueur standard. Le profil dorsal est arrondi et forme une sorte de bosse en avant de la nageoire dorsale qui est située sur le bord déclive du dos. Les écaillés sont lisses avec un bord postérieur rectiligne. Il existe 33/34 rangées transversales d'écaillés jusqu'à l'inversion de la caudale. Le nombre d'écaillés d'une rangée transversale compté au niveau le plus élevé du corps atteint un total d'au moins 24, 10 au-dessus et 13 en dessous de la ligne latérale. La formule ptérygienne s'établit comme suit :

$$\frac{23}{6} \quad 34 \quad 29$$

D'après la forme élevée du corps et la formule ptérygienne, deux autres spécimens peuvent être identifiés à *Lepidotes ilergetis*. Les os dermiques du crâne sont dépourvus d'ornementation. Ils présentent tous les deux plaques sousorbi-

tales seulement et au moins deux (MGB 6021) ou quatre (MGB 605+30362, Fig. 10) infraorbitaux allongés vers l'arrière et vers le bas jusqu'à la branche horizontale du préopercule ou fusionnés aux plaques sousorbitaires inférieures ce qui interdit tout rapprochement avec *L. notopterus* ou *L. itieri* comme suggéré par Sauvage (1903). Ces infraorbitaux sont beaucoup plus longs que larges. La présence de deux paires d'extrascapulaires est probable chez MGB 605+30362 mais demande à être confirmée.

LEPIDOTES SP.

Un spécimen (MGB 30361), rapporté à *L. ilergetis* par Viohl (1989) et Gómez-Alba (1997), présente des os dermiques du crâne (opercule, infraorbitaux) ornements de gros tubercules denses. Le corps est fusiforme et la formule ptérygienne différente de celle de *L. ilergetis*. On compte environ cinq écailles au-dessus de la ligne latérale et au plus huit en dessous contre respectivement 10 et 13 chez *L. ilergetis*. La formule ptérygienne s'établit comme suit :

$$\begin{array}{r} 21/22 \\ \hline ? \quad 16/17 \quad 26/27 \end{array} \quad 29/30$$

REMARQUES

Deux spécimens ne peuvent être identifiés à aucun des *Lepidotes* cités ci-dessus. La présence de deux paires d'extrascapulaires jointives sur la ligne médio-dorsale du crâne est certaine chez MGB 30363 et MGB 524, en revanche rien n'autorise à considérer ces spécimens comme des *L. ilergetis*. MGB 524 est caractérisé par la présence d'infraorbitaux qui n'atteignent pas le préopercule et celle d'une large lacune osseuse dans la couverture dermiques des os de la joue entre infraorbitaux et préopercule.

Les autres spécimens conservés au Museu de Geologia de Barcelona, y compris celui figuré par Sauvage (1903 : pl 3, fig. 1) (MGB 523), sont trop fragmentaires ou trop mal conservés pour être identifiés spécifiquement (MGB 523, 589, 590, 591, 592, 600, 30366.2).

En résumé, il existe au moins deux, et plus probablement trois, *Lepidotes* au Montsec, ils sont tous

de plus grandes dimensions que ceux de Las Hoyas.

L. ilergetis est proche de *L. microrhis* n. sp. par : 1) l'absence d'ornementation des os de la joue ; 2) la disposition, la forme et le nombre des sousorbitaux ; et 3) l'allongement postérieur des infraorbitaux jusqu'au préopercule, ce dernier caractère partagé par eux seuls.

L. ilergetis se distingue de *L. microrhis* n. sp. par la forme du corps et sa formule ptérygienne.

L. ilergetis se distingue du *Lepidotes* sp. (MGB 3061) par l'absence d'ornementation des os dermiques du crâne et du *Lepidotes* sp. (MGB 524) par la forme et l'extension des infraorbitaux situés au coin postéro-inférieur de l'orbite et la présence d'une lacune osseuse entre eux et le préopercule.

Les données sur la région extrascapulaire sont trop incomplètes pour être prises en compte dans les comparaisons entre espèces. La présence de deux paires d'extrascapulaires indépendantes en arrière du pariétal est probable chez *L. ilergetis*, certaine chez l'une des deux espèces non identifiées spécifiquement, et inconnue chez l'autre.

Au Montsec, les *Lepidotes* sont rares, apparemment diversifiés (une à trois espèces), et connus uniquement par des spécimens non seulement adultes mais également de grandes dimensions, conformes à celles que l'on connaît chez la plupart des espèces. La proportion des *Lepidotes* répertoriés dans les collections publiques et privées ou recueillis au cours des fouilles conduites durant ces 20 dernières années confirme la rareté de *Lepidotes* dans le gisement ainsi que l'absence de formes juvéniles, formes qui ont été largement recueillies lorsqu'il s'agit d'autres genres du même gisement (i.e. *Notagogus*, l'ensemble des petits téléostéens basaux). Le cas de *Lepidotes* de Las Hoyas est différent sur les deux points suivants : 1) la richesse en individus y est beaucoup plus élevée ; et 2) la présence de juvéniles et d'une série de croissance bien échantillonnée entre les formes jeunes et adultes y est connue. Las Hoyas et le Montsec présentent en commun un certain nombre de taxons, de rang générique ou spécifique (i.e. *Notagogus ferreri*, *Rubiesichthys gregalis*, *Amiopsis woodwardi*). *Lepidotes* est un exemple d'une forme présente dans les deux gisements avec des espèces différentes.

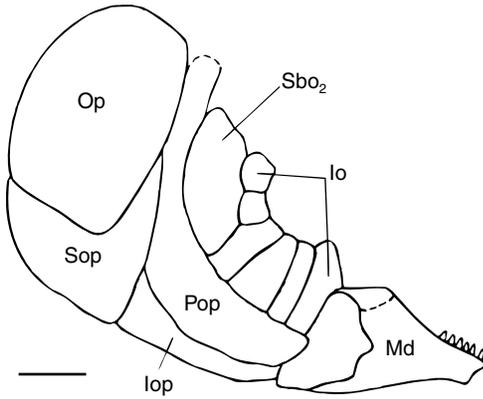


FIG. 10. — *Lepidotus ilergetis* Sauvage, 1903, détail de la joue (MGB 605+30362). Abréviations : lo, infraorbital ; lop, interopercule ; Md, mandibule ; Op, opercule ; Pop, préopercule ; Sbo, sousorbital ; Sop, sousopercule. Échelle : 1 cm.

DISCUSSION

Lepidotus est représenté par un grand nombre d'espèces dont seule une révision d'ensemble du genre permettrait de tester la validité. Woodward (1895) liste 19 espèces dont la plupart sont encore aujourd'hui considérées comme valides et en cite 79 autres qu'il considère comme insuffisamment définies. Par la suite de nombreuses espèces seront redéfinies ou créées en Europe comme en Chine, en Inde, en Afrique et en Amérique du Sud, notamment au Brésil. Jain (1983) fut le premier à reconnaître des groupes d'espèces fondés sur la présence et la distribution d'un certain nombre de caractères tels que la présence de dents broyeuses ou le nombre et l'arrangement des sous orbitaux et à mettre en évidence la coexistence de certains d'entre eux chez des espèces qu'il considère comme affines.

Sauf indications contraires, les caractères traités ici concernent les deux *Lepidotus* de Las Hoyas, *L. microrhis* n. sp. et *L. tanyrhis* n. sp. Ces derniers appartiennent tous deux à un groupe de *Lepidotus* caractérisé par :

1) la commissure extrascapulaire qui traverse le pariétal, ce dernier étant immédiatement suivi par les premières écailles du corps. Il existe toutefois un extrascapulaire indépendant situé au coin postéro-latéral du toit crânien. Le nombre et l'ex-

tension des extrascapulaires ont été considérés comme des caractères diagnostiques des espèces de *Lepidotus*. La majorité d'entre elles (i.e. *L. elvensis*, *L. deccanensis*, *L. semiserratus* Agassiz, 1834, *L. lennieri*, *L. notopectus*, *L. tendaguruensis*, *L. xinjinensis*) présente une seule paire jointive sur la ligne médiodorsale du crâne ou, éventuellement, séparée par un petit extrascapulaire médian (*L. toombsi* Jain & Robinson, 1963). Un nombre plus restreint d'espèces possède plusieurs paires, deux chez *L. maximus*, *L. roxoi* et *L. souzai* Woodward, 1908, trois chez *L. laevis* et quatre chez *L. mantelli* et le *Lepidotus* sp. décrit par Thies (1997) dans le Kimméridgien supérieur de Schamhaupten (Solnhofener Plattenkalk, Bavière). Un petit extrascapulaire médian existe chez *L. latifrons* séparant deux paires d'extrascapulaires. Parmi les *Lepidotus*, une commissure extrascapulaire traversant le pariétal n'a été décrite que chez *L. gloriae* (Thies 1989a), l'état de conservation du toit crânien ne permettant pas de se prononcer sur la présence d'un extrascapulaire latéral indépendant. La fusion, totale ou partielle, des os de la série extrascapulaire avec les pariétaux présente chez *L. gloriae*, *L. microrhis* n. sp. et *L. tanyrhis* n. sp. n'est pas l'apanage des seuls Semionotidae mais se retrouve chez de nombreux pycnodontes tels *Ocloedus subdiscus*, *Apomesodon surgens* Poyato-Ariza & Wenz, 2002, *Proscinetes* Gistel, 1848, *Macromesodon* Blake, 1905 (caractère 18 de Poyato-Ariza & Wenz 2002) ou chez *Spratticeps gaultinus* Patterson, 1970 et d'une façon plus générale les Clupéomorphes (Grande 1985) ;

2) la présence de seulement deux plaques sous orbitales, caractère relevé chez un nombre restreint de *Lepidotus* : *L. minor* (Woodward 1916), *L. xinjinensis* (Su 1983), *L. tendaguruensis* (Arratia & Schultze 1999) et *L. ilergetis* (Fig. 10). Dans ce groupe d'espèces, non seulement le nombre de plaques mais aussi la forme et l'extension relative de chacune d'entre elles sont comparables : grande plaque en arrière de l'orbite (sousorbital inférieur, Sbo₂), surmontée d'une petite plaque ovoïde au coin postéro-supérieur de l'orbite (sousorbital supérieur, Sbo₁), unies entre elles par une suture oblique. Olsen & McCune

(1991) ont admis la présence d'une plaque sous-orbitaire unique chez *L. minor* et l'ont considéré comme un *Semionotus*, position qui, à la suite de Thies (1989a) et d'observations personnelles, n'a pas été retenue ici.

Les deux sousorbitaux sont disposés verticalement l'un au-dessous de l'autre. La plupart des espèces de *Lepidotes* et *Araripelepidotes temnurus* sont caractérisées par la présence d'une rangée unique de sousorbitaux quel que soit le nombre d'éléments qui la constitue (deux à sept). *L. maximus* et *L. latifrons* comptent un certain nombre de plaques sousorbitaires dédoublées, ce qui altère la régularité de la rangée sousorbitaire. *L. roxoi* et *L. souzai* sont eux caractérisés par la présence d'une mosaïque de petites plaques sous-orbitaires. Cette fragmentation des sousorbitaux est connue également chez *Pliodetes* (Wenz 1999) ;

3) la présence d'un maxillaire édenté, signalée uniquement chez *L. alagoensis* (Gallo, 2000) dans l'état actuel de nos connaissances ;

4) la présence d'un vomer impair. L'état de ce caractère est inconnu chez la grande majorité des *Lepidotes* et seules de nouvelles découvertes permettront d'en analyser la portée. Dans l'état actuel de nos connaissances, un vomer impair semble corrélé à la présence de dents broyeuses ;

5) l'absence de dents broyeuses internes et, à plus fortes raisons, marginales. Cette absence de dents broyeuses serait liée à une symphyse mandibulaire peu élevée. Elle est connue chez *L. elvensis*, *L. deccanensis*, *L. tendaguruensis* et *L. gloriae* et à un moindre degré, selon Jain (1983), chez *L. semiserratus*, *L. bernissartensis* Traquair, 1910 et *L. latifrons*.

L. microrhis n. sp. est, avec *L. ilergetis*, le seul *Lepidotes* dont les infraorbitaux situés au coin postéro-ventral de l'orbite s'étendent vers l'arrière jusqu'à atteindre le préopercule couvrant ainsi l'espace normalement occupé par des sousorbitaux. Une telle disposition est connue chez le Semionotidae *Araripelepidotes* (Maisey 1991). Chez *L. microrhis* n. sp. deux, exceptionnellement trois infraorbitaux atteignent le préopercule tandis qu'une seule plaque l'atteint chez

Araripelepidotes et au moins quatre chez *L. ilergetis*. Chez *L. tanyrhis* n. sp., les infraorbitaux n'atteignent pas le préopercule et il existe une lacune osseuse à la place des plaques sousorbitaires qui doublent les infraorbitaux chez la majorité des *Lepidotes*. Une tendance à une extension postérieure des infraorbitaux, ceux-ci restant séparés du préopercule par une lacune osseuse, est amorcée chez *L. tendaguruensis* (Arratia & Schultz 1999) qui la considère comme une autapomorphie de l'espèce.

CONCLUSION

L'ichthyofaune de Las Hoyas s'est enrichie de deux nouveaux taxons : *Lepidotes microrhis* n. sp. et *Lepidotes tanyrhis* n. sp. Le premier est connu par de nombreux spécimens, juvéniles et adultes, le second par de très rares adultes seulement.

Les *Lepidotes* de Las Hoyas possèdent en commun : 1) la présence de deux plaques sousorbitaires seulement ; 2) le trajet de la commissure extrascapulaire qui passe dans les pariétaux ce qui implique une fusion du pariétal et d'une partie des os de la série extrascapulaire tandis qu'il existe un extrascapulaire indépendant occupant le coin postéro-latéral du toit crânien ; 3) la présence d'un maxillaire édenté ; et 4) l'absence de dents broyeuses.

L. microrhis n. sp. est pour l'instant le seul *Lepidotes*, avec *L. ilergetis* du Crétacé inférieur du Montsec, dont les infraorbitaux situés au coin postéro-inférieur de l'orbite s'étendent vers l'arrière jusqu'à atteindre le préopercule. Cette disposition n'est connue que chez *Araripelepidotes*, elle n'est que partiellement ébauchée chez *L. tendaguruensis* et *L. tanyrhis* n. sp.

La faune ichthyologique des deux gisements espagnols de Las Hoyas et du Montsec, datés respectivement du Barrémien et de l'Hauterivien supérieur-Barrémien inférieur, présente de nombreuses espèces communes ainsi que, plus rarement, des genres et/ou des espèces propres à l'un ou l'autre gisement. *Lepidotes* est un nouvel exemple d'un genre commun représenté par des espèces propres à chaque gisement. La différence

entre Las Hoyas et le Montsec est accentuée par l'apparente diversité et la rareté des *Lepidotes* au Montsec, leur relative abondance à Las Hoyas.

Remerciements

Je tiens à remercier J. L. Sanz et J. Gómez-Alba pour l'accès aux collections de Madrid et de Barcelone, ainsi que pour le prêt des spécimens de Las Hoyas étudiés ici, A. Diaz Romeral pour l'accueil qu'il m'a réservé lors de l'étude de sa collection personnelle, F. Ortega pour les superbes préparations à l'acide des spécimens, H. Lavina et F. Pilard pour la réalisation des dessins, P. Loubry et D. Serrette pour celle des photographies et enfin G. Arratia (Museum für Naturkunde, Berlin) et L. Taverne (Université libre de Bruxelles) pour l'utile relecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ARRATIA G. & SCHULTZE H. P. 1999. — Semionotiform fish from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, geowissenschaftliche Reihe* 2: 135-153.
- BRENNER P., GELDMACHER W. & SCHROEDER R. 1974. — Ostrakoder und Alter der Plattenkalke von Rubies (Sierra de Montsec, Prov. Lérida, NE-Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 9: 513-524.
- DIÉGUEZ C., MARTÍN-CLOSAS C., MELÉNDEZ N., RODRIGUEZ-LAZÁRO J. & TRINÇAO P. 1995. — Biostratigraphy, in MELÉNDEZ N. (ed.), Las Hoyas. A lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain, in *1st International Symposium on Lithographic Limestones. Field Trip Guide Book*. Ediciones Universidad Complutense de Madrid, Madrid: 77-79.
- FREGENAL-MARTÍNEZ M. A. 1995. — El sistema lacustre de Las Hoyas (Cretácico inferior, Serranía de Cuenca): Estratigrafía y sedimentología. *Publicaciones de la Excelentísima, Diputación provincial de Cuenca, Serie Paleontología* 1: 1-181.
- FREGENAL-MARTÍNEZ M. A. & MELÉNDEZ N. 1994. — Sedimentological analysis of the Lower Cretaceous lithographic limestones of the "Las Hoyas" fossil site (Serranía de Cuenca, Iberian Range, Spain). *Geobios Mémoire Spécial* 16: 185-193.
- FREGENAL-MARTÍNEZ M. A. & MELÉNDEZ N. 1995a. — Geological setting, in MELÉNDEZ N. (ed.), Las Hoyas. A lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain, in *1st International Symposium on Lithographic Limestones. Field Trip Guide Book*. Ediciones Universidad Complutense de Madrid, Madrid: 1-10.
- FREGENAL-MARTÍNEZ M. A. & MELÉNDEZ N. 1995b. — Paleotectonic controls of the origin of the Las Hoyas fossil site (Serranía de Cuenca, Spain), in MELÉNDEZ N. (ed.), *1st International Symposium on Lithographic Limestones. Extended Abstracts*. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid, Madrid: 71-74.
- FREGENAL-MARTÍNEZ M. A. & MELÉNDEZ N. 1995c. — Autocyclic rhythms in the carbonate lacustrine laminites of the Las Hoyas Sub-basin (Lower Cretaceous, Serranía de Cuenca, Central Spain). *Abstracts First International Limno-geological Congress, Copenhagen*: 39.
- GALLO V. 2000. — First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Sec Formation, early Aptian of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, n.s. Geologia* 51: 1-14.
- GRANDE L. 1985. — Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 181, 2: 231-372.
- GÓMEZ-ALBA RUIZ J. 1997. — Catálogo razonado de los vertebrados fósiles de España del Museo de Geología de Barcelona (1882-1982). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 6: 1-296.
- JAIN S. L. 1983. — A review of the genus *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes) with special reference to the species from Kota formation (Lower Jurassic), India. *Journal of the Paleontological Society of India* 28: 7-42.
- JAIN S. L. & ROBINSON P. L. 1963. — Some new specimens of the fossil fish *Lepidotes* from the English Upper Jurassic. *Proceedings of the Zoological Society of London* 141 (1): 119-135.
- KRIWET J., POYATO-ARIZA F. J. & WENZ S. 1999. — A revision of the pycnodontid fish *Coelodus subdiscus* Wenz 1989, from the Early Cretaceous of Montsec (Lleida, Spain). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 8: 33-65.
- MAISEY J. G. 1991. — *Araripelepidotes* Silva Santos, 1985, in MAISEY J. (ed.), *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. T.F.H. publications, Inc., Neptune City, New Jersey: 117-123.
- MARTÍN-CLOSAS C. & LÓPEZ-MORÓN N. 1995. — The Charophyte flora, in MARTÍNEZ-DELCLÓS X. (ed.), *1st International Symposium on Lithographic Limestones. Montsec & Montral-Alcover, two Konservat-Lagerstätten. Catalonia, Spain. Field Trip Guide Book*. Editorial Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida: 29-30.
- OLSEN P. E. & MCCUNE A. M. 1991. — Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark supergroup of

- Eastern North America with comments on the Family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (3): 269-292.
- ORTEGA F., SANZ J. L., BARBADILLO L. J., BUSCALIONI A. D., DIÉGUEZ C., EVANS S. E., FREGENAL-MARTÍNEZ M. A., FUENTE M. DE LA, MADERO J., MELÉNDEZ N., MORATALLA J. J., PÉREZ-MORENO B., PINARDO-MOYA E., POYATO-ARIZA F. J., RODRÍGUEZ-LÁZARO J., SANCHIZ B. & WENZ S. 1999. — El Yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca): Un Konservat-Lagerstätte del Cretácico inferior, in AGUIRRE E. & RÁBANO I. (eds), *Patrimonio Histórico, Arqueología*. Castilla-La Mancha, Toledo: 195-216.
- PATTERSON C. 1970. — A clupeomorph fish from the Gault (Lower Cretaceous). *Zoological Journal of the Linnean Society* 49 (3): 161-182.
- PEYBERNÈS B. & OERTLI H. 1972. — La série du passage du Jurassique au Crétacé dans le Bassin sud-pyrénéen (Espagne). *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences sér. D*, 274: 3348-3351.
- POYATO-ARIZA F. J., TALBOT M. R., FREGENAL-MARTÍNEZ M. A., MELÉNDEZ N. & WENZ S. 1998. — First isotopic and multidisciplinary evidence for nonmarine coelacanths and pycnodontiform fishes: Palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*: 65-84.
- POYATO-ARIZA F. J. & WENZ S. 1995. — Ichthyofauna, in MELÉNDEZ N. (ed.), Las Hoyas. A lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain, in *11th International Symposium on Lithographic Limestones. Field Trip Guide Book*. Ediciones Universidad Complutense de Madrid, Madrid: 43-50.
- POYATO-ARIZA F. J. & WENZ S. 2002. — A new insight on pycnodontiform fishes. *Geodiversitas* 24 (1): 139-248.
- SANZ J. L., WENZ S., YEBENES A., ESTES R., MARTÍNEZ-DELCLÓS X., JIMÉNEZ-FUENTES E., DIÉGUEZ C., BUSCALIONI A. D., BARBADILLO L. J. & VIA L. 1988. — An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil site (Cuenca, Spain). *Geobios* 21 (5): 611-635.
- SAUVAGE H. E. 1903. — Notice sur les poissons du calcaire lithographique de la Province de Lérida (Espagne). *Memorias de la real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* IV (35): 19-32.
- SU D.-Z. 1983. — Note on a new *Lepidotes* from the Cretaceous of Sichuan. *Vertebrata Palasiatica* 21 (3): 177-189 (in Chinese with English abstract).
- TALBOT M. R., MELÉNDEZ N. & FREGENAL-MARTÍNEZ M. A. 1995. — The waters of the Las Hoyas lake: Sources and limnological characteristics, in MELÉNDEZ N. (ed.), Las Hoyas. A lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain, in *11th International Symposium on Lithographic Limestones. Field Trip Guide Book*. Ediciones Universidad Complutense de Madrid, Madrid: 11-16.
- THIES D. 1989a. — *Lepidotes glorioae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (1): 18-40.
- THIES D. 1989b. — Sinneslinien bei dem Knochenfish *Lepidotes elvensis* (Blainville, 1818) (Actinopterygii, †Semionotiformes) aus dem Oberlias (Unter-Toarcium) von Grimmen in der DDR. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1989 (11): 692-704.
- THIES D. 1997. — Ein *Lepidotes* (Actinopterygii, †Semionotiformes) aus den Plattenkalcken (Oberjura, oberes Kimmeridgium) bei Schamhaupten (Süddeutschland). *Archaeopteryx* 15: 11-26.
- THIOLLIÈRE V. (1873). — *Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Seconde livraison, revue et annotée par M. Paul Gervais*. H. Georg, Lyon: 7-26.
- VIOHL G. 1989. — Die Plattenkalke der Sierra de Montsec (Katalonien) — eine bedeutsame Fossilagerstätte. *Archaeopteryx* 7: 13-29.
- WENZ S. 1968. — Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. *Cahiers de Paléontologie*, 276 p.
- WENZ S. 1999. — *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov., sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): Phylogenetic comments, in ARRATIA G. & SCHULTZE H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes 2. Systematics and Fossil Record*. Dr. Pfeil, München: 107-120.
- WENZ S. & POYATO-ARIZA F. J. 1995. — Fishes, in MARTÍNEZ-DELCLÓS X. (ed.), *Montsec and Montral-Alcover, two Konservat-Lagerstätten. Catalonia, Spain*. Editorial Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida: 47-53.
- WILEY E. O. 1976. — *The Phylogeny and Biogeography of Fossil and Recent Gars (Actinopterygii: Lepisosteidae)*. University of Kansas, Lawrence, Miscellaneous publication 64, 111 p.
- WOODWARD A. S. 1895. — *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*. Part III. Trustees of the British Museum of Natural History, London, XLII + 544 p.
- WOODWARD A. S. 1916-1919. — The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. *Palaeontographical Society (monography)* 1916: 1-48.

Soumis le 18 avril 2002 ;
accepté le 7 octobre 2002.