

I Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 69	30 S.	Stuttgart, 1. 4. 1981
----------------------------	--------	--------	-------	-----------------------

Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain

The Dipnoans and Actinistians of the continental Upper Triassic of Morocco

Par Michel Martin, Ludwigsburg

Avec 1 planche et 5 figures

Abstract

The Upper Triassic localities of the Argana valley (Western Atlas, Morocco) have yielded two new ceratodontids, *Arganodus atlantis* MARTIN 1979 and *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979.

A. atlantis is represented by an almost complete skull roof, tooth plates and isolated bones. The tooth plates are very similar to those of *C. dorotheae* CASE 1921 (Upper Triassic, Texas). *A. atlantis* could be phyletically related to *C. multicristatus* VOROBEVA 1968 (Lower Triassic, USSR) and to *C. tiguidiensis* TABASTE 1963 (Lower Cretaceous, Sahara).

Ceratodus arganensis has been erected for isolated dermal plates and tooth plates which are rather similar to those of *C. africanus* HAUG 1904 and *C. pectinatus* TABASTE 1963 (Lower Cretaceous, Sahara). The similarity between *A. atlantis* and *C. dorotheae* recalls that during the Upper Triassic no broad ocean separated Morocco from North America.

Résumé

Les gisements du Trias supérieur continental du couloir d' Argana (Atlas occidental, Maroc) ont livré deux nouveaux Cératodontidés, *Arganodus atlantis* MARTIN 1979 et *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979.

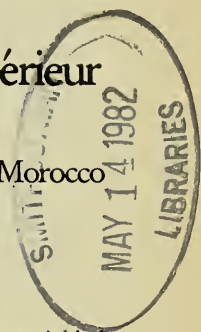
Arganodus atlantis est représenté par un toit crânien et des plaques dentaires et dermiques isolées. *A. atlantis* est très comparable par ses plaques dentaires à *C. dorotheae* CASE 1923 (Trias supérieur, Texas). Il paraît lié phylétiquement à *C. multicristatus* VOROBEVA 1968 (Trias inférieur, URSS) et *C. tiguidiensis* TABASTE 1963 (Crétacé inférieur, Sahara).

Ceratodus arganensis est représenté par des plaques dentaires et des os isolés. Il est voisin de *C. africanus* HAUG 1904 (Crétacé inférieur, Sahara) et de *C. pectinatus* TABASTE 1963 (Crétacé inférieur, Sahara). La ressemblance entre *A. atlantis* et *C. dorotheae* rappelle que le Maroc et l'Amérique du Nord n'étaient pas séparés par un océan largement ouvert au Trias supérieur.

Zusammenfassung

Aus der kontinentalen Ober-Trias des Argana-Tales (westl. Atlas, Marokko) werden Funde von Ceratodontiden (*Arganodus atlantis* MARTIN 1979 und *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979) sowie ein Coelacanthiden-Rest beschrieben.

Arganodus atlantis ist durch ein fast komplettes Schädeldach, Zahnplatten sowie isolierte Knochen repräsentiert. Die Art steht *C. dorotheae* CASE 1921 (Ober-Trias, Texas), *C. multicristatus* VOROBEVA 1968 (Unter-Trias, Sowjetunion) und *C. tiguidiensis* TABASTE 1963 (Unter-Kreide der Sahara) nahe. Die paläogeographische Bedeutung der engen Verwandtschaft mit der nordamerikanischen Art *C. dorotheae* wird diskutiert.



C. arganensis ist vertreten durch Zahnplatten (Typus) und isolierte Knochen. Die Zahnplatten sind ähnlich denen von *C. africanus* HAUG 1904 und *C. pectinatus* TABASTE 1963 (Unter-Kreide der Sahara).

Ein fragmentärer Unterkiefer eines Coelacanthiden, dessen Erhaltung eine nähere Bestimmung nicht zuließ, wird beschrieben.

Sommaire

1. Le cadre géologique et géographique
2. Les Dipneustes: I. *Arganodus atlantis* MARTIN 1979
 - 2.1. Le toit crânien
 - Les plaques dermiques
 - Les canaux sensoriels
 - La taille d'*Arganodus atlantis*
 - Comparaisons
 - 2.3. La mâchoire inférieure
 - Le préangulaire
 - Le splénial
 - Comparaison avec *Neoceratodus*
 - 2.3. Les autres restes osseux
 - 2.4. Les plaques dentaires
 - Comparaisons
3. Les Dipneustes: II. *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979
 - Description
 - Comparaisons
4. Conclusions sur les Dipneustes
5. Actinistien: Coelacanthidé indet.
6. Conclusions générales
7. Bibliographie

1. Le cadre géologique et géographique

Les Dipneustes et Actinistiens décrits ici proviennent de 3 gisements situés dans le »couloir permo-triasique« d'Argana Bigoudine formé en majorité de grès rouges. Cet ensemble constitue une dépression d'origine torrentielle séparant le Haut Atlas paléozoïque à l'Est des plateaux jurassiques et crétacés à l'Ouest. Le couloir est dirigé Nord-nord-est/Sud-sud-ouest et débouche brusquement sur la plaine de Sous (fig. 1).

Coupe de la base au sommet des formations permienes et triasiques à la hauteur d'Argana (DUTUIT 1976a):

Infra-Lias			discordance
	t8		
	t7	série supérieure	
Trias			
	t6		
			discordance
supé- rieur	t5*		
	t4	série intermédiaire	
	t3		
			discordance
(?) Permien	t2		
	t1	série inférieure	
			discordance
Paléozoïque certain			

* Grès et argiles silteuses qui ont livré les poissons.

La base de l'unité t5 a fourni les poissons. La faune de Vertébrés du t4 indique un âge Trias supérieur (DUTUIT 1976b). Le t3 n'est pas daté paléontologiquement. A propos de l'âge de la série inférieure règne l'incertitude. D'après la flore elle serait triasique, tandis que d'après la faune d'Amphibiens elle serait permienne. Tandis que la nature des crânes d'Amphibiens lépospondyles est certaine, la flore est mal conservée et la détermination est douteuse (DUTUIT 1976b). Bien qu'une persistance des Lépospondyles jusqu'au Trias soit possible il semble que cette série soit permienne.

Le matériel a été recueilli entre 1963 et 1968 par J. M. DUTUIT. Les Dipneustes ont déjà été brièvement décrits (MARTIN 1979b). J'utilise la terminologie de DUTUIT pour désigner les gisements du t5; sauf le gisement X, ils sont tous situés au Nord de Tizi n'Maâchou. Les poissons proviennent des gisements X, Xbis et XI. La plupart des restes de Dipneustes et l'angulaire d'Actinistien ont été fournis par les deux gisements X, distants de 150m environ. Le gisement XI a livré la faune la plus variée: une couche supérieure à poissons renferme des Dipneustes et des Actinoptérygiens; le niveau intermédiaire a fourni deux Dicynodontes, un petit Phytosaure et un Pseudosuchien. Un gros Dicynodonte provient du niveau inférieur.

Au contraire des Actinoptérygiens les restes des Dipneustes sont très bien conservés.

L'ensemble du matériel décrit ici est conservé à l'institut de Paléontologie (Museum national d'Histoire naturelle, Paris).



Fig. 1. Carte géologique du Haut Atlas occidental au 1/1000000e. 1: Cristallin; 2: Cambro-Silurien; 3: tufs volcaniques du Géorgien terminal; 4: Houiller; 5: Permo-Trias et basaltes sus-jacents; 6: Jurassique; 7: Crétacé; 8: Tertiaire; 9: Quaternaire; A: Agadir; B: Argana; C: Tizegadiouine; D: Aglalgal; E: Tizi n'Maâchou.

2. Les Dipneustes: I. *Arganodus atlantis* MARTIN 1979

»Sous classe« Dipnoi MULLER 1844
 Ordre Ceratodontiformes BERG 1940
 Famille Ceratodontidae GILL 1872
 Genre *Arganodus* MARTIN 1979

Arganodus atlantis MARTIN 1979

Pl. 1, a-f; fig. 2—4

*1979 *Arganodus atlantis* MARTIN, p. 89—91, fig. 1—3 [1979b].

1980 *Arganodus atlantis* MARTIN. — MARTIN, p. 5, 7, 10, pl. 1, fig. r [1980a].

Holotype: MARTIN 1979, fig. 1 et 2; Tal 303.

Locus typicus: couloir d'Argana (Maroc), gisement X (DUTUIT 1976a).

Stratum typicum: base des grès et argiles silteuses (t5).

Matériel: holotype (individu Tal 303, dermocrâne subcomplet, mandibule et plaques dentaires); individu Tal 304 (frontaux latéraux, rostrofrontal central, extrascapulaire, plaques dentaires supérieures et parasphénoïde); individu Tal 333 (plaques dentaires supérieures, rostrofrontal central et os circumorbitaire). Pièces isolées: frontal latéral Tal 324, 301, 302, 305, 306, 307; pariétal latéral Tal 319 et 320; pariétal central Tal 308 et 309; extrascapulaire Tal 318 et 331; os circumorbitaire Tal 311; parasphénoïde Tal 312; plaque dentaire supérieure Tal 317; splénial Tal 315 et 316; préangulaire Tal 313 et 314; ossification sclérotique Tal 321 et 322; cleithrum Tal 323; nageoire caudale Tal 336.

Diagnose: Dipneuste de dimensions comparables à celles de *Neoceratodus* et de *Tellerodus*. Toit crânien composé de 2 os impairs centraux et de 4 os pairs latéraux. Grand pariétal central plus long que large, rostrofrontal central aussi long que le précédent. Grand frontal latéral pourvu sur sa face interne d'un processus s'articulant avec le processus ascendants de la plaque dentaire supérieure. Extrascapulaire muni d'une longue expansion postérolatérale. Sillons sensoriels. Courbure du préangulaire plus prononcée que chez *Neoceratodus*. Plaques dentaires en forme de triangle rectangle. Crêtes tranchantes en éventail au nombre de 7 au moins. Parasphénoïde plus étroit antérieurement que chez *Tellerodus*.

2.1. Le toit crânien

Les plaques dermiques

Fig. 2,3

L'usage des différentes terminologies alphabétiques est délicat au delà du Dévonien supérieur par suite de la réduction de la mosaïque dermique. J'utiliserai donc la terminologie HOLMGREN & STENSIÖ telle qu'elle a été employée par LEHMAN (1959, 1966, 1975). Pour moi cette terminologie n'implique pas des homologies strictes mais situe des territoires osseux.

La description de la face externe est fondée sur le toit crânien de l'holotype Tal 303 et complétée par le pariétal central Tal 308 et l'extrascapulaire Tal 318. Toutes les pièces conservées proviennent de sujets dont la longueur atteignait 1 m. Ces os sont épais au moins de 4 mm à l'exception du rostrofrontal central qui n'excède pas 2 mm en épaisseur. A l'exception du frontal latéral Tal 324 qui porte quelques rides les plaques dermiques ne sont pas ornées.

Le toit crânien de *A. atlantis* était composé de 2 séries latérales paires et d'une série centrale impaire. Chacune de ces séries comprend 2 os: dans la série centrale et d'avant en arrière le rostrofrontal central (fig. 2, Rfr. C) et le pariétal central (fig. 2, Pa.C), dans la série intermédiaire le frontal latéral (fig. 2, Fr. L) et le pariétal latéral (fig. 2, Pa.L) et dans la série latérale le dermosphénotique (fig. 2, Dsph.) non observé mais nécessairement présent et l'extrascapulaire (fig. 2, Excp.).

Le rostrifrontal central (fig. 2) est large dans la région rostrale, il est plus étroit à l'arrière où un bec trapu s'encastre dans le pariétal central. La largeur maximum du rostrifrontal central est comprise une fois et demie dans sa longueur. Des stries convergent vers le centre de radiation, comme sur les autres os. Ce centre se trouve vers le $\frac{1}{4}$ antérieur de l'orbite. La suture entre les deux os centraux est située vers le bord postérieur de l'orbite, elle est perpendiculaire à l'axe longitudinal du crâne.

Le pariétal central (fig. 2, 3f) s'élargit jusqu'à son $\frac{1}{3}$ antérieur puis se rétrécit. La largeur maximum est située entre les deux triples points de contact pariétal central, rostrifrontal central et frontal latéral. Cette largeur maximum est comprise une fois et demie dans la longueur. Le centre de radiation est situé à mi-distance entre la largeur maximum et la commissure supratemporale (cmst) qui traverse l'os vers son $\frac{1}{3}$ postérieur. Les deux os centraux sont donc également développés et leurs proportions sont les mêmes.

Le grand axe et le bord orbitaire du frontal latéral (fig. 2, 3b) sont à peu près parallèles à l'axe du crâne, le bord antérieur de l'os se trouvant presque perpendiculaire à cette direction. Cet os est deux fois plus long que large. Le centre de radiation se trouve sur l'incurvation du canal supraorbitaire (soc) légèrement postérieur à l'orbite et près du bord mésial de l'os. Ordinairement la partie postérieure du frontal latéral forme une pointe en V. Le frontal latéral est aussi développé que les os centraux.

Le pariétal latéral (fig. 2, 3c) est large postérieurement et à peine plus long que large. Son axe longitudinal et son bord mésial sont parallèles à l'axe du crâne. Les sutures avec les os voisins sont rectilignes. Cet os s'étend moins loin vers l'arrière que le pariétal central et l'extrascapulaire. Le centre de radiation est situé sur la commissure supratemporale et est placé plus postérieurement que celui du pariétal central (fig. 2).

Le dermosphénotique n'est pas connu, il était de dimensions réduites. L'extrascapulaire (fig. 2, 3d) est composé d'une plaque antérieure et d'une expansion postérieure et latérale. L'axe de la plaque antérieure est oblique par rapport à l'axe du crâne. Cette plaque est plus longue que large. Le centre de radiation est situé au point de rencontre du canal infraorbitaire (ioc) et de la commissure supratemporale. Il est donc postérieur et latéral. Ce centre de radiation est aussi reculé que celui du pariétal latéral (fig. 2). Le bord latéral de la plaque antérieure s'affine en une mince lamelle. Chez *Neoceratodus* CASTELNAU (GUNTHER 1871) et chez *Sagenodus* OWEN (WATSON & GILL 1923) l'opercule s'étend jusque là. Cette lamelle doit correspondre à la lamelle d'articulation avec l'opercule.

La variation individuelle se manifeste surtout sur le frontal dont une dizaine d'exemplaires est connue. Le plus court mesure 75 mm et le plus long 95 mm; la variation de dimensions n'est pas négligeable mais la variation morphologique est plus nette encore. Sur les os Tal 304 la pointe postérieure se dédouble en W tandis que le bord antérieur, au lieu d'être perpendiculaire à l'axe du crâne, est nettement oblique ce qui confère une forme en pointe à l'avant de l'os.

La face interne des os est par, suite des recouvrements, légèrement différente de la face externe. Elle porte soit une surface de recouvrement qui déprime l'os (rostrifrontal central; extrascapulaire, fig. 3c) soit cette surface et une lamelle basale destinée à supporter les os voisins (pariétal central, fig. 3e et f; pariétal latéral, fig. 3g et h) soit enfin uniquement cette lamelle (frontal latéral, fig. 3b).

La face interne du toit crânien est intéressante par les reliefs du frontal latéral. La région orbitaire est limitée par une crête antérieure (fig. 3a, cra) qui se dirige antérieurement et latéralement et une crête postérieure (fig. 3a, crp) moins accusée qui est postérieure et latérale. Ces crêtes se réunissent à l'emplacement du centre de radiation d'où le processus articulaire (fig. 3a, pr) s'abaisse vers l'avant. L'extrémité

de ce processus est creusée d'une encoche (fig. 3a, i) où vient se loger le processus ascendant ptérygopalaire (pl. 1h, prpa) de la plaque dentaire supérieure. Chez *Neoceratodus* ce mode d'articulation existe mais le processus est plus antérieur (GUNTHER 1871). Chez *Gnathorbiza* COPE (BERMAN 1976) les deux processus sont simplement accolés l'un à l'autre. La crête antérieure porte un relief en croissant (fig. 3a, rc) sur lequel se fixaient les muscles moteurs de l'oeil. Les crêtes du frontal latéral devaient concourir à fixer l'exosquelette sur le cartilage endocrânien. Le pariétal central est creusé par une gouttière longitudinale qui s'approfondit sous le centre de radiation formant une fosse ovale centrale (fig. 3e, foc). Des cannelures (fig. 3e can) encadrent la gouttière postérieurement. Le pariétal latéral (fig. 3h) porte transversalement un épaississement en sablier. Les muscles adducteurs de la mandibule devaient s'insérer sur les cannelures et ce relief en sablier comme ils se fixent sur la même région squelettique chez *Neoceratodus* (GUNTHER 1871).

Les canaux sensoriels

Fig. 2

Les canaux sensoriels étaient indépendants de l'os sous-jacent. L'enfoncement des plaques dermiques n'était cependant pas suffisant pour que la trace des organes sensoriels ne subsiste sous forme de sillons entaillant l'os ou parfois (frontal droit de l'holotype) de dépressions circulaires alignées (pl. 1d; fig. 2).

Le canal supraorbitaire (soc) pénètre dans les frontaux latéraux à l'angle antéro-latéral, il se dirige un peu obliquement vers l'arrière. Il s'incurve derrière l'orbite perpendiculairement à sa direction précédente et atteint la limite latérale de l'os au bord postérieur de l'orbite. Il se trouve alors très près du canal infraorbitaire (ioc) qui contourne l'orbite dans des os circumorbitaires losangiques comparables à ceux de *Sagenodus* (WATSON & GILL 1923). Avant de se poursuivre dans l'extrascapulaire le canal infraorbitaire devait rejoindre le canal supra-orbitaire dans un dermosphénotique petit mais indispensable. Sur l'extrascapulaire le canal infraorbitaire longe le bord latéral de l'os et atteint près du bord postérieur de la plaque la commissure supratemporale (cmst). Une légère dépression du bord postérieur de la plaque indique le raccordement du canal infraorbitaire avec le système de la ligne latérale. Le trajet de la commissure supratemporale est perpendiculaire à l'axe longitudinal. La commissure est plus ou moins sinueuse, sur le pariétal central elle décrit une convexité latérale antérieure sur laquelle se greffe un court sillon antéro-latéral. Il s'agit de la pit line antérieure (apl) qui se trouve presque en même position que chez *Sagenodus* (WESTOLL 1949) et que chez *Gnathorbiza* (BERMAN 1976). Sur le frontal latéral un sillon contourne l'orbite entre celle-ci et la boucle du canal supraorbitaire (fig. 3b, soioc). Ce sillon est net surtout sur Tal 301. Il s'agit de la branche supraorbitaire du canal infraorbitaire que l'on connaît chez *Dipnorhynchus sussmilchi* (ETHERIDGE) (THOMSON & CAMPBELL 1971), *Scaumenacia curta* WHITEHEADS (STENSIÖ 1947), *Griphognathus whitei* MILES (1977), et *Stomiahykeus thlaodus* BERNACZEK (1977). Ce canal est aussi présent chez les Acanthodiens et les Actinoptérygiens (STENSIÖ 1947) il a été nommé auparavant ligne épibranchiale par ALLIS (1934) puis ligne profonde par HOLMGREN (1942), STENSIÖ (1945, 1947) et JARVIK (1947). POPLIN (1973) rejette avec raison ces dénominations et propose celle de canal dorso-latéral antérieur. La présence de ce canal est désormais bien établie chez les Dipneustes puisqu'il est connu chez 4 genres dévoniens et un genre triasique. Ce caractère n'a aucune valeur phylétique puisqu'il s'agit d'un caractère archaïque présent dans plusieurs groupes de Vertébrés inférieurs gnathostomes.

La région rostrale est reconstituée arbitrairement en effet le rostrofrontal central est cassé près de son bord rostral et il est probable qu'il ne portait pas de trace de la commissure ethmoïdienne mais rien ne permet d'en être certain.

J'ai nommé les os en essayant de leur donner le nom le plus court possible. Par exemple (quel que soit le processus qui ait provoqué ce résultat) il est clair que les pariétaux, traversés par la commissure supratemporale, occupent le territoire des os extrascapulaires. Ils devraient être nommés pariéto-extrascapulaires.

La taille d'*Arganodus atlantis*

L'exosquelette de l'holotype mesure environ 16 cm de long, il devait recouvrir entièrement l'endosquelette cartilagineux. Ce dernier largement visible mesure 13 cm de long sur un spécimen de *Neoceratodus* long de 90 cm et conservé à l'Institut de Paléontologie (Museum national d'Histoire naturelle, Paris). Si l'on admet (ce qui est excessif) que l'exosquelette crânien et la longueur s'accroissent en proportions l'holotype d'*Arganodus atlantis* aurait atteint 110 cm de longueur. Le même calcul effectué par comparaison avec l'holotype de *Paraceratodus germaini* LEHMAN (LEHMAN et al. 1959) conduit au même résultat. Or il existe des frontaux latéraux plus grands que ceux de l'holotype qui n'excèdent pas 80 mm de longueur. Il est donc très probable que ce Cératodontidé atteignait 1,50 m de longueur totale.

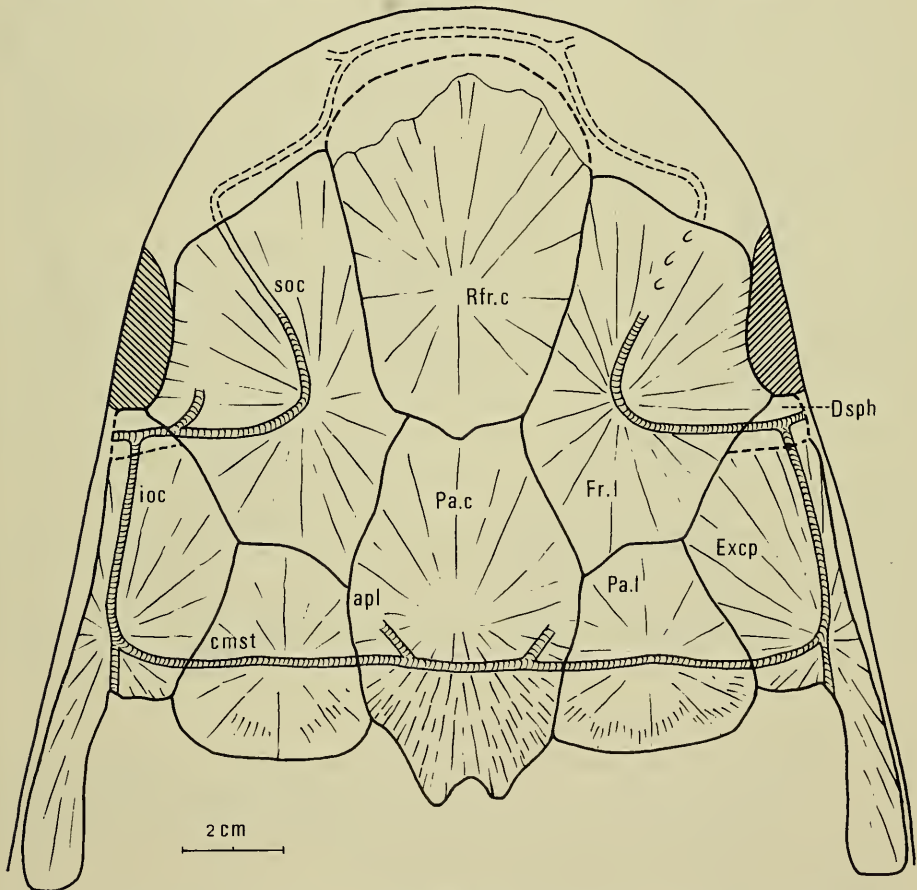


Fig. 2. *Arganodus atlantis* MARTIN. Reconstitution du toit crânien. Dsph: dermosphénotique; Excp: extrascapulaire; Fr. L: frontal latéral; Pa. C: pariétal central; Pa. L: pariétal latéral; Rfr. C: rostrofrontal central; apl: pit line antérieure; cmst: commissure supratemporale; ioc: canal infraorbitaire; soc: canal supraorbitaire; so ioc: branche supraorbitaire du canal infraorbitaire. — x 2/3.

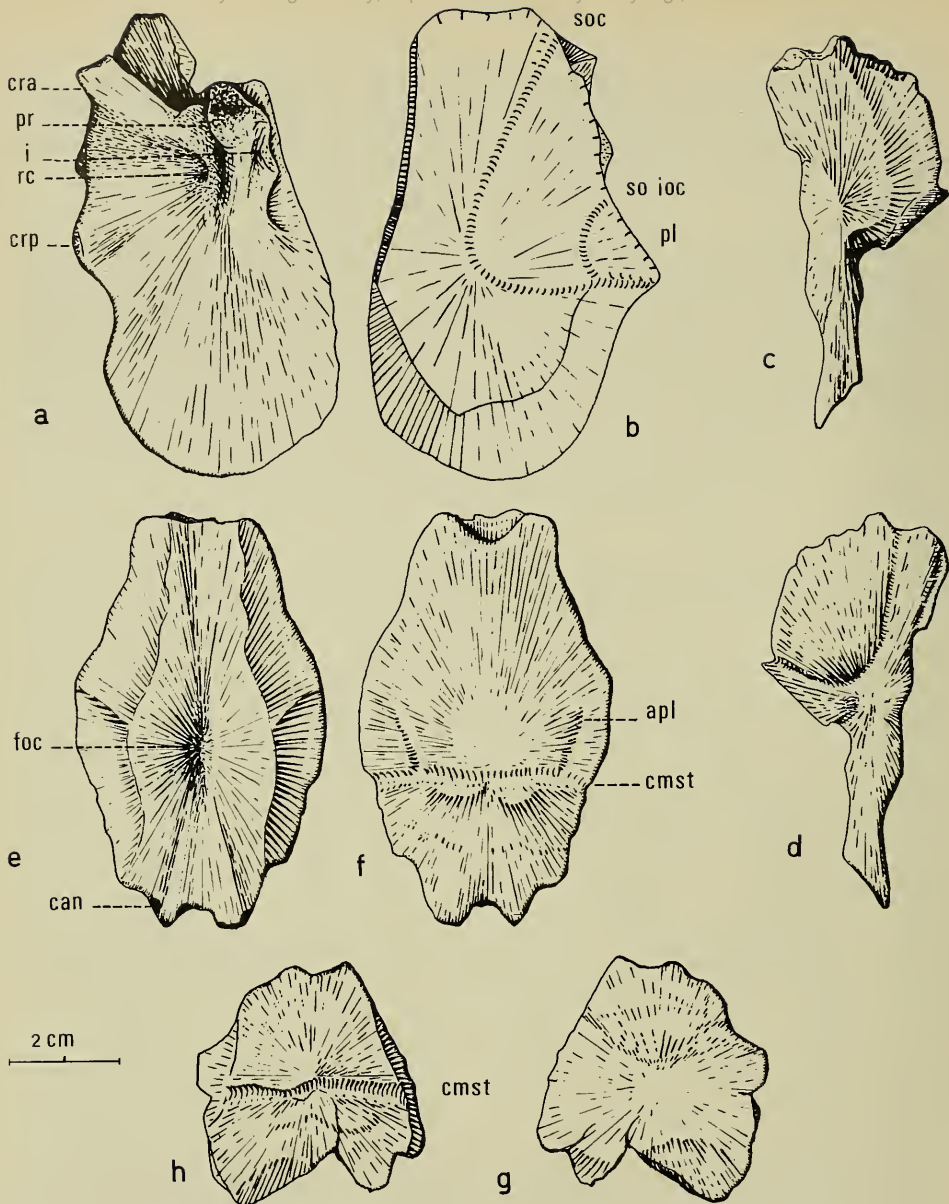


Fig. 3. *Arganodus atlantis* MARTIN.

- a: face externe du frontal latéral Tal 301.
 b: face interne (en partie reconstituée) du frontal latéral Tal 301. cra: crête antérieure; crp: crête postérieure; i: encoche pour le processus ptérygopalatin; pl: pointe latérale; pr: processus articulaire; rc: relief en croissant; so ioc: branche supraorbitaire du canal infraorbitaire; so: canal supraorbitaire.
 c: face interne de l'extrascapulaire Tal 318.
 d: face externe de l'extrascapulaire Tal 318.
 e: face interne du pariétal central Tal 308.
 f: face externe du pariétal central Tal 308.
 g: face interne du pariétal latéral Tal 303c.
 h: face externe du pariétal latéral Tal 303c.
 can: cannelures postérieures; foc: fosse ovale centrale; apl: pitline antérieure; cmst: commissure supratemporale.

Comparaisons

Rhinodipterus secans GROSS

Cette espèce du dévonien supérieur des pays baltes possède un pariétal central dont la face interne ressemble de façon frappante à celle du même os chez *Arganodus*: la gouttière longitudinale, la fosse ovale centrale („zentrale Grube“) et les cannelures postérieures sont présentes (GROSS 1956). La forme et les proportions de l'os sont semblables dans les deux genres. Par contre le pariétal central de *Rhinodipterus* GROSS ne représente que le $\frac{1}{3}$ de la longueur du toit crânien. Même si l'on considère que *Rhinodipterus* est légèrement longirostre cet os avait moins d'importance que celui d'*Arganodus* qui représente la moitié de la longueur de l'exosquelette. Il semble qu'un pariétal central (os B) plus long que large et assez peu développé soit un caractère primitif chez les Dipneustes.

Sagenodus OWEN 1867

Ce genre du Carbonifère et du Permien d'Europe occidentale et d'Amérique du Nord est intéressant par les proportions de sa série centrale. D'après WATSON & GILL (1923) le pariétal central est à peine plus court que l'ensemble des os antérieurs. Chez *Arganodus* les deux os centraux sont aussi longs l'un que l'autre. La position de la pit line antérieure est la même (voir plus haut). En fait il n'existe sur le toit crânien de *Sagenodus* aucun caractère qui puisse l'exclure de l'ascendance d'*Arganodus*, que l'on envisage les plaques dermiques de ce dernier genre comme résultant de disparition invasion ou comme résultant de fusion fragmentation.

Paraceratodus germaini LEHMAN 1959

Ce Dipneuste représenté par plusieurs exemplaires de l'Eotrias malgache possède la mosaïque dermique la plus archaïque. Elle est composée de 3 os impairs centraux et de 5 os pairs latéraux disposés en deux séries. Il faut surtout remarquer les proportions de la série centrale. Le pariétal central ne représente que le $\frac{1}{3}$ de la longueur de cette série au lieu de la moitié chez *Arganodus*. En revanche cet os est plus large que long et est muni d'angles saillants antéro-postérieurs chez *P. germaini* tandis que chez *A. atlantis* il est plus long que large. Cette différence de proportions semble interdire à *Arganodus* de dériver d'une forme comparable à *Paraceratodus*.

Dans les séries latérales il faut s'intéresser au territoire osseux occupé par les frontaux latéraux 1 et 2 et le grand dermosphénotique de *P. germaini*. Il correspond à celui où se trouvent, chez *Arganodus*, le frontal latéral unique et le petit dermosphénotique. Une fusion aussi bien qu'une disparition invasion ajoutée à la réduction osseuse pourrait expliquer une telle modification car il est vraisemblable que cette disposition a existé dans la lignée qui mène à *Arganodus*.

Paraceratodus sp.

Cette forme de l'Eotrias malgache, décrite par BELTAN (1968), pourrait être un *Paraceratodus* à cause du large pariétal central, mais cet élargissement est aussi connu chez *Gnathorbiza bothrotreta* BERMAN (1979) du Permien inférieur du nouveau Mexique, qui possède un toit crânien très comparable à celui de ce Dipneuste malgache. Chez ce dernier le territoire du frontal central est occupé par deux os et le territoire des frontaux latéraux et du dermosphénotique est occupé par un frontal latéral unique.

S'il s'agit d'une forme apparentée à *Paraceratodus* le frontal latéral unique pourrait résulter de la fusion des frontaux latéraux et du dermosphénotique en effet le centre de radiation de cette plaque unique est en position intermédiaire par

rapport à ceux des os correspondants chez *P. germani*. Toujours dans la même hypothèse les deux „frontaux centraux“ seraient plutôt un os D fragmenté que les os C des Dipneustes paléozoïques. S'il s'agit de *Gnathorbiza* ces deux os sont évidemment des os C. Or THOMSON & CAMPBELL (1971) puis MILES (1977) ont fait plus ou moins partiellement reposer leurs phylogénies des Dipneustes sur la disparition des os C, ce toit crânien montre que ce caractère doit être utilisé avec prudence. De même ce toit crânien démontre combien l'identification des plaques dermiques peut être délicate, quelle que soit la terminologie, quand la mosaïque dermique est réduite.

Microceratodus angolensis TEIXEIRA 1954

Cette espèce provient du Trias inférieur de l'Angola. D'après LEHMAN (LEHMAN et al. 1959) les séries centrale et latérale intermédiaire comprennent 3 os chacune tandis qu'une série latérale ne comporte que le dermosphénotique. Ces os sont ornés de fins tubercules. La trace des sillons sensoriels est nette. Dans la série centrale le pariétal central est relativement long et étroit. Le frontal central est plus étroit encore (plus que chez *Sagenodus*, *Paraceratodus* et la région homologue chez *Arganodus*). Il est peu probable que cette étroitesse permette l'évolution d'une telle forme vers *A. atlantis*.

Asiatoceratodus sharovi VOROBYEVA 1967

Le toit crânien de ce Dipneuste du Trias inférieur sibérien est formé de deux séries de deux plaques. Dans la série centrale le »pariétal central« est relativement étroit postérieurement tandis que vers l'avant il est encore plus étroit que celui de *M. angolensis*, cet os représente plus de la moitié de la longueur du toit crânien. Les »frontaux latéraux« portent les sillons du canal supraorbitaire. Il existait peut être un os composant à l'arrière une série latérale mais VOROBYEVA qui possédait 8 fragments de toit crânien ne l'a pas observé.

Arganodus ne peut pas dériver d'un tel Cératodontidé parce que

1. chez *A. sharovi* des os encore présents chez *A. atlantis* semblent avoir déjà disparu,
2. la compression de la série centrale est trop marquée chez *A. sharovi*.

Par contre ce caractère rapproche *M. angolensis* et *A. sharovi*. Ces deux espèces sont de plus représentées par des sujets de petites dimensions ce qui représente un caractère commun supplémentaire.

Tellerodus sturii (TELLER 1891)

Cet exemplaire fut découvert au siècle dernier dans le Trias supérieur autrichien. Le toit crânien comprend une série centrale et une série latérale, formées de deux plaques dermiques ornées de rides et de tubercules. Les canaux sensoriels entaillent l'os sous forme de sillons et les os sont unis par des sutures qui engrènent les plaques les unes dans les autres. Les os sont tous épais. L'os antérieur de la série centrale (os A de TELLER) est plus court que l'os postérieur (os B de TELLER) d'après LEHMAN 1975. Cette plaque longue et large constitue l'élément dominant du toit crânien. Son élargissement évoque le pariétal central de *Paraceratodus* (LEHMAN 1959 in LEHMAN et al. 1959) par contre elle est bien plus longue que cet os de *Paraceratodus* dont d'ailleurs l'élargissement n'a pas altéré l'individualité des pariétaux latéraux. Il faut remarquer dans les séries latérales l'absence de dermosphénotique libre et la courbure du canal supraorbitaire moins brusque que chez *Arganodus*.

Tellerodus partage avec *Arganodus*

1. des os épais,
2. la présence d'un seul frontal latéral (os C de TELLER),
3. un centre de radiation séparé de la commissure supratemporale et placé en avant de celle-ci sur l'os B de TELLER et le pariétal central.

Les os épais correspondent à un caractère archaïque, la présence d'un frontal latéral unique est fréquente au Trias (comme le montrent *A. sharovi*, *C. rectangulus* et *C. arganensis* MARTIN; ce caractère ne permet pas d'établir des liens phylétiques solides entre les Cératodontidés triasique. La signification de la séparation du centre de radiation du pariétal central et de la commissure supratemporale n'est pas claire. *Arganodus* diffère de *Tellerodus* par

1. l'absence d'ornementation,
2. l'absence de sutures engrenées,
3. la présence d'une courbure brutale du canal supraorbitaire
4. la présence d'un extrascapulaire et d'un dermosphénotique libres.

Il n'est pas improbable que *Tellerodus* et *Arganodus* aient un ancêtre commun relativement proche mais il n'y a aucune raison très solide de faire un tel rapprochement. Au contraire la seule tendance évolutive nette que l'on trouve sur le toit crânien de *Tellerodus* est absente sur l'exosquelette d'*Arganodus*. Il s'agit de l'élargissement du pariétal central qui semble être commun à *Tellerodus* et *Paraceratodus*.

Ceratodus rectangulus LINCK 1936

Fig. 5a

Ces os isolés du Keuper de Bade Wurttemberg ont été en majorité déterminés incorrectement par LINCK (1963). Deux os sont clairement des frontaux latéraux qui ressemblent à ceux d'*Arganodus* par l'épaisseur, la forme générale et la position du centre de radiation. Toutefois des reliefs distinguent ces os et ceux d'*Arganodus*:

1. des sillons convergent en direction du centre de radiation,
2. des bourrelets se terminent en pointes mésiales antérieures permettant l'engrenage des os,
3. sur l'un des os le parcours du canal supraorbitaire est décalé d'environ 35°, latéralement à l'avant et mésialement à l'arrière.

Deux autres plaques sont des os centraux impairs, l'un d'entre eux porte les traces d'une suture engrenée, l'autre est semblable à un postrostral. Enfin un quatrième os, détruit lors de la préparation montre une face interne pourvu d'un relief en forme de sablier ce qui évoque un pariétal latéral comparable à celui d'*Arganodus*, du moins par la face interne.

Il faut bien retenir que ces plaques dermiques de *Ceratodus rectangulus* rappellent par certains aspects celles d'*Arganodus* mais qu'elles en diffèrent par des caractères non moins marqués

1. la présence de sutures engrenées,
2. la forme de l'os central antérieur,
3. la variation de trajet du canal supraorbitaire qui est inconnue chez *Arganodus* bien que 8 frontaux latéraux soient conservés,
4. le toit crânien de *C. rectangulus* était certainement plus primitif que celui d'*Arganodus*.

Il est vraisemblable que dans de nombreux genres et espèces des frontaux latéraux assez comparables à ceux d'*Arganodus* ont existé; quand ils sont isolés du reste de l'exosquelette ils paraissent assez voisins comme c'est le cas pour *C. rectangulus* et *A. atlantis*, par contre quand le toit crânien n'est pas dissocié ils semblent

différents («*Paraceratodus*» sp., *Asiatoceratodus* et *Tellerodus*). Aucun argument solide ne permet de rapprocher *C. rectangulus* et *A. atlantis*.

Ceratodus formosus WADE 1935

WADE a brièvement décrit cette forme du Trias (?) moyen d'Australie sans reconstitution du toit crânien figuré sans description par WHITE (1965). Ce fossile posséderait un toit crânien assez primitif par la complexité de sa mosaïque. La série centrale comprendrait 3 plaques dont un «pariétal central» très comparable en forme et en dimensions à celui de *Tellerodus*; postérieurement la série latérale serait représentée par un seul os comme chez *Tellerodus*. Par contre antérieurement deux frontaux latéraux seraient présents. Des os circumorbitaires seraient aussi présents. Même si *C. formosus* comporte plus d'os libres sur son toit crânien, l'absence de pariétal latéral indépendant et les proportions du «pariétal central» excluent une possible évolution vers *A. atlantis* à partir d'un tel Cératodontidé. Par contre *C. formosus* apparaît, ainsi reconstitué, très voisin de *Tellerodus sturii* et il convient peut être de le rapporter à ce genre.

Neoceratodus forsteri (KREFFT 1870)

La série médiane de *N. forsteri* est composée de deux os. Il existe des indications permettant de penser que le plus antérieur est obtenu par fusion du postrostral et du frontal central (KISSELAWA 1929; HOLMGREN 1949). La plaque postérieure correspond à un pariétal central bien développé. Les proportions entre les os n'ont guère de valeur à cause de l'importante régression osseuse qui a affecté la région rostrale depuis le Trias. La série latérale intermédiaire se compose d'un énorme frontopariétal latéral et d'un minuscule extrascapulaire médian tandis que la série latérale comprend le dermosphénotique, le dermoptérotique et un petit extrascapulaire latéral. La description est fondée sur HOLMGREN & STENSIO (1936). La courbure brutale du canal supraorbitaire évoque celle qui est observée chez *A. atlantis*. Par contre la régression osseuse rostrale a fait disparaître la majeure partie du frontal latéral qui est la plaque la plus développée chez *A. atlantis*. De plus il existe chez *Neoceratodus* des os indépendants qui ont déjà disparu chez *A. atlantis*. Il s'agit du dermoptérotique et de l'extrascapulaire médian. Il semble que ce soit suffisant pour exclure une éventuelle descendance de *Neoceratodus* à partir d'*Arganodus*.

Arganodus ne semble pas lié phylétiquement de façon directe aux Dipneustes triasiques dont le toit crânien est connu. *Asiatoceratodus* et *Microceratodus*, qui lui sont antérieurs, possèdent une série centrale comprimée dans la région frontale qui les écarte de l'ascendance d'*Arganodus*. Ce caractère par contre rapproche les deux Cératodontidés précédents. *Paraceratodus* géologiquement plus ancien ne peut pas fournir un ancêtre plausible à *Arganodus* à cause de l'élargissement de son pariétal central.

Tellerodus qui est à peu près contemporain d'*Arganodus* possède une mosaïque dermique réduite par rapport à celle d'*Arganodus*, son pariétal élargi l'écarte aussi d'*Arganodus*. «*Ceratodus*» *formosus* s'il peut fournir un ancêtre plausible à un des Cératodontidés qui lui sont postérieurs doit être rapproché de *Tellerodus* à cause de la partie postérieure de leur toit crânien et être rapporté à ce genre. Les restes de «*Ceratodus*» *rectangulus* sont un peu trop fragmentaires pour permettre une comparaison solide avec ces Cératodontidés.

Neoceratodus possède plus d'os dermiques que la plupart des Cératodontidés triasiques il ne peut donc probablement pas dériver de telles formes. *Paraceratodus* dont l'exosquelette et aussi primitif s'écarte de *Neoceratodus* par l'élargissement de son pariétal central.

Il est possible de regrouper les Dipneustes triasiques en trois ensembles:

1. *Microceratodus* et *Asiatoceratodus* qui possèdent une série centrale comprimée;
2. *Paraceratodus* et *Tellerodus* dont le pariétal central est élargi;
3. *Arganodus* qui ne possède aucune de ces spécialisations.

Neoceratodus a probablement évolué à partir d'une forme assez comparable à *Arganodus* mais pourvue d'os extrascapulaires indépendants.

2.2. La mâchoire inférieure

La nature exacte des os dermiques de la mandibule des Dipneustes a été fréquemment discutée. JARVIK (1967), SCHULTZE (1969) et MILES (1977) sont les derniers auteurs qui ont abordé ce sujet. La mandibule d'*Arganodus* n'apporte pas de données nouvelles permettant la solution de ce problème. Comme la mandibule d'*Arganodus* ressemble beaucoup à celle de *Neoceratodus* décrite en détail par JARVIK (1967) j'utilise la même terminologie que cet auteur, sans admettre pour autant qu'elle soit valide.

La mâchoire inférieure est constituée par le cartilage de Meckel entouré par l'exosquelette qui est réduit chez *Arganodus* à deux éléments, l'un mésial est considéré ici comme le splénial et l'autre, latéral, est considéré comme le préangulaire. Le cartilage de Meckel s'étendait depuis la région symphysaire jusqu'au palato-carré sur lequel il permettait l'articulation mandibulaire.

Le préangulaire

Pl. 1d, e; fig. 4a—d

Il forme une lame fine courbée antérieurement vers le haut sur un tiers de sa longueur et qui s'élève ensuite. Cet os est presque 4 fois moins haut que long (environ 7 cm sur 2 cm) La description est fondée sur le préangulaire Tal 303 h.

La face externe (fig. 4d) est divisée en deux parties: l'une ventrale, sous-jacente au cartilage de Meckel est horizontale quand la mandibule est en position anatomique, la seconde région osseuse est latérale et perpendiculaire à la précédente. La partie latérale de l'os se termine en spatule postérieure. La région sous-jacente à la plaque dentaire s'élève en un processus ascends (fig. 4b, prasp) situé aux $\frac{2}{3}$ postérieurs de l'os. Ce processus enveloppe et précède le processus préglénoïdien de l'endosquelette (fig. 4b, prpgl). La spatule correspond à la région articulaire. Un sillon déprime l'os en arrière et au dessous du processus ascends. La région ventrale est creusée vers son $\frac{1}{3}$ antérieur par une cavité au delà de laquelle l'os s'élargit. Les bords de l'os sont minces. La partie ventrale est creusée antérieurement par un sillon peu accusé. Tout à fait à l'avant cette trace doit correspondre à la suture avec l'os médian de la face inférieure de la mandibule (os MDCMI de JARVIK). Postérieurement ce sillon doit correspondre au canal mandibulaire.

La face interne (fig. 4b et c) est creusée par une cavité vers son $\frac{1}{3}$ antérieur. Une ride qui lui est postérieure limite un canal vertical (fcR). Le processus ascends brisé permet d'observer, accroché à la face interne, un processus horizontal, le processus ascends interne (pras in) dont les bords donnent naissance à deux lamelles, l'une postérieure et inférieure (me VII) et l'autre supérieure et antérieure (md V) d'autres rides dont le rôle est inconnu sont présentes.

Comparaison avec *Sagenodus* et *Neoceratodus*. — D'après les descriptions de WATSON & GILL (1923) chez *Sagenodus* l'os est plus massif et moins courbé antérieurement, le processus ascends est situé vers le $\frac{1}{4}$ postérieur de l'os dont l'extrémité est pointue au lieu d'être spatulée. Postérieurement le préangulaire de *Neoceratodus* (d'après JARVIK 1967 et des observations personnelles) évoque en

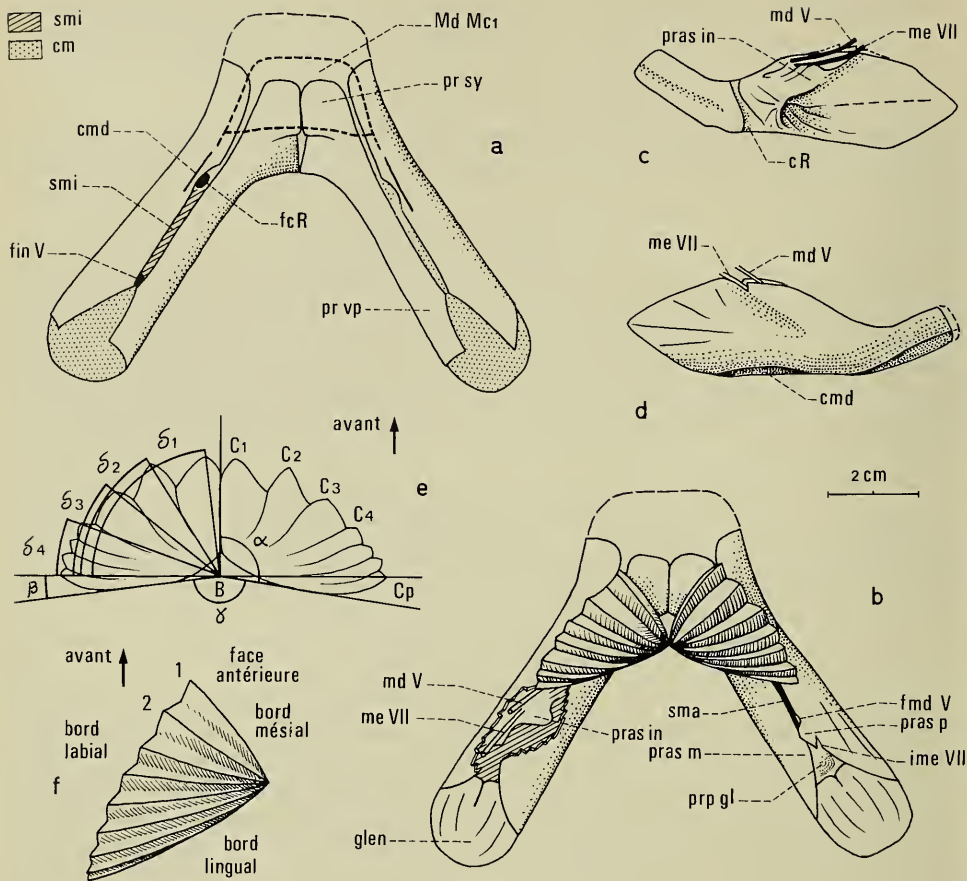


Fig. 4. *Arganodus atlantis* MARTIN.

- a: reconstitution de la face ventrale de la mandibule. cm: cartilage de Meckel; cmd: canal mandibulaire; fcR: foramen du canal de Ruge; finV: foramen du ramus intermandibularis du nerf V; MdMc1: os médian de JARVIK; pr sy: processus symphysaire; prvp: processus ventral postérieur; smi: sillon d'insertion des muscles intermandibulaire.
- b: reconstitution de la mandibule (face dorsale).
- c: le préangulaire Tal 303h (face interne).
- d: le préangulaire Tal 303h (face externe). cmd: canal mandibulaire; cR: canal de Ruge; fmd V: foramen du ramus mandibularis du nerf V; glen: fosse glénoïde; ime VII: incisure du me VII; md V: ramus mandibularis du nerf V; me VII: ramus mentalis externus du nerf VII; pras in: processus ascendens interne; pras m: processus ascendens mésial; pras p: processus ascendens postérieur; prp gl: processus préglénoïdien.
- e: angles et longueurs nécessaires pour définir les indices de VOROBEVA & MINIKH.
- f: orientation des plaques dentaires et terminologie. Toutes ces figures sont multipliées par 2/3.

forme et en proportions celui de *Sagenodus* malgré une forte réduction de l'ossification. Les plaques dentaires qui sont assez semblables dans les deux genres expliquent ces similitudes.

Le splénial

Pl. 1d, e; fig. 4a, b

Cet os porte la plaque dentaire inférieure qui sera étudiée plus loin. La description est fondée sur les pièces Tal 303f (qui s'articule avec Tal 303h) et Tal 315 (pour la partie articulaire). Cet os se présente comme une lame 5 fois plus longue que haute (8 mm sur 1,5 mm) si l'on ne tient pas compte de la plaque dentaire.

Sur la face interne (pl. 1g et f, fig. 4a et b) une courte lamelle épaisse s'étale mésialement dans la région symphysaire et vient s'articuler avec sa symétrique sur l'axe de symétrie. La plaque dentaire surplombe le corps de l'os. Le splénial est convexe mésialement. Derrière la plaque, s'élève le processus ascends mésial (prasm) assez bas qui se dirige vers le processus ascends du préangulaire. Ils s'affrontent tous deux sur la ligne médiane de l'hémimandibule et enveloppaient l'avant du processus préglénoidien de l'endosquelette. Sur Tal 315 l'os s'allonge de 3 cm en arrière du processus ascends mésial. Les bords de l'os sont minces, sauf dans la région symphysaire, la partie centrale est épaisse de 2 mm environ.

La face interne (pl. 1f; fig. 4a) qui était accolée à l'endosquelette est concave. Une ride court depuis l'arrière du bord inférieur de l'os où elle détermine une légère élévation, le processus postérieur ventral (prvp), jusqu'à l'arrière de la plaque dentaire.

Comparaison avec *Neoceratodus*. — D'après JARVIK (1967) l'os est en tous points semblable à celui de *Neoceratodus* à part la région postérieure à la plaque dentaire qui est plus courte chez *Neoceratodus*.

Comparaison avec *Neoceratodus*

Les proportions ne sont pas exactement les mêmes, mais la description de JARVIK (1967) met en évidence les mêmes structures que chez *Arganodus*. Il s'agit des dispositions suivantes dont la fonction est similaire:

Le sillon qui déprime le préangulaire sous le processus ascends correspond à l'entrée du nerf facial (fig. 4b, ime VII) entre l'exosquelette et l'endosquelette, le ramus mentalis externus du nerf VII était logé dans un canal dont la base correspond à la lamelle postéro-inférieure du préangulaire (fig. 4b, me VII). La lamelle antéro-supérieure représente le vestige du canal du ramus mandibularis du trijumeau (fig. 4b md V). Le canal vertical qui creuse le préangulaire verticalement vers son $\frac{1}{3}$ antérieur a été interprété chez *Neoceratodus* comme un canal lymphatique par RUGE (1896) mais BERTMAR (1965) n'a pas observé de trace de ce système dans la tête de *Neoceratodus*, la signification de ce canal (fig. 4c, cR; fig. 4a, fcR) reste douteuse. Le processus ventral postérieur (fig. 4a prvp) du splénial est situé chez *Neoceratodus* légèrement en arrière du foramen d'entrée du ramus intermandibularis du trijumeau. Cette structure doit indiquer de la même façon ce foramen chez *Arganodus*. La ride interne du splénial limite t'elle le trajet de ce nerf ou sert elle à bloquer l'exosquelette sur le cartilage de Meckel? Il est impossible de répondre.

WATSON & GILL (1923) ont figuré ces structures chez *Sagenodus* et *Ctenodus* AGASSIZ mais ils ne les ont pas interprétées. Chez *Ceratodus concinnus* PLIENINGER et chez *Ceratodus madagascariensis* PRIEM le canal signalé par RUGE a laissé son empreinte en même position que chez *Neoceratodus* et *Arganodus* mais sur le splénial.

Les muscles devaient s'insérer sur la mandibule d'*Arganodus* de la même façon que chez *Neoceratodus*. Dorsalement les muscles adducteurs de la mandibule

envoyaient un tendon s'insérer sur l'endosquelette (fig. 4a cm) accessible, depuis le processus préglénoïdien jusqu'à la plaque dentaire, dans le sillon délimité par les deux os exosquelettiques (fig. 4b sma). Sur le processus préglénoïdien lui-même venaient s'insérer les autres tendons des muscles adducteurs de la mandibule. Les muscles intermandibulaires s'inséraient sur l'endosquelette apparent ventralement dans le sillon séparant les deux éléments exosquelettiques (fig. 4a smi). La disposition devait être la même chez *Ctenodus* et *Sagenodus*. Les insertions sont plus éloignées de l'articulation chez *Arganodus* que chez ces deux genres paléozoïques et chez *Neoceratodus*. Pour obtenir la même puissance masticatrice l'effort musculaire était plus réduit chez le genre triasique. Les muscles adducteurs étaient peut être moins développés.

2.3. Les autres restes osseux

Le parasphénoïde

Pl. 1b, c

Le parasphénoïde subcomplet Tal 304e, comme c'est le cas général chez les Cératodontidés, se compose d'une quille postérieure, longue de 5 ou 6 cm, large de 2 cm et épaisse de 2 mm, antérieurement se trouve une plaque losangique cassée à l'avant qui atteignait 8 ou 9 cm de long pour une largeur maximum de 5 cm. La face dorsale du losange porte une crête médiane qui se dédouble à la naissance de la quille où elle délimite une dépression centrale. Sur la face ventrale deux dépressions ovales sont situées à l'avant des lamelles qui bordent la région antérieure de la quille. Le centre de radiation se trouve à l'emplacement du dédoublement de la crête dorsale, sur les deux faces des stries parallèles aux deux côtés postérieurs du losange et sur la quilles des stries longitudinales convergent vers ce point.

Comparaison avec *Tellerodus*. — La longueur totale est à peu près la même mais le losange est plus large chez *Tellerodus* où il atteint 8 cm de largeur, de plus il porte sur sa face ventrale une dépression antérieure centrale.

Comparaison avec *Sagenodus* et *Ctenodus*. — D'après les descriptions de WATSON & GILL (1923) il existe dans les deux genres une crête ventrale et une crête dorsale suivie, chez *Ctenodus*, d'une dépression centrale de la quille. Cette analogie a permis d'orienter le parasphénoïde d'*Arganodus*.

Les os circumorbitaires

La description est fondée sur Tal 311. Cet os a la forme d'un trapèze dont la grande base est deux fois plus longue que la hauteur, l'épaisseur ne dépasse pas 4 mm. Sur la face externe court le canal infraorbitaire, au bord de la grande base. L'os s'épaissit sous le canal. Ces os sont de forme comparable à ceux de *Sagenodus* et de *Ctenodus*.

Le cératohyal

Il s'agit de Tal 304h qui se présente comme un cylindre de 3 cm de long pour un diamètre de 5 mm. Ce cylindre est dilaté à ses extrémités et légèrement comprimé latéralement. Chez les Dipneustes dévonien il est parfois plus robuste (MILES 1977) ou plus dilaté postérieurement (LEHMAN 1959); c'est aussi le cas parfois chez *Neoceratodus* (GUNTHER 1871; HOLMGREN & STENSIÖ 1936) chez qui il peut aussi être parfaitement identique à celui d'*Arganodus*. Le cératohyal de *Ceratodus concinnus* est semblable à celui d'*Arganodus*.

Le cleithrum

Cette plaque (Tal 323) est très fragmentaire. Elle est mince et porte des crêtes sur sa face externe et une crête antérieure unique sur sa face interne. La position de ces crêtes est assez comparable à celles du cleitrum de *Sagenodus* (d'après WATSON & GILL 1923).

Les ossifications sclérotiques

Elles appartiennent à deux types différents qui devaient s'imbriquer pour former une double couronne protectrice autour du globe oculaire.

Le squelette axial

Il est représenté par des fragments d'arcs neuraux et hémaux et par une nageoire caudale diphyserque dont les pièces osseuses distales supportent chacune 4 ou 5 rayons bifurqués distalement et serrés les uns contre les autres.

Des côtes isolées sont conservées sous forme de tubes osseux bourrés de sédiment. Ces côtes et les restes de squelette axial pourraient appartenir à *Ceratodus arganensis* ou aux Coelacanthiformes présents dans le gisement mais leurs dimensions et le grand nombre de pièces appartenant à *Arganodus* montrent qu'il s'agit plutôt là de restes de ce Dipneuste.

2.4. Les plaques dentaires

Introduction

11 plaques dentaires d'*Arganodus atlantis* sont conservées. Elles demeurent soudées à l'os; leur attribution à la mâchoire supérieure ou inférieure est donc certaine.

Orientation des plaques dentaires et terminologie

Ces plaques se présentent, en vue occlusale, comme des triangles rectangles dont le petit côté de l'angle droit est d'un tiers plus court que le grand côté. Le sommet de l'angle droit se trouvait du vivant du Dipneuste sur l'axe de symétrie ou près de cet axe. Le petit côté de l'angle droit ou bord mésial se dirigeait vers l'avant et plus ou moins latéralement, le grand côté de l'angle droit ou bord lingual se dirigeait vers l'arrière et latéralement. Le troisième côté de la plaque est le bord labial (fig. 4e). Les crêtes les plus antérieures sont les premières crêtes, celles qui bordent le bord lingual sont les dernières crêtes.

Méthode d'étude des plaques dentaires

VOROBEVA & MINIKH (1968) ont appliqué cette méthode statistique et biométrique à l'étude d'une centaine de plaques isolées qui furent séparées ainsi en 3 nouvelles espèces de *Ceratodus*. Il faut mesurer sur les plaques un certain nombre d'angles et de longueurs. A l'aide des mesures de longueur il est possible d'obtenir des indices.

Les angles (fig. 4e)

L'angle interne (ABC; α) mesure le secteur compris entre le bord mésial et le bord lingual. L'angle interne des 1e, 2e, 3e et 4e crêtes ($\delta 1$, $\delta 2$, $\delta 3$, $\delta 4$) est déterminé par la ligne de crête considérée et la ligne de crête la plus linguale, quand la crête est rectiligne, sinon la mesure s'effectue depuis les extrémités labiales des crêtes.

Les indices (fig. 4e)

Il s'agit

1. des indices de longueur des crêtes BC1/BCp et BC2/BCp,
2. de l'indice de longueur de la première crête BC2/BC1,
3. des indices de largeur des vallées C1C2/C1Cp et C2C3/C2Cp,
4. des indices de longueur du bord labial C1Cp/BCp l'indice principal et l'indice auxiliaire C2Cp/BCp.

VOROBEVA & MINIKH ont défini de nombreux autres indices mais les mesures qui permettent de les obtenir sont difficiles et imprécises. Pour VOROBEVA & MINIKH seuls quelques indices se recouvraient mais ils étaient calculés pour uniquement 3 espèces, leur calcul pour une grande partie des plaques dentaires triasiques européennes et des plaques dentaires africaines du Crétacé montre que ce recouvrement est bien plus important que ne le pensaient les auteurs soviétiques. Ces calculs semblent toutefois être féconds car ils donnent des renseignements utiles pour l'anatomie, la phylogénie et l'anatomie fonctionnelle.

Les auteurs ont publié originalement les mesures d'angles en grades; dans la traduction américaine de leur article les mesures d'angles sont données en degrés mais les conversions n'ont pas été faites. Parmi les angles j'ai constaté que trois étaient particulièrement stables chez *A. atlantis*; cette stabilité a été en grande partie confirmée par des mesures effectuées sur les plaques dentaires d'autres espèces (étude en cours). Ces angles stables sont les angles internes de la 2e et de la 3e crête sur les plaques supérieures et l'angle interne de la 2e crête sur les plaques dentaires inférieures. Dans certains cas il semble que ces angles pourraient donner des indications systématiques et phylétiques.

Les plaques dentaires inférieures

Pl. 1f

Quatre plaques dentaires sont conservées. La description (principalement en vue occlusale) est fondée sur la plaque gauche de l'holotype Tal 303g. L'angle interne dont le sommet est marqué vaut en moyenne 88° (ici 87°). La plaque porte 7 crêtes tranchantes dont la première vaut les $\frac{2}{3}$ de la longueur du bord lingual (2,3 cm sur 3,3 cm). Les 5 premières crêtes rayonnent depuis le sommet de l'angle interne. Les crêtes sont à peu près rectilignes. La première est convexe antérieurement, les suivantes, moins courbées, sont convexes postérieurement. La 6e crête se détache de la 5e à 5 mm du sommet de l'angle interne et elle donne naissance à la 7e à 10 mm de ce sommet. Les crêtes postérieures sont plus longues que les premières crêtes et les deux premières vallées sont d'égale largeur. Sur le bord labial leur profondeur est importante. L'usure a déterminé une zone d'aspect poreux de forme semblable au contour général de la plaque. Cet aspect est causé par l'ouverture des canaux de la dentine. L'usure donne aux crêtes l'aspect d'un S allongé. Dans la région de la plaque où l'usure n'a pas encore agi le tissu émailleux subsiste. La ligne de crête demeurée vierge porte une crénelure de denticules. La partie la plus labiale des crêtes et des vallées est dépourvue de couverture d'émail; cette région était enfoncée dans les parties molles. Sur le bord lingual de la plaque une vallée isole à 1,5 cm du sommet une série de denticules qui n'étaient pas fonctionnels à cause de leur position.

La variation individuelle se manifeste par une différence de dimensions à laquelle s'ajoute une usure plus ou moins forte, mais dans l'ensemble ces plaques sont peu usées. Par contre la variation individuelle que l'on observe sur les différents angles et indices peut être importante. L'angle $\delta 1$ est assez variable mais cependant moins que $\delta 3$ dont l'intervalle de variation représente le $\frac{1}{4}$ de la valeur inférieure tandis que celui de $\delta 4$ représente le $\frac{1}{5}$ de cette valeur minimum. Il faut noter la dissymétrie qui

affecte les plaques dentaires inférieures de l'holotype et qui se manifeste par la différence de valeur de α .

Les plaques dentaires supérieures

Pl. 1h

La description est fondée sur la plaque Tal 317, il s'agit d'une plaque gauche. Les plaques dentaires sont en contact par la partie la plus mésiale de leur bord mésial qui est nettement érodée. Les plaques Tal 304 et Tal 333 s'articulent parfaitement à l'aide de cette surface de contact. Pour le reste ces plaques diffèrent assez peu des plaques dentaires inférieures. L'angle interne est un plus grand en moyenne comme l'angle $\delta 1$. La sixième crête émerge du sommet de l'angle interne et cette plaque porte 8 crêtes bien développées. Sur le bord lingual il existe un alignement de denticules comme sur Tal 303g.

La variation individuelle s'exprime assez bien à l'aide du tableau 1. Les plaques Tal 304 et Alm 340 sont plus petites que les autres et l'angle interne de la première crête possède un intervalle de variation assez important.

Les plaques palatines sont caractérisées par le processus ascends ptérygopalatin qui permet leur fixation sur le toit crânien. Il a la forme d'une spatule assez allongée (20 mm sur 7 mm), élargie à l'extrémité articulaire, plate (épaisseur 2 mm) qui s'élève entre la 2e et la 3e crête et plus près de la 3e. Epais à la base il se dirige vers l'arrière. Cette position du processus est assez générale (STROMER & PEYER 1917, PEYER 1924, TABASTE 1963 et observations personnelles sur *C. madagascariensis*, *C. kaupi* AGASSIZ et *C. concinnus*). Chez *Gnathorhiza* il est court et postérieur (BERMAN 1976).

Distinction entre plaques dentaires inférieures et supérieures

Les caractères cités ci-dessous sont valables pour toutes les plaques dentaires du Trias européen, pour les plaques du Crétacé africain (sauf *C. protopteroides* TABASTE), pour celles de *C. madagascariensis* et celles de *Neoceratodus*. En vue occlusale le flanc mésial de la première crête est apparent sur les plaques inférieures, où il forme un renflement convexe antérieur. Au contraire sur les plaques supérieures seule la ligne de crête est apparente. En conséquence de cette disposition le plan tangent à la face occlusale fait de profil un angle aigu avec le flanc mésial de la première crête d'une plaque supérieure et un angle obtus avec celui d'une plaque inférieure. Sur une plaque supérieure les profils lingual et labial s'abaissent vers l'arrière alors qu'ils sont concaves ou rectilignes sur une plaque spléniale. Ceci est visible sur toutes les plaques détachées de leur socle osseux. Parfois sur une plaque trop usée ou un fragment la distinction est impossible. Il faut remarquer que le renflement de la première crête inférieure à été, à plusieurs reprise et même récemment, considéré comme un caractère spécifique. Lorsque le ptérygoïde et le splénial demeurent attachés aux plaques dentaires la distinction est évidente: le splénial fixé sur le bord mésial et le bord lingual se distingue aisément du ptérygoïde qui s'attache sur le bord lingual uniquement, de plus le processus ascends ptérygopalatin laisse, même sur une plaque roulée, une trace facilement déterminable.

Occlusion et disposition des plaques palatines

Les plaques dentaires spléniales sont séparées par l'espace dû à la présence des processus symphysaires du splénial. Les plaques dentaires supérieures sont en contact par une partie de leur première crête. Les premières crêtes supérieures symétriques viennent donc se loger entre les plaques dentaires inférieures et les premières crêtes inférieures s'encastrent dans les premières vallées supérieures et ainsi

de suite. L'angle de divergence des plaques (γ) peut être mesuré directement lorsque les deux plaques symétriques sont conservées ou indirectement sur une plaque isolée (fig. 4e).

Formation des plaques dentaires

Pour SEMON (1904) l'apparition de crêtes supplémentaires chez les Cératodontidés déjà adultes était possible, par contre PEYER (1917) repoussait cette hypothèse. KEMP (1977) a montré que chez *Neoceratodus* la 5e et la 6e crête ne se développent que chez des sujets mesurant au moins 10 cm de long tandis que la 7e crête n'apparaît que chez des individus subadultes atteignant une longueur minimum de 40 cm. Au cours de l'ontogénie la plaque dentaire de *Neoceratodus* change de forme: les crêtes, qui étaient rayonnantes chez les jeunes, deviennent presque parallèles (KEMP 1977). Chez *C. tiguidiensis*, TABASTE (1963) avait interprété des alignements de tubercules linguaux comme des crêtes en voie de formation. Les mêmes alignements présents chez *A. atlantis* sont aussi des embryons de crêtes en voie de développement. Par contre dans ces deux espèces, au contraire de chez *Neoceratodus*, l'apparition de crêtes supplémentaires chez des sujets adultes ne s'accompagne pas d'un changement de morphologie; en particulier l'angle entre la première et la dernière crête supérieure qui se réduit chez *Neoceratodus* de 109° à 49° reste toujours voisin de 85° chez *C. tiguidiensis* pour des plaques dentaires dont BCp varie de 7 mm à 25 mm; chez *A. atlantis* cet angle vaut 90° sur la plus petite plaque (BCp = 17 mm) et aussi sur la plus grande (BCp = 36 mm).

Comparaisons

Sagenodus

Comme chez la majorité des Dipneustes paléozoïques la première crête est la plus longue de toutes. L'angle interne est marqué et 6 ou 7 crêtes rayonnent vers le sommet de cet angle qui vaut environ 120°. La première vallée est aussi large que la seconde sur les plaques palatines et plus large qu'elle sur les plaques spléniales. A part l'angle interne qui est trop grand. Un tel état correspond assez bien aux plaques dentaires des formes ancestrales d'*Arganodus*.

Les plaques dentaires des espèces triasiques dont le toit crânien est conservé sont ou totalement différentes de celles d'*A. atlantis* par leur nombre réduit de crêtes et leur forme [„*A. sharovi* (VOROBYEVA 1967), *T. sturii* (TELLER 1891), *C. rectangulus* (LINCK 1936) et *P. germaini*] ou mal conservées [*M. angolensis* (LEHMAN et al. 1959) et *Tellerodus formosus* (WADE 1935)] cependant dans ce dernier cas le peu que l'on en connaisse indique un nombre de crêtes inférieur ou égal à 5.

C. multicristatus VOROBYEVA 1968

Cette espèce provient du Trias inférieur de Sibérie (VOROBYEVA & MINIKH 1968). Ses plaques dentaires ressemblent à celles d'*A. atlantis* par la forme générale et la présence de 7 crêtes, ce qui est exceptionnel au Trias. L'angle interne à peu près droit est bien marqué, les crêtes sont tranchantes, les premières rayonnent depuis le sommet de l'angle interne et la largeur des deux premières vallées est égale. Les plaques dentaires supérieures ne sont pas en contact et il subsiste un caractère primitif sur les plaques spléniales: la première crête est plus longue que les suivantes. La biométrie distingue assez bien *A. atlantis* et *C. multicristatus*. Cependant des indices et quelques mesures d'angles se recoupent ($\delta 2$ supérieur).

La plaque dentaire à 7 crêtes en provenance du Trias inférieur de l'île d'Heligoland (KRUMBEIN & WILCZESKI 1973) est voisine de celles d'*A. atlantis* et de celles de *C. multicristatus*. Comme elle provient des mêmes niveaux stratigraphiques que *C. multicristatus* il faut plutôt la rapporter à cette dernière espèce.

C. dorotheae CASE 1921

Cette plaque dentaire provient du Trias supérieur du Texas. Elle rappelle *A. atlantis* par ses crêtes tranchantes et son angle interne à peu près droit, pourvu d'un sommet net. Les proportions de la plaques sont les mêmes. CASE signale 6 crêtes mais la figure en fait apparaître 7. Si c'est réellement le cas cette plaque est très proche de celles d'*A. atlantis*. WARTHIN a décrit en 1928 *C. crobiensis* en provenance des mêmes niveaux et de la même région. Ce reste fragmentaire semble assez comparable à *C. dorotheae*; toutefois cette plaque ne possède certainement que 6 crêtes.

Il faut citer la présence de plaques portant 7 crêtes, non décrites, dans le Trias supérieur des Indes (Maleri formation) mentionnées par JAIN (1968). MIALI (1878) a figuré un fragment d'une telle plaque. Toutes les plaques dentaires triasiques qui semblent proches de celles d'*A. atlantis* sont des plaques de dimensions assez petites, à l'exception des plaques dentaires de la Maleri formation.

C. tiguidiensis TABASTE 1963

Il existe une quarantaine de plaques subcomplètes et presque autant de plaques fragmentaires en provenance du Crétacé du Sahara. La morphologie est pratiquement la même que celle des plaques d'*A. atlantis*. Les angles et les indices sont très comparables (étude en cours). Ces plaques dentaires portent parfois jusqu'à 10 crêtes au lieu de 8 et un alignement de denticules chez *A. atlantis*; avec les dimensions qui sont légèrement inférieures c'est le seul caractère qui les distingue de celles d'*A. atlantis*. En l'absence d'autres restes il est cependant difficile d'affirmer que *C. tiguidiensis* a pour ancêtre triasique *A. atlantis*.

C. africanus HAUG 1904 et *C. pectinatus* TABASTE 1963

Ces deux espèces du Crétacé inférieur saharien possèdent souvent des plaques dentaires à 7 crêtes ou plus. Elles diffèrent de celles d'*A. atlantis* par leur angle interne assez nettement obtus et la perte partielle du rayonnement de leurs crêtes à partir du sommet de l'angle interne. Les petites plaques rappellent plus celles d'*A. atlantis*. Les angles et les indices, sauf l'angle interne sont très proches de ceux d'*A. atlantis* et de *C. tiguidiensis*. Les plaques dentaires de *C. africanus* et de *C. pectinatus* semblent avoir évolué à partir de plaques semblables à celles de *C. tiguidiensis* et d'*A. atlantis*.

Neoceratodus forsteri (KREFFT 1870)

L'angle interne est obtus mais il est rarement net, les crêtes ne rayonnent pas à partir de cet angle, la première vallée n'est pas nettement plus large que la seconde et la première crête demeure plus longue que les autres. 6 ou 7 crêtes peuvent être présentes. Parmi les fossiles triasiques il y en a peu qui possèdent autant de crêtes. Avec STROMER & PEYER (1917), je pense que c'est parmi les formes à 7 crêtes et plus qu'il faut rechercher les ancêtres de *Neoceratodus*. Il semble qu'*A. atlantis* ne puisse pas convenir car il possède des premières crêtes dont les proportions ne sont pas archaïques; en effet les premières crêtes sont chez *A. atlantis* plus courtes ou aussi longues que les suivantes alors que chez *N. forsteri* la disposition primitive subsiste. Les plaques dentaires de *C. africanus* et de *C. pectinatus* évoquent mieux celles de *N. forsteri*.

Arganodus atlantis semble assez proche par ses plaques dentaires de celles qui sont connues au Texas à la même époque. Ce fait concorde assez bien avec la paléogéographie. Les plaques dentaires semblent permettre de relier phylétiquement

A. atlantis avec *C. multicristatus* du Trias inférieur et *C. tiguidiensis* du Crétacé inférieur. Il faut toutefois être prudent car ces Cératodontidés ne sont connus que par leurs plaques dentaires.

3. Les Dipneustes: II. *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979

Genre *Ceratodus* AGASSIZ 1838

Ceratodus arganensis MARTIN 1979

*1979 *Ceratodus arganensis* MARTIN, p. 89, 91, fig. 4. — [1979b]

Holotype: MARTIN 1979, fig. 4, Tal 327.

Locus typicus: couloir d'Argana (Maroc), gisement X (DUTUIT 1976a).

Stratum typicum: base des grès et argiles silteuses rouges (t5).

Matériel: 3 plaques supérieures Tal 325a et b, Tal 327; un frontal latéral fragmentaire ankylosé à la plaque Tal 325a et un second frontal latéral Tal 329; un dermoptérotique Tal 328; un frontal central Tal 326 (empreinte de la face interne). Tous ces os dermiques sont fragmentaires.

Diagnose: *Ceratodus* dont les plaques dentaires supérieures assez petites ont la forme d'un triangle rectangle. Les crêtes sont tranchantes, au nombre de 7. Elles sont inclinées vers l'avant sur le bord labial. Les crêtes, à partir de la troisième, sont d'abord dirigées vers l'arrière puis se courbent latéralement, brusquement. Le processus ascends ptérygoplatin s'élève entre la 2e et la 4e crête. Les os dermiques sont minces, dépourvus d'ornementation et portent des sillons sensoriels.

Description

Il y a deux plaques gauches Tal 325b et Tal 327 et une plaque droite Tal 325a. Les deux plaques Tal 325 s'articulent parfaitement par une surface de contact du flanc mésial qui est très nette. La description est fondée sur l'holotype.

Vue occlusale

La région de l'angle interne est arrondie mais la forme en triangle rectangle est indéniable. Le bord mésial et la partie labiale des crêtes constituent de véritables lames. L'angle interne vaut en moyenne 94°, 97° sur le type, la première crête n'est pas plus longue que les suivantes. Les 3 premières crêtes émergent du sommet de l'angle interne tandis que les 2 dernières émergent à partir du bord lingual; l'usure empêche de voir si la 4e et la 5e atteignent le sommet de l'angle interne. Les crêtes postérieures sont nettement courbées vers l'avant. La première vallée n'est pas nettement plus large que la seconde. La variation individuelle se manifeste surtout par un angle interne plus faible sur Tal 325a 87°. Sur la même plaque le processus ascends ptérygoplatin s'étale entre la 2e et la 4e crête alors qu'il est placé entre la 2e et la 3e sur les deux autres plaques.

Les plaques dermiques

Les frontaux latéraux sont déterminés avec certitude puisque Tal 325a porte encore une plaque dentaire. Cet os fragmentaire porte le sillon sensoriel du canal supraorbitaire. Cet os est assez épais. Tal 329 porte des crêtes sur sa face interne, sa forme générale et ces crêtes ont permis de l'identifier. Il rappelle assez bien les frontaux latéraux d'*A. atlantis*, il est cependant plus petit et plus mince (longueur 4,5 cm, épaisseur 3 mm).

L'empreinte d'un os pentagonal assez petit (3 cm sur 2,5 cm) a été interprétée comme la face interne d'un frontal central (empreinte au latex Tal 326). Des surfaces de recouvrement bordent l'os latéralement.

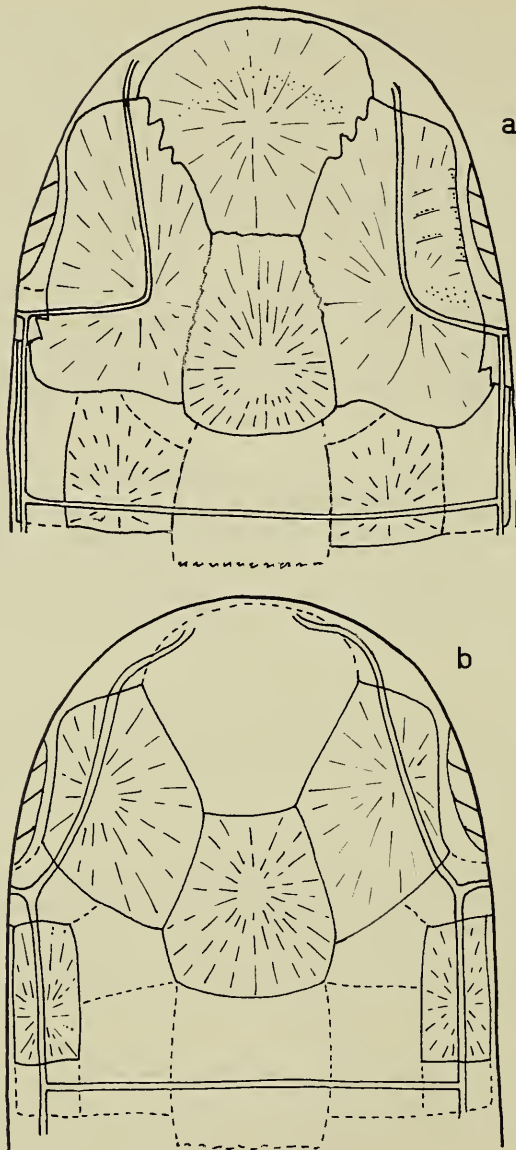


Fig. 5. a: Reconstitution hypothétique de *Ceratodus rectangularis* LINCK.
 b: Reconstitution hypothétique de *Ceratodus arganensis* MARTIN.

Une plaque portant un sillon sensoriel longitudinal a été interprétée comme un dermoptérotique. Cette plaque est rectangulaire (3 cm sur 2 cm); elle est fine (1,5 mm). Le centre de radiation est situé sur le sillon sensoriel. Il n'y a aucune ornementation. Une longueur et les deux largeurs portent des surfaces de recouvrement sur la face interne.

Ces os dermiques appartiennent sûrement à *C. arganensis* car ils ont été découverts dans le même bloc de sédiment que les plaques dentaires Tal 325. Il n'est pas certain que cet ensemble appartienne au même sujet. Ces os ne peuvent pas

appartenir à *A. atlantis* car ils ne ressemblent à aucun des os de ce Cératodontidé, sauf les frontaux latéraux, mais il semble que cela soit assez banal (voir plus haut).

Le toit crânien de *C. arganensis* devait être relativement conservateur avec une mosaïque encore complexe (fig. 5b).

Comparaisons

Les plaques dentaires évoquent particulièrement *C. africanus* et *C. pectinatus* à cause de la perte partielle du rayonnement des crêtes; de plus la partie labiale des crêtes est presque parallèle comme chez ces deux espèces du Crétacé. Une plaque dentaire du Karroo (elle proviendrait avec doute de l'horizon à poissons du Stormberg) ressemble un peu à celles de *C. arganensis* mais elle est cassée. Il s'agit de *C. capensis* A. S. WOODWARD 1889. Il est possible que cette plaque ait porté 6 crêtes mais seules 4 sont conservées. L'angle interne est arrondi à son sommet, il vaut environ 90° et les crêtes ne rayonnent pas à partir du sommet de l'angle. Trop d'incertitudes entourent cependant ce fossile pour le rapprocher de *C. arganensis*.

Ces plaques dentaires n'appartiennent pas à *A. atlantis* à cause de leur angle interne arrondi et de la courbure marquée des crêtes. Ce caractère qui annonce une perte plus prononcée du rayonnement rapproche cette espèce de *C. africanus* et *C. pectinatus* mais aussi de *Neoceratodus*.

4. Conclusions sur les Dipneustes

A. atlantis et *C. arganensis* possèdent un toit crânien et des plaques dentaires différents de ceux qui sont connus au Trias. La variété des Dipneustes triasiques a été mise en évidence d'abord sur les plaques dentaires. VOROBEVA (1967) a montré que les caractères postcrâniens étaient aussi fort variables. La diversité qui règne chez les Cératodontidés triasiques est confirmée par les découvertes du couloir d'Argana. Au Trias ce groupe loin d'être en voie de disparition est représenté par un grand nombre d'espèces qui se répartissent dans au moins 7 genres. Ils peuplent aussi bien les eaux franchement marines (certaines formes du Trias allemand, *Paraceratodus germaini* etc.) que les milieux continentaux (les formes du Karroo, de Sibérie, du Texas). L'illusion de leur régression repose sur la régression, bien réelle, de leur ossification de sorte que peu de fossiles spectaculaires ont été découverts en dehors de nombreuses et banales plaques dentaires systématiquement rapportées au genre »fourre tout« *Ceratodus*. Mais la répartition mondiale du groupe, sa nature ubiquiste et les données anatomiques montrent bien qu'elles étaient alors sa vigueur et sa diversité. L'évolution des Dipneustes est loin d'être terminée au Trias et ce n'est que bien plus tard que leur répartition géographique va se réduire à son état actuel, trois genres peuplant trois continents.

Arganodus montre que des relations étroites unissaient le Maroc à l'Amérique du Nord au Trias supérieur en effet *C. dorotheae* du Texas semble voisin d'*A. atlantis*.

C. multicristatus et *C. tiguidiensis* sont peut être liés phylétiquement à *A. atlantis* tandis que *C. arganensis* évoque surtout *C. africanus* et *C. pectinatus*. Ces derniers Cératodontidés semblent assez proches par leurs plaques dentaires de *Neoceratodus forsteri*. De toutes façon ces quatre espèces ont évolué à partir de Dipneustes dont les plaques dentaires devaient être assez comparables à celles de *C. tiguidiensis* et d'*A. atlantis* et c'est parmi le groupe des Cératodontidés mésozoïques dont les plaques dentaires possèdent au moins 7 crêtes qu'il faut rechercher les ancêtres du Dipneuste australien actuel.

5. Actinistien: Coelacanthidé indet.

»Classe« Crossopterygii HUXLEY 1861

Ordre Coelacanthiformes JARVIK 1942

Famille Coelacanthidae AGASSIZ 1838

Coelacanthidae gen. et sp. indet.

Matériel et terminologie. — Il s'agit de l'os latéral droit de la mandibule c'est à dire dans la terminologie de MOY-THOMAS (1935) l'angulaire. J'utilise cette terminologie car elle a été employée par SCHAEFFER pour décrire *Diplurus newarki* BRYANT) dont l'angulaire est assez comparable à celui-ci. Cet os provient du gisement X.

Description. — L'allongement (6 cm/1,2 cm) de cet os concave mésialement et ventralement, convexe dorsalement et latéralement est typique de cette plaque osseuse chez les Actinistiens. Sur la face externe 8 dépression ovalo-circulaires marquent la trace du canal mandibulaire. Au dessous l'os s'affine à l'emplacement de son recouvrement par la plaque gulaire. La face interne évoque particulièrement celle de l'angulaire de *D. newarki* (SCHAEFFER 1952) qui diffère cependant de celui-ci par sa forme plus rectangulaire et les 4 dépressions seulement du canal mandibulaire. Cette association de Dipneustes d'Actinistiens et d'Actinoptérygiens dans les mêmes niveaux triasiques n'est pas exceptionnelle. Elle est connue au Spitsberg (STENSIÖ 1921), à Madagascar (WHITE 1932, 1933; MOY-THOMAS 1935; PIVETEAU 1934; LEHMAN 1952; LEHMAN et al. 1959; BELTAN 1968), dans le Buntsandstein européen (FRAAS 1904; FRENTZEN 1924; JÖRG 1969; GALL et al. 1974) et dans le Dockum group de l'Ouest des USA (CASE 1921; WARTHIN 1928; SCHAEFFER & GREGORY 1961; SCHAEFFER 1967).

6. Conclusions générales

Arganodus atlantis avec son toit crânien très bien conservé permet de préciser l'anatomie des Cératodontidés triasiques. Phylétiquement ce nouveau genre pourrait être relié à *C. multicristatus* du Trias inférieur de Sibérie et d'Europe et à *C. tiguidiensis* du Crétacé inférieur saharien. *C. dorotheae* du Trias supérieur du Texas semble aussi voisin de cette forme marocaine.

C. arganensis semble proche surtout de *C. africanus* et de *C. pectinatus* du Crétacé inférieur saharien. Ces deux groupes de Cératodontidés se rapprochent par le nombre et les proportions de leurs crêtes dentaires. Le toit crânien d'*Arganodus* semble l'exclure de l'ascendance de *Neoceratodus*. Par contre les plaques dentaires de *C. arganensis*, *C. africanus* et *C. pectinatus* rappellent celles de *Neoceratodus forsteri*. Il faut certainement rechercher les ancêtres mésozoïques de ce Dipneustes parmi les Cératodontiformes dont les plaques dentaires portent au moins 7 crêtes.

Arganodus atlantis et *Ceratodus dorotheae* montrent que des relations étroites existaient entre l'Amérique du Nord et le Maroc au Trias supérieur, ce qui est confirmé par certains Actinoptérygiens (MARTIN 1980 b, c) et les Vertébrés tétrapodes (DUTUIT 1976a, 1977 a, b).

7. Bibliographie

- Pour les ouvrages antérieurs à 1966 et 1967 je renvoie à LEHMAN 1966 et à JARVIK 1967. Pour la géologie je renvoie à DUTUIT 1976a.
- BELTAN, L. (1968): La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar: le neurocrâne. — Cahiers Paléont., 1968: 136 pp., 44 figs., 50 pls.; Paris.
- BERMAN, D. S. (1976): Cranial morphology of the lower Permian lungfish *Gnathorbiza* (Osteichthyes: Dipnoi). — J. Paleont., 50: 1020—1033, 8 figs.; Tulsa/Oklah.
- (1979): *Gnathorbiza bothrotreta* (Osteichthyes: Dipnoi) from the lower Permian Abo Formation of New Mexico. — Ann. Carnegie Mus., 48: 211—230, 7 figs.; Pittsburgh.
- BERNACZEK, G. M. (1977): A lungfish cranium from the middle Devonian of Yukon territory, Canada. — Palaeontographica, 157: 175—200, 14 figs., 4 pls.; Stuttgart.
- BERTMAR, G. (1965): On the development of the jugular and cerebral veins in fishes. — Proc. zool. Soc. London, 144: 88—129, 25 figs.; London.
- DUTUIT, J. M. (1976a): Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers Stégocéphales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). — Mem. Mus. nat. Hist. nat., C, 36: 253pp., 104 figs. 70 pls.; Paris.
- (1976b): Où en est la stratigraphie à base paléontologique de la formation rouge d'Argana (Atlas occidental)? — C. R. somm. Soc. géol. Fr., 6: 272—273; Paris.
- (1977a): *Palaeorhinus magnoculus*, Phytosaure du Trias supérieur de l'Atlas marocain.-Géol. médit., 4: 255—268, 2 figs., 1 pl.; Marseille.
- (1977b): Description du crâne d'*Angistorhinus talaïnti* nov. sp., un nouveau Phytosaure du Trias atlasique marocain.-Bull. Mus. natl. Hist. nat., 3e série, 489: 297—326, 7 figs., 6 pls.; Paris.
- GALL, J. C.; GRAUVOGEL, L. & LEHMAN, J. P. (1974): Faune du Buntsandstein V. Les poissons fossiles de la collection GRAUVOGEL-GALL. — Ann. Paléont., 60: 10—21, 6 figs., 10 pls.; Paris.
- JAIN, S. L. (1968): Vomerine teeth of *Ceratodus* from the Maleri Formation (Upper Triassic, Deccan, India). — J. Paleont., 42: 96—99, 3 figs.; Tulsa/Oklah.
- JARVIK, E. (1967): On the structure of the lower jaw in Dipnoans: with a description of an early Dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et sp. nov.-Linn. Soc. Zool. London, 47: 155—183, 9 figs., 6 pls.; London.
- JÖRG, E. (1969): Eine Fischfauna aus dem oberen Buntsandstein (Untertrias) von Karlsruhe Durlach (Nord Baden). — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschl., 28: 87—103, 9 figs., 4 pls.; Karlsruhe.
- KEMP, A. (1977): The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (KREFFT). — Zool. J. Linn. Soc., 60: 223—258, 5 figs. 7 pls.; London.
- KRUMBEIN, W. E. & WILCZEWSKI, N. (1973): Eine Dipnoer-Zahnplatte aus dem Buntsandstein Helgolands. — N. Jb. Geol., Paläont., Mh., 1973: 279—283, 1 fig.; Stuttgart.
- LEHMAN, J. P. (1966): Actinopterygii, Dipnoi et Crossopterygii, Brachiopterygii. — In: PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie. 4/3: 420 pp., 344 figs.; Paris (Masson).
- (1975): A propos de *Ceratodus sturii* TELLER, 1891. — Bull. Mus. natl. Hist. nat., 3e série, 345: 241—246, 4 figs.; Paris.
- MARTIN, M. (1979): Actinoptérygiens, Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. — Thèse de 3e cycle, Paris VI, 121 pp., 75 figs., 6 pls. — [Msc.] — [1979a].
- (1979): *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain. — C. R. Acad. Sci. Paris, D, 289: 89—92, 1 fig.; Paris. — [1979b].
- (1980): Revision of *Ceratodus concinnus* PLIENINGER. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 56: 15 pp., 3 figs., 1 pl.; Stuttgart. — [1980a].
- (1980): *Dipteronotus gibbosus* (Actinopterygii, Chondrostei) nouveau Colobodontidé du Trias supérieur continental marocain. — Geobios, 13/3: 445—449, 1 pl.; Lyon — [1980b].
- (1980): Les Redfieldiidés (Actinopterygii, Chondrostei) du Trias supérieur continental marocain. — Geobios, 13/3: 437—440, 5 figs.; Lyon. — [1980c].
- MILES, R. S. (1977): Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study

based on the new species from the Devonian of Australia. — Zool. J. Linn. Soc., 61: 328pp., 158 figs.; London.

- POPLIN, C. (1973): Survivance de la ligne »épibranchiale« en particulier du »canal dorso-latéral antérieur« (ligne profonde) chez les Vertébrés inférieurs. — Bull. Mus. natl. Hist. nat., 117: 118—139, 10 figs.; Paris.
- SCHAEFFER, B. (1967): Late Triassic fishes from the Western United States. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 135: 287—342, 20 figs. 22 pls.; New York.
- SCHULTZE, H. P. (1969): *Griphognathus* GROSS, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch Gladbach (rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. — Geologica et Palaeontologica, 3: 21—78. 43 figs., 9 pls.; Marburg.
- THOMSON, K. S. & CAMPBELL, K. (1971): The structure and relationships of the primitive Devonian lungfish *Dipnorhynchus sussmilchi* (ETHERIDGE). — Bull. Peabody Mus. nat. Hist., 38: 109 pp., 95 figs.; New Haven.
- VOROBYEVA, E. I. (1967): Triassic Ceratods from South Fergana and remarks on the systematics and phylogeny of Ceratodontids. — Paleont. J. Transl., 1: 80—87, 3 figs. 1 pl.; Washington.
- VOROBYEVA, E. & MINIKH, M. G. (1968): Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates. — Paleont. J. Transl., 2: 217—227, 3 figs., 1 pl.; Washington.

Adresse de l'auteur:

Dr. M. Martin, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Planche 1

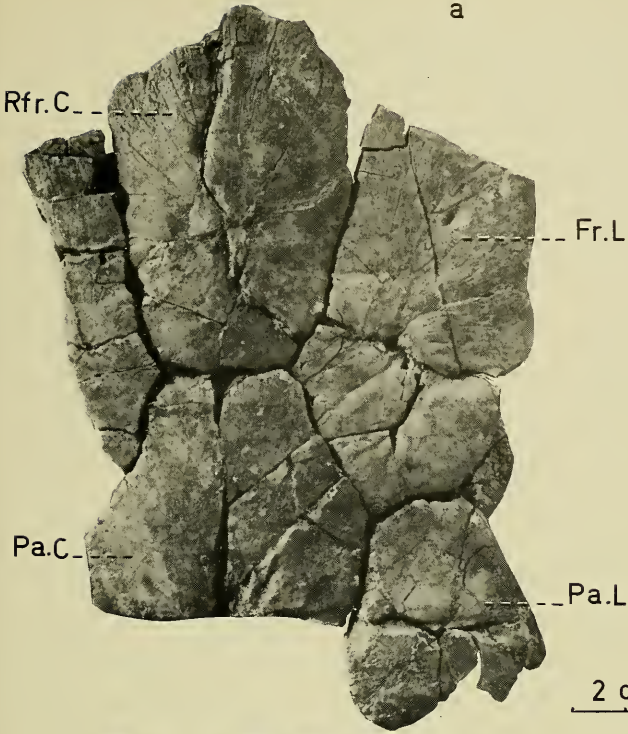
Arganodus atlantis MARTIN (a—f)

- a: toit crânien de l'holotype. — Fr. L: frontal latéral, Pa. C: pariétal central, Pa. L: pariétal latéral, Rfr. C: rostrofrontal central.
- b: face ventrale du parasphénoïde Tal 304 f.
- c: face dorsale du même os.
- d: face occlusale de la mandibule de l'holotype.
- e: face ventrale de la même mandibule.
- f: plaque dentaire supérieure droite Tal 317. — Prpa: processus ascendens ptérygoplatin.

Ceratodus arganensis MARTIN (g)

- g: holotype.

a



b



d



f

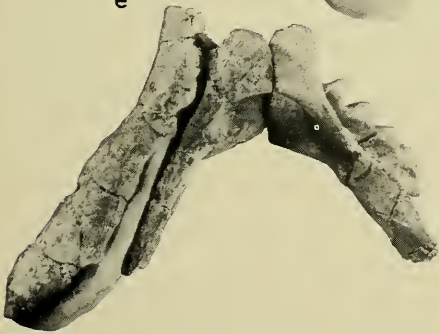


1 cm

c



e



g



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B](#)
[\[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [69_B](#)

Autor(en)/Author(s): Martin Michel

Artikel/Article: [Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain 1-29](#)