

Ichthyemidion, a new genus for the elopiform fish "Anaethalion" vidali, from the Early Cretaceous of Spain: phylogenetic comments

Francisco José Poyato-Ariza

C.R. Acad. Sci. Paris,
t. 320, série II a,
p. 133 à 139,
1995

Abstract *Ichthyemidion* is a new genus erected for the elopiform teleost "Anaethalion" vidali, from the Early Cretaceous outcrops of Montsec, Lérida, Spain. At least 30 characters discriminate *Ichthyemidion* from the genus *Anaethalion*; 14 of these features are unique to *Ichthyemidion*. The diagnoses of Elopomorpha, Elopiformes, and Elopidae are based either on primitive features or on characters of unclear occurrence and homologies (all of them present in *I. vidali*), and the phylogenetic relationships of *Ichthyemidion* are consequently difficult to establish at present. However, it can be related to *Elops* on the basis of at least 16 shared characters. Pending the confirmation of a cladistic analysis, *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali* is considered an elopiform fish of the family Elopidae. It represents the oldest fossil record of this family.

Keywords : Elopiform teleosteans, Phylogeny, New taxon, Lower Cretaceous, Spain.

Résumé *Ichthyemidion*, genre nouveau pour le poisson élopiforme «*Anaethalion*» *vidali*, du Crétacé inférieur d'Espagne : considérations phylogénétiques

Ichthyemidion est un nouveau genre créé pour le téléostéen élopiforme «*Anaethalion*» *vidali*, provenant des gisements du Crétacé inférieur du Montsec, Province de Lérida, Espagne. Au moins 30 caractères éloignent *Ichthyemidion* du genre *Anaethalion* ; 14 d'entre eux sont uniques à *Ichthyemidion*. Les diagnoses des Elopomorpha, des Elopiformes et des Elopidae sont fondées soit sur des traits primitifs, soit sur des caractères dont la distribution et les homologies sont douteuses (tous présents chez *I. vidali*). Malgré le manque de fiabilité de telles diagnoses, il est possible de rapprocher *Ichthyemidion* d'*Elops*, grâce à 16 caractères partagés par les deux poissons. En attendant la confirmation d'une analyse cladistique, *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali* est considéré comme un poisson élopiforme de la famille des Elopidae. Il représente le plus ancien Elopidae fossile connu actuellement.

Mots-clés : Téléostéens élopiformes, Phylogénie, Taxon nouveau, Crétacé inférieur, Espagne.

Version
française
abrégée

INTRODUCTION ET DIAGNOSE

ICHTHYEMIDION est un nouveau genre créé pour le poisson téléostéen élopiforme «*Anaethalion*» *vidali* Sauvage 1903, provenant de La Pedrera (localité-type) et de La Cabrúa, gisements du Montsec (Province de Lérida, Espagne) datés du Crétacé inférieur (Berriasien supérieur-Valanginien inférieur). Certains auteurs ont signalé les différences existant entre «*Anaethalion*» *vidali* et les autres espèces d'*Anaethalion*: Nybelin, 1967 ; Wenz, 1968 ; Forey, 1973 a ; Patterson et Rosen, 1977 ;

Poyato-Ariza et Wenz, 1990 ; Wenz, 1991. La révision des collections de Barcelone, Paris et Londres, ainsi que l'étude des nouveaux spécimens, notamment LC-1825-IEI, Lérida (figures 1-3), a permis la création d'un nouveau genre et sa description.

Ordre Elopiformes sensu Forey 1973 a.

Famille Elopidae sensu Forey 1973 a.

Genre Ichthyemidion nov. gen.
(figures 1-4).

Diagnose : Autapomorphies: nasal élargi ventralement. Interopercule décalé vers l'arrière.

Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045-2454, USA.
Permanent address: Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, 28049-Madrid, Spain.

Note

présentée par
Philippe Taquet.
remise le 1^{er} avril 1994,
acceptée après révision
le 18 octobre 1994.

Branche préoperculaire antéro-ventrale massive. 60 à 64 paires d'épineuraux ramifiés, très développés. Epipleuraux branchus plus une série d'os intermusculaires épicentraux dans la région caudale. Segment basal des lépidotriches très long. Lépidotriches asymétriquement dichotomes. Tous les épuraux (3) entrent en contact avec le bord dorsal de l'uroneural 1. Expansion antérieure bilobée sur l'uroneural 1. Ecaillles très petites.

Combinaison de caractères apomorphes: pas de rostral indépendant. 1, peut-être 2 rostraux latéraux.

Rétroarticulaire partiellement soudé à l'angulaire. Dents villiformes nombreuses, disposées sur le bord oral massif du prémaxillaire, du maxillaire et de la mandibule. Branche ventrale de l'hyomandibulaire étroite, dirigée antéroventralement. 65 à 67 vertèbres. Arcs neuraux et hémaux autogènes. Relief de la paroi latérale des corps vertébraux formé par de nombreuses stries longitudinales. Arcs neuraux des vertèbres préurale 1 et urale 1 formant avec l'expansion antérieure de l'épural 1 une structure complexe aplatie. Uroneural 1 rectiligne. Expansion membraneuse sur l'uroneural 1 présente. 4 uroneuraux, 3 épuraux, 7 hypuraux.

DISCUSSION

A) *Ichthyemidion* comme genre nouveau

I. vidali a été traditionnellement considéré comme une espèce du genre *Anaethalion* sur la base d'une ressemblance superficielle (forme générale du corps, position des nageoires) ou du partage de plésiomorphies, tels que mandibule longue et étroite, crâne latéropariétal (*cf.* Sauvage, 1903; Vidal, 1915). Cependant, au moins 30 caractères d'*Ichthyemidion* ne sont présents chez aucun *Anaethalion*. 14 de ces caractères sont uniques au poisson espagnol (**figures 1-4**): 1) nasal ventralement élargi; 2) prémaxillaire rectangulaire; 3) processus coronoïde relativement élevé, 40 à 45 % de la longueur totale de la mandibule; 4) fenêtre du cératohyal antérieur réduite à environ 35 % de la longueur de l'os; 5) interopercule décalé vers l'arrière et partiellement situé sous le sousopercule; 6) branche postéro-supérieure du préopercule étroite, antéro-inférieure massive;

7) épineuraux nombreux (60 à 64 paires), longs et très ramifiés; 8) la plupart des épipleuraux branchus, une série d'os intermusculaires épicentraux dans la région caudale; 9) nageoire anale longue, falciforme; 10) segment basal des lépidotriches allongé; 11) segmentation longitudinale des lépidotriches asymétrique; 12) tous les épuraux (3) entrant en contact avec le bord dorsal de l'uroneural 1; 13) uroneural 1 muni d'une expansion antérieure aplatie et bilobée; 14) écailles de dimensions réduites. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces caractères sont considérés comme des autapomorphies. Ces dernières, alliées à la liste des apomorphies citées plus bas, justifient la création du nouveau genre *Ichthyemidion* pour la forme du Montsec.

B) Affinités systématiques d'*Ichthyemidion*

Les diagnoses des Elopomorpha (Patterson et Rosen, 1977), Elopiformes et Elopidae (Forey, 1973 *a, b*) utilisées jusqu'à présent sont fondées, soit sur des traits primitifs (crâne latéropariétal, 2 supramaxillaires, uroneuraux libres), soit sur des caractères dont la distribution et les homologies sont douteuses (« ossicules rostraux », « épine pectorale impaire », « expansion des arcs neuraux sur PU1 et U1 »: Arratia, 1987; Jessen, 1972; Schultze et Arratia, 1988; obs. pers.). Ces caractères, en plus, sont utilisés pour l'identification taxonomique à différents niveaux (cohorte, ordre, famille). Les relations phylogénétiques d'*Ichthyemidion* sont dans ces conditions difficiles à établir. Cependant, il est possible d'affirmer qu'*I. vidali* possède tous les caractères vérifiables attribués aux Elopomorpha, Elopiformes et Elopidae, et aucun caractère ne s'opposant à cette attribution, sauf la fusion du rétroarticulaire à l'angulaire, qui n'est que partielle chez *Ichthyemidion* (P. 10927). Il faut cependant noter que la distribution et les homologies de ce caractère ont été mises en doute (Arratia, 1987; obs. pers.). *I. vidali* présente tous les caractères des Elopidae *sensu* Forey 1973 *a*. En plus, il est possible de le rapprocher d'*Elops*, grâce aux 16 caractères partagés par ces deux poissons (**figures 1-4**), qui ne sont pas nécessairement des synapomorphies: 1) rostrodermethoïde articulé antéro-latéralement avec le prémaxillaire; 2) 1, probablement 2 ossicules rostraux latéraux; 3) nombreuses petites dents villiformes

placées sur le bord oral, très massif, du prémaxillaire, du maxillaire et de la mandibule; 4) processus articulaire du maxillaire long, représentant plus de 10 % de la longueur totale de l'os; 5) supramaxillaires surmontant la seule moitié postérieure du maxillaire; 6) branche ventrale de l'hyomandibulaire étroite et dirigée vers l'avant; 7) cérotahyal antérieur trapézoïdal; 8) plaque dermique dentée très développée associée au premier basibranchial; 9) canal pré-operculaire émettant au moins 14 canalicules sensoriels; 10) plus de 65 vertèbres; 11) centres vertébraux courts et hauts; 12) relief des parois des centres vertébraux formé de nombreuses stries longitudinales (parois vertébrales chagrinées); 13) parapophyses vertébrales autogènes; 14) arcs neuraux et hémaux autogènes; 15) uroneural 1 rectiligne; 16) 7 hypuraux seulement.

CONCLUSIONS

En attendant la confirmation d'une analyse cladistique prenant en compte l'ensemble des Elopiformes, analyse qui dépasse le cadre de cette Note, *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali* est considéré comme un poisson elopiforme de la famille des Elopidae *sensu* Forey 1973 a. Il représente le plus ancien Elopidae connu actuellement (Crétacé inférieur, Berriasien-Valangien). La séparation d'*I. vidali* du genre *Anaethalion* restreint la distribution géographique et stratigraphique de ce dernier au Jurassique supérieur d'Allemagne (Solnhofen, Eichstätt) et de France (Cerin). Dans l'état actuel de nos connaissances, les diagnoses des Elopomorpha *sensu* Patterson et Rosen 1977, ainsi que des Elopiformes et Elopidae *sensu* Forey 1973 a demandent la confirmation d'une analyse cladistique.

INTRODUCTION

Ichthyemidion nov. gen. *vidali* was described by Sauvage (1903) as a species of the genus *Anaethalion*. It is a long (up to 50 cm) teleost present in the Early Cretaceous outcrops of Montsec, Lérida, Spain. Many authors have dealt with "*Anaethalion*" *vidali*; a number of them have pointed out the peculiarity of "*A.*" *vidali* among the other species of *Anaethalion*: Nybelin, 1967; Wenz, 1968; Forey, 1973 a; Patterson and Rosen, 1977; Poyato-Ariza and Wenz, 1990; Wenz, 1991. The review of old collections in Barcelona, Paris, and London, and the study of new findings, especially the specimen LC-1825-IEI, Lérida, Spain (figures 1-3), permitted the revision of this fish, for which a new genus is erected.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Subdivision Teleostei.

Order Elopiformes *sensu* Forey 1973 a.

Family Elopidae *sensu* Forey 1973 a.

Genus *Ichthyemidion* nov. gen.

(figures 1-4).

Selected synonymy: *Æthalion* Sauvage 1903: 468, 477-479, plate 2, figure 2, plate 3, figure 2; *Aethalion* Vidal 1915:

22, 34; plate 1, figure 2; *pro parte* *Anaethalion* Lehman 1966: 194; *pro parte* *Anaethalion* Nybelin 1967: 49; *Aethalion* Sauvage *fide* Wenz 1968: 116; *Anaethalion* Wenz, 1968: 117, 119; *pro parte* "*Anaethalion*" Patterson and Rosen 1977: 85, 87, 142, 161, 163, figures 39, 40 B, 54; *pro parte* *Anaethalion* Patterson and Rosen 1977: 135, 137, 142, 158; *Ichthyemidion* (unpublished *nomen nudum*) Poyato-Ariza 1991: III, VI, 3, 48, 56, 59, 63, 77, 78, 93, 97, 201, 203-349, 638, 640, figures 1.2.8 E, 1.2.10, 2.3.1-2.3.27, 2.3.28 B, 2.3.29 B; *Ichthyemidion* (undescribed and undiagnosed *nomen nudum*): Barale *et al.*, 1994; Poyato-Ariza and Wenz, 1994; Wenz and Poyato-Ariza, 1994.

Diagnosis: Autapomorphies: Nasal ventrally expanded. Interopercle displaced posteriorly. Anteroventral limb of preopercle large. 60 to 64 pairs of highly developed, branched epineurals. Branched epipleurals plus central intermuscular bones in caudal region. Basal segment of lepidotrichia extremely long. Lepidotrichia asymmetrically branched in longitudinal sense. All 3 epurals contacting dorsal border of uroneural 1. Bilobulate anterior expansion in uroneural 1. Very small scales.

Combination of apomorphic characters: Independent rostral absent. 1, maybe 2, lateral rostral ossicles present. Retroarticular partially fused to angular. Numerous small villiform teeth arranged in thickened oral border of premaxilla, maxilla, and mandible. Ventral limb of premaxilla, maxilla, and man-

Figure 1 *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali*. Specimen LC-1825-IEI. Right side, lateral view. Standard length: 234 mm. Photo Serrette (URA 12 CNRS, Paris).

Ichthyemidion nov. gen. *vidali*. Spécimen LC-1825-IEI. Vue latérale du côté droit. Longueur standard : 234 mm. Photo Serrette (URA 12 CNRS, Paris).

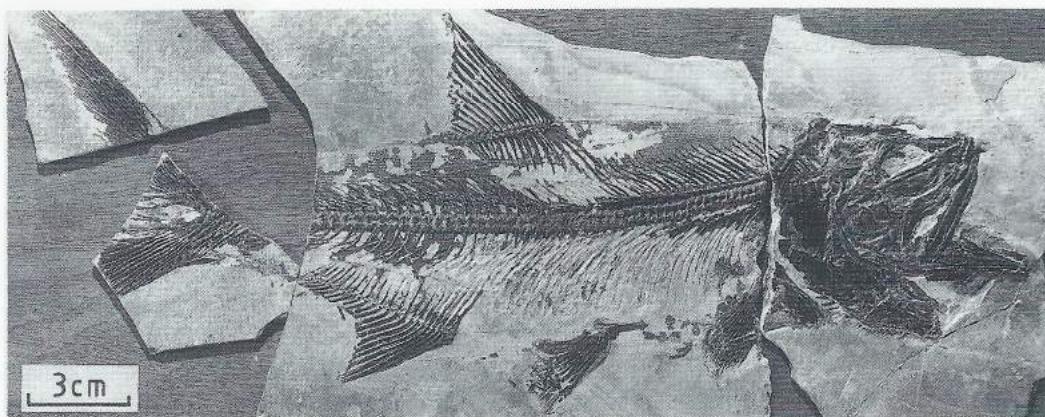


Figure 2 *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali*. Skull of specimen LC-1825-IEI. Right side, lateral view. Head length: 55 mm. Photo Serrette (URA 12 CNRS, Paris).

Ichthyemidion nov. gen. *vidali*. Crâne du spécimen LC-1825-IEI. Vue latérale du côté droit. Longueur de la tête : 55 mm. Photo Serrette (URA 12 CNRS, Paris).

dible. Ventral limb of hyomandibula narrow, directed antero-ventrally. 65 to 67 vertebrae. Autogenous neural and haemal arches. Relief of vertebral walls formed by numerous small longitudinal ridges. Neural arches of PU1 and U1 forming a complex flat structure together with anterior expansion of epural 1. Uroneural 1 straight; membranous outgrowth in uroneural 1 present. 4 uroneurals, 3 epurals, 7 hypurals; all of them independent.

Derivatio nominis: From the Greek substantive "ἰχθυέμα", "ἰχθυέματος", "ichthyma, ichthyematos", "fish scale"; and the Greek diminutive suffix "-ίδιον", "-idion". *Ichthyemidion* means "small fish scale".

Type and only species: I. vidali (Sauvage 1903).

Holotype: 509 a, b (VID), Museu de Geologia de Barcelona, Spain.

Other material: Institut d'Estudis Ilerdencs, Lérida, Spain: LP-1274 A, B-IEI; LP-1825-IEI; Museu de Geologia de Barcelona, Spain: 506 (VID), 507 (VID); 510 (VID); 585 (VID); 598 (VID); 603 (VID); 30364 (SER); 30365 (SER); 30367 a, b (SER); 30370 (SER); 30372 (SER); 30378 (SER). Natural History Museum, London, United Kingdom: P.10375-P.10380; P.10927-P. 10929; P.37521. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France: MSE: 244, 255a, b, 354a, b, 356a, b, 358a, b, 360a, b, 391a, b, 393a, b, 421a, b, 423a, b, 424a, b, 426; 561a, b, 567a, b.

Localities: La Pedrera (type locality) and La Cabrúa, outcrop of Montsec, province of Lérida, Spain.

Stratigraphic unit: "Calcaires lithographiques à plantes et vertébrés de La Pedrera de Rubies"; N2 in Peybernès, 1976.

Age: Lower Cretaceous: Upper Berriasian-Lower Valanginian (Peybernès and Oertli, 1972; Brenner *et al.*, 1974).

Diagnosis (emended from Sauvage, 1903): Same as genus (monospecific genus).

DISCUSSION

A) *Ichthyemidion* as a new genus

The assessment of this Spanish fish as belonging to the genus *Anaethalion* has traditionally been based on an overall morphological resemblance (general shape of body and cranium; position of fins) and on symplesiomorphic characters (two supramaxillae; long, shallow mandible; lateroparietal skull) (*e.g.*, Sauvage, 1903;

Vidal, 1915). Many authors, however, have remarked on the differences of the Spanish fish from other species of the genus *Anaethalion* (see Introduction). All of the characters mentioned in this and the next paragraphs are present in *Ichthyemidion vidali*, but absent in all species of *Anaethalion* (Nybelin, 1967; Gaudant, 1968; Arratia, 1987; pers. obs.). They are considered significant enough to remove the Spanish form from this genus.

Some exclusive features of *I. vidali* among elopiforms (*cf.* Forey, 1973 *a, b*; pers. obs.), postulated as autapomorphies, are (figures 1-4): 1) nasal ventrally enlarged; 2) premaxilla rectangular; 3) coronoid process relatively high, 40-45% of mandibular length; 4) fenestra of anterior ceratohyal reduced to about 35% of bone length; 5) interopercle displaced posteriorly, partially ventral to subopercle; 6) postero-dorsal limb of preopercle narrow, antero-ventral limb large; 7) numerous (60-64), long, branched epineurals; 8) branched epipleurals plus epicentral intermuscular bones in caudal region; 9) long (21 to 23 axonost), falciform anal fin; 10) basal segment of lepidotrichia long, up to 50% of total length of lepidotrichium; distal segments comparatively very short; 11) lepidotrichia asymmetrically dichotomized, anterior branch wider and shorter than posterior branch; 12) all 3 epurals contact proximally the dorsal border of uroneural 1; 13) uroneural 1 with anterior bilobed, flattened expansion; 14) numerous small cycloid scales, up to about 2×3.5 mm in longest specimens (507 [VID], about 500 mm of estimated standard length). These 14 features plus the unique combination of apomorphies mentioned below justify the erection of the new genus *Ichthyemidion* for the Spanish fish from Montsec.

B) Systematic affinities of *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali*

The polarities, distribution, and homologies of the characters that diagnose the Elopomorpha, Elopiformes, and Elopidae are questionable. The diagnosis of the cohort Elopomorpha *sensu* Patterson and

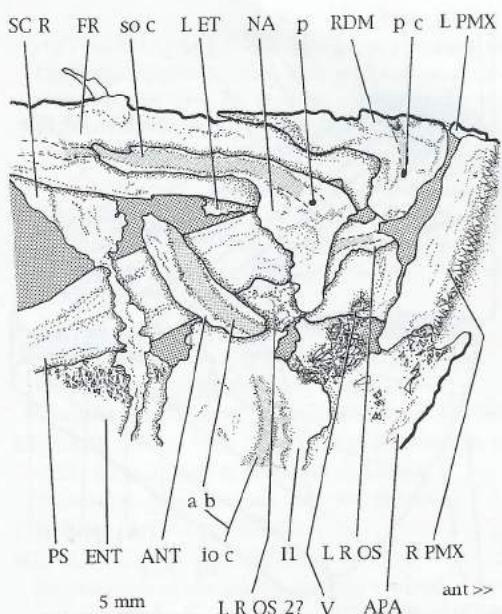
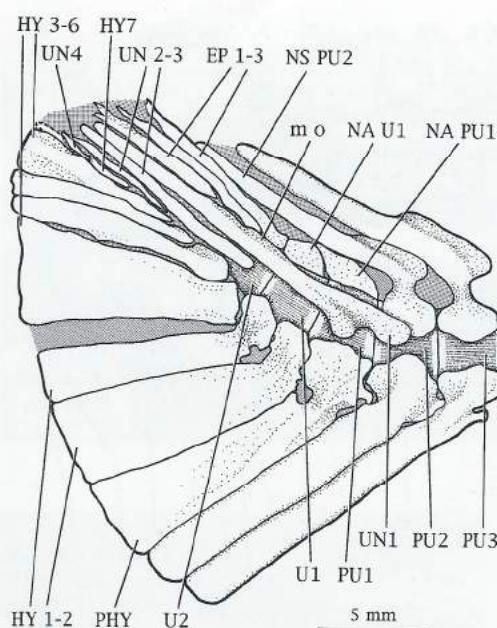


Figure 3 *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali*. Camera lucida drawing of snout region as preserved in specimen LC-1825-IEI. Right side, lateral view (maxillae not depicted). a b, antorbital branch of io c; ANT, antorbital; APA, autopalatine; ENT, entopterygoid; FR, frontal; I 1, first infraorbital; io c, infraorbital sensory canal; L ET, lateral ethmoid; L PMX, left premaxilla; L R OS, lateral rostral ossicle; L R OS 2?, second lateral rostral ossicle?; NA, nasal; p, pore of the so c; p c, pore of the ethmoidal commissure (commissure trajectory hypothesized); PS, parasphenoid; RDM, rostrodermethmoid; R PMX, right premaxilla; SC R, sclerotic ring; so c, supraorbital sensory canal; V, vomer.

Rosen 1977 is based on four characters: 1) presence of leptocephalous larva (not verifiable in fossils); 2) angular and retroarticular fused; its occurrence and homologies within elopomorphs are not clear (Arratia, 1987). Angular and retroarticular are only partially fused in *Ichthyemidion*; articular is free (P. 10927); 3) presence of lateral rostral ossicles and 4) presence of compound neural arch above PU1 and U1, are present in *I. vidali* (figures 3, 4). Once again, their distribution and homologies are not clear (Arratia, 1987; Schultze and Arratia, 1988; pers. obs.). The diagnosis of the order Elopiformes *sensu* Forey 1973 *a, b* is based on symplesiomorphies present in many primitive teleosts, including *Ichthyemidion* (*e.g.*, wide dermethmoid, lateroparietal skull, two supramaxillae, opercular series complete, pelvic fin abdominal, epineurals and epipleurals present, free uroneurals, cycloid scales) or in characters of unclear polarity and homologies, such as: independent retroarticular absent (Arratia, 1987); presence of pectoral splint (Jessen, 1972), and of lateral rostral ossicles (Arratia, 1987). A proper assignment of the phylogenetic relationships of *Ichthyemidion* would require the revision of the Elopiformes. It is out of the scope of this paper, but *I. vidali* can be considered an elopiform fish as it presents all the

Figure 4 *Ichthyemidion* nov. gen. *vidali*. Restoration of caudal endoskeleton mainly based on specimens 509 a, b (VID) (holotype), 510 (VID), 30367 (SER), LC-1825-IEI, and MSE 359 a. Right side, lateral view. EP 1-3, epurals 1 to 3; HY 1-2, hypurals 1 and 2; HY 3-6, hypurals 3 to 6; HY7, hypural 7; m o, membranous outgrowth on first uroneural; NA PU1, neural arch of first preural centrum; NA U1, neural arch of first ural centrum; NS PU2, neural spine of second preural centrum; PHY, parahypural; PU 1, first preural centrum; PU 2, second preural centrum; PU 3, third preural centrum; U1, first ural centrum; U2, second ural centrum; UN1, uroneural 1; UN 2-3, uroneurals 2 and 3; UN4, uroneural 4.

Ichthyemidion nov. gen. *vidali*. Reconstitution de l'endosquelette caudal, principalement d'après les spécimens 509 a, b (VID) (holotype), 510 (VID), 30367 (SER), LC-1825-IEI, and MSE 359 a. Vue latérale du côté droit. EP 1-3, épuraux 1 à 3 ; HY 1-2, hypuraux 1 et 2 ; HY 3-6, hypuraux 3 à 6 ; HY7, hypural 7 ; m o, expansion membraneuse sur le premier uroneural ; NA PU1, arc neural du premier centre préural ; NA U1, arc neural du premier centre ural ; NS PU2, épine neurale du deuxième centre préural ; PHY, parahypural ; PU 1, premier centre préural ; PU 2, deuxième centre préural ; PU 3, troisième centre préural ; U1, premier centre ural ; U2, deuxième centre ural ; UN1, uroneural 1 ; UN 2-3, uroneurals 2 et 3 ; UN4, uroneural 4.



oral border of these bones; 4) articular process of maxilla relatively long, more than 10% of maxillary length; 5) supramaxillae confined to posterior half of maxilla; 6) ventral limb of hyomandibula long and narrow, anteriorly inclined; 7) anterior ceratohyal trapezoidal; 8) large dermal tooth plate in first basibranchial; 9) at least 14 branches of preopercular sensory canal; 10) more than 65 vertebrae; 11) vertebral centra short, higher than long; 12) relief in vertebral centra formed by thin, numerous longitudinal ridges; 13) parapophyses autogenous; 14) neural and haemal arches autogenous; 15) uroneural 1 straight; 16) only 7 hypurals. These characters are not necessarily synapomorphies of the family Elopidae, but they suggest a strong affinity between *Ichthyemidion* and *Elops*.

CONCLUSIONS

Ichthyemidion nov. gen. *vidali* is considered an elopiform fish of the family Elopidae, pending a cladistic analysis of elopiform fishes. The Spanish fish represents the oldest fossil record of the family Elopidae (Early Cretaceous: Berriasian-Valanginian). By removing *I. vidali* from *Anaethalion*, the latter genus is stratigraphically and geographically restricted to the Late Jurassic of Germany (Solnhofen, Eichstätt) and France (Cerin). With the currently available information, the diagnoses of the Elopomorpha *sensu* Patterson and Rosen 1977, and of the Elopiformes and Elopidae *sensu* Forey 1973 a, b, require further confirmation by means of a cladistic analysis.

Acknowledgements : P. Forey, J. Gallemí, J. Gómez-Alba, A. Lacasa, X. Martínez-Delclòs, C. Patterson, and S. Wenz for allowing study of material. C. Fielitz for revising the English style. Very special thanks to G. Arratia and S. Wenz for their continuous support, help, and constructive criticism. Manuscript prepared at the University of Kansas and at the Museum für Naturkunde der Humboldt Universität, Berlin, under a postdoctoral fund from the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (ref. EX92-01119682). This paper is a contribution to projects CICYT No. PB 93-0284 (Spain) and Human Capital and Mobilities CHRX-CT93-0164 (EEC).

- REFERENCES**
- ARRATIA, G., 1987. *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of southern Germany and their relationships. *Palaeontol.*, (A), 200, pp. 1-44.
ARRATIA, G. and SCHULTZE, H.-P., 1991. Palatoquadrate and its ossifications: development

- and homology within osteichthyans. *J. Morph.*, 208, pp. 1-81.
BARALE, G., MARTINELL, J., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., POYATO-ARIZA, F. J. and WENZ, S., 1994. Les gisements de calcaires lithographiques du Crétacé inférieur du Montsec

- (province de Lérida, Espagne) : apports récents à la paléobiologie, *Geobios*, MS 16, pp. 177-184.
- BRENNER, P., GELDMACHER, W. and SCHROEDER, R., 1974. Ostrakoden und Alter der Plattenkalke von Rubies (Sierra del Montsec, Prov. Lérida, NE-Spanien), *Neue Jahr. Geol. Palaeontol.*, 9, pp. 513-524.
- FOREY, P. L., 1973 a. A revision of the Elopiform fishes, fossil and Recent, *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, Suppl. 10, 222 p.
- FOREY, P. L., 1973 b. Relationships of elopomorphs. In GREENWOOD, P. H., MILES, R. S. and PATTERSON, C., Eds., Interrelationships of fishes, *Zool. J. Linn. Soc. London*, 53, suppl. 1, pp. 351-368.
- GAUDANT, J., 1968. Contribution à une révision des *Anaethalion* de Cerin (Ain), *Bull. Bur. Rech. Géol. Min.*, 2, (4), pp. 95-115.
- JESSEN, H., 1972. Schultergürter und Pectoralflosse bei Actinopterygiern, *Fos. Str.*, 1, pp. 1-101.
- LEHMAN, J.-P., 1966. Actinopterygii. In PIVETEAU, J., Ed., *Traité de Paléontologie*, Masson et Cie., 4, (3), pp. 1-242.
- NYBELIN, O., 1967. Versuch einer taxonomischen Revision der *Anaethalion*-Arten des Weiss-Jura Deutschlands, *Act. Reg. Soc. sci. lit. Gothobur.*, *Zool.*, 2, pp. 1-53.
- NYBELIN, O., 1971. On the caudal skeleton in *Elops*, with remarks on other teleostean fishes, *Act. Reg. Soc. sci. lit. Gothobur.*, *Zool.*, 7, pp. 1-52.
- PATTERSON, C. and ROSEN, D. E., 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 158, (2), pp. 81-172.
- PEYBERNÈS, B., 1976. Le Jurassique et le Crétacé inférieur des Pyrénées franco-espagnoles entre la Garonne et la Méditerranée, *Thèse Doct. Sci. Nat.*, Université Paul-Sabatier, Toulouse, Imp. CRDP, Toulouse, 459 p.
- PEYBERNÈS, B. and OERTLI, H., 1972. La série de passage du Jurassique au Crétacé dans le bassin sud-pyrénéen (Espagne), *C. R. Acad. Sci. Paris*, Series D, 274, pp. 3348-3351.
- POYATO-ARIZA, F. J., 1991. Teleósteos primitivos del Cretácico inferior español: órdenes Elopiformes y Gonorynchiformes, *Ph. D. thesis*, unpublished, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, 2 vol., 707 p.
- POYATO-ARIZA, F. J. and WENZ, S., 1990. La ictiofauna española del Cretácico inferior. In CIVIS-LLOVERA, J. and FLORES, J. A., Eds., *Act. Pal. (Act. IV Jorn. Pal.)*, *Acta Salmanticensis, Bib. Cien.*, 68, pp. 299-311.
- POYATO-ARIZA, F. J. and WENZ, S., 1994. *Naiathaelon okkidian* nov. gen. nov. sp. (Teleostei, Elopomorpha) from the Early Cretaceous of Canjuers (Var, France), *Geobios*, MS 16, pp. 157-166.
- SAUVAGE, H. E., 1903. Noticia sobre los peces de la caliza litográfica de la provincia de Lérida (Cataluña), *Mem. R. Acad. Cien. Art. Barcelona*, 3^e época, 4, (35), pp. 467-481.
- SCHULTZE, H.-P. and ARRATIA, G., 1988. Reevaluation of the caudal skeleton of some actinopterygian fishes. II. *Hiodon*, *Elops*, and *Albula*, *J. Morph.*, 195, pp. 257-303.
- TAVERNE, L., 1974. L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique, *Acad. Roy. Bel. Mém. Cl. Sci.*, 41, (2), pp. 1-96.
- VIDAL, L. M., 1915. Nota geológica y paleontológica sobre el Jurásico superior de la provincia de Lérida, *Bol. Ins. Geol. Esp.*, 2^e serie, 36, (16), pp. 17-55.
- WENZ, S., 1968. Note préliminaire sur la faune ichthyologique du Jurassique supérieur du Montsec (Espagne), *Bull. Soc. géol. France*, 7, (10), pp. 116-119.
- WENZ, S., 1991. Peixos del Cretaci inferior de la serra del Montsec (Espanya). In MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., Ed., *Les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec. Deu anys de campanyes paleontològiques*, IEI, pp. 111-132 (with English translation).
- WENZ, S. and POYATO-ARIZA, F. J., 1994. Les Actinoptérygiens juvéniles du Crétacé inférieur du Montsec et de Las Hoyas (Espagne), *Geobios*, MS 16, pp. 203-212.