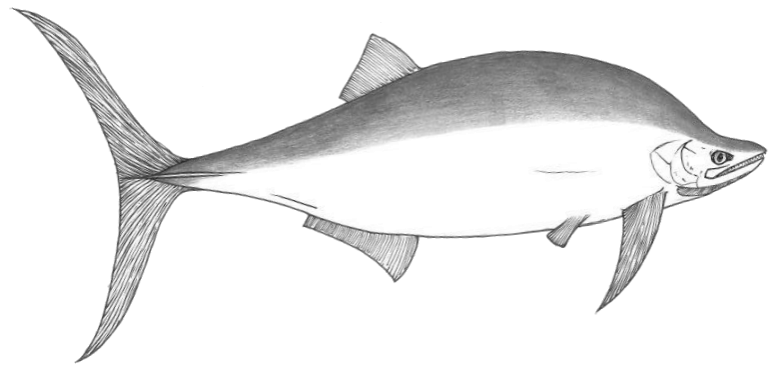
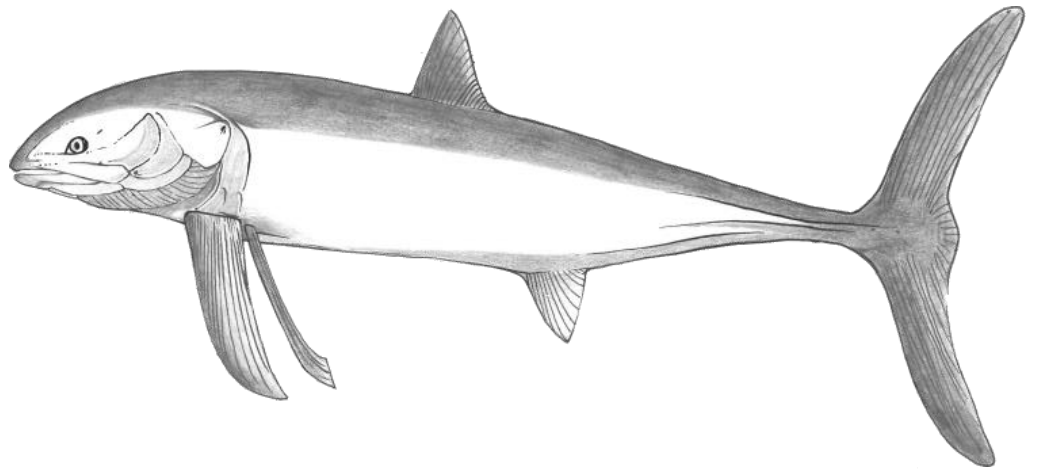


Simon Beaufils, M2 PPP

**Composition et réseau trophique de l'ichtyofaune du  
Jurassique moyen (Callovien) des Vaches Noires,  
Calvados, Normandie**



Année universitaire 2021-2022

Stage encadré par :

Lionel Cavin (Muséum de Genève)

Romain Vullo (Géosciences Rennes)

Laurent Picot (Paléospace)

**Résumé :** L'ichtyofaune du **Callovien** des falaises des **Vaches Noires** a très peu été étudiée depuis les débuts de la paléontologie sur ce site fossilifère. Ce travail a été réalisé à partir de quatre collections privées et des collections du Paléospace. Ce travail met en évidence un **réseau trophique** de l'ichtyofaune déjà plus proche de ce que l'on pourrait trouver au Jurassique supérieur. On y trouve des **coelacanthes** (*Trachymetopon*), des **pachycormidés** édentés et macrocarnivores, des ginglymodes et des téléostéens basaux. La comparaison de l'ichtyofaune du **Callovien** des Vaches Noires sur le temps long, du Trias supérieur au Jurassique supérieur, de la composition de diverses **ichtyofaunes** et de leur fonctionnement, notamment à travers les changements taxonomiques observés dans les diverses niches trophiques, permet de mieux appréhender la place des actinoptérygiens et des sarcoptérygiens au sein d'une grande portion du Mésozoïque.

**Abstract:** The **Callovian ichthyofauna** of the **Vaches Noires** cliffs have been studied very little this the begging of paleontology on this fossil site. The work was carried out from four private collection and from historical collection of Paléospace. This work highlights a **trophic web** of ichthyofauna already closer of what we can found in superior Jurassic. **Coelacanthes** (*Trachymetopon*), edentulous and macrocarnivorous **pachycormids**, ginglymods and basal teleostean can be found, with the oldest occurrence of basal teleosts. The comparison of the **Callovian** ichthyofauna of the Vaches Noires cliffs over long time, from the Upper Triassic to the Upper Jurassic, of the composition of various **ichthyofauna** and their functioning, In particular through the taxonomic changes observed in the various trophic niches, it is possible to better understand the place of actinopterygians and sarcopterygians within a large portion of the Mesozoic.

**Mots clés :** Callovien, Vaches Noires, ichtyofaune, réseau trophique, coelacanthes, pachycormidés  
**Key words :** Callovien, Vaches Noires, ichthyofauna, trophique web, coelacanth, pachycormids

## Table des matières

I.	Introduction.....	1
II.	Contexte géologique et paléoenvironnement .....	1
III.	Matériel, méthode, provenance stratigraphique et géographique .....	3
IV.	Résultats .....	3
A.	Paléontologie systématique et description de nouveau matériel .....	3
a.	Coelacanthes.....	3
	Ptérygoïdes.....	3
	Basisphénoïdes.....	4
	Identification et estimation de tailles .....	4
b.	Pachycormidés planctonivores .....	6
	Peignes branchiaux .....	6
	Cératobranchiaux .....	7
	Identification .....	7
c.	Pachycormidés macrocarnivores .....	7
	Rostroderméthmoïdes .....	8
	Fragments de mâchoire .....	9
	Identification et comparaisons .....	9
d.	Pycnodontiformes.....	11
	Vomer .....	11
	Identification .....	11
e.	Ginglymodes.....	11
	Cératohyal.....	12
	Dentaire.....	12
	Ecailles ganoïdes.....	13
	Fragment de mandibule.....	13
	Basioccipitaux.....	13
	Identification et comparaisons .....	14
f.	Téléostéens .....	14
	Vertèbres .....	14
	Identification .....	14
V.	Discussion, régimes alimentaires, réseau et niveaux trophiques .....	15
A.	Coelacanthes.....	15
B.	<i>Leedsichthys</i> .....	15
C.	<i>Hypsocormus</i> .....	15
D.	Gynghimodiens.....	16
E.	Pycnodontes .....	16
F.	Téléostéens .....	16
G.	Autres découvertes.....	16
VI.	Comparaison du gisement de l'ichtyofaune des Vaches Noires avec d'autres ichtyofaunes mésozoïques .....	16
VII.	Conclusion .....	18
VIII.	Remerciements .....	19
IX.	Bibliographie .....	19
X.	Annexes .....	21

## I. Introduction

Le site fossilifère des falaises des Vaches Noires est important dans l'histoire de la paléontologie. Situé au Nord-Ouest du pays d'Auge, la falaise s'étend sur 4,5 km de long entre Villers-sur-Mer et Houlgate (fig.1). La série sédimentaire visible s'étend en continu du Callovien supérieur ( $\approx 163$  Ma) jusqu'à l'Oxfordien moyen ( $\approx 160$  Ma), dont la partie supérieure est formée par le « coral – rag » (Zone à *Tenuiserratum*). Une discordance entre le Jurassique et le Crétacé est présente au-dessus avec une craie à silex albo-cénomaniennes ( $\approx 100$  Ma) reposant sur le « coral – rag ».

L'un des attraits principaux du site des Vaches Noires est le niveau à vertébrés, connu sous le nom de Marnes de Dives et daté du Callovien supérieur (Zone à Lamberti). Seuls les 6 à 7 derniers mètres sur 20 mètres d'épaisseur sont visibles (Lebrun et Courville, 2013). Ces marnes sont l'équivalent normand de l'Oxford Clay (Bardet, 1993) et se présentent à certains endroits sous la forme d'un platier rocheux. Du côté de Villers le platier callovien est recouvert d'une épaisse couche de sable de 50 cm à 1 m d'épaisseur. Il se découvre parfois lors des grandes marées. Le platier côté Houlgate est quant à lui plus souvent découvert.

Les collections publiques et privées témoignent des intenses recherches ayant été effectuées depuis le 18<sup>ème</sup> siècle aux Falaises des Vaches Noires, les premières allusions à des fossiles remontant à cette époque avec par exemple un article entièrement consacré aux « ostéolithes » du Kimméridgien du Cap de la Hève et de la série callovo-oxfordienne des Vaches Noires (Perru, 2012). Au 19<sup>ème</sup> siècle, certains collectionneurs donnèrent accès à du matériel fossile à George Cuvier ce qui lui a permis de prouver l'existence, grâce aux fossiles, d'espèces jusqu'alors inconnues (Brignon, 2017). Plus récemment, certains collectionneurs privés ont constitué de grandes collections par leur ténacité à rechercher de belles pièces. Parmi ces collectionneurs, Elisabeth et Gérard Pannetier et Agathe et Jean Charles ont ouvert leurs collections à des chercheurs afin de permettre leur étude (Bardet et al., 1993 ; Liston, 2008 ; Dutel et al., 2014).

Au Callovien supérieur, le centre de l'Angleterre et le Nord de la France étaient recouverts par une mer épicontinentale dont témoignent aujourd'hui les épaisses séries marneuses (Bardet et al., 1993). Cette gigantesque vasière était ouverte aux eaux du large mais recevait encore des apports terrigènes provenant du Massif armoricain dont témoignent les Marnes de Dives (Bardet et al., 1993). Ces faciès ont permis la préservation des organismes qui peuplaient cette mer. Parmi ces organismes on retrouve des gastéropodes, des bivalves, et des vertébrés comme des poissons cartilagineux (Hybodontiformes notamment) et des reptiles marins (plésiosaures, ichtyosaures) ainsi que des animaux terrestres comme des dinosaures (*Streptospondylus*) (Bardet et al., 1993), les fossiles de crocodiliens demeurant les plus abondants parmi les vertébrés.

Les poissons osseux sont bien représentés aux Vaches Noires. On retrouve des ginglymodes (Lepidotidae), des restes de cœlacanthes (souvent des basisphénoïdes, ptérygoïdes et carrés), des Pachycormiformes, thunniformes ou membres du groupe des Suspension Feeder Pachycormids (SFPs, Liston et Maltese, 2017) et des téléostéens.

Ce mémoire a pour but l'étude de la composition taxonomique et du réseau trophique de l'ichtyofaune du Callovien supérieur des Vaches Noires de Villers-sur-Mer comprenant les poissons osseux au sens large excluant les requins. Il a également pour objectif de produire une synthèse du matériel remarquable déjà trouvé aux Vaches Noires, et de faire connaître l'existence de matériel nouveau pour compléter la liste faunique déjà importante.

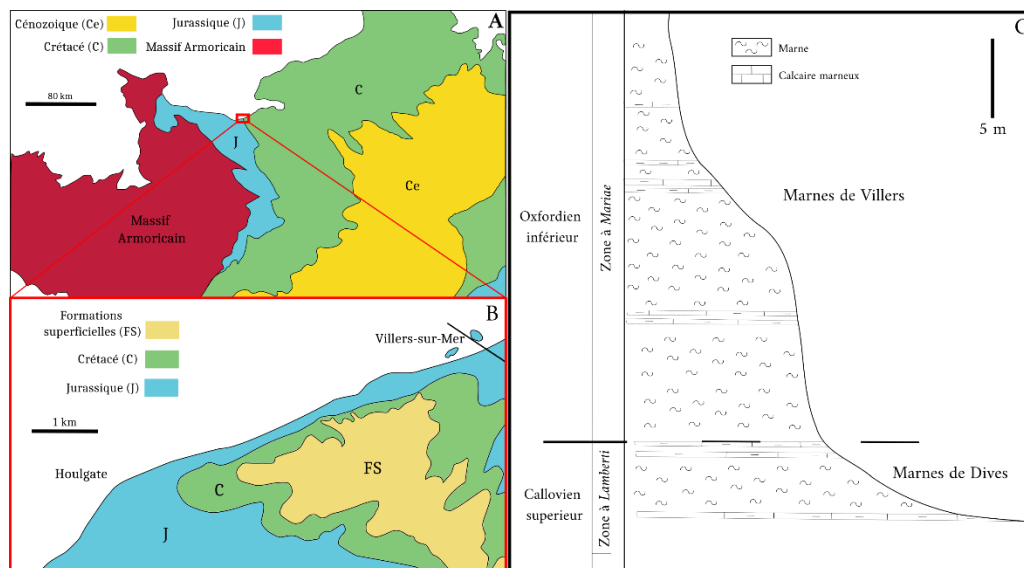
## II. Contexte géologique et paléoenvironnement

La série callovo-oxfordienne du Bassin parisien a beaucoup été étudiée et est visible dans le nord du Calvados, entre Villers-sur-Mer et Houlgate sur environ 4,5 km. Après l'épisode carbonaté du Bathonien moyen, un ennoïement de la plateforme s'effectue dès le Bathonien supérieur. Au Callovien moyen se développe une plateforme externe et une vasière à brachiopodes peu profonde qui s'ouvre aux conditions marines de l'Océan Atlantique. Puis, au Callovien supérieur, les principaux caractères de la

vasière calloviennne persistant (Dugué, 1989 ; Dugué, 1998 ; Dugué et al., 2016) et l'érosion du Massif armoricain continue.

C'est ce qu'on appelle l'épisode détritique du Pays d'Auge, dont témoignent les épaisses couches de marnes calloviennes déposées dans les fonds vaseux et calmes de la bordure occidentale du Bassin anglo-parisien alors majoritairement peuplé par des huîtres. Ces dépôts continuent jusqu'à l'Oxfordien moyen où se met alors en place une plateforme carbonatée.

**Figure 1 :** A, carte géologique de la France au 1/1 000 000 indiquant l'emplacement des falaises des Vaches Noires ; B, Carte géologique simplifiée du site des falaises des Vaches Noires ; C, Profil stratigraphique des falaises des Vaches Noires, allant des Marnes de Dives jusqu'à une partie des Marnes de Villers.



**Figure 2 :** Tableau récapitulatif du matériel à disposition pour l'étude de l'ichtyofaune du Callovien des Vaches Noires.

	Collection Gendry	Collection Pennetier*	Collection Charles	Collection Le Mort	Collection Godallier	Collection Paléospace	* = (prêts qui entrerons ensuite en collections du Paléospace)
<b>Coelacanthes</b>	2 Basisphénoïdes		MPV 2014.2.344 cératohyal	1 ptérygoïde de coelacanth		MPV 2020.1.13a et b 2 basisphénoïdes (Collection Pennetier)	
	2 ptérygoïdes 1 palatocarré					MPV 2014.2.183 1 basisphénoïde (Collection Charles)	
						MPV 2012.1.1 1 palatocarré (Collection Pennetier)	
<b>Pachycormidés</b>		7 éléments de machoire d' <i>Hypocormus</i> sp.		1 rostroderméthmoïde d' <i>Hypocormus</i> sp.		MPV 2019.1.1 1 rostroderméthmoïde d' <i>Hypocormus</i> sp. (Collection Le Mort)	
				1 dent		V 200 R 1 lot de 7 dents de poissons	
				1 plaque hypurale			
<b>Pachycormidé : <i>Leedsichthys</i></b>	1 partie d'épine dorsale					Lot 2021.1.3 9 éléments de <i>Leedsichthys</i> (Collection Pennetier)	
						MPV 2010.3.1795 1 cératohyal (Collection Follet)	
<b>Ginglymodes</b>	2 basioccipitaux	1 cératohyal de <i>Lepidotes</i>			1 cératohyal de <i>Lepidotes</i>		
		1 élément de machoire de <i>Scheensta</i>					
		1 dentaire de <i>Lepidotes</i>					
		6 écailles de <i>ganoiné</i>					
<b>Pycnodontes</b>	1 os operculaire indet. (Planche IX)	1 élément d'os dermique				MPV 2014.2.183 1 vomer (Collection Charles)	
						Vitrines 1 vomer + 1 préartculaire	
<b>Téléostéens</b>	1 potentiel fragment d' <i>Aspidorhynchidae</i>	31 vertèbres diverses				V 176 R 47 vertèbres diverses	%

L'épisode d'envasement, débuté au Bathonien supérieur, aboutira au nivellement grossier de la bordure est-armoricaine à l'Oxfordien inférieur (Dugué, 1989). Le niveau qui nous intéresse ici est connu sous le nom de Marnes de Dives. Aux falaises des Vaches Noires, sur une puissance totale de 20 mètres ne sont visible que les 6 à 7 derniers mètres (Lebrun et Courville, 2013).

Ces marnes ont régulièrement été enrichies en dépôts silteux et marneux au Callovien moyen et supérieur témoignant du comblement erratique de la bordure orientale des anciens massifs (Dugué, 1989).

### III. Matériel, méthode, provenance stratigraphique et géographique –

La liste du matériel (fig. 2) comprend ici tout ce qui était disponible pour étude dans les collections du Paléospace et par le prêt de collection privées Gendry-Bara, Penetier, Le Mort, Godallier. Elisabeth et Gérard Penetier prêtent du matériel pour étude et également afin qu'il entre en collection du Paléospace. Les méthodes utilisées sont la photographie et le dessin des spécimens figurés. Les spécimens nécessitant un dégagement ont été préparés à l'aiguille.

### IV. Résultats –

#### A. Paléontologie systématique et description de nouveau matériel –

##### a. Cœlacanthes

**Préambule** – Parmi les restes de vertébrés des falaises des Vaches Noires, certains éléments de cœlacanthes sont remarquables. Deux os particulièrement grands ont été retrouvés par Elisabeth et Gérard Penetier et par Agathe et Jean Charles, respectivement un ptérygoïde et un cératohyal. La taille standard estimée pour ces animaux était de 4 m d'après le ptérygoïde et de 4,4 m d'après le cératohyal (Cavin et al., 2021) (planche VI).

**Sarcopterygii Romer, 1955**

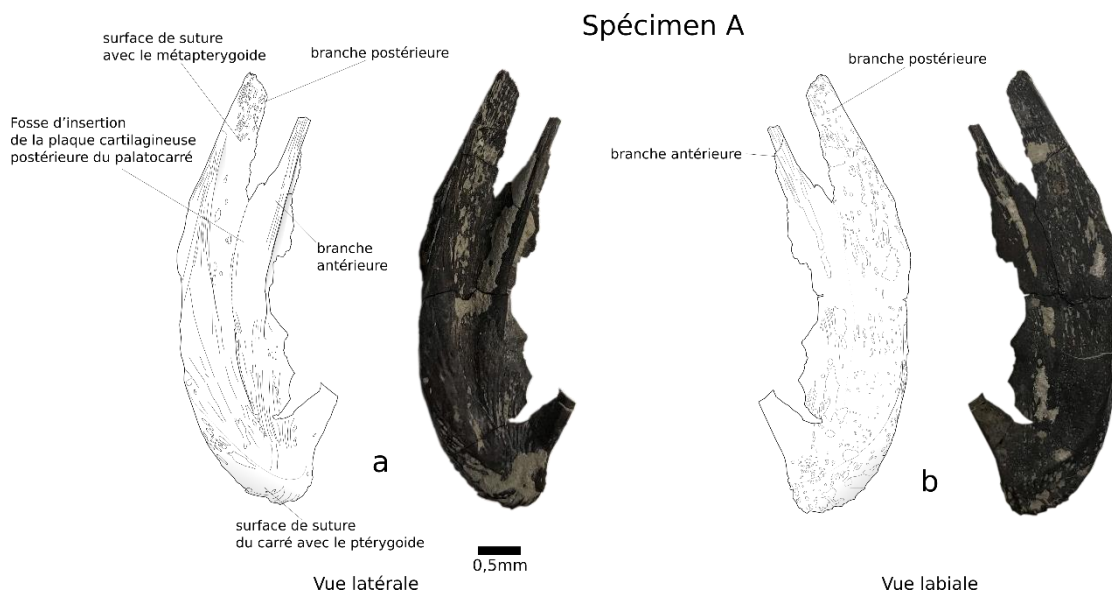
**Actinistia Cope, 1871**

**Mawsoniidae Schultze, 1993**

**Trachymetopon Hennig, 1951**

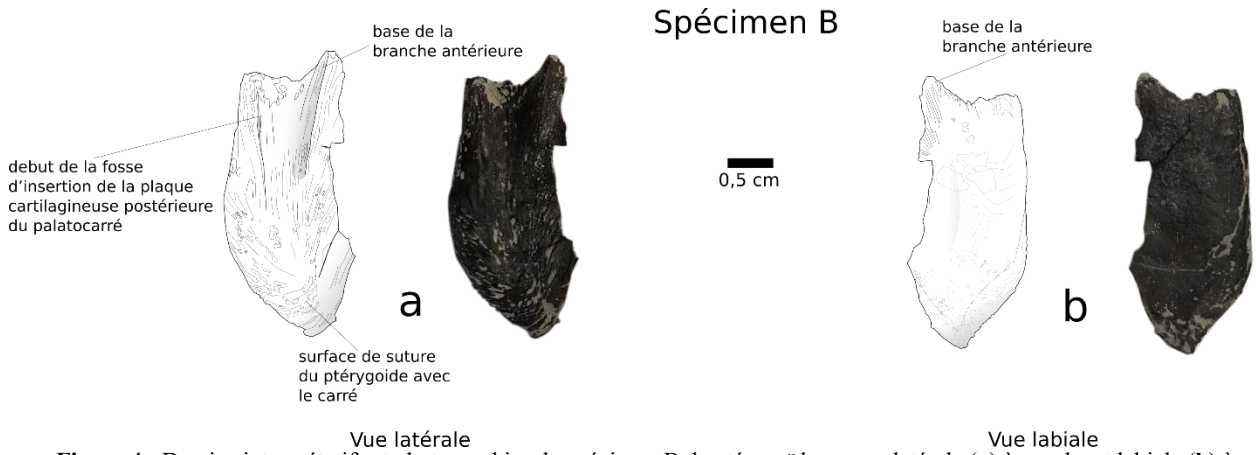
**Ptérygoïdes** - Trois morceaux de ptérygoïdes gauches sont à disposition (spécimen A, B et C). Ces trois fragments correspondent à la partie ventrale de l'ossification qui était la plus robuste du palatocarré. L'un d'eux est encore suturé au carré (C).

La face latérale du spécimen A est ornée de crêtes, de gouttières et de tubercules parfois anastomosées donnant un aspect grêlé à la surface de l'os.



**Figure 3 :** Dessins interprétatifs et photographies du spécimen A de ptérygoïde en vue latérale (a) à gauche et labiale (b) à droite. (Coll. Gendry-Bara)

La surface de suture avec le carré forme de petites crêtes triangulaires, cette surface est complètement visible en vue latérale (fig. 3a, 4a). Une profonde fosse que l'on trouve plus ou moins complète sur les spécimens A, B et C parcourt l'os du bas vers le haut. C'est la délimitation de la plaque postérieure du ptérygoïde sur laquelle vient théoriquement s'insérer la base de plusieurs muscles

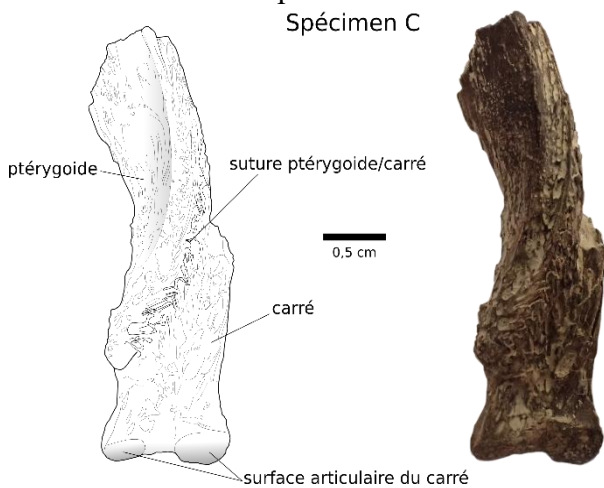


**Figure 4 :** Dessins interprétatifs et photographies du spécimen B de ptérygoïde en vue latérale (a) à gauche et labiale (b) à droite. (Coll. Gendry-Bara)

adducteurs de la mâchoire. D'autres cœlacanthes comme *Latimeria* possèdent une fosse d'insertion similaire (Cavin et Grădinaru, 2014 ; Dutel et al., 2013). Plus haut, on retrouve la surface de suture avec le métaptérygoïde (fig. 3a).

Le spécimen B (fig. 4) présente lui aussi une surface de suture avec le carré. On peut y observer le début de la fosse d'insertion de cette plaque cartilagineuse du palatocarré (Cavin et Grădinaru, 2014 ; Dutel et al., 2013), et le début des branches verticales qui forment la surface de suture avec le métaptérygoïde.

Le spécimen C (fig. 5) présente un fragment de ptérygoïde suturé à un carré dont les deux condyles d'articulation encore présents s'articulaient avec la cavité glénoïde de la mandibule composée du rétroarticulaire, de l'angulaire et de l'articulaire. Ces condyles sont légèrement érodés. On observe très bien la suture interdigitée entre le carré et le ptérygoïde.



**Figure 5 :** Dessin interprétatif (a) et photographie (b) du spécimen C de ptérygoïde en vue latéro-postérieure. (Coll. Gendry-Bara)

**Basisphénoïdes** - Le basisphénoïde est une structure très ossifiée qui se conserve donc facilement. Chez les cœlacanthes, il forme l'articulation intracrânienne entre la partie ethmosphénoïdienne (antérieure) et la partie otoccipitale (postérieure). Les spécimens D (fig. 6) et E (fig. 7) présentent des condyles sphénoïdaux bien développés de forme triangulaire pour le premier (Fig. 6b, d, e) et plutôt arrondis pour le second (Fig. 7). Ils forment ventralement la structure où vient se suturer le parasphénoïde. Les processus antotiques s'élargissent dorsalo-

latéralement permettant d'observer en partie la surface de suture avec le pariétal postérieur.

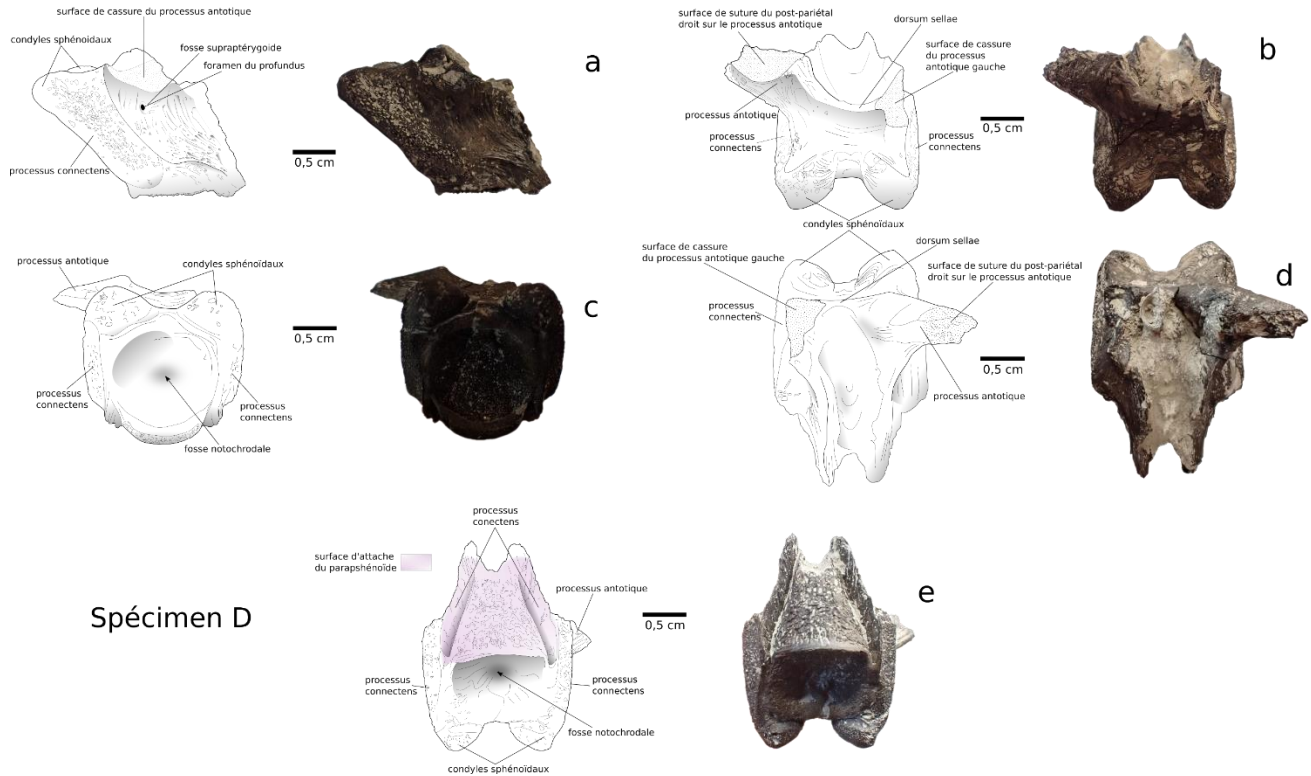
Ils sont séparés l'un de l'autre par une entaille plus large mais tout aussi profonde que pour MNH GEPI V5778 (Cavin et al., 2021) (planche VI). La dorsum sellae forme un mur peu élevé qui limite ventralement l'ouverture de la cavité crânienne postérieure. Le processus antotique droit est préservé sur le spécimen D (fig. 6) tandis que le gauche est préservé sur le E (fig. 7).

Les processus connectens sont allongés avec des marges parallèles, et se courbent légèrement antéro-ventralement en leur partie centrale (fig. 6a). Ils forment ventralement la structure où vient se suturer le parasphénoïde sur le spécimen D (en violet sur la figure 6e). Ceci n'est pas visible sur le spécimen E (fig. 7) dont seule la partie postérieure est préservée.

**Identification et estimation de tailles** – Les restes de cœlacanthes retrouvés aux falaises des Vaches Noires ont tous été attribués au genre *Trachymetopon* (Dutel et al., (2014) ; Dutel et al., (2015) ; Cavin et al., (2021)). Des estimations de taille des spécimens A, C et D figurés ici ont été réalisées à

partir de la reconstitution d'*Axelrodichthys araripensis* de Forey elle-même basée sur la reconstruction de Maisey (1986) avec quelques ajouts (Planche IV).

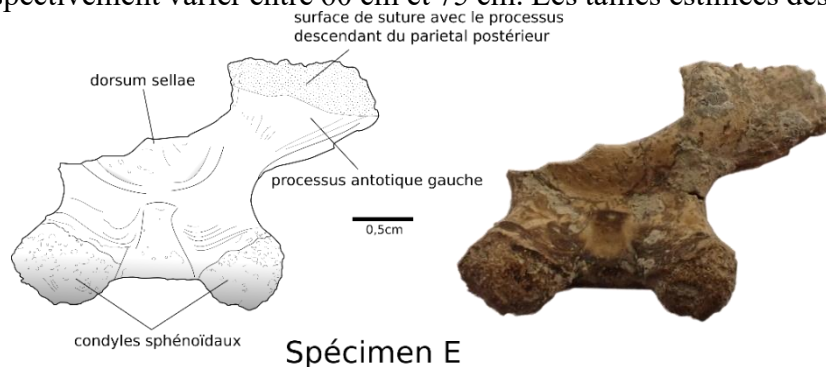
La première hypothèse est que nous nous trouvons en présence d'un genre différent de *Trachymetopon*. Les nombreux os assez petits pourraient indiquer la présence de coelacanthes de petite taille, allant de 50 à 60 cm, comme c'est le cas pour de nombreux genres au cours de l'histoire du groupe (*Libys*, *Undina*, *Macropoma*).



**Figure 6 :** Dessin interprétatif et photographie du spécimen D de basisphénoïde, **a** : vue latérale gauche ; **b** : vue dorsale ; **c** : vue postérieure ; **d** : vue antéro-dorsale ; **e** : vue postéro-ventrale. (Coll. Gendry-Bara)

Le fait d'avoir quatre ptérygoïdes gauches permet d'assurer l'existence d'au moins 4 individus. En considérant que chaque basisphénoïde représente un individu supplémentaire, cela fait neuf découvertes d'individus de petite taille (voir figure 2). Les résultats obtenus des estimations présentent des tailles variant de 50 à 60 cm (planche IV).

La seconde hypothèse est de considérer ces os comme appartenant à de jeunes *Trachymetopon* (en se basant sur les observations de Cavin et al., (2021)). Les coelacanthes sont des animaux vivipares dont les juvéniles grandissent dans le ventre de la mère. Ils sont expulsés lorsqu'ils arrivent à terme. Les tailles des juvéniles de *Latimeria* actuels au sortir d'une femelle d'environ 1,8 mètres sont d'environ 30 cm à 32 cm (Iwata et al., (2019)). Par un rapport de taille, les juvéniles au sortir de femelles de 4 à 5 mètres devaient respectivement varier entre 60 cm et 75 cm. Les tailles estimées des individus décrits ici



**Figure 7 :** Dessin interprétatif (a) et photographie (b) du spécimen E de basisphénoïde en vue postérieure. (Coll. Gendry-Bara)



correspondraient à des nouveau-nés des individus de *Trachymetopon* de très grande taille signalés aux Vaches Noires (Dutel et al., (2014) ; Cavin et al., (2021)).

L'hypothèse retenue ici est la seconde, c'est-à-dire que les os présentés devaient appartenir à des juvéniles de spécimens de *Trachymetopon*, ou étaient encore au stade embryonnaire pour la raison suivante. Le spécimen A ne présente en vue antérieure aucune cassure signifiant une potentielle ossification du palatocarré en cours à la mort de l'individu. Le reste du ptérygoïde était donc potentiellement cartilagineux. Un autre ptérygoïde trouvé aux falaises des Vaches Noires durant l'écriture du présent mémoire provient de la collection Le Mort (JLM.VN.94) (fig. 1, planche II). Par manque de temps, il n'a pas été analysé en profondeur mais présente les mêmes caractéristiques que ses homologues de la collection Gendry-Bara.

### b. Pachycormidés planctonivores

**Préambule** – Les pachycormidés sont divisés en deux clades : l'un macrocarnivore et l'autre composé de poissons filtreurs ; les pachycormidés édentés (SFPs : Suspension Feeding Pachycormids, Liston et Maltese, 2017). *Leedsichthys* fait partie des SFPs, avec d'autres genres comme *Martillichthys* (Callovien supérieur), *Asthenocormus* (Tithonien), ou *Bonnerichthys* et *Rhinconichthys* (Crétacé). Depuis plus de 100 ans, on trouve des restes de *Leedsichthys* en Angleterre dans les Oxford Clay, aux Vaches Noires, et aussi au Chili (dans le désert d'Atacama) (Liston, 2008). Ces os ont longtemps été confondus avec des parties de thyroéophores, notamment le *Lexovisaurus* (pariétaux confondus avec des parties de plaques d'armure, ou des cératobranchiaux confondus avec des épines caudales). Martill et al., (1999) ont érigé une nouvelle espèce : *Leedsichthys notocetes*, sur la base de fenestration visible sur des peignes branchiaux. Une analyse de Liston (2010) a montré que ces fenestrations étaient en fait des artefacts de préservation, il n'existe donc actuellement qu'une seule espèce de *Leedsichthys*, *L. problematicus*.

**Actinopterygii Cope, 1887**

**Pachycormiformes Berg, 1937**

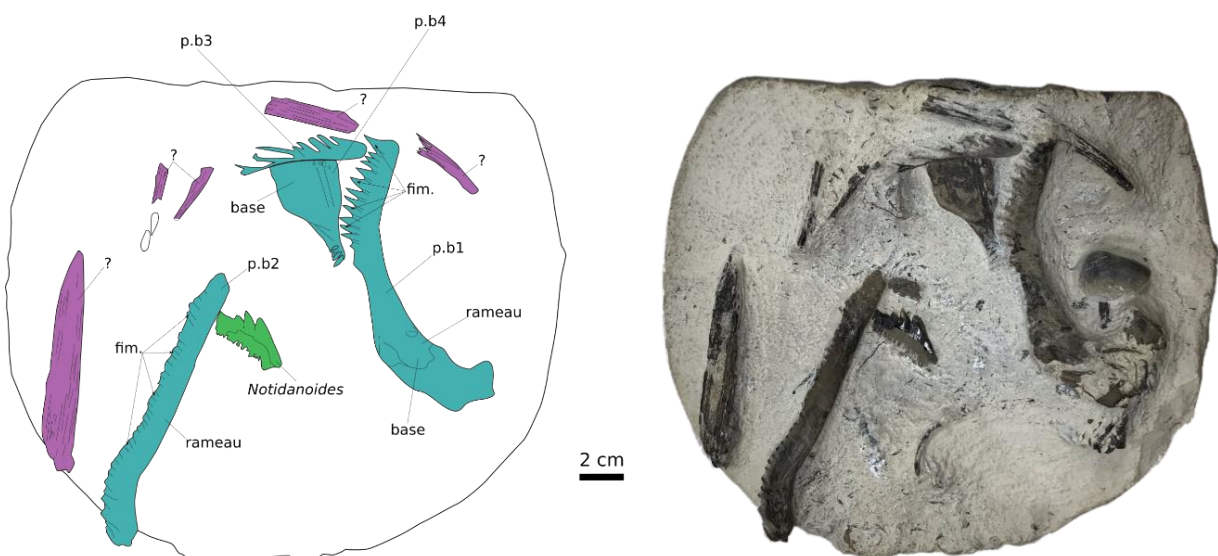
**Pachycormidae Woodward, 1895**

***Leedsichthys* Woodward, 1889**

***Leedsichthys problematicus* Woodward, 1889**

**Peignes branchiaux** – La pièce la plus remarquable est un nodule de 123 mm sur 105 mm contenant des peignes branchiaux de *Leedsichthys* (fig. 8) (MPV 2021.1.3 « Peignes branchiaux »).

Ces éléments ont été dégagés, ainsi qu'une dent du requin *Notidanoides* et, au dos du nodule, une ammonite *Kosmoceras spinosum*.



**Figure 8** : Dessin interprétatif (a) et photographie (b) du nodule contenant des peignes branchiaux de *Leedsichthys* (MPV.2021.1.3).  
Légendes - p.b. = peigne branchial ; fim. = fimbriation ; ? = élément indéterminé. (Paléospace MPV.2021.1.3, Coll. Pennetier)

Cette ammonite définit une sous-zone dans la zone à *Lamberti*, permettant de dater les peignes avec précision du milieu du Callovien supérieur. Le nodule contient 4 fragments de râteaux branchiaux. Les peignes branchiaux 1 et 2 sont les mieux conservés, et mesurent respectivement 62 mm et 60 mm au maximum. Ils présentent une base, un rameau et des fimbriations, franges entre lesquels viennent s'insérer les aiguilles dentales. Les rameaux 3 et 4 sont mal conservés.

**Cératobranchiaux** – Plusieurs cératobranchiaux sont à disposition dont un fragment coupé en deux pour y effectuer des lames minces figurées dans Liston (2010) (planche I, fig. 1a et b) ; Un fragment cassé en deux pour l'analyse de la forme triangulaire non écrasée des cératobranchiaux (planche I, fig. 2) ; plusieurs autres fragments divers (planche I, fig. 3, 4 et 5). Ces fragments sont représentatifs des cératobranchiaux de *Leedsichthys*, notamment par leur forme triangulaire. Le fragment de cératobranchial planche I, figure 5 présente une dépression dans la partie supérieure, mais elle ne peut pas être attribuée avec assurance à une trace de prédation ou une d'origine taphonomique. Le spécimen d'hypobranchial droit mesure 246 mm de longueur au maximum (planche I, fig. 6). Le spécimen planche I, fig. 7 est identifié comme un pariétal (gauche ?) de *Leedsichthys*. Il présente une bosse typique des pariétaux de ce poisson.

**Identification** – *Leedsichthys* était un animal filtreur, en témoigne son manque de dents ainsi que ses râteaux branchiaux très développés. Il possédait sur ses peignes (entre les fimbriations, figure 8) de fines dents en « aiguilles » utiles à la capture du plancton. Sur chaque peigne se trouvaient environ 50 de ces « aiguilles ». Chaque arc (= cératobranchial) portait environ 100 de ces peignes pour un total de 4 paires d'arcs branchiaux. Ainsi, l'estimation basse de Martill pour le nombre « d'aiguilles » était d'environ 40 000 Martill (1986). Cette structure aurait fonctionné comme une surface de filtrage efficace du phytoplancton et du zooplancton (Martill, 1986). *Leedsichthys* était peut-être iliophage (se nourrissant de la filtration du sédiment benthique). Des traces fossiles découvertes en Suisse en 1986 ressemblant à des gouttières ont été interprétées comme des traces de fouilles pour filtrage du sédiment par *Leedsichthys* (Liston, 2010 (fig. 10)). Elles avaient en premier lieu été prises pour des traces de fouilles du sédiment par le pliosaure *Liopleurodon ferox*, mais Noè (2001) a confirmé que cette hypothèse était impossible ; le reptile se serait brisé le cou dans l'opération. Des traces comparables observées dans la nature actuelle ont été attribuées à différents animaux, comme des esturgeons, des requins *Heterodontus*, des morses et, pour des tailles similaires à celles des traces fossiles, à des baleines grise californiennes (*Eschrichtius robustus*) par exemple (Nelson et Johnson, 1987). L'interdigitation que présentent ses peignes branchiaux indique une capacité à réduire ses espaces inter-peignes pour passer d'un mode suspensivore à un mode iliophage (Liston, 2010). Ce comportement aurait pu avoir lieu lorsque les sources de plancton en grandes quantités n'étaient pas immédiatement disponibles. Le taux de matière organique présente dans les Oxford Clay est de l'ordre de 4 à 10 %, indiquant une très haute productivité primaire et donc une abondance en ressources primaires (Martill, 1986), *Leedsichthys* avait à sa disposition une ressource très abondantes pour se nourrir.

La récurrence des os comme les cératobranchiaux, hypobranchiaux, peignes branchiaux, lépidotriches peut être expliqué par le fait qu'ils étaient des structures plus ossifiées que le reste de son corps, et présentent donc un potentiel de préservation plus important.

### c. Pachycormidés macrocarnivores

**Préambule** – Le second clade de pachycormidés est celui des macrocarnivores. On retrouve des espèces thunniformes, comme *Pachycormus* (Toarcien), *Hypsocormus* (Jurassique moyen/supérieur) ou similaire à des espadons, comme *Protosphyraena* (fin Crétacé inférieur à supérieur). Ces animaux possèdent un os spécifique en rostre : le rostroderméthmoïde. Il résulte essentiellement de la fusion de l'éthmoïde et du vomer (Woodward, 1984 ; Woodward, 1894 ; Woodward, 1895 ; Arratia et Schultze, 2013), mais certains le caractérisent comme la fusion du rostral et du derméthmoïde (Gouiric-Cavalli et Arratia, 2022).

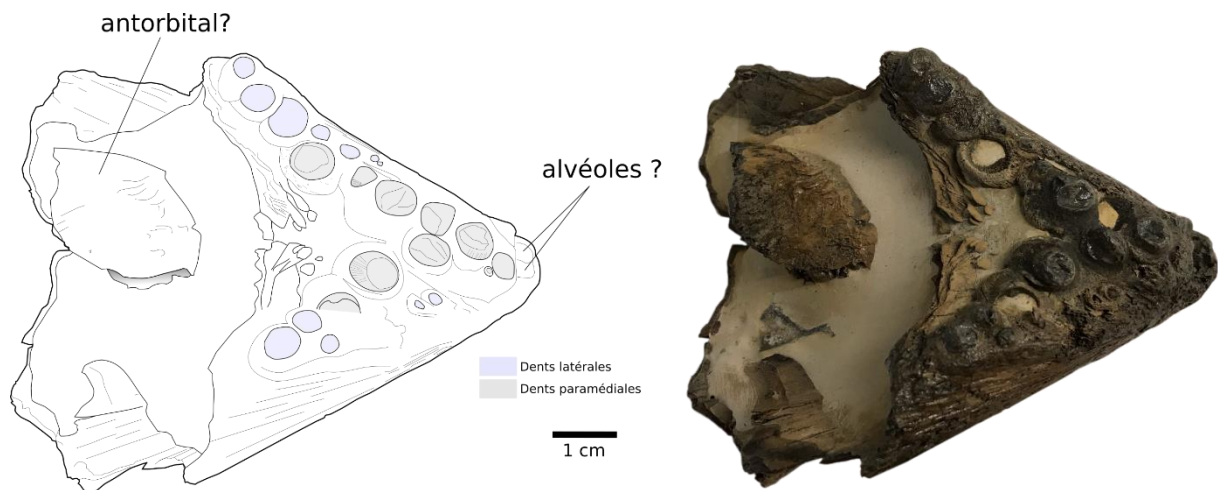
Les relations phylogénétiques des pachycormidés intraclade et interclade ne sont pas très bien connue. Des résultats récents indiquent que les pachycormidés font partie des téléostéomorphes et sont proche des téléostéens, comme cela était régulièrement supposé (Arratia, 1999 ; Arratia et al., 2021 ; Gouiric-Cavalli et Arratia, 2022).

Depuis 3 ans, deux découvertes de rostroderméthmoïdes ont été signalée aux falaises des Vaches Noires, une en 2019 et une en 2021. Le premier rostroderméthmoïde a été donné au Paléospace, numéro MPV 2019.1.1 (collection Le Mort). Le second provient de la collection Le Mort, numéro d’inventaire JLM.VN.1. De cette même collection provient également une plaque hypurale de pachycormidé (numéro d’inventaire JLM.VN.7 ; Planche II, fig. 2). Sept fragments de mâchoire de pachycormidés sont prêtés par Elisabeth et Gérard Pennetier.

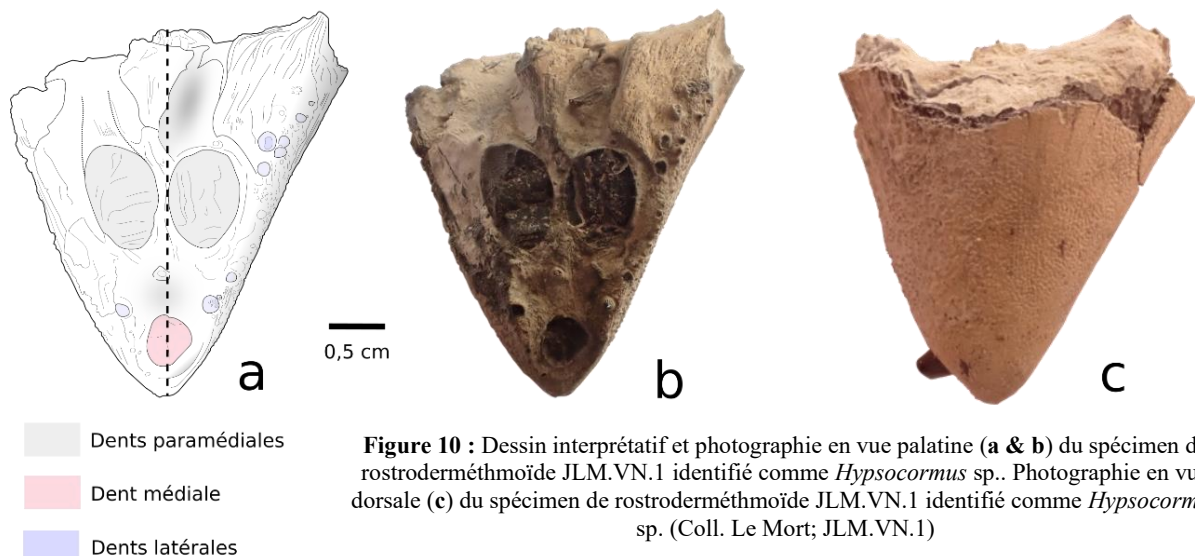
**Actinopterygii Cope, 1887**  
**Pachycormiformes Berg, 1937**  
**Pachycormidae Woodward, 1895**

**Rostroderméthmoïdes** – Le spécimen MPV 2019.1.1 (fig. 9) mesure 102 mm de longueur et 71 mm de largeur au maximum. La partie rostrale présente deux dépressions appelées « alvéoles ? » ayant probablement servi à accueillir des dents. Ensuite commence une série de dents paramédiales (proches de l’axe médian) disposées en quinconces dont il ne reste que la base. La base des dents semble légèrement orientée vers l’avant.

Quatre bases de dents et trois loges principales sont visibles (en grisé sur la fig. 9, seules les plus grandes sont prises en compte). Des dents latérales semblent disposées sans ordre précis (en bleuté). Cet arrangement irrégulier résulte probablement du fait que le rostroderméthmoïde est une fusion de plusieurs os, incluant potentiellement le vomer, dont les dents peuvent être disposées de manière erratique.



**Figure 9** : Dessin interprétatif (a) et photographie (b) du spécimen de rostroderméthmoïde MPV 2019.1.1 en vue palatine identifié comme *Hypsocormus* sp.. (Paléospace MPV 2019.1.1 (Coll. Le Mort))

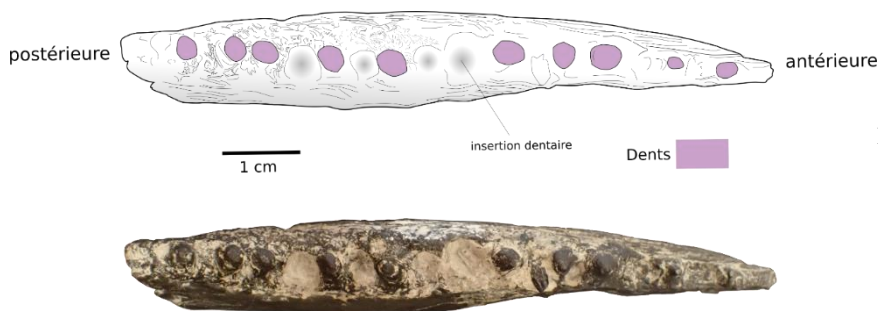


**Figure 10** : Dessin interprétatif et photographie en vue palatine (a & b) du spécimen de rostroderméthmoïde JLM.VN.1 identifié comme *Hypsocormus* sp.. Photographie en vue dorsale (c) du spécimen de rostroderméthmoïde JLM.VN.1 identifié comme *Hypsocormus* sp. (Coll. Le Mort; JLM.VN.1)

La partie derméthmoïdienne, formée par le côté de l'os, se referme à la manière d'un étui (fig. 9). Un fragment logé dans la matrice qui remplit le spécimen forme est peut-être une partie de l'antorbital gauche, comme observé chez un spécimen plus complet en trois dimensions de *Pachycormus* (Cawley et al., 2019). Le spécimen JLM.VN.1 est un petit rostroderméthmoïde mesurant 40 mm de longueur au maximum et 38 mm de largeur (fig. 10). La partie rostrale est différente du spécimen MPV 2019.1.1. Celle-ci débute avec une dent médiale bien développée à l'avant, orientée antérieurement. Sont ensuite disposées postérieurement et symétriquement, de part et d'autre de cette dent médiale, deux dents latérales.

Le côté gauche n'est pas tronqué et présente encore des dents latérales, avec une petite partie de ce qui forme un palais. Deux grosses dents paramédiales sans cavité pulpaire sont disposées postérieurement aux dents latérales antérieures. Le côté droit permet d'observer que la dent paramédiale droite s'enfonce profondément dans le rostroderméthmoïde (fig. 10a et b). Ces dents paramédiales forment un angle obtus par rapport à leur base d'environ 160°. Cet arrangement diffère de *Protosphyraena* qui a une grosse dent médiane orientée très en avant. La surface externe du rostre est couverte de petits tubercules formant l'ornementation dermique (fig. 10c).

**Fragments de mâchoire** – Sept fragments sont à disposition. Ils ont été trouvés en place au même endroit, ils devaient probablement appartenir au même individu. Le fragment 1 (fig. 11), identifié comme un morceau de dentaire d'après les descriptions de Woodward (1895), mesure 73 mm de longueur et 9 mm de largeur au maximum. C'est probablement un dentaire gauche, étant donné la courbure de l'os et la manière dont il s'affine en vue dorsale. La partie déterminée comme postérieure est large de 9 mm sur environ 37 mm de haut, puis se rétrécit à 5 mm en un point de rétrécissement à mi longueur de l'os. Ce sont en tout 12 dents et 7 loges qui sont visibles. Les dents sont fusionnées avec l'os dans des alvéoles incomplètes sur la partie labiale. Elles sont bien espacées, plus dans la partie postérieure que dans la partie antérieure de l'ossification (Woodward, 1895).



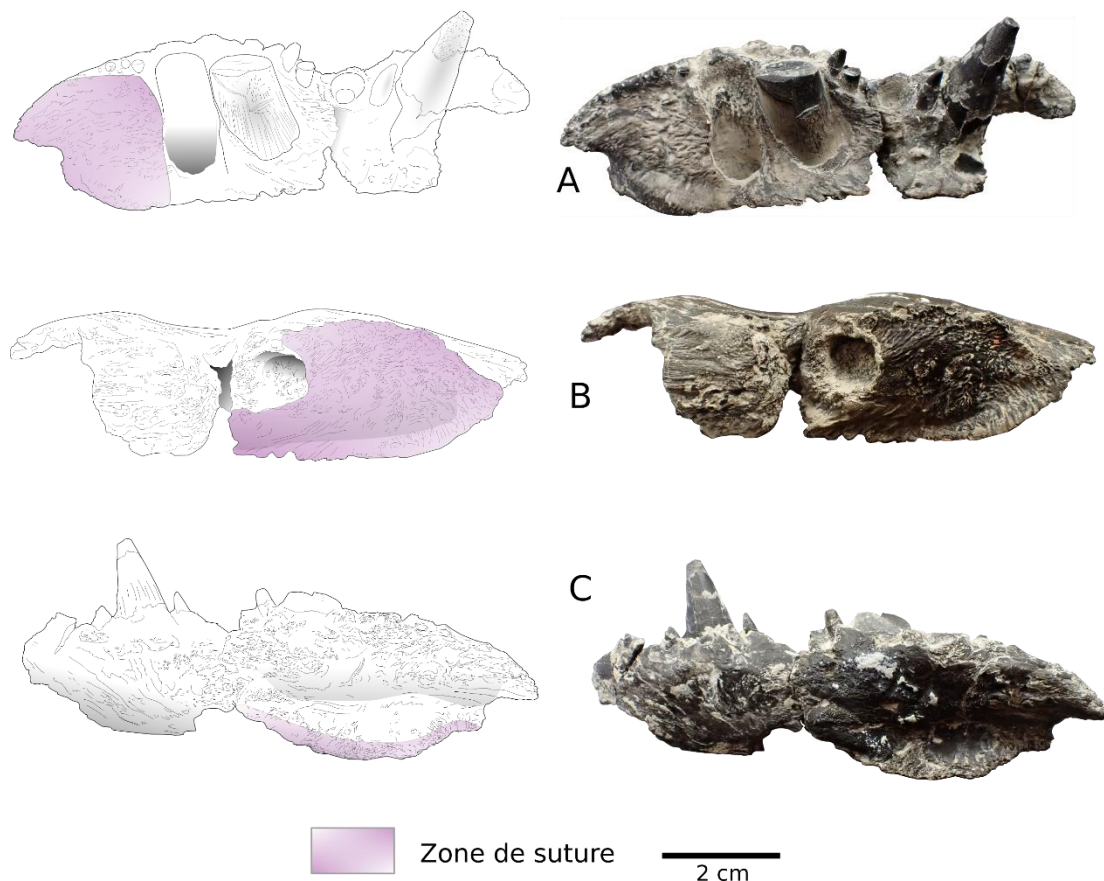
**Figure 11** : Dessin interprétatif (en haut) et photographie (en bas) en vue dorsale du fragment 1 identifié comme un dentaire d'*Hypsocormus* sp.. (Coll. Pennetier)

Cinq autres fragments (fig. 12, fragment 2 et planche III, fig. 1, 2, 4 et 5) sont identifiés comme des morceaux de coronoïdes qui portent encore des dents, et la dernière pièce est une dent isolée (planche III, fig. 3). Ce lot a été identifié grâce aux travaux de Woodward (1895) et Kear (2007). Le fragment 2 est ici décrit. Des dents marginales sont visibles sur le pourtour extérieur de certaines dents du fragment 2 (fig. 12). Ces dents annexes mesurent de 2 à 4 mm et sont situées en position linguale et labiale. Les dents principales sont grandes et épaisses, mesurant de 10 mm à 20 mm de longueur à l'extérieur de l'os. En vue dorsale, elles présentent une forme subovale. La base de ces dents est large et s'affine à la manière d'un entonnoir.

Certaines semblent parfois avoir une base plus ovale mais elles poussent alors d'abord dans une direction préférentielle, à la manière des deux dents paramédiales du spécimen JLM.VN.1.

**Identification et comparaisons** – Le matériel présenté est nouveau et possède de fortes similitudes avec ce qui a déjà été décrit il y a environ 130 ans par Woodward. Nous comparons ici les rostres du présent mémoire à ceux que l'on trouve au BMNH (British Museum of Natural History) (Woodward, 1895).

Les deux rostroderméthmoïdes (JLM.VN.1. et MPV 2019.1.1) sont différents. Les dents ne sont pas disposées de la même manière et ne semblent pas avoir la même orientation. Ces os ne sont pas diagnostiques, on ne peut donc pas décrire de nouvelle espèce. Le genre jurassique de pachycormidés se rapprochant de ces deux rostres est *Hypsocormus*.



**Figure 12 :** Dessins interprétatifs (à gauche) et photographies (à droite) du fragment 2 identifié comme une partie de coronoïde d'*Hypsocormus* sp.. A, vue labiale ; B, vue ventrale ; C, vue latérale. (Coll. Pennetier)

Le rostrodermémthmoïde JLM.VN.1 rappelle le genre du Crétacé *Protosphyraena*, qui présente des dents paramédiales antérieures orientées très en avant mais il diffère de *Protosphyraena* qui possède un long rostre à la manière d'un espadon. Des deux espèces d'*Hypsocormus* décrites ; *H. tenuirostris* et *H. leedsi*, le petit spécimen (JLM.VN.1) semble le plus proche d'*H. tenuirostris*. La disposition des deux plus grandes dents paramédiales est similaire tandis que *H. leedsi* présente un rostre bien plus large. A part les paramédiales, les dents n'ont pas exactement la même configuration entre JLM.VN.1 et PV P 6916 (3), et chez le premier elles présentent une disposition erratique à certains endroits, comme dans la partie formant le « palais » (Planche IV).

Le spécimen MPV.2019.1.1 ne présente pas de fortes similitudes avec les rostres de *H. tenuirostris* ou *H. leedsi*. L'os enchondral censé se trouver sous une couche dermique (comme sur JLM.VN.1) est bien visible pour des raisons d'érosion car le rostre a été roulé par la houle.

Les dents du rostrodermémthmoïde JLM.VN.1 et quelques fragments collectés par E. et G. Pennetier présentent une structure similaire à ce qu'a décrit Woodward (1894) sur une coupe transversale des dents de *Protosphyraena* et d'*Hypsocormus*. Cet auteur décrit un nombre important de micro-cavités pulpaire distinctes séparés par de la vasodentine (dentine vascularisée). C'est ce que l'on observe sur l'une des grande dent du fragment n° 2 (fig. 12).

La texture dermique du spécimen ressemble fortement à l'ornementation du rostrodermémthmoïde du spécimen PV P 6913 de *Hypsocormus leedsi*.

Les fragments de mâchoires prêtés par les Pennetier font penser à des parties de mandibules de pachycormidés. Les comparaisons avec le genre crétacé *Australopachycormus* montrent des structures similaires (Kear, 2007). Ces fragments sont également semblables aux spécimens du BMNH (Planche V), et grâce à la description de Woodward (1884 ; 1894 ; 1895), les spécimens étudiés sont rapportés à des morceaux de dentaires (fig. 11) et de coronoïde (fig. 12 et planche III).

Ces différents éléments font penser au genre *Hypsocormus* tel que l'on peut le retrouver dans les Oxford Clay. Il faut cependant garder à l'esprit que le genre *Hypsocormus* est bien connu en deux

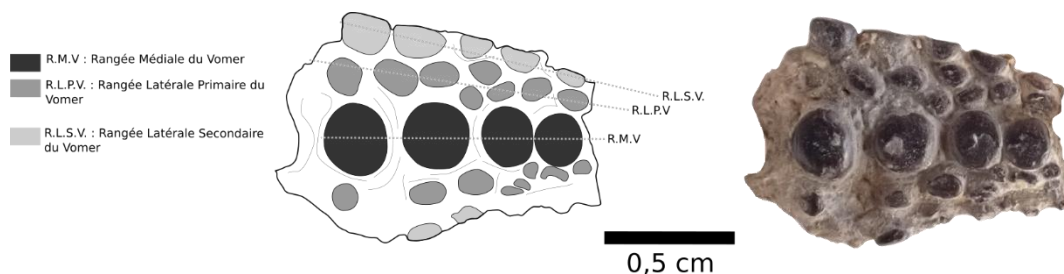
dimensions (comme certains spécimens de l'archipel de Solnhofen) mais moins en trois dimensions. Des études comparatives plus poussées doivent être effectuées sur ces fossiles, car les comparaisons en vue palatine de la disposition des dents des pachycormidés à crocs devraient permettre de mieux comprendre l'ontogénie et les liens de parenté de ces animaux.

#### d. Pycnodontiformes

**Préambule** – Aux falaises des Vaches Noires, aucun squelette articulé de pycnodonte n'a jamais été retrouvé entier. Si des éléments de la mâchoire des pycnodontes sont plus fréquents dans le Crétacé des falaises des Vaches Noires, des portions de vomers, de prémaxillaires et des dents isolées ont été retrouvées dans le Callovien supérieur. Il existe deux fossiles exposés dans les vitrines du musée, un palais dentaire et un prémaxillaire de pycnodonte (Planche VIII, collection Paléospace). Dans cette partie, le vomer MPV 2014.2.183 est étudié.

#### Actinopterygii Cope, 1887 Pycnodontiformes Berg, 1937

**Vomer** – Le vomer mesure 17 mm de long au maximum et 10 mm de large au maximum (fig. 13). Contrairement à de nombreuses espèces de pycnodontes, les dents de la rangée latérale primaire ne sont pas parfaitement alignées ici. Les dents semblent très émoussées.



**Figure 13** : Dessin interprétatif et photographie du vomer MPV 2014.2.183 de pycnodonte identifié comme *Mesturus* sp. (Coll. Charles)

**Identification** – Une des seules mentions de pycnodontes aux falaises des Vaches Noires dans la littérature scientifique est un préarticulaire d'*Athrodon* sp. (Kriwet, 2008a). Le vomer MPV 2014.2.183. est identifié comme appartenant au genre *Mesturus* sp. (Woodward, 1896). Un morceau de ce qui semble être une partie d'os d'un crâne du genre *Mesturus* est à mentionner planche II (fig. 3). L'ornementation de cette partie ressemble très fortement à l'ornementation dermique de *Mesturus* sp. (Woodward, 1986 ; Martil et Hudson, 1991). Les nombreuses dents du type durophages retrouvées aux falaises des Vaches Noires sont souvent trop émoussées pour que l'identification en tant que pycnodonte soit robuste. En comptant le vomer MPV 2014.2.183, les deux autres spécimens exposés au musée (palais dentaire et prémaxillaire) et le fragment dermique de la collection Pennetier, cela présente une faible abondance pour un groupe très présent dans les mers du Jurassique et du Crétacé. La première hypothèse est que le milieu de vie n'ait pas été propice à leur présence et que certains ne soient venus que rarement pour se nourrir des gastéropodes et autres animaux benthiques. Nous pouvons écarter le biais de préservation, étant donné que la majorité des pycnodontes présentent une forte ossification crânienne, en particulier les mâchoires et les dents. La seconde hypothèse serait un biais de récolte. Même si les paléontologues amateurs ont de tout temps cherché les palais dentaires et autres parties de mâchoire de pycnodontes pour leur attrait esthétique, ils viennent cependant souvent aux Vaches Noires afin d'y trouver des os de grands vertébrés, comme ceux de crocodiles, d'ichtyosaures, ou pour y chercher des ammonites. Ces fossiles ont peut-être tout simplement été peu ramassés, ou mal identifiés sur le terrain. Il est également possible qu'une grande majorité de ces ossements soient dans des collections privées, ou disséminés dans des musées français, européens ou ailleurs dans le monde.

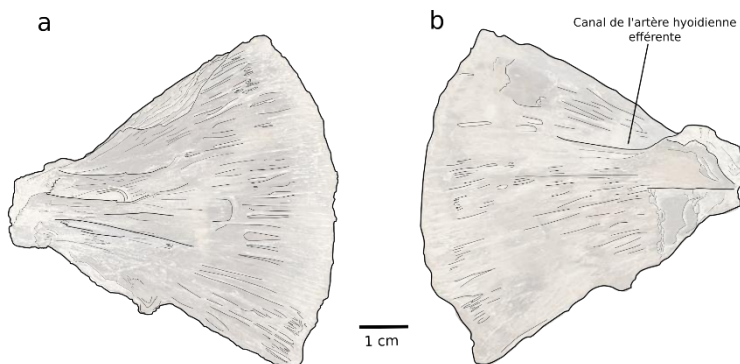
#### e. Ginglymodes

**Préambule** – Des portions d'os de Ginglymodes : deux basioccipitaux de la collection Gendry-Bara. De la collection Pennetier provient une partie de mandibule de *Scheenstia*, un dentaire et des écailles de Lepidotidae, ainsi qu'un cératohyal. Un autre cératohyal provient de la collection Godallier

et à été trouvé en place dans les couches calloviennes. Quatre écailles ganoïdes et deux dents indéterminées de ginglymodes sont visibles en planche VIII.

**Actinopterygii Cope, 1887**  
**Ginglymodi Cope, 1872**  
**Lepisosteiformes Hay, 1929**  
**Lepidotidae *sensu* López-Arbarello, 2016**

**Cératohyal** – Le premier cératohyal de la collection Pennetier est identifié comme un cératohyal gauche (fig. 14a et 14b). Il mesure 53 mm de longueur et 55 mm de hauteur au maximum. Il est orné avec de fines stries rayonnantes depuis l'extrémité antérieure. Il n'en subsiste que la partie postérieure et est globalement triangulaire. La vue latérale droite du spécimen (fig. 14) montre le début d'un canal pour faire passer l'artère hyoïdienne efférente.

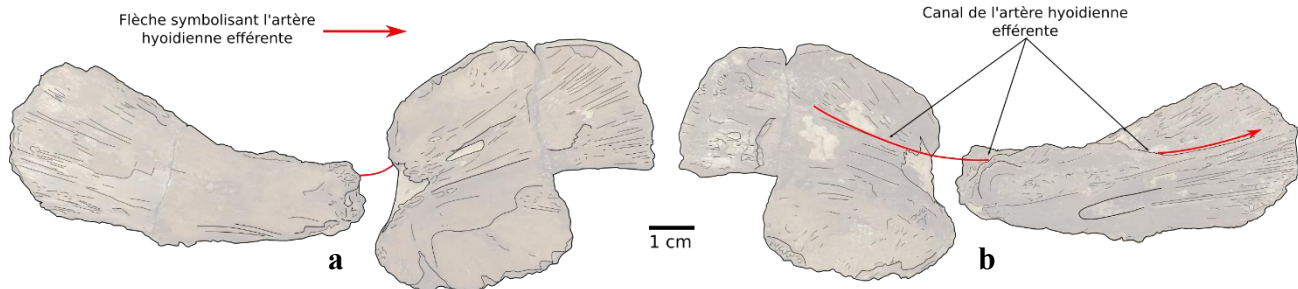


**Figure 14 :** Dessins interprétatifs du cératohyal de Lepidotidae indet. en vue labiale gauche (a) et latérale (b). (Coll. Pennetier)

qui contenait probablement les vaisseaux nutritifs. La partie la plus postérieure des deux os semble s'arrêter en gouttière, indiquant une probable surface d'insertion pour le cératohyal postérieur accueillant une partie des rayons branchiostégaux.

Le second cératohyal (fig. 15a et 15b) est plus complet et présente la même ornementation rayonnante, mais moins marquée que le premier. Il est long, et plus épais en partie postérieure qu'en partie antérieure. Il mesure approximativement 130 mm de long pour un peu plus de 50 mm de large au maximum. Ce sont des mesures peu précises car les bords du spécimen sont très abîmés.

Sur sa partie supérieure se creuse un canal très profond accueillant l'artère hyoïdienne efférente (fig. 15a et b). Des foramens s'ouvrent au fond de ce canal,

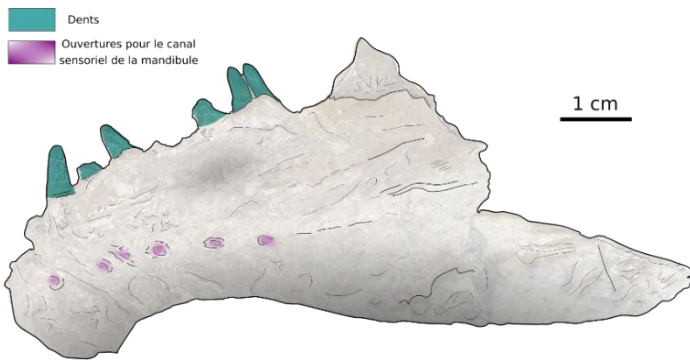


**Figure 15 :** Dessins interprétatifs du cératohyal de Lepidotidae indet. en vue labiale (a) et latérale (b). (Coll. Godallier)

**Dentaire** – Le dentaire mesure 150 mm de longueur au maximum et 40 mm de hauteur. Il possède une morphologie arquée en vue latérale (fig. 16). On observe dans la partie antéro-ventrale, et jusqu'à la moitié du dentaire, les pores où sort le canal sensoriel mandibulaire. Il reste sept dents, quatre complètes, trois cassées et deux alvéoles. Les dents sont styliformes et relativement élevées avec une hauteur maximale de 6,1 mm et une largeur maximale de 1,5 mm à la base. Elles s'affinent ensuite jusqu'en haut.

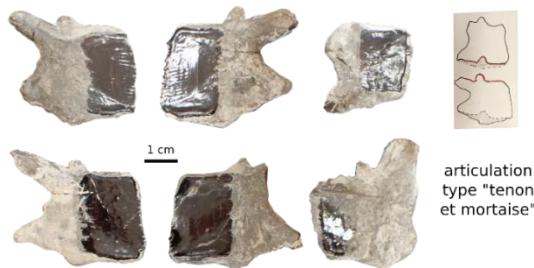
Le rattachement des dents à la mâchoire est de Type 1 (*sensu* Fink, 1981) caractérisé par une ankylose complète de la dent à la mâchoire.

On observe bien un long processus postérieur. Il est possible, cependant, que les dents portées par les ossifications situées en position linguale, sur le préarticulaire-coronoïde et sur le vomer, aient présenté une morphologie de dents broyeuses (Leuzinger et al., 2019). Le grand nombre de crustacés et de terriers retrouvés dans le Callovien des falaises des Vaches Noires indique probablement que ce fragment de mandibule appartenant à un animal qui s'en nourrissait.



**Figure 16 :** Dessin interprétatif du dentaire de *Lepidotidae* indet. en vue latérale droite. (Coll. Pennetier)

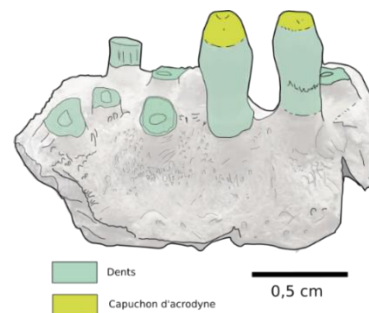
longueur et 11 mm de hauteur (fig. 18). Huit cavités dentaires sont visibles et deux dents persistent. Elles possèdent un capuchon d'acrodine bombé très typique en leur sommet. Le reste des dents est composée de dentine et d'une cavité pulpaire en leur centre. La structure de l'os montre de nombreux pores d'environ 1/10<sup>ème</sup> de mm qui permettaient d'innover l'os.



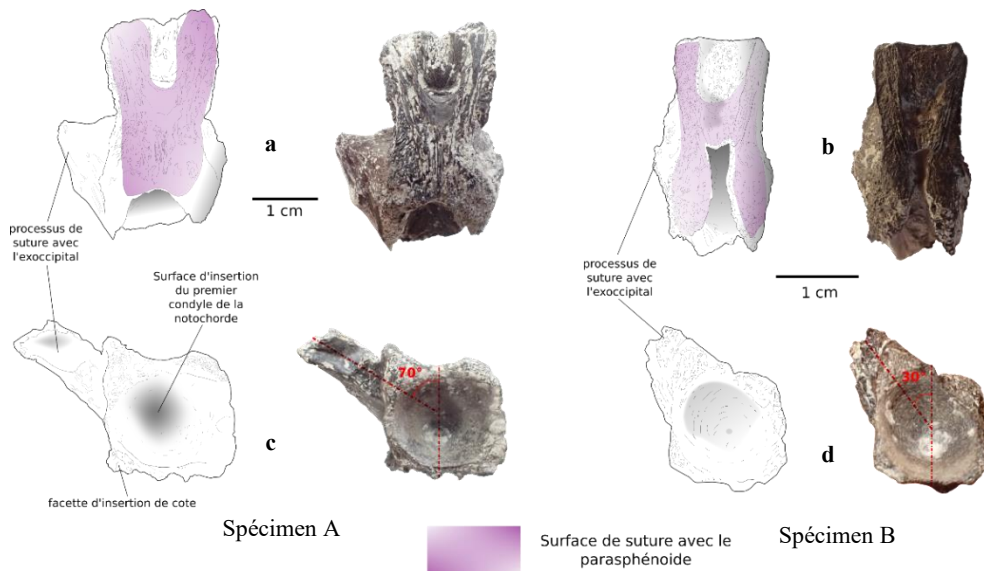
**Figure 17 :** Photographie des six écailles de ganoïne de *Lepidotidae* indet. avec un schéma explicatif de l'insertion des écailles entre elles. (Coll. Pennetier)

**Écailles ganoïdes (fig. 17)** – Six écailles portent une articulation typique appelée en « tenon et mortaise » ou « peg and socket ». La portion antérieure des écailles, qui étaient recouvertes par les écailles antérieures, ne possède pas de ganoïne et est composée d'un processus antérieur articulaire double, inférieur et supérieur, ainsi que d'un petit processus dorsal. La marge postérieure de ganoïne des écailles possède un bord frangé.

**Fragment de mandibule** – Un fragment de mandibule mesurant 27 mm de



**Figure 18 :** Dessin interprétatif du dentaire de *Scheenstia* sp. en vue labiale. (Coll. Pennetier)



**Figure 19 :** dessins interprétatifs et photographies en vue ventrale (a et b) et postérieure (c et d) des basioccipitaux A et B de *Ginglymodes*. (Coll. Gendry-Bara)

**Basioccipitaux** – Les deux basioccipitaux mesurent respectivement 24 mm de long pour le spécimen A et 23 mm pour le B (fig. 19). Ils ont tous deux été identifiés par comparaison avec *Lepidotes tomsi* (Patterson, 1975). Leur condyle occipital intègre au moins une vertèbre, comme l'indique la paire de facettes pour des côtes présentent postéro-ventralement aux condyles.

Chez les deux, la partie ventrale est suturée à la partie postéro-dorsale du parasphénoïde. L'extension alaire gauche servant d'attache avec l'exoccipital est préservée sur chacun des spécimens.



Sur le spécimen A, elle forme un angle de 70° par rapport à la ligne médiane verticale de l'os. Sur le spécimen B, l'angle est d'environ 30° par rapport à la ligne médiane verticale de l'os, et l'aile est par conséquent bien plus relevée.

**Identification et comparaisons** – Le cératohyal de la collection Pennetier et celui de la collection Godallier sont similaires. Ils ne sont pas identifiables au genre, et sont donc classés en tant que *Lepidotidae* indet.. Le fragment de dentaire (fig. 16) et les écailles ganoïdes (fig. 17) ont été trouvés côte à côte en place. Ils appartiennent probablement au même animal. Les écailles ganoïdes font fortement penser à celles du genre *Scheenstia mantelli*, par comparaison à la figure 1 de la publication de Lopez-Arbarello et Sferco (2018).

La morphologie des dents du spécimen figure 16, peu robustes mais plutôt élevées (par rapport à d'autres poissons durophages) fait penser à un régime alimentaire modérément durophage. Les caractères des basioccipitaux ne permettent pas d'identifier à l'espèce.

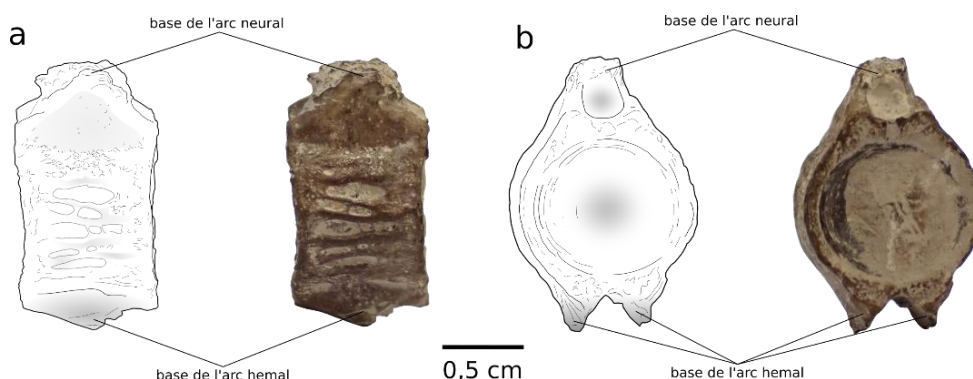
Le genre *Lepidotes* est censé s'être éteint au Toarcien moyen tandis que le genre *Scheenstia* apparaît pour la première fois à la limite Oxfordien-Kimmeridgien. Les deux possibilités concernant ces animaux (d'après les travaux de Lopez-Arbarello, 2012) seraient les suivantes : l'on est soit en présence de réminiscences de poissons du genre *Lepidotes* qui auraient survécu, soit en présence de poissons plus basaux que le genre *Scheenstia*. Cette dernière hypothèse est cependant plus probable concernant les falaises des Vaches Noires.

#### f. Téléostéens *Actinopterygii* Cope, 1887

**Vertèbres** – De petites vertèbres amphicèles (concaves du côté antérieur et postérieur) sont régulièrement retrouvées aux Vaches Noires. Trois lots de ces vertèbres sont à disposition. Deux des lots proviennent des collections du Paléospace l'un noté V176R, l'autre noté MPV 2014.2.183 (Coll. Charles) et le dernier lot est prêté par E. et G. Pennetier. Le premier lot V176R contient 47 vertèbres, le second lot MPV 2014.2.183 en contient 33 tandis que celui de la collection Pennetier en contient 31. Elles sont bien ossifiées et mesurent de 2 à 20 mm de largeur au maximum.

#### Ordre Ichthyodectiformes Bardack & Sprinkle, 1969.

La vertèbre illustrée figure 20 (fig. 20) Proviens du lot V176R, et mesure 15 mm de hauteur au maximum et 8,5 mm de largeur au maximum. Les bases des arcs hémaux et neuraux sont préservées. La vertèbre est parcourue sur ses deux flancs de profondes rides. Les deux bases de l'arc hémal sont rapprochées, indiquant probablement que c'est une vertèbre caudale.



**Figure 20** : Dessins interprétatifs et photographies d'une vertèbre caudale d'Ichthyodectiformes en vue latérale (a) et frontale en (b) (Paléospace, V176R)

**Identification** – La vertèbre de la figure 20 rappelle celles des Ichthyodectiformes par ces profondes rides sur ses faces latérales et le contour rectangulaire de son centrum en vue latérale. Sur les 111 vertèbres à disposition, à peine une dizaine d'autres vertèbres ressemblent à celle de la figure 20.

Pour les autres vertèbres, l'identification n'est pratiquement pas possible, mais certaines petites vertèbres amphicèles en forme de sablier font penser aux poissons du genre *Leptolepis* par exemple. Les Pholidophoriformes étaient peut-être présents, mais jusque-là aucune trace n'a été retrouvée. Leurs

vertèbres sont mal ossifiées et donc difficilement conservables. Il est probable que le peu de vertèbres retrouvées ne soit pas le résultat d'une faible abondance de ces animaux, mais soit plutôt le marqueur de la rareté de conservation des petits éléments de ce type aux Vaches Noires.

## V. Discussion, régimes alimentaires, réseau et niveaux trophiques –

**A. Cœlacanthes** – Le faible métabolisme des cœlacanthes (l'un des plus lents parmi tous les vertébrés) et leur surface respiratoire peu importante par rapport à leur taille indique probablement un mode de chasse plutôt opportuniste. Il y a peu d'évidences directes du régime alimentaire des *Latimeria* actuels, supposés se nourrir de proies telles que des poissons, de petits requins, des raies et des céphalopodes par exemple.

Le mode de vie en profondeur des cœlacanthes serait peut-être lié à la radiation des néoptérygiens, très importante quelques millions d'années avant, au Norien (Tintori et Lombardo, 2018). Ces derniers développent des appareils alimentaires plus efficaces, ayant peut-être forcé les cœlacanthes à migrer dans une niche écologique moins compétitive (Fricke, 2000). L'un des arguments en faveur de cette théorie concernant *Trachymetopon* est le fait que la majorité des prédateurs retrouvés dans le Callovien des Vaches Noires (téléostéomorphes, sauroptérygiens, crocodiliens, etc) sont pélagiques et plus ou moins rapides. Un partage des niches écologiques au Jurassique moyen est donc une hypothèse à envisager, en se rappelant que cette hypothèse repose sur la comparaison entre un représentant d'une famille éteinte, les mawsoniidés, avec le *Latimeria* actuel dont la physiologie et l'écologie sont peut-être différentes.

Cet animal était situé dans un niveau trophique élevé, avec des individus pouvant atteindre 4 à 5 mètres de long qui se nourrissaient probablement de téléostéens, de petits pachycormidés mais aussi de petits requins et de céphalopodes (ammonites ou bélemnites) (Fricke, 2000).

**B. Leedsichthys** – Ce planctonophage géant se nourrissait de phytoplancton ou de zooplancton. Il pouvait atteindre des tailles considérables (16,5 mètres estimé au maximum) (Liston, 2016 ; Liston et al., 2013). La mer callovienne était riche en carnivores (sauroptérygiens, pachycormidés, crocodiliens) alors que *Leedsichthys* exploitait une ressource très importante située au début de chaîne alimentaire. Ils pouvaient probablement, à l'occasion, manger de petits poissons en bancs à l'instar des requins baleines (Motta et al., 2010). Une évidence d'attaque sur *Leedsichthys* est connue sur une épine dorsale (NHMUK PV P 6924) et sur une nageoire caudale (NHMUK PV P10000A) qui présente des calcs osseux formés suite à une attaque, probablement de *Liopleurodon* (Liston, 2016). Les individus vieux ou malades de *Leedsichthys* devaient probablement servir de repas à de nombreux taxons, comme les crocodiliens, les sauroptérygiens voir certains pachycormidés. Lorsque les conditions étaient réunies, ces carcasses ne devaient pas tout de suite se faire recouvrir de sédiments et servaient alors de lieu de fixation à divers animaux et de réserve de nourriture pour les charognards (vertébrés ou invertébrés) comme on l'observe sur des squelettes de reptiles marins au Mésozoïque (Martill et Hudson, 1991) ou sur les squelettes de baleines actuelles (Quaggiotto et al., 2022).

**C. Hypsocormus** – Ces pachycormidés se nourrissaient de poissons, de céphalopodes et de crustacés. On peut considérer que ces animaux étaient situés dans le niveau trophique actuel de *Sphyræna* (barracuda). Le spécimen d'*Hypsocormus* BNHM PV P 6916 présente une structure en rosette sur son dentaire, une adaptation à saisir et secouer les proies pour en retirer de larges morceaux de chair (Martill, 1994). On peut estimer des tailles par comparaison avec les spécimens d'*Orthocormus* (holotype SenkM 1863) (Planche VII, B) et d'*Hypsocormus* (holotype SNSB-BSPG AS VI 4a) (Planche VII, C) retrouvés dans l'archipel de Solnhofen (Arratia et Schultze, 2013 ; Maxwell et al., 2020). Concernant JLM. VN. 1, on pourrait estimer une taille standard comprise entre 70 cm et 80 cm (Planche IV, a). Pour MPV 2019.1.1., une taille standard comprise entre 130 cm et 170 cm est possible (Planche IV, b). Les estimations de tailles présentées ici reposent sur des fragments et ne peuvent être précises, elles sont donc indicatives. Ce sont donc des prédateurs de taille moyenne situés au milieu de la chaîne trophique qui consommaient les téléostéens de taille moyenne, des teuthoïdes, des ammonites. Ils étaient probablement consommés par des requins, des reptiles marins et peut être parfois des cœlacanthes.

**D. Gynghimodiens** – Les Lepidotidae sont répandus dans les niveaux Callovien des Oxford Clays. Martill (1989) compare la structure d'un dentaire de *Lepidotes macrocheirus* à cinq incisions arquées présentes sur le péristome endommagé d'une *Kosmoceras cf. obductum*. Ces Lepidotidae possèdent des dents écraseuses, et la forme de la morsure en croissant correspond à la disposition des dents en croissants du spécimen de Lepidotidae indet. de la collection Pennetier. La taille d'un spécimen de la collection Pennetier a été estimée grâce aux écailles ganoïdes (fig. 17) et aux mesures de Cavin et al. (2015) effectuées sur des écailles ganoïdes de *Lepidotes pankowskii*. Une règle de proportionnalité, indique une longueur totale d'environ 75 cm, ce qui est cohérent. Le fragment de mâchoire (fig. 18) est typique du genre *Scheenstia*. Les deux cératohyals présentent une taille importante, les animaux auxquels ils devaient appartenir devaient être assez grands. Ces animaux se nourrissaient probablement d'ammonites, de crustacés benthiques et de petits poissons (comme certains téléostéens basaux). Nous ne savons pas où ils vivaient dans la colonne d'eau mais leur corps robuste et leur crâne massif indiquent probablement un milieu de vie plus benthique que pélagique.

**E. Pycnodontes** – C'est au genre *Mesturus* que les pycnodontes des falaises des Vaches Noires sont attribués. Ce genre est restreint au Callovien et au Jurassique supérieur d'Europe centrale et du nord (Kriwet, 2000) et régulièrement retrouvé dans les Oxford Clay. De même que les Lepisosteiformes, les pycnodontes devaient vivre relativement proche du fond de la mer et se nourrissaient probablement de gastéropode et autres mollusques.

**F. Téléostéens** – Les Ichthyodectiformes sont adaptés à des nages rapides avec accélération et à la nage soutenue. Ici, les seuls restes de ces poissons sont des vertèbres. Par un rapport de taille des vertèbres du spécimen de *Thrissops cf. formosus* JME-ETT74 (Ebert et al., 2015) (planche VII, A), on estime la taille du spécimen de la figure 20 à environ 60 cm. La présence de Leptolepidae est probable car il existe des spécimens dans le membre de Peterborough (Martill et Hudson, 1991), ceux-ci ayant surement formé le bas du réseau trophique des vertébrés. Ils auraient alors été microcarnivores (aspiration), ou planctonivores/zooplanctivores chassant à vue (Ebert et al., 2015). Les téléostéens forment donc la base de la chaîne trophique des vertébrés aquatiques au Callovien des falaises des Vaches Noires, voir occupent déjà des niveaux trophiques élevés avec des prédateurs situés en milieu de chaîne trophique.

**G. Autres découvertes** – Quelques éléments indéterminés paraissent plutôt appartenir à des familles de poissons jusque-là non citées dans le Callovien des Vaches Noires. Par exemple, deux dents coniques en pointe ayant un aspect rugueux et émoussé sont peut-être des dents de Caturidae (Planche II ; fig. 4). Il y a également un élément de la collection Gendry-Bara, identifiable comme une potentielle partie de mâchoire d'Aspidorhynchidae (Planche II ; fig. 5) (Brito, 1997 ; López-Arbarello et Schröder, 2014). De nombreux éléments sont trop isolés pour être identifiables comme l'élément planche II, fig. 6a et a', mettant en exergue l'aspect fragmentaire du matériel.

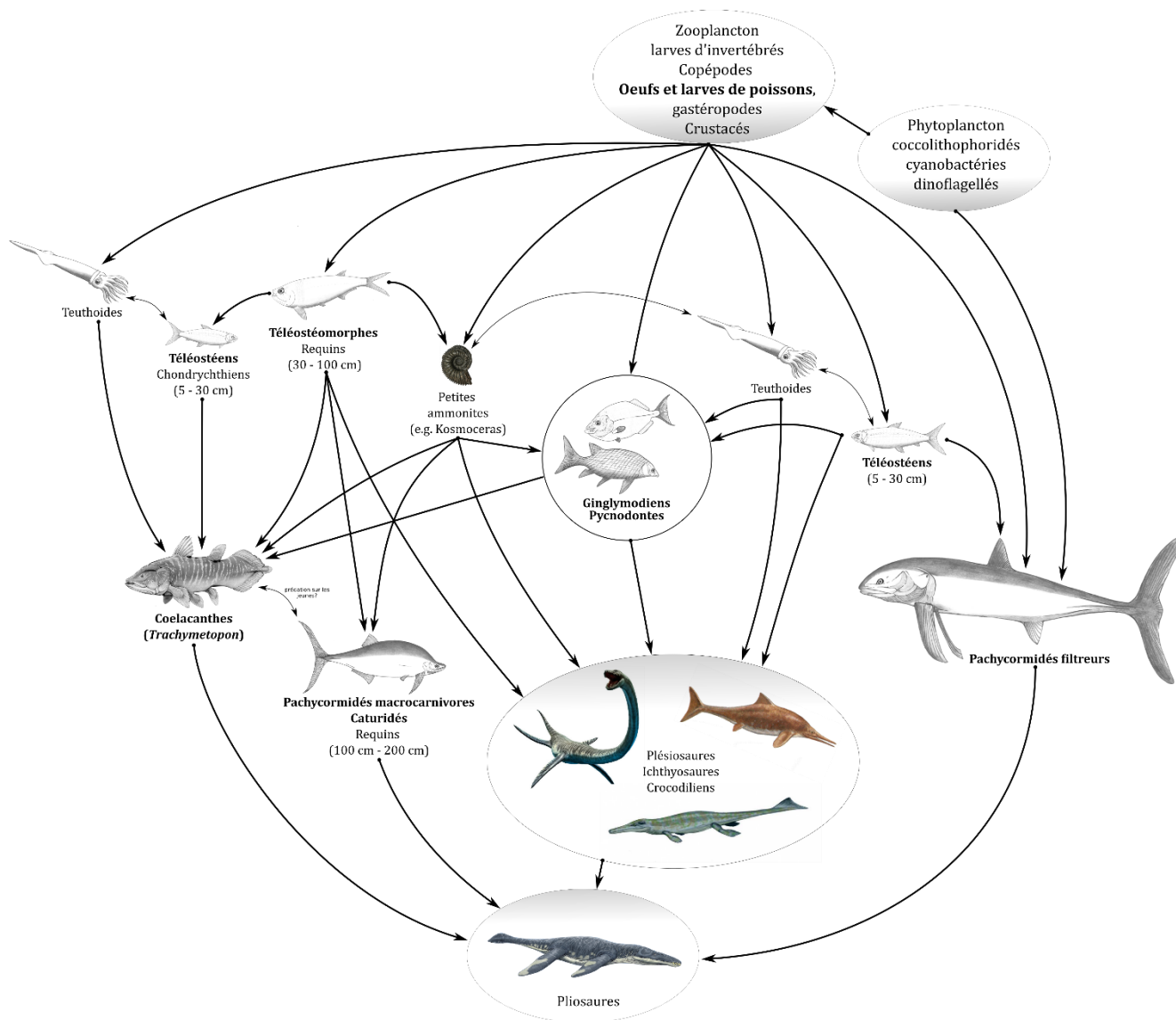
## **VI. Comparaison du gisement de l'ichtyofaune des Vaches Noires avec d'autres ichtyofaunes mésozoïques –**

Plusieurs biais affectent les analyses relatives à cet assemblage ichtyofaunique. Le premier concerne la préservation. Les restes de poissons sont fragiles et facilement désarticulés par le charognage et le ballotage où seules les parties fortement minéralisées se conservent (e.g. basisphénoïdes de cœlacanthes ou cératobranchiaux de *Leedsichthys*). Le second biais concerne la récolte, les collectionneurs n'étant pas toujours habilités à reconnaître des restes de poissons parfois très abimés, ou compliqués à identifier.

Gardant ces biais à l'esprit, l'ichtyofaune des Vaches Noires est représentée par une diversité assez importante : des sarcoptérygiens (*Trachymetopon*), des actinoptérygiens représentés par les Pachycormiformes (SFPs et macrocarnivores), des téléostéens basaux, des holostéens (Lepidotidae) mais peu d'halécomorphe (aucun Amiidae et peut être deux dents de Caturidae). Cela est étrange, car des assemblages datés du Callovien inférieur et supérieur montrent déjà la présence des genre *Caturus*, et

*Heterolepidotus* (Brown et Keen, 1991 ; Martill et al., 1994). De rares restes de pycnodontes sont présents.

Cet assemblage ichthyofaunique correspond bien aux assemblages du Callovien européen. Afin de comparer l'évolution des chaînes trophiques des poissons osseux sur un temps long, ce chapitre compare les grandes lignes de trois réseaux trophiques mésozoïques, du Trias au Jurassique supérieur, c'est-à-dire l'époque de la radiation évolutive des téléostéens.



**Figure 21** : Reconstitution globale du réseau trophique de l'ichtyofaune et des interactions des taxons principaux associés. (Modifié d'après Martill et al., 1994). L'ichtyofaune est surlignée en gras. Une flèche pointée indique une prédation (e.g. les sauroside sur *Leedsichthys*)

Le gisement italien de Zorzino du Trias supérieur témoigne de l'apparition des téléostéens à la base de la chaîne trophique des vertébrés. Ces derniers remplacent les subholostéens et les néoptérygiens basaux miniatures (Tintori et Lombardo, 2018). Les Pholidophoriformes apparaissent, composante importante dans le réseau trophique. Aux falaises des Vaches Noires, ils devaient composer avec les Leptolepidae et certains Ichtyodectiformes la base la chaîne alimentaire des vertébrés.

Le gisement Allemand d'Holzmaden est daté du Toarcien. A Holzmaden, les pachycormidés sont représentés par le genre *Pachycormus* (moins dérivé qu'*Hypsocormus*), *Sauropsis* et *Ohmdenia*, un pachycormidé également macrocarnivore, mais de grande taille ( $\approx 2$  m pour l'holotype GPIT 1017/1 (Friedman, 2012)) spécialisé dans la prédation de mollusques céphalopodes. La faune d'Holzmaden est également constituée de téléostéens basaux, notamment du genre *Paraleptolepis*, un petit poisson proie très commun (de l'ordre des Pholidophoriformes). On y retrouve également des holostéens représentés

par des ginglymodes et des halécomorphes. Les sarcoptérygiens sont représentés par le coelacanth *Trachymetopon*.

La hiérarchie du réseau des Vaches Noires est cohérente avec celle des « Kellaways sand », en Angleterre (Callovien inférieur), qui présentent un assemblage similaire (Brown et Keen, 1991). Celui-ci est composé de ginglymodes (*Lepidotes*, *Heterostrophus*), d'halécomorphes (*Caturus* et *Heterolepidotus*), de Pachycormidae et de téléostéens (*Aspidorhynchus*, Leptolepidae). Le membre de Peterborough en Angleterre (Callovien supérieur), correspond tout à fait à l'ichtyofaune du Callovien des Vaches Noires. L'assemblage de l'ichtyofaune de Peterborough est composé de Ginglymodes (*Lepidotes*, *Heterostrophus*), de pycnodontes (*Mesturus*), d'halécomorphes (*Caturus* et *Heterolepidotus*), de téléostéomorphes (*Leedsichthys* (SFPs), *Asthenocormus* (SFPs), *Hypsocormus*, *Aspidorhynchus*, Leptolepidae, Pholidophoridae) (Martill et al., 1994 ; Gouiric-Cavalli et Arratia, 2022). A part les halécomorphes, ces deux gisements semblent bien correspondre à l'ichtyofaune plus récente des Vaches Noires. Cette ressemblance des ichtyofaunes provenant de la même mer callovienne suggère que la rareté des halécomorphes aux Vaches Noires est le résultat d'un biais. L'ajout majeur de la faune normande est la présence d'Ichthyodectiformes basaux qui représente pour l'instant la plus ancienne occurrence européenne.

Solnhofen est le plus récents des cinq gisements comparés au Callovien des falaises des Vaches Noires. Daté du Jurassique supérieur, Solnhofen témoigne de la radiation majeure des téléostéens et de groupes dominants au Jurassique supérieur et durant tout le Crétacé (e.g. Ichthyodectiformes). La comparaison des Vaches Noires avec l'archipel de Solnhofen est plus délicate en raison de la différence des paléoenvironnements. L'absence de vie benthique dans cet archipel causé par des conditions sursalées et anoxiques en fond de bassin provoque une horizontalisation de la chaîne trophique, avec plus de grands prédateurs, et la faune de petits poissons proies devient piscivore opportuniste (Ebert et al., 2015).

Les actinistiens sont présents aux Vaches Noires (*Trachymetopon*), mais aussi à Holzmaden (*Trachymetopon*) et Solnhofen (*Undina*, *Libys*, *Coccoderma*). Il est cependant très intéressant de constater que les mentions de coelacanthes dans le Callovien du Bassin anglo-parisien sont uniques au Callovien des falaises des Vaches Noires. Les gisements comme Peterborough ou les sables de Kellaways semblent dépourvus de ces animaux.

Le Callovien des Vaches Noires s'inscrit dans la continuité de l'évolution de l'ichtyofaune qui débute au Trias supérieur et se poursuit au Jurassique supérieur et au Crétacé. La majorité des taxons et niches écologiques associées sont déjà bien en place, tel que les coelacanthes, les lignées de pachycormidés (filtreurs et macrocarnivores), les téléostéens et les autres lignées cités dans ce mémoire. Ce gisement est situé dans le temps juste avant la radiation des téléostéens et le réseau trophique est plus proche de ce que l'on pourrait trouver au Jurassique supérieur.

## VII. Conclusion –

Ce mémoire est la première synthèse des restes de poissons fossiles retrouvés aux falaises des Vaches Noires. La composition similaire à celle du gisement de Peterborough permet de mieux comparer et comprendre l'ichtyofaune des falaises des Vaches Noires et de la replacer dans son contexte. Certaines nouveautés comme les coelacanthes ou les premières apparition européennes d'Ichthyodectiformes basaux, par rapport aux gisements d'Angleterre, apportent des informations précieuses. Les ichnofossiles, coprolithes, régurgitas ou autres traces d'activités sont quasiment inexistantes pour les vertébrés dans le Callovien des Vaches Noires. Ce travail est donc une première approche sur le fonctionnement et les relations de l'ichtyofaune du Callovien des falaises des Vaches Noires. Enfin, la comparaison de l'ichtyofaune du Callovien des Vaches Noires sur le temps long, du Trias supérieur au Jurassique supérieur, de la composition de diverses ichtyofaunes et de leur fonctionnement, notamment à travers les changements taxonomiques observés dans les diverses niches trophiques, permet de mieux appréhender la place des actinoptérygiens et des sarcoptérygiens au sein d'une grande portion du Mésozoïque. Ce gisement présente encore du potentiel en termes d'interprétations autécologiques, synécologiques et de matériel. L'analyse de la composition des microrestes de vertébrés de la marne callovienne pourrait peut-être apporter des éléments de réponses quant à l'absence apparente de certains taxons. Des études plus

poussées seront nécessaires à l'avenir, pour documenter de manière complète et précise la particularité de chaque taxon de poissons des falaises des Vaches Noires.

### VIII. Remerciements –

Ce mémoire n'aurait pas été possible sans l'aide de mes trois tuteurs de stage Lionel Cavin, Romain Vullo et Laurent Picot pour leur soutien, pour les discussions, explications et relectures qu'ils m'ont apportées. Pour tout cela je les remercie chaleureusement. Je remercie Elisabeth et Gérard Pennetier pour le prêt de plusieurs de leurs fossiles qui entreront en collection du Paléospace. Je remercie également Damien Gendry pour la confiance accordée pour le prêt de ses poissons fossiles du Callovien des falaises des Vaches Noires. Un grand merci à Jonas Le Mort et à Cloé Godallier pour le prêt de leurs fossiles respectifs ayant contribué à étoffer le contenu de ce mémoire. Je remercie également l'équipe complète du Paléospace l'Odysée pour l'aide apportée, la bonne ambiance et pour l'accueil chaleureux dont ils ont fait preuve. Je remercie Jeff Liston pour les chaleureux échanges sur les rostroderméthmoïdes, *Leedsichthys* et sur quelques autres fossiles du présent mémoire. Merci à, Thomas Meschine et Eliott Bilik pour la correction complète de l'orthographe et de la grammaire.

### IX. Bibliographie

- Arratia, G. (1999) 'The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements\*', in *Mesozoic fishes 2*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, pp. 265–334.
- Arratia, G. & Schultze, H.-P. (2013) 'Outstanding features of a new Late Jurassic pachycormiform fish from the Kimmeridgian of Brunn, Germany and comments on current understanding of pachycormiforms', in *Mesozoic fishes 5*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 34.
- Arratia, G., Schultze, H.-P., Gouiric-Cavalli, S., & Quezada-Romegialli, C., (2021) 'The intriguing †*Atacamichthys* fish from the Middle Jurassic of Chile an amiiform or a teleostemorph?', *Verlag Dr. Friedrich Pfeil*, pp. 19–36.
- Arratia, G. & Schultze, H.-P. (2013) 'Outstanding features of a new Late Jurassic pachycormiform fish from the Kimmeridgian of Brunn, Germany and comments on current understanding of pachycormiforms', in *Mesozoic fishes 5*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 34.
- Bardet, N., Pennetier, E., Pennetier, G., Charles, A. & Charles, J. (1993) 'Des os énigmatiques dans le Jurassique moyen (Callovien) de Normandie'. pp. 7-10.
- Brignon, A. (2017) 'Les « ossements pétrifiés » du Jurassique des Vaches Noires dans les cabinets d'histoire naturelle du XVIIIe et du début du XIXe siècles'. *L'écho des falaises*, pp. 7-36.
- Brito, P.M. (1997) 'Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques', p. 92.
- Brown, D.S. & Keen, J.A. (1991) 'Extensive marine vertebrate fauna from Kellaways Sand of Lincolnshire', *Mercian Geologist*, 12(2), pp. 87–96.
- Cavin, L., Boudad, L., Tong, H., Lång, H., Tabouelle, J., Vullo, R. & Friedman, M. (2015) 'Taxonomic Composition and Trophic Structure of the Continental Bony Fish Assemblage from the Early Late Cretaceous of Southeastern Morocco', *PLOS ONE*. Edited by M. Friedman, 10(5), p. 32. doi:[10.1371/journal.pone.0125786](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125786).
- Cavin, L., Piuze, A., Ferrante, C., & Guinot, G. (2021) 'Giant Mesozoic coelacanths (Osteichthyes, Actinistia) reveal high body size disparity decoupled from taxic diversity', *Scientific Reports*, 11(1), p. 13. doi:[10.1038/s41598-021-90962-5](https://doi.org/10.1038/s41598-021-90962-5).
- Cavin, L., Forey, P.L. & Giersch, S. (2013) 'Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications', *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), pp. 115–177. doi:[10.1080/14772019.2012.691559](https://doi.org/10.1080/14772019.2012.691559).
- Cavin, L. & Grădinaru, E. (2014) '*Dobrogeria aegyssensis*, a new early Spathian (Early Triassic) coelacanth from North Dobrogea (Romania)', *Acta Geologica Polonica*, 64(2), pp. 161–187. doi:[10.2478/aggp-2014-0010](https://doi.org/10.2478/aggp-2014-0010).
- Cawley, J.J., Kriwet, J., Klug, S., & Benton M.J., (2019) 'The stem group teleost *Pachycormus* (Pachycormiformes: Pachycormidae) from the Upper Lias (Lower Jurassic) of Strawberry Bank, UK', *PalZ*, 93(2), pp. 285–302. doi:[10.1007/s12542-018-0431-7](https://doi.org/10.1007/s12542-018-0431-7).
- Dugué, O. (1989) 'Géodynamique d'une bordure de massifs anciens : la bordure occidentale du bassin anglo-parisien au Callovo-Oxfordien, pulsations épigéniques et cycles eustatiques'. Caen. p. 616.
- Dugué, O., Benabdellouahed, M. & Gérard, J. (2016) 'Le Jurassique de Normandie : falaises du Bessin et du pays d'Auge'. p. 120
- Dugué, O., Fily, G. & Rioult, M. (1998) 'Le Jurassique des cotes Calvados'.
- Dutel, H., Herrel, A., Clément, G., & Herbin, M., (2013) 'A reevaluation of the anatomy of the jaw-closing system in the extant coelacanth *Latimeria chalumnae*', *Naturwissenschaften*, 100(11), pp. 1007–1022. doi:[10.1007/s00114-013-1104-8](https://doi.org/10.1007/s00114-013-1104-8).
- Dutel, H., Pennetier, E. & Pennetier, G. (2014) 'A giant marine coelacanth from the Jurassic of Normandy, France', *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(5), pp. 1239–1242. doi:[10.1080/02724634.2014.838176](https://doi.org/10.1080/02724634.2014.838176).
- Ebert, M., Kölbl-Ebert, M. & Lane, J.A. (2015) 'Fauna and Predator-Prey Relationships of Ettlina, an Actinopterygian Fish-Dominated Konservat-Lagerstätte from the Late Jurassic of Southern Germany', *PLOS ONE*. Edited by M. Friedman, 10(1), p. e0116140. doi:[10.1371/journal.pone.0116140](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116140).
- Ferrón, H.G., Holgado, B., Liston, J., Martínez-Pérez, C., Botella, H., & Cavin, L., (2018) 'Assessing metabolic constraints on the maximum body size of actinopterygians: locomotion energetics of *Leedsichthys problematicus* (Actinopterygii, Pachycormiformes)', *Palaeontology*. Edited by L. Cavin, 61(5), pp. 775–783. doi:[10.1111/pala.12369](https://doi.org/10.1111/pala.12369).
- Fink, W.L. (1981) 'Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in actinopterygian fishes', *Journal of Morphology*, 167(2), pp. 167–184. doi:[10.1002/jmor.1051670203](https://doi.org/10.1002/jmor.1051670203).
- Fricke, H. (2000) 'Feeding ecology and evolutionary survival of the living coelacanth *Latimeria chalumnae*', 136, p. 8.

- Friedman, M.** (2012) 'Parallel evolutionary trajectories underlie the origin of giant suspension-feeding whales and bony fishes', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), pp. 944–951. doi:[10.1098/rspb.2011.1381](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1381).
- Gallo, V.** (2005) 'Redescription of *Lepidotes piauihyensis* Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae) from the Late Jurassic–Early Cretaceous of Brazil', *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4), pp. 757–769. doi:[10.1671/0272-4634\(2005\)025\[0757:ROLPRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0757:ROLPRA]2.0.CO;2).
- Gouiric-Cavalli, S. & Arratia, G.** (2022) 'A new †Pachycormiformes (Actinopterygii) from the Upper Jurassic of Gondwana sheds light on the evolutionary history of the group', *Journal of Systematic Palaeontology*, pp. 1–34. doi:[10.1080/14772019.2022.2049382](https://doi.org/10.1080/14772019.2022.2049382).
- Itawa, M., Yabumoto, Y., Saruwatari, T., & Hukom, F.,** (2011) 'Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo', *NIPPON SUISAN GAKKAISHI*, 77(1), p. 134. doi:[10.2331/suisan.77.134](https://doi.org/10.2331/suisan.77.134).
- Kear, B.P.** (2007) 'First record of a pachycormid fish (Actinopterygii: Pachycormiformes) from the Lower Cretaceous of Australia', *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(4), pp. 1033–1038. doi:[10.1671/0272-4634\(2007\)27\[1033:FROAPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[1033:FROAPF]2.0.CO;2).
- Kriwet, J.** (2000) 'Revision of *Mesturus cordillera* Martill et al., 1998 (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of Northern Chile', *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3), pp. 450–455.
- Kriwet, J.** (2008) 'The dentition of the enigmatic pycnodont fish, *Athrodon wittei* (Fricke, 1876) (Neopterygii, Pycnodontiformes; Late Jurassic; NW Germany)', *Fossil Record*, 11(2), pp. 61–66. doi:[10.1002/mmng.200800002](https://doi.org/10.1002/mmng.200800002).
- Lebrun, P. & Courville, P.** (2013) *Fossiles Hors-série N° 4/2013 Les fossiles des Vaches Noires. Un gisement emblématique du Jurassique à Villers-sur-Mer, Normandie - Patrice Lebrun.* (4). Available at: <https://www.decitre.fr/revues/fossiles-hors-serie-n-4-2013-les-fossiles-des-vaches-noires-9782917198247.html> (Accessed: 12 April 2022).
- Leuzinger, L., Cavin, L., López-Arbarello, A., Billon-Bruyat, J.P., & Smith, A.,** (2020) 'Peculiar tooth renewal in a Jurassic ray-finned fish (Lepisosteiformes, † *Scheenstia* sp.)', *Palaeontology*. Edited by A. Smith, 63(1), pp. 117–129. doi:[10.1111/pala.12446](https://doi.org/10.1111/pala.12446).
- Liston, J.J., Cavin, L., López-Arbarello, A., Billon-Bruyat, J.P., & Smith, A.,** (2013) 'Growth, age and size of the Jurassic pachycormid *Leedsichthys problematicus* (Osteichthyes: Actinopterygii)', in *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*, p. 32.
- Liston, J.J. & Maltese, A.E.** (2017) *Hips, tips and sweet sweptback rays: Looking beyond traditional cranial characters in Pachycormiformes.* preprint. PeerJ Preprints. doi:[10.7287/peerj.preprints.3170v1](https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.3170v1).
- Liston, J.J.** (2008) '*Leedsichthys* des Vaches noires...au peigne fin (Normandie, France)'. *L'écho des falaises*, 12, p. 40-50.
- Liston, J.J.** (2009) 'The occurrence of the Middle Jurassic pachycormid fish *Leedsichthys*', 9, p. 36.
- Liston, J.J.** (2016) '*Leedsichthys problematicus*: Arthur Smith Woodward's "most embarrassing enigma"', *Geological Society, London, Special Publications*, 430(1), pp. 235–259. doi:[10.1144/SP430.8](https://doi.org/10.1144/SP430.8).
- López-Arbarello, A.** (2012) 'Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii)', *PLOS ONE*. Edited by D. Steinke, 7(7), p. 44. doi:[10.1371/journal.pone.0039370](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039370).
- López-Arbarello, A. and Schröder, K.M.** (2014) 'The species of *Aspidorhynchus* Agassiz, 1833 (Neopterygii, Aspidorhynchiformes) from the Jurassic plattenkalks of Southern Germany', *Paläontologische Zeitschrift*, 88(2), pp. 167–185. doi:[10.1007/s12542-013-0187-z](https://doi.org/10.1007/s12542-013-0187-z).
- Lopez-Arbarello, A. and Wencker, L.C.M.** (2016) 'New callipurbeckiid genus (Ginglymodi: Semionotiformes) from the Tithonian (Late Jurassic) of Canjuers, France', *Paläontologische Gesellschaft*, p. 18. doi:[10.1007/s12542-016-0312-x](https://doi.org/10.1007/s12542-016-0312-x).
- López-Arbarello, A. & Sferco, E.** (2018) 'Neopterygian phylogeny: the merger assay', *Royal Society Open Science*, 5(3), p. 172337. doi:[10.1098/rsos.172337](https://doi.org/10.1098/rsos.172337).
- Maisey, J.G.** (1986) 'Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil', *THE AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY*, 2866, p. 32.
- Martill, D.M. et al.** (1994) 'The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK', *Journal of the Geological Society*, 151(1), pp. 173–194. doi:[10.1144/gsjgs.151.1.0173](https://doi.org/10.1144/gsjgs.151.1.0173).
- Martill, D.M.** (1986) 'The world's largest fish', *Geology Today*, 2(2), pp. 61–63. doi:[10.1111/j.1365-2451.1986.tb01022.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2451.1986.tb01022.x).
- Martill, D.M.** (1989) 'Predation on *Kosmoceras* by semionotid fish in the Middle Jurassic Lower Oxford Clay of England', *The Palaeontological Association*, 33(3), p. 4.
- Martill, D.M., Frey, E., Caceras, R.P., & Chong Diaz G.,** (1999) 'The giant pachycormid *Leedsichthys* (Actinopterygii) in the Southern Hemisphere: further evidence for a Jurassic Atlanto-Pacific marine faunal province', *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte*, 1999(4), pp. 243–256. doi:[10.1127/njgpm/1999/1999/243](https://doi.org/10.1127/njgpm/1999/1999/243).
- Martill, D.M. & Hudson, J.D.** (1991) *Fossils of the Oxford Clay*. London: Palaeontological Association (Field guides to fossils, 4).
- Maxwell, E., Lambers, P., Lopez-Arbarello, A., & Schweigert, H.P.,** (2020) 'Re-evaluation of pachycormid fishes from the Late Jurassic of Southwestern Germany', *Acta Palaeontologica Polonica*, 65. doi:[10.4202/app.00749.2020](https://doi.org/10.4202/app.00749.2020).
- Meunier, F.J., Cupello, C., Yabumoto, Y., & Brito, P.M.,** (2018) 'The diet of the Early Cretaceous coelacanth †*Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 (Actinistia: Mawsoniidae)', p. 8.
- Motta, P.J. et al.** (2010) 'Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatan Peninsula, Mexico', *Zoology*, 113(4), pp. 199–212. doi:[10.1016/j.zool.2009.12.001](https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.12.001).
- Nelson, C.H. and Johnson, K.R.** (1987) 'Whales and Walruses as Tillers of the Sea Floor', *Scientific American*, 256(2), pp. 112–117. doi:[10.1038/scientificamerican0287-112](https://doi.org/10.1038/scientificamerican0287-112).
- Patterson, C.** (1975) 'The braincase of Pholidophorids and Leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian fishes', 269, p. 332.
- Perru, O.** (2012) 'L'abbé Jacques-François Dicquemare (1733-1789), un zoologiste havrais et ses découvertes sur les anémones de mer', *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, Volume 19(2), p. 143. doi:[10.3917/bhesv.192.0143](https://doi.org/10.3917/bhesv.192.0143).
- Quaggiotto, M.-M., Sánchez-Zapata, J.A., Bailey, D.M., Payo-Payo, A., & Navarro, J.,** (2022) 'Past, present and future of the ecosystem services provided by cetacean carcasses', *Ecosystem Services*, 54, p. 10. doi:[10.1016/j.ecoser.2022.101406](https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2022.101406).
- Tintori, A. & Lombardo, C.** (2018) 'The Zorzino Limestone Actinopterygian Fauna from the Late Triassic (Norian) of the Southern Alps', in Tanner, L.H. (ed.) *The Late Triassic World*. Cham: Springer International Publishing (Topics in Geobiology), pp. 315–350. doi:[10.1007/978-3-319-68009-5\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_9).
- Woodward, A.S.** (1894) 'LVIII. — On the affinities of the Cretaceous fish *Protosphyraena*, *Annals and Magazine of Natural History*, 13(78), pp. 510–512. doi:[10.1080/00222939408677743](https://doi.org/10.1080/00222939408677743).
- Woodward, A.S.** (1985) 'Catalogue of the fossil fishes in the British museum (natural history)'. British museum (natural history), 3(3), p. 728.

**Woodward, A.S.** (1896) 'I.— *On some remains of the Pycnodont fish, Mesturus, discovered by Alfred N. Leeds, Esq., in the Oxford Clay of Peterborough*', *Annals and Magazine of Natural History*, 17(97), pp. 1–15. doi:[10.1080/00222939608680316](https://doi.org/10.1080/00222939608680316).

## **X. Annexes**



Planche I : (échelles = 5 cm)

Fig. 1a et b : Cératobranchial en vue transversale (a) et latérale (b) (MPV 2021.1.3)

Fig. 2 : Cératobranchial en vue latérale (MPV 2021.1.3)

Fig. 3 : Cératobranchial en vue latérale (MPV 2021.1.3)

Fig. 4 : Cératobranchial en vue latérale (en deux parties) (MPV 2021.1.3)

Fig. 5 : Cératobranchial en vue latérale (en deux parties) (MPV 2010.3.1795, Coll. Follet)

Fig. 6 : Hypobranchial en vue latérale (MPV 2021.1.3)

Fig. 7 : Pariétal gauche de *Leedsichthys* (MPV 2021.1.3)

Fig. 8 : Fragment d'épine dorsale de *Leedsichthys* (MPV 2021.1.3)



## Planche II

Fig. 1 a, vue latérale et a', vue labiale : Ptérygoïde de cœlacanthe (*Trachymetopon*) (JLM.VN.94, Coll. Le Mort)

Fig. 2 : Plaque hypurale de Pachycormidae (JLM.VN.7, Coll. Le Mort)

Fig. 3 : Fragment d'os dermique du crâne de *Mesturus* sp. (Coll. Pennetier)

Fig. 4 a et b : Dents très abîmées de Caturidae indet ? (V200R, Paléospace)

Fig. 5 a, vue ventrale et a', vue dorsale : Fragment de rostre d'Aspidorhynchidae ? (Coll. Gendry)

Fig. 6 a et a' (vues indet.) : Os indéterminé de poisson (Coll. Pennetier)

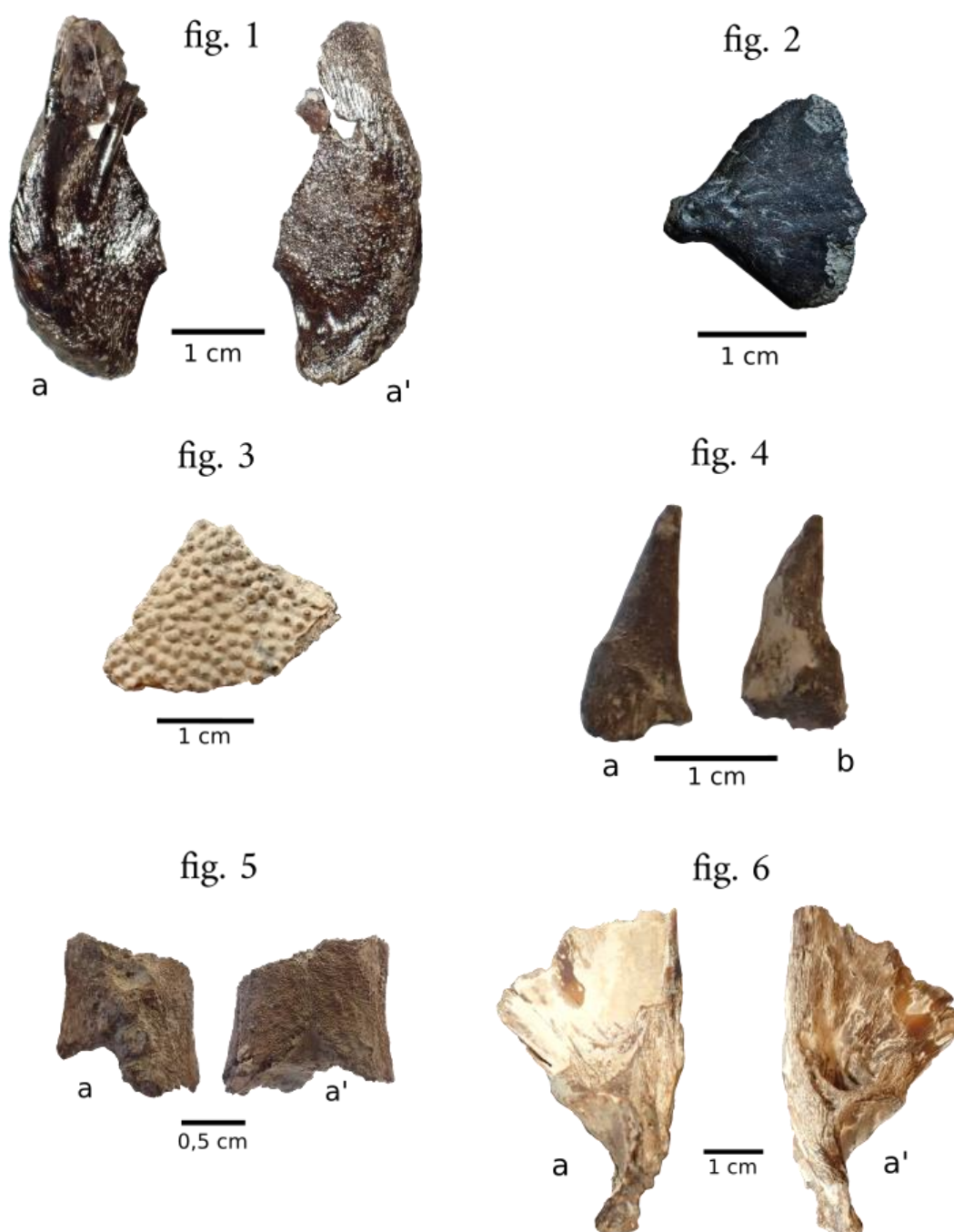


Planche III (Coll. Pennetier)

(Vues a = labiales et vues a' = latérales)

Fig. 1 a et a' : Fragment de mâchoire de Pachycormidae

Fig. 2 a et a' : Fragment de mâchoire de Pachycormidae

Fig. 3 a et a' : Dent de Pachycormidae

Fig. 4 a et a' : Fragment de mâchoire de Pachycormidae

Fig. 5 a et a' : Fragment de mâchoire de Pachycormidae

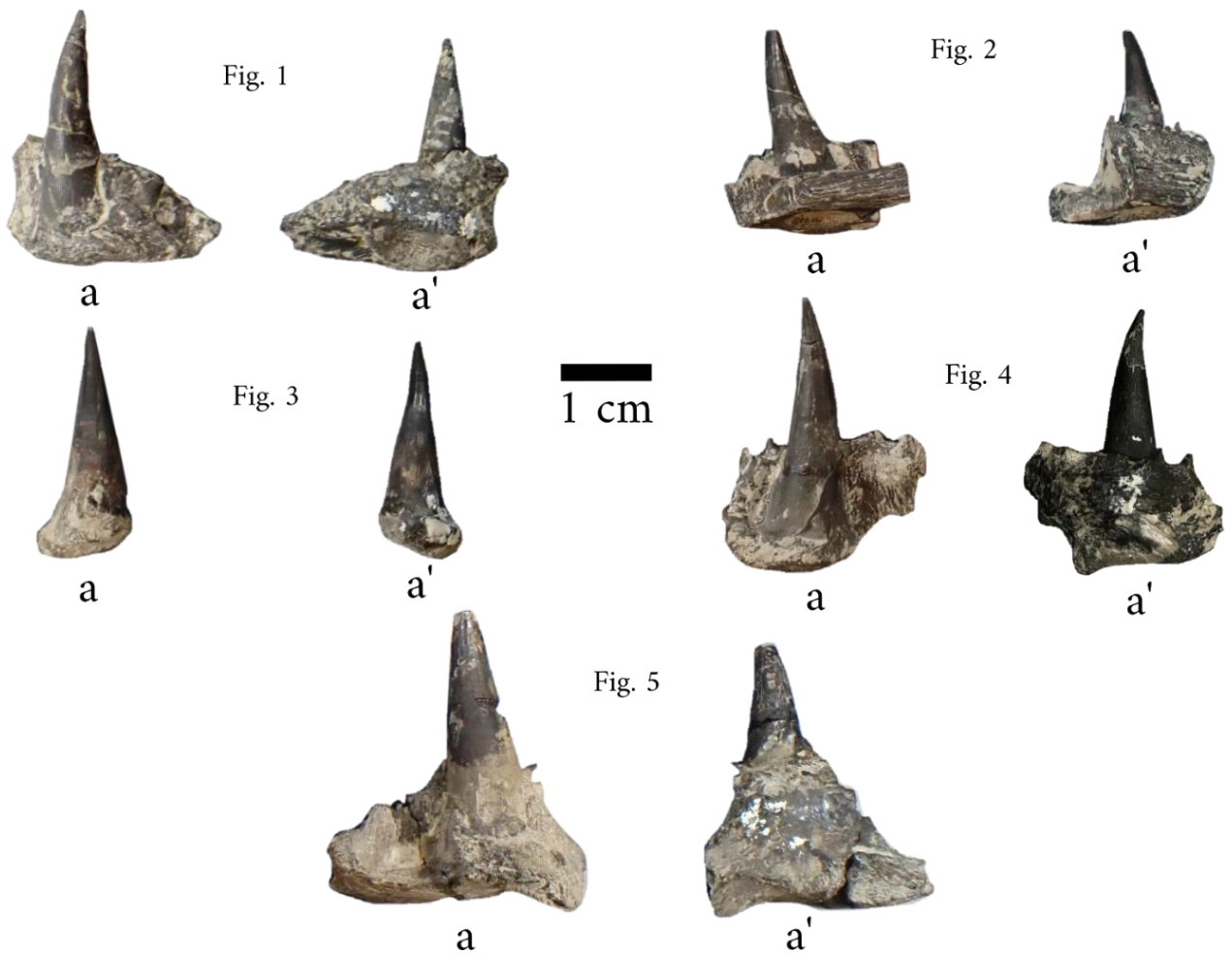
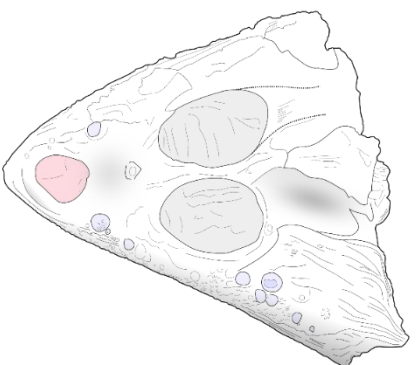


Planche IV



**a**

0,5 cm

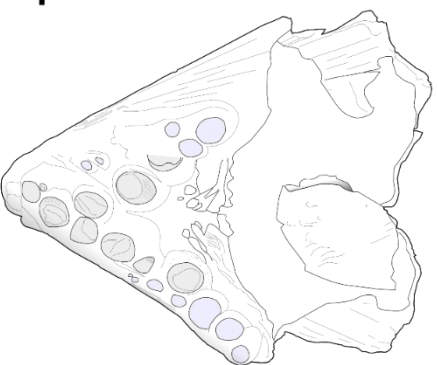


JLM.VN.1 (Coll. Le Mort)

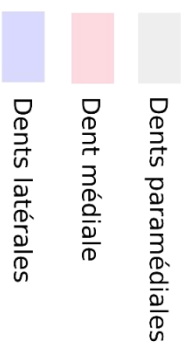


**b**

1 cm



MPV 2019.1.1 (Coll. Le Mort)



Dents paramédiales

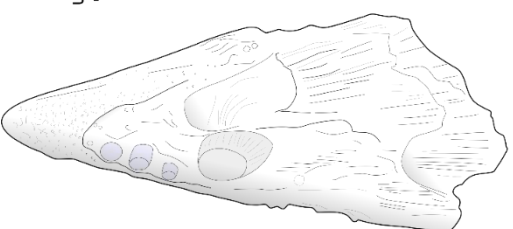
Dent médiale

Dents latérales



**c**

0,5 cm

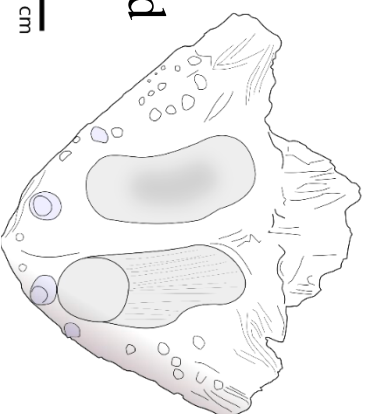


BNHM PV P 6916 (3)



**d**

0,5 cm



BNHM PV P 6913

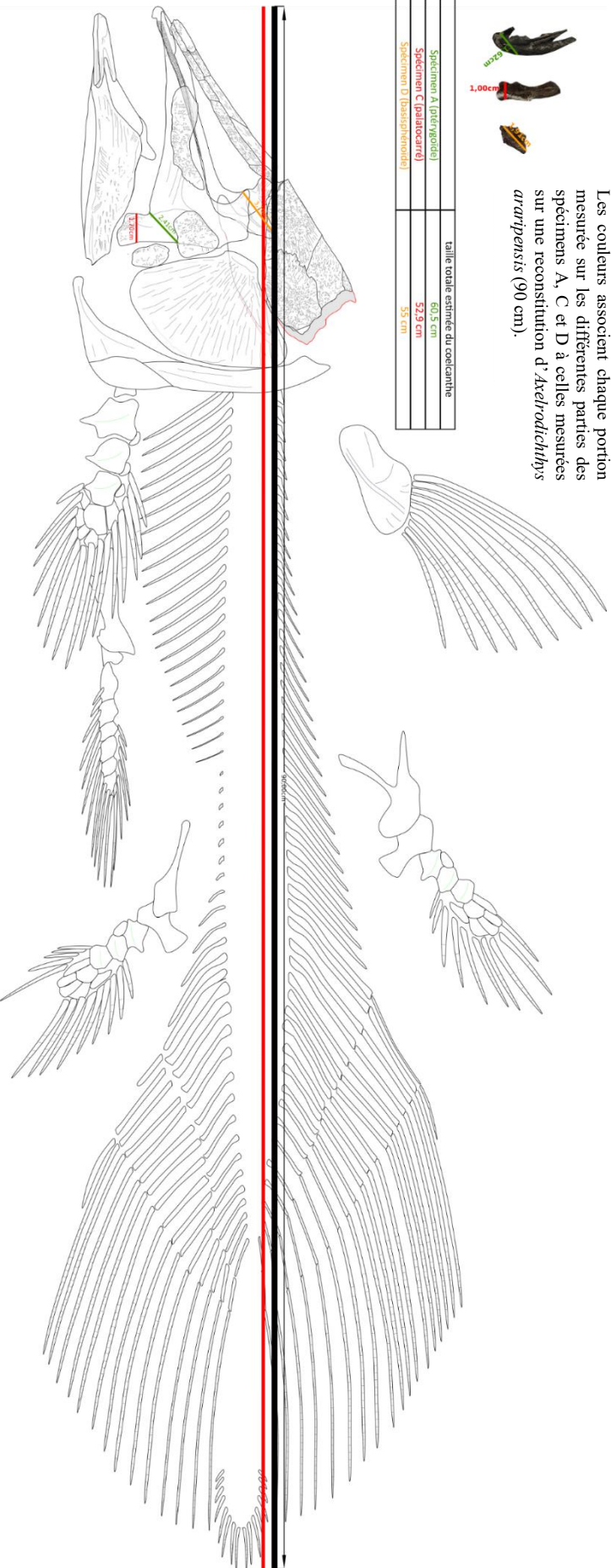
Comparaison des rostrodermécinoïdes JLM.VN.1 (**a**) et MPV 2019.1.1 (**b**) avec les rostrodermécinoïdes du BNHM, PV P 6916 (**3**) (**c**) et PV P 6913 (**d**)

# Planche V

Les couleurs associent chaque portion mesurée sur les différentes parties des spécimens A, C et D à celles mesurées sur une reconstitution d'*Axelrodichthys araripensis* (90 cm).



Specimen A ( <i>juvénile</i> )	taille totale estimée du coelacanthé
Specimen C ( <i>adulte</i> )	60,5 cm
Specimen D ( <i>juvénile</i> )	52,9 cm
	55 cm



Présentation des estimations de tailles et de la méthode utilisée sur les spécimens A, C et D de coelacanthés par rapport à une reconstitution d'*Axelrodichthys araripensis* (90 cm)

Planche VI



Vue latérale du ptérygoïde de cœlacanthe du genre *Trachymetopon* (MPV 2012.1.1, Paléospace, Collection Pennetier). Vaches Noires, Normandie, France. Echelle = 100 mm



Vue latérale du cératohyal de cœlacanthe du genre *Trachymetopon* (MPV 2014.2.344, Paléospace, Collection Charles). Vaches Noires, Normandie, France. Echelle = 100 mm



Vue postéro-dorsale du basisphénoïde de cœlacanthe du genre *Trachymetopon* (MHNG GEPI V5778). Vaches Noires, Normandie, France. Echelle = 100 mm

## Planche VII



*Thrissops cf. formosus* (JME-ETT74). Ettling, Allemagne. Utilisé pour estimation de taille sur la vertèbre figure 20 provenant du lot V176R (Paléospace). (Photo modifiée d'après Ebert & al., 2015).



*Orthocormus cornutus* (Weitzel, 1930) (holotype SenkM 1863), Bavière, Allemagne. Utilisé pour estimation de taille du spécimen de rostrodermémhoïde JLM.VN.1. (Collection Le Mort). (Photo modifiée d'après Arratia & Schultze, 2013).



*Hypsocormus insignis* (Wagner, 1860) (holotype SNSB-BSPG AS VI 4a, en vue miroir), Bavière, Allemagne. Utilisé pour estimation de taille du rostrodermémhoïde MPV 2019.1.1. (Paléospace). (Photo modifiée d'après Maxwell & al., 2020)

Planche VIII

Fig. 1 : Vomer de pycnodonte indet. (Paléospace)

Fig. 2 : Prémaxillaire de pycnodonte indet. (Paléospace)

Fig. 3 : Quatre écailles ganoïdes de Lepidotidae indet. (Paléospace)

Fig. 4 : Dent de Lepidotidae indet. (Paléospace)

Fig. 5 : Dent de Lepidotidae indet. (Paléospace)

Fig. 6 : Os operculaire indet ? (Coll. Gendry)

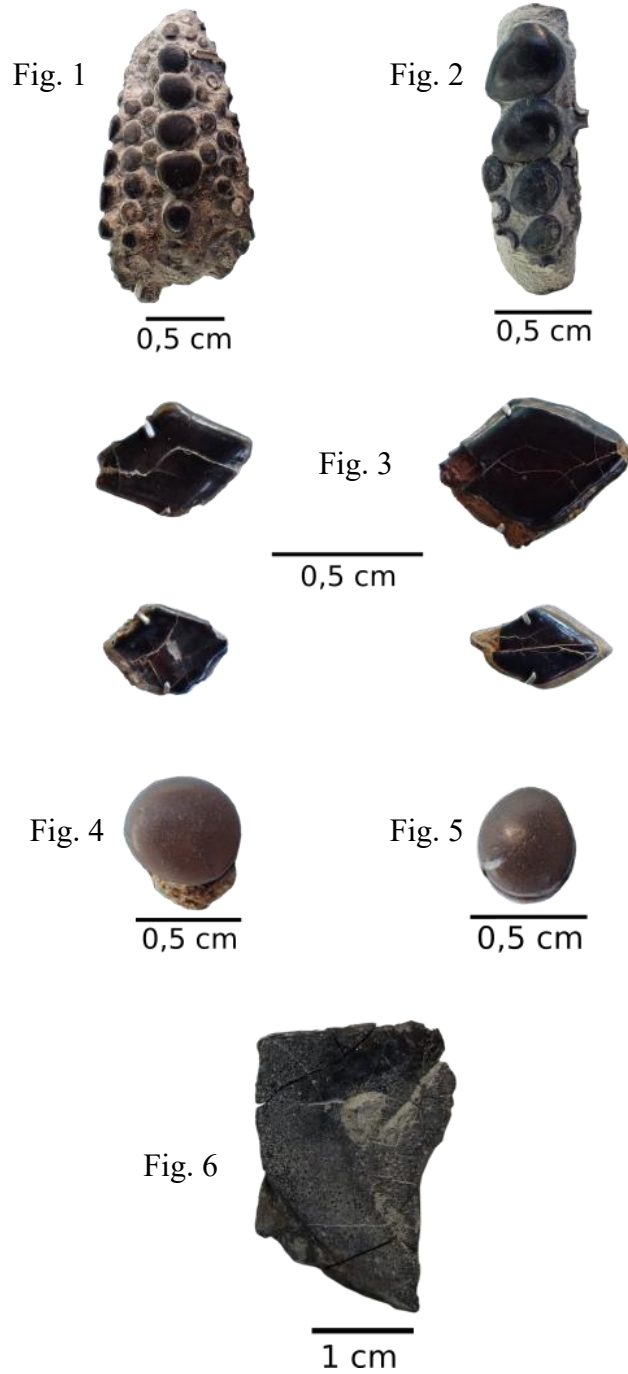




Planche IX



2 cm

Lot de la collection Pennetier.



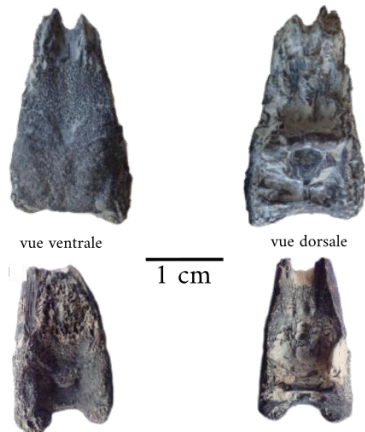
2 cm

Lot de vertèbres V 176 R de la collection Charles



1 cm

Lots de vertèbres MPV 2014.2.183 de la collection Charles



vue ventrale

vue dorsale

1 cm



Basisphénoïde MPV 2014.2.183 (Coll. Charles)

Basisphénoïdes de nouveau nées de *Trachymetopon* (MPV 2020.1.13a en haut et MPV 2020.1.13b en bas) provenant des Vaches Noires figurés dans Cavin et al., 2021