

# THESE

pour l'obtention du Grade de  
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS  
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)  
(Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Ingénierie Chimique Biologique et Géologique (ICBG)  
Secteur de Recherche : Terre solide et enveloppe superficielle

présentée par

**Aurélie PINTON**

---

## Anatomie, systématique et phylogénie de poissons *Synodontis* actuels et fossiles (Siluriformes, Mochokidae) : implications dans la paléobiogéographie intracontinentale néogène d'Afrique

---

Directeurs de Thèse : Olga Otero, Maître de conférences (HDR, Université de Poitiers)  
Jean-François Agnèse, Directeur de recherche (IRD et Université, Montpellier)  
Didier Paugy, Directeur de recherche (IRD et Musée d'Histoire Naturelle, Paris)

Soutenue le 11 Juillet 2008, devant la commission d'Examen

### JURY

<b>B. Hugueny</b> Chargé de Recherche, IRD et Université de Lyon 1	Rapporteur
<b>A. Murray</b> Assistant Professor, University of Alberta, Edmonton, Canada	Rapporteur
<b>J-F. Agnèse</b> Directeur de Recherche, IRD et Université de Montpellier	Examineur
<b>J. Alvarado</b> Professeur, Universidad Nacional Autonoma de México, Mexique	Examineur
<b>M. Brunet</b> Professeur, IPHEP Poitiers et Collège de France	Examineur
<b>O. Otero</b> Maître de conférences, Université de Poitiers	Examineur
<b>D. Paugy</b> Directeur de Recherche, IRD et Musée d'Histoire Naturelle, Paris	Examineur

A Louise et Nicolas.

## Avant-propos

J'aimerais formuler mes sincères remerciements à toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce mémoire.

Le travail présenté dans cette thèse s'est réalisé à l'UMR 6046, à l'Université de Poitiers. Je remercie son directeur, M. le Professeur Michel Brunet, pour avoir accepté que cette thèse se fasse et pour m'avoir accueilli au sein de son UMR. Je tiens à exprimer ma gratitude à Olga Otero pour avoir pensé ce sujet. Nous avons eu ensemble de nombreuses discussions scientifiques et elle a largement contribué à ma formation. Je pense également à Emmanuel Fara, qui a guidé mes premiers pas dans le fabuleux monde des poissons-chats.

Je remercie Jean-François Agnès et Didier Paugy d'avoir bien voulu encadrer cette thèse et d'avoir soutenu sa réalisation.

J'ai l'honneur et le plaisir de compter M. Bernard Hugué, Mme. Alison Murray, M. Jesus Alvarado et M. Michel Brunet parmi les membres de mon jury. Je les remercie vivement d'avoir accepté de juger mon travail et leur exprime toute ma gratitude.

La collecte et/ou l'étude du matériel a été facilitée par de nombreuses personnes : P. Pruvost, Z. Gasbi, C. Ferrara, H. Lelièvre, M. Véran et D. Paugy au Musée d'Histoire Naturelle, Paris ; A. Longbottom et P. Campbell au British Museum (Natural History), Londres ; E. Verheyen et L. Tack au Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren ; G. Fédière et B. Sicard à l'IRD de Bamako ; F. Lihoreau, H.T. Mackaye, A. Likius et Mahamat pour leur aide sur le terrain au Tchad et pour avoir accompagné l'une des expériences les plus marquantes de ma thèse, la rencontre avec le désert.

Je tiens à leur exprimer toute ma gratitude ainsi qu'aux personnels de ces institutions.

J'exprime toute ma reconnaissance aux membres du personnel de l'Institut de Paléoprimateologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements et de la Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne, pour leur aide quotidienne. Je ne saurais dresser la liste exhaustive de leurs contributions à ce mémoire, elles sont nombreuses. Je remercie plus particulièrement P. Vignaud, pour ses conseils avisés, X. Valentin, pour avoir dégagé de beaux spécimens de *Synodontis*, mais aussi G. Florent et C. Noël, pour leur organisation sans faille ainsi que l'ensemble des étudiants pour leur aide et leur sympathie. Je pense finalement aux membres de l'ISEM à Montpellier qui m'ont hébergé au cours de mes nombreux séjours et aux membres de l'UMR 5554 qui ont été accueillant et ont facilité le bon déroulement de mes analyses moléculaires.

Finalement, je tiens à saluer tout mes amis pour leur soutien (les meilleurs se reconnaîtront) et à m'excuser auprès de Soizic et de Renaud de n'avoir pas le temps de rédiger un paragraphe sur ces heures que nous avons partagées (surtout Soizic car Renaud sera, j'en suis sûre, nettement plus compréhensif). Et puis finalement et sans doute le plus important: merci Nico et super Louise !

## TABLE DES MATIERES

### Chapitre 1 : Objectifs et contexte de l'étude

Problématique.....	3
Que savons-nous des <i>Synodontis</i> ?.....	7
Présentation de la famille des Mochokidae et du genre <i>Synodontis</i> .....	7
Anatomie et affinités des <i>Synodontis</i> .....	8
Distribution et matériel d'étude actuels.....	9
Registre et matériel d'étude fossiles.....	11
L'Afrique du Nord.....	13
Le bas Nil.....	15
Le haut Nil.....	17
L'Afrique Centrale : Tchad.....	23

### Chapitre 2 : Anatomie osseuse de *Synodontis* actuels du Tchad

<i>Avant-propos</i> .....	1
Article soumis à <i>Systematics and Biodiversity</i> .....	5
« Bony Anatomy of the eleven Chadian living species of the catfish genus <i>Synodontis</i> (Siluriforme, Mochokidae) »	
Résumé.....	7
Introduction.....	9
Matériel et méthodes.....	10
Ostéologie des espèces modernes de <i>Synodontis</i> du Tchad.....	11
Caractéristiques générales du neurocrâne.....	11
Le mésethmoïde.....	11
Le vomer.....	14
L'ethmoïde latéral.....	14
Le frontal.....	17
Le sphénotique.....	19
Le ptérotique.....	20
Le pariéto-supraoccipital.....	21
L'orbitosphénoïde.....	23
Le parasphénoïde.....	24
Le ptérosphénoïde.....	25
Le prootique.....	25
L'épiotique.....	25
Le basioccipital.....	26
L'exoccipital.....	27
Caractéristiques générales du splanchnocrâne.....	28
Le prémaxillaire.....	28
Le maxillaire.....	29

Le dentaire.....	30
L'angulo-articulo-rétroarticulaire.....	31
Le palatin.....	31
L'hyomandibulaire.....	31
Le carré.....	33
La série ptérygoïde.....	33
Os nasal et série infra-orbitale.....	33
Série operculaire.....	33
Arc hyoïde.....	35
Ceinture scapulaire et caractéristiques générales des nageoires pectorales.....	35
Le post-temporal.....	36
Le cleithrum.....	37
Le scapulo-coracoïde.....	39
La nageoire pectorale.....	41
L'appareil de Weber.....	33
Les vertèbres.....	44
Ostéologie de la nageoire caudale.....	44
Caractéristiques générales des nageoires impaires.....	45
Le bouclier nucal.....	45
L'épine dorsale.....	49
Conclusions.....	51

### **Chapitre 3: Etude de *Synodontis* fossiles**

I. Introduction.....	1
II. Méthode d'analyse des informations morphométriques.....	3
III. Attribution et description des <i>Synodontis</i> fossiles de Toros-Menalla.....	7
1. Le mésethmoïde.....	7
2. L'ethmoïde latéral.....	9
3. Le frontal.....	10
4. Le pariéto-supraoccipital.....	15
5. La plaque nucale antérieure.....	20
6. La plaque nucale postérieure.....	24
7. L'épine dorsale.....	26
8. Le cleithrum.....	31
9. L'épine pectorale.....	37
IV. Définition des espèces de <i>Synodontis</i> de Toros-Menalla.....	43
1. Espèce 1.....	43
2. Espèce 2.....	47
3. Espèce 3.....	50
4. Espèce 4.....	55
5. Espèce 5.....	57
6. Spécimens non attribués.....	59
V. Analyse de la distribution des <i>Synodontis</i> à Toros-Menalla.....	63

VI. Anatomie et systématique de <i>Synodontis</i> fossiles d'autres sites.....	65
Bouhleh.....	65
Wadi Natrun.....	65
Chalouf.....	67
Lac Albert-Lac Edouard.....	67
VII. Conclusion : bilan sur les <i>Synodontis</i> fossiles .....	69
<i>Annexes</i> .....	71

## Chapitre 4 : Phylogéographie néogène des *Synodontis*

<i>Avant-propos</i> .....	1
Article à soumettre à Journal of Biogeography.....	3
« Phylobiogeography of the wide spread geus <i>Synodontis</i> (Teleostei, Siluriforme): a scenario for evolution of the African hydrographical network since 40 millions of years »	
Résumé.....	5
Introduction.....	7
Matériel et méthodes.....	9
Analyses moléculaires.....	9
Estimation de l'âge des nœuds.....	11
Analyse de dispersion-vicariance.....	12
Résultats.....	13
Relations phylogénétiques des <i>Synodontis</i> et taxonomie.....	15
Analyse de dispersion-vicariance.....	17
Discussion : Scenario paléobiogéographique.....	18
Origine et diversification du groupe.....	18
Affinités guinéennes.....	19
Colonisation du Lac Tanganyika.....	22
Relations entre les bassins de la zone Nilo-Soudanaise.....	25
Conclusion.....	25

## Chapitre 5 : Conclusion : discussion et perspectives

<i>Avant-propos</i> .....	1
Phylogénie et phylogéographie du groupe.....	3
1. Origine du groupe et dispersion ancienne.....	3
2. Un système hydrographique ancien : le Trans-African drainage system.....	4
3. Le Plio-Pléistocène, période de dispersion.....	5
4. Et les provinces guinéennes ?.....	6
Evolution morphologique des <i>Synodontis</i> .....	6
1. Analyse des formes.....	7
2. Relations entre la forme, l'écologie et la phylogénie.....	9
Apport des fossiles à la paléobiogéographie.....	10

## Chapitre 1 : Objectifs et contexte de l'étude

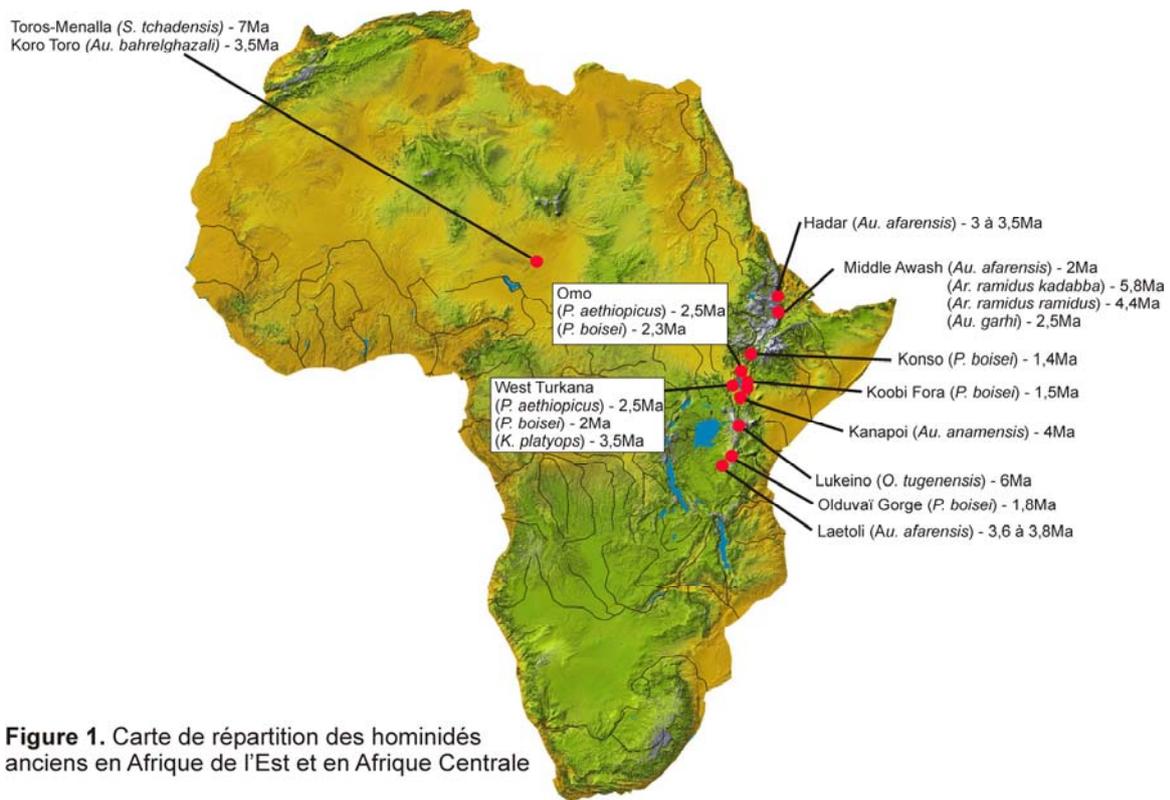
C'est en Afrique du sud, en 1924, que Raymond Dart met au jour le premier hominidé. L'enfant de Taung, *Australopithecus africanus*, est décrit par Dart (1925) comme un ancêtre probable du genre *Homo* sur la base de la petite taille de la canine et de la position antérieure du foramen magnum sur le basicrâne. L'enfant de Taung possède un cerveau de petite taille. Les modèles explicatifs des processus d'hominisation se placent alors dans une perspective « cérébraliste » dans laquelle la sélection naturelle aurait favorisé les changements qui augmentent la taille du cerveau. A l'époque l'hypothèse d'une origine africaine du rameau humain n'est pas envisagée et nombre d'anthropologues rejettent alors la position taxonomique de l'enfant de Taung considérant des affinités marquées avec les chimpanzés.

A cette découverte sud-africaine, succèdent celles de *Paranthropus boisei* (Broom, 1949), d'*Homo habilis* (Leakey, 1964) et de *Paranthropus aethiopicus* (Arambourg & Coppens, 1967) dans les années 50 et 60, puis celle d'*Australopithecus afarensis* (Johanson *et al.*, 1978) dans les années 70, toutes mises au jour dans des sites d'Afrique de l'Est. Le modèle d'une hominisation ayant commencé « par les pieds plutôt que par le cerveau » fait jour et l'hypothèse d'une origine africaine se répand. L'Afrique de l'Est apparaît alors comme le centre de diversification des hominidés anciens. Les excavations se succèdent dans les sites de la Vallée du Rift, au Kenya, en Ethiopie et en Tanzanie (Fig. 1). La distribution géographique restreinte des hominidés amène Coppens (1983) à proposer l'« East Side Story » comme modèle explicatif. Il stipule que l'ouverture du milieu en Afrique de l'Est, liée à la mise en place du Rift, a favorisé l'émergence des hominidés anciens tandis que les ancêtres des grands singes ont continué d'évoluer à l'ouest de la Vallée du Rift, dans des milieux restés forestiers.

La découverte d'un australopithèque, *Australopithecus bahrelghazali* puis du plus ancien hominidé connu, *Sahelanthropus tchadensis*, au Tchad (Brunet *et al.*, 1995, 1996, 2002, 2005), à

l'ouest de la Vallée du Rift dément l'« East Side Story » et enracine notre histoire dans le Miocène supérieur en Afrique (Fig. 1). Dès lors, il apparaît évident que la compréhension de l'histoire des hominidés doit intégrer non seulement la contrainte environnementale mais aussi les variations de leur distribution géographique au cours du temps. En effet, les changements évolutifs résultent pour une partie des modifications du cadre géographique : les processus de vicariance ou de dispersion modifient les pressions de sélection environnementales qui s'exercent sur les populations concernées et modèlent les flux géniques.

Les relations phylogéniques des hominidés anciens sont le sujet de débats et aucun consensus n'est établi à ce jour. On ne peut donc résoudre directement les problématiques biogéographiques les concernant. En fait, leur résolution passe par la reconstruction des voies empruntées par les mammifères (dont les hominidés) au cours du Néogène en Afrique.



**Figure 1.** Carte de répartition des hominidés anciens en Afrique de l'Est et en Afrique Centrale

## Problématique

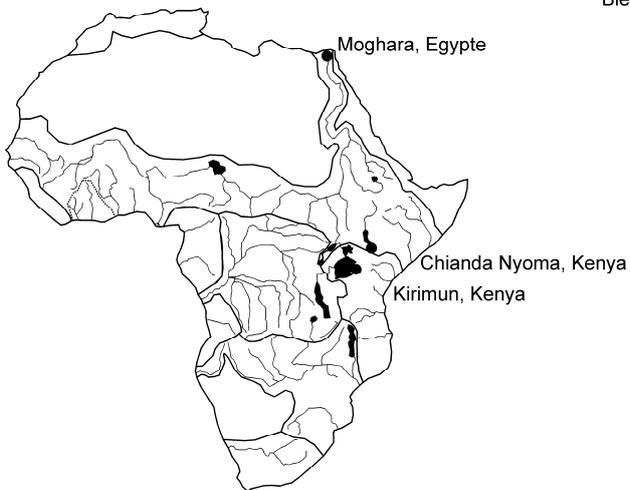
Le cadre paléobiogéographique est une donnée de premier ordre, au même titre que la donnée environnementale pour comprendre l'évolution des faunes de vertébrés africains. Leurs dispersions sont liées à la configuration du réseau hydrographique qui est modelé par des changements climatiques et géologiques. Le travail présenté porte sur la reconstruction de l'évolution de ce réseau, depuis le Miocène, en Afrique.

La distribution des poissons d'eau douce étant directement dépendante de la connexion et de la rupture des voies d'eau, c'est naturellement l'étude de groupes de poissons qui va permettre de reconstituer la paléogéographie des bassins intracontinentaux africains. Le taxon choisi est le genre *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) car ses diversités et distributions actuelles et fossiles couvrent à la fois nos zones et nos périodes d'intérêt. Effectivement, le registre fossile des *Synodontis* débute au Miocène moyen aux alentours de 18 Ma (Priem, 1920). Leur présence dans la plupart des sites à hominidés est attestée en Afrique Centrale et en Afrique de l'Est mais aussi au Maghreb (Fig. 2). Les restes de *Synodontis* sont nombreux dans ces sites continentaux du fait d'une solide ossification du neurocrâne, notamment des os dermiques. Leur diversité actuelle est importante puisqu'avec environ 120 espèces, les *Synodontis* sont, en termes d'abondance, le deuxième genre de poisson-chat d'Afrique. De plus, leur répartition géographique est vaste sur ce continent. Ils sont présents sur un axe nord-sud, de l'embouchure du Nil jusqu'au fleuve Limpopo en Afrique australe, et sur un axe est-ouest, depuis le fleuve Sénégal jusqu'au Wabi Shabeele en Ethiopie (Poll, 1971).

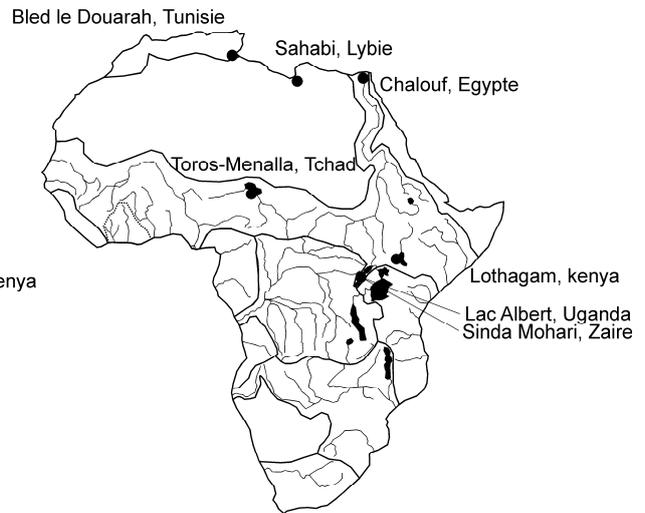
Pour mettre en évidence de voies de dispersion intracontinentales entre bassins hydrographiques en Afrique, depuis le Miocène, à partir de l'étude des *Synodontis* nous nous appuyons sur les apports complémentaires des données actuelles et fossiles, c'est-à-dire sur l'ensemble des données disponibles ou accessibles. Au final, l'hypothèse paléobiogéographique est établie à partir d'une phylogénie intégrant les espèces actuelles et les fossiles, elle est ainsi calée dans le temps et dans l'espace.

Dans cet objectif, au cours du travail de thèse, j'ai mis en place les différentes pièces du puzzle qui aboutit à un scénario d'évolution paléogéographique des bassins africains qui ont livré des hominidés, pour le Miocène et le Pliocène. Ces pièces répondent à deux nécessités : 1) identifier les fossiles, et 2) établir une phylogénie.

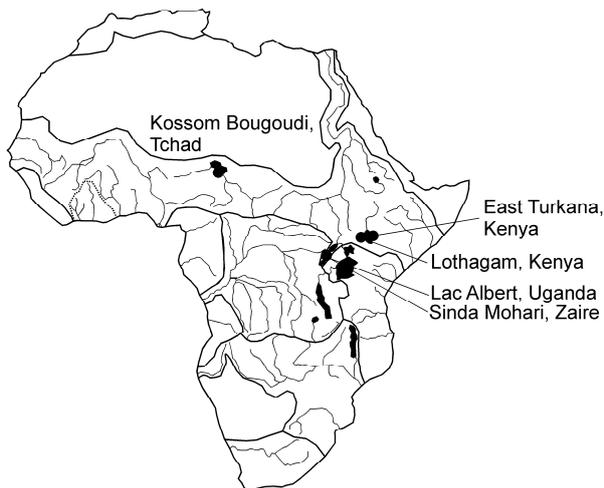
**Early and Middle Miocene**



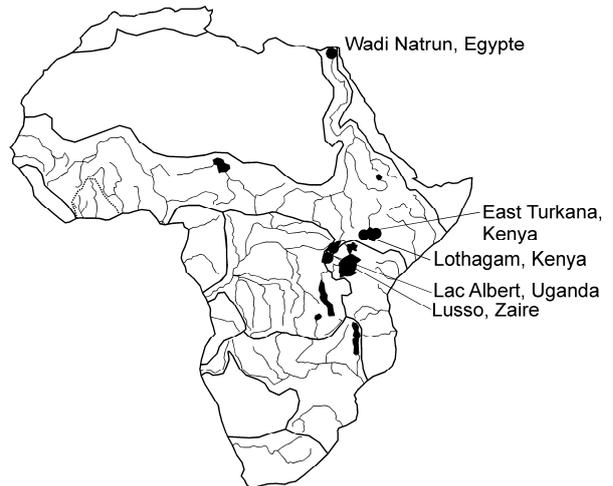
**Late Miocene**



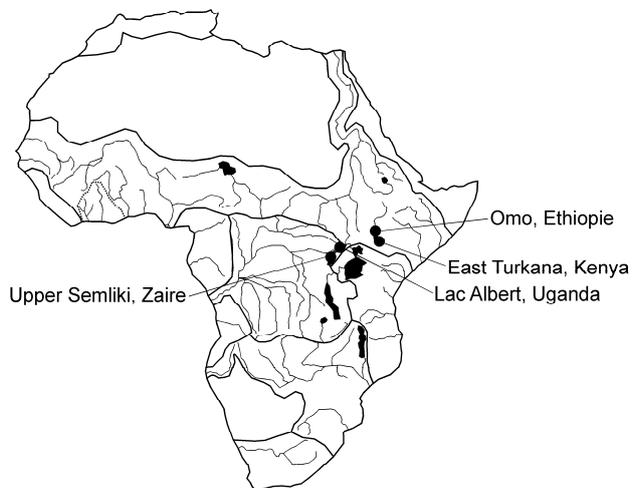
**Early Pliocene**



**Late Pliocene**



**Early and Middle Pleistocene**



**Figure 2.** Répartition spatiale et temporelle des *Synodontis* dans les sites mio-plio-pléistocènes d'Afrique du Nord, Centrale et de l'Est

Les *Synodontis* fossiles sont généralement représentés par des os désarticulés (comme souvent dans les milieux continentaux) qui ne sont jamais identifiés au delà du rang générique. En effet, il n'existe pas de clef de détermination ostéologique au niveau spécifique. Lors d'une étude préalable menée sur les épines pectorales et dorsales de quatre espèces actuelles du bassin tchadien, nous avons démontré qu'il est possible discriminer les épines d'espèces actuelles sur des caractères quantitatifs et discrets, mais aussi que des épines fossiles pouvaient être ensuite attribuées à différents taxons sur ces critères (Pinton *et al.*, 2006).

- La première étape de l'attribution des fossiles est donc une étude anatomique comparée des os des espèces actuelles. Pour ce faire, nous avons concentré les travaux sur les espèces actuelles du bassin tchadien dans la mesure où c'est le « bassin à hominidé » qui a livré les plus grandes quantités de restes de *Synodontis*, avec la plus large diversité morphologique observés. Ces travaux sont présentés **Chapitre 2** sous la forme d'un article : Pinton & Otero, soumis à *Systematics and Biodiversity* pour l'anatomie osseuse complète des espèces du Tchad.

- Une fois les limites et les possibilités d'identification spécifique révélées sur l'actuel, nous avons pu aborder l'étude du registre fossile. L'ensemble des spécimens de *Synodontis* fossiles du Tchad a été étudié ainsi que des *Synodontis* fossiles de Tunisie, d'Egypte, d'Uganda et du Zaïre (il s'agit des pièces fossiles disponibles dans les Musées de Londres, Paris et Bruxelles, ou encore en dépôt à Poitiers). Ces travaux sont présentés **Chapitre 3** et seront publiés ultérieurement.

- Une étude moléculaire comprenant un peu plus d'un tiers des espèces actuelles du genre est réalisée. La phylogénie obtenue soutient un scénario paléobiogéographique qui est discuté à l'aune des informations géologiques déjà connues. Ces travaux sont présentés **Chapitre 4** sous la forme d'un article de Pinton *et al.*, qui va être soumis à *Journal of Biogeography*.

Avant d'aborder la présentation de ces travaux et de leurs résultats,  
il est indispensable de présenter le groupe étudié et l'état des connaissances le concernant  
qui sont utiles à notre étude (anatomie, phylogénie, distribution actuelle et registre fossile)  
et, le cas échéant, les données actuelles et fossiles qui sont utilisées.



## Que savons-nous des *Synodontis* ?

### Présentation de la famille des Mochokidae et du genre *Synodontis*

La famille des Mochokidae, à laquelle appartient le genre *Synodontis* (Fig. 3) comprend sept autres genres : *Acanthocleithron*, *Atopochilus*, *Chiloglanis*, *Euchilichthys*, *Microsynodontis*, *Mochokus* et *Mochokiella* (Ferraris, 2007).

La première description d'un Mochokidae est réalisée par Linné (1758) qui l'attribue à *Silurus clarias*. C'est Cuvier (1816) qui le premier reconnaît le genre *Synodontis* et qui le caractérise sur la base de la forme de ses dents en S. Ce caractère est encore valide pour le genre, mais existe aussi chez d'autres Mochokidae (pers. obs.). Bleeker (1862-1863) réalise une revue du genre *Synodontis* et crée pour la famille quatre nouveaux genres : *Brachysynodontis*, *Hemisynodontis*, *Leiosynodontis* et *Pseudosynodontis*. Tandis que ces deux derniers tombent rapidement en synonymie avec *Synodontis*, l'appellation des genres monotypiques *Brachysynodontis* et *Hemisynodontis* perdure (e.g. Taverne & Aloulou-Triki, 1974), mais ces deux genres sont inclus par d'autres dans un groupe *Synodontis sensu lato*, à côté de *Synodontis sensu stricto* (e.g. Poll, 1971).

Dans l'actuel, la famille des Mochokidae est aisément reconnue par des caractères mous (Paugy & Roberts, 1994). Le corps est nu, dépourvu d'écailles ; trois paires de barbillons sont présentes ; la première dorsale, rayonnée, possède un rayon antérieur épineux (Fig. 3) ; la seconde dorsale est adipeuse (Fig. 3), grande et parfois rayonnée (genre *Mochokus*) ; le premier rayon des nageoires pectorales est épineux ; enfin, il existe un fort bouclier céphalo-nucal (Fig. 3).

Le genre *Synodontis* se distingue des autres genres de la famille par un processus huméral triangulaire, un œil à bord libre et au moins sept branchiospines sur le premier cératobranchial (Paugy & Roberts, 1994). La reconnaissance des genres *Brachysynodontis* et *Hemisynodontis* porte sur les caractères suivants : le bord marginal de l'opercule est libre et les fentes branchiales dépassent la base des nageoires pectorales. Chez *Brachysynodontis* seulement, le bord postérieur de l'opercule est denticulé et chez *Hemisynodontis* seulement, un organe palatin est présent (Paugy & Roberts, 1994).

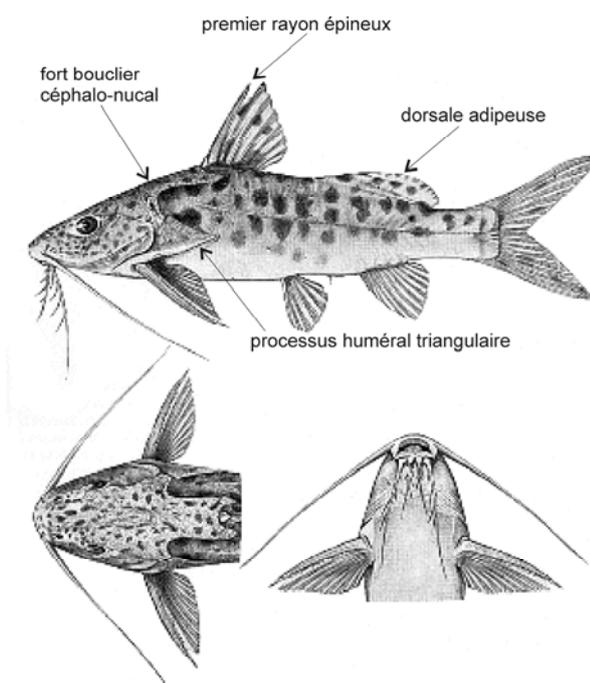


Figure 3. *Synodontis njassae*, d'après Poll (1971).

La monophylie de la famille des Mochokidae est supportée par plusieurs études anatomiques. La plus complète et la plus récente est celle proposée dans la thèse (non publiée) de Vigliotta (2007). Cependant, aucune hypothèse de relations phylogénétiques intra-familiales n'a été publiée à ce jour. En revanche, les relations entre les Mochokidae et différentes familles de poisson-chat ont été discutées, sur la base de caractères morphologiques ou moléculaires. Ainsi, c'est Chardon (1968) qui le premier, dans un travail de description anatomique, signale des affinités entre la famille africaine des Mochokidae et celles, sud-américaines, des Doradidae et des Auchenipteridae. Les études phylogénétiques des relations inter-familiales chez les Siluriformes, basées sur la morphologie, confirment ce clade nommé 'doradomorphe' (Ferraris, 1988; Mo, 1991; Lundberg, 1993; de Pinna, 1993, 1998; Diogo, 2005). L'existence du groupe transatlantique 'doradomorphe' soutient qu'un événement tardif de vicariance entre l'Afrique et l'Amérique du Sud est un des phénomènes structurant de la diversité et de la distribution des poissons-chats (Lundberg, 1993; Diogo, 2005). Les données moléculaires sous-tendent un autre scénario. En effet, les hypothèses de Hardman (2005) et Sullivan *et al.* (2006) regroupent les familles africaines dont les Mochokidae dans un clade 'Big Africa'. Leurs études infirment ainsi l'existence d'un clade transatlantique tardif et favorisent donc la prévalence des processus de dispersion et de spéciation au sein de chacune des masses continentales africaine d'une part et sud-américaine d'autre part.

### Anatomie et affinités des *Synodontis*

Les travaux portant sur l'anatomie et plus particulièrement sur l'ostéologie du genre *Synodontis* ne sont pas nombreux. Ceux de Poll (1971) et de Taverne & Aloulou-Triki (1974) constituent sans doute les plus significatifs. Le premier réalise une revue du genre, examinant au total 7206 spécimens et mesurant 990 d'entre eux. La livrée, les affinités morphologiques (caractères externes) et la distribution géographique de chacune des espèces sont décrites. Poll (1971) définit huit groupes d'espèces d'après leur distribution et note combien les *Synodontis* paraissent être les marqueurs idéaux de l'histoire des bassins africains : *la signification historique de ces groupes n'échappera à personne. Les endémismes de la faune ichthyologique autant que les distributions plus larges de cette faune dans divers bassins signifient soit de longs isolements, soit des confluences hydrographiques anciennes. Si les Synodontis les mettent si bien en évidence c'est parce que ces poissons peu voyageurs et de constitution labile se sont diversifiés en fonction des conditions du milieu. Ils témoignent de circonstances géologiques anciennes et même très anciennes qu'il serait intéressant de débrouiller.*

Taverne & Aloulou-Triki (1974) conduisent une étude anatomique, myologique et ostéologique du genre. Dix espèces sont examinées, dont celles attribuées aux genres *Hemisynodontis* et *Brachysynodontis*, mais il n'est fait cas ni de la variation morphologique au sein du genre *Synodontis* (*sensu stricto*) ni de la caractérisation du genre au sein de la famille. Ces travaux consistent en une

étude générale et approfondie de l'ostéologie du genre. Ils définissent les caractères ostéologiques qui démontre l'uniformité du genre *Synodontis* et le rendent aisément reconnaissable. La conclusion de l'étude menée par Taverne & Aloulou-Triki (1974) inclut la reconnaissance à part entière des deux genres *Brachysynodontis* et *Hemisynodontis*, et la création d'une nouvelle sous-famille, les Simultidentinae, qui les regroupe avec *Synodontis*. Des différences ostéologiques sont notées entre *Synodontis*, *Brachysynodontis* et *Hemisynodontis*, notamment, chez ces derniers, la disparition du processus en baguette de l'hyomandibulaire, un operculaire à bord libre et finement dentelé, un développement important de la partie basale du cleithrum, un dentaire restant mince sur toute sa longueur et un fort développement du processus en anneau de la plaque nucale postérieure. Bien que présents chez les deux genres, les caractères sont moins marqués chez *Brachysynodontis* (Taverne & Aloulou-Triki, 1974).

D'après nos travaux, la distinction de ces deux genres des autres *Synodontis* n'est pas soutenue. En particulier, le maintien de ces deux genres rend le genre *Synodontis* paraphylétique (Chapitre 4). En outre, aucune différence morphologique notable n'existe entre ces espèces et les autres *Synodontis* (Chapitre 2). Nous traiterons donc les espèces *Brachysynodontis batensoda* et *Hemisynodontis membranaceus* de certains auteurs comme *Synodontis batensoda* et *S. membranaceus*, en accord avec d'autres auteurs, tels Vigliotta (2007).

## Distribution et matériel d'étude actuels

L'hypothèse d'une division de l'ichtyofaune africaine en provinces distinctes, chacune étant reconnue par son assemblage faunique typique, émerge au début du siècle dernier. Boulenger (1905) reconnaît alors trois provinces, une province méga-potamienne, une est-africaine et une sud-africaine. A cette époque, la richesse de la faune africaine est en encore mal connue et sous-estimée. Il faut attendre les années 50 pour que ces divisions soient complètement reconsidérées et améliorées. Dans ce contexte, les travaux de Blanc (1954), Poll (1957) et Roberts (1975) constituent sans doute des avancées considérables. Les divisions biogéographiques qu'ils établissent sont basées sur l'homogénéité taxonomique des bassins et la distribution des taxons. Tandis que l'endémisme marqué de certains taxons signent des périodes d'isolation, la distribution plus large de certains autres permet de discuter les affinités entre bassins. Ainsi, en plus de sa définition faunistique, une province ichtyologique est définie par une histoire singulière.

Les grandes provinces qui nous intéressent au premier ordre sont présentées brièvement.

Le **Maghreb** rassemble les cours d'eau du nord de l'Afrique le long de la côte Méditerranéenne. La faune y est pauvre et l'affinité des taxons européenne plutôt qu'africaine. Au niveau générique, aucun endémisme n'est marqué. L'ensemble de ses caractéristiques sont à relier en partie à la crise Messinienne qui a profondément contribué à restructurer la région il y a environ 5 Ma. Bien que les *Synodontis* n'y soient pas présents actuellement, ils ont habité cette zone avant l'événement messinien.

La **province Nilo-Soudanaise** s'étend de la côte atlantique jusqu'à l'Océan Indien et inclut les principaux bassins de la zone sahélienne : Nil, Tchad, Niger, Sénégal, Volta. La faune y est riche et uniformément distribuée reflétant l'existence de connexions entre les différents bassins de cette zone. On notera tout de même un endémisme un peu plus marqué dans le bassin du Niger (*e.g. S. budgetti, Dagetichthys, Dasyatis*). De plus, une sous-région **Eburnéo-Ghanéenne** est reconnue au sein de l'unité Nilo-Soudanaise.

La province de **Haute-Guinée** s'étend le long de la côte atlantique depuis la Guinée jusqu'au Libéria. Cette région de forêts montre un endémisme qui est expliqué par certains auteurs par un rôle de refuge qu'aurait joué la zone pendant les périodes sèches au Quaternaire (Hamilton, 1982 ; Mayr & O'Hara, 1986 ; Falk *et al.*, 2003). Sa faune montre des affinités avec la **Basse-Guinée** et avec le **Congo** qui sont les deux autres provinces forestières en Afrique Centrale. Le Congo inclut le Lac Tanganyika et montre une faune riche et diversifiée qui présente un endémisme marqué. Ces caractéristiques peuvent être expliquées par la taille du bassin, la densité du réseau hydrographique ou encore par une certaine stabilité climatique associée à sa position équatoriale et son important couvert forestier (Roberts, 1975). Les affinités ichtyologiques entre les provinces Congo et Basse-Guinée sont en partie expliquées par les nombreux contacts entre les cours d'eau de ces zones (Roberts, 1975). Ces contacts ont notamment été discutés par Thys van der Audenaerde (1966) sur la base de la distribution des tilapias. Ils concernent plus particulièrement le Nyong, le Ntem, le Ja et l'Ivindo.

La répartition des *Synodontis* dans les eaux africaines s'accorde bien à celle observée pour l'ichtyofaune considérée dans sa globalité. Chacune des provinces comprend à la fois des espèces endémiques et des espèces dont la distribution déborde sur d'autres bassins. La zone Nilo-Soudanaise *s.s.*, dans laquelle nous avons échantillonné des *Synodontis*, en compte 33 espèces dont 26 endémiques. L'échantillonnage a essentiellement été réalisé au cours de trois missions dédiées.

- La première s'est déroulée au Tchad, en Septembre 2004. L'échantillonnage a été effectué au marché aux poissons de N'Djamena et dans les villages de pêcheurs le long du Chari. Au cours de cette mission, les espèces *S. schall*, *S. eupterus*, *S. courteti*, *S. sorex*, *S. violaceus*, *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. clarias* et *S. nigrita* ont été collectées. La plupart de ces espèces ont une large distribution dans la zone Nilo-Soudanaise et sont présentes, en plus du bassin du Tchad, dans le Nil, le Niger, le Sénégal et la Gambie., exceptés *S. courteti* et *S. violaceus* ont une distribution restreinte à la partie ouest-africaine et n'atteignent pas le Nil. Ces échantillons ont servi à l'étude de l'anatomie

osseuse et aux analyses moléculaires puisque des prélèvements systématiques dans l'alcool ont été réalisés.

- Une deuxième mission a été entreprise en Novembre 2005, au Mali. Là, l'échantillonnage a été effectué au marché aux poissons de Bamako, pour les spécimens provenant du fleuve Niger, et au barrage de Manantalli, pour les spécimens provenant du fleuve Sénégal. Ceci a permis de compléter l'échantillonnage effectué au Tchad, non seulement en augmentant le nombre de spécimens pour les espèces déjà prélevées, mais aussi en échantillonnant de nouvelles espèces : *S. ocellifer* dans le fleuve Sénégal et *S. budgetti* dans le fleuve Niger. *S. ocellifer* a été utilisée dans l'étude de l'anatomie osseuse des *Synodontis* (Chapitre 2) et dans l'analyse moléculaire tandis que *S. budgetti* est incluse dans l'analyse moléculaire seulement.

- Une troisième mission a été effectuée en Egypte en Avril 2006 par Olga Otero. Les spécimens échantillonnés sont inclus dans l'analyse moléculaire seulement. Les espèces *S. frontosus* et *S. serratus*, distribuées dans le Nil seulement, ainsi que du *S. schall* ont été échantillonnées.

L'étude de l'anatomie osseuse des *Synodontis* a nécessité la préparation des squelettes. Celle-ci a été effectuée soit en faisant bouillir les spécimens puis en enlevant manuellement la chair, soit en ensablant les spécimens à 50cm sous la surface du sol dans un petit filet à maille fine en espérant que les fourmis feront correctement leur travail. La collection de spécimens secs de *Synodontis* réalisées au cours de ces trois missions constitue la plus grande collection de spécimens préparés au monde.

## Registre et matériel d'étude fossiles

Le registre fossile avéré des *Synodontis* débute il y a environ 18 millions d'années, au Miocène inférieur, en Egypte (Priem, 1920). Par la suite, on les rencontre dans la majeure partie des assemblages fossiles de vertébrés des divers bassins de la zone nilo-soudanaise et des bassins adjacents, en particulier, en Afrique Centrale, en Afrique de l'Est et en Afrique du Nord (Fig. 2). Afin de présenter ce riche registre fossile, il nous apparaît plus simple de procéder par bassin. Effectivement, un traitement chronologique aurait entraîné de nombreuses redondances notamment pour les séries est-africaines qui peuvent couvrir plusieurs millions d'années. En outre, une présentation géographique nous permet d'évoquer les spécificités et l'histoire de chaque bassin. Les assemblages ayant livré des *Synodontis* sont présentés ainsi que le matériel fossile attribué à ces poissons-chats ; le cas échéant, le matériel étudié est signalé. Ces informations sont récapitulées dans le Tableau 1.

<b>Nii (Moghara), Egypte (Priem, 1920)</b>	
espèces actuelles	<i>S. batensoda</i> , <i>S. caudovittatus</i> , <i>S. clarias</i> , <i>S. filameritius</i> , <i>S. frontosus</i> , <i>S. moghara</i>
formation/site	Moghara
âge (Ma)	(18)
neurocrâne	1 bien préservé
pariétéo-supraoccipital	1
épine dorsale	1
écusson	1
épine pectorale	2
<b>Nii (Chalouf), Egypte (Priem, 1914)</b>	
espèces actuelles	<i>S. batensoda</i> , <i>S. caudovittatus</i> , <i>S. clarias</i> , <i>S. filameritius</i> , <i>S. frontosus</i> , <i>S. moghara</i>
formation/site	Chalouf
âge (Ma)	Miocène supérieure (10-5)
neurocrâne	quelques fragments
cleithrum	1
épinés pectorale	1
épine dorsale	2
<b>Nii (Wadi Natrun), Egypte (Weiler, 1926; Greenwood, 1972)</b>	
espèces actuelles	<i>S. batensoda</i> , <i>S. caudovittatus</i> , <i>S. clarias</i> , <i>S. filameritius</i> , <i>S. frontosus</i> , <i>S. moghara</i>
formation/site	Wadi Natrun
âge (Ma)	Miocène supérieure (10-5)
neurocrâne	quelques fragments
cleithrum	1
épine dorsale	2

**Bas Nii (Moghara, Chalouf, Wadi Natrun)**

<b>Bled-Douarah et Bouhlel, Tunisie (Greenwood, 1973)</b>	
espèces actuelles	absentes
formation/site	Bled-Douarah
âge (Ma)	(12-10)
pariétéo-supraoccipital	1
cleithrum	1
épine dorsale	2
<b>Sahabi, Lybie (Caudant, 1987)</b>	
espèces actuelles	absentes
formation/site	Sahabi
âge (Ma)	(7-5)
neurocrâne	1
pariétéo-supraoccipital	1
épine pectorale	1
épine dorsale	2

**Afrigue du Nord (Bled-Douarah et Bouhlel, Sahabi)**

<b>Lac Turkana (Lothagam), Kenya (Stewart, 2003a)</b>	
espèces actuelles	<i>S. schalki</i> , <i>S. frontosus</i>
formation/site	Lower Nawata
âge (Ma)	(8-6,3)
neurocrâne	5
pariétéo-supraoccipital	3
cleithrum	5
épine pectorale	2
<b>Lac Turkana (Kanapoi), Kenya (Stewart, 2003b)</b>	
espèces actuelles	<i>S. schalki</i> , <i>S. frontosus</i>
formation/site	Kanapoi
âge (Ma)	(4)
épine dorsale	1
dents	5
<b>Lac Turkana (Omo River), Ethiopie (Arambourg, 1947; Stewart &amp; Murray, 2008)</b>	
espèces actuelles	<i>S. schalki</i> , <i>S. frontosus</i>
formation/site	Shungura
âge (Ma)	(3,4-1,8)
autaur(s)	Arambourg, 1947
épine pectorale	?2
neurocrâne	1
<b>Lac Turkana (Koobi Fora), Kenya (Schwartz, 1983)</b>	
espèces actuelles	<i>S. schalki</i> , <i>S. frontosus</i>
formation/site	Koobi Fora
âge (Ma)	(4-1)
neurocrâne	36 os isolés et quelques sub-complets
plaque nucale	9
cleithrum	50
épine pectorale	415
épine dorsale	50
basioccipital	4
dents	30

**Lac Turkana (Lothagam, Kanapoi, Omo et obi Fora)**

**Table 1. Le registre fossile des *Synodontis* (1/2).**

## L'Afrique du Nord

Les fossiles de *Synodontis* sont relativement rares dans la région du Maghreb actuel, mais présente l'intérêt de mettre en évidence une distribution passée plus large que celle connue aujourd'hui. La rareté des occurrences anciennes au Maghreb est à mettre en premier lieu en relation avec la rareté des sites où un assemblage ichthyologique est connu : les deux sites où une faune de poissons d'eau douce a été décrite ont livré des *Synodontis*. Il s'agit de sites de la Formation Béglia (Miocène Moyen, Tunisie) et de Sahabi (Mio-Pliocène, Libye). La présence des *Synodontis* dans ces sites n'est pas surprenante au regard de l'ensemble de ces assemblages ichthyologiques qui ont un caractère typiquement Nilo-Soudanais (Greenwood, 1973 ; Gaudant, 1987 ; Mannai-Tayesh & Otero, 2005).

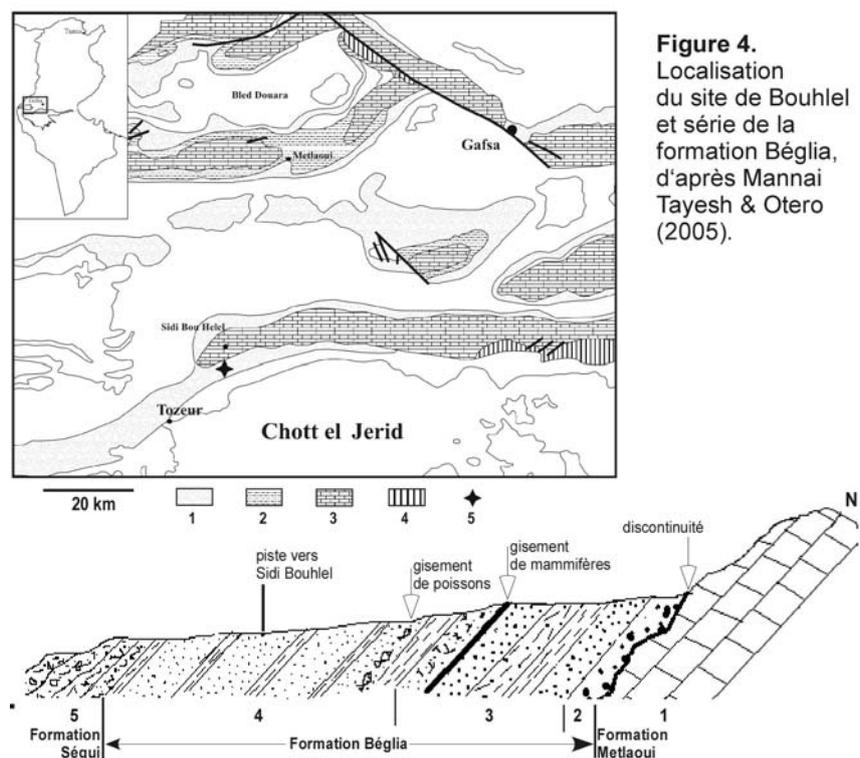
Greenwood (1973, 1983) est le premier à décrire l'uniformité de l'ichtyofaune africaine ancienne, au moins au niveau générique. Cette uniformité, enracinée profondément dans le Miocène (e.g. Stewart, 2001 ; Otero & Gayet, 2001) est observée et confirmée à chaque découverte de nouveaux sites en Afrique Nord équatoriale.

### Bled-Douarah et Bouhlel (Tunisie)

La formation Béglia (Fig. 4), formée de sables à stratifications obliques et de rares intercalations argileuses, a livré plusieurs gisements de fossiles de vertébrés au sud de la dorsale et au Nord des Chotts (pour une description sédimentologique détaillée, on peut voir Mannai-Tayech & Otero, 2005). Elle a livré deux petits assemblages de restes désarticulés et souvent

abîmés de poissons. Le premier, plus riche, vient de la localité de Bled-Douarah et a été étudié en détail par Greenwood (1973), tandis que le second provient de Bouhlel et a été décrit dans l'article de Mannai-Tayech & Otero (2005). L'âge des dépôts est généralement estimé du Serravallien-Tortonien (10-12Ma ; Black, 1972 ; Mannai-Tayech & Otero 2005).

Greenwood (1973) suggère la présence de *Synodontis* dans les dépôts de Bled-Douarah, sans pour autant l'affirmer. Il modère l'attribution de quelques épines pectorales et d'un cleithrum de



**Figure 4.** Localisation du site de Bouhlel et série de la formation Béglia, d'après Mannai Tayesh & Otero (2005).

poissons-chats à ce genre, en remarquant que les caractères utilisés ne sont pas fiables et que le matériel est insuffisamment préservé pour une identification sûre. Ce matériel n'a pu être reconsidéré à l'aune de nos travaux, mais un pariéto-supraoccipital provenant de Bouhlel, échantillonné par Mannai-Tayeck, appartient indubitablement à un *Synodontis* et atteste de leur présence dans la formation Béglia.

Ce pariéto-supraoccipital, confié par B. Mannai-Tayeck, est décrit Chapitre 3.

Diverses familles de Siluriformes sont associées : Bagridae, Clariidae, Claroteidae, et des taxons indéterminés. On trouve également du polyptère, un cyprinide, de la perche du Nil, des cichlides et de la raie (Greenwood, 1973 ; Mannai-Tayeck & Otero, 2005). Le mélange de poissons d'eau douce et de poissons marins est expliqué par la capacité de certaines espèces marines euryhalines à pénétrer le domaine continental (Greenwood, 1973), mais aussi par la nature deltaïque du milieu enregistré. Effectivement, B. Mannai-Tayeck & Otero (2005) remarquent l'étendue des dépôts fluvio-deltaïques qui constituent la formation Béglia et concluent qu'un grand fleuve, tel que celui décrit par Dubief (1953), devait venir du NE du Sahara vers le territoire tunisien pour se jeter dans un paléo-golf de Gabès. Au moins une voie d'échange avec un autre bassin à ichtyofaune nilotique a nécessairement existé au Miocène pour expliquer les assemblages ichtyologiques de la Formation Béglia mais aucun élément ne nous permet pour le moment de les discuter sérieusement (Mannai-Tayeck & Otero, 2005).

### **Sahabi (Libye)**

Localisés dans le bassin de Syrte, au nord de la Libye, les niveaux fossilifères de Sahabi correspondent à des dépôts de rivière et d'estuaire (Boaz 1987a). Ils ont livré de nombreux restes de vertébrés, y compris quelques poissons désarticulés qui ont été étudiés par Gaudant (1987). L'âge de Sahabi a été initialement estimé biochronologiquement autour de la limite Mio-Pliocène (Boaz, 1987b). En fait, il est clair que des niveaux du Miocène supérieur, âgés d'environ 7Ma, sont présents (e.g. Lihoreau *et al.*, 2006). Il semble qu'au moins certains des niveaux qui ont livré des poissons sont plus jeunes que 7Ma. En attendant des précisions sur l'âge des poissons de Sahabi, on peut considérer qu'ils ont entre 7 et 5Ma environ.

La présence de *Synodontis* est avérée à Sahabi. Le genre est représenté par un fragment de neurocône ou l'écusson, typique, est visible (le spécimen est figuré), par un pariéto-supraoccipital dont le toit est fortement plié et par une épine pectorale et deux épines dorsales sub-complètes (Gaudant, 1987). Ce matériel n'a pu être revu.

Des poissons-chats de la famille des Clariidae, des Bagridae et des Ariidae sont également présents, ainsi que des polyptères et de la perche du Nil. Une dent isolée d'un sparidé est aussi décrite par Gaudant (1987). En plus de ces actinoptérygiens qui sont très largement dulçaquicoles, des dents de requins sont présentes à Sahabi. On ne sait si ces restes sont exactement dans les mêmes niveaux que les poissons d'eau douce, ou dans des niveaux intercalés. Comme pour la formation Béglia de

Tunisie, la présence de poissons d'eau douce et de poissons marins est interprétée comme liée à l'environnement estuarien qui favorise l'enregistrement dans des niveaux successifs de variations latérales de faciès tranchées mais aussi des environnements à caractère mixte dans un même niveau. L'ancien réseau hydrographique dont l'estuaire était localisé à Sahabi a été décrit par Griffith (2002) sur la base de données satellitaires. Il prend sa source sur les contreforts nord du Tibesti et probablement de l'Ennedi et coule vers le Nord, dans le bassin de Syrte. La distribution d'antracothères potamophiles a démontré l'existence d'échanges entre le bassin de Syrte et le bassin tchadien via l'Eo-Sahabi, entre ces deux massifs, à 7Ma (Lihoreau *et al.*, 2006). De récents travaux nous permettent de proposer le maintien de ces connections pendant le Miocène supérieur, et leur caractère aquatique franc (Otero *et al.*, soumis 2).

## Le bas Nil

C'est dans le Bas-Nil, en Egypte, que débute le registre fossile des *Synodontis*. Dans cette région, il correspond au registre fossile des vertébrés en général, puisqu'on trouve des *Synodontis* dans les trois sites à vertébrés du Néogène : au Miocène inférieur à Moghara, au Miocène supérieur à Chalouf, et au Pliocène à Wadi Natrun.

Dans les trois sites, les dépôts et l'ichtyofaune associée signent une région côtière et correspondent plus particulièrement à un estuaire, probablement au delta d'un fleuve qui aurait préfiguré le Nil dans sa partie basse, au moins dans le cas de Moghara et de Wadi-Natrun. Il était alors localisé plus à l'ouest qu'aujourd'hui (Fourtau, 1920).

### Moghara (Egypte)

A Moghara (Fig. 5), les fossiles de vertébrés se trouvent dans des bancs sableux plus ou moins grossiers intercalés de niveaux gypsifères et de calcaires marins francs (Fourtau, 1920). Ils sont datés du Burdigalien, autour de 18Ma (Miller, 1999). L'ichtyofaune a été étudiée par Priem (1920).

Les *Synodontis* de Moghara sont les plus anciens connus. Deux restes figurés attestent leur présence : une épine dorsale qui

porte des granulations sur le bord antérieur et sur le bord postérieur et un bouclier pariétal (en fait un pariéto-supraoccipital associé à un fragment de neurocrâne et qui porte la marque typique de l'insertion pour l'écusson). Quelques autres épines et un écusson sont rapportés (Priem, 1920).

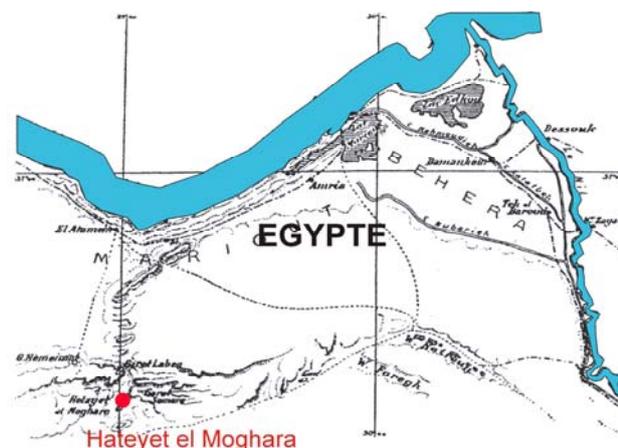


Figure 5. Croquis topographique de la région du Mariout. Localisation du site fossilifère de Moghara.

Outre les *Synodontis*, de la perche du Nil et divers genres de raies (*Myliobatis*) sont présents. L'ichtyofaune montre une biodiversité pauvre et les incursions marines sont signalées même dans les bancs à vertébrés par la présence de *Myliobatis*.

### Chalouf (Egypte)

L'assemblage ichthyologique de Chalouf a été soumis à Priem (1914) par la Compagnie du Canal de Suez et provient des alentours de Suez. Son âge est généralement considéré du Miocène supérieur.

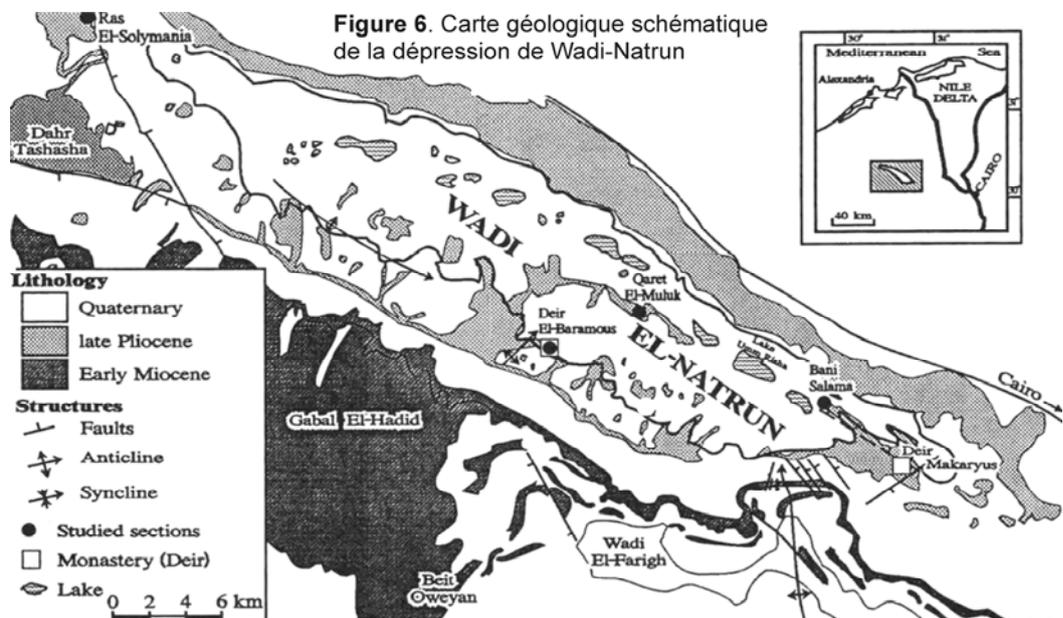
Les *Synodontis* sont représentés par un cleithrum, des fragments de neurocrânes, une épine pectorale et deux épines dorsales. L'attribution est faite au niveau générique.

Le matériel, déposé dans les collections de Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) a été étudié. Seul le cleithrum est présenté (Chapitre 3) dans la mesure où les autres pièces n'ont pas apporté d'information supplémentaire et ne sont donc pas évoquées dans mon mémoire.

Comme ailleurs dans les régions côtières, les poissons d'eau douce (*Lates*, *Bagrus* et *Synodontis*) sont associés à des raies et requins (*Odontaspis*, *Carcharodon*).

### Wadi Natrun (Egypte)

La formation de Qaret-El-Muluk recouvre l'aire de la dépression du Wadi Natrun à la périphérie ouest du delta du Nil (Fig. 6). Cette dépression longue de 50km, située entre le Caire et



Alexandrie (El-Sahat *et al.*, 1997), est occupée par une série de lacs salés (El-Sahat *et al.*, 1997). Les spécimens fossiles de Wadi Natrun comprennent des vertébrés (mammifères et poissons), des ostracodes, des charophytes et des foraminifères. Ils suggèrent, avec le lithofaciès, un environnement d'eaux peu profondes et de salinité variée. La faune de vertébrés terrestres indique un climat humide et une végétation dense embrassant le golfe Pliocène. Les études des poissons fossiles de Wadi Natrun

ont été menées par Stromer (1914), Weiler (1926), et plus récemment Greenwood (1972). La formation de Qaret-El-Muluk en Egypte est datée du Pliocène. Les fouilles viennent de reprendre dans le cadre d'une collaboration Egypto-Française (Universités du Caire et de Poitiers), mais pour le moment aucun *Synodontis* n'a été mis au jour dans ce cadre.

L'assemblage confié à Weiler (1926) contient des *Synodontis*, mais c'est Greenwood (1972) qui atteste leur présence à Wadi Natrun. Le matériel consiste en un basioccipital, une épine dorsale et une quarantaine d'épines pectorales, un opercule et quelques fragments de cleithra. Il est attribué au genre sans plus de précision.

Le matériel de Wadi Natrun attribué à *Synodontis* par Greenwood (1972) et conservé au Natural History Museum (Londres) a été revu (Chapitre 3).

En plus de requins marins côtiers, et d'un dipneuste, l'ichtyofaune compte près d'une quinzaine de taxons : six espèces de poissons-chats incluses dans quatre familles différentes (Mochokidae, Clariidae, Bagridae et Claroteidae), des polyptères, des mormyres, deux characiformes (du poisson-tigre et un characiforme éteint appelé *Sindacharax*), ainsi que plusieurs cyprins et deux perciformes dont la perche du Nil.

## Le haut Nil et les Lacs de l'Est

### Le Lac Turkana et Omo (Ethiopie et Kenya)

Les abords du Lac Turkana, à la frontière du Kenya et de l'Ethiopie ont livrés de nombreux sites (Fig. 7). Les sites à ichthyofaune de Lothagam (Stewart, 2003a ; Leakey *et al.*, 1996) et de Kanapoi (Stewart, 2003b) se situent au Sud du lac tandis que les séries de Koobi Fora se trouvent à l'Est (Schwartz, 1983). L'Omo est situé bien plus au Nord, en Ethiopie. C'est la seule rivière pérenne qui alimente le Lac. Les sites à vertébrés couvrent le Miocène supérieur, le Pliocène et le Pléistocène. C'est à Lothagam que la série est la plus complète et continue (8-2Ma), tandis qu'à Kanapoi, les dépôts correspondent

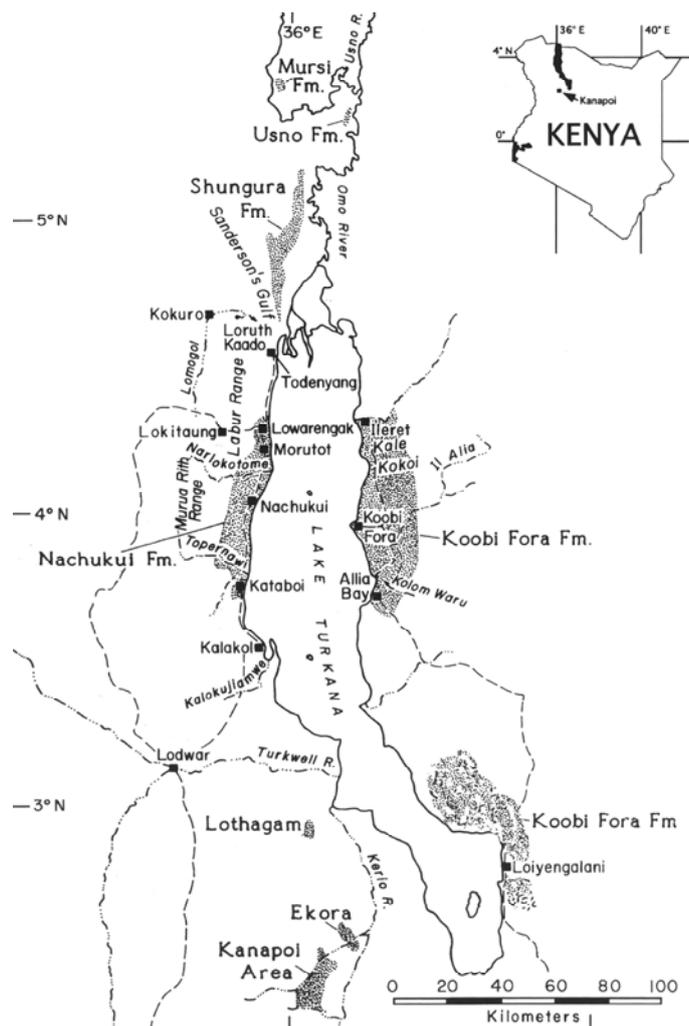
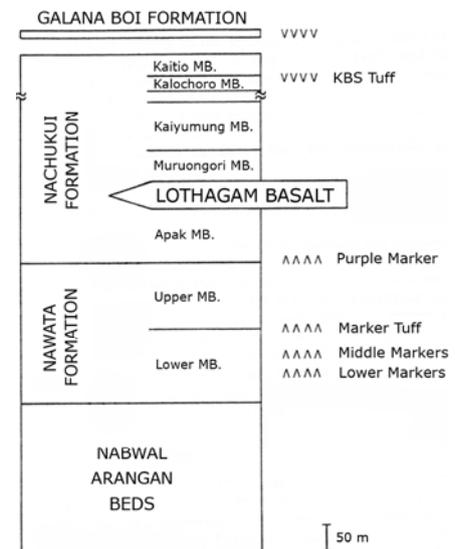


Figure 7. Localités fossilifères mio-pléistocènes de la région du lac Turkana

vraisemblablement à une seule séquence de transgression déposée aux alentours de 4,07Ma (Stewart, 2003b). Les séries de Koobi Fora décrites par Schwartz (1983, thèse non publiée) sont les plus récentes et datent du Plio-Pleistocène (4-1Ma). Les très riches ichtyofaunes que ces séries ont livrées sont bien calées dans le temps et ont été décrites avec précision, constituant un référentiel unique pour le Néogène africain.

A Lothagam, la séquence a été subdivisée en trois unités lithostratigraphiques qui documentent les différentes étapes de l'évolution géologique et climatologique de la région (Fig. 8). L'unité la plus basale est celle de l'Arangan datée du Miocène Moyen au Miocène Supérieur et qui n'a livré que des bois fossiles. La séquence à vertébrés débute dans la Formation de Nawata (8-5,5Ma) déposée en milieu fluvial, et dont les variations latérales de faciès reflètent les variations du taux de subsidence et de décharge en eau durant le Miocène Supérieur. La troisième et dernière unité lithostratigraphique correspond à celle de Nachukui, d'âge Plio-Pléistocène sub-divisée elle-même en trois membres, Apak (5,5-4,2Ma), Muruongori (4Ma) et Kaiyumung (2Ma) (Leakey *et al.*, 1996).



**Figure 8.** Relations stratigraphiques et terminologies pour des formations à Lothagam.

C'est Stewart (2003a) qui décrit les ichtyofaunes de Lothagam. Plus de 7000 spécimens ont été collectés et déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Nairobi, au Kenya. Outre les siluriformes (Bagridae, Schilbeidae, Clariidae, Mochokidae), les deux autres ordres d'ostariophysaires (Cypriniformes et Characiformes) sont représentés, ainsi que des ostéoglosses, du polyptère, les dipneustes, des mormyres, des tétraodontes, et des perciformes dont la perche du Nil, et même un dipneuste.

Les *Synodontis* sont présents tout le long de la séquence. L'ichtyofaune de la formation de Nawata (8-5,5Ma) est dominée par des taxons de petite taille, herbivores et piscivores. Les *Synodontis* y sont abondants, plus particulièrement dans le membre inférieur (8-6,3Ma) où cinq neurocrânes sub-complets, cinq cleithra, trois pariéto-supraoccipitaux et deux épines pectorales ont été décrits. En plus des *Synodontis*, cette formation renferme, entre autres, du protoptère, du polyptère et du clarias marquant probablement un environnement peu profond où les zones marécageuses sont bien représentées. Dans l'unité de l'Apak (5,5-4,2Ma), on assiste à un renouvellement de la faune (Stewart, 2003a). Les polyptères et protoptères deviennent rares ou absents et la diversité taxonomique diminue. La perche, les characiformes *Sindacharax* et *Hydrocynus* (poissons-tigres) se font plus communs suggérant une rivière au débit plus rapide et aux eaux ouvertes et mieux oxygénées. Les *Synodontis* sont toujours bien représentés avec deux neurocrânes fragmentaires, un pariéto-supraoccipital, deux cleithra et trois épines pectorales. Dans les dépôts suivants, leur occurrence se fait rare et l'on ne

trouve plus que quelques dents, un fragment de neurocrâne et une épine pectorale. Notons tout de même que dans le membre de Muruogori, de nouveaux taxons apparaissent, *Semlikiichthys rachirhinchus*, *Sindacharax deserti* et *Tetraodon sp.*, décrits dans les autres sites Mio-Pliocène africains et pour *Sindacharax deserti* et *Semlikiichthys* dans le Pliocène d’Egypte. Cette distribution signe, pour Stewart (2003a) des échanges entre le Paléo-Lac Turkana et le Proto-Nile aux alentours de 4Ma. Finalement, à la limite Plio-Pleistocène, la diversité taxonomique est importante avec une présence plus marquée des poissons-chats et une ichtyofaune qui n’est pas dissemblable de l’actuel

Contrairement à ce qui est observé à Lothagam, la faune de poissons de Kanapoi a été déposée en une seule fois. Ces deux sites ont cependant en commun le lac à l’origine de leurs dépôts respectifs, le lac Lonyumum, débordant le lac Turkana actuel. Pourtant, l’assemblage retrouvé à Kanapoi n’est pas exactement commun à celui de Muruogori, la formation contemporaine à Lothagam. Plus précisément, la distribution des characiformes et des tétraodontiformes n’est pas homogène ce qui est expliquée par Stewart (2003b) soit par un décalage temporel des séries soit par une discontinuité écologique. Dans son ensemble, l’ichtyofaune livrée à Kanapoi est assez différente de celle trouvée actuellement dans le Turkana. En effet, l’assemblage fossile est principalement composé de poissons piscivores de grande taille (*e.g. Hydrocynus*) et de poissons malacophages de taille moyenne à large (*e.g. Sindacharax*); de plus les herbivores sont rares (très peu de *Barbus* et de tilapia).

A Kanapoi, les *Synodontis* sont représentés par cinq dents et une épine dorsale. Ils ne constituaient sans doute pas un taxon dominant dans l’assemblage. Ces observations sont cohérentes avec celles faites à Lothagam.

Dans la région du Turkana, les séries de Koobi Fora (Schwartz, 1983 ; thèse non publiée) sont celles qui ont livré le plus de *Synodontis*. La séquence débute au Pliocène aux alentours de 4Ma et est divisée en quatre ensembles au dessus desquels on trouve les lits de Galana Boi datés de l’Holocène. La paléoécologie de chacune de ces strates est discutée par Schwartz (1983). Pour les traits marquants de l’histoire de la région, nous retiendrons la proposition faite par Schwartz (1983) d’une connexion entre le Paléo-Lac Turkana et le Nil, datée aux alentours de 3Ma et la diminution de la richesse spécifique tout le long de la série. Les *Synodontis* sont le groupe de poisson-chat le mieux représenté dans ces sites de l’Est du Turkana. Au total, 415 épines pectorales, 50 épines dorsales, 50 cleithra, 36 os isolés du neurocrâne et 4 pariéto-supraoccipitaux ont été collectés. Plusieurs neurocrânes sub-complets ont également été mis au jour dont la plupart ressemble à *S. schall*, et 38 épines dorsales montrent une affinité plus marquée avec *S. frontosus* (Schwartz, 1983).

Le bassin de l’Omo, au nord du lac Turkana, a fait l’objet de nombreuses campagnes de fouilles. Une expédition menée par Arambourg dans les années 30 a conduit à la description de neuf genres de poisson (Arambourg, 1947). Les dépôts de l’Omo incluent trois formations : Mursi, Usno et Shungura.

Lac Albert-Lac Edouard, Uganda (Van Neer, 1994)			
espèces actuelles	<i>S. schali</i> , <i>S. frontosus</i> , <i>S. nigrita</i> , <i>S. nigromaculatus</i> , <i>S. kharourmensis</i>		
region	Kisege-Nyabusosi	Kaiso-Nkondo	Kisege-Nyabusosi
formation	Kakara (12-9)	Kazinga (6-5)	Warwire (4.5-3.6)
âge (Ma)	6	1	2
neurocrâne	1	3	1
plaque nucale	2	160	18
cleithrum	53	2	5
épine pectorale			
épine dorsale			

Lac Albert-Lac Edouard (Sinda Mohari), Uganda (Greenwood & Howes, 1975)			
espèces actuelles	<i>S. schali</i> , <i>S. frontosus</i> , <i>S. nigrita</i> , <i>S. nigromaculatus</i> , <i>S. kharourmensis</i>		
aire	Sinda-Mohari	Lac Albert et Nyamavi	Lac Edouard et Upper Semliki
lits	Ongoliba	Sinda	Karugamania
âge	Pleist. récent	Pleist. récent	Miocène inf.
épine pectorale	1 tête + 1 corps	20	25 ? 1
épine dorsale	17	32	? 1

Lac Albert-Lac Edouard (Semliki), Uganda (Stewart, 1990)			
espèces actuelles	<i>S. schali</i> , <i>S. frontosus</i> , <i>S. nigrita</i> , <i>S. nigromaculatus</i> , <i>S. kharourmensis</i>		
aire	Semliki		
lits	Lusso		
âge	Plio-Pleistocène		
nombre total de spécimens	253		
neurocrâne	2		
épine pectorale	7		
épine dorsale	2		
dent	?		

Table 1. Le registre fossile des *Synodontis* (2/2).

Afrique Central (Toro-Menalla, Kossom Bougoudi, Kollé)											
<b>Lac Tchad (Toro-Menalla), Tchad</b> (Otero & Pinton, submitted)											
espèces actuelles	<i>S. batensoda</i> , <i>S. violaceus</i> , <i>S. courteti</i> , <i>S. clarias</i> , <i>S. filamentosus</i> , <i>S. membranaceus</i> , <i>S. nigrita</i> , <i>S. schali</i> , <i>S. sorex</i> , <i>S. eupteri</i>										
aire	Toro-Menalla										
âge (Ma)	(7)										
site 32	90	92	151	197	203	208	217	242	266	337	387
neurocrâne	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
méséthmoïde	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
éthmoïde latéral	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
frontal 1											
pariéto-supraoccipital 1				11							
plaque nucale antérieure											
plaque nucale postérieure	12		133			1			18		
cleithrum	35		11			1			15		
épine dorsale	22		1			2			4		
épine pectorale	3		1			1			4		

<b>Lac Tchad (Kossom Bougoudi et Kollé), Tchad</b> (Otero & Pinton, submitted)											
espèces actuelles	<i>S. batensoda</i> , <i>S. violaceus</i> , <i>S. courteti</i> , <i>S. clarias</i> , <i>S. filamentosus</i> , <i>S. membranaceus</i> , <i>S. nigrita</i> , <i>S. schali</i> , <i>S. sorex</i> , <i>S. eupteri</i>										
aire	Kossom Bougoudi										
âge (Ma)	(5,3)										
site 32	90										
neurocrâne	2										
épine pectorale	5										
dent											

Tandis que la présence de *Synodontis* n'était pas certaine pour Arambourg (1947), elle est confirmée récemment par Stewart & Murray (2008) dans la formation de Shungura (3,4-1,8Ma). Cette formation est constituée de dépôts fluviaux pour les plus fréquents mais aussi de dépôts deltaïques et lacustres. Un neurocrâne sub-complet est décrit portant l'écusson typique du groupe (Stewart & Murray 2008).

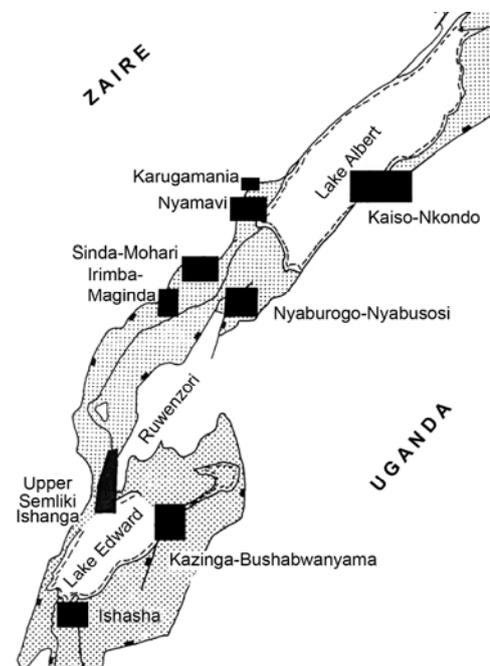
### Le Lac Victoria (Kenya)

Les dépôts de Kirimun au Kenya, sur l'île de Rusinga (Lac Victoria) sont sub-contemporains de ceux de Moghara selon Van Couvering (1982). La présence de ? *Synodontis* dans ces dépôts est notée par Van Couvering (1977) dans un travail de synthèse mais il n'y a ni description de matériel, ni signalement des types osseux, ni abondance relatives des taxons de signalé.

A Chianda Nyoma au Kenya, le genre *Synodontis* est signalé par Schwartz (1983 ; thèse non publiée), le matériel n'est pas décrit et il n'est pas fait référence à son lieu de mise en collection. Dans le même site, Greenwood (1951) attribue une épine pectorale gauche à *Synodontis*. Mis à part cette épine et deux vertèbres, il n'y pas de siluriformes dans ces dépôts. Associés au *Synodontis*, on trouve du dipneuste, du polyptère, de la perche du Nil et des cichlidés. Greenwood (1951) propose une arrivée des genres *Polypterus* et *Lates* dans le proto-lac Victoria soit depuis le Congo ou plus probablement depuis le Nil, puis la disparition de ces deux genres, aujourd'hui absents du Victoria, corrélée aux phases d'assèchements drastiques qu'a subies le lac.

### Le système Lac-Albert, Lac Edouard et rivière du Semliki (Ouganda et RDC)

Plusieurs missions paléontologiques ont exploité cette région (Fig. 9). Parmi elles, l'Uganda Paleontology Expedition (U.P.E.) qui avait pour projet l'étude approfondie de la Paléobiologie du Rift occidental afin d'établir le lien entre les modifications des faunes et flores fossiles et l'histoire géologique du Rift. Des changements environnementaux majeurs ont été mis en évidence. Il y a environ 8Ma, des conditions très humides dominaient, permettant l'installation d'une forêt tropicale. A cette époque, le climat est un peu plus sec en Afrique orientale. Les régions du Rift oriental et occidental différaient alors comme les faunes zairoises et est-africaine différent aujourd'hui l'une de l'autre. Vers 2,6Ma, une barrière de pluie s'est installée sur le Rift occidental. Les faunes terrestres à affinités forestières ont



**Figure 9.** Localisation des différentes aires sédimentaires d'âge néogène dans la région du Lac Albert - Lac Edouard. Tous les fossiles collectés proviennent majoritairement de Nkondo-Kairo, Nyaburogo-Nyabusosi et Kazinga-Bushabwanyama.

été remplacées par celles adaptées à des milieux plus ouverts et plus xériques. Les séries des trois régions fouillées par l'U.P.E (Nkondo-Kaiso, Kisegi-Nyabusosi et Kazinga) peuvent être corrélées les unes aux autres. Elles ont livré la très grande majorité du matériel fossile, et notamment des *Synodontis*. Finalement, l'âge des fossiles livrés s'échelonne de 13Ma jusqu'à l'actuel. Ils ont été étudiés par Van Neer (1994).

Des fossiles de *Synodontis* sont présents tout le long de la série avec, comme pour les autres taxons, un maximum d'abondance dans la formation de Nkondo (6-5Ma). Sur la base de l'aspect des tubercules sur le bord externe des épines pectorales et de la morphologie des cleithra, Van Neer (1994) propose la présence d'au moins deux espèces de *Synodontis*. Sur les neurocrânes, l'absence de fenêtre temporale est remarquée. Finalement, Van Neer (1994) conclut à l'affinité de la majorité des restes avec *S. schall* et, pour un type de cleithrum avec *S. frontosus*. D'autres poisson-chats sont décrits dans la séquence, notamment des Bagridae et des Clariidae. Les représentants de six autres ordres d'actinoptérygien et des dipneustes sont représentés. L'affinité zaïroise marquée par les faunes terrestre n'est pas évidente pour l'ichtyofaune et Van Neer (1994) discute l'affinité de l'ichtyofaune fossile avec celle de la province Nilo-Soudanaise actuelle. Cette affinité est soutenue par la présence de *Gymnarchus* et *Hyperopisus* (deux mormyriiformes) dans le site fossile alors qu'ils sont actuellement absents du bassin du Congo. Aucun genre ou aucune famille endémique du Congo n'est présent dans la séquence fossilifère du lac Albert.

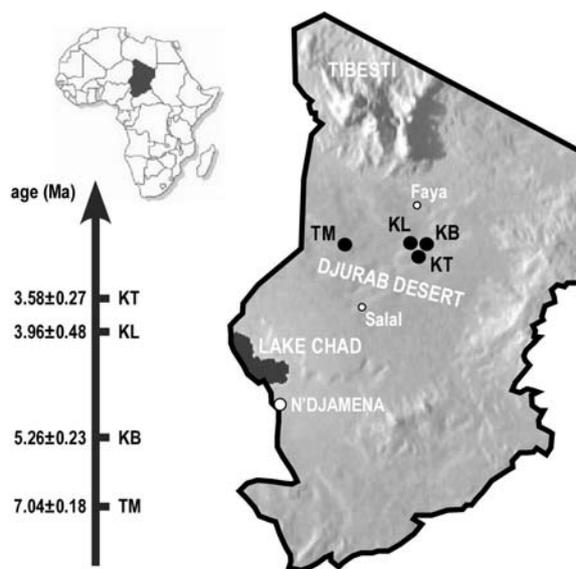
L'étude des faunes de poissons a contribué à l'élaboration d'un modèle d'évolution du bassin comprenant trois phases majeures. Dans un premier temps, durant la phase pré-Obweruka (13-9Ma), le bassin est une dépression peu profonde traversée par des fleuves éphémères. L'abondance des spécimens de poisson est alors faible. Van Neer (1994) note que le characiforme fossile *Sindacharax lepersonnei* est présent à ce stade seulement alors qu'on le retrouve dans des niveaux plus jeunes à Shungura, en Ethiopie, entre 3,4-1,8Ma. Vient ensuite la phase Obweruka (9-2,6Ma) où le lac de graben s'installe durablement et la richesse spécifique augmente. C'est durant cette phase que les restes de *Synodontis* sont les mieux représentés. Vers 2,3Ma (phase post-Obweruka) le lac est coupé en deux, la richesse spécifique diminue et de nouveaux taxons, *Barbus* par exemple, apparaissent. Les Clariidae deviennent abondant et semblent remplacer le claroteid *Chrysichthys*.

Le site de Sinda-Mohari a livré de nombreux restes de poissons (Greenwood & Howes, 1975). Les *Synodontis* sont signalés dans le Miocène inférieur du Sinda-Mohari mais peu abondants. Leur représentation augmente très sensiblement dans le Pléistocène où seules des épines attestent leur présence. Du point de vue de l'assemblage, ce site est caractérisé par l'absence de clariidés pourtant représentés dans tous les autres sites africains. Greenwood & Howes avaient fait l'hypothèse que les clariidés n'avaient pas atteint les basses latitudes à cette époque. Cela a depuis été démenti par la découverte de nombreux clariidés sur des sites voisins et aux mêmes époques (Van Neer, 1994).

L'aire du Haut Semliki est située à proximité du lac Edouard. Elle comporte deux unités principales, les couches inférieures et supérieures de Lusso. Elle est datée aux alentours de 2-3Ma (Pickford *et al.*, 1993). 223 éléments attribués à des *Synodontis* ont été collectés (Stewart, 1990), parmi eux sept épines pectorales, deux épines dorsales et des dents. Le détail du reste du matériel n'est pas fourni. En plus des *Synodontis*, onze autres genres ont été retrouvés dans les couches de Lusso. Ils appartiennent aux différentes familles habituelles des eaux Nilo-Soudanaises. Des couches les plus anciennes, seuls les deux cypriniformes *Labeo* et *Barbus* habitent aujourd'hui le lac Edouard. L'ancienne ichthyofaune a été renouvelé au moins dans sa presque totalité. Cela reflète la sévérité des variations climatiques et des bouleversements géologiques subis par le lac. Les characiformes sont exceptionnellement dominants dans les couches inférieures. Plus particulièrement, pour Stewart (1990) des affinités sont trouvées avec le site de Wadi-Natron (Greenwood, 1972) en Egypte et avec Koobi Fora (Schwartz, 1983) à l'Est du Turkana.

## L'Afrique Centrale : Tchad

Depuis 1994, la mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne a mené de nombreuses expéditions dans le désert du Djourab, au Nord du Tchad. Quatre aires fossilifères du Miocène supérieur et du Pliocène ont été mises au jour. La plus ancienne, Toros-Menalla, est située à l'Ouest du désert du Djourab tandis que les trois autres, Kossom Bougoudi, Kollé et Koro-Toro, sont situées à l'Est (Fig. 10). Les séries correspondent à des dépôts fluvio-lacustres organisés en séquences transgressives débutant par des niveaux éoliens, suivis d'intercalations argilo-sableuses fossilifères et couvertes par des



**Figure 10.** Localisation des sites néogènes tchadiens, et leur âge (Lebatard *et al.*, 2008).

diatomites lacustres (Schuster, 2002 ; Vignaud *et al.*, 2002). Ces séquences sont interprétées comme l'enregistrement de variations du niveau du lac, lors de phases successives de type « méga-lac » de paléo-lacs Tchad (ibid.). Les restes ichthyologiques sont essentiellement collectés dans les intercalations argilo-sableuses, associés au reste de la faune de vertébrés, mais aussi pour quelques plus rares spécimens dans les diatomites. Ils sont en cours d'étude à l'IPHEP (O. Otero et A. Pinton). Les quatre aires fossilifères sont datées par radiochronologie (cosmo-nucléides) à 7.04±0.18Ma pour Toros-Menalla, 5.26±0.23 Ma pour Kossom-Bougoudi, 3.96±0.48 Ma pour Kollé et 3.58±0.27 Ma pour Koro Toro (Lebatard *et al.* 2008).

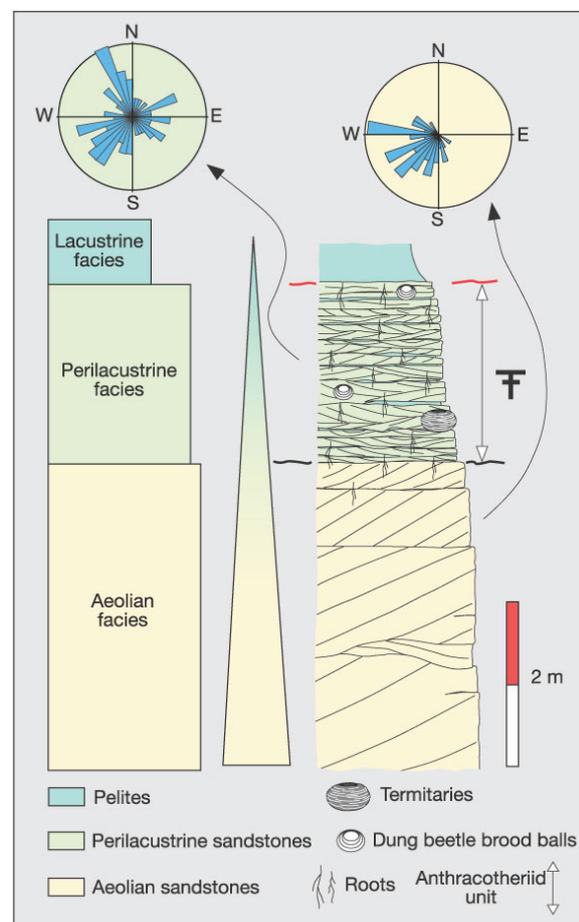
C'est dans le Miocène de Toros-Menalla, que la faune et en particulier l'ichtyofaune sont les plus abondantes. Ce sont aussi les sites de cette aire qui ont livré, et de loin, la plus grande quantité de matériel de *Synodontis* et la plus grande diversité de formes. Des trois aires restantes, seules Kossom Bougoudi et Kollé ont livré des restes de *Synodontis*. L'ensemble de ce matériel a été étudié (Chapitre 3).

Les principales caractéristiques des sites à *Synodontis* du Tchad sont présentées, en insistant sur Toros-Menalla du fait de la richesse en *Synodontis* et de la diversité des assemblages aquatiques observée selon les sites.

### Toros-Menalla, Ouest du Djourab

Une description sédimentologique et paléontologique synthétique de Toros-Menalla (TM) et plus particulièrement de son site 266 est conduite dans Vignaud *et al.* (2002) : c'est le site qui a livré *Sahelanthropus tchadensis*, le patriarche de l'humanité. La séquence sédimentaire type de Toros-Menalla est principalement constituée par des dépôts éoliens à sa base, puis par des niveaux périlacustres et lacustres (Fig. 11 ; Vignaud *et al.*, 2002). Des pieds de dunes fossiles sont préservés à la base de la séquence marquant l'existence d'un premier épisode désertique franc dans le sud du Sahara dès le Miocène supérieur (Schuster *et al.*, 2006). La faune de mammifères incluant le *Sahelanthropus* et les autres vertébrés sont associés dans « l'Unité à Anthracotheridae ». La découverte des anthracothères marqueurs dans l'aire de Toros-Menalla nous permet de placer un site dans cette Unité.

L'assemblage faunique terrestre de TM266 reflète une mosaïque d'habitats intégrant une composante ouverte de prairie et de plaines d'inondations et une composante boisée d'arbres et d'arbustes (Lefur *et al.*, in press). La composante aquatique comprend plus de vingt taxons de poissons d'eau douce. L'assemblage ichthyologique de TM266 atteste l'existence d'eaux relativement profondes et bien oxygénées (présence de la perche du Nil et de gros poissons-tigres) et d'eaux marginales mais dans une bien moindre mesure (présence de rares polyptères et gymnarches). L'ensemble est interprété



**Figure 11.** Log synthétique de TM 266 et son interprétation séquentielle (Vignaud *et al.* 2002).

comme résultant de l'inondation d'une plaine en bordure de ces deux environnements aquatiques (Otero *et al.*, soumis 1). En revanche, d'autres sites ont livré des assemblages ichtyologiques typiques d'autres environnements aquatiques. Parmi ceux où les *Synodontis* sont abondants, les sites de TM90 et TM254 sont particulièrement bien documentés. L'assemblage du premier correspond à celui d'un marécage. Plusieurs squelettes sont trouvés connectés, comme celui d'un polyptère entier (Otero *et al.*, 2006) ou encore d'une tête d'un poisson chat clariidé. La présence très largement majoritaire de ces deux poissons appuie aussi l'hypothèse d'un environnement d'eau calme possiblement mal oxygénées à TM90. Au contraire, à TM254, l'assemblage n'est pas dominé par une ou quelques espèces en particulier et la diversité est très élevée, associant entre autres de nombreux characiformes alestinés. Les restes fossiles appartiennent généralement à des individus de petite taille. Cet assemblage est interprété comme correspondant à des eaux marginales largement connectées à un corps d'eau majeur, que ce soit des eaux de bordure de lac, celles d'un cours d'eau, ou encore d'un lit mineur.

Tous les taxons décrits à Toros-Menalla sont présents dans le lac Tchad actuel excepté le genre de characiforme éteint *Sindacharax* qui est distribué dans le Mio-Pliocène nilo-soudanais, ainsi que *Auchenoglanis soye* (Otero *et al.*, 2007) et *Semlikiichthys darsao* (Otero *et al.* 2008). En fait, la comparaison de l'ichtyofaune de Toros-Ménalla avec celles des sites contemporains de l'Est (notamment d'Egypte et du Kenya) et du Nord (Sahabi en Libye) indique un endémisme par rapport aux premières et des liens forts avec les secondes (Otero *et al.*, soumis 2 ; Otero pers. com.). Cet endémisme est également marqué sur les faunes terrestres. En effet, plusieurs taxons nouveaux ont été décrits à Toros-Menalla, incluant entre autres un genre de Giraffidae (Likius *et al.*, 2007), une espèce de lagomorphe (Lopez-Martinez *et al.*, 2007), une espèce d'Hippopotamidae (Boisserie *et al.*, 2005) et de nombreux carnivores (Peigné *et al.*, 2008). Et par ailleurs, comme déjà évoqué, une bioprovince à anthracothères est mise en évidence entre le Tchad et la Libye à cette époque (Lihoreau, *et al.*, 2006).

Les *Synodontis* sont bien représentés à Toros-Menalla, en particulier dans une quinzaine de sites, par des restes isolés (e.g. cleithra, épines, frontaux, plaques nucales) mais aussi par quelques crânes sub-complets. Leur étude est conduite Chapitre 3, et ceux de TM266 sont en cours de publication (Otero *et al.*, soumis 1).

### **Kossom Bougoudi et Kollé, Est du Djourab**

Les sites de Kossom Bougoudi (daté à  $5.26 \pm 0.23$  Ma) ont livré un assemblage de vertébrés riche et diversifié (Brunet *et al.*, 2000). L'ichtyofaune n'a pas fait l'objet que d'une étude préliminaire globale. Les deux neurocrânes de *Synodontis* sont les premières pièces à être étudiées précisément. On remarque, au premier ordre leur grande taille. Cette caractéristique a été observée sur les poissons d'Afrique de l'Est provenant de sites contemporains (Stewart, 2003b).

Un seul des deux neurocrânes de *Synodontis* de Kossom Bougoudi montre des caractères diagnostiques. Il est étudié en détail (Chapitre 3).

Comparé à ceux de l'association précédente, les mammifères de Kollé (daté  $3,96\pm 0,48$  Ma) montrent une relative indépendance au milieu aquatique (Brunet *et al.* 1998). Les hippopotames présents sont plutôt affines de milieux forestiers. Selon ces auteurs, certains mammifères (éléphants, cochons, girafes) auraient un habitat boisé tandis que d'autres (rhinocéros, chevaux et kobs) seraient plutôt inféodés à des milieux plus ouverts. La composante aquatique de l'environnement est peu représentée (un crocodile) en dehors de l'ichtyofaune. Effectivement, la diversité de l'assemblage ichthyologique est importante considérant le nombre de restes fossiles collectés (Otero *et al.*, soumis 3). Les *Synodontis* étaient bien présents à Kollé comme l'indique la présence de leurs dents en forme de S typique qui sont décrites dans Otero *et al.* (soumis 3).

La comparaison des environnements des deux sites (analyse des isotopes stables du carbone des dents de mammifères ; et des types écologiques représentés) montre une ouverture du milieu entre KB et KL : on observe une augmentation des plantes en C4 et corrélativement la faune terrestre voit l'expansion des brouteurs (Zazzo *et al.*, 2000).

L'absence de *Synodontis* à Koro-Toro (KT,  $3,58\pm 0,27$  Ma), le plus jeune des sites tchadiens, est à relier à la faible quantité de matériel ichthyologique collecté dans les sites de cette aire fossilifère. Effectivement, les *Synodontis* sont rarement trouvés seuls mais généralement lorsqu'une ichthyofaune assez diverse est associée.

Si les ichthyofaunes du Pliocène tchadien renseignent peu sur les environnements aquatiques des sites (trop peu de données disponibles), l'occurrence de certains taxons peut renseigner sur les relations avec les bassins voisins. Effectivement la présence avérée d'un Ariidae d'eau douce dans les trois sites pliocènes indiquent des relations hydrographiques entre le Tchad et le Niger pendant plusieurs millions d'années (Otero *et al.*, soumis 3).

---

## Références

- Arambourg, C. (1947) Contribution à l'étude géologique et paléontologique du Bassin du lac Rodolphe et de la Basse Vallée de l'Omo. Deuxième partie. Paléontologie. In: *Mission scientifique de l'Omo. 1932-33. Tome I. Géologie-Anthropologie*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, **3**, 229-562.
- Arambourg, C. & Coppens, Y. (1967) Sur la découverte, dans le Pleistocène inférieur de la vallée de l'Omo (Ethiopie), d'une mandibule d'Australopithécien. *Compte Rendu d'Académie Scientifique de Paris*, **8**, 589-590.
- Black, C.C. (1972) A new species of *Merycopotamus* (Artiodactyla: Anthracotheriidae) from the late Miocene of Tunisia. *Notes du Service Géologique de Tunis*, **37**, 5-39.
- Blanc, M. (1954) La repartition des poissons d'eau douce Africains. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique noire*, **16**, 599-628.
- Bleeker, P. (1862-1863) *Atlas Ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises, Publié sous les Auspices du Gouvernement Colonial Néerlandais. Tome II. — Siluroïdes, Chacoïdes et Hétérobrancoïdes*, Amsterdam, 112 pp., pls. 49-101.
- Boaz, N.T. (1987a) Taphonomy and Paleoecology at the Pliocene Site of Sahabi, Libya. *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*, **24**, 337-348.
- Boaz, N.T. (1987b) Introduction. *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*, 13-23.
- Boisserie, J.R., Andossa, L., Vignaud, P. & Brunet, M. (2005) A new Late Miocene Hippopotamid from Toros-Menalla, Chad. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3):665-673, September 2005.
- Boulenger, G.A. (1905) The distribution of African freshwater fishes. *Report of the Meeting of the British association for the Advancement of Science*, **75**, 412-432.
- Broom, R. (1949) Another new type of fossil ape-man (*Paranthropus crassidens*). *Nature*, **163**, 57.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E. & Pilbeam, D. (1995) The first australopithecine 2 500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, **378**, 273-274.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H.T., MacLatchy, L.M., Mouchelin, G., Sudre, J. & Vignaud, P. (1998) Tchad : découverte d'une faune de mammifères du Pliocène inférieur. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **326**, 153-158
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E. & Pilbeam, D. (1996) *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **322**, 907-913.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., Bocherens, H., Boisserie, J.R., Bonis, L.De., Branger, P., Brunet, A., Coppens, Y., Daams, R., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Fanon, F., Fronty, P., Gayet, M., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Koufos, G., Likius, A., Lopezmartinez, N., Louchart, A., Maclatchi, L., Makaye, H. T., Marandat, B., Mouchelin, G., Mourer-Chauvir, C., Otero, O., Peigné, S., Pelaez Campo-Manes, P., Pilbeam, D., Rage, J. C., De rutter, D., Schuster, M., Sudre J., Tassy, P., Vignaud, P., Viriot L., & Zazzo A. (2000) Discovery of a vertebrate fauna close to the Mio-Pliocene boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **20**, 205-209.

- Brunet, M., Guy, F., Mackaye, H.T., Likius, A., Ahounta, D., Beauvillain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie J.R., Bonis, L.De, Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Einsenman, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce De Leon, M., Rage, J.C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A. & Zollikofer, C. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*. **418**, 145-151.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Lieberman, D.E., Likius, A., Mackaye, H.T., Ponce de Leon, M., Zollikofer, C.P.E. & Vignaud, P. (2005) New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature*, **434**, 752-755.
- Chardon, M. (1968) Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Annales de Musée Royale de l'Afrique Centrale, Serie in 8°, Sciences Zoologiques*, **169**, 1-277.
- Coppens, Y (1983) *Le singe, l'Afrique et l'homme*. Paris, Fayard, 151 pp.
- Cuvier, G. (1816) Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. *Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides* **1**, 1-532.
- Dart, R.A. (1925) *Australopithecus africanus*, the manape of South Africa. *Nature*, **115**, 195-199.
- De Pinna, M.C.C. (1993) *Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi), with a new classification of the order*, Unpublished Ph.D. dissertation, City University of New York, New York.
- De Pinna, M.C.C. (1998) Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): Historical overview and synthesis of hypotheses. In: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, Edipucrs, Porto Alegre, pp. 279-330.
- Diogo, R. (2005) *Morphological evolution, adaptations, homoplasies, constraints and evolutionary trends: catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution*. Science Publishers, Enfield, NH, 491 pp.
- Dubief J. (1953) *Les vents de sable au Sahara français*. Collection CNRS XXXV, Alger (1953), 45-70.
- EI-Shahat, A., Ayyad, S.N. & Abdalla, M.A. (1997) Pliocene Facies and Fossil Contents of Qaret EI-Muluk Formation at Wadi EI-Natrun Depression, Western Desert, Egypt. *Facies* **37**, 211-224.
- Falk, T.M., Teugels, G.G., Abban, E.D., Villwock, W., Renwranz, L. (2003) Phylogeographic patterns in populations of black-chinned tilapia complex (Teleostei, Cichlidae) from coastal areas in West Africa: support for the refuge zone theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **27**, 81-92
- Ferraris, C.J. Jr. (1988) *The Auchenipteridae: Putative Monophyly and Systematics, with a Classification of the Neotropical Doradoid Catfishes (Ostariophysi, Siluriformes)*. Unpublished Ph.D. Dissertation, City University of New York, New York.
- Ferraris, C.J. (2007) Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa* **1418**, 1-628.

- Fourtau R. (1920) Géographie et Géologie générale. *Contribution à l'étude des vertébrés miocènes de l'Égypte* (ed. by R. Fourtau), pp. 1-7. Government Press.
- Gaudant, J. (1987) A preliminary report on the osteichthyan fish-fauna from the Upper Neogene of Sahabi, Libya. In: *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi* (eds N.T. Boaz, A. El-Arnauti, A.W. Gaziry, J. de Heinzelin and D.D. Boaz). A.R. Liss, New York, pp. 91-99.
- Greenwood, P.H. (1951) Fish remains from Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province. *Kenya Annals and Magazine of Natural History* **12**, 1192-1201.
- Greenwood, P.H. (1972) New fish fossils from the Pliocene of Wadi Natrum, Egypt. *Journal of Zoology*, **168**, 503-519.
- Greenwood, P.H. (1973) Fish fossils from the Late Miocene of Tunisia. *Notes de Service Géologique de Tunis* **37**, 41-72.
- Greenwood, P.H. (1983). The zoogeography of african freshwater fishes: bioaccountancy or biogeography?. In: Sims, R.W., Price, J.H., Whalley, P.E.S. (Eds.), *Evolution Time and Space: The Emergence of the Biosphere*, Systematic Association, **23**(7), 179-199.
- Greenwood, P.H. & Howes, G.J. (1975) Neogene fossil fishes from the Lake Albert-Lake Edward rift (Congo). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* **26**, 72-127.
- Griffin, D.L. (2002) Aridity and humidity: two aspects of the Late Miocene climate of North Africa and the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **182**(1-2), 65-91.
- Hamilton, A.C., (1982) *Environmental History of East Africa. A Study of the Quaternary*. Academic Press, London.
- Hardman, M. (2005) The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Otophysi: Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **37**, 700-720.
- Johanson, D.C., White, T.D. & Coppens, Y. (1978) A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. *Kirtlandia*, **28**, 1-14.
- Lebatard, A.E., Bourlès D.L., Durringer P., Jolivet M., Braucher R., Carcaillet J., Schuster M., Arnaud N., Monié P., Lihoreau F., Likius A., Mackaye H.T., Vignaud P. & Brunet M. (2008) Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 3226-3231.
- Leakey, L.S.B., Tobias, P.V. & Napier, J.R. (1964) A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature*, **202**, 7-9.
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., Bernor, R.L., Harris, J.M., Cerling, T.E., Stewart, K.M., Storrs, G.W., Walker, A., Werdelin, L. and Winkler, A.J. (1996) Lothagam: a record of faunal change in the Late Miocene of East Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**, 556-570.
- Lefur, S., Fara, E., Mackaye H.T., Vignaud, P. & Brunet, M. (in press, 2008) The mammal assemblage of the Hominid site TM266 (Late Miocene, Chad basin): ecological structure and palaeoenvironmental implications. *Naturwissenschaften*.
- Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, T., Stiassny M.L.J., Tedesco, T.A. (2008) Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 545-567.

- Lihoreau, F., Boisserie, J.-R., Viriot, L., Coppens, Y., Likius, A., Mackaye, H.T., Tafforeau, P., Vignaud, P. & Brunet, M. (2006) Evidence for a Late Miocene Chad-Libyan bioprovince: possible new dispersal ability for early Chadian Hominid. *Proc. N. Acad. Sc., USA*, **103** (23), 8763-8767.
- Likius, A., Vignaud, P. & Brunet, M. (2007) Une Nouvelle espèce du genre *Bohlinia* (Mammalia, Giraffidae) du Miocène supérieur de Toros-Menalla, Tchad. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **6**, 211-220.
- Linnaeus, C. (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Holmiae, 824 pp.
- Lopez-Martinez N., Andossa, L., Mackaye, H.T., Vignaud, P. & Brunet, M. (2007) A new Lagomorph from the late miocene of Chad (Central Africa). *Revista Española de Paleontología*, **22**, 1-20.
- Lundberg, J.G. (1993). African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm. In: Goldblatt, P. (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, CT, pp. 156-199.
- Mannai-Taye, B. & Otero, O. (2005) Un nouveau gisement miocène à ichthyofaune au Sud de la Chaîne des Chotts (Tunisie Méridionale), paléoenvironnement et paléobiogéographie. *Comptes-rendus Palévol*, **2005**, 405-412.
- Mayr, E. & O'Hara, R.J. (1986) The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, **40**, 55-67.
- Miller, E.R. (1999) Faunal correlation of Wadi Moghara, Egypt: implications for the age of *Prohylobates tandyi*. *Journal of Human Evolution*, **36**, 519-533.
- Mo, T. (1991) *Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) with a hypothesis of siluroid phylogeny (Theses Zoologicae, 17)*, Koeltz, Koenigstein, 216 pp.
- Otero, O., Likius, A., Vignaud, P. & Brunet, M. (2006) A new polypterid fish: *Polypterus faraou* sp. nov. (Cladistia, Polypteriformes) from the Late Miocene, Toros Menalla, Chad. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2006, **146**, 227-237.
- Otero, O., Likius, A., Vignaud, P. & Brunet, M. (2007) A new Claroteid Catfish (Siluriformes) from the Upper Miocene of Toros-Menalla, Late Miocene, Chad: *Auchenoglanis soye* sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 285-294.
- Otero, O., Likius, A., Vignaud, P. & Brunet, M. (2008) A new *Semlikiichthys* species, *S. darsao* sp. nov. (Teleostei, Perciformes), west to the rift (Late Miocene, Toros Menalla, Chad). *Palaeontology in press*.
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H.T., Likius, A., Vignaud, P., & Brunet, M. (soumis 1) The fish assemblage associated with the Late Miocene Chadian hominid (site TM266, Toros-Menalla, Western Djurab), and its palaeoenvironmental significance.
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H.T., Likius, A., Vignaud, P., & Brunet, M. (soumis 2) Fishes and the palaeogeography of the African drainage basins: first data to document the relationships between Chad and neighbour basins through the Mio-Pliocene times
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H.T., Likius, A., Vignaud, P., & Brunet, M. (soumis 3) First description of a Pliocene ichthyofauna from Central Africa (site KL2, Kollé area, Eastern Djurab, Chad): what do we learn?

- Paugy D. & Roberts T.R. (1994) Mochokidae. In C. Lévêque, D. Paugy & Teugels G.G. (Eds) *Faunes des poissons d'eau douce et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest 2*. Editions de l'ORSTOM : 500-563.
- Peigné, S., Bonis, L. de, Andossa, L., Mackaye, H.T., Vignaud, P., & Brunet, M. (2008) Late Miocene Carnivora from Chad : Lutrinae (Mustelidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **152**, 793-846.
- Pickford, M., Senut, B. and Hadoto, D. (1993) Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley Uganda-Zaire. *Centre International Pour la Formation et les Echanges Géologiques* **1993/24**, 1-180.
- Pinton, A., Agnès, J.F., Paugy, D. & Otero, O. (à soumettre) Phylobiogeography of the widespread genus *Synodontis* (Teleostei, Siluriformes): a scenario for evolution of the African hydrographical network since 40 Millions of years. *Journal of Biogeography*.
- Pinton, A. & Otero, O. (soumis) Bony anatomy of the eleven Chadian living species of the catfish genus *Synodontis* (Siluriformes, Mochokidae). *Systematics and Biodiversity*.
- Pinton, A., Fara, E. & Otero, O. (2006) Spine anatomy reveals the diversity of catfish through time: a case study of the genus *Synodontis* (Ostariophysi, Siluriformes). *Naturewissenschaften*, 2006, **93**(1), 22-26.
- Poll, M. (1957) *Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique*, Série in-8°, n°54. Sciences Zoologiques. Annales du Musée royal de l'Afrique Centrale.
- Poll, M. (1971) Révision des *Synodontis* Africains (Famille Mochocidae). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Series in 8°, Sciences Zoologiques*, **191**, 1-497.
- Priem, R. (1914) Sur les poissons fossiles et, en particulier, des Siluridés du Tertiaire supérieur et des couches récentes d'Afrique. *Mémoires de la Société Géologique de France* **21**, 5-13.
- Priem, R. (1920) Poissons fossiles du Miocène d'Egypte (Burdigalien de Moghara, "Désert lybique"). *Contribution à l'étude des vertébrés miocènes de l'Egypte* (ed. by R. Fourtau), pp. 8-15. Government Press.
- Schuster, M. (2002) *Sédimentologie et paléocéologie des séries à vertébrés du paléolac Tchad depuis le Miocène supérieur*. PhD thesis, University of Strasbourg, 152 p. Unpublished.
- Schuster, M., Durringer, P., Ghienne, J.F., Vignaud, P., Mackaye, H.T., Likius, A. & Brunet, M. (2006) The Age of the Sahara Desert. *Science*, **311**, 821.
- Schwartz, H.L. (1983) *Paleoecology of Late Cenozoic Fishes from the Turkana Basin, Northern Kenya*. PhD Thesis, University of California-Santa Cruz, Santa Cruz, USA.
- Stewart, K.M. (1990) Fossil fish from the Upper Semliki. *Virginia Museum of Natural History Memoires* **1**, 141-162.
- Stewart, K.M. (2003a) Fossils fish remains from Mio-Pliocene deposits at Lothagam, Kenya. In: Leakey MG and Harris JH (eds) Lothagam, the dawn of humanity in Eastern Africa. Columbia University Press, New York, pp 76-11.
- Stewart, K.M. (2003b) Fossils fish remains from the Pliocene Kanapoi site, Kenya. In: Harris, J. M. & Leakey, M.G. (Eds): Geology and vertebrate paleontology of the Early Pliocene site of Kanapoi, Northern Kenya, *Contr. Sc.*, **49**, 21-38.

- Stewart, K.M. & Murray, A.M. (2008) Fish remains from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Omo River basin, Ethiopia. *Geobios*, **41**, 283-295.
- Stromer, E. (1914) Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 4. Fische: Dipnoi, *Protopterus*. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **66**, 420-425.
- Sullivan, J.P., Lundberg, J.G. & Hardman, M. (2006) A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 636-662.
- Taverne, L. & Aloulou-Triki, A. (1974) Étude anatomique, myologique et ostéologique du genre *Synodontis* Cuvier (Pisces: Siluriformes, Mochocidae). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Series in 8<sup>o</sup>, Sciences Zoologiques*, **210**.
- Thys van der Audenaerde, D.F.E. (1966) Les Tilapias (Pisces, Cichlidae) du Sud-Cameroun et du Gabon. *Annales du Musée royale d'Afrique Centrale*, **153**, 1-98.
- Vigliotta, T. (2008) *A phylogenetic study of the Mochokidae (Teleostei, Siluriformes)*. Unpublished Master's Thesis, Cornell University, pp 221.
- Van Couvering, J.A.H. (1977) Early records of freshwater fishes in Africa. *Copeia* **1977**, 163-166.
- Van Couvering, J.A.H. (1982) *Fossil Cichlid Fish of Africa*. Special Papers in Palaeontology 29. Palaeontological Association, London.
- Van Neer, W. (1994) Cenozoic fish fossils from the Albertine Rift Valley in Uganda. In: *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Congo, Vol. II: Palaeobiology* (eds B. Senut and M. Pickford). Centre International pour la Formation et les Echanges Géologiques, Orleans, pp. 89-127.
- Vignaud P., Durringer P., Mackaye H.T., Likies A., Blondel C., Boisserie J-R., de Bonis L., Eisenmann V., Etienne M.E., Geraads D., Guy F., Lehmann T., Lihoreau F., Lopez-Martinez N., Mourer-Chauviré C., Otero O., Rage J-C., Schuster M., Viriot L., Zazzo A. & Brunet M. (2002) Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, **418**, 152-155.
- Weiler, W. (1926) Die mittel-und obereozäne Fischfauna Ägyptens mit besonderer Berücksichtigung der Teleostomi. *Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **1**, 1-57.
- Zazzo, A., Bocherens, H., Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., Mackaye, H.T., Vignaud, P., & Mariotti, A. (2000) Herbivore paleodiet and paleoenvironmental changes in Chad during the Pliocene using stable isotope ratios of tooth enamel carbonate. *Paleobiology*, **26**, 294-309.

Article submitted to *Systematics and Biodiversity*

**Bony anatomy of the eleven Chadian living species of the catfish genus *Synodontis* (Siluriformes, Mochokidae)**

**Aurélie Pinton\* and Olga Otero**

Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine; CNRS UMR 6046; Faculté des Sciences fondamentales et appliquées; Université Poitiers; 40 av. du Recteur Pineau; F- 86 022 Poitiers cedex., [olga.otero@univ-poitiers.fr](mailto:olga.otero@univ-poitiers.fr).

\* corresponding author : [aurelie.pinton@etu.univ-poitiers.fr](mailto:aurelie.pinton@etu.univ-poitiers.fr)

**Running head: Anatomy of Chadian *Synodontis* fish**

## **Abstract**

The genus *Synodontis* (Siluriformes, Mochokidae) counts about 120 species and is exclusive to the freshwater of Africa except Maghreb and Cape Province. Its fossil record covers the last 20Myr and spread out the modern distribution within continental Africa. Most of the *Synodontis* fossils are found disarticulated. The identification of the fossils at a specific level is so far impossible, lacking osteological study on the genus species. Here, we propose the study of the osteology of the eleven *Synodontis* species that inhabit the Chadian basin today, with the aim of describing the bony anatomy of each nominal species and of estimating the bony morphological variability existing in the genus within and between the species. Among the over one hundred species of *Synodontis*, we chose to focus on the Chadian ones. The entire skeleton is described, bone by bone. We insist on the bones that provide accurate systematic information and are preserved well in the fossil. Together with qualitative characters, we establish quantitative characters on their shape, using linear measurements transformed in log shape ratios and variables and angular measurements (61 variables). The bones concerned are the mesethmoid, the lateral ethmoid, the frontal, the parieto-supraoccipital, the cleithrum, the pectoral spine, the anterior nuchal plate and the dorsal spine. As a first result, the Chadian *Synodontis* species can be recognized on the basis of their bony characters. As a second one, we are also able to attribute isolated bones to nominative species or to a group of species, which was the aim of this study. Moreover, we also conclude that no osteological character allows us to separate the genera *Hemisynodontis* and *Brachysynodontis* from *Synodontis*.

## **Key words**

*Synodontis*, Chad, Africa, bony anatomy, identification of species.

## Introduction

The genus *Synodontis* (Cuvier, 1816) belongs to the catfish family Mochokidae. With about 120 species exclusive to the freshwater of Africa except Maghreb and Cape Province, it is the most diversified genus of all African catfish. *Synodontis* species are widely distributed in all hydrographic basins except in Maghreb and South Africa (Poll, 1971). Some living species are restricted to a single stream; whereas others are present in several drainage basins (Poll, 1971). The fossil record of *Synodontis* extends from the Early Miocene (ca. 20 Ma) to the Recent. However, a vast majority of the fossil specimens are identified at the familial or generic level only. So far, fossil remains have been reported in East and Central Africa, and also in Maghreb (Priem, 1920; Greenwood, 1951, 1972, 1973; Greenwood and Howes, 1975; Van Couvering, 1977; Schwartz, 1983, Stewart, 1990, 2003a, b; Van Neer, 1992, 1994; Vignaud *et al.*, 2002). From the modern distribution of the species in these different basins and the large fossil record of the genus in continental Africa we deduce that the genus study is of first interest to reconstruct the paleobiogeography of African drainage basins during the Neogene times. But, in this perspective, the identification of fossil *Synodontis* at a specific level is essential.

Most of the fossil fish from continental deposits are found disarticulated, with the exception of some lake and swamp deposits. In the case of *Synodontis*, partial neurocrania or connected skulls are known but are very scarce, and most of its fossil record is constituted by isolated bones, notably by the most robust one that preserve better. They are notably the mesethmoid, the frontals, the parieto-supraoccipitals, the cleithra, the pectoral spine, the nuchal shield bones, and the dorsal spine. The only existing osteological description of *Synodontis* fish is the study by Taverne and Aloulou-Triki (1974), who only considered common features of the different species to define the genus. Studies on soft characters including meristematic ones (fins), also on the body of the pectoral spine and on the humeral plate of the *Synodontis* species was carried out by Poll (1971) and Paugy and Roberts (1992). Also, no osteological study allows the attribution of fossils and particularly these isolated bones to species or to recognise new taxa. However, together with the diversity of shapes observed between the fossils, a preliminary study (Pinton *et al.*, 2006) suggests that on the basis of qualitative and quantitative characters the isolated bones might be attributed at a specific level.

Here, we propose the study of the osteology of the eleven *Synodontis* species that inhabit the Chadian basin today, with the aim of describing the bony anatomy of each nominal species and estimating the bony morphological variability existing in the genus within and between the species. Of among the over one hundred species of *Synodontis*, we chose to focus on the Chadian ones, first because there is a need to describe the numerous Chadian fossils, notably yielded in the Late Miocene area of Toros-Menalla (Vignaud *et al.* 2002), and second because most of these species are largely distributed in the whole Nilo-Sudan province which concentrate most of the *Synodontis* fossil record. They represent a third of the *Synodontis* diversity in the province.

The entire skeleton is described, bone by bone. We insist on the elements that provide accurate systematic information, and also on the bones that are preserved well in the fossil, to extract as much of the diagnostic information as possible that might be contained in an isolated fossil bone. When pertinent, we established quantitative characters on the shape that complement the qualitative observations made. We also gave great importance to the illustration of the characters observed. This descriptive anatomical work constitutes a necessary support for further developments concerning the group. It will notably offer new perspectives, in defining the past diversity of the group, and then would participate to rebuilding its past history. Moreover, it may be a good tool for archaeozoologist in Africa for identifying their material. Finally, it provides direct data to invalidate the two monotypic genera erected by Poll (1971), who separates *Hemisynodontis membranaceus* and *Brachysynodontis batensoda* from the other *Synodontis* species.

## Material and method

The material belongs to the eleven *Synodontis* species cited in the country of Chad by different authors. They are: *S. ocellifer*, *S. schall*, *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. eupterus* and *S. filamentosus*, *S. sorex*, *S. batensoda* and *S. membranaceus*, *S. clarias*. The species *S. frontosus* was not included because its presence is highly doubtful (Poll, 1971; Paugy, com. pers.). For each species, the specimens have been sampled at least in the Chadian basin and possibly in Niger basin, except for *S. ocellifer* which inhabits the Niger basin only, which overlap into Chad territory (the list of the studied material is found in Annex 1).

The fresh specimens have been prepared as dry skeletons either by boiling or letting them being decomposed naturally. In the latter case, the bony elements are not in connection and we exclude the specimen from meristematic counts. Observations are conducted under a stereomicroscope. Linear measurements are taken by using a digital calliper or on stereomicroscope photographs, except for the cleithra, on which studies were performed on a Gateway 2000 computer using the free UTHSCSA ImageTool program (developed at the University of Texas Health Science Center at San Antonio, Texas and available from the Internet by anonymous FTP from <ftp://maxrad6.uthscsa.edu>).

Differences in the shape between the bones of different *Synodontis* species are assessed by both qualitative and quantitative variations. For quantitative differences, we use log-shape-ratios following Mosimann's method (1970), so that the size effect is removed on each observation on an individual basis, using a calculated index for the individual size. This index is the geometric mean which is the  $n^{\text{th}}$  root of the product of the  $n$  variables. The procedure is applied on log transformed data because of size heterogeneity among the group. Finally, each individual is adjusted for size by taking the

difference of each log variable with log size, which is the log-shape-ratio. We used an analysis of variance (ANOVA) with Tukey's post hoc test for Honestly Significant Differences (HSD). The statistical analysis was run with the CCS: STATISTICA package to test the significance of the variable values between the species. We use a significant level at  $P < .05$ . Finally, we calculated a Euclidean distance matrix based on 46 linear measurements to discuss the head morphological resemblance between the species through an ACP analysis.

## **Osteological anatomy of modern Chadian *Synodontis* species**

### **General features of the neurocranium (Fig. 1)**

According to Mo (1991), the neurocranium is characterised by a mesethmoid which is anteriorly thickened and round or convex and a reduced epioccipital (Mo, 1991). Moreover, there is no extrascapula; the parieto-supraoccipital is truncated posteriorly where it connects the wide nuchal shield; a single fontanel develops anteriorly along the frontals; and a fenestra opens between the lateral ethmoid and the orbitosphenoid.

### **The mesethmoid (Figs 2-6, Tabl. 1)**

Contrary to the rest of the neurocranial roof, the ethmoid region is dorsally ornamented with ridges instead of tubercles. The mesethmoid constitutes the anterior most part of the skull roof. Posteriorly, it articulates through an interdigitating suture with the two frontals on both lateral sides of the fontanel anterior tip (Fig. 2A, B). Ventrally in its anterior half, the mesethmoid exhibits two wings that develop laterally on both sides of the vomerine surface, and where the maxillary-palatin complex lies (Fig. 2C). Both lateral ethmoids articulate with the mesethmoid along its posterolateral edges and through ventral projections (Fig. 2B, C).

In dorsal view (Fig. 3) the mesethmoid globally displays a quadrangular shape in *S. courteti*, *S. ocellifer*, *S. eupterus* and *S. filamentosus* (Fig. 3D-F), and a trapezoidal shape in all other studied species like *S. clarias*, *S. sorex* and *S. membranaceus* (Fig. 3A-C). Two types of trapezoidal shapes are observed: the anterior edge is the largest in *S. membranaceus* (Fig. 3C) and *S. violaceus*, whereas the anterior edge is the shortest in the remaining species, such as *S. clarias*, *S. sorex* (Fig. 3A, B). Moreover, there is an anterior constriction at about one third of the mesethmoid length in every Chadian *Synodontis* except in all of the *S. clarias* studied (Fig. 3A) and in some *S. schall* specimens. At last, in *S. membranaceus* only, the two anterolateral projections develop on both side of a minute median anterior notch and the lateral wings project frankly lateral to the edge of the roofing bone (Fig. 3C).

In lateral view, the mesethmoid of *S. violaceus*, *S. clarias*, *S. courteti* (Fig. 4B-D), *S. filamentosus* and *S. sorex* exhibits a “nose” due to a more posterior position of the insertion of the lateral wings. Moreover, the ventral surface for the articulation with the lateral ethmoid is either in continuity with the lateral wings (in most of the species, e.g. Fig. 4A, B) or they are separated from each other by a concave free edge in *S. violaceus*, *S. courteti* (Fig. 4C, D) and *S. sorex*.

Ventrally (Fig. 5), there are two anterior facets where the upper jaw ligaments attach. Their shape varies according to the species. In *S. membranaceus*, they are elongated (Fig. 5A), whereas rounded in the other species (e.g. Fig. 5B, C); in *S. violaceus* (Fig. 5C) and *S. filamentosus* only, they fuse medially. Additionally, in *S. sorex* and *S. clarias*, the facets are poorly marked. Posterior to these facets, two depressions develop within a small median fossa (Fig. 5A, B), except in *S. membranaceus* which lacks the depression and the fossa (Fig. 5A). In the specimens of *S. membranaceus* that are larger than 200 mm in standard length, the vomer and the mesethmoid are fused, whereas the head of the vomer is autogenous and sutures the mesethmoid between the two lateral wings in other *Synodontis* fishes. At last, in *S. courteti*, *S. filamentosus* and *S. violaceus*, a stout median process develops posteriorly towards the parasphenoid and supports the anterior part of the body of the vomer (Fig. 5C).

Six linear measurements on the mesethmoid (Fig. 6) transformed into log shape ratios, and one log transformed variable enabled us to distinguish species and/or groups of species (Tabl. 1). The most evident characters are as follow.

The log shape ratios based on the width of the suture with the frontal bones (5) and the width of the lateral wings (3) statistically isolate *S. membranaceus* because its mesethmoid presents a relatively shorter suture line and extended lateral wings. Because of the trapezoidal outline of their mesethmoid (Fig. 3B), *S. membranaceus* and *S. violaceus* share high values of the log transformed variable “width of the anterior edge of the bone (4)/ maximum width of the whole bone (2)”. *S. sorex* and *S. clarias* also are distinguished statistically for this log variable because they exhibit a trapezoidal outline of the mesethmoid with the base corresponding to the posterior edge. Moreover, *S. clarias* was kept apart statistically from the other species by the values of the log shape variables constructed on the width of the anterior edge (4) and on the maximum width of the bone (2), because it displays a relatively wide mesethmoid with a narrow anterior edge.

*S. filamentosus* and *S. courteti* do not differ statistically from each other. They exhibit a long mesethmoid (1) and a fairly short suture with the frontals (5); their lateral wings are not extended laterally (3), whereas the length from the anterior edge of the mesethmoid to the level of the maximum width of the lateral wings is relatively important (6). Moreover, these two species exhibit a nose and a general quadrangular shape of the bone [(4)/(2)].

*S. batensoda* is statistically associated with *S. membranaceus*, *S. filamentosus*, *S. courteti* and *S. violaceus* for the log shape ratio constructed from the maximum length (1), whereas it detaches from them by the log shape ratio constructed from the maximum width (2) in relation with its relatively long and wide mesethmoid.

*S. ocellifer* and *S. schall* resemble each other by the short length of their mesethmoid (1), a large suture with the frontals (5); their lateral wings are fairly extended laterally (3) and the length from the anterior edge of the mesethmoid to the level of the maximum width of the lateral wings is short (6).

The log shape ratio values presented by the dimensions of the mesethmoid of *S. eupterus* fall within the confidence interval of *S. schall* and *S. ocellifer*. *S. nigrita* differs from all of them only by the log shape ratio using the total length of the bone (1).

### The vomer (Figs 7-9)

The vomer is toothless. It globally exhibits an array-like shape (Fig. 7), with a head that lies on the ventral face of the mesethmoid, and a tail that extends backwards onto the parasphenoid. The shape of the head varies depending on the species, with a marked anterior extension in all of the species (Fig. 8c-F), except *S. membranaceus* and *S. batensoda* whose heads are bulky (Fig. 8A, B). The angle formed by the posterior edge of the head and the symmetry plan of the vomer is an acute angle in *S. filamentosus* (Fig. 8F) and *S. violaceus*, an open angle in *S. clarias* and *S. sorex* (Fig. 8D, E) and a right angle in the other species studied (Fig. 8A-C). At last, the dorsal surface of the vomer is straight in most of the species (Fig. 9A), but ventrally bent in only *S. clarias* and *S. sorex* (Fig. 9B, C).

### The lateral ethmoid (Figs 10-13, Tabl. 2)

In its dorsal part, the lateral ethmoid sutures anteriorly with the posterior half of the mesethmoid, and posteriorly it sutures along the frontal ante-orbital edge and is part of to the orbital margin (Fig. 10A, C). It is free of dermal ornamentation in *S. courteti* and in *S. violaceus*. Laterally, the posterior part of the lachrymal, the second infraorbital and the anterior part of the third one lie along the ethmoid margin. Ventrally, the two lateral ethmoids suture the parasphenoid anterior tip at the front, and the lateral flanges of the orbitosphenoid at the back (Fig. 10B, C). The nasal sac is placed at the front of the bone (Fig. 10A) and the olfactory foramen for the nerve I opens frontward at the anterior edge. The articular facet for the palatine is placed ventrally on an anteromesial pillar (Fig. 10B). It is generally wider than long (Fig. 11C, D), except in *S. sorex* and *S. clarias* where it is antero-posteriorly elongated (Fig. 11A, B). Moreover, in the latter two species, the anteromesial pillar that bears this surface projects ventrally. The lateral ethmoid segment of the supraorbital branch of the sensory canal runs in a bony tube that opens dorsally in front of the frontal.

Two linear measurements on the lateral ethmoid allow us to distinguish the lateral ethmoid of the Chadian *Synodontis* species according to their general shape (Fig. 12). Using the log ratio “width of the free posterior edge/ length of the lateral margin”, three groups are distinct (Tabl. 2). *S. courteti* has a short posterior edge and a long lateral margin (Fig. 13A). *S. violaceus* and *S. sorex* exhibit a reduced posterior edge and their lateral margin is extended but less than in *S. courteti* (Fig. 13A-C). The other species gather in a same group due to the relatively large posterior edge and short lateral margin of their lateral ethmoid. Among this group, *S. eupterus* exhibits the wider free posterior edge (Fig. 13F).

### The frontal (Figs 14-17; Tabs 3-5)

Laterally, the frontals connect with the mesethmoid at the front, with the lateral ethmoid and behind the orbit with the sphenotic and with the supraoccipital at the back, through more or less interdigitated sutures (Fig. 14). The sensory canal enters the frontal at its anterior edge. On the roof, at about the middle of the bone, the inter-frontal branch separates and opens near the bony bridge (Fig. 14A). Posteriorly, the canal divides into three branches: one supraoccipital, one sphenotic and one orbital. Depending on the individuals the supraoccipital branch may or may not open in a short pitline (Fig. 14A). Ventrally, the frontal articulates with the orbitosphenoid and the pterosphenoid through a ventromesial crest made of double ventral lamina which borders the sphenotic branch of the sensory canal (Fig. 14B). At last, the two frontals connect medially by a bony bridge and possibly by their dorsal roof posteriorly (Fig. 14A, 15), depending on the extension of the frontal fontanel. The bony bridge is located at about two thirds of the frontal maximal length except in *S. sorex* in which it is placed backward. The other specific characters of the frontals are the frontal fontanel extension and the frontal shape.

The frontal fontanel starts in a notch at the posterior edge of the mesethmoid and separates both frontals from each other either anteriorly or all along their length. Its extension suffers intra- and interspecific variations with three states identified (Fig. 15; Tabl. 3): (1) the frontal fontanel extends all along the frontals and ends in a median notch in the supraoccipital; the frontals connect medially through the bony bridge only (Fig. 15A); (2) the frontal fontanel extends only in front of the bony bridge (Fig. 15B); (3) in an intermediate case, the frontal fontanel extends behind the bony bridge level but the frontals suture posteriorly (Fig. 15C). In the latter case, the fontanel length behind the bony bridge is smaller than 2% of the total length of the frontal in *S. ocellifer*; it is comprised between 2% and 8% in *S. schall*, *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. eupterus* and *S. filamentosus*, and between 8% and 15% in *S. sorex*, *S. batensoda* and *S. membranaceus*, and it exceeds 25% in *S. clarias*.

Depending on the species, the frontal shape varies in its general proportions, notably the antero-posterior position of the orbit, the size of the orbit, and the inter-orbital width of the frontal. It also varies in the direction of the suture line with the sphenotic and with the supraoccipital. Linear and

angular measurements (Fig. 16) were taken to directly compare and thanks to log-shape ratios, the frontal outlines.

To evaluate the position and size of the orbit on the lateral margin of the frontal bone, we compare the ante-orbital length, the orbital length and the post-orbital length with each other (Figs 16A, 17; Tabl. 4). In *S. sorex*, *S. courteti* and *S. violaceus*, the orbit is in a posterior position with an ante-orbital length higher than 40% (Tabl. 4; Fig. 17D-F), whereas it is in a median position in the other species (Fig. A-C, G-I). The orbital edge of the frontal is large in *S. batensoda*, *S. ocellifer*, *S. nigrita*, *S. schall*, *S. eupterus* and even represents half of the total bone length in *S. filamentosus* (Tabl. 4; Fig. 17A-C, I). For the latter two species, this can be related to the large diameter of the eye (more than 24% when compared with the head length) used by Paugy and Roberts (1992) in their identification-key of the Western African species. *S. clarias* and *S. membranaceus* are characterized by close dimensions of the ante-orbital, orbital and post-orbital part of the frontal (Tabl. 4; Fig. 17G-H). The species also differ in the minimum orbital width, and the ante- and postorbital maximum width of the frontal. *S. filamentosus* and *S. batensoda* have a markedly narrow inter-orbital and a deep orbital edge (Fig. 17A-B), whereas the frontal of *S. nigrita* and of *S. clarias* have large inter-orbital and a nearly straight orbital edge (Fig. 17G). These results can be related with those obtained by comparing the inter-orbital distance with the head length and width in the identification key (Paugy and Roberts, 1992). The other species show intermediate width of the bone (Fig. 17C-F), with a straight orbital edge in *S. sorex* and *S. courteti* (Fig. 17D-E). Moreover, the frontal of *S. filamentosus*, *S. batensoda*, *S. ocellifer*, and *S. eupterus* show a small anterior width when compared with the posterior one (Fig. 17A-C, I). The angles drawn by the suture frontal/ sphenotic (Fig. 16B:  $\alpha$ ) and frontal/ supraoccipital (Fig. 16B:  $\beta$ ) with the symmetrical plan of the body respectively vary from 25° to 45° (Tabl. 4; Fig. 17D, H) and from 102° to 133° (Tabl. 4; Fig. 17B, D) in *Synodontis* fishes. For “ $\alpha$ ”, two groups arose (Tabl. 4): it is either acute (mean lower than 30.5°) in *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. filamentosus*, *S. eupterus* and *S. courteti*, or open in the other species (mean upper than 36.5°). The values of “ $\beta$ ” are statistically different between *S. sorex* (higher than 130° in average, Tabl. 4) and the other *Synodontis* species (lower than 120°, Tabl. 4), which corresponds to an anteriormost insertion of the parieto-supraoccipital in between the frontals in *S. sorex*.

Together with the use of their proportion and suture line directions, we propose the use of log shape ratios based on the same linear measurements and some others (Fig. 16) to distinguish the frontals of the Chadian species *Synodontis* (Tabl. 5). This allows the testing of the significance of the groups we formerly differentiated on the frontal proportions. Among others, groups of species can be statistically separated by the values obtained from certain dimensions.

*S. eupterus*, *S. filamentosus* and *S. batensoda* resemble each other by their deep orbit (8). However, *S. filamentosus* and *S. batensoda* are distinguished by having the narrowest frontal bones (6), and the largest orbital length (3) observed among the Chadian species. The latter two species differ by the log shape ratio constructed from the ante and post-orbital width, because *S. filamentosus* is larger posteriorly (5), and narrower anteriorly (7). In *S. filamentosus* and *S. eupterus*, the suture line between the frontals and the parieto-supraoccipital is relatively longer than in *S. batensoda* and most of the other species (9).

*S. sorex*, *S. membranaceus*, *S. violaceus* and *S. courteti* are segregated by their large ante-orbital length (2) which corresponds to the posterior position of the orbit (see before). Together with a large “ $\beta$ ” angle (see before), *S. sorex* is distinguished by its bigger ante-orbital width (5). On the other hand, *S. membranaceus* differs from *S. courteti* and *S. violaceus* by a narrower post-orbital width (7). Indeed, together with *S. batensoda*, they are the species that exhibit the narrowest frontal posteriorly (7). The frontals of *S. courteti* and *S. violaceus* are distinguished from each other by the depth of the orbital (8), in relation to the difference observed in its outline (see before).

Finally, *S. nigrita*, *S. clarias*, *S. ocellifer*, *S. eupterus* and *S. schall* segregate because of their relatively short frontal as in *S. sorex* (1) and their short ante-orbital length as in *S. filamentosus* (2). Among them, only *S. nigrita* is set apart by weakest values of the log shape ratio constructed from the maximum length (1).

## The sphenotic (Figs 18-20)

The sphenotic shows a roughly pentagonal outline in external view (Fig. 18A). It sutures the frontal anteriorly and anteromedially, the supraoccipital medially and the pterotic posteriorly, whereas a free V-shaped lateral edge borders the orbit anteriorly (Fig. 18A). The sensory canal runs in a bony tube from the frontal to the pterotic onto the sphenotic and opens in the middle of the bone. It emits the infraorbital branch that opens at the pointed edge of the V, just above the fourth infraorbital. Internally, the sphenotic sutures the pterosphenoid, the prootic and the pterotic through a ventral projection (Fig. 18B). Together with the latter two bones the sphenotic limits an elongated and shallow fossa where the dorsal condyle of the hyomandibula articulates (Fig. 18B). The anterodorsal spur of the hyomandibula enter a second deeper and shorter fossa in the middle of the ventral projection of the sphenotic (Fig. 18B).

The intra-specific variations in the shape of the sphenotic outline overlap the interspecific variations so that no taxa can be distinguished through log-shape ratios built on the sphenotic dimensions. The V-shape of free edge of the bone is more or less flattened and the whole sphenotic elongation follows the overall shape of the neurocranium. For instance, in *S. schall*, *S. ocellifer*, *S. eupterus* and *S. nigrita* (Fig. 19 A, B), it is rather more slender whereas more stout in *S. violaceus*

and *S. courteti* (Fig. 19C, D) which have a dorso-ventrally more flattened skull. The orbital margin varies in its position, from vertical in *S. membranaceus* and *S. batensoda* (Fig. 19E-F) to oblique in the other species (Fig. 19A-D, G). At last, the articular surface for the hyomandibula varies in size from smaller in *S. membranaceus* (Fig. 20A) to larger in *S. courteti* (Fig. 20B).

### The pterotic (Figs 21, 22)

The pterotic is a roughly quadrangular bone in external view, which participates to the cranial roof. Three sides respectively sutures the sphenotic anteriorly, the parieto-supraoccipital medially and the posttemporal posteriorly, whereas the fourth lateral side projects above the process for the hyomandibula (Fig. 21A). At the base of the process, a short surface is part of the articulation of the hyomandibular dorsal condyl together with the sphenotic and the prootic (Fig. 21B). A thin internal bony plate connects to the wall of the braincase. It encloses the semicircular canal that receives the ampulla of the inner ear in the funnel like structure. Moreover, it sutures with the sphenotic and the exoccipital in front of the funnel like structure (Fig. 21B), with the prootic ventrally (Fig. 21C). On the skull roof, the sensory canal passes from the sphenotic to the post-temporal onto the pterotic and in the middle of the bone it emits the preopercular lateral branch.

The articulation with the parieto-supraoccipital may be reduced by the presence of a temporal fenestra at the junction of the pterotic, parieto-supraoccipital, and posttemporal, which is notably the case in *S. courteti* and *S. violaceus* only (Fig. 22A, see parieto-supraoccipital). Moreover, the roof of the bone may or may not cover the process for the hyomandibula, depending on the species. In *S. clarias* and *S. sorex*, the process is hidden (Fig. 22D-E), whereas it never is in *S. eupterus*, *S. filamentosus*, *S. courteti*, *S. membranaceus*, *S. batensoda* and *S. violaceus*.

### The parieto-supraoccipital (Figs 23-26, Tabl. 6)

The parieto-supraoccipital is the big bone that covers and dorso-posteriorly closes the braincase. As part of the skull roof it articulates with the two frontals anteriorly, and with the sphenotic, the pterotic and the posttemporal laterally (Fig. 23A). Posterior to the posttemporal, its lateral margin is free, and it caudally sutures the nuchal shield, i.e. the bony scute in a median notch and the two anterior edges of the anterior nuchal plate on both sides (Fig. 23A). The sensory canal opens into two antero-posteriorly directed pitlines and a transversal gutter often joins the pterotic edge on both sides. Ventrally at the level of the posttemporal, the supraoccipital closes the braincase through a semicircular vertical lamina which sutures laterally the exoccipitals and medially the third basidorsal of the Weberian apparatus. The posterior lateral accessory ramus of nerve VII (facial) runs in an anteroposteriorly directed canal through the lamina. On both sides of the vertical lamina, a groove allows the semicircular canal to run

outside of the braincase, between the epiotic and the supraoccipital. All of the suture lines are interdigitated.

Some discrete characters enable us to recognise the parieto-supraoccipital of some *Synodontis* species. The pointed shape of the anterior edge of the bone in *S. sorex* is due to its further insertion in between the frontal in that species (Fig. 24A) than in the others (Fig. 24B-D). In *S. clarias*, the frontal fontanel usually reaches the parieto-supraoccipital and cuts it off (Fig. 24B, see also the frontal notably Tabl. 3). The suture lines with the pterotic and the posttemporal are continuous except in *S. violaceus* and *S. courteti* which exhibit a concave outline due to the presence of a temporal fenestra at the junction of the three bones in these species only (Fig. 24C). In *S. nigrita* only, the articulation of the nuchal scute is a small indentation when compared to the other species (Fig. 24D). Moreover, in caudal view, the parieto-supraoccipital of *S. membranaceus* and *S. batensoda* is markedly deeper (Fig. 25A) than in the other species and it is noticeably shallower in *S. courteti*, *S. violaceus* and *S. nigrita* (Fig. 25B-C).

To recognise the parieto-supraoccipital of the several Chad-Chari species by their shape we use seven transformed log shape ratios (1-7) built from linear measurements (Fig. 26) and two log transformed variables (8-9) built on the linear measurements compared with the bone total length. The six variables (1), (2), (4), (7), (8) and (9) are more efficient than the three remaining ones (Tabl. 6). The Chadian *Synodontis* species and groups of species can be distinguished as follows (Tabl. 6).

*S. membranaceus*, *S. sorex*, *S. eupterus*, *S. batensoda* and *S. clarias* are alike do to their narrow parieto-supraoccipital at its posteriormost level (8). Among them, *S. clarias* is distinguished by long posterior free edges (2), a posterior narrowing of the bone (4), and short suture lines with the anterior nuchal plate (7). *S. eupterus* and *S. sorex* also exhibit a narrowing at the back of their parieto-supraoccipital although not so pronounced than in *S. clarias*. At last, *S. membranaceus* is recognized thanks to its markedly long (1) and narrow parieto-supraoccipital at the junction with the frontal and the sphenotic (9).

The species *S. nigrita*, *S. ocellifer*, *S. schall*, *S. filamentosus*, *S. violaceus* and *S. courteti* exhibit a large parieto-supraoccipital posteriorly (8). *S. nigrita* and in a lesser extent *S. ocellifer* are distinguished by their short posterior free edges (2), and *S. nigrita* alone separated by the longer suture between the parieto-supraoccipital and the anterior nuchal plate in relation with its reduced nuchal scute, even more than in *S. ocellifer* (4). Among the remaining species, *S. filamentosus* and *S. violaceus* are separate from *S. schall* and *S. courteti* by the larger width of their parieto-supraoccipital at the level of the junction with both the frontal and the sphenotic (5, 9) and also at the level of the junction with the sphenotic and the pterotic (6).

## The orbitosphenoid (Figs 27-30)

The two orbitosphenoids are fused with each other in a single unpaired unit. This unit is composed of an axial impair zone which lies ventrally on the parasphenoid (Fig. 27A, B), two lateral flanges that extend horizontally and articulates anteriorly with the lateral ethmoids through an interdigitated suture (Fig. 27A), and two vertical laminae which join dorsally the frontals, posteriorly the pterosphenoids and the parasphenoid below the optical foramen (Fig. 27B). The axial zone and the two vertical laminae of the orbitosphenoid delimit a space which opens dorsally along the frontal fontanel.

The vertical laminae depth varies from shallow as in *S. violaceus*, to deep as in *S. batensoda* (Fig. 28). The optical foramen varies in shape from fairly round in *S. filamentosus*, *S. eupterus* and *S. batensoda* (Fig. 29B) to anteriorly clamped in other species (Fig. 29A, C). The lateral flanges lateral border is often curved and concave, giving an overall Y-shape outline to the orbitosphenoid unit in ventral view (Figs 27A, 30A, B, D, E), except in *S. membranaceus*, *S. clarias* and *S. sorex*, where the lateral border is straight, giving the bone a V-shaped outline (Fig. 30C, F, G). Moreover in *S. batensoda*, *S. eupterus* and *S. filamentosus*, the lateral flanges do not develop all along the bone but only in its anterior part (Fig. 30A). The suture line between the orbitosphenoid and the lateral ethmoid varies in orientation and in length, depending on the species. It makes an angle with the symmetry plan of the body smaller than  $45^\circ$  in *S. courteti* and *S. membranaceus* (Fig. 30B, C), about  $45^\circ$  in *S. violaceus*, *S. clarias*, *S. sorex*, *S. filamentosus* and *S. nigrita* (Fig. 30E-G), and larger than  $45^\circ$  in *S. schall* and *S. ocellifer* (Figs 27A, 30D). In *S. batensoda*, the angle cannot be measured because of the reduced size of the articulation (Fig. 30A). The suture line is also fairly short in *S. filamentosus*, whereas it is particularly big in *S. courteti* and *S. violaceus* (Fig. 30B, E).

## The parasphenoid (Figs 31, 32)

Anteriorly, the parasphenoid contacts the vomer through a large surface and a greatly interdigitated suture (Fig. 31). Behind the orbit level, the parasphenoid constitute the roof of the braincase and contributes to its lateral walls through a pair of dorsolateral expansions below the *trigemino facialis* chamber (passage of the nerves III, IV, V, VI, and VII). On both sides of the neurocranium and from front to back, the expansion sutures with the posterior tip of the orbitosphenoid, it borders the optic foramen, then sutures the pterosphenoid, borders the *trigemino facialis* chamber and finally sutures the prootic (Fig. 31). Medially, the caudal end of the parasphenoid connects with the basioccipital. On its ventral face, at the level of the *trigemino facialis* chamber, two oval surfaces contact the branchial basket (Fig. 31A).

In *S. batensoda*, *S. eupterus* and *S. filamentosus*, the parasphenoid sutures only through the dorsal face of its axis with the orbitosphenoid (Fig. 32A, E), whereas this connection extends onto lateral expansions of the bone that exist in the other species (Fig. 32B-D, F). In most of the species, an

anteriorly directed process projects behind the optic foramen (Fig. B-D), except in *S. filamentosus* and *S. eupterus* (Fig. A, E). Sometimes, this process joins the parasphenoid and delimitates a ventral opening (Fig. 32 F).

### The pterosphenoid (Figs 33, 34)

The pterosphenoid (pleurosphenoid of some authors) displays a roughly rounded outline in external view. It contributes to the edification of the lateral wall of the braincase. It sutures from front to back and clockwise, with the posterior border of the vertical laminae of the orbitosphenoid, with the frontal, the sphenotic, the prootic and the parasphenoid (Fig. 33). The optic foramen opens in front of the connection between the orbitosphenoid and the parasphenoid; the *trigemino facialis* opens posteriorly (Fig. 33). The anterior spur of the hyomandibula, which articulates also with the sphenotic and the prootic, lies on a posterior triangular surface of the pterosphenoid posterior edge, dorsal to the *trigemino facialis* chamber border (Fig. 33).

Depending on the specimen and the species, the outline of both the posterior triangular surface for the hyomandibula and the *trigemino facialis* chamber bordering on the pterosphenoid vary in their location and size. The surface is usually large and in a rather posterior position above the *trigemino facialis* chamber (Fig. 34A-E) except in *S. filamentosus* and *S. eupterus* where it is in a rather dorsal position (Fig. 34F). The posterior surface of the pterosphenoid for the hyomandibula is frankly bigger in *S. courteti* (Fig. 34A).

### The prootic (Fig. 35)

The prootic is the middle bone of the braincase lateral wall. Anteriorly, it borders the *trigemino facialis* chamber and it sutures clockwise and from front to back, the pterosphenoid, the sphenotic, the pterotic, the exoccipital, the basioccipital and the parasphenoid (Fig. 35A). Dorsally, it bears together with the pterotic and the sphenotic the elongated facet where the dorsal condyle of the hyomandibula articulates (Fig. 35A). On its internal face, the prootic emits a dorsally directed lamina which limits the *utriculus* and contains the *lapillus* (Fig. 35B).

### The epiotic (Fig. 36)

The epiotic (epioccipital of some authors) is a bony conduct which is part of the hind margin of the neurocranium and encloses the posterior semicircular canal of the inner ear (Fig. 36A). Dorsally, it sutures onto the ventral face of the posttemporal and the supraoccipital, and on its ventral face, with the exoccipital medially and with the pterotic laterally.

### The basioccipital (Fig. 37)

The basioccipital constitutes the ventromedial wall at the back of the neurocranium. In ventral view, the basioccipital firmly sutures the parasphenoid and the prootics, posteriorly the Weberian apparatus, and it laterally articulates the posttemporals, which gives it a cross-shape (Fig. 37A). Dorsally, the exoccipitals lie above the anterior branch and the lateral ones at the cross section (Fig. 37B, C). In dorsal view, the basioccipital also presents three median structures: an anterior circular depression occupies almost all of the width of the anterior branch of the bone; the anterior edges of the bone receive the postero-ventral corner of the prootics; and behind a short and thin vertical flange, a posterior elongated groove, along which the exoccipitals articulate and join dorsally, constituting the *cavum* for the *sinus imparis perilymphaticus* (Fig. 37B, C). On both sides of the posterior elongated groove, the basioccipital anterior branch receives the otoliths of the *lagena* and the *sacculus*, i.e. respectively the *asteriscus* and the *sagitta* (Fig. 37B). Finally, a posteriorly opening cone articulates with the first vertebral centrum above bony interdigitated expansions that suture with the Weberian apparatus (Fig. 37C).

### The exoccipital (figs 37C, 38)

The exoccipitals exhibit two perpendicular walls that close posteriorly the braincase above the basioccipital (Fig. 37C). Each wall forms a right angle with a semi cylindrical hinge that connects dorsally with the epiotic (Fig. 38B). The exoccipital sutures the posterior margin of prootic, the basioccipital, the median limb of posttemporal and the pterotic (Fig. 38A, B). It encloses, together with the basioccipital, the *asteriscus* and the *sagitta* (Fig. 38B). The nerves IX (glossopharyngian) and X (vagus) open in a large foramen placed close in front of the nerve XII (hypogloss) small foramen (Fig. 38A). The exoccipital posterior wall medially sutures with the anterior basidorsal corresponding to the third vertebra of the Weberian apparatus. The exoccipitals join each other medially and delimitate with the basioccipital the *cavum* for the *sinus imparis perilymphaticus* below the foramen magnum (Fig. 37C).

### General features of the splanchnocranium (Fig. 39)

In Mochokids and notably in *Synodontis*, the splanchnocranium is characterised by the small size of the mouth and an armoured skull closed on both sides by stout opercular bones. The upper jaw is formed by a maxilla which displays two small rounded facets carried by a bifidus head. It lies ventrolateral to the premaxilla at the front and it connects by ligamentous mean with the palatin at the back. The maxilla and the palatin do not strongly differ in size from each other. The lower jaw consists of a dentary articulated with an angulo-articulo-retroarticular. The retroarticular presents a posterolateral projection which is found only in mochokids (De Pinna, 1993). The coronomeckelian bone is noted present by Taverne and Aloulou-Triki (1964). On our specimens, we observe a

horizontal branch of the meckelian cartilage. The coronoid process absence constitutes an apomorphy of the family according to Diogo (2005: p218: coronoid process completely undifferentiated), following Pinna (1993). The suspensorium does not show any ento- or ectopterygoid. Finally, the dentary bears the characteristic S-shaped teeth. According to Mo (1991), the genus *Synodontis* is characterised by these differentiated jaw teeth, but we observe also such morphology in some other mochokid fishes.

### The premaxilla (Figs 40-41)

The premaxilla is a laminar small bone. Ventrally, the anterior part of the lamina displays large conical teeth, whereas the posterior part displays smaller conical teeth (Fig. 40A). The toothed lamina projects laterally behind. The pulpar cavity is a toothless cupule placed medially behind the toothed lamina. Dorsally, the premaxilla supports the mesethmoid medially. They connect with each other through ligaments that attach in the depression located beside the symphysis on the premaxilla. The maxilla lies on the dorsal side of the laminar lateral projection of the premaxilla.

The premaxilla usually exhibits a quadrangular outline in occlusal view (Figs 40, 41C-D), except in *S. sorex* and *S. clarias* where it is triangular (Fig. 41A, B), which is due to the projection of the anterior part of the lamina only in the latter species. The proportion of the anterior part of the lamina and the number of large conical tooth ranks covary and depend on the species (Fig. 41). By example, there are at least three ranks in *S. violaceus* (Fig 41A), whereas only one in *S. clarias* (Fig 41C).

### The maxilla (Fig. 42)

The maxilla is a small rod-like bone which displays a bifidus head (Fig. 42A). The maxilla head lies on the premaxilla whereas its free laminar part accommodates the maxillary barbell in an internal triangular gutter (Fig. 42B). The palatine anterior tip is connected on the dorsal side of the maxilla head by a ligamentous mean (Fig. 42 A).

### The dentary (Figs 43-44)

The dentary has a concave lingual edge. At the symphysis, an antero-ventrally and medially open cupule receives the mandibular teeth in antero-posteriorly elongated alveolae (Fig. 43A). At the back of the cupule, on the lingual face on the bone, a vertical surface allows the insertion of ligaments (Fig. 43B). The dentary articulates with the angulo-articulo-retroarticular bone through a stout and straight process that projects (Fig. 43A, B).

The tooth cupule varies in outline and in size. It is globulous and large when compared with the posterior process in *S. sorex* and *S. clarias* (Fig. 44A-B) and quadrangular in the other Chadian

species. In *S. courteti* and *S. violaceus*, the cupule is large but not globulous, but both species differ in the relative development of the posterior process, large in *S. courteti* (Fig. 44C), and narrow in *S. violaceus* (Fig. 44D). In *S. membranaceus*, the dentary is rod-like and the cupule is reduced to a symphyseal notch (Fig. 44G). Finally, the remaining species have a quadrangular cupule which is less than two times the width of the posterior process (Fig. 44E, F). The teeth are usually “S”-shaped. Their number and the shape have been described and figured by Poll (1971) and the tooth formulae of the West African species have been reviewed by Paugy and Roberts (1992). The tooth formula varies from about ten elongated teeth (*S. sorex*) to about fifty smaller teeth (*S. batensoda*). As previously noticed by Paugy and Roberts (1992), *S. sorex* and *S. clarias* are notably identified by their long teeth which number never exceeds ten.

### The angulo-articulo-retroarticular (Fig. 45)

The rod-like angulo-articulo-retroarticular anterolaterally sutures the dentary on almost all of its length and ligaments firmly join its proximal end to a dentary mirror-surface (Fig. 45A, B). The glenoid cavity opens caudally and dorsally. It articulates with the globulous articular condyle of the quadrate. A short internal shelf develops medially in most species (Fig. 45 A, C-F), except *S. batensoda* and *S. membranaceus* which have slender jaw bones (Fig. 45B). On the other hand, the angulo-articulo-retroarticular is the widest in *S. sorex* (Fig. 45F) and *S. clarias* which both exhibit very bulky jaw bones. The mandibular sensory canal runs along the dentary and through the anguloarticulo-retroarticular in a bony tube below the glenoid cavity length (Fig. 45A).

### The palatin (Fig. 46)

The palatin is a rod-like bone. At its anterior tip, the palatin attaches through ligaments with the bifidus head of the maxilla, and just behind, the lacrymal bone lies on the lateral face of the bone. In its posterior half a dorsal articular surface connects with a facet on the lateral ethmoid. Anterior to this condyl, the palatin has a rounded section whereas posteriorly it is dorso-ventrally flattened but not laminar. The palatin of *S. courteti* is notably bulkier (Fig. 46E) than all of the others (Fig. 46A-D).

### The hyomandibula (Figs 47-49)

The hyomandibula is a laminar bone roughly rectangular in outline, with a dorsal edge devoted to the articulation with the neurocranium, through an anterodorsal spur, a condyle dorsal facet and a posterior articular facet (Fig. 47A-C). They respectively articulate with a deep triangular fossa shared by the sphenotic and pterosphenoid, with an elongated shallow fossa shared by the sphenotic, the pterotic and the prootic, and with the stout spur of the pterotic (Fig. 47E). Moreover, the opercle articulates on the hyomandibula through a bulky condyle located on its posterior edge, below the

pterotoc connection, and above the lateral surface where the preopercle lies (Fig. A, B). Ventrally on the internal face of the hyomandibula, the epiphyal distal end of the branchial skeleton contacts the bone postero-ventral corner, and the whole surface of the ventral process sutures the quadrate. In front of this process, the metapterygoid lies on the hyomandibula anterior border which exhibits an anteriorly directed expansion.

In *S. membranaceus* and *S. batensoda*, the hyomandibula is more slender than in the other Chadian species with a clearly marked antero-dorsal spur (Fig. 48A, B). Moreover, the expansion is a markedly shorter hook (Fig. 48A, B), whereas it is a thin, long and often bent rod in the other species (Fig. 48 C-F). It is located in the ventral half in most species (Fig. A-D), and in a proximal position in *S. sorex*, *S. clarias* and *S. courteti* (Fig. 48E, F). The articular dorsal surface exhibits an antero-posteriorly elongated outline in *S. eupterus*, *S. batensoda*, *S. ocellifer*, *S. nigrita*, *S. violaceus* and *S. schall*, and even more so in *S. membranaceus* (Fig. 49A-C). On the contrary, the articular dorsal is roughly rounded in *S. clarias* and *S. filamentosus* (Fig. 49D-E) and shows latero-medially directed elongation in *S. courteti* and *S. sorex* (Fig. 49F-G).

### The quadrate (Fig. 50)

The quadrate is subtriangular. It articulates with the angulo-articulo-retroarticular glenoid cavity through its globulous condyl and with the preopercle all along its postero-ventral edge. On its internal face, there is the surface that connects with the hyomandibula through an interdigitated suture. The metapterygoid lies along the dorsal edge of the quadrate.

### The pterygoid series (Fig. 37)

The pterygoid series is reduced to the metapterygoid, and neither the entopterygoid nor the ectopterygoid have been observed in any of the studied specimens. The absence of the entopterygoids is noted by Taverne and Aloulou-Triki (1974) who also note the reduction of the ectopterygoid located just behind. The metapterygoid is somewhat quadrangular in outline. It connects with the hyomandibula anteroventral part; ventrally it lies all along the quadrate dorsal edge.

### Nasal bone and infraorbital series (Fig. 1)

The minute nasal bone is reduced to the bony tube around the anterior part of the supraorbital branch of the sensory canal. It lies on the lateral ethmoid in front of the anterior opening for the sensory canal. The infraorbital series is compounded of four laterally flattened bones. The anteriormost infraorbital bone, the lachrymal, is clearly distinguished by a median pointed expansion. It joins anteriorly the maxillary, then covers the palatine all along its length, and posteriorly connects the anterior tip of the lateral ethmoid. The second infraorbital bone is fairly straight and bracketed on its total length with the

lateral ethmoid. The curved third and fourth infraorbitals ventrally border the orbit, partly for the third one, which is also bracketed to the lateral ethmoid on its anterior half, and entirely for the fourth one.

### The opercular series (Figs 51-54)

The series is constituted of three bones and like all catfishes lacks the subopercle.

The preopercle is an elongated and slender bone of which the anterior border firmly connects with the posterior margin of both the hyomandibula dorsally and the quadrate ventrally (Fig. 51A). Dorsally it covers the articulation between the hyomandibula and the opercle. The sensory canal runs in a bony tube, except in the dorsal-most part. The dorsal tubular part is long (Fig. 52A), except in *S. sorex* (Fig. 52B).

The opercle exhibits a triangular shape in outline and articulates with the hyomandibula through its dorsal corner whereas its anterior corner supports the interopercle (Fig. 51B). The branchiostegal rays lie ventrally on its internal face. The opercle height depends on the species; the bone is deep in *S. batensoda*, *S. membranaceus*, *S. nigrita* and *S. sorex* (Fig. 53A-E) and shallow in *S. filamentosus*, *S. eupterus* and *S. violaceus* (Fig. 53F-G). The anterior corner is pointed in all of the species except in *S. sorex* where it is truncated (Fig. 53D). The posterior corner exhibits a marked notch in *S. membranaceus*, *S. batensoda* and *S. nigrita* (Fig. 53A-D). Moreover, in *S. batensoda*, and sometimes in *S. membranaceus*, the posterior corner is denticulate (Fig. 53A-C). In the studied specimens the denticulations are much less developed than figured and described by Taverne & Aloulou-Triki (1974).

The interopercle is a stout rod posteriorly widened. In *S. membranaceus*, *S. batensoda* and *S. ocellifer* it is deeper posteriorly (Fig. 54A-C) than in the other species (Fig. 54 D, E). Moreover in the former species, it has a peculiar paddle-like shape whereas it is roughly triangular in the others.

### The hyoid arch (Fig. 55)

The ventral hypohyal exhibits a conical shape and is more developed than the quadrangular. The anterior ceratohyal consists of a rod-like bone enlarged on both extremities (Fig. 55A, B). It exhibits an antero-posteriorly flattened posterior section and an ovoid anterior one. The anterior ceratohyal proximally connects both dorsal and ventral hypohyals (Fig. 55A, B); in its proximal half it contacts the angulo-articulo-retroarticular with which it is united by ligaments (Fig. 37). The posterior ceratohyal exhibits a triangular shape. Anteriorly, it articulates with the anterior ceratohyal by strong interdigitations (Fig. 55A, B). The dorso-lateral edge of the anterior ceratohyal lies on the quadrate, whereas the posterior ceratohyal lies on the interopercle. The posterior ceratohyal posterior corner contacts the hyomandibula and the preopercle. The anterior and the posterior ceratohyals bear respectively four or five and two branchiostegal rays. The impair parurohyal is reduced to the articular

anterior head (Fig. 55C) and lacks a posterior portion, which constitutes an apomorphy of the family Mochokidae (Mo, 1991).

## Pectoral girdle and fin general features

The pectoral girdle is a paired structure that comprises the posttemporo-supracleithra (posttemporals in the text) firmly linked on both sides to the neurocranium, the cleithra which exhibits well developed humeral plates and articulates with the pectoral spine and the pectoral radials, and the scapulo-coracoids (coracoids in the text) that connects with each other ventrally. The cleithra and the scapulo-coracoids are intimately linked. The pectoral radials are represented by a series of three radials that insert in between each pair of hemi-lepidotriches. As detailed by Taverne and Aloulou-triki (1974), the pectoral fins are characterised by the presence of the spine followed by 5 to 7 soft rays.

## The posttemporal (Figs 56-57)

The posttemporal is firmly sutured to the neurocranium and insures the articulation with the rest of the pectoral girdle. The sensory canal runs from the pterotic across this bone and emits a branch in the middle of the bone where a pore is observed (Fig. 56). The posttemporal is part of the skull roof. Its dermal ossification is great and exhibits the typical tuberculated ornamentation. At its roof, the posttemporal connects with the pterotic anteriorly, with the parieto-supraoccipital dorso-medially, and its inner face receives the epioccipital at its posterodorsal corner (Fig. 56B). Moreover, it emits a postero-ventral limb (Fig. 56A). A stout median limb projects internally from the roof of the bone towards the otic region of the neurocranium (Fig. 56B). It sutures with the exoccipital dorsally but principally with the basioccipital ventrally. It shows an excavation on its ventral edge and a ventromedial projection (Fig. 56B) which is an apomorphy of the genus according to Diogo (2005). The first dorsal process of the cleithrum lies on the limb in front of this excavation. The postero-ventral limb of the posttemporal roof covers the horseshoe-shaped notch and the two dorsal processes of the cleithrum. Moreover, on the inner face of the postero-ventral limb there is a lower pad which slides within the vertical gutter that develops along the first dorsal process of the cleithrum.

Depending on the species, the postero-ventral limb varies in its development. It is narrow and extended, in *S. courteti*, *S. membranaceus* and *S. violaceus* (Fig. 57A, C), very short in *S. clarias* (Fig. 57B), and it is more extended than in *S. clarias* and in the other Chadian species it is wider than in *S. membranaceus*, *S. courteti* or *S. violaceus* (Fig. 57D). The species also differ from each other by the shape of the medial limb, notably by the width of the excavation and by the height of the ventromedial projection. The ventromedial projection is the deepest in *S. membranaceus* (Fig. 57C), and it is the shallowest in *S. courteti* (Fig. 57A). In *S. clarias*, the ventromedial projection is at least as deep as the inferior limb is high (Fig. 57B).

Finally, a temporal fenestra may appear at the junction of the posttemporal, the parieto-supraoccipital and the pterotic. Compared with the other Chadian species, the fenestra is small in *S. courteti* and *S. violaceus* and it is closed in all the studied *S. nigrita* specimens and in most *S. schall*.

### The cleithrum (Figs 58-60, Tabl. 7)

The first (anteriormost) dorsal process lies in front of the excavation of the posttemporal medial limb (Fig. 58A). It shows a gutter where slides the posterior process of the posttemporal lower limb (Fig. 58B). Between the two dorsal processes of the cleithrum a deep horseshoe-shaped notch accommodates the lower limb of the posttemporal (Fig. 58A). Laterally on the cleithrum, a large lateral triangular humeral plate extends between the second dorsal process which is postero-dorsally directed and the humeral process pointing backwards (Fig. 58B). In front of the humeral process, the cleithrum receives the articular plateau of the pectoral spine in a deep crescentic medially-faced gutter on its internal face (Fig. 58B). Laterally it corresponds to a bumped area, from which the stout ventral limb develops frontward in a laminar plate that joins its counterpart medially. Internally, an inner laminar plate extends up to mid height of the first dorsal process. The coracoid lies onto and sutures the cleithrum at the posterior face of the inner plate, all long the posterior edge of the ventral limb (Fig. 58C), and also by two remarkable surfaces in front of and above the gutter for the pectoral spine articulation (Fig. 58B). The cleithrum and more particularly the humeral plate has been considered as a key-structure to identify *Synodontis* taxa by Poll (1971), Taverne and Aloulou Triki (1974), Paugy and Roberts (1992). The humeral characters they observed concern the outline of the posterior corner, the presence of spines at the ventral edge of the plate, and the presence or not of a stout ventral pad. Taverne and Aloulou Triki (1974) also distinguish a different type of anterior dorsal process. For the Chadian species we agree with their remarks and underline the following features.

In *S. membranaceus* and *S. batensoda* only, the humeral plate is deep, and the length of the humeral process is bigger in front of the second dorsal process than behind (Fig. 59A, B). The humeral plate is longer than high in all of the other species (e.g. Fig. 59G). Moreover, it exhibits a posterior corner, rounded in outline in *S. sorex* and *S. filamentosus* (Fig. 59C, K) whereas it is pointed in the other species. Finally, *S. violaceus* exhibits a prominent first dorsal process (Fig. 59J). Moreover, the outline of the ventral edge of the humeral plate varies depending on the species, from straight in *S. batensoda* (Fig. 59B) to curved in *S. clarias* (Fig. 59D).

Moreover, to enhance the recognition of the cleithra according to the shape, and to quantify the qualitative differences observed between the species, we used 6 linear measurements on the humeral plates (Fig. 60) transformed into log shape ratios, together with 2 angular measurements (Fig. 60) and

2 log shaped variables (Tabl. 7). Among variables that allow statistical distinction of mono- and poly-specific groups (Tabl. 7), the most evident are explicated as follows.

*S. membranaceus* (Fig. 59A) is characterized by “ $\delta$ ” frankly more acute than “ $\gamma$ ”, by an extremely short postero-ventral edge (5), by a relatively long antero-ventral edge as in *S. batensoda* only (4), and the total height of the bone is very important when compared with the total length (8).

In *S. batensoda*, *S. clarias* and *S. sorex*, “ $\delta$ ” is slightly more acute than “ $\gamma$ ”. For the three species, the total height of the bone is much greater than the total length (8). As previously noticed in *S. batensoda*, the antero-ventral edge is short (4). Moreover, the ventral edge of the bone is straight whereas it is curved in *S. sorex* and *S. clarias* (Fig. 59B-D). On the other hand, *S. sorex* and *S. filamentosus* resemble each other by the rounded posterior corner of the humeral plate (Fig. 59C, K) and differ from each other by the length of the postero-ventral edge (5) and by angles “ $\delta$ ” and “ $\gamma$ ”. Moreover, the cleithrum is shallower in *S. filamentosus* than in *S. sorex* (1).

In *S. nigrita*, *S. eupterus* and *S. ocellifer*, both the postero-ventral and the dorsal edge are elongated. They share with *S. schall*, *S. violaceus*, *S. courteti* and *S. filamentosus* a “ $\delta$ ” angle frankly more open than the angle “ $\gamma$ ”.

The cleithra of *S. courteti*, *S. schall* and *S. violaceus* (Fig. 59H-J) resemble to each other by the shape of the humeral process and are distinguished from the other species by the length of their postero-ventral edge (5) which is intermediate between *S. membranaceus* and *S. ocellifer* + *S. nigrita*. Their humeral plate is also markedly shallow (1) and thus distinguishes them from *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. ocellifer*, *S. nigrita* and *S. clarias* (Fig. 59A, B, D, E, G). They differ from each other by the outline of the dorsal edge of the humeral plate which is always slightly concave in *S. courteti* (Fig. 59I), sometimes in *S. schall*, but never in *S. violaceus* (Fig. 59J).

## The scapulo-coracoid (Fig. 61)

The two laminae that constitute the coracoid draw a right angle. The ventral (horizontal) lamina sutures anteriorly the ventral limb of the cleithrum. The dorsal (vertical) lamina lies on the posterior face of the inner laminar plate of the cleithrum. Both lamina of the coracoid sutures their counterpart medially and through strongly interdigitated sutures postero-ventrally (Fig. 61A). The other laminar parts of the coracoid are the ventral process that projects frontward and sutures the cleithrum in front of the deep crescentic gutter for the pectoral spine, and the triangular flange that extends posteriorly and laterally from the hinge between the two laminae (Fig. 61A). Furthermore, a thin bony bridge, called the mesocoracoid loop, develops from the triangular flange, sub-vertically to the latero dorsal edge of the coracoid dorsal (vertical) lamina (Fig. 61). Close to the ventral end of the mesocoracoid loop, a short process contacts the pectoral radial which accommodates the inner fossa of the pectoral spine (Fig. 61B, C). In the neighbourhood, there are three opening: the large foramen that receives the

proximal ventral process of the pectoral spine in total abduction (Fig. 61B) and also two small pores that allow the passage of nerves and vessels. Moreover, the articular groove of the pectoral spine rotates around a rod-like thickening of the bone (Fig. 61C), and, in total abduction, the distal ventral process of the spine lies in a circular depression located ventrally.

### The pectoral fin (Figs 62-65, Tabl. 8)

The pectoral spine articulates with both the cleithrum and the coracoid. The articular groove of the spine which starts at the dorsal process (Fig. 62A) rotates around the rod-like thickening of the scapulo-coracoid and the articular plateau (Fig. 62B) sliding against the deep crescentic gutter of the cleithrum (see before). The proximal and the distal ventral processes of the pectoral spine (Fig. 62C) are blocked against the coracoid in total abduction. The distal ventral lies in a circular depression located ventrally whereas the second one lodges in a foramen located near the base of the mesocoracoid loop. The body of the spine is dorsoventrally flattened with both faces ornamented by fibrous longitudinal linear striae and an inner edge coarsely serrated; the outer edge is often finely serrated. The first radial carries the first pair of hemilepidotrichs (Fig. 62D). Its small outer end articulates (Fig. 62D) in the inner fossa of the pectoral spine (Fig. 62A). The second radial is rod-like and exhibits a small triangular flange at its proximal end which contacts the third and last radial (Fig. 62D). The pectoral spine concentrates the characters that allow distinguishing the pectoral fins according to the species. A preliminary study, using ratios of five linear and angular measurements and one discrete character, which allows us to distinguish four modern Chadian species (Pinton *et al.* 2006). The measurements are employed here again together with complementary ones. The single discrete character (presence of a crest along the outer edge) is also included.

The complex morphology of the articular head of the spine (Fig. 63) makes it necessary to define very accurately the position of the spine notably when looking at its inner face either to take measurements (Fig. 63A, B) or to describe the morphology of the head (Fig. 64). To describe the modern *Synodontis* species of the Chadian basin, we use the ornamentation of the outer and the inner edge of the spine (Fig. 65) together with linear, angular and density measurements. The measurements are taken on spines with an articular plateau (Fig. 63: 9) larger than 5mm because the morphological traits are poorly marked on smaller specimens. For that reason, the species *S. nigrita* is not included in our quantitative study. In a first approach, we note that the spines suffer great intraspecific morphological variations which often overlap between the species. However, the following morphological tendencies arose (Table 8, Figs 64, 65).

In *S. courteti*, *S. violaceus* and *S. filamentosus*, the pectoral spine presents a relatively thin dorsal wall (1) and a narrow base at the level of the inner fossa (3). *S. courteti* exhibits a very high fossa (4)

and can also be clearly identified by evaluating the angle between the 6<sup>th</sup> to 15<sup>th</sup> tubercles and the edge of the spine ( $\eta$ , Fig. 65A). *S. violaceus* distinguishes itself from *S. courteti*, *S. filamentosus* and from all the other Chadian species by its distal ventral process which projects more posteriorly (4, 8, Fig. 64B). Compared with *S. courteti*, *S. violaceus*, the pectoral spine of *S. filamentosus* is characterised by a large articular plateau when compared to the width of the spine at the base of the fossa (11), moreover, the tubercles developed on its inner edge are larger than those of the outer edge (Fig. 65C).

The head of the spine of *S. clarias* or *S. ocellifer* is compact with a distal ventral process which does not project posteriorly (Fig. 64C). The pectoral spine of *S. sorex* is distinguished by unique features on its outer edge. First, a crest links the tubercles (Fig. 65F). Second, density of the tubercles on the outer edge is the highest (density). *S. membranaceus* is recognized by the length between the dorsal edge of the fossa and the most exterior point of the distal ventral process which is high, and by the fact that this latter process is very extended (6, 7, Fig. 64A). This species also exhibits the lowest density of tubercles along the outer edge of the spine (density). Together with *S. batensoda* only they present the lowest values for the angles “ $\eta$ ” and “ $\theta$ ”.

## The pelvic girdle and fins

Each pelvic bone is composed of a pair of spiny pads and a median plate that contact medially with its counterpart. The pelvic fin counts 6 or 7 rays depending on the species and the individual (Poll 1971).

## Weberian apparatus (Fig. 66)

The Weberian apparatus *sensu lato* consists of the modified anteriormost centra, neural arches, supraneurals and pleural ribs (Fig. 66). The Weberian ossicles, i.e. the tripus, the scaphium, the intercalarium and the suspensorium, connect the gas bladder with the inner ear. They are associated with the complex centrum, which is a very solid unit formed by the fusion of the second to the fourth centra (Fig. 66B). The complex centrum itself develops in close relationships with the first, fifth and sixth centra. All together, they form the complex vertebra (Fig. 66B-D).

The first centrum is slightly dorso-ventrally compressed and exhibits an axial ventral crest (Fig. 66A). It is attached to the basioccipital posterior opening cone and completely included in the complex centrum. Both the basioccipital and complex centrum are strongly united with each other through interdigitated sutures. They insulate the first vertebra which supports the Weberian ossicles. According to Chardon *et al.* (2003) this provides an advantage notably by preserving the ossicles from mechanical perturbations and uninformative stimuli. The aortic groove opens ventrally from the basioccipital to the sixth vertebra (Fig. 66B). On each side, the complex centrum is flanked by superficial laminar ossifications which ventrally contribute to protect laterally the aortic groove, and extend posteriorly onto the fifth and sixth fused centra. Dorsally, the fused neural arches cover the

pathway of the spinal cord (Fig. 66C). The basidorsals of the first and second vertebrae are lacking, whereas the basidorsals of the third to the sixth vertebrae are well developed (Fig. 66D). The third basidorsal projects dorsally, it joins the parieto-supraoccipital and thus is part of the posterior closing of the braincase (Fig. 66D). The following two basidorsals project postero-dorsally; the anterior one is a pillar that connects with the anterior nuchal plate; the posterior one connects with the posterior nuchal plate. The basidorsal of the sixth vertebra sutures with the first proximal radial dorsally and the neural spine of the seventh vertebra posteriorly. All along the complex vertebra axial laminar bone develops between the pillars, notably between the fifth and the sixth basidorsals (Fig. 66D). On both sides of the complex vertebra, the parapophyses of the fourth to sixth vertebrae are well individualised and extend laterally. The sixth vertebra bears the anteriormost pair of ribs. The parapophyses of the fifth vertebra is expanded in triangular horizontal laminae postero-laterally directed. Anteriorly, the parapophyses of the fourth vertebra are divided into a posterior branch and an anterior one which is called the Müllerian process and bears the elastic spring apparatus (Fig. 66C). The latter consists of a discoid spring that attaches the swim bladder (Fig. 66B, C). The posterior branch of the parapophyses of the fourth vertebra is a triangular plate pointing backwards (Fig. 66B, C). Ventrally, beneath the anterior branch of the fourth vertebra parapophyses, the ossa suspensoria and the triangular tripus connect the complex vertebra (Fig. 66B). Posteriorly, the tripus projects a crescentic transformator which lies on superficial laminar ossifications and turns around the ossa suspensoria (Fig. 66B). The tripus anterior tip ends below the basioccipital and is medially linked to the reduced intercalarium, which is also connected to the rounded conchae scaphii of the scaphium. The claustrum has not been observed in any of the specimens. No character has been recognised to distinguish the species.

### Vertebrae (Fig. 67; Tabl. 9)

The axial skeleton is made of 36 to 41 vertebrae including the six anteriormost that participate to the Weberian apparatus, and 12 to 18 abdominal vertebrae. These counts vary regarding the species and also within a same species (Tabl. 9). For instance, *S. violaceus* exhibits from 40 to 41 vertebrae and *S. batensoda* exhibits from 36 to 37 vertebrae.

Taverne and Aloulou-triki (1974) described several features of the vertebral skeleton of the genus *Synodontis*. In the Chadian species, the morphology of the free vertebrae varies along the axial skeleton. Behind the Weberian apparatus, each of the 7<sup>th</sup> to 10/14<sup>th</sup> anterior-most free abdominal vertebrae displays a neural spine and stout autogenous parapophyses (Fig. 67A, Tabl. 9). From front to back the parapophyses project progressively more ventrally. The neural arches of the 7<sup>th</sup> and 8<sup>th</sup> vertebrae are robust, laterally flattened and antero-posteriorly enlarged (Fig. 67A). Only the 7<sup>th</sup> and sometimes the 8<sup>th</sup> neural spine articulate with dorsal proximal radials. A hemal bridge takes place on the 11/15<sup>th</sup> vertebra up to the 13/18<sup>th</sup> posterior-most abdominal vertebrae (Fig. 67B, Tabl. 9). Each of

the post-abdominal vertebrae except the ural centrum displays a hemal spine (Fig. 67C). The 1<sup>st</sup> hemal spine supports the first anal pterygiophore (Fig. 67C), and the anterior-most following ones only support further pterygiophores of the anal fin. Anterior and posterior to the neural and the hemal spines, the centra bear small zygapophyses (Fig. 67A). The ventral zygapophyses are increasingly more developed on posteriormost vertebrae whereas the dorsal zygapophyses are more reduced. Moreover, the post-zygapophyses fuse with their respective spine in the posterior-most vertebrae.

Except for the variation observed in the vertebral formulae in our specimens and in the study by Taverne and Aloulou-triki (1974), no remarkable features characterise the different species.

### Caudal fin skeleton (Fig. 68; Tabl. 10)

The caudal fin is supported by the fourth preural centrum and following vertebrae. The third and fourth preural centrum and their neural and hemal spines are autogenous and not modified. As previously described by Taverne and Aloulou-Triki (1974), we observe two different types of caudal skeleton depending on the morphology of the second preural centrum, which exhibit either a reduced neural spine (Fig. 68A, B) or a complete one (Fig. 68C). The two types may be observed in a same species (Tabl. 10). Thirteen of the fifteen specimens *S. schall* and four of the seven specimens of *S. sorex* examined have a reduced neural spine (Tabl. 10). When the neural spine is reduced, the single epural is enlarged. In anterior view, the neural arch of the preural centra 1 is closed (Fig. 68A). It does not bear any neural spine but the single epural (Fig. 68B, C). The preural and ural centra 1 form the compound centrum which is fused ventrally with the parhypural and the hypurals 1 and 2, and dorsally with the hypurals 3 to 5 (Fig. 68B, C). The so-constituted dorsal lobe is generally more developed than the ventral one. Moreover, on each side the compound centrum bears ventrally a hypurapophysis with a foramen for a dorsal branch of the caudal artery at its base (Fig. 68B). The number of caudal fin rays varies from 15 to 18 dorsally and from 16 to 20 ventrally.

### Main features of the impair fin skeleton (Figs 69, 70)

The dorsal fin skeleton (Fig. 69) consists of two anterior rays modified into a spinelet and a spine followed by a variable number of bifurcated rays, from 6 to 8 (Poll, 1971; Taverne and Aloulou-Triki, 1974; Paugy and Roberts, 1992). The anterior spinelet is small and smooth, whereas the dorsal spine is stout, and often tuberculated at its anterior and posterior edge (Fig. 69). The three anterior-most pterygiophores are modified and are part of the nuchal shield. The dorsal spinelet and the spine respectively articulate with the second and third modified pterygiophore within the median and posterior nuchal plates (Fig. 69). The following pterygiophores are serially associated with unmodified rays (Fig. 69). The inner part of the pterygiophore is compounded of a laminar process which connects with the preceding and the following one, and which is reinforced by a stout pad on its axis (Figs 69,

70). The following pterygiophores consist of two autogenous elements, i.e. a large proximal radial and a small distal radial. The axis of the proximal radial is laminar and two lateral wings develop dorsally except on the last one (Fig. 70A, C, D, F). From front to back, the proximal radials and their wings are progressively more reduced in size, and the anterior ones only articulate with the successive neural spines. The posterior-most proximal radial exhibits a peculiar ovoid outline in lateral view. Each distal radial correspond a pair of rounded elements that are synchondrally joined with each other. Each pair lies on a circular surface on the serially associated proximal radial, except the posteriormost one which supports two distal radials. The count of dorsal pterygiophores varies in relation to the count of fin rays. The anal fin of the Chadian species counts 3 to 6 simple rays followed by 7 to 10 bifurcated rays supported by pterygiophores depending on both the species and on the specimens (Poll, 1971). The anal pterygiophores are compounded of two autogenous radials, the proximal and the distal ones. They present the same morphology as the dorsal ones (Fig. 70), with drastic reduction in their dimension and character features toward the back of the fin. The first pterygiophore is stouter and articulates with the hemal spine of the first post-abdominal vertebra, the following ones do not contact the following spines. Except the meristematic characters, the only impair fin elements with characters that vary depending on the species are the shape of the nugal shield plates and the dorsal spine morphology. We focus on these in the next two points.

### The nugal shield (Figs 69, 71-74, Tabl. 11)

From front to back, the shield includes the anterior scute bone, the median nugal plate and the posterior one (Fig. 69). All three are supported by an impair process antero-ventrally projected which corresponds to the modification of the three anterior-most pterygiophore (Fig. 69). The scute inserts dorsally between the parieto-supraoccipital at the front and the median nugal plate at the back (Fig. 69). Its outline varies from oval to circular. Its impair process is reduced to a shallow lamina which lies along the front of the anterior edge of the following (second) pterygiophore (Fig. 69). In dorsal view, the median nugal plate anteriorly connects with the scute medially and with the parieto-supraoccipital laterally, and it also sutures posteriorly the posterior nugal plate on both sides of the dorsal spine (Fig. 71A, B). This gives the median nugal plate a typical quadrangular shape with one anterior and one posterior notch in dorsal view (Fig. 71A). The median nugal plate is medially folded (Fig. 71B, C). The antero-ventrally projecting impair pterygiophore process (Fig. 71) sutures with the scute one anteriorly, with the basidorsal of the fourth vertebra of the Weberian apparatus ventrally, and with the third pterygiophore posteriorly (Fig; 69). Dorsally, a projecting conical process supports the spinelet (Fig. 71A, B). The posterior nugal plate is made of the third laminar pterygiophore process and two lateral dermal plates that articulate anteriorly with the median nugal plate (Fig. 71D, E). The pterygiophore process articulates with the second spine thanks to a median ring that passes through the

dorsal spine foramen, and thanks to two surfaces that receive the lateral articular surfaces of the head of the spine. Moreover, it connects ventrally with the second pterygiophore at the front, with the basidorsal of the fifth vertebra, and with the following pterygiophore at the back (Figs 69).

The axial fold of the nuchal shield, which is more or less acute according to the species, is particularly marked on the median nuchal plate (Fig. 72). For instance, it is deeper than wide in *S. membranaceus* (Fig. 72A), whereas wider than deep in *S. courteti* (Fig. 72C), and roughly as deep as wide in *S. schall* (Fig. 72B). Moreover, the median nuchal plate varies in its shape in dorsal view, partly because of the folding, but not only. Notably, the median plate has a parallel lateral border or is enlarged posteriorly (trapezoidal *versus* rectangular shape), and the scute notch is more or less developed (Fig. 73). We use linear measurements (Fig. 74) transformed in six log shape ratios and one log shape variable to recognize median nuchal plates of extant species or group of species according to the shape of the median nuchal plate (Tabl. 11). For instance, we can statistically differentiate species and groups of species on the following characters (Tabl. 11).

*S. membranaceus* differs from the other species for all of the log-shape ratios except those related with the length of the lateral edge (1) and with the anterior width of the bone (3). Its median nuchal plate is very high (6) with a long articular surface for the posterior nuchal plate (2) and a narrow posterior notch (5; Figs 72A, 73A). *S. batensoda* resembles *S. membranaceus*, by similar morphological trends, but the features are less pronounced, notably the posterior notch (5) which is larger than in *S. membranaceus*, but still narrower than in all of the other Chadian species.

*S. courteti* and *S. violaceus* exhibit a markedly shallow median nuchal plate (6; Fig. 72C). Moreover, the plate is anteriorly and posteriorly wide with a large posterior notch and a small articular surface for the posterior nuchal plate (3, 4, 5, 2; Figs 72C, 73F). They differ from each other by the outline of the plate in dorsal view; trapezoidal in *S. violaceus* and rectangular in *S. courteti* (7). As observed in *S. courteti* and *S. violaceus*, the anterior nuchal plate of *S. nigrita* and *S. filamentosus* presents a large posterior notch (5), but they differ from the former species notably by a deeper median plate (6). Finally, the two species are distinguished by the outline of the median plate in dorsal view (7): it is rectangular with a small anterior notch in *S. nigrita* (Fig. 73B) and posteriorly enlarged in *S. filamentosus*.

In *S. sorex* and *S. clarias*, the median nuchal plate is trapezoidal in dorsal view, with an anterior border much narrower than in any other *Synodontis* which exhibit this shape (7; Fig. 73D, E). *S. sorex* differs by the length of the suture with the posterior nuchal plate which is larger than in *S. clarias* (2).

The two specimens of *S. eupterus* present values in the same range of variation as *S. batensoda* for the maximum height of the bone (6) and the length of the suture with the posterior nuchal plate (2). Like *S. sorex* and *S. clarias*, they also exhibit a trapezoidal anterior plate.

Finally, *S. schall* and *S. ocellifer* present intermediate values for all of the log-shape ratios, which correlates with a “mean-shape” of the bone when compared with the other Chadian species (Figs 72B, 73C).

Four types of posterior nugal plates are recognized. In only *S. membranaceus* and *S. batensoda* the posterior nugal plate is deep with a convex free edge (Fig. 75A). In *S. nigrita*, the posterior nugal plate is always shallow with a pointed posterior free corner and a free edge longer than the suture with the median plate (Fig. 75B). In *S. sorex*, the posterior nugal plate is deep, with a pointed posterior free corner, and a free edge as long as the suture with the anterior plate (Fig. 75C). In *S. courteti* and *S. violaceus*, the posterior nugal plate is rectangular in lateral view (Fig. 75D). The intraspecific variation of the shape of the plate depends on the species, with a minimum range observed in *S. membranaceus* and a maximum one in *S. schall*. In the latter species several types (the three last ones) are observed.

### The dorsal spine (Figs 76-79, Tabl. 12)

The dorsal spine is placed behind the spinelet and articulates ventrally with the posterior nugal plate (including the modified pterygiophore). It presents a symmetric morphology and several characters at the articular head and along its body (Fig. 76). Depending on the species, the dorsal varies in shape and ornamentation. A preliminary study, using ratios of 4 linear and angular measurements and two discrete characters, allowed us to distinguish the dorsal spine of four modern Chadian species (Pinton *et al.* 2006). The three linear measurements are employed here again together with complementary ones. Here, we did not use the angular measurement, because it is redundant with the other data. The two discrete characters (ornamentation of the crest along the anterior edge; curvature of the body of the spine) are also included. So, to describe the dorsal spines of the different living Chadian species we use both qualitative characters (Figs 77, 78), and log shape variables based on linear measurements (Fig. 79, Tabl. 12). The species can be differentiated as follow.

*S. membranaceus* and *S. batensoda* dorsal spines have a straight body with a well developed smooth anterior median crest and poorly marked tubercles at the posterior edge (Figs 77A, B; 78A, B). The head of their spine is notably narrow in the two species (1; Fig. 78A, B) and *S. membranaceus* is distinguished by the articular foramen which is the narrowest observed, even more so than in *S. sorex* (6).

In *S. courteti*, *S. filamentosus*, *S. nigrita* and *S. violaceus*, the head of the spine is large (1; Fig. 78C-E). *S. courteti* and *S. violaceus* are recognized by their low articular process (5), and *S. nigrita* by the smooth and weakly developed anterior crest whereas it is tuberculated in the three other species (Fig. 77C-E).

At last, the remaining species can be easily recognised. *S. sorex* has a markedly bent dorsal spine with a narrow base of the head (2; Figs 77F, 78F). *S. clarias* presents a unique feature among the Chadian species with an anterior edge of the spine very strongly tuberculated (Figs 77G, 78G). We never observed this character in any *Synodontis* species outside of Chad, and Paugy and Roberts (1992) used it to identify *S. clarias* in their identification key of the Western African species. *S. ocellifer* exhibits a dorsal spine with a large base of the head and with tubercles on the anterior edge feebly developed (2; Figs 77H, 78H). Finally, *S. schall* seems to represent a “median” morphotype (Fig. 76).

## Conclusive Discussion

### Distinguishing the species on bony characters (Fig. 80, Tabl. 13)

Through the comparative anatomy study of the Chadian *Synodontis* skeleton, qualitative characters have been established for most of the bones when any difference between the species was observed. When pertinent, we also established quantitative characters on the shape that complements the qualitative observations and provide accurate systematic information notably for the bones that preserve well in the fossil. As a first result, the Chadian *Synodontis* species can be recognized on the basis of their bony characters. As a second one, we are also able to attribute isolated bone to nominative species or to a group of species, which was the aim of this study.

To complete the bone by bone quantitative analysis we explore the relative weight of each one in the shape variation among the Chadian species. We completed a principal component analysis on the 46 log shape ratios established here on the following bones: mesethmoid, frontals, anterior nuchal plate, lateral ethmoids, parieto-supraoccipital and cleithrum. This analysis is based on a correlation matrix. The first and the second axis consist of respectively 27.71 and 20.54% of the whole variability whereas the third axis represents 15.21% of the variability (Fig. 80).

*S. membranaceus* and *S. batensoda* are distinguished from *S. nigrita*, *S. courteti*, *S. schall*, *S. filamentosus*, *S. ocellifer* and *S. violaceus* following the first axis (Fig. 80). On this axis, the contribution of the variables dealing with the anterior nuchal plate and the cleithrum is the most important (Tabl. 13). More particularly, the important height of the anterior nuchal plate and the highly developed suture with the posterior nuchal plate are one of the striking morphological features present in *S. membranaceus* and *S. batensoda*. With the latter two characters, *S. membranaceus* and *S. batensoda* are easily recognized by their high cleithrum which exhibits a long antero-ventral edge with respect to the postero-ventral one.

*S. sorex* and *S. clarias* are easily discerned from all of the other Chadian species following the second axis (Fig. 80). Log shape ratios established on the mesethmoid and on the frontal contribute for half of the variability observed on the second axis (Tabl. 13). Notably, a large mesethmoid exhibiting a trapezoidal shape with a reduced anterior edge and an important suture with the frontal bones are remarkable characters observed in *S. sorex* and *S. clarias*. On their frontal, the large inter-orbital width, the large ante orbital width as well as the angle formed between the suture line frontal/parieto-supraoccipital on one hand and frontal/sphenotic on the other hand are the three characters which contribute largely to the weight of the frontal bone on the axis 2 (Tabl. 13).

The third axis allows us to distinguish *S. courteti*, *S. violaceus*, *S. filamentous*, *S. nigrita*, *S. ocellifer* and *S. schall* (Fig. 80). The lateral ethmoids contribute for nearly half of the variability of the third axis and the mesethmoid to about 20% (Tabl. 13). Indeed, in *S. courteti* and *S. violaceus*, the lateral ethmoid is noticeably extended antero-posteriorly whereas it is fairly large in the other species. Their mesethmoid is strikingly long and narrow with a posterior position of the insertion of the lateral wings contrasting with that of *S. nigrita*, *S. schall*, *S. ocellifer* and *S. filamentosus* which is short and large.

### The status of *S. membranaceus* and *S. batensoda* (Tabl. 14)

Among *Synodontis* species, some authors concluded that two species should be attributed to two different genera, *Hemisynodontis membranaceus* and *Brachysynodontis batensoda* (Saint-Hilaire, 1809; Poll, 1971; Taverne and Aloulou-Triki, 1974; Gosse, 1986; Burgess, 1989). They have been differentiated from *Synodontis* on both soft (Poll, 1971) and osteological characters (Taverne and Aloulou-Triki, 1974) most of them being located on the opercle region and the gill basket. We find it interesting to discuss the osteological characters that have been used to justify the genera and the morphological distance of the species *S. membranaceus* and *S. batensoda* with each other and with the other *Synodontis* species.

According to Taverne and Aloulou-Triki (1974), *Hemisynodontis* differs from the *Synodontis sensu stricto* by (1) the strong development of the humeral plate, (2) a denticulate opercle, (3) a long and narrow dentary, (4) a hyomandibular without anteriorly directed expansion, (5) a strong development of the conical process of the median nuchal plate and finally (6) a median ring of the posterior nuchal plate particularly developed. The same authors recognize *Brachysynodontis* by the presence of the characters (1-4) but in a less pronounced state.

Regarding the humeral plate (1), we observe that it is always well-developed and varies in shape (deep or elongated) rather than in “strength”. The denticulation at the opercular posterior corner (2) exists in some *S. membranaceus* and *S. batensoda*, but always much less pronounced than figured by Taverne and Aloulou-Triki (1974), and it is absent in smaller specimens. We agree that the dentary (3)

of *S. membranaceus* clearly differs because of the poorly individualised anterior cupule (Fig. 44G), but disagree concerning the dentary of *S. batensoda* (Fig. 44F) which does not differ significantly from what is observed in other *Synodontis*, notably *S. ocellifer* (Fig. 44A-D, E). Therefore, *S. membranaceus* only appears to be an extreme case of reduction of the cupule, which is observed at diverse stages among the genus depending on the species. We disagree with the character (4) because we observe an anteriorly directed expansion on the hyomandibula although extremely reduced (Fig. 48A, B). Finally, from our observations, the character (5) and (6) do not exist in different states between *S. membranaceus* on one hand (Figs 73A, 75A) and other *Synodontis* species on the other hand (Figs 73B-F, 75B-D).

Together with the discussion on the diagnostic characters used to erect the two genera, we also consider the global morphological distance between the species, by using the squared Euclidean distance based on the 46 metric characters. The biggest distance observed among all of the Chadian *Synodontis* species is between *S. courteti* and *S. membranaceus* (Tabl. 14). The morphotypes they represent (*S. membranaceus* “narrow skull” and *S. courteti* “flat skull”) are the poles of a continuous variation. The smallest average distance calculated is the one between *S. schall* and the other *Synodontis* species, which reflects its median morphological features as previously noted above. The squared Euclidean between *S. membranaceus* and *S. batensoda* (Tabl. 14: 3.4) is included in the range of values calculated between each of the other couples of *Synodontis* species (Tabl. 14: from 2.4 between *S. clarias* and *S. sorex*, to 13.8 between *S. courteti* and *S. ocellifer*). This supports the hypothesis that *S. membranaceus* and *S. batensoda* do not belong to different genera. Moreover, the distance of *S. membranaceus* and *S. batensoda* with the other *Synodontis* species except *S. courteti* (Tabl. 14: from 5.7 to 11.3) does not exceed the maximum values observed (Tabl. 14: 13.8 between *S. courteti* and *S. ocellifer*). This supports the hypothesis that *S. membranaceus* and *S. batensoda* belong to the genus *Synodontis*.

To conclude, neither the characters established here to identify the species, nor the morphological distance support a separate generic appurtenance. Complementary phylogenetical information is compulsory to discuss further the systematic status. Finally, one notes marked characters on some morphological trends (narrow and deep body). *S. membranaceus* and *S. batensoda* also present modifications of their branchial apparatus (elongated branchiospines) which are directly correlated to their ecology, as they are both filter zoo-planctonophagous which is unique in the genus (Lauzanne, 1988). Indeed, we may also infer their body shape to their ecological preferences. Their high and laterally compressed body (see nuchal plate and cleithrum) clearly represent unique feature among the *Synodontis* species in Chad and also in Africa (AP, pers. obs). We can reasonably hypothesize that the

depth and shortness of the cleithrum and the opercle, and the laterally compressed nuchal shield are linked to an adaptation to their feeding mode by contributing to an important flux of water.

## Conclusion

The bony anatomy of each of the eleven species of *Synodontis* that inhabit Chad today has been accurately described and illustrated. Except for the basicranium, isolated neurocranial bones carry accurate diagnostic information, together with the jaw bone, the cleithrum, the nuchal shield and the pectoral and dorsal fin spines. The bony morphological variability existing in the genus within and between the species has been quantified for the most diagnostic bones. We are confident that this type of laborious anatomical study opens interesting perspectives. As a first step, this would allow the identification of the numerous *Synodontis* fossils collected in Chad. The identification of fossil fish from other Nilo-Sudanese sub-basins would only require completing the recent study with few taxa. For instance, further descriptions of four complementary species (*S. frontosus*, *S. serratus*, *S. khartoumensis* and *S. caudovittatus*) will permit us to study the river Nile drainage diversity.

Finally, as a direct result, we conclude that no osteological character allows the separation of the genera *Hemisynodontis* and *Brachysynodontis* from *Synodontis*, whereas they were essentially defined on an anatomical basis.

## Acknowledgments

We thank Didier Paugy (IRD, MNHN, Paris) for discussions; the IRD Bamako, notably Gilles Fédière, Bruno Sicard and Yacouba Traore for hosting and assistance in Mali; Fabrice Lihoreau, Andossa Likious and Mahamat Adoum for hosting and assistance in Chad (MAE, France; Université de N'Djaména and CNAR, Chad); Patrick Campbell and Oliver Crimmen for access to the ichthyological collections at the NHM (London); Joe Snoecks and Emmanuel Vreven for access to the ichthyological collection (MRAC, Tervuren); Wim Van Neer for access to his collection of dry skeletons (Institut des Sciences Naturelles, Brussels); to Patrice Pruvost and Zora Gabsi for access to the ichthyological collections and X-ray facilities at the MNHN (Paris). The research was supported by ANR (Projet ANR 05-BLAN-0235) and NSF (RHOI). Drawings by A. Pinton. The English was extensively reviewed by L. Foley-Ducrocq.

## References

- BURGESS, W.E. 1989. *An atlas of freshwater and marine catfishes, A preliminary study of the Siluriforms*. NJ, United states, TFH publications.
- CHARDON, M., PARMENTIER, E. AND VANDEWALL P. 2003. Morphology, development and evolution of the weberian apparatus in catfish. In: ARRATIA, G., KAPOOR, B.G., CHARDON, M. AND DIOGO, R, Eds., *Catfishes*, Science Publishers, Enfield, NH (USA), pp 71-120.
- CUVIER, G. 1816. *Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides*.
- DE PINNA, M.C.C. 1993. *Higher-level phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the order (Teleostei, Ostariophysi)*. Ph. D. dissertation, University of New York, New York, USA. Unpublished.
- DIOGO, R. 2005. *Morphological evolution, Adaptations, Homoplasies, Constraint and Evolutionary trends, Catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution*. Science Publishers, Enfield, NH (USA), 1-491.
- GOSSE, J.-P. 1986. Mochokidae. In: DAGET, J., GOSSE, J.-P. AND THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., Eds., *Check-List of the Freshwater Fish of Africa; CLOFFA 2*, Bruxelles: ISNB, Tervuren: MRAC, Paris: ORSTOM, pp.105-152.
- GREENWOOD, P. H., 1951. Fish remains from Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province, Kenya. *Annals and Magazine of natural History* **12** (4), 1192-1201.
- GREENWOOD, P.H. AND HOWES, G.J. 1975. Neogene fossil fishes from the Lake Albert-Lake Edward rift (Zaire). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, **26** (3), 69-126.
- GREENWOOD, P.H. 1972. New fish fossils from the Pliocene of Wadi Natrum, Egypt. *Journal of Zoology* **168**, 503-519.
- GREENWOOD, P.H., 1973. Fish fossils from the Late Miocene of Tunisia. *Notes du Service géologique de Tunisie* **37**, 41-72.
- LAUZANNE, L. 1988. Les habitudes alimentaires des poissons d'eau douce africains. In: LEVEQUE, C., BRUTON, M.N. AND SSENTONGO, G.W., Eds., *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*, ORSTOM, collection Travaux et Documents, pp 22-242.
- MO, T. 1991. *Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei, Siluroidei), with a hypothesis of siluroid phylogeny*. Koeltz Scientific books, 1-216.
- MOSIMANN, J.E. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of American Statistician Association* **65**, 930-945.

- PAUGY, D. AND ROBERTS, T. 1992. Mochokidae., In: LEVEQUE, C., PAUGY, D. AND TEUGELS, G.G., Eds., *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest II*, MRAC Orstom, collection faune tropicale, pp 500-563.
- PINTON, A., FARA, E. AND OTERO O. 2006. Spine anatomy reveals the diversity of catfish through time: a case study of the genus *Synodontis* (Ostariophysi, Siluriformes). *Naturewissenschaften* **93**(1), 22-26.
- POLL, M. 1971. Révision des *Synodontis* africains (famille Mochokidae). *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale, Zoologie*, **191**, 1-497.
- PRIEM, R. 1920. Poissons fossiles du Miocène d'Egypte (Burdigalien de Moghara, "Désert lybique"). In: FOURTAU, R., Ed., *Contribution à l'étude des Vertébrés miocènes de l'Egypte*, Gouvernement Press. pp 8-15.
- SAINT-HILAIRE, G. 1809. Poissons du Nil, de la mer Rouge et de la Méditerranée. In: *Description de l'Egypte, ... Histoire Naturelle*. Paris.
- SCHWARTZ, H.L. 1983. *Paleoecology of Late Cenozoic fish from the Turkana Basin, Northern Kenya*. Ph. D. dissertation, University of California, Santa Cruz, USA. Unpublished.
- STEWART, K.M., 2003a. Fossils fish remains from Mio-Pliocene deposits at Lothagam, Kenya. In: LEAKEY, M.G. AND HARRIS, J.H., Eds., *Lothagam, the dawn of humanity in Eastern Africa*, Columbia University Press, pp 79-111.
- STEWART, K.M., 2003b. Fossils fish remains from the Pliocene Kanapoi site, Kenya. In: HARRIS, J.H. AND LEAKEY, M.G., Eds., *Geology and vertebrate paleontology of the Early Pliocene site of Kanapoi, Northern Kenya*, Contributions in Science, **49**:21-38.
- TAVERNE, L. AND ALOULOU-TRIKI A. 1974. Étude anatomique, myologique et ostéologique du genre *Synodontis* Cuvier (Pisces: Siluriformes, Mochocidae). *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale, Zoologie*, **210**, 1-69.
- VAN COUVERING, J.A.H. 1977. Early record of freshwater fishes in Africa. *Copeia* **1977** (1), 163-166.
- VAN NEER, W. 1992. New Late Tertiary fish fossils from the Sinda Region, eastern Zaire. *African Study Monographs*, supplement **17**, 27-47.
- VAN NEER, W. 1994. Cenozoic fish fossil from the Albertine Rift Valley in Uganda. In: *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire, II: Palaeobiology*, Cifeg occasional publications, pp 89-127.
- VIGNAUD, P., DURINGER, P., MACKAYE, H.T., LIKIUS, A., BLONDEL, C., BOISSERIE, J.-R., DE BONIS, L., EISENMANN, V., GERAADS, D., GUY, F., LEHMANN, T., LIHOREAU, F., LOPEZ-MARTINEZ, N., MOURER-CHAUVIRÉ, C., OTERO, O., RAGE, J.-C., SCHUSTER, M., VIRIOT, L., ZAZZO, A. AND BRUNET, M., 2002. Geology and Palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla fossiliferous area, Djurab Desert, Northern Chad. *Nature* **418** (6894), 152-155.

## Figure captions

Figure 1. The neurocranium and connected Weberian apparatus and nugal shield in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal, (B) ventral and (C) lateral views. Scale bar: 10mm.

Figure 2. Main features of the mesethmoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal, (B) ventral and (C) lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 3. The mesethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. clarias*, (B) *S. sorex*, (C) *H membranaceus*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. courteti* and (F) *S. filamentosus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 4. The mesethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *H membranaceus*, (B) *S. clarias*, (C) *S. violaceus* and (D) *S. courteti*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 5. The mesethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *H membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) and *S. violaceus*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 6. Linear measurements taken on the mesethmoids, shown in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views. (1) maximum length, (2) maximum width of the whole bone, (3) width of the lateral wings, (4) width of the anterior edge of the bone, (5) width of the bone at the suture with the frontals, (6) length from the anterior edge of the mesethmoid to the level of the maximum width of the lateral wings. Scale bar: 5mm.

Figure 7. Main features of the vomer of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views. Scale bar: 5mm.

Figure 8. The vomer of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. clarias*, (E) *S. sorex* and (F) *S. filamentosus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 9. The vomer of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. clarias* and (C) *S. sorex*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 10. Main features of the lateral ethmoids of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) medio-dorsal, (B) ventral and (C) lateral views of a right lateral ethmoid. Scale bar: 5mm.

Figure 11. The lateral ethmoids of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. sorex*, (B) *S. clarias*, (C) *S. courteti* and (D) *S. ocellifer*, in ventral views. Scale bar: 5mm.

Figure 12. Linear measurements taken on the lateral ethmoids, shown in *S. schall* in medio-dorsal view. The linear measurements are: (1) width of the free posterior edge and (2) length of the lateral margin. Scale bar: 5mm.

Figure 13. The lateral ethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. violaceus*, (C) *S. sorex*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. clarias* and (F) *S. eupterus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 14. Main features of the frontal of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views of a left frontal. Scale bar: 5mm.

Figure 15. The three states observed in the extension of the frontal fontanel in *Synodontis* fishes: (A) state 1 observed in *S. clarias*, (B) state 2 in *S. nigrita* and (C) state 3 in *S. schall*, in dorsal views (the state number corresponds to the text and the Tabl. 3 caption). Scale bar: 5mm.

Figure 16. Linear and angular measurements taken on the frontals, shown in *S. schall*, in dorsal view. The linear measurements are (1) total length, (2) ante-orbital length, (3) orbital edge length, (4) post-orbital length, (5) ante-orbital width, (6) orbital width, (7) post-orbital width, (8) depth of the orbital edge, (9) length of the frontal/ parieto-supraoccipital suture line and (10) length of the frontal/ sphenotic suture line. Scale bar: 5mm.

Figure 17. The frontal of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. filamentosus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. ocellifer*, (D) *S. sorex*, (E) *S. courteti*, (F) *S. violaceus*, (G) *S. clarias*, (H) *S. membranaceus* and (I) *S. eupterus*, left frontals in dorsal views. Scale bar: 5mm. The main characteristics of each species are pointed out. The main of the ante-orbital, orbital and post-orbital length (corresponding to measurements 2, 1-(2+4), and 4 in Fig. 16) is presented by a black line (see also Tabl. 4). The position of the frontal/ sphenotic and frontal/ supraoccipital sutures relative to the body symmetry plan are also presented by the angle  $\alpha$  and  $\beta$  (Fig. 16). The outline of the orbital free edge underlines the difference between the width of the frontal at the back and at the front of the orbit (measurements 5 and 7 in Fig. 16).

Figure 18. Main features of the sphenotic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer and (B) inner views of a right sphenotic. Scale bar: 5mm.

Figure 19. Outline of the sphenotic of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. ocellifer*, (B) *S. nigrita*, (C) *S. courteti*, (D) *S. violaceus*, (E) *S. membranaceus*, (F) *S. batensoda* and (G) *S. sorex*, in outer views. Scale bar: 5mm.

Figure 20. Variation in the articular surface of the sphenotic for the hyomandibula: (A) *S. courteti* and (B) *S. membranaceus*, in inner views. The arrow is for the articular surface for the condyle of the hyomandibula. Scale bar: 5mm.

Figure 21. Main features of the pterotic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer, (B) inner and (C) median views of a right pterotic. Scale bar: 5mm.

Figure 22. The pterotic of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. sorex*, (C) *S. clarias*, (D) *S. filamentosus* and (E) *S. batensoda*, each in outer and inner views. Scale bar: 5mm. The arrow is for the temporal fenestra edge. The process outline is blackened. Note the roof lateral development over the process in both outer and inner views.

Figure 23. Main features of the parieto-supraoccipital of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views. Scale bar: 5mm.

Figure 24. The parieto-supraoccipital of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. sorex*, (B) *S. clarias*, (C) *S. courteti* and (D) *S. nigrita*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 25. The parieto-supraoccipital of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. schall* and (C) *S. courteti*, in posterior views. Scale bar: 5mm.

Figure 26. Linear measurements taken on the parieto-supraoccipitals, shown in *S. schall*, in dorsal view. The linear measurements are (1) maximum length of the bone, (2) length of the posterior

free margins, (3) length of the suture with the sphenotic, (4) length of the suture with the anterior nuchal plate, (5) width of the bone at the level of the junction frontal/ parieto-supraoccipital/ sphenotic, (6) width of the bone at the level of the junction sphenotic/parieto-supraoccipital/pterotic, (7) width of the bone at its posteriormost level. Scale bar: 5mm.

Figure 27. Main features of the orbitosphenoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral and (B) lateral views of an orbitosphenoid. Scale bar: 5mm.

Figure 28. The orbitosphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. violaceus* and (B) *S. batensoda*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 29. The optical foramen and surrounding bones in several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. schall*, (B) *S. batensoda* and (C) *S. courteti*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 30. The orbitosphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. courteti*, (C) *S. membranaceus*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. violaceus*, (F) *S. sorex* and (G) *S. clarias*, in ventral views. Scale bar: 5mm.

Figure 31. Main features of the parasphenoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral and (B) dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 32. The parasphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. clarias*, (C) *S. sorex*, (D) *S. membranaceus*, (E) *S. filamentosus*, (F) a teratological specimen of *S. clarias* in which the optic process joins the parasphenoid and delimitates a ventral opening, all in ventral and dorsal views, except (F) in ventro-lateral and ventral views. Scale bar: 5mm. The arrow is for the lateral expansion for the orbitosphenoid. The circle is for the optic process.

Figure 33. Main features of the pterosphenoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer and (B) inner views of a left pterosphenoid. Scale bar: 5mm.

Figure 34. The pterosphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. clarias*, (C) *S. sorex*, (D) *S. batensoda*, (E) *S. violaceus* and (F) *S. filamentosus*, in outer and inner views. Scale bar: 5mm.

Figure 35. Main features of the prootic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer and (B) reverse inner views of a left prootic. Scale bar: 5mm.

Figure 36. Main features of the epiotic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral and (B) outer views of a left epiotic. Scale bar: 5mm.

Figure 37. Main features of the basioccipital of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral, (B) dorsal views and (C) basioccipital articulated with the exoccipitals in posterior view. Scale bar: 5mm.

Figure 38. Main features of the exoccipital of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral view to show the position of the foramen for nerves IX, X and XII of a left exoccipital, and (B) ventrolateral views of a right exoccipital. Scale bar: 5mm.

Figure 39. Articulated splanchnocranial series in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*, (A) median, (B) lateral views of left series, and (C) detail of a left upper jaw, in dorsal view. Scale bar: 5mm.

- Figure 40. Main features of the premaxilla of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) occlusal and (B) dorsal views of a right premaxilla. Scale bar: 5mm.
- Figure 41. The premaxilla of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. clarias*, (B) *S. sorex*, (C) *S. courteti*, (D) *S. violaceus* and (E) *S. nigrita*, in occlusal and dorsal views. Scale bar: 5mm.
- Figure 42. Main features of the maxilla of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) median views of a left maxilla. Scale bar: 5mm.
- Figure 43. Main features of the dentaries of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) occlusal and (B) postero-dorsal views of a left dentary. Scale bar: 2mm.
- Figure 44. The dentary of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. clarias*, (B) *S. sorex*, (C) *S. courteti*, (D) *S. violaceus*, (E) *S. ocellifer*, (F) *S. batensoda* and (G) *S. membranaceus*, in postero-dorsal views. Scale bar: 2mm.
- Figure 45. The angulo-retroarticular of several Chadian *Synodontis* species: (A) *S. schall*, in dorsal and median views, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. filamentosus* and (F) *S. sorex*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.
- Figure 46. The palatin of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. schall*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. clarias*, (D) *S. sorex* and (E) *S. courteti* in dorsal and median views. Scale bar: 5mm.
- Figure 47. Main features of the hyomandibula of *Synodontis* fishes, exemplified on a right hyomandibula of *S. schall*: (A) inner, (B) outer and (C) proximal views of the bone, (D) schematic representation of the outline of the dorsal condyle in proximal view, and (E) lateral view of the articular counterpart of the hyomandibula on the neurocranium. Scale bar: 5mm.
- Figure 48. The hyomandibula of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. filamentosus*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. clarias*, (F) *S. sorex*, in outer views. Scale bar: 5mm.
- Figure 49. A schematic representation of the outline of the dorsal condyle of the hyomandibula of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. ocellifer*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. clarias*, (F) *S. sorex* and (G) *S. courteti*. Scale bar: 5mm.
- Figure 50. Main features of the quadrates of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral and (B) median views of a left quadrate. Scale bar: 5mm.
- Figure 51. Main features of the bones of the opercular series of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) opercle, (B) interopercle and (C) preopercle; lateral views of right bones. Scale bar: 5mm.
- Figure 52. The preopercle of two living Chadian *Synodontis* species: (B) *S. courteti* and (A) *S. sorex* in lateral views. Scale bar: 5mm.
- Figure 53. The opercle of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B-C) *S. batensoda*, (D) *S. sorex*, (E) *S. nigrita*, (F) *S. violaceus* and (G) *S. filamentosus*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 54. The interopercle of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. ocellifer*, (D) *S. courteti* and (E) *S. sorex*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 55. Main features of the hyoid arch of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) anterior and (B) posterior views of the paired bones, (C) lateral view of a parhurohyal. Scale bar: 5mm.

Figure 56. Main features of the posttemporal of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral and (B) caudal views of a left posttemporal. Scale bar: 5mm.

Figure 57. The posttemporal of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. clarias*, (C) *S. membranaceus* and (D) *S. ocellifer*, in lateral and caudal views. Scale bar: 5mm.

Figure 58. Main features of the cleithra of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral, (B) median and (C) dorsal views of a left cleithrum. Scale bar: 5mm.

Figure 59. The cleithra in all living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *B.batensoda*, (C) *S. sorex*, (D) *S. clarias*, (E) *S. ocellifer*, (F) *S. eupterus*, (G) *S. nigrita*, (H) *S. schall*, (I) *S. courteti*, (J) *S. violaceus* and (K) *S. filamentosus*, in lateral views. The double arrows are for the dimension of the humeral process. The single arrow is for the rounded outline of the posterior corner of the humeral plate. The circle is for the prominent first dorsal process. The blacken line underline the characteristics in the shape of the ventral and postero-dorsal borders outline of the humeral plates. Scale bar: 5mm.

Figure 60. Linear (A) and angular (B) measurements taken on the cleithra, shown in *S. schall*, in lateral view. (1) total height of the humeral plate, (2) height of its lower part, (3) length of the dorsal edge, (4) length of the antero-ventral edge, (5) length of the postero-ventral edge, (6) total length of the humeral plate. ( $\gamma$ ) is formed by the dorsal edge and the ventral line of the humeral plate, i.e. the line passing by the ventral inflection point behind the articular gutter for the pectoral spine and the posteriormost point of the posterior corner, and ( $\delta$ ) is formed by the dorsal edge and the vertical line at the level of the first dorsal process. Scale bar: 5mm.

Figure 61. Main features of the coracoid in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal, (B) posterior and (C) lateral views of a left coracoid. The blacken line underlines the suture lines and surfaces which are numbered. The Scale bar: 5mm.

Figure 62. Main features of the pectoral radials and spine in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-B) right pectoral spine in (A) inner, (B) dorsal and (C) ventral views, and (D) right series of the pectoral radials in dorsal view. Scale bar: 5mm.

Figure 63. Linear and angular measurements taken on the pectoral spines, shown in *S. schall*: (A) linear measurements (1-5) taken looking at the inner fossa of the spine, (B) linear and angular measurements (6,  $\theta$ ) taken looking at the inner edge of the spine, (C) linear measurements (7, 8) are taken looking at the ventral face of the body of the spine, and (D) linear and angular measurements (9,  $\eta$ , "length with tubercles"). (1) minimum width of the dorsal wall of the inner fossa, (2) minimum width of the ventral wall, (3) width of the spine at the base of the inner fossa, (4) maximum height of the inner fossa, (5) distance between the dorsal edge of the inner fossa and the tip of the distal ventral process, (6) minimum height of the distal ventral process, (7) maximum width of the articular plateau, (8) maximum length between the outer edge of the

distal ventral and proximal ventral processes, (9) maximum height of the head of the spine taken between the base of the fossa and the proximal ventral process, (length with tubercles) linear length where tubercles are present on the outer edge, (θ) angle between the axial process and the line formed by the tubercles of the inner edge, and (η) average angle between the proximal edge of the outer 6<sup>th</sup> to 15<sup>th</sup> tubercles and the tangent to the edge of the spine. The measurements are taken on stereomicroscope photographs (1-8, angles), or with a digital calliper (9, "length with tubercles"). Scale bar: 5mm.

Figure 64. The head of the pectoral spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. violaceus*, (C) *S. clarias* and (D) *S. courteti*, in inner views, successively looking at the inner edge of the spine and the inner fossa. Scale bar: 5mm.

Figure 65. The pectoral spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. filamentosus*, (D) *S. violaceus*, (E) *S. batensoda* and (E) *S. sorex*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 66. Main features of the complex vertebra of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) first centrum in successively anterior and lateral views, (B-D) Weberian apparatus in (B) ventral, (C) dorsal and (D) lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 67. The three different types of free vertebrae observed along the vertebral column in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) 3<sup>rd</sup> free vertebra, (B) 14<sup>th</sup> free vertebra and (C) 1<sup>st</sup> post-abdominal vertebra, in successive anterior and lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 68. The two types of caudal skeleton observed in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-B) first type, in (A) anterior and (B) lateral views, and (C) second type in lateral view. Scale bar: 5mm.

Figure 69. Main features of the dorsal fin skeleton of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*, in lateral view. Scale bar: 20mm.

Figure 70. Main features of the fourth and fifth pterygiophores of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-C) fourth pterygiophore and (D-F) fifth pterygiophore, in (A, D) anterior, (B, E) lateral, (C, F) posterior views. Scale bar: 5mm.

Figure 71. Main features of the median and posterior plates of the nugal shield of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-C) median nugal plate and (D, E) posterior nugal plate, in (A, D) dorsal, (B, E) lateral, and (C) posterior views. Scale bar: 5mm.

Figure 72. Range of variation in the fold of the nugal shield observed within Chadian *Synodontis*, exemplified on the median nugal plate of three species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. schall* and (C) *S. courteti*, in posterior views. The folding degree can be evaluated by the comparison of the two distances presented. Scale bar: 5mm.

Figure 73. The median nugal plate of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. nigrita*, (C) *S. schall*, (D) *S. sorex*, (E) *S. clarias* and (F) *S. violaceus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

Figure 74. Linear measurements taken on the median nugal plate, shown in *S. schall*: (A) dorsal and (B) posterior views. (1) length of the lateral edge, (2) length of the suture with the posterior

nucal plate, (3) anterior width of the nucal complex, (4) posterior width of the nucal complex, (5) maximum width of the posterior notch, and (6) maximum depth of the plate. Scale bar: 5mm.

Figure 75. The posterior nucal plate of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. nigrita*, (C) *S. sorex* and (D) *S. violaceus*, in lateral views. Scale bar: 5mm. The plain line arrow is for the free edge length, whereas the dotted line arrow is for the suture with the median plate length.

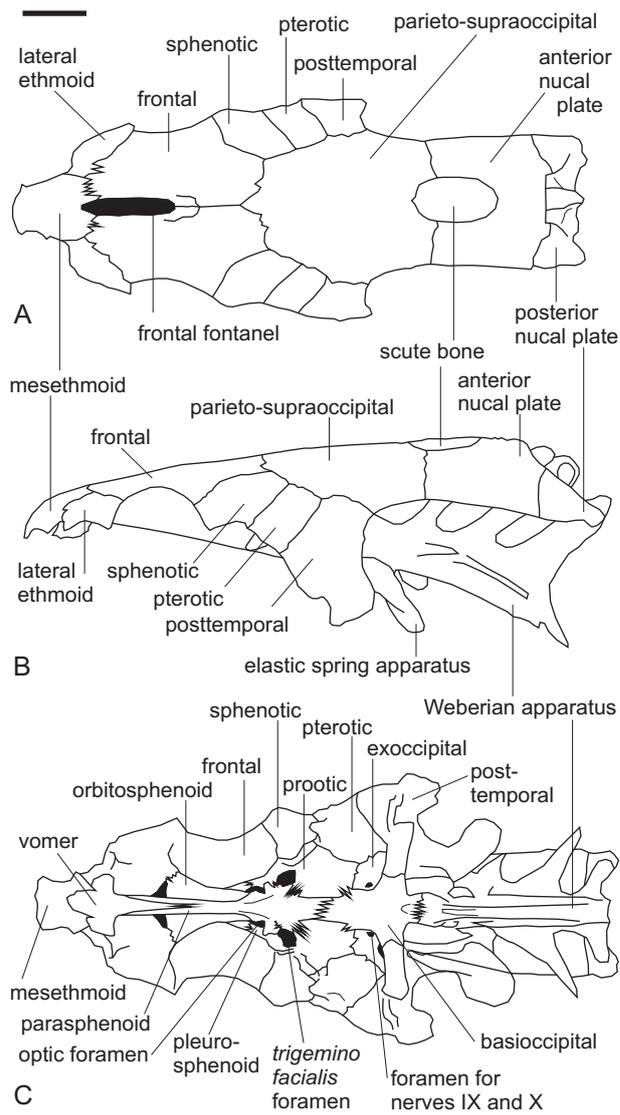
Figure 76. Main features of the dorsal spines of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) anterior and (B) lateral views of the spine, and (C) posterior and (D) anterior views of the head of the spine. Scale bar: 5mm.

Figure 77. The dorsal spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. violaceus*, (F) *S. sorex*, (G) *S. clarias*, (H) *S. ocellifer*, in left lateral views. Scale bar: 5mm.

Figure 78. The dorsal spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. violaceus*, (F) *S. sorex*, (G) *S. clarias*, and (H) *S. ocellifer*, in anterior views. Scale bar: 5mm.

Figure 79. Linear measurements taken on the dorsal spines, shown in *S. schall*: (A) lateral view of the whole spine, and (B) anterior view of the head of the spine. (1) width of the head of the spine, (2) width at the base of the body of the spine (*i.e.* at the point of inflexion of the anterior median crest), (3) distance between the inflexion point of the anterior median crest and the most ventral point of articular median process, (4) width of the articular median process, (5) depth of the articular median process, (6) width of the foramen. The measurements (1-4) are taken with a digital calliper or on stereomicroscope photographs (5-6). Scale bar: 5mm.

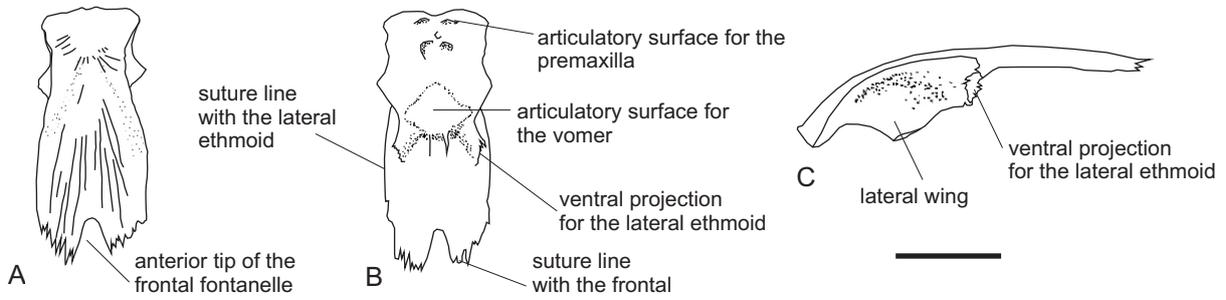
Figure 80. Principal component analysis on the 46 log shape ratios calculated on the following bones: mesethmoid, lateral ethmoid, frontals, parieto-supraoccipital and anterior nucal plate.



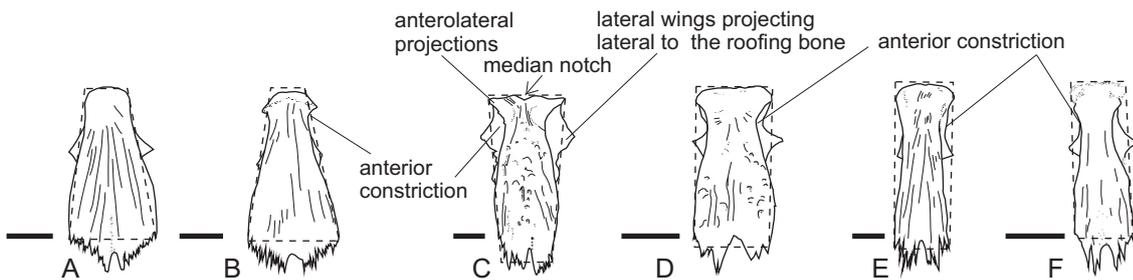
**Figure 1.** The neurocranium and connected Weberian apparatus and nuchal shield in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*:

(A) dorsal, (B) ventral and (C) lateral views.

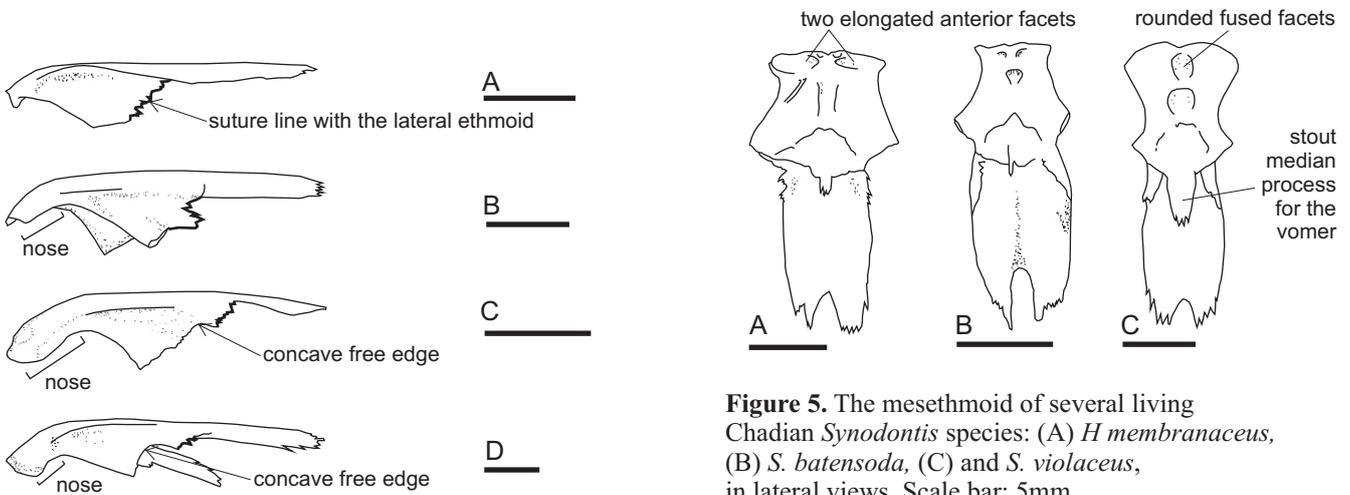
Scale bar: 10mm.



**Figure 2.** Main features of the mesethmoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal, (B) ventral and (C) lateral views. Scale bar: 5mm.



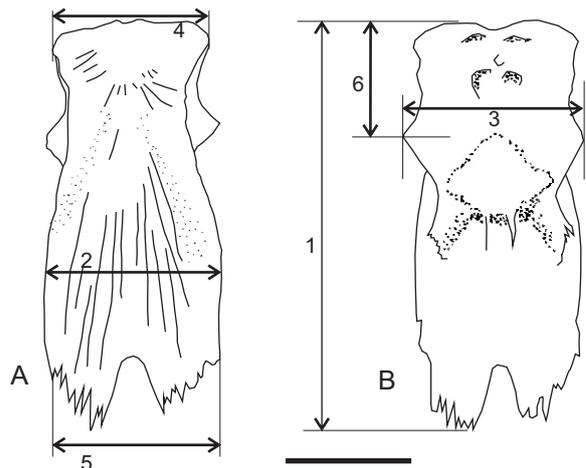
**Figure 3.** The mesethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. clarias*, (B) *S. sorex*, (C) *H membranaceus*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. courteti* and (F) *S. filamentosus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.

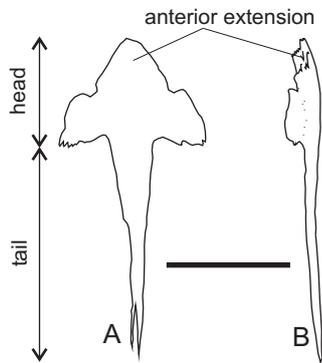


**Figure 5.** The mesethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *H membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) and (D) *S. violaceus*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

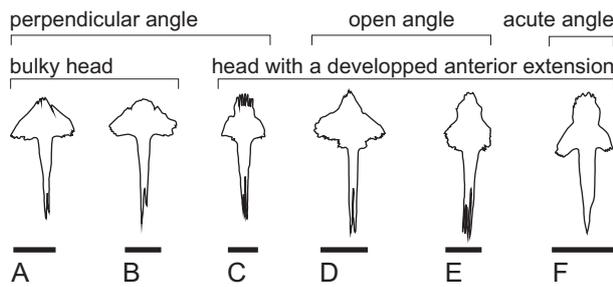
**Figure 4.** The mesethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *H membranaceus*, (B) *S. clarias*, (C) *S. violaceus* and (D) *S. courteti*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

**Figure 6.** Linear measurements taken on the mesethmoids, shown in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views. (1) maximum length, (2) maximum width of the whole bone, (3) width of the lateral wings, (4) width of the anterior edge of the bone, (5) width of the bone at the suture with the frontals, (6) length from the anterior edge of the mesethmoid to the level of the maximum width of the lateral wings. Scale bar: 5mm.

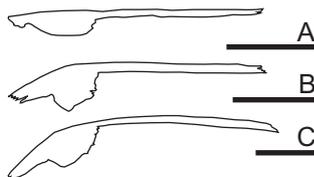




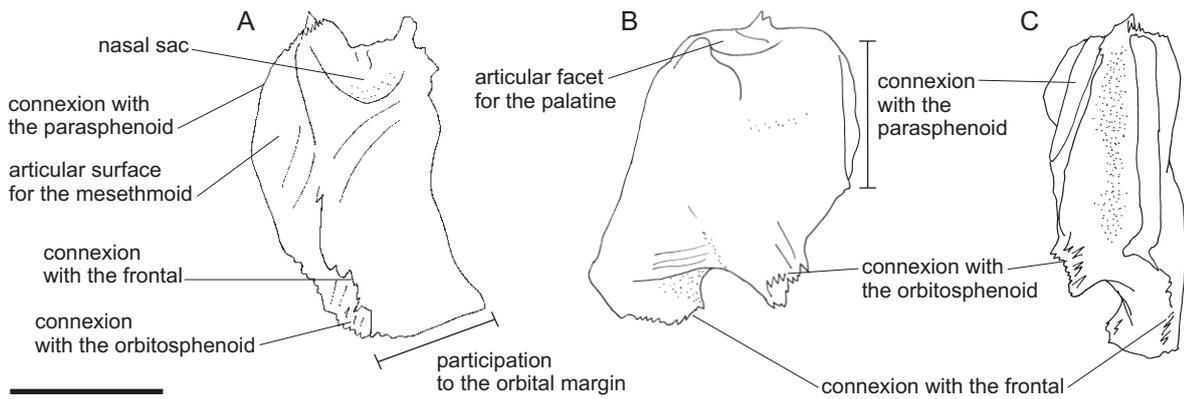
**Figure 7.** Main features of the vomer of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views. Scale bar: 5mm.



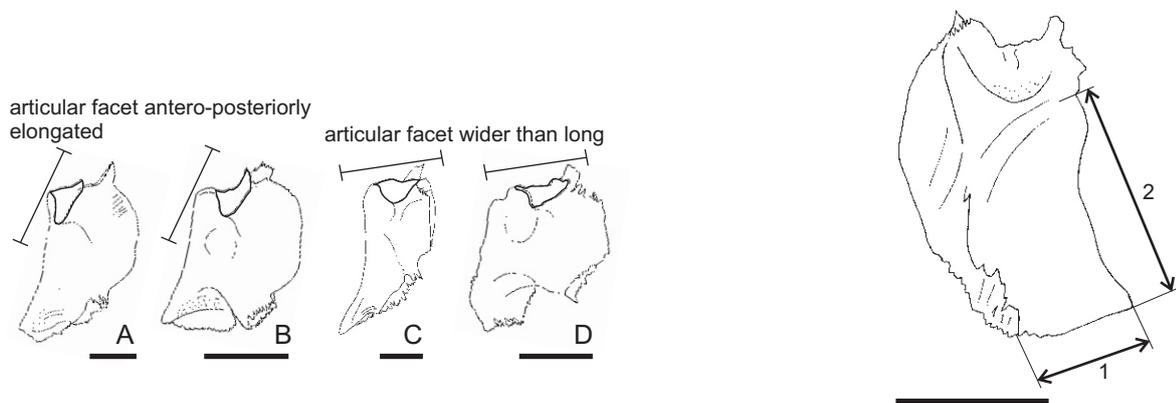
**Figure 8.** The vomer of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. clarias*, (E) *S. sorex* and (F) *S. filamentosus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.



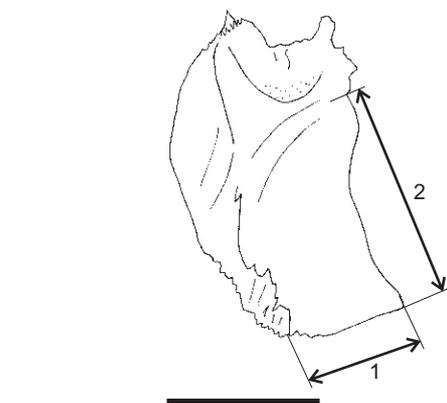
**Figure 9.** The vomer of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. clarias* and (C) *S. sorex*, in lateral views. Scale bar: 5mm.



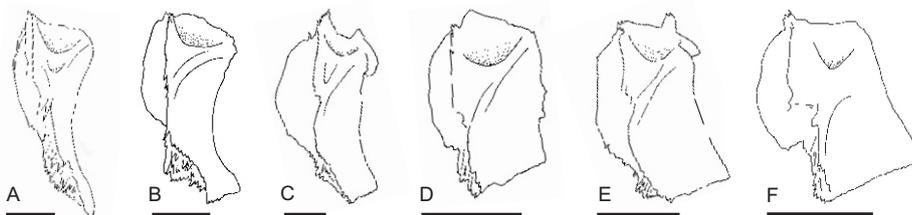
**Figure 10.** Main features of the lateral ethmoids of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) medio-dorsal, (B) ventral and (C) lateral views of a right lateral ethmoid. Scale bar: 5mm.



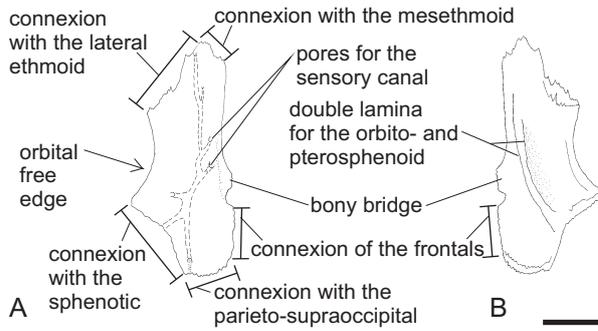
**Figure 11.** The lateral ethmoids of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. sorex*, (B) *S. clarias*, (C) *S. courteti* and (D) *S. ocellifer*, in ventral views. Scale bar: 5mm.



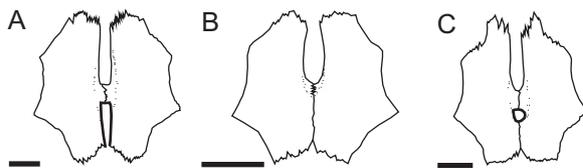
**Figure 12.** Linear measurements taken on the lateral ethmoids, shown in *S. schall* in medio-dorsal view. The linear measurements are: (1) width of the free posterior edge and (2) length of the lateral margin. Scale bar: 5mm.



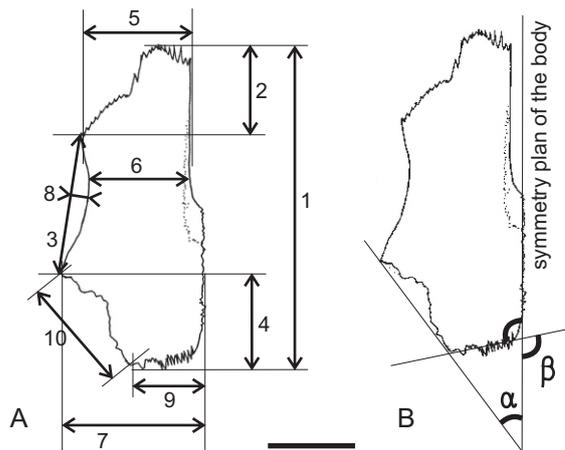
**Figure 13.** The lateral ethmoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. violaceus*, (C) *S. sorex*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. clarias* and (F) *S. eupterus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.



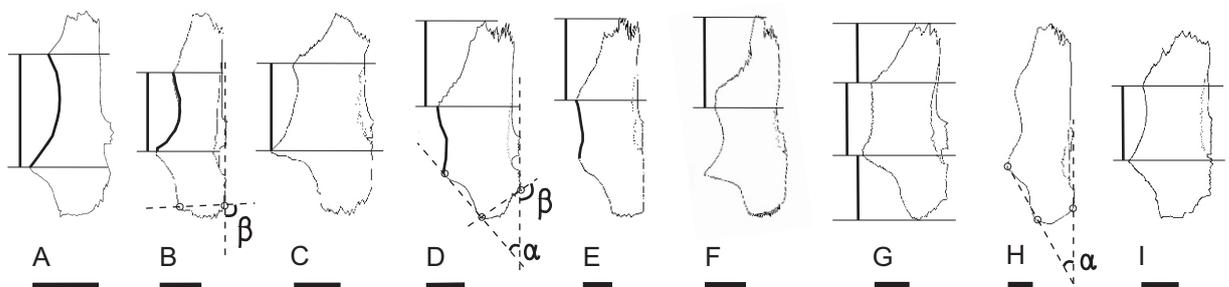
**Figure 14.** Main features of the frontal of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views of a left frontal. Scale bar: 5mm.



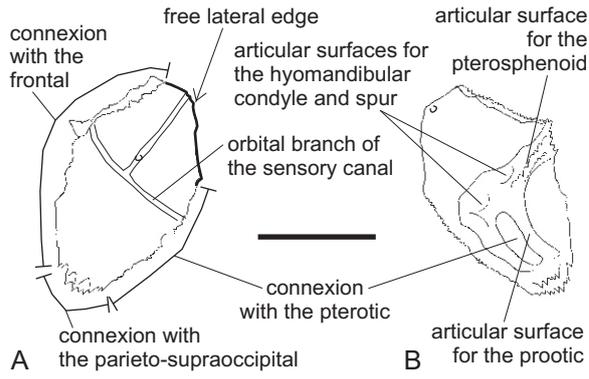
**Figure 15.** The three states observed in the extension of the frontal fontanel in *Synodontis* fishes: (A) state 1 observed in *S. clarias*, (B) state 2 in *S. nigrita* and (C) state 3 in *S. schall*, in dorsal views (the state number corresponds to the text and the Tabl. 3 caption). Scale bar: 5mm.



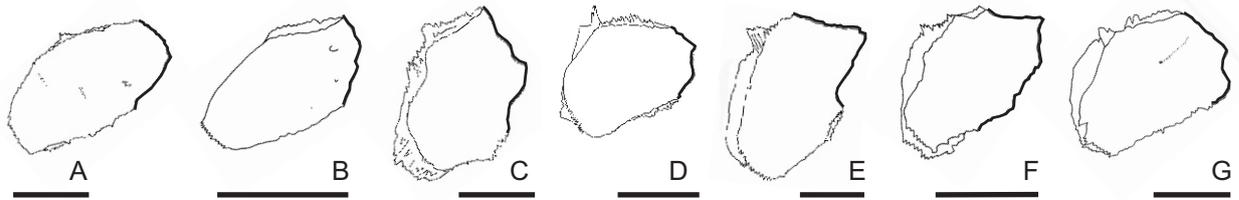
**Figure 16.** Linear and angular measurements taken on the frontals, shown in *S. schall*, in dorsal view. The linear measurements are (1) total length, (2) ante-orbital length, (3) orbital edge length, (4) post-orbital length, (5) ante-orbital width, (6) orbital width, (7) post-orbital width, (8) depth of the orbital edge, (9) length of the frontal/ parieto-supraoccipital suture line and (10) length of the frontal/ sphenotic suture line. Scale bar: 5mm.



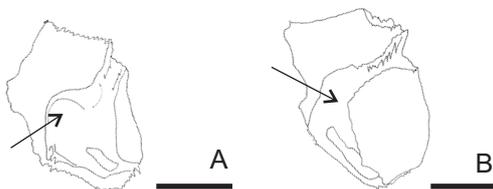
**Figure 17.** The frontal of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. filamentosus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. ocellifer*, (D) *S. sorex*, (E) *S. courteti*, (F) *S. violaceus*, (G) *S. clarias*, (H) *S. membranaceus* and (I) *S. eupterus*, left frontals in dorsal views. Scale bar: 5mm. The main characteristics of each species are pointed out. The main of the ante-orbital, orbital and post-orbital length (corresponding to measurements 2, 1-(2+4), and 4 in Fig. 16) is presented by a black line (see also Tabl. 4). The position of the frontal/ sphenotic and frontal/ supraoccipital sutures relative to the body symmetry plan are also presented by the angle  $\alpha$  and  $\beta$  (Fig. 16). The outline of the orbital free edge underlines the difference between the width of the frontal at the back and at the front of the orbit (measurements 5 and 7 in Fig. 16).



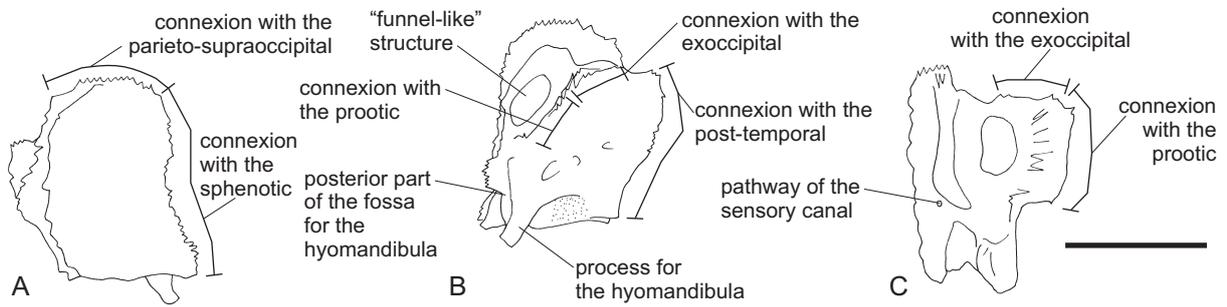
**Figure 18.** Main features of the sphenotic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer and (B) inner views of a right sphenotic. Scale bar: 5mm.



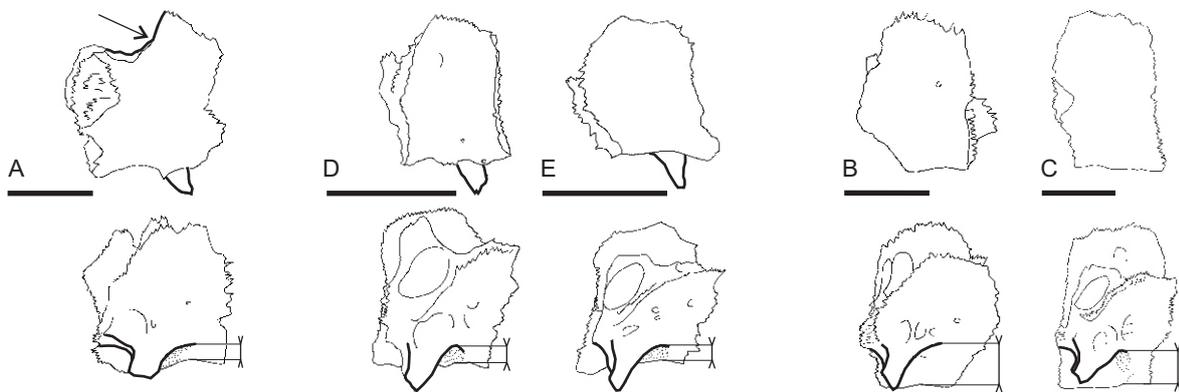
**Figure 19.** Outline of the sphenotic of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. ocellifer*, (B) *S. nigrita*, (C) *S. courteti*, (D) *S. violaceus*, (E) *S. membranaceus*, (F) *S. batensoda* and (G) *S. sorex*, in outer views. Scale bar: 5mm.



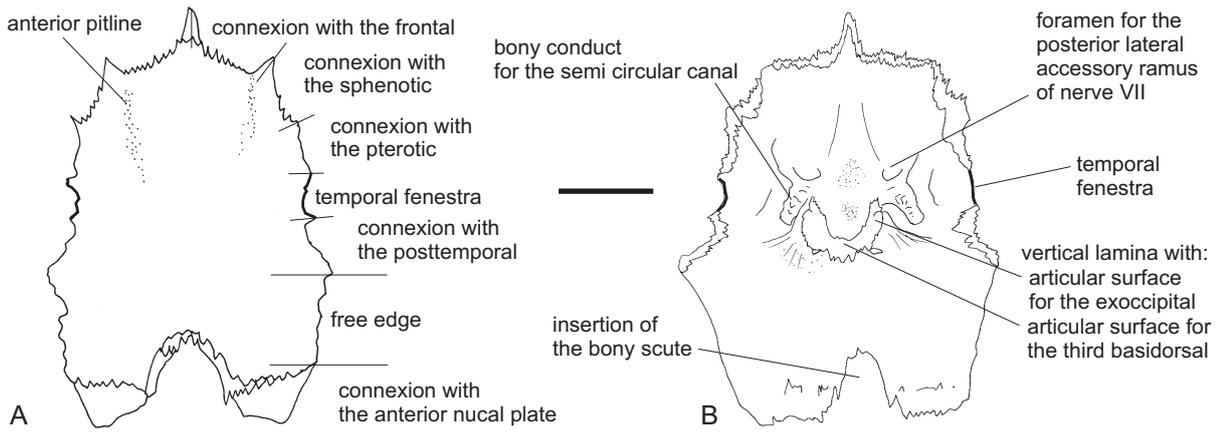
**Figure 20.** Variation in the articular surface of the sphenotic for the hyomandibula: (A) *S. courteti* and (B) *S. membranaceus*, in inner views. The arrow is for the articular surface for the condyle of the hyomandibula. Scale bar: 5mm.



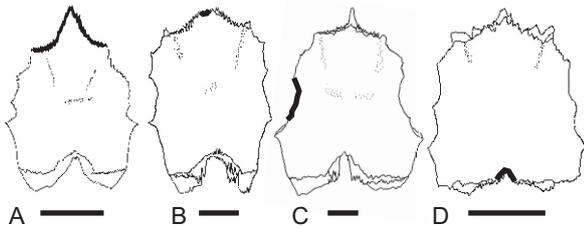
**Figure 21.** Main features of the pterotic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer, (B) inner and (C) median views of a right pterotic. Scale bar: 5mm.



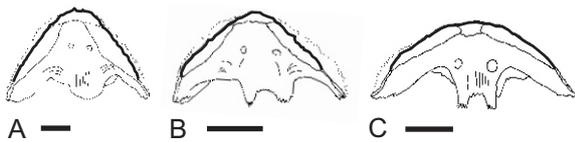
**Figure 22.** The pterotic of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. sorex*, (C) *S. clarias*, (D) *S. filamentosus* and (E) *S. batensoda*, each in outer and inner views. Scale bar: 5mm. The arrow is for the temporal fenestra edge. The process outline is blackened. Note the roof lateral development over the process in both outer and inner views.



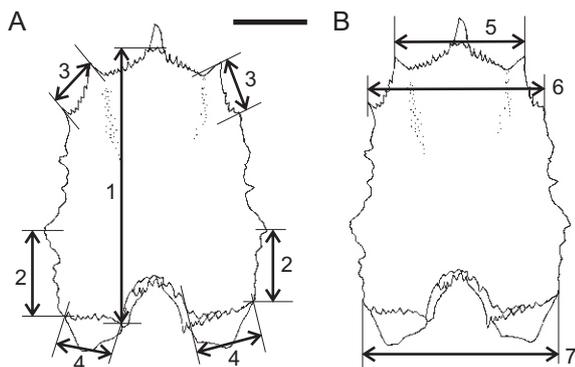
**Figure 23.** Main features of the parieto-supraoccipital of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) ventral views. Scale bar: 5mm.



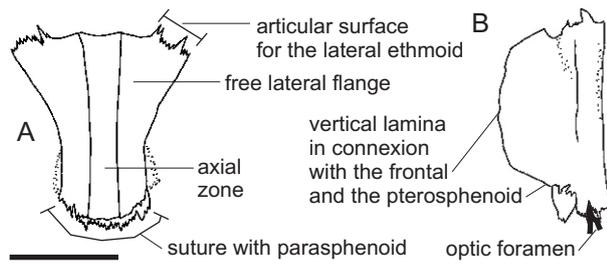
**Figure 24.** The parieto-supraoccipital of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. sorex*, (B) *S. clarias*, (C) *S. courteti* and (D) *S. nigrita*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.



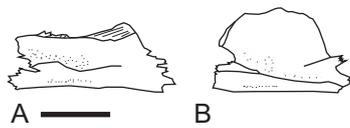
**Figure 25.** The parieto-supraoccipital of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. schall* and (C) *S. courteti*, in posterior views. Scale bar: 5mm.



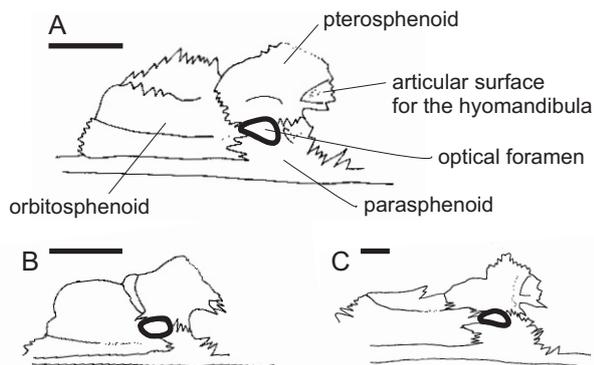
**Figure 26.** Linear measurements taken on the parieto-supraoccipitals, shown in *S. schall*, in dorsal view. The linear measurements are (1) maximum length of the bone, (2) length of the posterior free margins, (3) length of the suture with the sphenotic, (4) length of the suture with the anterior nuchal plate, (5) width of the bone at the level of the junction frontal/ parieto-supraoccipital/ sphenotic, (6) width of the bone at the level of the junction sphenotic/parieto-supraoccipital/pteric, (7) width of the bone at its posteriormost level. Scale bar: 5mm.



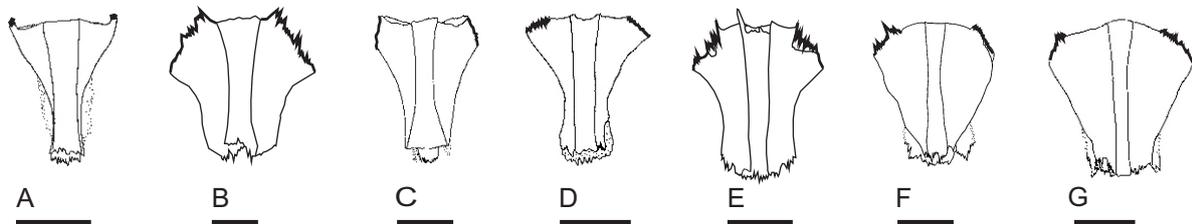
**Figure 27.** Main features of the orbitosphenoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral and (B) lateral views of an orbitosphenoid. Scale bar: 5mm.



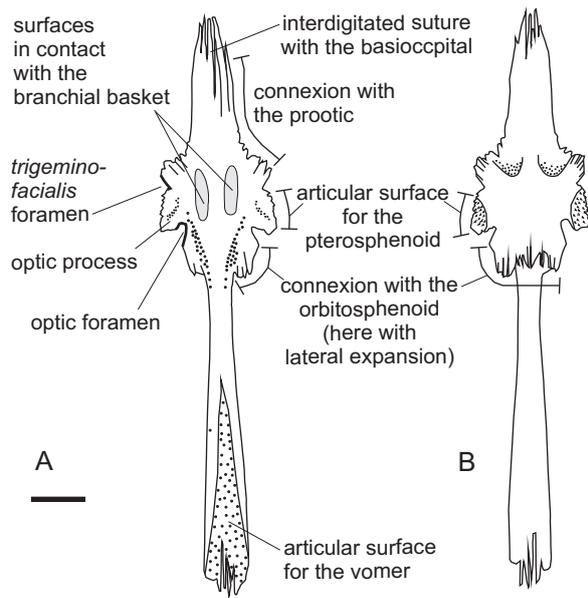
**Figure 28.** The orbitosphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. violaceus* and (B) *S. batensoda*, in lateral views. Scale bar: 5mm.



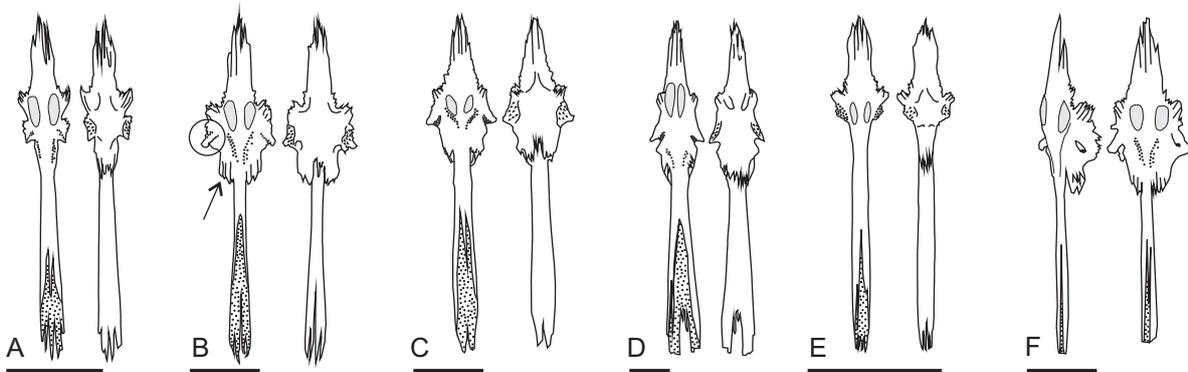
**Figure 29.** The optical foramen and surrounding bones in several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. schall*, (B) *S. batensoda* and (C) *S. courteti*, in lateral views. Scale bar: 5mm.



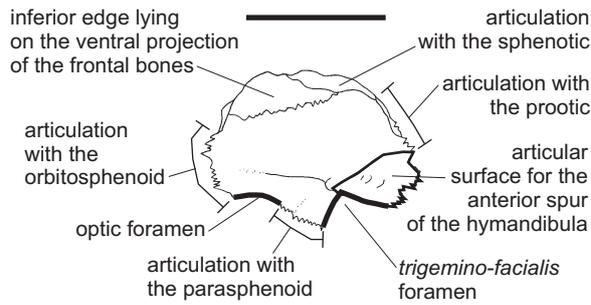
**Figure 30.** The orbitosphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. courteti*, (C) *S. membranaceus*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. violaceus*, (F) *S. sorex* and (G) *S. clarias*, in ventral views. Scale bar: 5mm.



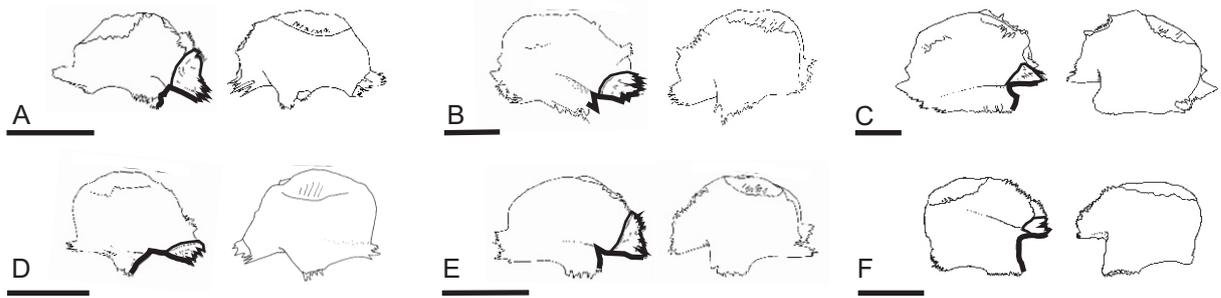
**Figure 31.** Main features of the parasphenoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall* (A) ventral and (B) dorsal views. Scale bar: 5mm.



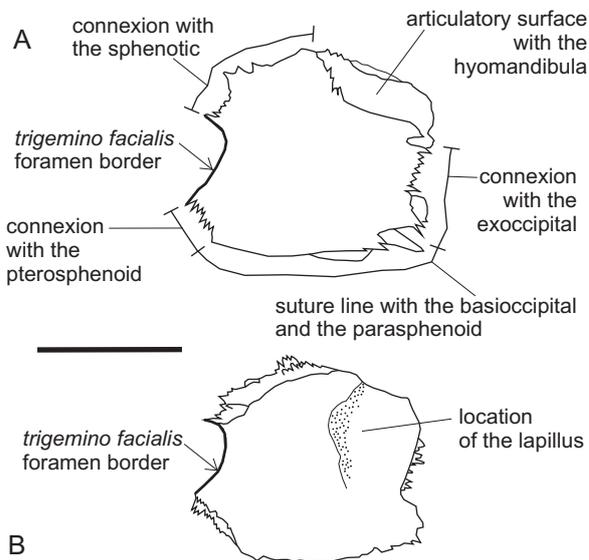
**Figure 32.** The parasphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. clarias*, (C) *S. sorex*, (D) *S. membranaceus*, (E) *S. filamentosus*, (F) a teratological specimen of *S. clarias* in which the optic process joins the parasphenoid and delimitates a ventral opening, all in ventral and dorsal views, except (F) in ventro-lateral and ventral views. Scale bar: 5mm. The arrow is for the lateral expansion for the orbitosphenoid. The circle is for the optic process.



**Figure 33.** Main features of the pterosphenoid of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer and (B) inner views of a left pterosphenoid. Scale bar: 5mm.

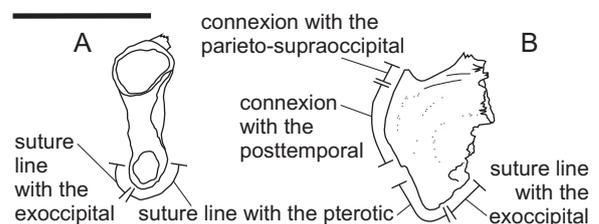


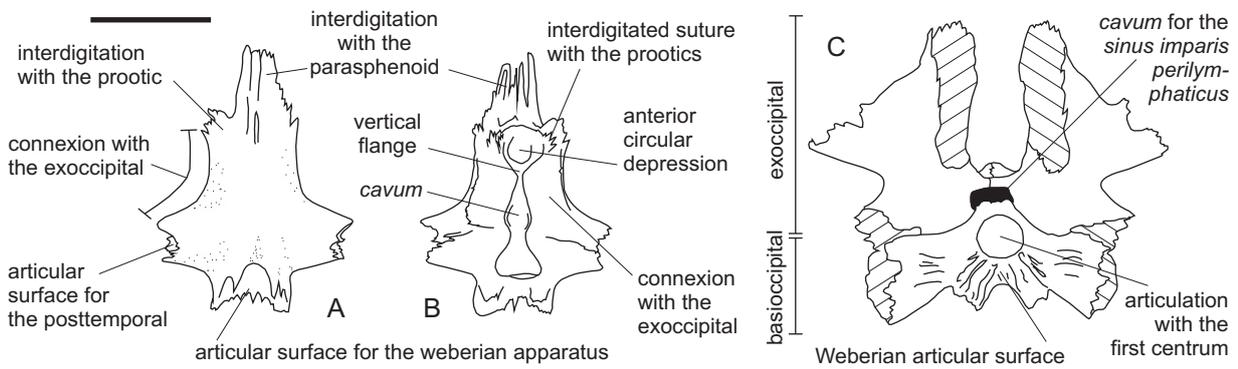
**Figure 34.** The pterosphenoid of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. clarias*, (C) *S. sorex*, (D) *S. batensoda*, (E) *S. violaceus* and (F) *S. filamentosus*, in outer and inner views. Scale bar: 5mm.



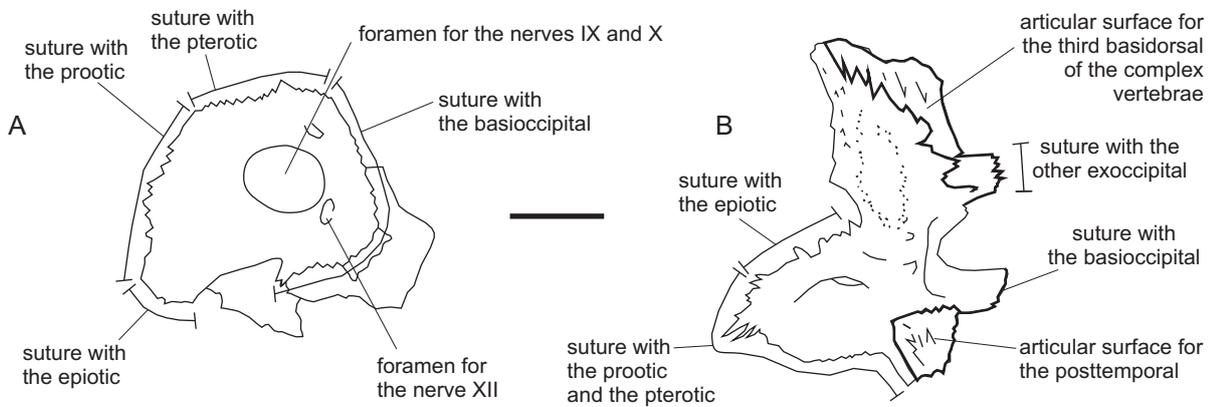
**Figure 35.** Main features of the prootic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) outer and (B) reverse inner views of a left prootic. Scale bar: 5mm.

**Figure 36.** Main features of the epiotic of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral and (B) outer views of a left epiotic. Scale bar: 5mm.

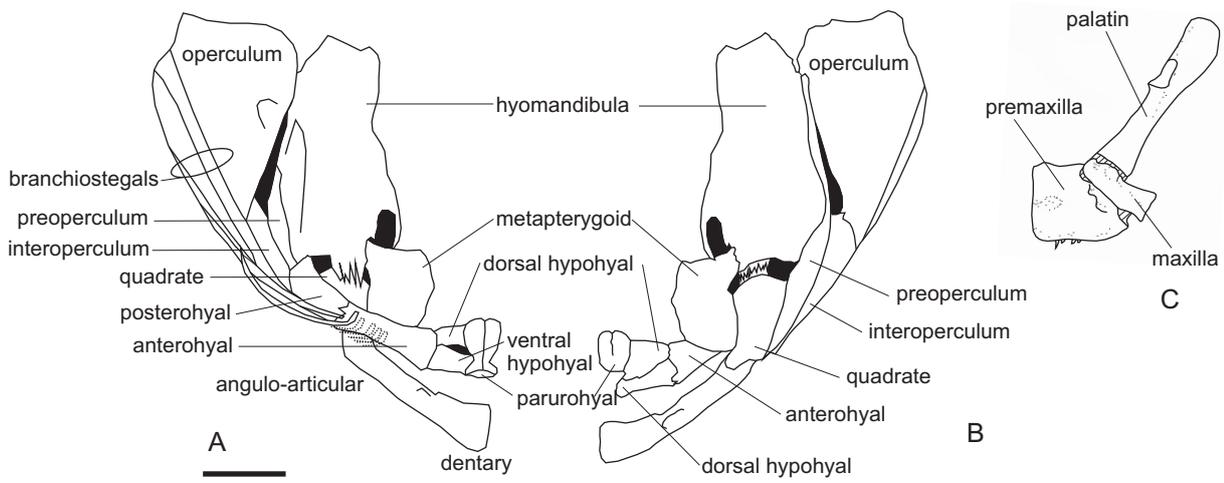




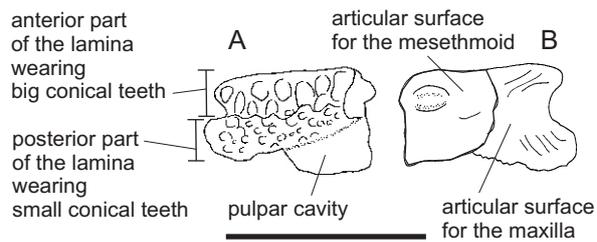
**Figure 37.** Main features of the basioccipital of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) ventral, (B) dorsal views and (C) basioccipital articulated with the exoccipitals in posterior view. Scale bar: 5mm.



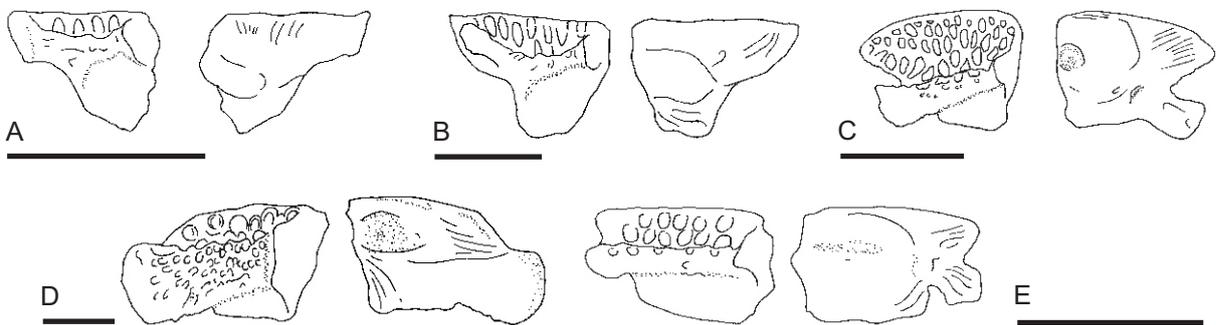
**Figure 38.** Main features of the exoccipital of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral view to show the position of the foramen for nerves IX, X and XII of a left exoccipital, and (B) ventrolateral views of a right exoccipital. Scale bar: 5mm.



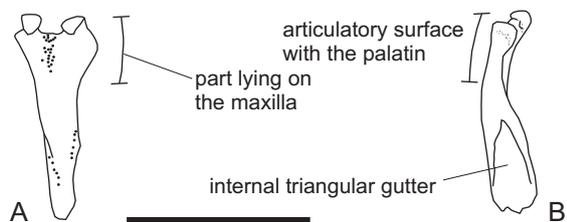
**Figure 39.** Articulated splanchnocranial series in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*, (A) median, (B) lateral views of left series, and (C) detail of a left upper jaw, in dorsal view. Scale bar: 5mm.



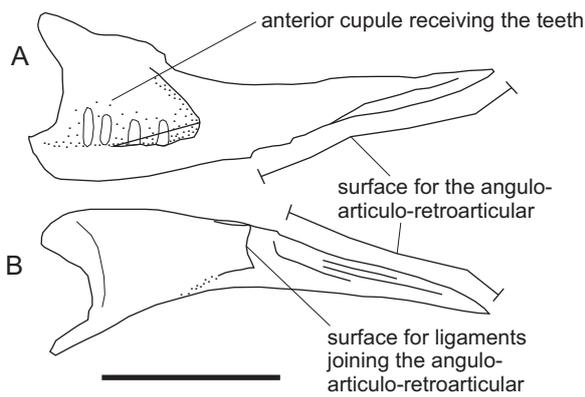
**Figure 40.** Main features of the premaxilla of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) occlusal and (B) dorsal views of a right premaxilla. Scale bar: 5mm.



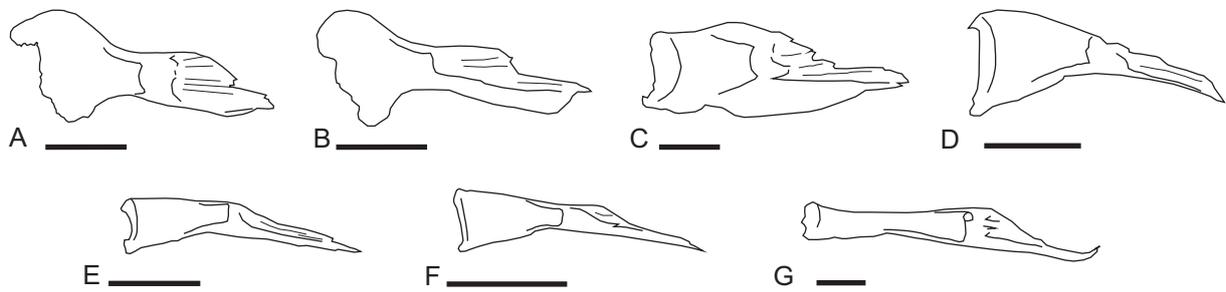
**Figure 41.** The premaxilla of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. clarias*, (B) *S. sorex*, (C) *S. courteti*, (D) *S. violaceus* and (E) *S. nigrita*, in occlusal and dorsal views. Scale bar: 5mm.



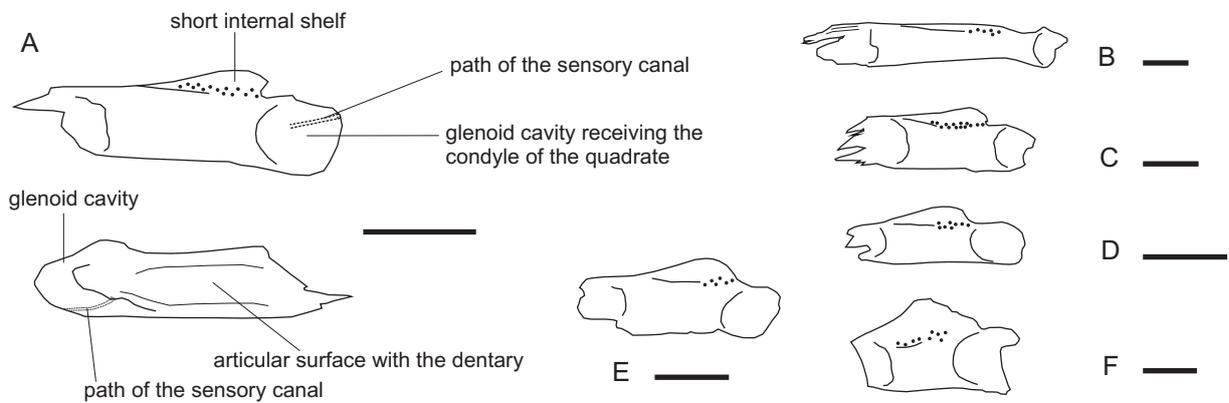
**Figure 42.** Main features of the maxilla of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal and (B) median views of a left maxilla. Scale bar: 5mm.



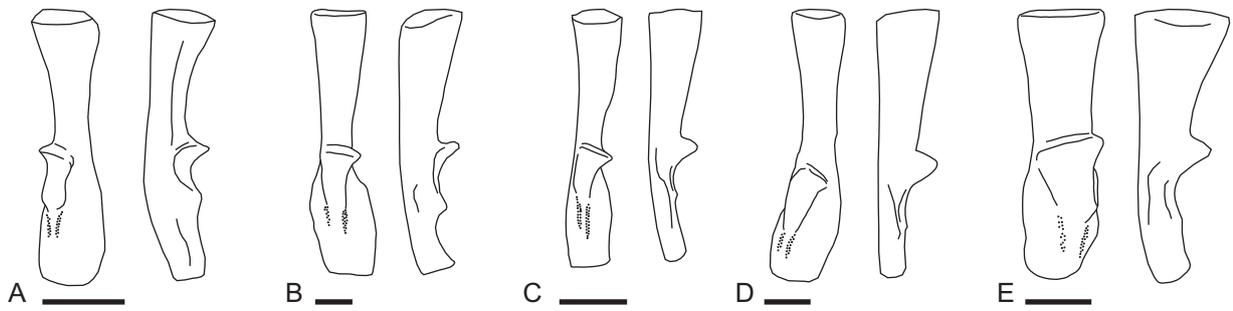
**Figure 43.** Main features of the dentaries of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) occlusal and (B) postero-dorsal views of a left dentary. Scale bar: 2mm.



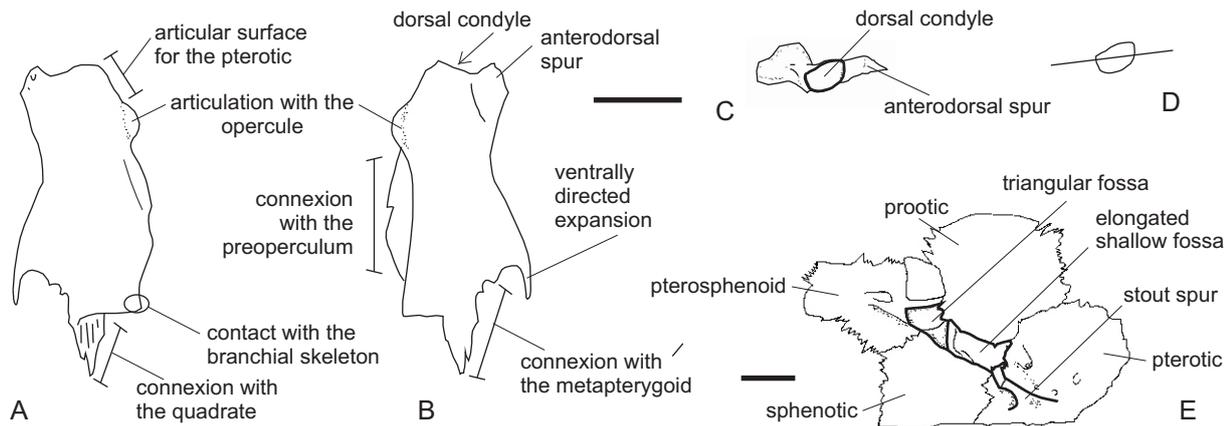
**Figure 44.** The dentary of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. clarias*, (B) *S. sorex*, (C) *S. courteti*, (D) *S. violaceus*, (E) *S. ocellifer*, (F) *S. batensoda* and (G) *S. membranaceus*, in postero-dorsal views. Scale bar: 2mm.



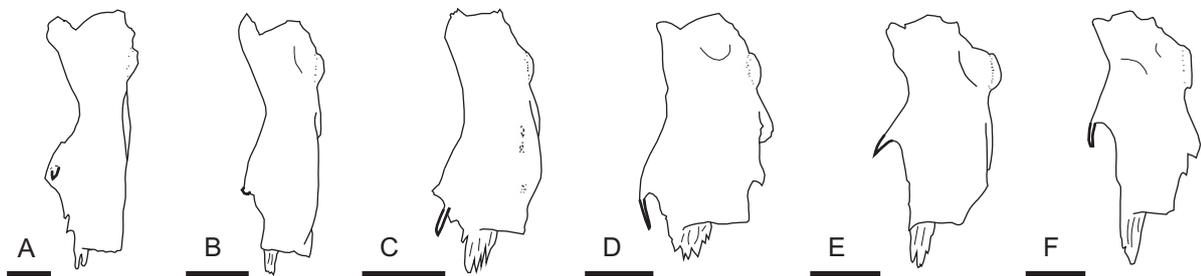
**Figure 45.** The angulo-retroarticular of several Chadian *Synodontis* species: (A) *S. schall*, in dorsal and median views, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. filamentosus* and (F) *S. sorex*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.



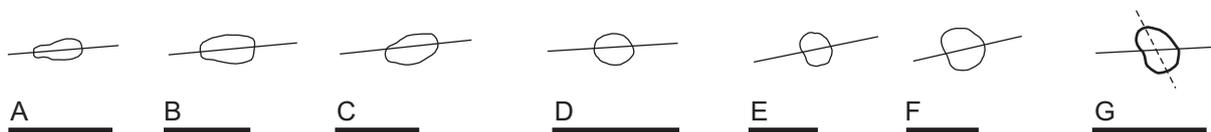
**Figure 46.** The palatin of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. schall*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. clarias*, (D) *S. sorex* and (E) *S. courteti* in dorsal and median views. Scale bar: 5mm.



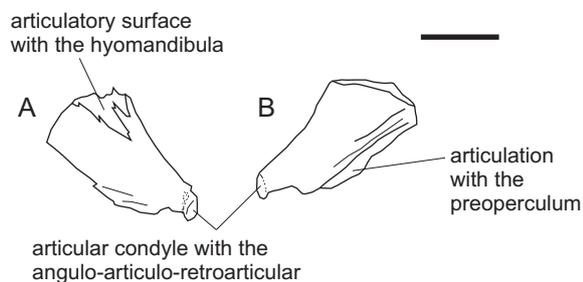
**Figure 47.** Main features of the hyomandibula of *Synodontis* fishes, exemplified on a right hyomandibula of *S. schall*: (A) inner, (B) outer and (C) proximal views of the bone, (D) schematic representation of the outline of the dorsal condyle in proximal view, and (E) lateral view of the articular counterpart of the hyomandibula on the neurocranium. Scale bar: 5mm.



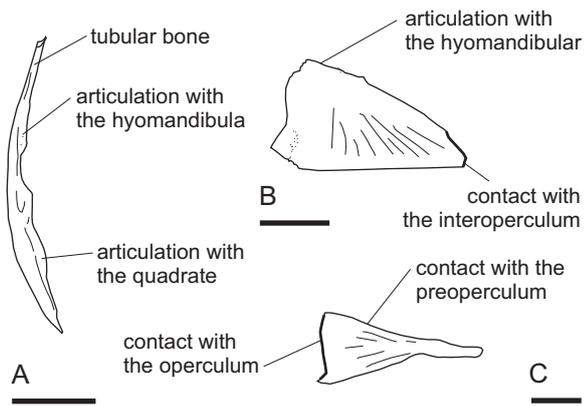
**Figure 48.** The hyomandibula of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. filamentosus*, (D) *S. ocellifer*, (E) *S. clarias*, (F) *S. sorex*, in outer views. Scale bar: 5mm.



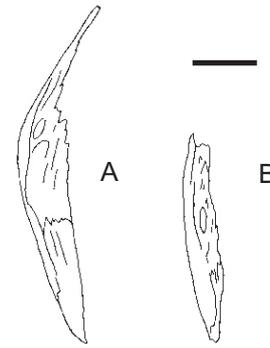
**Figure 49.** A schematic representation of the outline of the dorsal condyle of the hyomandibula of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. ocellifer*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. clarias*, (F) *S. sorex* and (G) *S. courteti*. Scale bar: 5mm.



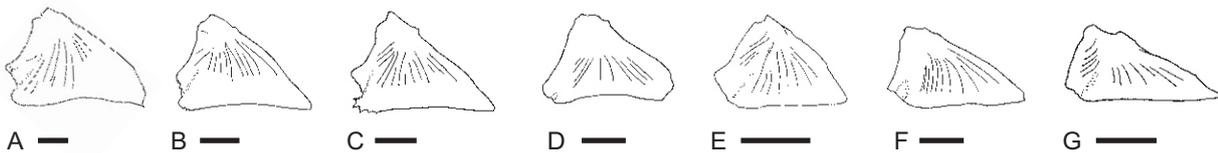
**Figure 50.** Main features of the quadrates of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral and (B) median views of a left quadrate. Scale bar: 5mm.



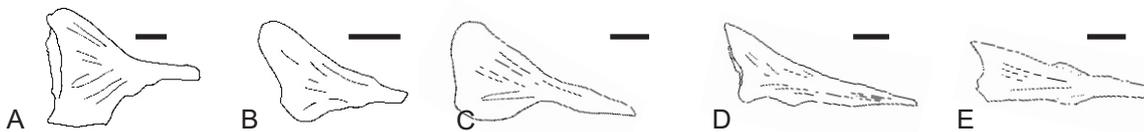
**Figure 51.** Main features of the bones of the opercular series of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) opercle, (B) interopercle and (C) preopercle; lateral views of right bones. Scale bar: 5mm.



**Figure 52.** The preopercle of two living Chadian *Synodontis* species: (B) *S. courteti* and (A) *S. sorex* in lateral views. Scale bar: 5mm.

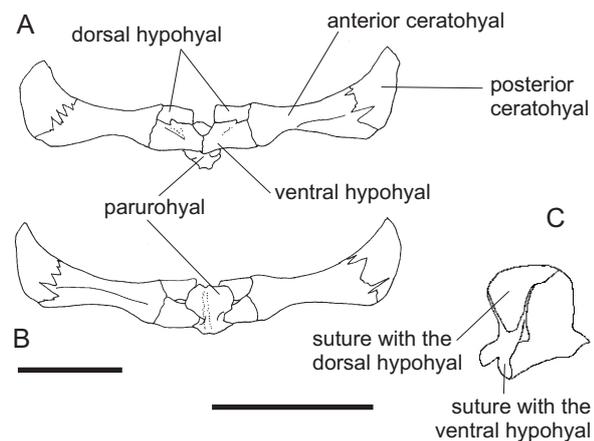


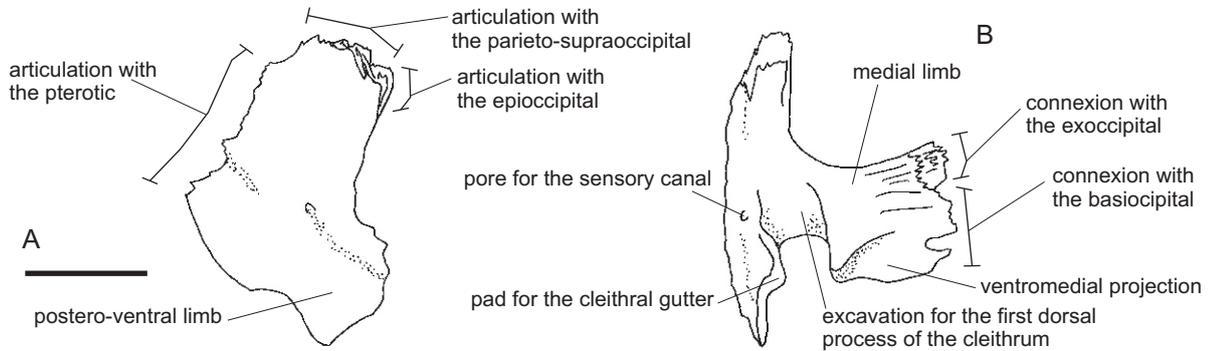
**Figure 53.** The opercle of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B-C) *S. batensoda*, (D) *S. sorex*, (E) *S. nigrita*, (F) *S. violaceus* and (G) *S. filamentosus*, in lateral views. Scale bar: 5mm.



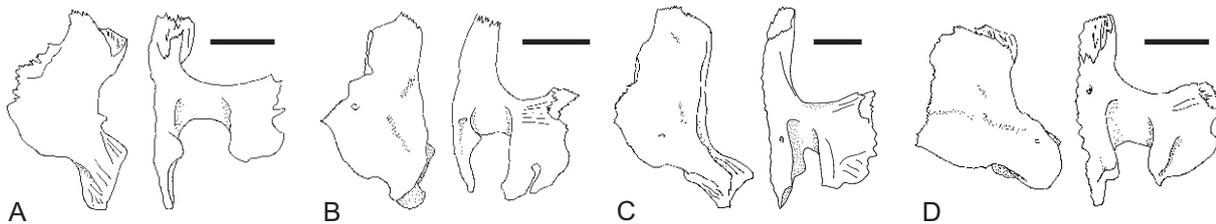
**Figure 54.** The interopercle of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. batensoda*, (C) *S. ocellifer*, (D) *S. courteti* and (E) *S. sorex*, in lateral views. Scale bar: 5mm.

**Figure 55.** Main features of the hyoid arch of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) anterior and (B) posterior views of the paired bones, (C) lateral view of a parurohyal. Scale bar: 5mm.

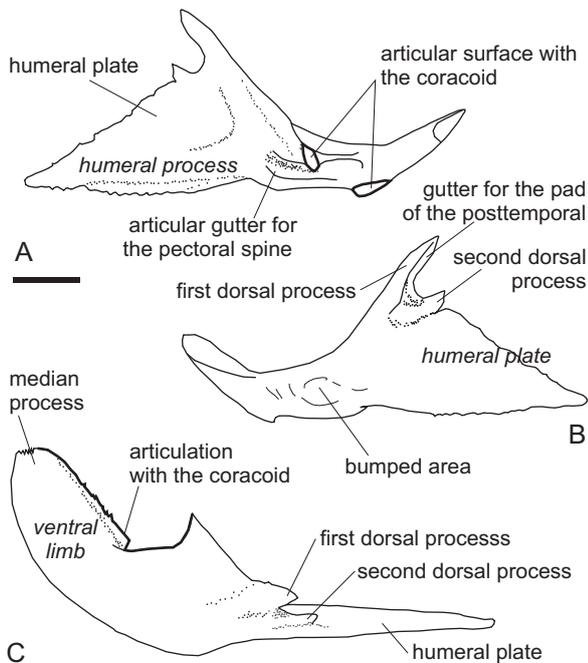




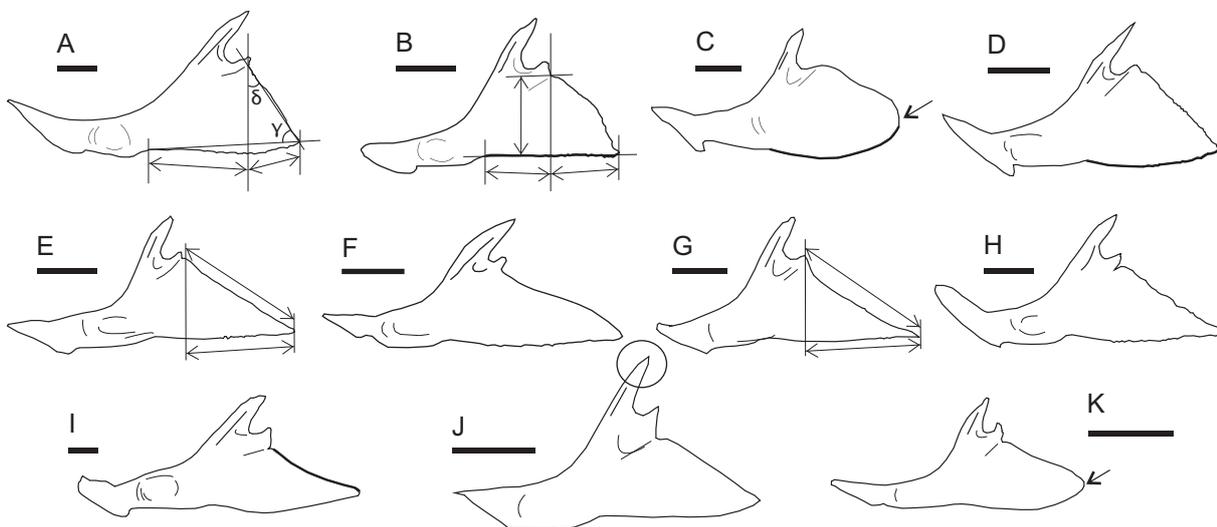
**Figure 56.** Main features of the posttemporal of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral and (B) caudal views of a left posttemporal. Scale bar: 5mm.



**Figure 57.** The posttemporal of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. clarias*, (C) *S. membranaceus* and (D) *S. ocellifer*, in lateral and caudal views. Scale bar: 5mm.



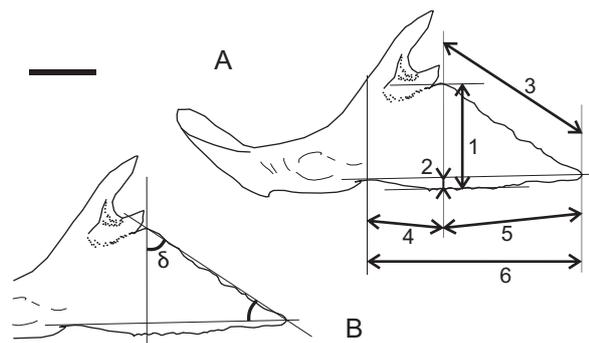
**Figure 58.** Main features of the cleithra of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) lateral, (B) median and (C) dorsal views of a left cleithrum. Scale bar: 5mm.

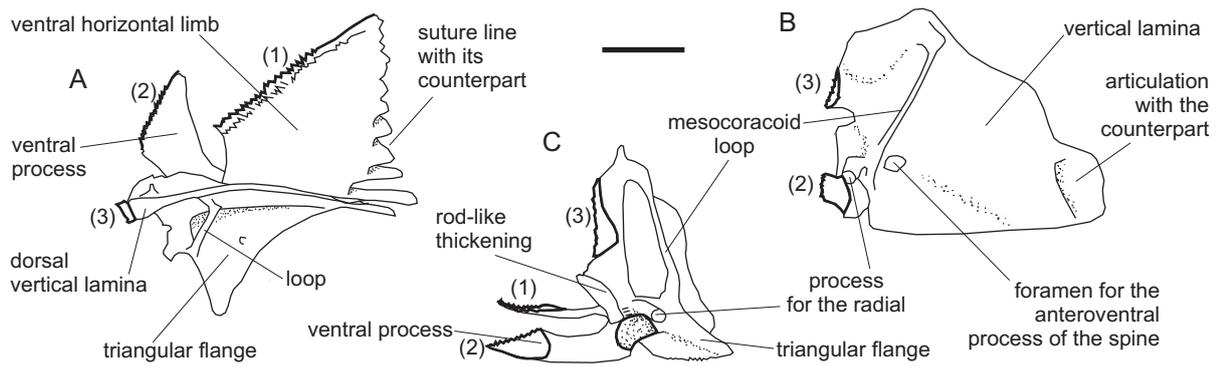


**Figure 59.** The cleithra in all living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *B. batensoda*, (C) *S. sorex*, (D) *S. clarias*, (E) *S. ocellifer*, (F) *S. eupterus*, (G) *S. nigrita*, (H) *S. schall*, (I) *S. courteti* (J) *S. violaceus* and (K) *S. filamentosus*, in lateral views. The double arrows are for the dimension of the humeral process. The single arrow is for the rounded outline of the posterior corner of the humeral plate. The circle is for the prominent first dorsal process. The blacken line underline the characteristics in the shape of the ventral and postero-dorsal borders outline of the humeral plates. Scale bar: 5mm.

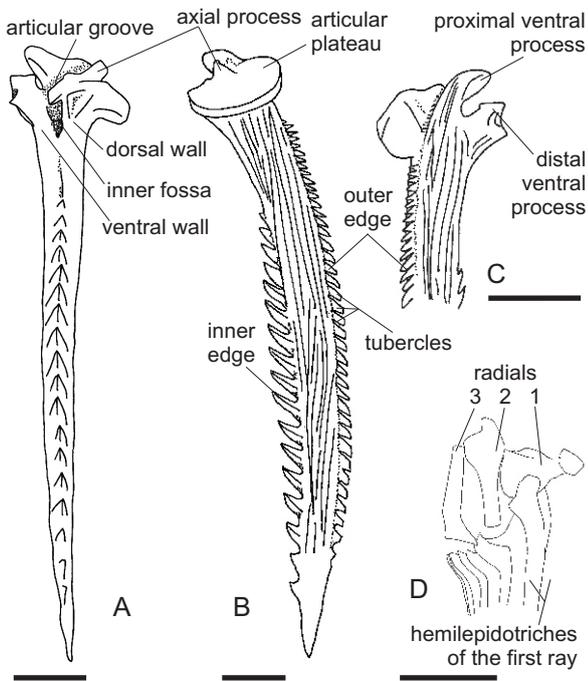
**Figure 60.** Linear (A) and angular (B) measurements taken on the cleithra, shown in *S. schall*, in lateral view.

- (1) total height of the humeral plate,
  - (2) height of its lower part,
  - (3) length of the dorsal edge,
  - (4) length of the antero-ventral edge,
  - (5) length of the postero-ventral edge,
  - (6) total length of the humeral plate.
- ( $\gamma$ ) is formed by the dorsal edge and the ventral line of the humeral plate, i.e. the line passing by the ventral inflection point behind the articular gutter for the pectoral spine and the posteriormost point of the posterior corner, and ( $\delta$ ) is formed by the dorsal edge and the vertical line at the level of the first dorsal process. Scale bar: 5mm.

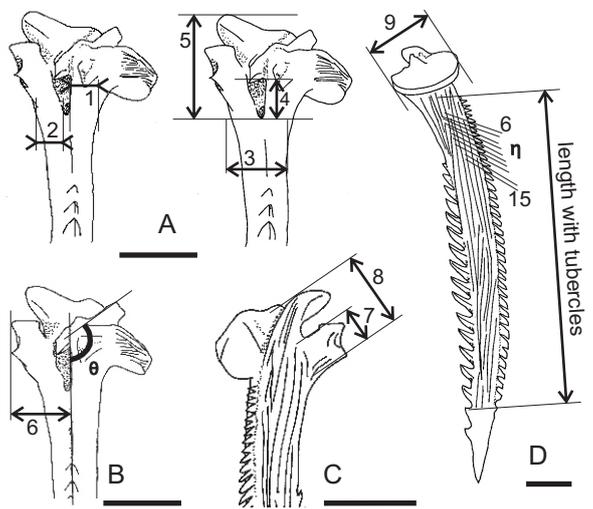
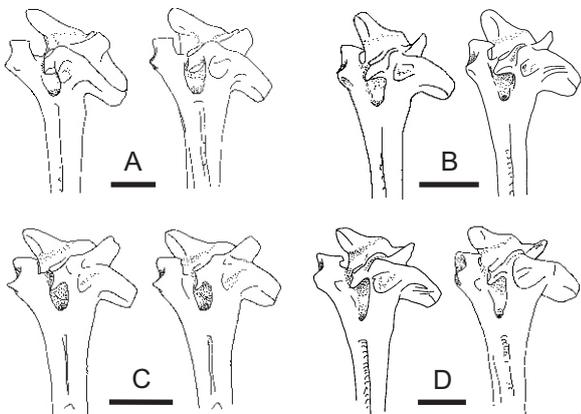




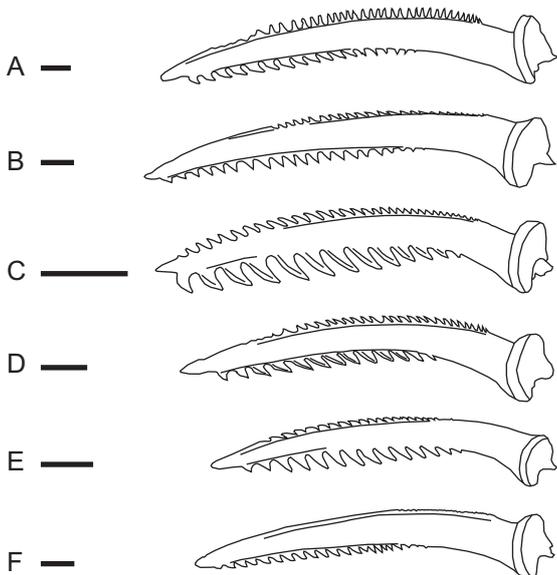
**Figure 61.** Main features of the coracoid in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) dorsal, (B) posterior and (C) lateral views of a left coracoid. The blacken line underlines the suture lines and surfaces which are numbered. The Scale bar: 5mm.



**Figure 62.** Main features of the pectoral radials and spine in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-B) right pectoral spine in (A) inner, (B) dorsal and (C) ventral views, and (D) right series of the pectoral radials in dorsal view. Scale bar: 5mm.

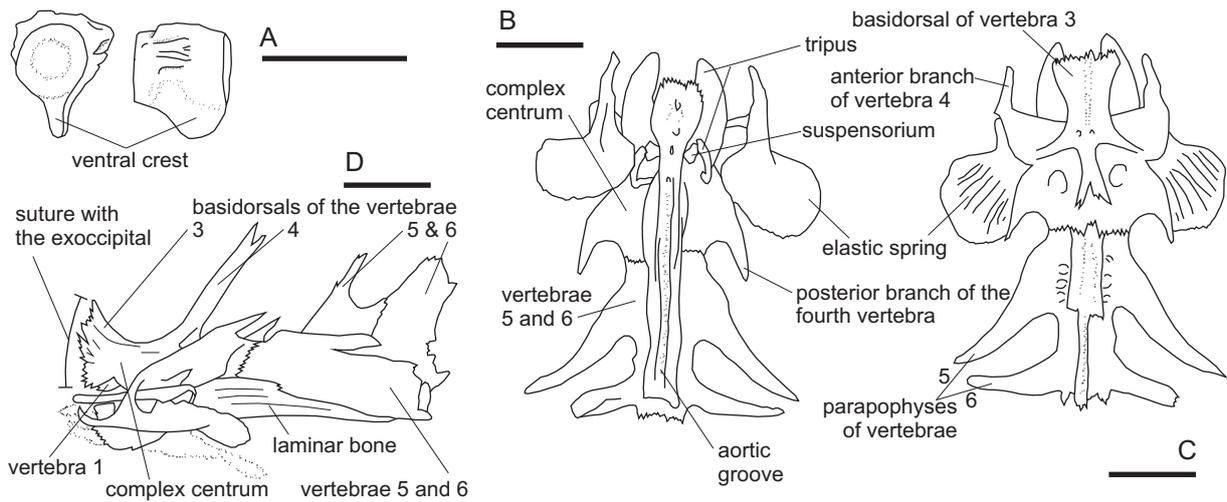


**Figure 63.** Linear and angular measurements taken on the pectoral spines, shown in *S. schall*: (A) linear measurements (1-5) taken looking at the inner fossa of the spine, (B) linear and angular measurements (6,  $\theta$ ) taken looking at the inner edge of the spine, (C) linear measurements (7, 8) are taken looking at the ventral face of the body of the spine, and (D) linear and angular measurements (9,  $\eta$ , "length with tubercles"). (1) minimum width of the dorsal wall of the inner fossa, (2) minimum width of the ventral wall, (3) width of the spine at the base of the inner fossa, (4) maximum height of the inner fossa, (5) distance between the dorsal edge of the inner fossa and the tip of the distal ventral process, (6) minimum height of the distal ventral process, (7) maximum width of the articular plateau, (8) maximum length between the outer edge of the distal ventral and proximal ventral processes, (9) maximum height of the head of the spine taken between the base of the fossa and the proximal ventral process, (length with tubercles) linear length where tubercles are present on the outer edge, ( $\theta$ ) angle between the axial process and the line formed by the tubercles of the inner edge, and ( $\eta$ ) average angle between the proximal edge of the outer 6<sup>th</sup> to 15<sup>th</sup> tubercles and the tangent to the edge of the spine. The measurements are taken on stereomicroscope photographs (1-8, angles), or with a digital calliper (9, "length with tubercles"). Scale bar: 5mm.

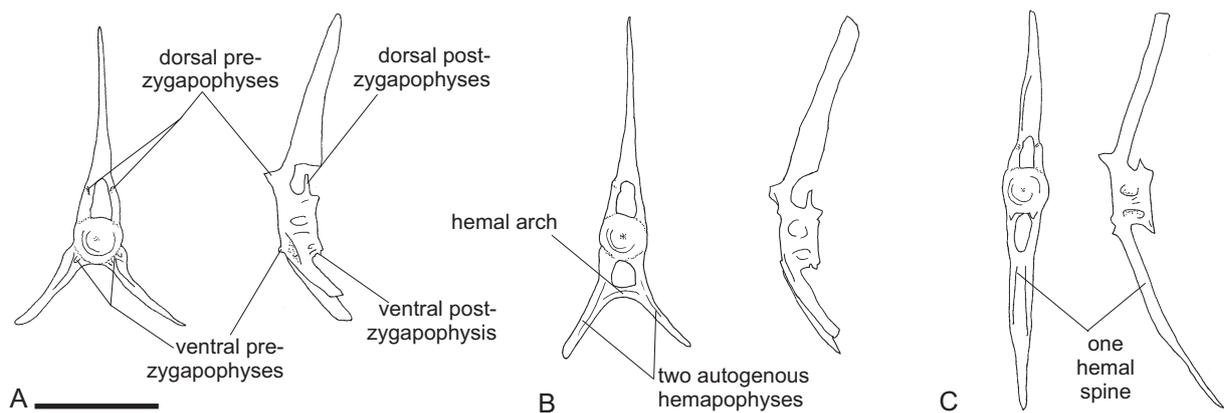


**Figure 64.** The head of the pectoral spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. violaceus*, (C) *S. clarias* and (D) *S. courteti*, in inner views, successively looking at the inner edge of the spine and the inner fossa. Scale bar: 5mm.

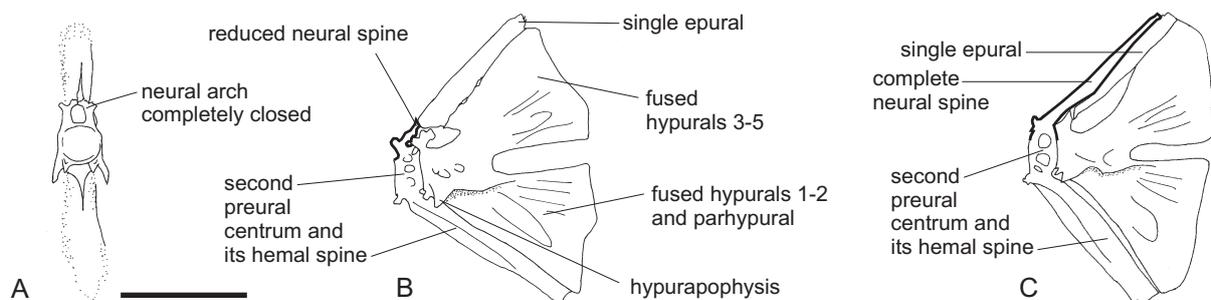
**Figure 65.** The pectoral spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. courteti*, (B) *S. membranaceus* (C) *S. filamentosus*, (D) *S. violaceus*, (E) *S. batensoda* and (F) *S. sores*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.



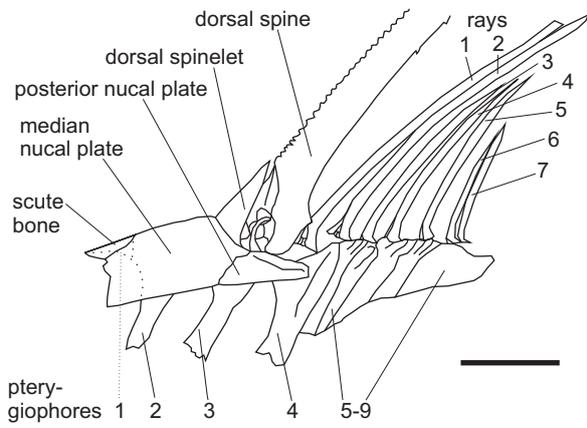
**Figure 66.** Main features of the complex vertebra of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) first centrum in successively anterior and lateral views, (B-D) Weberian apparatus in (B) ventral, (C) dorsal and (D) lateral views. Scale bar: 5mm.



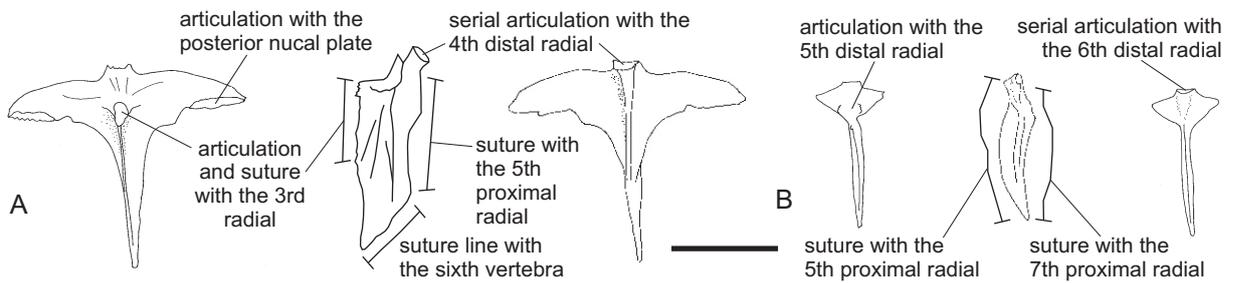
**Figure 67.** The three different types of free vertebrae observed along the vertebral column in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) 3<sup>rd</sup> free vertebra, (B) 14<sup>th</sup> free vertebra and (C) 1<sup>st</sup> post-abdominal vertebra, in successive anterior and lateral views. Scale bar: 5mm.



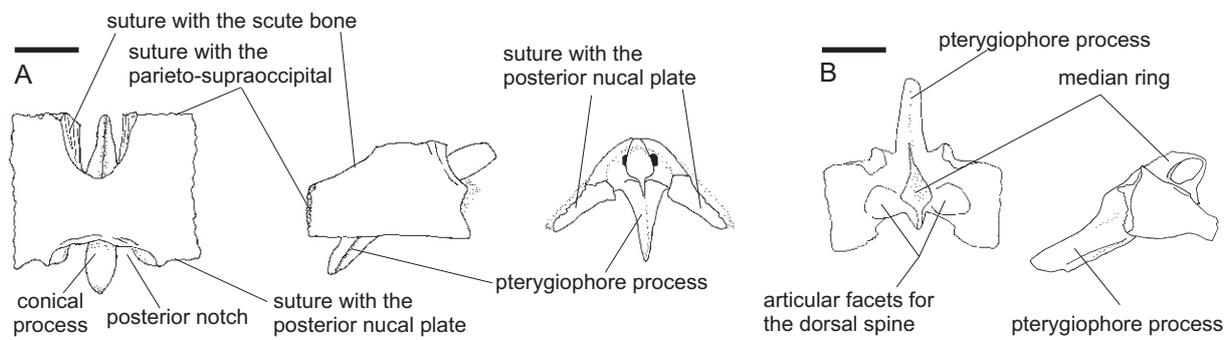
**Figure 68.** The two types of caudal skeleton observed in *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall* (A-B) first type, in (A) anterior and (B) lateral views, and (C) second type in lateral view. Scale bar: 5mm.



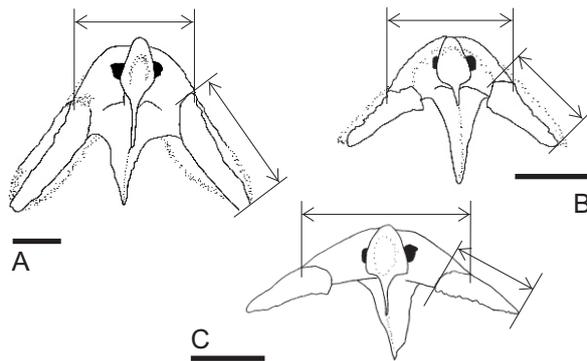
**Figure 69.** Main features of the dorsal fin skeleton of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*, in lateral view. Scale bar: 20mm.



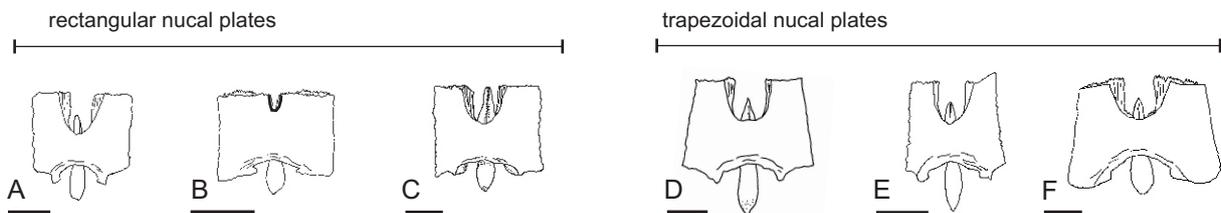
**Figure 70.** Main features of the fourth and fifth pterygiophores of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-C) fourth pterygiophore and (D-F) fifth pterygiophore, in (A, D) anterior, (B, E) lateral, (C, F) posterior views. Scale bar: 5mm.



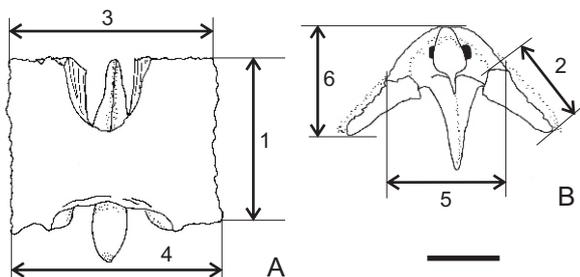
**Figure 71.** Main features of the median and posterior plates of the nucal shield of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A-C) median nucal plate and (D, E) posterior nucal plate, in (A, D) dorsal, (B, E) lateral, and (C) posterior views. Scale bar: 5mm.



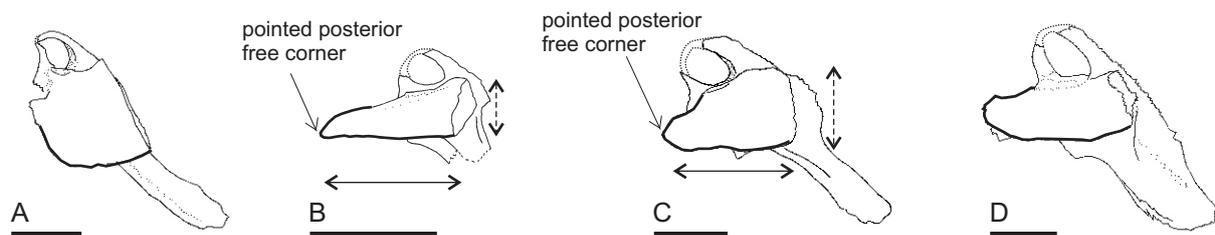
**Figure 72.** Range of variation in the fold of the nucal shield observed within Chadian *Synodontis*, exemplified on the median nucal plate of three species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. schall* and (C) *S. courteti*, in posterior views. The folding degree can be evaluated by the comparison of the two distances presented. Scale bar: 5mm.



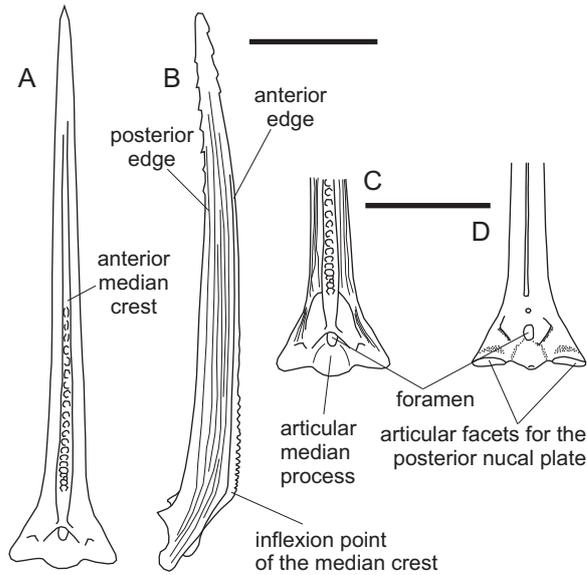
**Figure 73.** The median nucal plate of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. nigrita*, (C) *S. schall*, (D) *S. sorex*, (E) *S. clarias* and (F) *S. violaceus*, in dorsal views. Scale bar: 5mm.



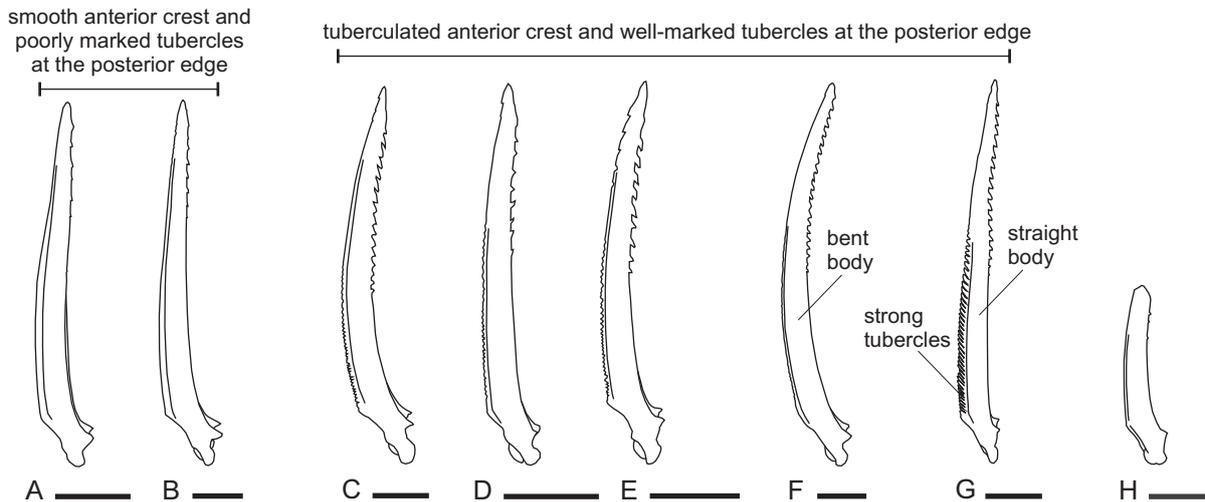
**Figure 74.** Linear measurements taken on the median nucal plate, shown in *S. schall*: (A) dorsal and (B) posterior views. (1) length of the lateral edge, (2) length of the suture with the posterior nucal plate, (3) anterior width of the nucal complex, (4) posterior width of the nucal complex, (5) maximum width of the posterior notch, and (6) maximum depth of the plate. Scale bar: 5mm.



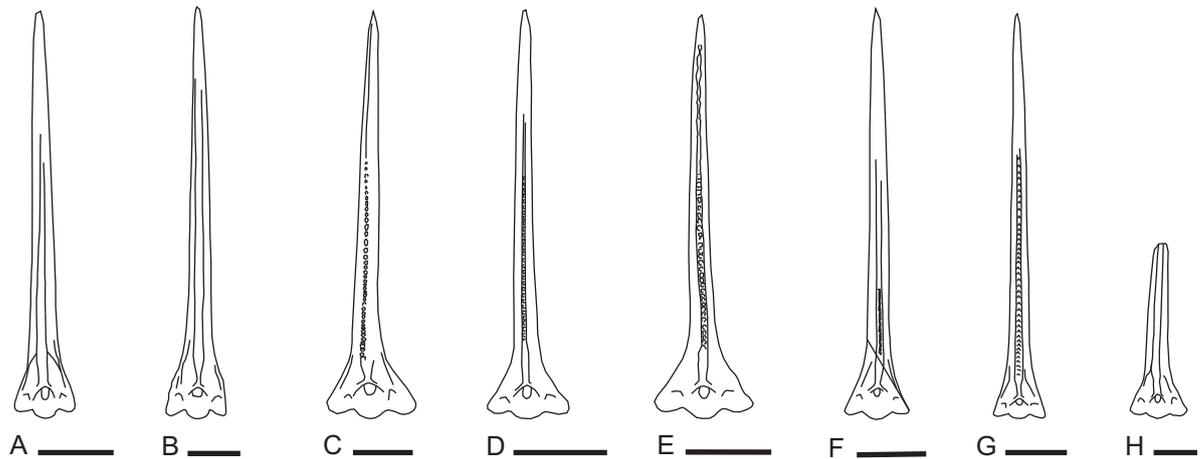
**Figure 75.** The posterior nucal plate of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. membranaceus*, (B) *S. nigrita* (C) *S. sorex* and (D) *S. violaceus*, in lateral views. Scale bar: 5mm. The plain line arrow is for the free edge length, whereas the dotted line arrow is for the suture with the median plate length.



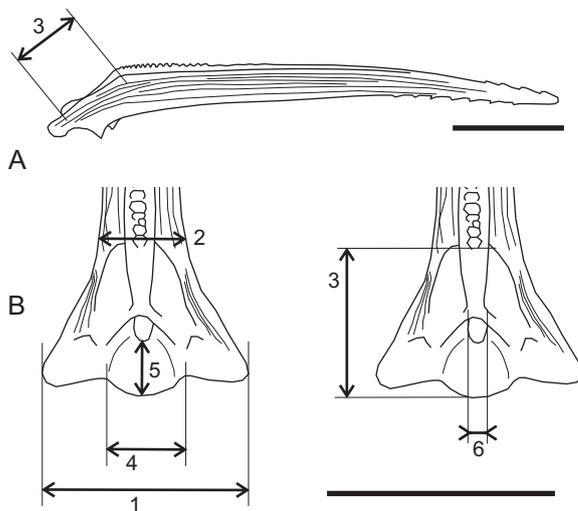
**Figure 76.** Main features of the dorsal spines of *Synodontis* fishes, exemplified in *S. schall*: (A) anterior and (B) lateral views of the spine, and (C) posterior and (D) anterior views of the head of the spine. Scale bar: 5mm.



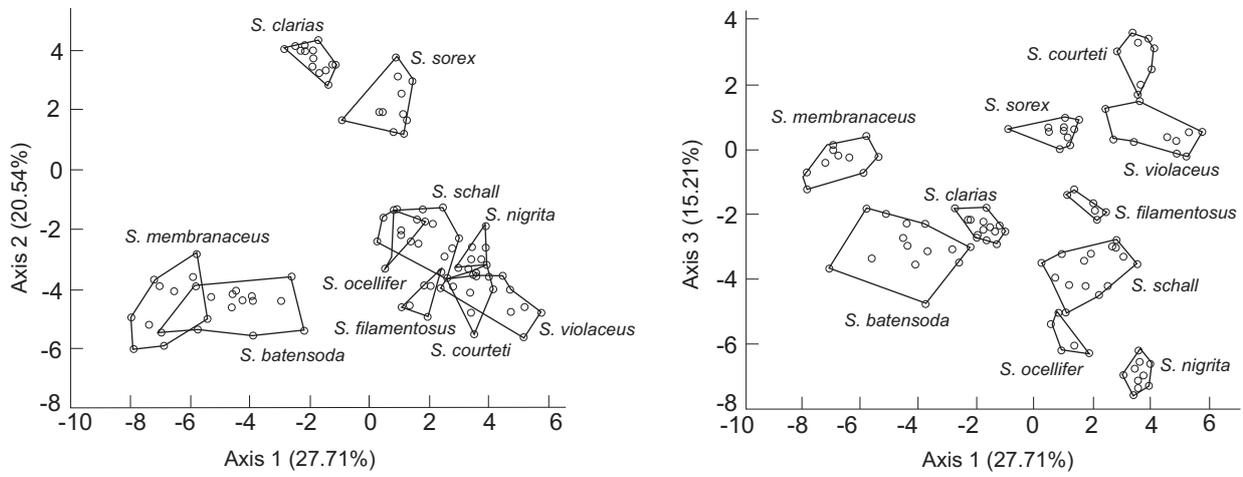
**Figure 77.** The dorsal spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. membranaceus*, (C) *S. courteti*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. violaceus*, (F) *S. sorex*, (G) *S. clarias*, (H) *S. ocellifer*, in left lateral views. Scale bar: 5mm.



**Figure 78.** The dorsal spine of several living Chadian *Synodontis* species: (A) *S. batensoda*, (B) *S. membranaceus* (C) *S. courteti*, (D) *S. filamentosus*, (E) *S. violaceus*, (F) *S. sorex*, (G) *S. clarias*, and (H) *S. ocellifer*, in anterior views. Scale bar: 5mm.



**Figure 79.** Linear measurements taken on the dorsal spines, shown in *S. schall*: (A) lateral view of the whole spine and (B) anterior view of the head of the spine. (1) width of the head of the spine, (2) width at the base of the body of the spine (*i.e.* at the point of inflexion of the anterior median crest), (3) distance between the inflexion point of the anterior median crest and the most ventral point of articular median process, (4) width of the articular median process, (5) depth of the articular median process, (6) width of the foramen. The measurements (1-4) are taken with a digital calliper or on stereomicroscope photographs (5-6). Scale bar: 5mm



**Figure 80.** Principal component analysis on the 46 log shape ratios calculated on the following bones: mesethmoid, lateral ethmoid, frontals, parieto-supraoccipital and anterior nugal plate.

## Table captions

- Table 1. Values of variables that allow the distinguishing of the mesethmoids. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimension on the mesethmoid. (7) is a log transformed variable built on the ratio width of the anterior edge of the bone (4)/maximum width of the whole bone (2). A detailed explanation of the measurements taken to construct the log shape ratios is given Fig. 6.
- Table 2. Values of the log shape ratios obtained from dimension variables calculated on left lateral ethmoid and that allow the distinguishing of the species. A detailed explanation of the measurements taken to construct the log shape ratio is given Fig. 12.
- Table 3. Frequency of the three states observed for the frontal fontanel development shown in Fig. 15, among the studied specimens. The numbers in brackets correspond to the text.
- Table 4. Variations in the global shape of the *Synodontis* frontals in dorsal views. (A) relative parts of the ante-orbital, orbital and post-orbital length in the total frontal length among the studied specimens of Chadian *Synodontis*, in percent; they respectively correspond to the measurements 2, 1-(2+4), and 4 of Fig. 16, compared to 1. (B) values of the angles made by the frontal/parieto-supraoccipital suture line ( $\alpha$ ) and the frontal/ sphenotic ( $\beta$ ) with the symmetry plan of the body (Fig. 16).
- Table 5. Values of the log shape ratios obtained from dimension variables on the frontals that allow the distinguishing of the different species. A detailed explanation of the measurements taken to construct the log shape ratio is given Fig. 16.
- Table 6. Values of variables that allow us to distinguish the parieto-supraoccipitals of the different species. (1-7) are log shape ratios obtained from linear dimensions on the frontals; (8, 9) are log transformed variables respectively built on the ratios “width of the parieto-supraoccipital at its posteriormost level (7)/maximum length of the bone (1)” and “width of the parieto-supraoccipital between the points of connexion frontal/parieto-supraoccipital-sphenotic (5)/maximum length of the bone (1). A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 26.
- Table 7. Values of variables that allow us to distinguish the cleithra of the different species. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimension of the humeral plate of the cleithra; (7, 8) are log transformed variables respectively built on the ratios “length of the antero-ventral edge (4)/length of the postero-ventral edge (5)” and “total height of the bone (1)/ total length (6)”, and ( $\gamma$ ,  $\delta$ ) are angle values. A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 60.
- Table 8. Values of variables that allow the distinguishing of the pectoral spines of the different *Synodontis* species. (1-9) are log shape ratios obtained from linear dimensions on the head of the pectoral spine; (10, 11) are log transformed variables respectively built on the ratios “maximum width of the articular plateau (7)/width of the spine at the basis of the fossa (3)” and “maximum height of the head of the spine (9)/width of the spine at the basis of the fossa (3)”; ( $\gamma$ ,  $\delta$ ) are angle values, and (density) corresponds to the ratio “number of tubercles along the outer edge of the spine/ total length where tubercles are present” is calculated. A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 63.

Table 9. Vertebral formula of the studied specimens of *Synodontis*.

Table 10. Distribution of the two types of caudal skeleton, described in Fig. 68 and in the text, among the studied specimens of *Synodontis*.

Table 11. Values of variables that allow the distinguishing of the anterior nuchal plate of the different species. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimensions, (7) is a log transformed variable built on the ratio "anterior width (3)/ posterior width (4)". A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 74.

Table 12. Values of variables that allow the distinguishing of the dorsal spine of the different species. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimension, (7, 8) are log transformed variables respectively built on the ratios "width of the spine at the basis of the head (2)/ width of the head of the spine (1)" and "width of the head of the spine (1)/ length of the median articular process (5)". A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 79.

Table13. Contribution of each bone on the three axis of the principal component analysis (Fig. 80).

Table14. Squared Euclidean distance values calculated on the 46 log shape ratios established on the following bones: mesethmoid, lateral ethmoid, frontals, parieto-supraoccipital and anterior nuchal plate.

### **Annexe caption**

Annexe 1. List of the dry-skeleton material.

variable used for the log shape ratio	1 - maximum length of the bone				2 - maximum width of the bone				3 - width of the lateral wings				4 - width of the anterior edge of the bone			
<i>Species</i> (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	0,80	<b>0,86</b>	0,90	0,03	-0,37	<b>-0,28</b>	-0,16	0,06	0,14	<b>0,20</b>	0,28	0,04	-0,19	<b>-0,06</b>	0,00	0,05
<i>S. sorex</i> (13)	0,69	<b>0,75</b>	0,81	0,05	-0,14	<b>-0,04</b>	0,08	0,06	-0,29	<b>-0,20</b>	-0,13	0,05	-0,52	<b>-0,43</b>	-0,35	0,05
<i>S. batensoda</i> (16)	0,84	<b>0,91</b>	0,95	0,04	-0,16	<b>-0,10</b>	-0,04	0,04	-0,06	<b>0,04</b>	0,13	0,05	-0,40	<b>-0,34</b>	-0,28	0,04
<i>S. nigrita</i> (12)	0,47	<b>0,58</b>	0,71	0,07	-0,17	<b>-0,06</b>	0,04	0,07	-0,03	<b>0,02</b>	0,07	0,03	-0,40	<b>-0,29</b>	-0,20	0,07
<i>S. clarias</i> (17)	0,73	<b>0,78</b>	0,82	0,02	0,01	<b>0,09</b>	0,14	0,03	-0,11	<b>-0,03</b>	0,05	0,05	-0,88	<b>-0,73</b>	-0,55	0,08
<i>S. schall</i> (25)	0,56	<b>0,77</b>	0,85	0,06	-0,14	<b>-0,05</b>	0,07	0,05	-0,10	<b>-0,05</b>	0,03	0,04	-0,32	<b>-0,20</b>	-0,10	0,05
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,87	<b>0,95</b>	1,01	0,05	-0,30	<b>-0,23</b>	-0,15	0,05	-0,14	<b>-0,12</b>	-0,09	0,02	-0,34	<b>-0,29</b>	-0,24	0,03
<i>S. courteti</i> (9)	0,84	<b>0,97</b>	1,02	0,06	-0,35	<b>-0,30</b>	-0,22	0,04	-0,37	<b>-0,24</b>	-0,18	0,06	-0,32	<b>-0,21</b>	-0,13	0,06
<i>S. violaceus</i> (10)	0,86	<b>0,92</b>	0,96	0,03	-0,36	<b>-0,30</b>	-0,24	0,04	-0,27	<b>-0,17</b>	-0,08	0,06	-0,16	<b>-0,06</b>	0,00	0,05
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,69	<b>0,73</b>	0,77	0,03	-0,10	<b>-0,07</b>	-0,03	0,03	-0,12	<b>-0,09</b>	-0,06	0,03	-0,16	<b>-0,13</b>	-0,11	0,02
<i>S. eupterus</i> (1)	0,76				-0,11				0,07				-0,14			

variable used for the log shape ratio	4 - width of the anterior edge of the bone				5 - width of the bone at the suture with the frontals				6 - length from the anterior edge of the mesethmoid to the level of the maximum width of the lateral wings				7 - log "(4)/(2)"			
<i>Species</i> (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	-0,19	<b>-0,06</b>	0,00	0,05	-0,53	<b>-0,41</b>	-0,28	0,07	-0,47	<b>-0,32</b>	-0,16	0,09	-0,03	<b>0,21</b>	0,34	0,10
<i>S. sorex</i> (13)	-0,52	<b>-0,43</b>	-0,35	0,05	-0,17	<b>-0,06</b>	0,03	0,07	-0,25	<b>-0,12</b>	-0,03	0,05	-0,53	<b>-0,39</b>	-0,27	0,07
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,40	<b>-0,34</b>	-0,28	0,04	-0,35	<b>-0,21</b>	-0,08	0,08	-0,42	<b>-0,30</b>	-0,21	0,06	-0,32	<b>-0,24</b>	-0,12	0,05
<i>S. nigrita</i> (12)	-0,40	<b>-0,29</b>	-0,20	0,07	-0,12	<b>-0,03</b>	0,03	0,05	-0,50	<b>-0,43</b>	-0,29	0,05	-0,27	<b>-0,23</b>	-0,16	0,03
<i>S. clarias</i> (17)	-0,88	<b>-0,73</b>	-0,55	0,08	-0,02	<b>0,05</b>	0,14	0,04	-0,25	<b>-0,17</b>	-0,11	0,04	-1,00	<b>-0,82</b>	-0,56	0,10
<i>S. schall</i> (25)	-0,32	<b>-0,20</b>	-0,10	0,05	-0,25	<b>-0,10</b>	0,02	0,06	-0,54	<b>-0,39</b>	-0,28	0,06	-0,30	<b>-0,15</b>	0,01	0,09
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,34	<b>-0,29</b>	-0,24	0,03	-0,31	<b>-0,23</b>	-0,15	0,06	-0,18	<b>-0,15</b>	-0,13	0,02	-0,16	<b>-0,06</b>	0,02	0,07
<i>S. courteti</i> (9)	-0,32	<b>-0,21</b>	-0,13	0,06	-0,38	<b>-0,29</b>	-0,22	0,05	-0,03	<b>0,02</b>	0,08	0,04	-0,05	<b>0,08</b>	0,22	0,07
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,16	<b>-0,06</b>	0,00	0,05	-0,50	<b>-0,31</b>	-0,24	0,08	-0,14	<b>-0,08</b>	-0,03	0,03	0,11	<b>0,24</b>	0,35	0,07
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,16	<b>-0,13</b>	-0,11	0,02	-0,14	<b>-0,07</b>	-0,03	0,04	-0,49	<b>-0,37</b>	-0,31	0,08	-0,09	<b>-0,06</b>	-0,04	0,03
<i>S. eupterus</i> (1)	-0,14				-0,13				-0,45				-0,03			

**Table 1.** Values of variables that allow the distinguishing of the mesethmoids. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimension on the mesethmoid. (7) is a log transformed variable built on the ratio width of the anterior edge of the bone (4)/maximum width of the whole bone (2). A detailed explanation of the measurements taken to construct the log shape ratios is given Fig. 6.

Species (number of specimens)	left lateral ethmoid			
	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	-1,05	<b>-0,96</b>	-0,83	0,07
<i>S. sorex</i> (13)	-1,43	<b>-1,31</b>	-1,22	0,07
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,89	<b>-0,71</b>	-0,60	0,07
<i>S. nigrita</i> (12)	-1,10	<b>-0,82</b>	-0,58	0,15
<i>S. clarias</i> (17)	-0,91	<b>-0,74</b>	-0,58	0,10
<i>S. schall</i> (25)	-1,17	<b>-0,84</b>	-0,44	0,17
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,68	<b>-0,58</b>	-0,50	0,06
<i>S. courteti</i> (9)	-2,82	<b>-2,64</b>	-2,34	0,16
<i>S. violaceus</i> (10)	-1,50	<b>-1,29</b>	-0,98	0,15
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,60	<b>-0,42</b>	-0,26	0,14
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,29		-0,25	

**Table 2.** Values of the log shape ratios obtained from dimension variables calculated on left lateral ethmoid and that allow the distinguishing of the species. A detailed explanation of the measurements taken to construct the log shape ratio is given Fig. 12.

Species (number of specimens)	no dorsal contact between the frontals (1)	the dorsal contact of the two frontals	
		covers the bony bridge (2)	does not cover the bony bridge (3)
<i>S. membranaceus</i> (12)	0,00	<b>100,00</b>	0,00
<i>S. sorex</i> (13)	23,00	<b>77,00</b>	0,00
<i>S. batensoda</i> (16)	0,00	<b>100,00</b>	0,00
<i>S. nigrita</i> (12)	0,00	<b>0,00</b>	100,00
<i>S. clarias</i> (20)	90,00	<b>10,00</b>	0,00
<i>S. schall</i> (28)	3,00	<b>79,00</b>	18,00
<i>S. filamentosus</i> (7)	14,00	<b>86,00</b>	0,00
<i>S. courteti</i> (9)	0,00	<b>78,00</b>	22,00
<i>S. violaceus</i> (10)	0,00	<b>100,00</b>	0,00
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,00	<b>75,00</b>	25,00
<i>S. eupterus</i> (2)	0,00	<b>100,00</b>	0,00

**Table 3.** Frequency of the three states observed for the frontal fontanel development shown in Fig. 15, among the studied specimens. The numbers in brackets correspond to the text.

Species (number of specimens)	A - position and size of the orbit			B - position of the suture line relatively to the body symmetry plan							
	ante-orbital length	orbital length	post-orbital length	$\alpha$ - suture line with the parieto-supraoccipital				$\beta$ - suture line with the sphenotic			
	mean (st. dev.)	mean (st. dev.)	mean (st. dev.)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	35 (2,41)	35 (3,14)	30 (1,15)	22	<b>25,7</b>	31	2,2	107	<b>113,8</b>	120	3,7
<i>S. sorex</i> (13)	<b>47 (2,57)</b>	32 (3,66)	21 (1,80)	41	<b>45,1</b>	51	3,1	127	<b>133,6</b>	142	5,0
<i>S. batensoda</i> (16)	29 (2,18)	<b>43 (4,75)</b>	27 (2,86)	23,5	<b>26,7</b>	34	3,2	92	<b>102,6</b>	115	6,3
<i>S. nigrita</i> (12)	28 (1,88)	<b>39 (3,55)</b>	33 (2,59)	34,5	<b>40,4</b>	45,5	2,8	103	<b>113,9</b>	126	5,0
<i>S. clarias</i> (17)	32 (3,23)	33 (3,88)	35 (2,13)	37	<b>41,8</b>	44,5	1,7	101	<b>106,9</b>	116	3,4
<i>S. schall</i> (20)	30 (3,28)	<b>40 (3,79)</b>	30 (4,07)	36	<b>36,5</b>	44	3,0	105	<b>113,4</b>	121	4,2
<i>S. filamentosus</i> (7)	25 (2,37)	<b>50 (1,03)</b>	25 (2,36)	24	<b>27,8</b>	33,5	3,0	111,5	<b>119,2</b>	128	4,7
<i>S. courteti</i> (9)	<b>44 (2,09)</b>	30 (3,40)	26 (2,65)	24	<b>30,5</b>	39	4,4	99	<b>104,5</b>	111	4,4
<i>S. violaceus</i> (10)	<b>43 (1,77)</b>	35 (1,68)	22 (2,66)	29	<b>36,6</b>	47,5	4,6	108	<b>112,3</b>	125	3,7
<i>S. ocellifer</i> (5)	27 (0,76)	<b>41 (3,42)</b>	32 (2,90)	32	<b>38,6</b>	44	3,3	103	<b>111,0</b>	117,5	3,7
<i>S. eupterus</i> (2)	29	<b>40</b>	31	25		32		110		118	

**Table 4.** Variations in the global shape of the *Synodontis* frontals in dorsal views. (A) relative parts of the ante-orbital, orbital and post-orbital length in the total frontal length among the studied specimens of Chadian *Synodontis*, in percent; they respectively correspond to the measurements 2, 1-(2+4), and 4 of Fig. 16, compared to 1. (B) values of the angles made by the frontal/ parieto-supraoccipital suture line ( $\alpha$ ) and the frontal/ sphenotic ( $\beta$ ) with the symmetry plan of the body (Fig. 16).

variable used for the log shape ratio	1 - total length				2 - ante-orbital length				3 - orbital distance				4 - post-orbital length				5 - ante-orbital width			
<i>Species</i> (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	1,24	<b>1,29</b>	1,33	0,03	0,10	<b>0,25</b>	0,40	0,09	0,19	<b>0,29</b>	0,40	0,08	0,01	<b>0,09</b>	0,17	0,05	-0,10	<b>-0,03</b>	0,06	0,04
<i>S. sorex</i> (13)	1,12	<b>1,18</b>	1,25	0,03	0,34	<b>0,43</b>	0,53	0,05	-0,07	<b>0,06</b>	0,20	0,08	-0,51	<b>-0,41</b>	-0,26	0,09	0,18	<b>0,23</b>	0,27	0,03
<i>S. batensoda</i> (16)	1,23	<b>1,27</b>	1,32	0,03	-0,15	<b>0,05</b>	0,19	0,09	0,26	<b>0,44</b>	0,62	0,09	-0,21	<b>-0,04</b>	0,14	0,11	-0,21	<b>-0,16</b>	-0,07	0,04
<i>S. nigrita</i> (12)	0,97	<b>1,04</b>	1,07	0,04	-0,35	<b>-0,23</b>	-0,16	0,06	-0,01	<b>0,16</b>	0,28	0,09	-0,23	<b>-0,11</b>	-0,02	0,08	-0,01	<b>0,05</b>	0,12	0,04
<i>S. clarias</i> (20)	1,06	<b>1,10</b>	1,16	0,02	-0,38	<b>-0,03</b>	0,13	0,12	-0,03	<b>0,12</b>	0,27	0,07	-0,10	<b>0,01</b>	0,18	0,07	0,08	<b>0,15</b>	0,25	0,05
<i>S. schall</i> (28)	1,08	<b>1,15</b>	1,21	0,03	-0,33	<b>-0,03</b>	0,24	0,14	0,05	<b>0,22</b>	0,38	0,08	-0,27	<b>-0,06</b>	0,16	0,13	-0,05	<b>0,05</b>	0,16	0,06
<i>S. filamentosus</i> (7)	1,20	<b>1,25</b>	1,29	0,03	-0,20	<b>-0,11</b>	-0,01	0,08	0,49	<b>0,56</b>	0,61	0,04	-0,42	<b>-0,19</b>	-0,07	0,14	-0,33	<b>-0,24</b>	-0,15	0,06
<i>S. courteti</i> (9)	1,27	<b>1,34</b>	1,39	0,03	0,46	<b>0,53</b>	0,62	0,06	-0,02	<b>0,13</b>	0,33	0,11	-0,19	<b>-0,03</b>	0,07	0,09	-0,02	<b>0,09</b>	0,14	0,06
<i>S. violaceus</i> (10)	1,24	<b>1,28</b>	1,33	0,04	0,37	<b>0,45</b>	0,53	0,04	0,13	<b>0,24</b>	0,34	0,08	-0,42	<b>-0,27</b>	-0,06	0,12	-0,01	<b>0,04</b>	0,13	0,05
<i>S. ocellifer</i> (5)	1,08	<b>1,13</b>	1,17	0,04	-0,21	<b>-0,19</b>	-0,15	0,03	0,16	<b>0,25</b>	0,31	0,07	-0,13	<b>-0,02</b>	0,09	0,08	0,00	<b>0,01</b>	0,02	0,01
<i>S. eupterus</i> (2)	1,10		1,11		-0,18		-0,08		0,19		0,35		-0,08		-0,01		-0,10		0,04	

variable used for the log shape ratio	6 - orbital width				7 - post-orbital width				8 - depth of the orbital edge				9 - length of the frontal/ parieto-supraoccipital suture line				10 - length of the frontal/ sphenotic suture line			
<i>Species</i> (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	-0,29	<b>-0,21</b>	-0,13	0,05	-0,04	<b>0,03</b>	0,11	0,04	-1,65	<b>-1,39</b>	-1,12	0,18	-0,60	<b>-0,38</b>	-0,25	0,09	-0,03	<b>0,06</b>	0,18	0,07
<i>S. sorex</i> (13)	-0,02	<b>0,11</b>	0,20	0,07	0,17	<b>0,29</b>	0,39	0,07	-2,04	<b>-1,72</b>	-1,43	0,20	-0,32	<b>-0,19</b>	-0,06	0,08	-0,08	<b>0,02</b>	0,14	0,08
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,53	<b>-0,40</b>	-0,33	0,06	-0,01	<b>0,09</b>	0,19	0,06	-1,16	<b>-0,95</b>	-0,73	0,10	-0,45	<b>-0,28</b>	-0,07	0,09	-0,21	<b>-0,03</b>	0,06	0,07
<i>S. nigrita</i> (12)	0,05	<b>0,12</b>	0,21	0,05	0,33	<b>0,41</b>	0,47	0,04	-1,69	<b>-1,38</b>	-1,16	0,15	-0,44	<b>-0,30</b>	-0,22	0,06	0,17	<b>0,24</b>	0,30	0,04
<i>S. clarias</i> (20)	-0,01	<b>0,08</b>	0,18	0,06	0,24	<b>0,31</b>	0,37	0,04	-1,90	<b>-1,50</b>	-1,18	0,20	-0,54	<b>-0,42</b>	-0,29	0,06	0,10	<b>0,19</b>	0,33	0,07
<i>S. schall</i> (28)	-0,14	<b>0,00</b>	0,15	0,07	0,25	<b>0,35</b>	0,44	0,04	-1,89	<b>-1,56</b>	-1,12	0,19	-0,48	<b>-0,29</b>	-0,09	0,10	-0,01	<b>0,17</b>	0,35	0,09
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,60	<b>-0,50</b>	-0,41	0,06	0,17	<b>0,26</b>	0,31	0,05	-1,20	<b>-0,95</b>	-0,72	0,16	-0,19	<b>-0,07</b>	0,05	0,10	-0,15	<b>-0,01</b>	0,10	0,09
<i>S. courteti</i> (9)	-0,16	<b>0,00</b>	0,09	0,08	0,12	<b>0,20</b>	0,26	0,04	-2,11	<b>-1,94</b>	-1,70	0,15	-0,53	<b>-0,42</b>	-0,26	0,08	0,00	<b>0,08</b>	0,18	0,07
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,24	<b>-0,13</b>	0,00	0,08	0,16	<b>0,24</b>	0,31	0,05	-1,58	<b>-1,49</b>	-1,35	0,09	-0,52	<b>-0,32</b>	-0,17	0,11	-0,17	<b>-0,04</b>	0,05	0,10
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,05	<b>-0,01</b>	0,02	0,04	0,38	<b>0,41</b>	0,44	0,02	-1,59	<b>-1,49</b>	-1,36	0,10	-0,43	<b>-0,33</b>	-0,22	0,08	0,20	<b>0,25</b>	0,33	0,05
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,20		-0,01		0,22		0,27		-1,30		-1,04		-0,19		-0,07		-0,07		0,05	

**Table 5.** Values of the log shape ratios obtained from dimension variables on the frontals that allow the distinguishing of the different species. A detailed explanation of the measurements taken to construct the log shape ratio is given Fig. 16.

variable used for the log shape ratio	1 - maximum length of the bone				2 - length of the posterior free margins				3 - length of the suture with the sphenotic				4 - length of the suture with the anterior nugal plate				5 - width at the level of the junction with the frontal and the sphenotic			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	0,84	<b>0,97</b>	1,02	0,01	-0,81	<b>-0,60</b>	-0,33	0,04	-1,22	<b>-0,97</b>	-0,71	0,04	-0,56	<b>-0,28</b>	-0,05	0,04	-0,16	<b>0,05</b>	0,17	0,03
<i>S. sorex</i> (13)	0,77	<b>0,82</b>	0,92	0,01	-0,85	<b>-0,51</b>	-0,22	0,04	-0,99	<b>-0,81</b>	-0,67	0,03	-0,67	<b>-0,51</b>	-0,43	0,02	0,02	<b>0,13</b>	0,22	0,02
<i>S. batensoda</i> (16)	0,77	<b>0,85</b>	0,92	0,01	-0,81	<b>-0,57</b>	-0,37	0,04	-1,17	<b>-0,97</b>	-0,75	0,03	-0,61	<b>-0,43</b>	-0,26	0,03	-0,04	<b>0,17</b>	0,38	0,03
<i>S. nigrita</i> (12)	0,73	<b>0,78</b>	0,84	0,01	-1,44	<b>-1,11</b>	-0,93	0,04	-0,98	<b>-0,87</b>	-0,78	0,02	-0,12	<b>-0,08</b>	-0,03	0,01	0,06	<b>0,17</b>	0,27	0,02
<i>S. clarias</i> (20)	0,78	<b>0,86</b>	0,92	0,01	-0,26	<b>-0,17</b>	-0,06	0,02	-0,99	<b>-0,82</b>	-0,70	0,02	-0,98	<b>-0,74</b>	-0,63	0,03	-0,01	<b>0,11</b>	0,22	0,02
<i>S. schall</i> (28)	0,63	<b>0,77</b>	0,84	0,01	-0,87	<b>-0,54</b>	-0,22	0,04	-1,24	<b>-0,94</b>	-0,64	0,04	-0,51	<b>-0,32</b>	-0,18	0,02	-0,07	<b>0,07</b>	0,37	0,03
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,66	<b>0,71</b>	0,81	0,02	-0,80	<b>-0,55</b>	-0,46	0,05	-1,06	<b>-0,93</b>	-0,79	0,04	-0,56	<b>-0,41</b>	-0,29	0,04	0,10	<b>0,19</b>	0,32	0,04
<i>S. courteti</i> (9)	0,74	<b>0,79</b>	0,87	0,01	-0,69	<b>-0,58</b>	-0,46	0,03	-1,18	<b>-0,90</b>	-0,72	0,05	-0,45	<b>-0,29</b>	-0,19	0,03	-0,10	<b>0,01</b>	0,24	0,04
<i>S. violaceus</i> (10)	0,62	<b>0,70</b>	0,77	0,01	-0,77	<b>-0,66</b>	-0,48	0,03	-1,15	<b>-0,85</b>	-0,68	0,04	-0,58	<b>-0,45</b>	-0,31	0,03	-0,05	<b>0,15</b>	0,40	0,04
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,79	<b>0,83</b>	0,87	0,01	-1,14	<b>-0,95</b>	-0,66	0,09	-0,83	<b>-0,78</b>	-0,74	0,02	-0,26	<b>-0,23</b>	-0,19	0,01	-0,03	<b>0,07</b>	0,13	0,03
<i>S. eupterus</i> (2)	0,86		0,92		-0,80		-0,65		-1,09		-0,99		-0,29		-0,23		0,23		0,26	

variable used for the log shape ratio	6 - width at the level of the junction with the sphenotic and the pterotic				7 - width of the bone at its posteriormost level				8 - (7)/(1)				9 - (5)/(1)			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	0,30	<b>0,38</b>	<b>0,49</b>	0,01	0,32	<b>0,44</b>	0,54	0,02	-0,67	<b>-0,52</b>	-0,32	0,02	-0,70	<b>-0,58</b>	-0,51	0,02
<i>S. sorex</i> (13)	0,43	<b>0,48</b>	<b>0,56</b>	0,01	0,35	<b>0,40</b>	0,45	0,01	-0,57	<b>-0,43</b>	-0,32	0,02	-0,42	<b>-0,34</b>	-0,25	0,01
<i>S. batensoda</i> (16)	0,36	<b>0,48</b>	<b>0,59</b>	0,02	0,38	<b>0,46</b>	0,55	0,02	-0,51	<b>-0,38</b>	-0,22	0,02	-0,53	<b>-0,36</b>	-0,18	0,03
<i>S. nigrita</i> (12)	0,45	<b>0,50</b>	<b>0,56</b>	0,01	0,52	<b>0,60</b>	0,67	0,01	-0,24	<b>-0,18</b>	-0,11	0,01	-0,38	<b>-0,28</b>	-0,22	0,02
<i>S. clarias</i> (20)	0,42	<b>0,47</b>	<b>0,56</b>	0,01	0,21	<b>0,28</b>	0,38	0,01	-0,68	<b>-0,58</b>	-0,48	0,02	-0,49	<b>-0,39</b>	-0,23	0,02
<i>S. schall</i> (28)	0,27	<b>0,42</b>	<b>0,53</b>	0,01	0,46	<b>0,53</b>	0,60	0,01	-0,36	<b>-0,24</b>	-0,08	0,02	-0,56	<b>-0,35</b>	-0,16	0,02
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,44	<b>0,49</b>	<b>0,54</b>	0,02	0,43	<b>0,50</b>	0,54	0,02	-0,38	<b>-0,20</b>	-0,14	0,03	-0,26	<b>-0,22</b>	-0,19	0,01
<i>S. courteti</i> (9)	0,35	<b>0,40</b>	<b>0,51</b>	0,02	0,49	<b>0,56</b>	0,61	0,01	-0,33	<b>-0,23</b>	-0,17	0,02	-0,44	<b>-0,39</b>	-0,34	0,01
<i>S. violaceus</i> (10)	0,45	<b>0,53</b>	<b>0,61</b>	0,02	0,51	<b>0,57</b>	0,64	0,01	-0,19	<b>-0,12</b>	-0,04	0,02	-0,32	<b>-0,16</b>	-0,09	0,02
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,33	<b>0,43</b>	<b>0,48</b>	0,03	0,53	<b>0,62</b>	0,69	0,03	-0,26	<b>-0,20</b>	-0,16	0,02	-0,48	<b>-0,39</b>	-0,33	0,03
<i>S. eupterus</i> (2)	0,48		<b>0,53</b>		0,33		0,45		-0,59		-0,41		-0,39		-0,38	

**Table 6.** Values of variables that allow us to distinguish the parieto-supraoccipitals of the different species. (1-7) are log shape ratios obtained from linear dimensions on the frontals; (8, 9) are log transformed variables respectively built on the ratios “width of the parieto-supraoccipital at its posteriormost level (7)/maximum length of the bone (1)” and “width of the parieto-supraoccipital between the points of connexion frontal/parieto-supraoccipital-sphenotic (5)/maximum length of the bone (1). A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 26.

variable used for the log shape ratio	1 - total height of the humeral plate				2 - height of the lower part				3 - length of the dorsal edge				4 - length of the antero-ventral edge				5 - length of the postero-ventral edge			
<i>Species</i> (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	0,30	<b>0,37</b>	0,51	0,02	-3,12	<b>-2,20</b>	-1,75	0,13	0,37	<b>0,45</b>	0,63	0,02	0,37	<b>0,59</b>	0,80	0,05	-0,26	<b>-0,16</b>	0,00	0,02
<i>S. sorex</i> (13)	0,12	<b>0,23</b>	0,32	0,02	-1,10	<b>-0,87</b>	-0,59	0,05	0,12	<b>0,25</b>	0,37	0,02	-0,44	<b>-0,25</b>	-0,08	0,03	<b>-0,03</b>	<b>0,07</b>	<b>0,15</b>	<b>0,01</b>
<i>S. batensoda</i> (16)	0,21	<b>0,39</b>	0,59	0,03	-3,57	<b>-2,57</b>	-1,84	0,13	0,50	<b>0,62</b>	0,82	0,03	0,04	<b>0,34</b>	0,63	0,04	0,10	<b>0,23</b>	0,42	0,03
<i>S. nigrita</i> (12)	0,16	<b>0,22</b>	0,32	0,01	-2,83	<b>-2,28</b>	-1,56	0,10	0,67	<b>0,82</b>	0,93	0,02	-0,67	<b>-0,41</b>	-0,19	0,05	0,51	<b>0,67</b>	0,81	0,03
<i>S. clarias</i> (17)	0,21	<b>0,28</b>	0,36	0,01	-1,63	<b>-1,27</b>	-0,94	0,05	0,30	<b>0,39</b>	0,47	0,01	-0,34	<b>-0,16</b>	0,03	0,03	-0,02	<b>0,10</b>	0,19	0,02
<i>S. schall</i> (25)	0,01	<b>0,11</b>	0,25	0,01	-2,01	<b>-1,52</b>	-1,24	0,04	0,41	<b>0,56</b>	0,68	0,02	-0,67	<b>-0,36</b>	-0,16	0,03	0,27	<b>0,42</b>	0,53	0,01
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,06	<b>0,10</b>	0,12	0,01	-1,23	<b>-1,06</b>	-0,96	0,04	0,30	<b>0,36</b>	0,41	0,02	-0,39	<b>-0,30</b>	-0,17	0,04	<b>0,15</b>	<b>0,23</b>	<b>0,30</b>	<b>0,02</b>
<i>S. courteti</i> (9)	-0,06	<b>0,04</b>	0,17	0,02	-1,80	<b>-1,38</b>	-1,12	0,08	0,35	<b>0,47</b>	0,66	0,03	-0,44	<b>-0,27</b>	-0,10	0,04	0,28	<b>0,36</b>	0,56	0,03
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,09	<b>0,09</b>	0,25	0,03	-1,78	<b>-1,51</b>	-1,20	0,05	0,40	<b>0,51</b>	0,59	0,02	-0,43	<b>-0,23</b>	0,14	0,05	0,09	<b>0,34</b>	0,47	0,03
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,18	<b>0,31</b>	0,40	0,04	-2,27	<b>-1,97</b>	-1,69	0,10	0,67	<b>0,78</b>	0,89	0,05	-1,03	<b>-0,60</b>	-0,27	0,14	0,49	<b>0,59</b>	0,71	0,05
<i>S. eupterus</i> (2)	0,13		0,16		-2,35		-2,05		0,69		0,78		-0,28		-0,25		0,56		0,69	

variable used for the log shape ratio and angles measured	6 - total length of the humeral plate				7- (4)/(5)				8 - (1)/(6)				δ - formed by the dorsal edge and the ventral line of the humeral plate				γ - is formed by the dorsal edge and the vertical line at the level of the first dorsal process			
<i>Species</i> (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	0,82	<b>0,96</b>	1,18	0,04	0,54	<b>0,75</b>	0,94	0,04	-0,75	<b>-0,59</b>	-0,43	0,03	29,81	<b>32,59</b>	34,48	0,47	58,55	<b>60,07</b>	63,10	0,46
<i>S. sorex</i> (13)	0,49	<b>0,56</b>	0,63	0,01	-0,59	<b>-0,32</b>	-0,05	0,04	-0,50	<b>-0,34</b>	-0,19	0,03	43,06	<b>49,91</b>	55,32	1,09	44,33	<b>50,45</b>	58,45	1,03
<i>S. batensoda</i> (16)	0,84	<b>0,98</b>	1,19	0,03	-0,21	<b>0,11</b>	0,34	0,03	-0,71	<b>-0,59</b>	-0,49	0,02	38,17	<b>42,27</b>	50,76	0,90	42,15	<b>48,98</b>	52,68	0,76
<i>S. nigrita</i> (12)	0,79	<b>0,97</b>	1,11	0,02	-1,44	<b>-1,08</b>	-0,82	0,06	-0,88	<b>-0,75</b>	-0,59	0,02	56,05	<b>59,87</b>	64,95	0,67	26,39	<b>31,47</b>	35,59	0,72
<i>S. clarias</i> (17)	0,54	<b>0,65</b>	0,73	0,01	-0,50	<b>-0,26</b>	-0,02	0,05	-0,50	<b>-0,36</b>	-0,22	0,02	42,68	<b>46,05</b>	50,45	0,57	46,81	<b>49,66</b>	54,66	0,60
<i>S. schall</i> (25)	0,73	<b>0,80</b>	0,89	0,01	-1,15	<b>-0,78</b>	-0,50	0,04	-0,82	<b>-0,69</b>	-0,59	0,01	53,75	<b>59,59</b>	62,61	0,45	31,17	<b>34,19</b>	39,51	0,37
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,64	<b>0,67</b>	0,71	0,01	-0,67	<b>-0,53</b>	-0,32	0,06	-0,61	<b>-0,57</b>	-0,51	0,01	55,34	<b>58,21</b>	61,01	0,77	37,30	<b>39,07</b>	41,91	0,75
<i>S. courteti</i> (9)	0,70	<b>0,77</b>	0,90	0,02	-0,92	<b>-0,63</b>	-0,38	0,07	-0,86	<b>-0,73</b>	-0,63	0,03	53,16	<b>60,90</b>	64,89	1,31	30,28	<b>33,75</b>	38,97	1,01
<i>S. violaceus</i> (10)	0,73	<b>0,79</b>	0,83	0,01	-0,88	<b>-0,57</b>	0,05	0,08	-0,86	<b>-0,70</b>	-0,48	0,04	47,30	<b>57,83</b>	68,53	2,00	29,02	<b>36,75</b>	44,39	1,71
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,83	<b>0,88</b>	0,95	0,02	-1,71	<b>-1,19</b>	-0,77	0,18	-0,70	<b>-0,57</b>	-0,47	0,04	52,21	<b>56,31</b>	58,36	1,07	34,64	<b>36,34</b>	38,93	0,75
<i>S. eupterus</i> (2)	0,92		1,00		-0,97		-0,80		-0,84		-0,79		63,82		66,85		29,88		30,68	

**Table 7.** Values of variables that allow us to distinguish the cleithra of the different species. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimension of the humeral plate of the cleithra; (7, 8) are log transformed variables respectively built on the ratios “length of the antero-ventral edge (4)/ length of the postero-ventral edge (5)” and “total height of the bone (1)/ total length (6)”, and (γ, δ) are angle values. A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 60.

variable used for the log shape ratio	1 - minimum width of the dorsal wall of the inner fossa				2 - minimum width of the ventral wall				3 - width of the spine at the base of the inner fossa				4 - maximum height of the inner fossa				5 - distance between the dorsal edge of the inner fossa and the tip of the posteroventral process			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	-0,52	<b>-0,39</b>	-0,27	0,02	-1,00	<b>-0,86</b>	-0,68	0,03	0,22	<b>0,31</b>	0,41	0,01	-0,65	<b>-0,41</b>	-0,17	0,04	0,25	<b>0,31</b>	0,35	0,01
<i>S. sorex</i> (13)	-0,52	<b>-0,44</b>	-0,33	0,02	-0,97	<b>-0,83</b>	-0,59	0,03	0,14	<b>0,26</b>	0,34	0,02	-0,52	<b>-0,37</b>	-0,20	0,03	0,02	<b>0,24</b>	0,35	0,03
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,44	<b>-0,33</b>	-0,25	0,02	-1,00	<b>-0,85</b>	-0,76	0,02	0,25	<b>0,30</b>	0,36	0,01	-0,55	<b>-0,45</b>	-0,33	0,02	0,09	<b>0,23</b>	0,38	0,02
<i>S. clarias</i> (20)	-0,45	<b>-0,33</b>	-0,24	0,02	-0,88	<b>-0,71</b>	-0,52	0,03	0,26	<b>0,34</b>	0,47	0,02	-0,70	<b>-0,57</b>	-0,43	0,02	0,14	<b>0,23</b>	0,35	0,02
<i>S. schall</i> (28)	-0,51	<b>-0,44</b>	-0,35	0,01	-0,86	<b>-0,70</b>	-0,53	0,02	0,19	<b>0,27</b>	0,35	0,01	-0,59	<b>-0,41</b>	-0,26	0,02	-0,01	<b>0,11</b>	0,28	0,02
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,59	<b>-0,48</b>	-0,36	0,03	-1,01	<b>-0,87</b>	-0,76	0,04	0,16	<b>0,19</b>	0,24	0,01	-0,40	<b>-0,28</b>	-0,22	0,03	-0,01	<b>0,09</b>	0,20	0,03
<i>S. courteti</i> (9)	-0,60	<b>-0,50</b>	-0,43	0,02	-0,92	<b>-0,85</b>	-0,79	0,02	0,13	<b>0,17</b>	0,23	0,01	-0,21	<b>-0,12</b>	-0,02	0,02	0,12	<b>0,18</b>	0,25	0,02
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,68	<b>-0,53</b>	-0,44	0,03	-0,98	<b>-0,84</b>	-0,72	0,03	0,13	<b>0,18</b>	0,24	0,01	-0,45	<b>-0,29</b>	-0,20	0,02	-0,09	<b>0,13</b>	0,29	0,04
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,47	<b>-0,41</b>	-0,34	0,02	-0,71	<b>-0,63</b>	-0,48	0,04	0,27	<b>0,33</b>	0,41	0,03	-0,60	<b>-0,47</b>	-0,39	0,04	0,05	<b>0,13</b>	0,27	0,04
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,45		-0,23		-0,85		-0,53		0,18		0,39		-0,54		-0,26		0,03		0,30	

variable used for the log shape ratio	6 - minimum height of the posteroventral process				7 - maximum width of the articular plateau				8 - maximum length between the postero- and anteroventral processes				9 - maximum height of the head of the spine				10 - (7)/(3)			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	-0,67	<b>-0,51</b>	-0,42	0,02	0,62	<b>0,70</b>	0,76	0,01	0,22	<b>0,30</b>	0,34	0,01	0,47	<b>0,57</b>	0,70	0,02	0,28	<b>0,39</b>	0,51	0,02
<i>S. sorex</i> (13)	-0,44	<b>-0,36</b>	-0,20	0,02	0,55	<b>0,62</b>	0,69	0,01	0,27	<b>0,33</b>	0,41	0,01	0,50	<b>0,57</b>	0,71	0,02	0,24	<b>0,36</b>	0,48	0,02
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,53	<b>-0,38</b>	-0,11	0,04	0,55	<b>0,62</b>	0,67	0,01	0,24	<b>0,31</b>	0,40	0,01	0,47	<b>0,56</b>	0,65	0,02	0,22	<b>0,32</b>	0,42	0,02
<i>S. clarias</i> (20)	-0,67	<b>-0,43</b>	-0,33	0,02	0,60	<b>0,68</b>	0,75	0,01	0,22	<b>0,30</b>	0,39	0,01	0,34	<b>0,48</b>	0,57	0,02	0,16	<b>0,34</b>	0,49	0,03
<i>S. schall</i> (28)	-0,54	<b>-0,35</b>	-0,20	0,02	0,57	<b>0,67</b>	0,74	0,01	0,25	<b>0,34</b>	0,43	0,01	0,40	<b>0,53</b>	0,61	0,01	0,30	<b>0,40</b>	0,55	0,02
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,51	<b>-0,38</b>	-0,29	0,03	0,67	<b>0,75</b>	0,79	0,02	0,31	<b>0,35</b>	0,38	0,01	0,48	<b>0,64</b>	0,71	0,03	0,43	<b>0,56</b>	0,63	0,03
<i>S. courteti</i> (9)	-0,44	<b>-0,32</b>	-0,22	0,02	0,52	<b>0,57</b>	0,60	0,01	0,26	<b>0,29</b>	0,35	0,01	0,51	<b>0,57</b>	0,63	0,02	0,29	<b>0,40</b>	0,46	0,02
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,39	<b>-0,31</b>	-0,12	0,02	0,56	<b>0,63</b>	0,68	0,01	0,37	<b>0,40</b>	0,44	0,01	0,58	<b>0,67</b>	0,73	0,01	0,37	<b>0,45</b>	0,54	0,01
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,40	<b>-0,33</b>	-0,27	0,02	0,58	<b>0,63</b>	0,67	0,01	0,27	<b>0,29</b>	0,34	0,01	0,43	<b>0,46</b>	0,50	0,01	0,21	<b>0,30</b>	0,35	0,02
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,41		-0,28		0,67		0,79		0,25		0,40		0,53		0,66		0,39		0,49	

variable used for the log shape ratio, and other variables	11 - (9)/(3)				θ - angle between the axial process and the line formed by the inner tubercles				η - average angle of the proximal edge of the outer 6th to 15th tubercles with the edge of the spine				density - density of tubercles on the outer edge of the spine			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.	min	mean	max	st .dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	0,07	<b>0,26</b>	0,44	0,03	116	<b>121,3</b>	129	1,12	27	<b>37,0</b>	51	2,55	0,78	<b>1,03</b>	1,39	0,05
<i>S. sorex</i> (13)	0,19	<b>0,31</b>	0,56	0,03	120	<b>126,4</b>	133	1,54					1,87	<b>2,03</b>	2,24	0,03
<i>S. batensoda</i> (16)	0,15	<b>0,26</b>	0,36	0,02	112	<b>121,3</b>	130	2,02	21	<b>30,3</b>	41	2,06	1,00	<b>1,16</b>	1,34	0,03
<i>S. clarias</i> (20)	-0,08	<b>0,14</b>	0,30	0,03	120	<b>126,2</b>	132	0,97	31	<b>38,6</b>	45	1,27	1,12	<b>1,26</b>	1,37	0,02
<i>S. schall</i> (28)	0,05	<b>0,26</b>	0,35	0,02	113	<b>127,8</b>	138	1,93	36	<b>49,7</b>	60	1,77	1,19	<b>1,32</b>	1,47	0,02
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,24	<b>0,45</b>	0,54	0,04	126	<b>132,3</b>	138	1,74	37	<b>45,3</b>	52	2,57	1,39	<b>1,51</b>	1,68	0,04
<i>S. courteti</i> (9)	0,28	<b>0,40</b>	0,46	0,03	123	<b>126,8</b>	134	1,34	76	<b>79,3</b>	89	1,63	0,96	<b>1,12</b>	1,23	0,03
<i>S. violaceus</i> (10)	0,39	<b>0,49</b>	0,60	0,02	120	<b>130,1</b>	138	2,37	44	<b>50,6</b>	61	1,56	1,37	<b>1,60</b>	1,81	0,04
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,03	<b>0,13</b>	0,23	0,03	125	<b>129,2</b>	132	1,32	45	<b>49,0</b>	51	1,41	1,27	<b>1,51</b>	2,05	0,14
<i>S. eupterus</i> (2)	0,24		0,39		127		134		34		45		1,16		1,72	

**Table 8.** Values of variables that allow the distinguishing of the pectoral spines of the different *Synodontis* species. (1-9) are log shape ratios obtained from linear dimensions on the head of the pectoral spine; (10, 11) are log transformed variables respectively built on the ratios “maximum width of

the articular plateau (7)/width of the spine at the basis of the fossa (3)” and “maximum height of the head of the spine (9)/width of the spine at the basis of the fossa (3)”; (γ, δ) are angle values, and (density) corresponds to the ratio “number of tubercles along the outer edge of the spine/ total length where tubercles are present” is calculated. A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 63.

type of free vertebrae (Fig. 67)	A			B					C										
	v7	v8	v9	v10	v11	v12	v13	v14	v15	v16	v17	v18	v19	v36	v37	v38	v39	v40	v41
<b>S. schall</b> 37-40 / 14-18 (3-5 : 12/15)																			V37
																			V38
																			V38
																			V39
																			V39
																			V39
																			V39
																			V40
																			V40
																			V40
																			V40
																			V40
<b>S. violaceus</b> 40-41 / 16-17 (3-6 : 11/14)																		V40	
																		V40	
																		V41	
																		V41	
																		V41	
<b>S. sorex</b> 38-41 / 15-16 (2-3 : 13/15)																		V38	
																		V38	
																		V39	
																		V40	
																		V40	
																		V41	
<b>S. clarias</b> 39-40 / 14 (1-2 : 13/14)																		V39	
																		V40	
<b>S. batensoda</b> 36-37 / 13-14 (2-3 : 12)																		V36	
																		V36	
																		V36	
																		V36	
																		V37	
																		V37	
<b>S. courteti</b> 39-40 / 15-17 (3-4 : 13/15)																		V39	
																		V39	
																		V40	
																		V40	
<b>S. filamentosus</b> 41 / 15 (3 : 13)																		V41	
																		V41	
																		V41	
<b>S. ocellifer</b> 37-38 / 14-16 (1-3 : 13/14)																		V38	
																		V38	
																		V38	
																		V37	
																		V37	
<b>S. nigrita</b> 36 / 12-14 (2-4 : 11)																		V36	
																		V36	
																		V36	
																		V36	
																		V36	
																		V36	
<b>S. membranaceus</b> 37-38 / 14 (2-3 : 12/13)																		V37	
																		V38	

**Table 9.** Vertebral formula of the studied specimens of Synodontis.

Species (number of specimens)	second preural centrum with :	
	a reduced neural spine	a complete neural spine
<i>S. membranaceus</i> (5)	5	0
<i>S. sorex</i> (7)	4	3
<i>S. batensoda</i> (6)	6	0
<i>S. nigrita</i> (7)	6	1
<i>S. clarias</i> (2)	2	0
<i>S. schall</i> (15)	13	2
<i>S. filamentosus</i> (6)	5	1
<i>S. courteti</i> (3)	2	1
<i>S. violaceus</i> (6)	6	0
<i>S. ocellifer</i> (5)	4	1
<i>S. eupterus</i> (1)	1	0

**Table 10.** Distribution of the two types of caudal skeleton, described in Fig. 68 and in the text, among the studied specimens of *Synodontis* .

variable used for the log shape ratio	1 - length of the lateral edge of the median nugal plate				2 - length of the suture with the posterior nugal plate				3 - anterior width of the nugal complex				4 - posterior width of the nugal complex			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	-0,15	<b>0,01</b>	0,08	0,05	-0,27	<b>-0,20</b>	-0,11	0,05	0,20	<b>0,24</b>	0,27	0,02	0,10	<b>0,21</b>	0,31	0,07
<i>S. sorex</i> (13)	-0,07	<b>0,03</b>	0,12	0,06	-0,54	<b>-0,42</b>	-0,33	0,06	0,20	<b>0,27</b>	0,30	0,03	0,39	<b>0,43</b>	0,48	0,03
<i>S. batensoda</i> (16)	0,03	<b>0,12</b>	0,20	0,04	-0,43	<b>-0,36</b>	-0,27	0,04	0,22	<b>0,26</b>	0,33	0,03	0,21	<b>0,26</b>	0,31	0,03
<i>S. nigrita</i> (12)	-0,15	<b>-0,01</b>	0,10	0,08	-0,75	<b>-0,64</b>	-0,55	0,05	0,42	<b>0,46</b>	0,50	0,02	0,42	<b>0,48</b>	0,51	0,03
<i>S. clarias</i> (17)	-0,19	<b>0,15</b>	0,35	0,12	-0,73	<b>-0,55</b>	-0,32	0,10	0,16	<b>0,21</b>	0,29	0,04	0,29	<b>0,36</b>	0,44	0,03
<i>S. schall</i> (25)	-0,04	<b>0,10</b>	0,28	0,08	-0,67	<b>-0,55</b>	-0,42	0,07	0,29	<b>0,37</b>	0,48	0,04	0,32	<b>0,40</b>	0,46	0,04
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,05	<b>0,11</b>	0,17	0,05	-0,88	<b>-0,70</b>	-0,56	0,11	0,32	<b>0,38</b>	0,42	0,03	0,44	<b>0,48</b>	0,51	0,02
<i>S. courteti</i> (9)	-0,04	<b>0,03</b>	0,21	0,08	-0,86	<b>-0,66</b>	-0,53	0,10	0,40	<b>0,45</b>	0,51	0,03	0,45	<b>0,52</b>	0,56	0,04
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,03	<b>0,08</b>	0,24	0,09	-0,98	<b>-0,79</b>	-0,63	0,12	0,36	<b>0,43</b>	0,48	0,04	0,47	<b>0,56</b>	0,60	0,04
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,02	<b>0,07</b>	0,17	0,06	-0,49	<b>-0,45</b>	-0,42	0,04	0,27	<b>0,30</b>	0,34	0,03	0,33	<b>0,35</b>	0,37	0,02
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,08				-0,39		-0,33		0,13		0,22		0,32		0,33	

variable used for the log shape ratio	5 - maximum width of the posterior notch				6 - maximum depth of the bone				7 - anterior width (3)/ posterior width (4)			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (13)	-0,44	<b>-0,35</b>	-0,29	0,04	-0,02	<b>0,09</b>	0,17	0,05	-0,06	<b>0,02</b>	0,11	0,06
<i>S. sorex</i> (13)	-0,19	<b>-0,13</b>	-0,04	0,05	-0,24	<b>-0,18</b>	-0,07	0,04	-0,21	<b>-0,16</b>	-0,13	0,02
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,33	<b>-0,24</b>	-0,14	0,06	-0,14	<b>-0,05</b>	0,09	0,06	-0,05	<b>0,00</b>	0,03	0,03
<i>S. nigrita</i> (12)	-0,05	<b>0,07</b>	0,13	0,07	-0,43	<b>-0,36</b>	-0,30	0,05	-0,06	<b>-0,02</b>	0,01	0,02
<i>S. clarias</i> (17)	-0,18	<b>-0,04</b>	0,05	0,06	-0,28	<b>-0,12</b>	-0,04	0,05	-0,19	<b>-0,15</b>	-0,05	0,03
<i>S. schall</i> (25)	-0,23	<b>-0,07</b>	0,09	0,07	-0,40	<b>-0,25</b>	-0,08	0,09	-0,09	<b>-0,03</b>	0,03	0,03
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,01	<b>0,07</b>	0,14	0,06	<b>-0,43</b>	<b>-0,34</b>	<b>-0,30</b>	<b>0,04</b>	-0,15	<b>-0,10</b>	-0,08	0,03
<i>S. courteti</i> (9)	0,01	<b>0,13</b>	0,22	0,07	-0,56	<b>-0,46</b>	-0,33	0,08	-0,11	<b>-0,07</b>	-0,04	0,02
<i>S. violaceus</i> (10)	0,09	<b>0,19</b>	0,27	0,06	-0,56	<b>-0,47</b>	-0,37	0,06	-0,20	<b>-0,13</b>	-0,07	0,04
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,16	<b>-0,13</b>	-0,06	0,04	-0,17	<b>-0,14</b>	-0,12	0,02	-0,07	<b>-0,05</b>	-0,02	0,02
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,17		-0,06	-0,08		<b>0,04</b>			-0,20		-0,10	

**Table 11.** Values of variables that allow the distinguishing of the anterior nugal plate of the different species. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimensions, (7) is a log transformed variable built on the ratio "anterior width (3)/ posterior width (4)". A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 74.

variable used for the log shape ratio	1 - width of the head of the spine				2 - width of the spine at the basis of the head				3 - distance between the inflexion point of the anterior median crest and the most proximal edge of the spine				4 - width of the median articular process			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	0,62	<b>0,68</b>	0,79	0,01	-0,20	<b>-0,05</b>	0,07	0,03	0,66	<b>0,78</b>	0,83	0,02	-0,43	<b>-0,31</b>	-0,19	0,02
<i>S. sorex</i> (13)	0,71	<b>0,78</b>	0,84	0,01	-0,33	<b>-0,23</b>	-0,13	0,02	0,59	<b>0,73</b>	0,86	0,03	-0,17	<b>-0,08</b>	-0,03	0,01
<i>S. batensoda</i> (16)	0,67	<b>0,72</b>	0,83	0,02	0,00	<b>0,07</b>	0,16	0,02	0,69	<b>0,80</b>	0,91	0,02	-0,24	<b>-0,19</b>	-0,13	0,01
<i>S. nigrita</i> (12)	0,91	<b>0,98</b>	1,03	0,01	0,00	<b>0,08</b>	0,16	0,02	0,54	<b>0,61</b>	0,67	0,01	-0,22	<b>-0,11</b>	-0,03	0,02
<i>S. clarias</i> (20)	0,70	<b>0,77</b>	0,86	0,01	-0,17	<b>-0,06</b>	0,10	0,03	0,65	<b>0,75</b>	0,82	0,01	-0,26	<b>-0,15</b>	-0,08	0,01
<i>S. schall</i> (28)	0,82	<b>0,90</b>	1,00	0,02	-0,03	<b>0,01</b>	0,09	0,01	0,56	<b>0,67</b>	0,78	0,02	-0,29	<b>-0,15</b>	-0,05	0,02
<i>S. filamentosus</i> (7)	0,95	<b>0,97</b>	1,01	0,01	-0,17	<b>-0,12</b>	-0,03	0,02	0,64	<b>0,70</b>	0,79	0,02	-0,20	<b>-0,08</b>	0,00	0,03
<i>S. courteti</i> (9)	0,90	<b>0,97</b>	1,04	0,02	-0,22	<b>-0,09</b>	0,00	0,02	0,58	<b>0,63</b>	0,68	0,01	-0,24	<b>-0,15</b>	0,01	0,03
<i>S. violaceus</i> (10)	0,97	<b>1,01</b>	1,08	0,01	-0,14	<b>-0,03</b>	0,12	0,03	0,54	<b>0,67</b>	0,76	0,02	-0,13	<b>-0,03</b>	0,11	0,02
<i>S. ocellifer</i> (5)	0,85	<b>0,87</b>	0,91	0,01	0,06	<b>0,13</b>	0,20	0,03	0,48	<b>0,59</b>	0,65	0,03	-0,24	<b>-0,13</b>	-0,03	0,04
<i>S. eupterus</i> (2)	0,85		0,85		0,06		0,10		0,68		0,73		-0,27		-0,27	

variable used for the log shape ratio	5 - depth of the median articular process				6 - width of the foramen				7 - log "(2)/(1)"				8 - log "(1)/(5)"			
Species (number of specimens)	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.	min	mean	max	st. dev.
<i>S. membranaceus</i> (12)	-0,36	<b>-0,22</b>	-0,13	0,02	-1,17	<b>-0,88</b>	-0,63	0,04	0,61	<b>0,73</b>	0,89	0,03	0,80	<b>0,90</b>	1,05	0,03
<i>S. sorex</i> (13)	-0,29	<b>-0,20</b>	-0,12	0,02	-1,10	<b>-1,01</b>	-0,72	0,03	0,91	<b>1,01</b>	1,08	0,02	0,90	<b>0,98</b>	1,10	0,02
<i>S. batensoda</i> (16)	-0,37	<b>-0,22</b>	-0,13	0,03	-1,29	<b>-1,18</b>	-1,05	0,03	0,58	<b>0,65</b>	0,73	0,02	0,81	<b>0,94</b>	1,20	0,04
<i>S. nigrita</i> (12)	-0,36	<b>-0,33</b>	-0,28	0,01	-1,34	<b>-1,24</b>	-1,09	0,03	0,81	<b>0,90</b>	0,98	0,02	1,24	<b>1,31</b>	1,37	0,02
<i>S. clarias</i> (20)	-0,32	<b>-0,24</b>	-0,15	0,01	-1,22	<b>-1,08</b>	-0,86	0,03	0,67	<b>0,83</b>	0,94	0,03	0,93	<b>1,01</b>	1,11	0,02
<i>S. schall</i> (28)	-0,35	<b>-0,23</b>	-0,12	0,02	-1,34	<b>-1,17</b>	-0,94	0,03	0,72	<b>0,88</b>	1,03	0,02	0,94	<b>1,13</b>	1,26	0,03
<i>S. filamentosus</i> (7)	-0,30	<b>-0,23</b>	-0,14	0,03	-1,44	<b>-1,25</b>	-1,04	0,07	1,01	<b>1,09</b>	1,16	0,02	1,12	<b>1,20</b>	1,25	0,02
<i>S. courteti</i> (9)	-0,47	<b>-0,35</b>	-0,26	0,02	-1,22	<b>-1,00</b>	-0,78	0,05	0,99	<b>1,07</b>	1,13	0,01	1,20	<b>1,33</b>	1,47	0,03
<i>S. violaceus</i> (10)	-0,47	<b>-0,38</b>	-0,26	0,02	-1,52	<b>-1,24</b>	-1,05	0,05	0,88	<b>1,04</b>	1,19	0,03	1,24	<b>1,39</b>	1,47	0,02
<i>S. ocellifer</i> (5)	-0,35	<b>-0,26</b>	-0,16	0,03	-1,31	<b>-1,20</b>	-0,95	0,07	0,68	<b>0,75</b>	0,79	0,02	1,01	<b>1,13</b>	1,21	0,03
<i>S. eupterus</i> (2)	-0,32		-0,24		-1,12		-1,04		0,75		0,79		1,09		1,17	

**Table 12.** Values of variables that allow the distinguishing of the dorsal spine of the different species. (1-6) are log shape ratios obtained from linear dimension, (7, 8) are log transformed variables respectively built on the ratios "width of the spine at the basis of the head (2)/ width of the head of the spine (1)" and "width of the head of the spine (1)/ length of the median articular process (5)". A detailed explanation of the measurements taken is given Fig. 79.

	Axis 1 (%)	Axis 2 (%)	Axis 3 (%)	Axis 4 (%)	Axis 5 (%)	Axis 6 (%)
Nucal plate	34,9	10,6	2,7	8,0	24,2	3,7
Mesethmoid	6,0	36,2	21,8	5,3	13,4	9,2
Frontal	6,5	20,9	14,7	28,4	30,0	16,4
Parieto-supraoccipital	16,7	15,4	3,3	30,4	19,6	16,9
Cleithrum	28,4	15,9	13,5	2,9	9,4	27,1
Lateral ethmoid	7,5	1,1	44,0	24,9	3,5	26,7

**Table13.** Contribution of each bone on the three axis of the principal component analysis (Fig. 80).

	<i>S. sorex</i>	<i>S. nigrita</i>	<i>S. clarias</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. courteti</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. membranaceu</i>	<i>S. batensoda</i>
<i>S. membranaceus</i>	7,4	11,3	7,0	8,7	9,1	15,7	8,5	10,4	1,1	3,4
<i>S. batensoda</i>	7,5	6,6	5,1	5,6	5,7	15,1	6,7	6,1	3,4	1,2

	<i>S. sorex</i>	<i>S. nigrita</i>	<i>S. clarias</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. courteti</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. ocellifer</i>
<i>S. sorex</i>	0,6	7,4	2,7	3,7	4,5	7,3	3,6	6,8
<i>S. nigrita</i>	7,4	0,9	6,5	2,4	4,9	11,6	4,5	1,8
<i>S. clarias</i>	2,7	6,5	0,6	3,5	4,1	12,9	5,8	5,4
<i>S. schall</i>	3,7	2,4	3,5	0,9	2,1	9,3	2,5	2,1
<i>S. filamentosus</i>	4,5	4,9	4,1	2,1	0,5	12,4	3,3	3,9
<i>S. courteti</i>	7,3	11,6	12,9	9,3	12,4	1,0	5,8	13,8
<i>S. violaceus</i>	3,6	4,5	5,8	2,5	3,3	5,8	1,2	4,9
<i>S. ocellifer</i>	6,8	1,8	5,4	2,1	3,9	13,8	4,9	1,0
Mean	5,1	5,6	5,9	3,6	5,0	10,4	4,3	5,5

**Table14.** Squared Euclidean distance values calculated on the 46 log shape ratios established on the following bones: mesethmoid, lateral ethmoid, frontals, parieto-supraoccipital and anterior nucal plate.

species	number	standart lenght	origin	species	number	standart lenght	origin
<i>S. membranaceus</i>	29	225	Chad basin	<i>S. clarias</i>	192	173	Niger basin
<i>S. membranaceus</i>	30	230	Chad basin	<i>S. clarias</i>	193	155	Niger basin
<i>S. membranaceus</i>	31	235	Chad basin	<i>S. clarias</i>	194	170	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	32	245	Chad basin	<i>S. clarias</i>	195	140	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	44	200	Chad basin	<i>S. clarias</i>	197	145	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	186	195	Niger basin	<i>S. clarias</i>	198	135	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	204	130	Chad basin	<i>S. schall</i>	1	120	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	205	135	Chad basin	<i>S. schall</i>	25	120	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	206	130	Chad basin	<i>S. schall</i>	26	125	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	207	140	Chad basin	<i>S. schall</i>	27	120	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	208	140	Chad basin	<i>S. schall</i>	96	110	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	209	145	Chad basin	<i>S. schall</i>	97	115	Chad basin
<i>S. membranaceus</i>	210	145	Chad basin	<i>S. schall</i>	98	120	Chad basin
<i>S.sorex</i>	34	148	Chad basin	<i>S. schall</i>	99	125	Chad basin
<i>S.sorex</i>	35	150	Chad basin	<i>S. schall</i>	102	140	Niger basin
<i>S.sorex</i>	36	158	Chad basin	<i>S. schall</i>	107	153	Niger basin
<i>S.sorex</i>	37	180	Chad basin	<i>S. schall</i>	123	138	Niger basin
<i>S.sorex</i>	46	200	Chad basin	<i>S. schall</i>	135	180	Niger basin
<i>S.sorex</i>	91	156	Chad basin	<i>S. schall</i>	136	142	Niger basin
<i>S.sorex</i>	92	195	Chad basin	<i>S. schall</i>	137	153	Niger basin
<i>S.sorex</i>	113	165	Niger basin	<i>S. schall</i>	138	140	Niger basin
<i>S.sorex</i>	114	158	Niger basin	<i>S. schall</i>	139	150	Niger basin
<i>S.sorex</i>	115	185	Niger basin	<i>S. schall</i>	141	165	Niger basin
<i>S.sorex</i>	124	152	Niger basin	<i>S. schall</i>	151	150	Senegal basin
<i>S.sorex</i>	125	145	Niger basin	<i>S. schall</i>	155	120	Senegal basin
<i>S.sorex</i>	126	163	Niger basin	<i>S. schall</i>	157	130	Senegal basin
<i>S. batensoda</i>	8	123	Chad basin	<i>S. schall</i>	158	125	Senegal basin
<i>S. batensoda</i>	9	125	Chad basin	<i>S. schall</i>	160	135	Senegal basin
<i>S. batensoda</i>	10	126	Chad basin	<i>S. schall</i>	171	135	Senegal basin
<i>S. batensoda</i>	11	126	Chad basin	<i>S. schall</i>	172	155	Senegal basin
<i>S. batensoda</i>	12	130	Chad basin	<i>S. schall</i>	173	250	Senegal basin
<i>S. batensoda</i>	13	137	Chad basin	<i>S. filamentosus</i>	42	110	Chad basin
<i>S. batensoda</i>	14	105	Chad basin	<i>S. filamentosus</i>	49	115	Chad basin
<i>S. batensoda</i>	88	135	Chad basin	<i>S. filamentosus</i>	116	140	Niger basin
<i>S. batensoda</i>	89	135	Chad basin	<i>S. filamentosus</i>	118	150	Niger basin
<i>S. batensoda</i>	90	145	Chad basin	<i>S. filamentosus</i>	119	130	Niger basin
<i>S. batensoda</i>	177	115	Niger basin	<i>S. filamentosus</i>	128	125	Niger basin
<i>S. batensoda</i>	178	130	Niger basin	<i>S. filamentosus</i>	129	135	Niger basin
<i>S. batensoda</i>	179	110	Niger basin	<i>S. courteti</i>	39	240	Chad basin
<i>S. batensoda</i>	180	115	Niger basin	<i>S. courteti</i>	87	225	Chad basin
<i>S. batensoda</i>	181	120	Niger basin	<i>S. courteti</i>	101	225	Niger basin
<i>S. batensoda</i>	182	125	Niger basin	<i>S. courteti</i>	120	165	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	52	60	Chad basin	<i>S. courteti</i>	184	280	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	53	60	Chad basin	<i>S. courteti</i>	185	170	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	54	60	Chad basin	<i>S. courteti</i>	189	190	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	55	60	Chad basin	<i>S. courteti</i>	202	230	Chad basin
<i>S. nigrita</i>	56	60	Chad basin	<i>S. courteti</i>	203	230	Chad basin
<i>S. nigrita</i>	57	60	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	121	125	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	58	65	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	122	175	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	59	65	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	130	115	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	60	65	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	131	125	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	61	65	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	132	135	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	62	65	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	133	165	Niger basin
<i>S. nigrita</i>	63	70	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	166	180	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	2	135	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	167	175	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	3	150	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	168	175	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	4	155	Chad basin	<i>S. violaceus</i>	201	180	Chad basin
<i>S. clarias</i>	5	155	Chad basin	<i>S. ocellifer</i>	144	150	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	17	150	Chad basin	<i>S. ocellifer</i>	145	140	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	18	160	Chad basin	<i>S. ocellifer</i>	147	165	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	19	165	Chad basin	<i>S. ocellifer</i>	148	160	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	20	155	Chad basin	<i>S. ocellifer</i>	149	140	Senegal basin
<i>S. clarias</i>	21	170	Chad basin	<i>S. eupterus</i>	211	100	Chad basin
<i>S. clarias</i>	22	145	Chad basin	<i>S. eupterus</i>	212	115	Chad basin
<i>S. clarias</i>	188	115	Niger basin				

**Annex 1.** List of the dry-skeleton material.

## Chapitre 3 : Etude de *Synodontis* fossiles

- I. Introduction
  - II. Méthode d'analyse des informations morphométriques
  - III. Description et attribution des *Synodontis* fossiles du Tchad
  - IV. Définition des espèces de *Synodontis* du Tchad
  - V. Analyse de la distribution des *Synodontis* à Toros-Menalla
  - VI. Anatomie et systématique de *Synodontis* fossiles d'autres régions
  - VII. Conclusion : bilan sur les *Synodontis* fossiles
- Bibliographie et Annexes

### I. Introduction

Dans le registre fossile, les spécimens de *Synodontis* sont majoritairement représentés par des os isolés et par quelques rares fragments de crânes ou de neurocrânes. Les pièces les plus abondantes sont les épines dorsales et pectorales, les frontaux, les pariéto-supraoccipitaux, les plaques nucales et des cleithra. L'absence de description de l'anatomie osseuse des différentes espèces actuelles à jusqu'à lors empêché une identification taxonomique des fossiles dépassant le niveau générique.

Dans le Chapitre 2, nous avons présenté la description anatomique de toutes les espèces actuelles de *Synodontis* du Tchad. Dans ce chapitre-ci nous allons nous attacher dans un premier temps à utiliser ces données acquises sur l'actuel pour déterminer des spécimens fossiles de *Synodontis*, notamment du Tchad. Dans le Chapitre 2, nous avons présenté la description anatomique de toutes les espèces actuelles de *Synodontis* du Tchad. Nous traiterons séparément les fossiles tchadiens qui peuvent être directement comparés aux actuels du bassin, puis les spécimens d'autres régions d'Afrique que nous avons pu étudier.

Les *Synodontis* fossiles du Tchad proviennent tous de Toros-Menalla (Miocène supérieur daté à 7Ma) excepté un crâne subcomplet bien conservé d'Edinga (Miocène supérieur ou Pliocène) et un crâne de Kossom Bougoudi (limite Mio-Pliocène daté à 5Ma). La liste de ce matériel est en annexe (annexe 1). Si les *Synodontis* fossiles du Tchad appartiennent à une ou des espèces présentes actuellement dans le bassin tchadien, il faudra déterminer à la ou lesquelles. Si non, il faudra décrire la ou les nouvelles espèces. Pour cela, nous nous appuyons sur les critères de reconnaissance établis sur les espèces actuelles (Chapitre 2) : des caractères discrets et des caractères morphométriques. Nous utilisons notamment les mesures linéaires et angulaires dont on a montré qu'elles permettaient la discrimination d'espèces ou au moins de groupes d'espèces. Comme sur les actuels (Chapitre 2), ces mesures sont transformées en log shape ratios. Pour certains os des mesures d'angle et des caractères discrets sont aussi utilisés. L'ensemble des spécimens bien conservés sont étudiés mais aussi pour ceux qui, abîmés, ne présentent qu'une partie des caractères définis.

Les caractères discrets soulignés et discutés dans l'actuel sont utilisés, ainsi que les caractéristiques morphométriques quand elles existent. Pour ces premiers, l'absence d'un caractère d'espèce(s) actuelle(s) permet facilement d'exclure un spécimen fossile de ce(s) taxon(s). Pour les caractéristiques morphométriques, nous avons recherché une méthode objective pour regrouper les os isolés appartenant à une même espèce sur la base de données morphométriques puis pour les attribuer à des taxons. La méthode est développée pour permettre de traiter un nombre relativement important de fossiles d'un os donné. Elle est présentée en II, avant la l'attribution et la description des fossiles (III). Les os des crânes sub-complets ou des fragments de crânes isolés sont traités en même temps que les os isolés. Chez tous on identifie le ou les types morphologiques des os présents (annexe 1). Une fois les différents os du squelette décrits, on discutera leur possible appartenance à un même taxon notamment grâce aux associations observées sur les fragments de crânes et de neurocrânes (IV). L'étude de la distribution des espèces identifiées entre les très riches sites de Toros-Menalla sera alors abordée pour clore notre étude des *Synodontis* fossiles du Tchad (V). Cette analyse nous a paru pertinente pour savoir si nos déterminations taxinomiques sont corroborées par des associations différentes suivant les sites de cette aire fossilifère. Cela apporte des informations précieuses sur la diversité passée des *Synodontis* et son enregistrement potentiel dans les sites fossilifères. Nous nous pencherons alors sur les *Synodontis* fossiles d'autres sites africains que nous avons pu étudier ; ils seront décrits et attribué dans la mesure du possible (VI). Nous conclurons enfin par une synthèse sur ces nouvelles données fossiles et les éventuelles corrélations entre les différentes régions et au cours du temps.

---

## II. Méthode d'analyse des informations morphométriques

Si la quantité de spécimens fossiles est relativement petite, on peut pour les attribuer, comparer la valeur qu'ils présentent pour chacune des variables aux valeurs présentées par les actuels. Dans la mesure où les valeurs présentées par les spécimens fossiles ne correspondent à la gamme de variation d'aucune des espèces actuelles, ils sont comparés entre eux afin de déterminer s'ils appartiennent ou non à une même espèce fossile.

Dans le cas de l'étude des fossiles de Toros-Menalla, cette approche est écartée car la grande quantité de spécimens la rend longue et fastidieuse. De plus, il nous a semblé que pour une identification précise les deux éléments suivants devaient être intégrés.

- Toutes les variables n'interviennent pas de la même façon dans la discrimination des espèces actuelles, certaines sont plus discriminantes que d'autres. Il faut les reconnaître et les valoriser, puisqu'à priori elles seront aussi plus discriminantes pour les fossiles. Cela sera discuté en conclusion.

- L'information portée par la gamme de variation présentée par chacune des espèces actuelles pour chacune des variables et qui permet la définition de caractères spécifiques est tout aussi importante que la connaissance de la variabilité intra-spécifique qui permet la délimitation de classes.

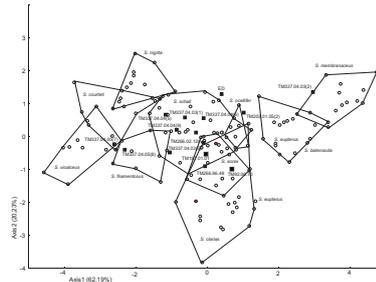
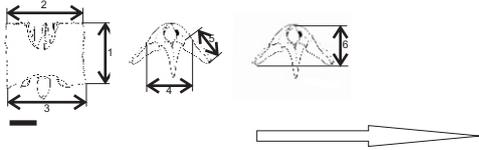
L'attribution des spécimens fossiles est réalisée os par os et, pour chacun des os, on utilise l'ensemble des variables définies sur les spécimens actuels.

La démarche suivie pour classer et attribuer les spécimens fossiles est résumée Figure 1. Elle a pour première étape une analyse en composantes principales. Elle est réalisée, pour chaque os, sur l'ensemble des variables définies sur les actuels (Chapitre 2) et intègre les spécimens fossiles placés en individus supplémentaires. L'analyse en composantes principales est basée sur une matrice de corrélation ce qui 1) intègre les redondances entre variables en prenant en compte les corrélations qui existent entre elles, et 2) donne un poids prépondérant aux variables les plus discriminantes car ce sont elles qui présentent les variances maximales. En effet, l'analyse en composantes principales distribue les échantillons sur des axes tels que la variance autour du nuage de ces axes soit maximale.

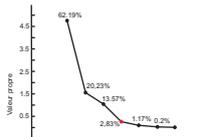
La reconnaissance des taxons dans le registre fossile a pour matériau de base les coordonnées des individus sur les axes significatifs de l'analyse en composantes principales. Pour définir le nombre d'axes significatifs, on utilise le tracé des valeurs propres dans un diagramme. L'axe au-delà duquel la courbe prend une allure asymptotique est considéré comme le dernier significatif. Les coordonnées des individus dans l'ACP intègrent les informations portant sur les états de caractères mais aussi sur la redondance et le poids relatif de chacune des variables.

Pour prendre en compte la donnée concernant la variabilité intra-spécifique, observée chez les espèces actuelles, une matrice de distances euclidiennes est calculée à partir des coordonnées des

**Etape 1:** réaliser une analyse en composante principale sur les spécimens actuels et fossiles à partir des variables définies pour un os donné.



**Etape 2:** on détermine le nombre d'axe significatif à partir du tracé des valeurs propres



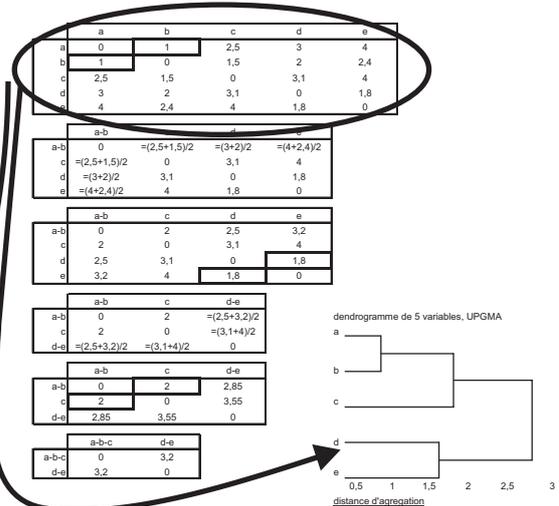
Les quatre premiers axes sont significatifs

**Etape 3:** on extrait les coordonnées des individus sur le nombre d'axe définis comme significatifs

Spécimen	Niveau	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
1	1	0.1	0.2	0.3	0.4
2	1	0.2	0.3	0.4	0.5
3	1	0.3	0.4	0.5	0.6
4	1	0.4	0.5	0.6	0.7
5	1	0.5	0.6	0.7	0.8
6	1	0.6	0.7	0.8	0.9
7	1	0.7	0.8	0.9	1.0
8	1	0.8	0.9	1.0	1.1
9	1	0.9	1.0	1.1	1.2
10	1	1.0	1.1	1.2	1.3
11	1	1.1	1.2	1.3	1.4
12	1	1.2	1.3	1.4	1.5
13	1	1.3	1.4	1.5	1.6
14	1	1.4	1.5	1.6	1.7
15	1	1.5	1.6	1.7	1.8
16	1	1.6	1.7	1.8	1.9
17	1	1.7	1.8	1.9	2.0
18	1	1.8	1.9	2.0	2.1
19	1	1.9	2.0	2.1	2.2
20	1	2.0	2.1	2.2	2.3
21	1	2.1	2.2	2.3	2.4
22	1	2.2	2.3	2.4	2.5
23	1	2.3	2.4	2.5	2.6
24	1	2.4	2.5	2.6	2.7
25	1	2.5	2.6	2.7	2.8
26	1	2.6	2.7	2.8	2.9
27	1	2.7	2.8	2.9	3.0
28	1	2.8	2.9	3.0	3.1
29	1	2.9	3.0	3.1	3.2
30	1	3.0	3.1	3.2	3.3
31	1	3.1	3.2	3.3	3.4
32	1	3.2	3.3	3.4	3.5
33	1	3.3	3.4	3.5	3.6
34	1	3.4	3.5	3.6	3.7
35	1	3.5	3.6	3.7	3.8
36	1	3.6	3.7	3.8	3.9
37	1	3.7	3.8	3.9	4.0
38	1	3.8	3.9	4.0	4.1
39	1	3.9	4.0	4.1	4.2
40	1	4.0	4.1	4.2	4.3
41	1	4.1	4.2	4.3	4.4
42	1	4.2	4.3	4.4	4.5
43	1	4.3	4.4	4.5	4.6
44	1	4.4	4.5	4.6	4.7
45	1	4.5	4.6	4.7	4.8
46	1	4.6	4.7	4.8	4.9
47	1	4.7	4.8	4.9	5.0
48	1	4.8	4.9	5.0	5.1
49	1	4.9	5.0	5.1	5.2
50	1	5.0	5.1	5.2	5.3
51	1	5.1	5.2	5.3	5.4
52	1	5.2	5.3	5.4	5.5
53	1	5.3	5.4	5.5	5.6
54	1	5.4	5.5	5.6	5.7
55	1	5.5	5.6	5.7	5.8
56	1	5.6	5.7	5.8	5.9
57	1	5.7	5.8	5.9	6.0
58	1	5.8	5.9	6.0	6.1
59	1	5.9	6.0	6.1	6.2
60	1	6.0	6.1	6.2	6.3
61	1	6.1	6.2	6.3	6.4
62	1	6.2	6.3	6.4	6.5
63	1	6.3	6.4	6.5	6.6
64	1	6.4	6.5	6.6	6.7
65	1	6.5	6.6	6.7	6.8
66	1	6.6	6.7	6.8	6.9
67	1	6.7	6.8	6.9	7.0
68	1	6.8	6.9	7.0	7.1
69	1	6.9	7.0	7.1	7.2
70	1	7.0	7.1	7.2	7.3
71	1	7.1	7.2	7.3	7.4
72	1	7.2	7.3	7.4	7.5
73	1	7.3	7.4	7.5	7.6
74	1	7.4	7.5	7.6	7.7
75	1	7.5	7.6	7.7	7.8
76	1	7.6	7.7	7.8	7.9
77	1	7.7	7.8	7.9	8.0
78	1	7.8	7.9	8.0	8.1
79	1	7.9	8.0	8.1	8.2
80	1	8.0	8.1	8.2	8.3
81	1	8.1	8.2	8.3	8.4
82	1	8.2	8.3	8.4	8.5
83	1	8.3	8.4	8.5	8.6
84	1	8.4	8.5	8.6	8.7
85	1	8.5	8.6	8.7	8.8
86	1	8.6	8.7	8.8	8.9
87	1	8.7	8.8	8.9	9.0
88	1	8.8	8.9	9.0	9.1
89	1	8.9	9.0	9.1	9.2
90	1	9.0	9.1	9.2	9.3
91	1	9.1	9.2	9.3	9.4
92	1	9.2	9.3	9.4	9.5
93	1	9.3	9.4	9.5	9.6
94	1	9.4	9.5	9.6	9.7
95	1	9.5	9.6	9.7	9.8
96	1	9.6	9.7	9.8	9.9
97	1	9.7	9.8	9.9	10.0
98	1	9.8	9.9	10.0	10.1
99	1	9.9	10.0	10.1	10.2
100	1	10.0	10.1	10.2	10.3

La matrice des distances euclidiennes est réduite au centroïde du groupe pour les espèces actuelles

**Etape 4:** construction de la matrice de distances euclidiennes à partir des coordonnées des individus.



**Etape 5:** réalisation d'une agglomération par UPGMA sur la matrice des distances euclidiennes pour établir des groupes de fossile

**Etape 6:** calcul du seuil spécifique à 1% (et éventuellement calcul de la moyenne et de l'intervalle de confiance de la moyenne à 95% des valeurs de distances euclidiennes entre les individus d'une même espèce actuelle)

ON ESTIME LA VALIDITÉ SPÉCIFIQUE DES GROUPES DE FOSSILES

**Figure 1.** Résumé des étapes de constitution de groupes de fossiles à valeurs spécifiques à partir des données morphométriques.

individus dans l'analyse en composantes principales. Au sein de chacune des espèces actuelles, on peut isoler la distance minimale entre deux spécimens, la distance maximale, et calculer la distance moyenne entre deux individus. Après avoir constaté que la variabilité intra-spécifique n'est pas une caractéristique de l'espèce, nous pouvons calculer une distance intra-spécifique moyenne qui intègre l'ensemble des espèces. A partir de cette distribution unique nous calculons la distance seuil au-delà laquelle la probabilité pour deux spécimens d'appartenir à la même espèce est inférieure à 1%.

Par ailleurs, la matrice de distances euclidiennes contenant les spécimens actuels et fossiles est réduite. On garde pour chacune des espèces actuelles le centroïde du groupe et, entre elles, les distances au centroïde.

Une fois la distance spécifique seuil entre deux individus définie et la matrice euclidienne des distances entre centroïdes des espèces actuelles et des spécimens fossiles disponibles, nous pouvons passer à l'étape suivante : classer les spécimens fossiles.

Leur classement est réalisé à partir d'une agglomération utilisant l'algorithme UPGMA. D'un point de vue biologique, l'hypothèse suivante est faite : on considère que deux spécimens qui présentent une grande ressemblance ont une chance élevée d'appartenir à la même espèce.

L'agglomération par UPGMA respecte ce principe puisqu'elle fonctionne de la façon suivante : dans la matrice de distances euclidiennes, la valeur minimale est recherchée. Les deux centroïdes espèces et/ou spécimens séparés par cette valeur sont agglomérés, c'est-à-dire réunis par une branche dans un arbre de similarité. La matrice de distances euclidiennes est alors recalculée. L'UPGMA procède de façon itérative jusqu'à l'agglomération de tous les spécimens et centroïdes d'espèce. On obtient un arbre dans lequel on identifie des groupes de spécimens fossiles (Fig. 1).

Dans chaque groupe, on vérifie la distance 2 à 2 des spécimens/ centroïdes agglomérés. Si cette distance est inférieure au seuil spécifique défini chez les espèces actuelles, on considère que l'ensemble formé a une valeur spécifique potentielle. Si ce n'est pas le cas, il s'agit d'un ensemble formé de plusieurs espèces (on exclut les individus qui dépassent le seuil spécifique et ils sont traités comme un groupe à part). On calcule la moyenne et l'intervalle de confiance de la moyenne à 95% des distances euclidiennes entre les spécimens fossiles des différents groupes formés par l'UPGMA. Si nécessaire, cette moyenne et cet intervalle de confiance sont comparés à ceux des espèces actuelles. On teste ainsi si deux groupes de fossiles, à valeur spécifique, ne peuvent en fait être assimilés en un seul groupe à valeur spécifique. Si c'est le cas, on peut choisir de les décrire quand même séparément, notamment s'ils sont associés à des espèces actuelles différentes. Enfin, quand des spécimens fossiles s'agglomèrent avec une espèce actuelle, on vérifiera que la distance euclidienne qui sépare le(s) spécimen(s) fossile de tous les spécimens actuels de l'espèce considérée est bien inférieure au seuil spécifique défini à 1%. Quand la formation de plusieurs groupes de spécimens fossiles résulte de l'agglomération, on vérifiera dans la matrice de distances euclidiennes qu'au moins une des valeurs considérées pour un spécimen de chacun de ces groupes est supérieure au seuil.



### III. Attribution et description des *Synodontis* fossiles de TM

#### 1) Les mésethmoïdes (Fig. 2)

Dans l'actuel, six variables linéaires ont été utilisées pour discriminer les mésethmoïdes des différentes espèces (Chapitre 2). Elles incluent notamment la largeur des ailes latérales et la longueur de l'os mesurée du bord antérieur du mésethmoïde jusqu'au niveau de la largeur maximale des ailes latérales. Ces deux mesures ne peuvent être prises sur les spécimens fossiles car les ailes latérales, fragiles, ne sont pas préservées. De plus, le tiers antérieur de l'os est souvent émoussé. Les mésethmoïdes fossiles de Toros-Menalla sont donc décrits sur la base de caractères discrets seuls.

L'étude des espèces actuelles du Tchad nous a permis de définir quatre caractères ayant une valeur diagnostique :

1) le mésethmoïde présente une forme rectangulaire chez *S. courteti*, *S. ocellifer*, *S. eupterus* et *S. filamentosus*, tandis qu'elle est trapézoïdale avec un bord antérieur plus large que le bord postérieur (défini au point de contact mésethmoïde/ ethmoïde latéral/ frontal) chez *S. membranaceus* et *S. violaceus* et trapézoïdale avec le bord antérieur plus étroit chez toutes les autres espèces ;

2) en vue latérale, le mésethmoïde présente un « nez » chez *S. filamentosus*, *S. violaceus*, *S. clarias*, *S. courteti* et *S. sorex*, qui n'existe pas chez les autres espèces ;

3) chez *S. membranaceus* seul le mésethmoïde présente des projections antéro-latérales marquées ;

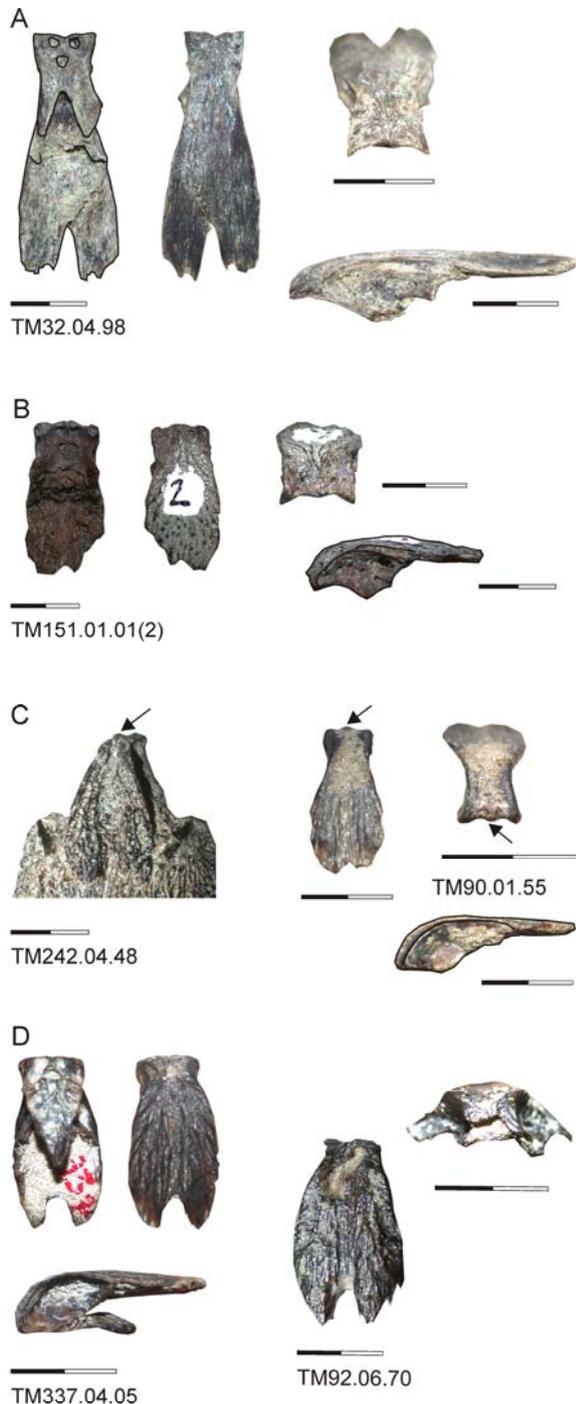
4) en vue dorsale, les deux facettes d'attache pour les ligaments sont allongées (*S. membranaceus*), fusionnées médialement (chez *S. filamentosus* et *S. violaceus*), et arrondies chez les autres.

Six spécimens fossiles sont inclus dans l'étude. Ils proviennent chacun d'un site différent : TM32, 90, 92, 151, 242 et 337. Deux types de mésethmoïdes fossiles sont distingués à Toros-Menalla.

#### **Groupe 1, mésethmoïde de morphe 1**

Le premier type de mésethmoïde est représenté par le spécimen TM32.04.48 (Fig. 2A). Il présente une forme générale plutôt allongée, tandis que les cinq autres spécimens ont une forme plutôt ramassée. Le mésethmoïde se rétrécit vers l'avant depuis son étroit contact avec les frontaux jusqu'à la constriction qu'il présente au niveau de son tiers antérieur. Le contact avec les frontaux est établi selon une ligne de suture perpendiculaire à l'axe du corps tandis qu'elle est oblique chez les autres spécimens. En vue latérale, on note l'absence de courbure de sa partie antérieure par rapport à l'arrière de l'os. En vue ventrale, ce mésethmoïde présente deux facettes antérieures rondes et une fosse postérieure dans laquelle les deux dépressions habituellement marquées sont absentes. Au milieu de son bord antérieur, le mésethmoïde TM32.04.98 présente une légère dépression, le bord antérieur de l'os forme avec les bords latéraux un angle droit. L'insertion du vomer est marquée profondément tandis qu'elle reste superficielle sur les autres spécimens. Enfin, l'aile latérale gauche, seule préservée, dépasse peu le bord latéral de l'os et sa largeur maximale est située très antérieurement. Par l'association de ces caractères, ce spécimen diffère franchement des autres mésethmoïdes de *Synodontis* collectés à Toros-Menalla et ne peut être rapporté à aucune des espèces actuelles du bassin tchadien.

## Groupe 2, méséthmoïde de morphe 2



**Figure 2.** Les différents morphes de méséthmoïdes fossiles reconnus au Tchad, illustré par des spécimens fossiles de Toros-Menalla. (A) morphe 1, (B-D) variants du morphe 2 (voir texte); (A,B) en vues ventrale, dorsale, antérieure, latérale gauche, (C) 1er fossile en vue dorsale, 2nd fossile en vues dorsale, antérieure et latérale gauche, (D) 1er fossile en vues ventrale, dorsale, latérale gauche, 2nd fossile en vues dorsale et antérieure. Echelles de 1cm.

Le deuxième type de méséthmoïde défini est représenté par tous les autres spécimens collectés dans les sites tchadiens (Fig. 2B-F). Ces méséthmoïdes ont une forme générale ramassée, sont larges postérieurement et, en vue latérale, la partie antérieure de l'os forme un angle presque droit avec sa partie postérieure. La constriction au niveau du tiers antérieur de l'os est présente.

Sur un spécimen bien préservé, TM151.01.01(2), on observe que les deux dépressions antéro-ventrales qui sont classiquement observées sur les spécimens actuels, sont présentes, contrairement au méséthmoïde du groupe précédent.

Au sein de ce groupe, deux variations sont notées :

1) TM90.01.55(4) et TM242.04.48 se distinguent de tous les autres méséthmoïdes fossiles et des actuels par la présence d'une tubérosité médiane sur le bord antérieur (Fig. 2C, flèche) ;

2) TM151.01.01(2) (Fig. 2B) diffère des autres spécimens fossiles par une constriction antérieure moins marquée et par la courbure entre la partie antérieure et la partie postérieure de l'os qui est plus douce en vue latérale.

La présence d'une constriction située vers le tiers antérieur du méséthmoïde est un caractère variable chez une des espèces actuelles. Effectivement, chez *S. schall*, elle est souvent présente et dans quelques rares cas absente. Si la présence de la constriction n'est pas un caractère spécifique très fiable, l'inclinaison de la partie antérieure de l'os semble l'être. Elle présente cependant le désavantage d'être difficile à quantifier. Dans ce contexte, elle ne nous a pas paru être un caractère suffisamment fort pour sortir TM151.01.01(2) du type 2.

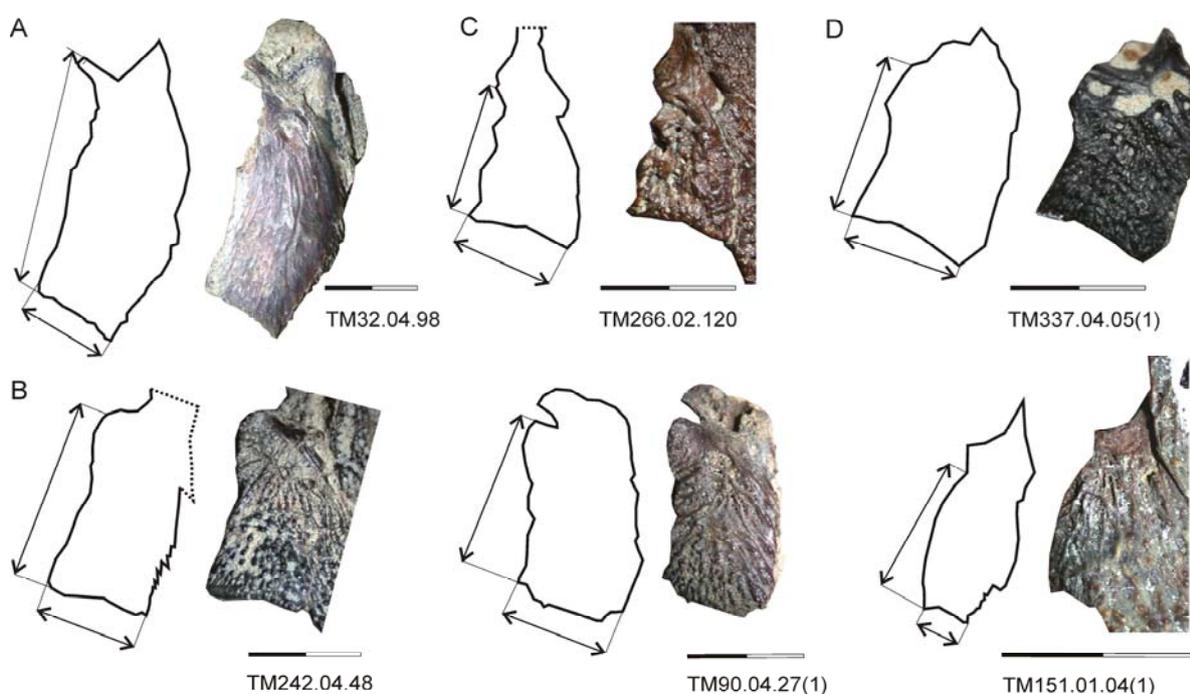
## 2) L'ethmoïde latéral (Fig. 3, Tabl. 1)

Onze éthmoïdes latéraux fossiles ont été inclus dans l'étude. Dix proviennent de Toros-Menalla, des sites TM32, 90, 92, 151, 242, 266 et 337, un provient d'Edinga. Une seule variable est utilisée dans l'actuel pour discriminer les espèces, il s'agit du ratio log-transformé de la longueur du bord libre sur la longueur totale (Fig. 3). Cette variable est utilisée sur les spécimens fossiles. Nous présentons, pour chacun des éthmoïdes latéraux fossiles, la valeur obtenue pour la variable longueur du bord libre sur longueur totale, et les espèces actuelles avec lesquelles cette valeur est compatible utilisant simplement leur minimum et leur maximum (Tabl. 1).

Dans l'actuel, quatre groupes d'espèces sont discriminés. *S. ocellifer* et *S. eupterus* présentent un éthmoïde latéral large et court. Quatre spécimens sont situés dans leur gamme de variation (Tabl. 1). Le spécimen TM266.02.120 (Fig. 3C) se situe dans la gamme de variation de *S. eupterus* seulement tandis que le spécimen TM337.04.05(2) se situe dans celle de *S. ocellifer* uniquement. Les deux spécimens restants, Edinga et TM92.06.70, se situent dans la gamme de variation propre à *S. ocellifer* mais présente des valeurs que recouvrent les maxima de *S. schall*. Ces quatre spécimens sont qualifiés de « large ».

Le spécimen TM337.04.05(1) (Fig. 3D), dépasse les gammes de variations observées sur ces pièces fossiles et chez les actuels. Il est qualifié d'éthmoïde latéral « très large ».

A l'opposé, *S. courteti* possède un éthmoïde latéral étroit et allongé (ce qui n'est retrouvé chez aucun des spécimens fossiles). *S. violaceus* et *S. sorex* ne se différencient pas statistiquement des autres espèces mais montrent un éthmoïde latéral étroit, plus étroit que celui de tous les autres *Synodontis*, mais globalement plus large que *S. courteti*. TM32.04.98 (Fig. 3A) correspond à la gamme de variation de *S. violaceus* ; il se situe dans les minima présentés par *S. membranaceus* et dans la gamme de variation de *S. nigrita* et *S. schall* (Tabl. 1). Il est qualifié de « plutôt étroit ».



**Figure 3.** Les différentes formes d'ethmoïde latéral fossile reconnues au Tchad, montrées sur un ou plusieurs spécimens fossiles de Toros-Menalla en vue dorsale. A chaque lettre correspond une forme (voir texte et Tabl. 1). Echelles de 1cm.

ratios mesurés sur les spécimens fossiles				spécimen fossile	TM32.04.98	TM151.01.04(1)	TM90.04.27(3)	TM266.04.48	TM242.04.48	TM90.04.27(1)	ED	TM92.06.70	TM337.04.05(2)	TM266.02.120	TM337.04.05(1)
espèces actuelles	type de l'ethmoïde latéral	valeur du ratio													
		minimum	maximum												
<i>S. courteti</i>	très étroit	-2,82	-2,34												
<i>S. violaceus</i>	plutôt étroit	-1,50	-0,98												
<i>S. sorex</i>	plutôt étroit	-1,43	-1,22												
<i>S. membranaceus</i>	moyen	-1,05	-0,83												
<i>S. nigrita</i>	moyen	-1,10	-0,58												
<i>S. clarias</i>	moyen	-0,91	-0,58												
<i>S. schall</i>	moyen	-1,17	-0,44												
<i>S. batensoda</i>	moyen	-0,89	-0,60												
<i>S. filamentosus</i>	moyen	-0,68	-0,50												
<i>S. ocellifer</i>	large	-0,60	-0,26												
<i>S. eupterus</i>	très large	-0,27	-0,25												
				"plutôt étroit"	"moyen"	"large"									"très large"

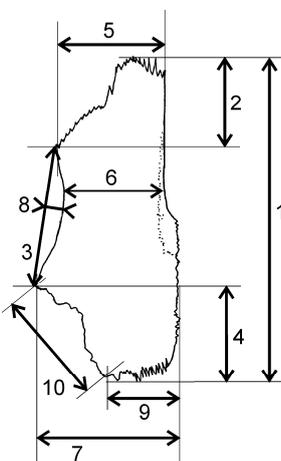
**Tableau 1.** Ratio des deux dimensions "longueur" et "largeur" des ethmoïdes latéraux, permettant de reconnaître quatre groupes de fossiles à Toros-Menalla.

Enfin, *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. filamentosus*, *S. schall*, *S. nigrita* et *S. clarias* ne se différencient pas statistiquement les uns des autres et présentent un ethmoïde latéral de largeur et de longueur moyennes. Les cinq spécimens fossiles restants (Fig. 3B) rentrent dans leur gamme de variation uniquement, ils sont qualifiés de « moyen ».

La gamme de variation des formes observée sur les spécimens fossiles n'est pas compatible avec une variation intra-spécifique. Il existe à Toros-Menalla au moins deux groupes à valeur spécifique. Nous reconnaissons un groupe à ethmoïde latéral large et un autre correspondant à une forme moyenne. TM32.04.98, qui présente seul une valeur compatible avec celles de *S. violaceus*, pourrait constituer un troisième groupe.

### 3) Le frontal (Figs 4-8, annexes 2-4)

#### a) Attribution des spécimens fossiles



**Figure 4.** Dimensions mesurées sur les frontaux en vue dorsale. Les dimensions sont nommées dans le texte.

Vingt-cinq frontaux sont inclus dans l'étude. Vingt-trois ont été échantillonnés à Toros-Menalla et proviennent des neuf sites suivants : TM32, 90, 92, 151, 197, 208, 242, 266, 337. Un spécimen provient d'Edinga et un de Kossom Bougoudi.

Sur ces vingt-cinq frontaux, dix mesures linéaires ont été prises (Fig. 4). Ces mesures sont celles définies au Chapitre 2 et dont on a montré qu'elles permettaient la reconnaissance de toutes les espèces actuelles du bassin du Tchad, excepté *S. courteti* et *S. violaceus* d'une part et *S. schall* et *S. ocellifer* d'autre part.

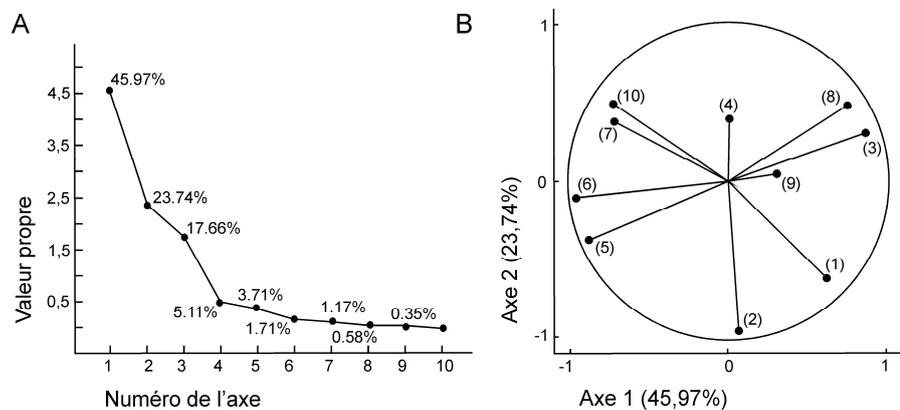
Les mesures prises sont : la longueur totale de l'os (1), la longueur ante-orbitaire (2), la longueur de l'orbite sur le frontal (3), la longueur post-orbitaire (4), la largeur ante-orbitaire (5), la distance inter-orbitaire (6), la largeur post-orbitaire (7), le creusement de l'orbite dans le frontal (8), la longueur de la suture avec le pariéto-supraoccipital (9) et la longueur de la suture avec les sphénotiques (10). Ces mesures linéaires sont transformées en log shape ratios et produisent autant de variables morphométriques.

Une analyse discriminante donne des classifications à posteriori correctes en moyenne dans 95,5% des cas avec un maximum à 100% d'individus bien classés dans toutes les espèces sauf *S. batensoda* (93,8%), *S. schall* (89.3%) et *S. ocellifer* (60%).

### Résultats de l'analyse en composantes principales (Figs 5, 6)

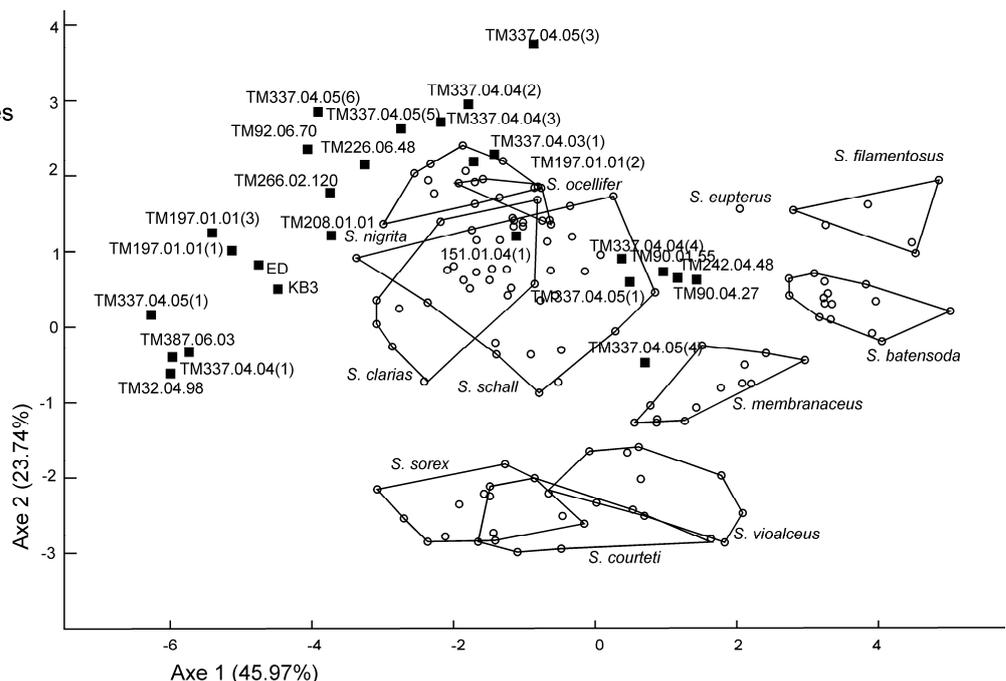
Six axes sont considérés significatifs (Fig. 5A). Ils expliquent 97,9% de la variance totale, dont, pour les deux premiers, respectivement 45,9 et 23,7%. Sur le premier axe, la distance inter-orbitaire, la largeur antérieure de

l'orbite et la longueur de l'orbite sur le frontal contribuent fortement à discriminer les individus (Fig. 5B). Les deux premières variables sont anti-corrélées à la troisième (Fig. 5B).



**Figure 5.** ACP des variables morphométriques prises sur les frontaux actuels: (A) tracé des valeurs propres des axes, (B) projection des variables sur les axes 1 et 2.

**Figure 6.** Distribution des frontaux des espèces actuelles et des spécimens fossiles du Tchad sur les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des mesures de dimensions prises sur les frontaux actuels. Les fossiles sont placés en individus supplémentaires.

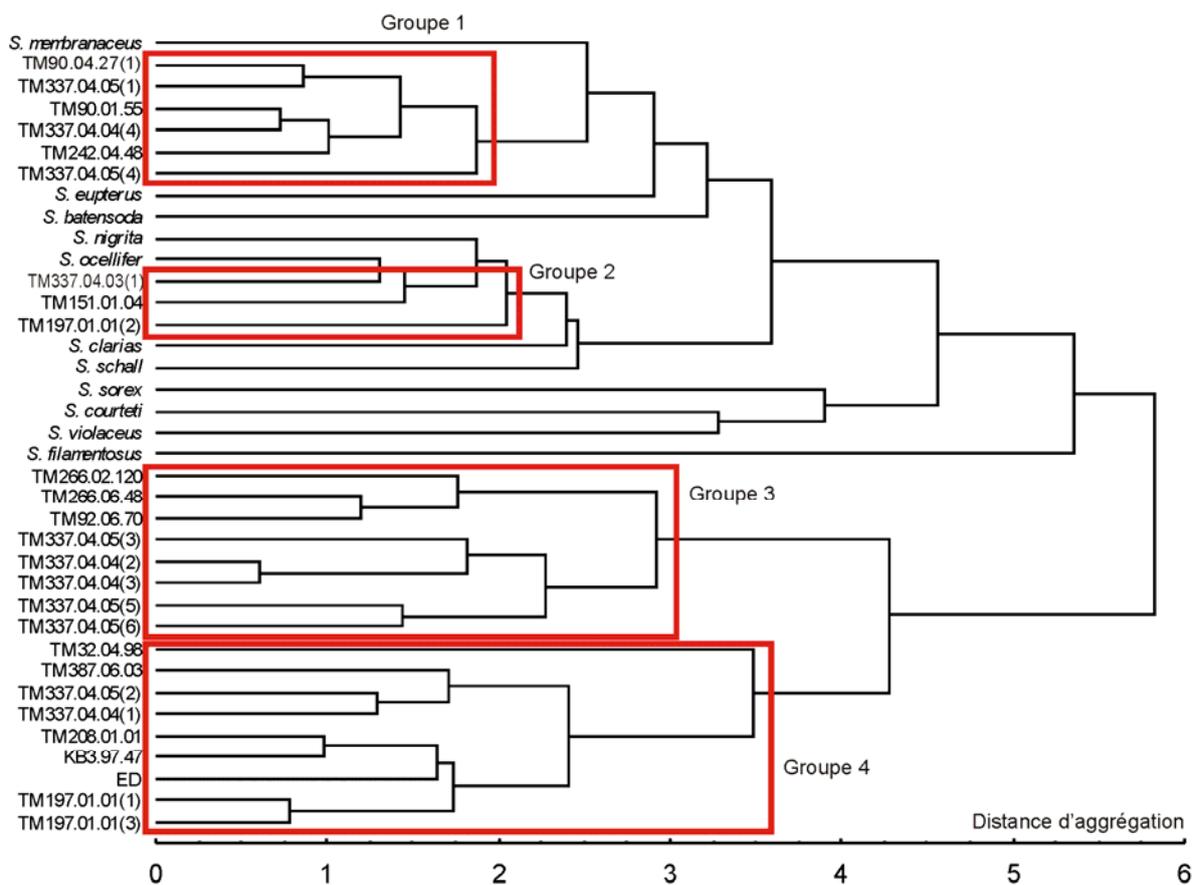


Le long de l'axe 1 (Fig. 6), *S. membranaceus*, *S. batensoda* et *S. filamentosus* se distinguent clairement de *S. schall*, *S. clarias*, *S. nigrita* et *S. ocellifer*. Tandis que les trois premières présentent un frontal étroit (6) avec un long bord orbital concave (8), les quatre dernières présentent un frontal large avec un bord orbital court et peu creusé. Sur l'axe 2 (Fig. 6), la variable longueur ante-orbitaire (2) explique à elle seule la moitié de la variance et discrimine *S. courteti*, *S. violaceus* et *S. sorex*.

Les valeurs des distances euclidiennes au sein de chacune des espèces varient de 0,67 entre deux spécimens de *S. membranaceus* à 5,09 entre deux spécimens de *S. schall*. La variabilité intra-spécifique totale, c'est à dire incluant toutes les espèces, est centrée autour d'une moyenne de 2,10 avec un écart-type de 0,76. Le seuil d'appartenance spécifique fixé à 1% est défini à 3,88. Au delà de cette valeur, on considère que deux spécimens n'appartiennent pas à la même espèce.

### Résultats de l'agglomération (Fig. 7)

L'agglomération (UPGMA) utilise la matrice de distances euclidiennes construite à partir des coordonnées des individus fossiles et des espèces-actuelles (représentées par leur centroïde) sur les axes 1-4. Elle aboutit à la formation de quatre groupes de spécimens fossiles qui sont définis comme des unités à valeur spécifique (Fig. 7). Les groupes 1 et 2 présentent des affinités très fortes avec des espèces actuelles et les groupes 3 et 4 sont clairement isolés et correspondent certainement à des espèces fossiles. Les valeurs des distances euclidiennes au sein de chacun de ces groupes sont compatibles avec une variabilité intra-spécifique.



**Figure 7.** Reconnaissance des groupes de frontaux fossiles à valeur spécifique : résultat de l'agglomération (UPGMA) des spécimens fossiles et des centroïdes des espèces actuelles du Tchad à partir de leurs coordonnées dans l'ACP des variables morphométriques prises sur les frontaux actuels.

Les groupes 1, 3, 4 d'une part et 2, 3, 4 d'autre part présentent entre eux des distances euclidiennes supérieures au seuil pour la plupart des spécimens qui les composent. Ils correspondent, les uns par rapport aux autres, à des groupes à valeur spécifique. Les distances entre les spécimens du groupe 1 et ceux du groupe 2 sont quant à elles inférieures au seuil spécifique sauf une. Cependant, le groupe 2 ne présente aucune affinité avec *S. membranaceus* mais plutôt avec *S. nigrita*, *S. ocellifer* (la distance des spécimens du groupe 2 au centroïde de *S. membranaceus* varie de 4,06 à 5,15), tandis que le groupe 1, composé de six spécimens, s'agglomère avec *S. membranaceus* avec lequel il présente de fortes affinités (la distance entre les spécimens du groupe 1 et le centroïde de *S. membranaceus* varie de 2,19 et 2,81). Pour cette raison, les frontaux des groupes 1 et 2 sont décrits séparément.

## **b) Description des frontaux fossiles**

### **Groupe 1, frontal aff. *S. membranaceus* (Fig. 8A)**

Ces six spécimens montrent des affinités fortes entre eux et avec *S. membranaceus*. Ils présentent comme cette espèce une faible distance inter-orbitaire, une longueur orbitaire assez importante associée à un bord de l'orbite concave mais moins creusé que chez *S. batensoda* et *S. filamentosus*. Ils partagent également avec *S. membranaceus* une largeur ante-orbitaire assez faible et une longueur post-orbitaire assez grande mais ils s'en différencient par une longueur ante-orbitaire plus réduite et une largeur post-orbitaire nettement plus importante.

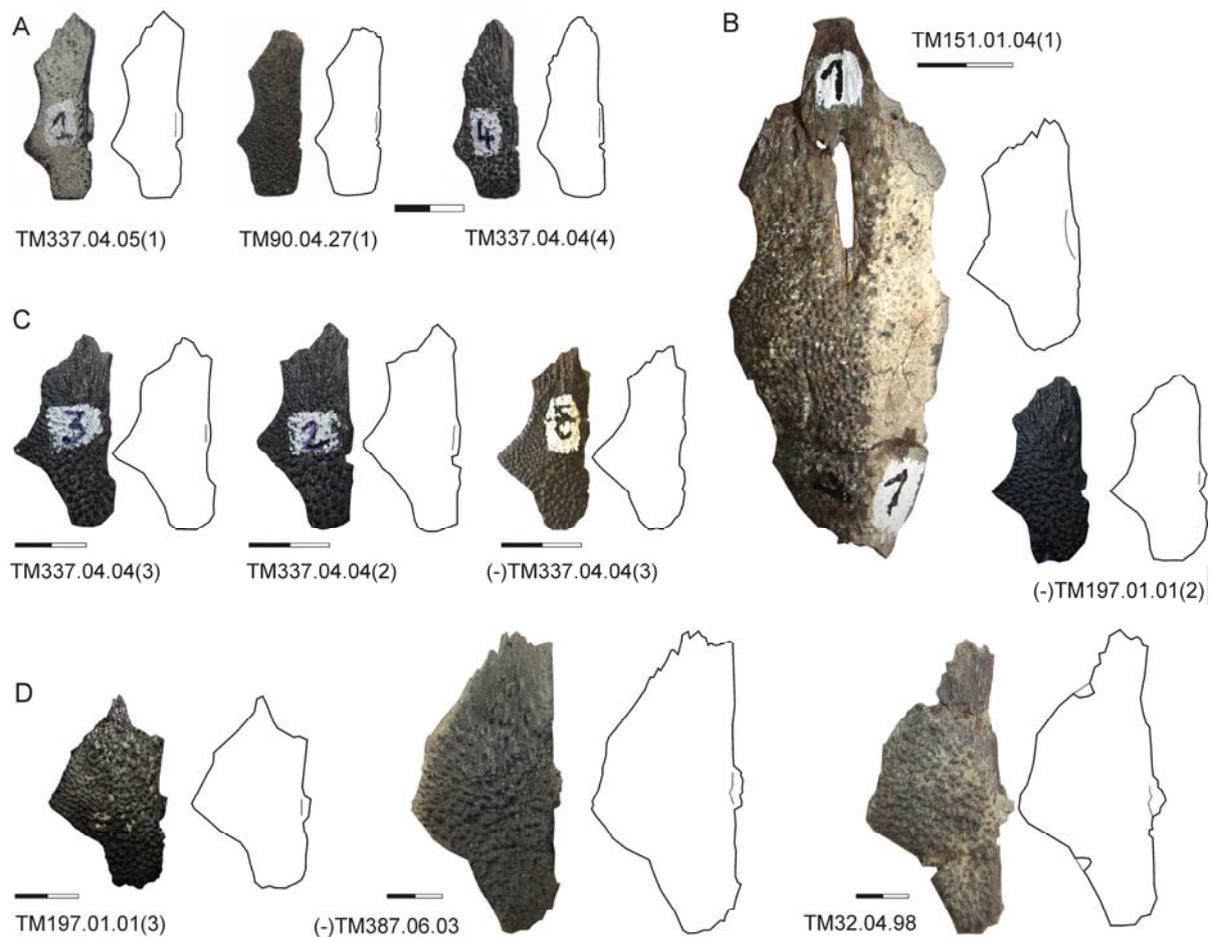
### **Groupe 2, frontal aff. *S. schall*, *S. clarias*, *S. nigrita*, *S. ocellifer* (Fig. 8B)**

Ce groupe est composé de trois spécimens qui présentent comme chez les spécimens actuels de *S. clarias* et *S. nigrita* un frontal court. La distance inter-orbitaire est importante mais ce caractère n'est pas aussi marqué que chez *S. nigrita* et *S. clarias* et tend à les rapprocher de *S. schall* et *S. ocellifer*. Comme chez *S. nigrita*, *S. schall*, *S. ocellifer* et *S. clarias*, la largeur post-orbitaire est marquée et la distance orbitaire est moyenne. Finalement, ces trois spécimens fossiles tendent à se différencier de ces quatre espèces actuelles par une longueur ante-orbitaire plus courte et une longueur post-orbitaire plus longue corrélativement à une relativement plus longue ligne de suture avec le sphénotique.

### **Groupe 3, frontal *nov.* 3 (Fig. 8C)**

Ce groupe composé de huit spécimens rassemble des frontaux qui appartiennent à une même espèce au moins (il forme un groupe à valeur spécifique), inconnue dans l'actuel bassin du Tchad. Ces huit spécimens se ressemblent entre eux et se distinguent des actuels et des autres fossiles par une combinaison de caractères originaux et des caractères uniques.

Ce sont des frontaux courts, correspondant pour la variable liée à leur longueur à la gamme de variation rencontrée chez *S. clarias*, *S. schall*, *S. ocellifer* et *S. eupterus*. La distance inter-orbitaire est relativement importante ce qui les différencie de *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. violaceus* et *S. filamentosus*. Il en est de même pour la longueur de l'orbite qui est moyenne chez ces fossiles, tandis qu'élevée chez *S. membranaceus*, *S. batensoda* et *S. filamentosus*. La largeur post-orbitaire est importante. Elle ne se développe ainsi que chez *S. nigrita* ou *S. ocellifer*. La largeur ante-orbitaire est moyenne ce qui rapproche à nouveau ces frontaux fossiles de *S. nigrita*. C'est avec cette dernière espèce que le groupe fossile montre le plus d'affinités morphologiques tout en en différenciant nettement.



**Figure 8.** Les différents groupes de frontaux fossiles reconnus au Tchad, illustrés chacun par plusieurs frontaux collectés à Toros-Menalla en vues dorsales. Chaque lettre correspond à un groupe (voir texte). Echelles de 1cm.

Par ailleurs, ces frontaux fossiles se différencient nettement de ceux de toutes les espèces actuelles du Tchad par la longue suture établie avec le sphénotique et corrélativement par l'importance de la longueur post-orbitaire. La longueur ante-orbitaire et la longueur de la suture avec le pariéto-supraoccipital sont quant à elles particulièrement réduite en dehors de la gamme des variations observées sur les espèces actuelles.

#### **Groupe 4, frontal *nov.* 4 (Fig. 8D)**

Ce groupe composé de neuf spécimens se différencie statistiquement de toutes les espèces actuelles du bassin du Tchad par cinq des caractères utilisés. Sur ces cinq caractères, trois les distinguent également des groupes fossiles précédents.

Les trois caractères pour lesquels ils diffèrent d'avec tous les autres groupes sont 1) la distance inter-orbitaire qui excède les gammes de variation observées ailleurs car les frontaux sont particulièrement larges, 2) la longueur de l'orbite sur le frontal qui est particulièrement courte, et 3) l'orbite qui n'est pratiquement pas creusée, son bord sur le frontal étant droit. Les deux caractères qui différencient les frontaux du groupe 4 des actuels mais le rapproche de ceux du groupe 3 sont 4) le contact avec le sphénotique qui s'effectue sur une distance longue et 5) la longueur post-orbitaire qui est importante.

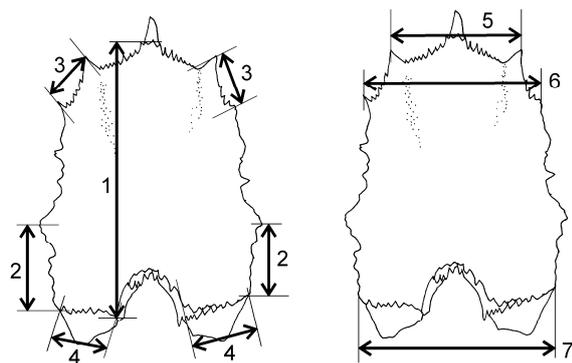
Finalement, nous notons que la longueur ante-orbitaire est courte. Les valeurs de la variable liée à cette dimension sont globalement inférieures à celles des spécimens actuels mais ne permettent pas une distinction statistique des frontaux de *S. batensoda*, *S. schall*, *S. filamentosus* ou *S. clarias*, ni non plus du groupe fossile 3. De même, la longueur de la suture avec le pariéto-supraoccipital est réduite à l'excès, mais sans permettre de distinction statistique des frontaux de *S. membranaceus*, *S. clarias* et *S. courteti*. Enfin, les frontaux du groupe 4 présentent des largeurs ante-orbitaire et post-orbitaire très importantes, avec des valeurs de variable pour la première comparables à celles de *S. sorex* et pour la seconde comparables à celles de *S. nigrita* et *S. ocellifer*.

#### 4) les pariéto-supraoccipitaux (Figs 9-13, Tabl. 2, annexes 5-7)

##### a) Attribution des spécimens fossiles

Onze pariéto-supraoccipitaux proviennent de Toros-Menalla, des sites TM32, 151, 203, 208 et 337, et un spécimen provient d'Edinga.

Les sept mesures prises (Fig. 9) correspondent à la longueur maximale de l'os (1), la longueur des bords libres (2), la longueur de la suture avec les sphénotiques (3), la longueur de la suture avec la plaque nucale antérieure (4), la distance séparant les points de contact entre le pariéto-supraoccipital et le frontal d'une part et le sphénotique d'autre part (5), la distance séparant les points-triples de contact entre le pariéto-supraoccipital, les sphénotiques et les ptérotiques (6) et la largeur postérieure du pariéto-supraoccipital au niveau de son contact avec la plaque nucale antérieure (7). Les neuf variables utilisées dans l'analyse sont les log shape ratios tirés de ces sept dimensions et deux ratios simples log-transformés : le rapport de la largeur postérieure sur la longueur totale de l'os (7/1) et le rapport de la largeur du pariéto-supraoccipital en arrière des sphénotiques sur la longueur totale de l'os (6/1).



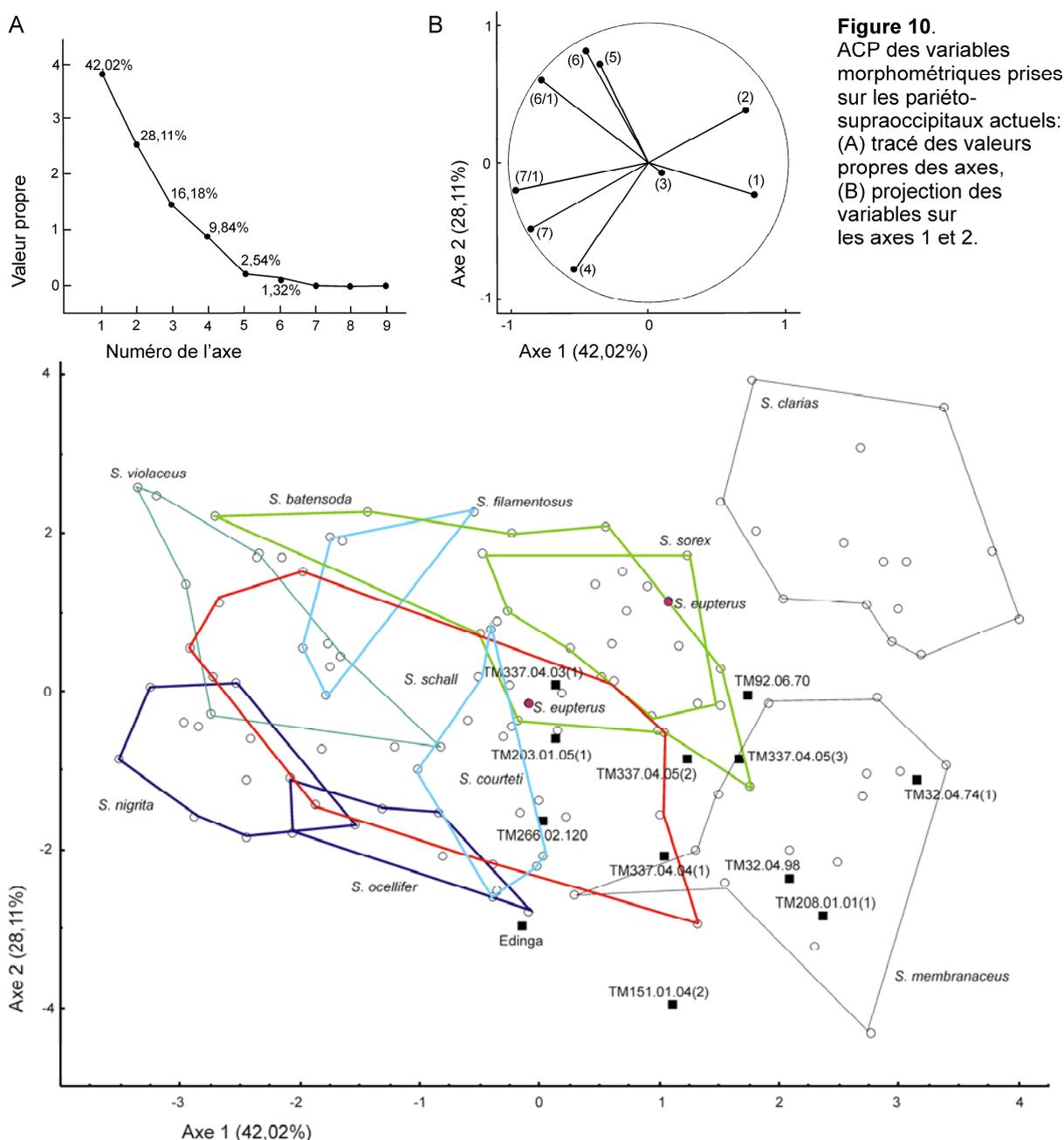
**Figure 9.** Dimensions mesurées sur les pariéto-supraoccipitaux en vue dorsale. Les dimensions sont nommées dans le texte.

En utilisant ces neuf variables sur les pariéto-supraoccipitaux des espèces actuelles, l'analyse discriminante donne en moyenne 82,6% de classifications correctes à posteriori avec des valeurs allant de 57,14% chez *S. batensoda* à 100% chez *S. nigrita*, *S. eupterus*, *S. membranaceus* et *S. clarias*.

Une analyse en composantes principales a été réalisée en utilisant ces neuf variables et intégrant les 11 espèces de l'actuel bassin du Tchad ainsi que les douze spécimens fossiles du Néogène tchadien placés en individus supplémentaires.

## Résultats de l'analyse en composantes principales (Figs 10, 11)

Les deux premiers axes expliquent 70% de la variation totale (Fig. 10A). Cette variation est due aux variables 1, 2, 6/1, 7/1 sur le premier axe, et plutôt aux variables 4 à 7 sur le second (Fig. 10B). L'axe 1 discrimine très bien *S. membranaceus* et *S. clarias* des autres espèces ; ces deux espèces présentent des valeurs positives élevées sur cet axe (Fig. 11). Cette distribution est due au fait que *S. membranaceus* et *S. clarias* présentent les valeurs les plus faibles pour le ratio utilisant le rapport de la largeur postérieure sur la longueur totale (7/1). Cependant, chez *S. membranaceus* le pariéto-supraoccipital est fortement plié ce qui induit les valeurs faibles pour la variable (7/1) et pour toutes celles intégrant les mesures de largeur (5, 6). En revanche chez *S. clarias*, le rétrécissement postérieur du pariéto-supraoccipital explique les valeurs faibles de la variable (7/1); mais celles qui incluent les



**Figure 11.** Distribution des pariéto-supraoccipitaux des espèces actuelles et des spécimens fossiles du Tchad sur les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des mesures de dimensions prises sur les supra-occipitaux actuels. Les fossiles sont placés en individus supplémentaires.

mesures de largeur (5 et 6) ne sont pas affectées. Les deux espèces sont donc logiquement bien séparées sur l'axe 2 (Fig. 11). En plus des caractères morphologiques précédents, chez *S. clarias* seulement, les bords libres du pariéto-supraoccipital sont allongés.

*S. sorex*, *S. batensoda* et *S. eupterus* présentent comme *S. membranaceus* et *S. clarias* des pariéto-supraoccipitaux dont la largeur postérieure est réduite par rapport à la longueur (7/1) mais de façon moins prononcée que chez *S. clarias* et *S. membranaceus* (Fig. 11).

*S. nigrita* et *S. ocellifer* se distinguent des autres espèces par des valeurs négatives à forte valeur absolue sur les axes 1 et 2 (Fig. 11). Contrairement à *S. membranaceus* et *S. clarias*, elles présentent un pariéto-supraoccipital large postérieurement. De plus, chez *S. nigrita*, les bords libres sont courts (2), l'écusson est toujours de taille très réduite et, corrélativement, la longueur de la suture avec la plaque nucale antérieure est importante (4).

*S. violaceus* et *S. filamentosus* présentent un pariéto-supraoccipital ramassé, c'est-à-dire court (1) et large en arrière des sphénotiques (6). Ces deux variables seules mais aussi le ratio les utilisant permet de discriminer ces deux espèces.

La matrice de distances euclidiennes a été construite à partir des coordonnées des individus sur les cinq premiers axes qui résument 98,7% de la variation (Fig. 10). La plus petite valeur a été trouvée pour deux spécimens de *S. filamentosus* (0,35) et la plus grande pour deux spécimens de *S. batensoda* (7,32). La distribution incluant la variabilité intra-spécifique de tous les actuels est centrée autour de 2,52 avec un écart-type de 1,09. Le seuil à 1% se situe à 5,05.

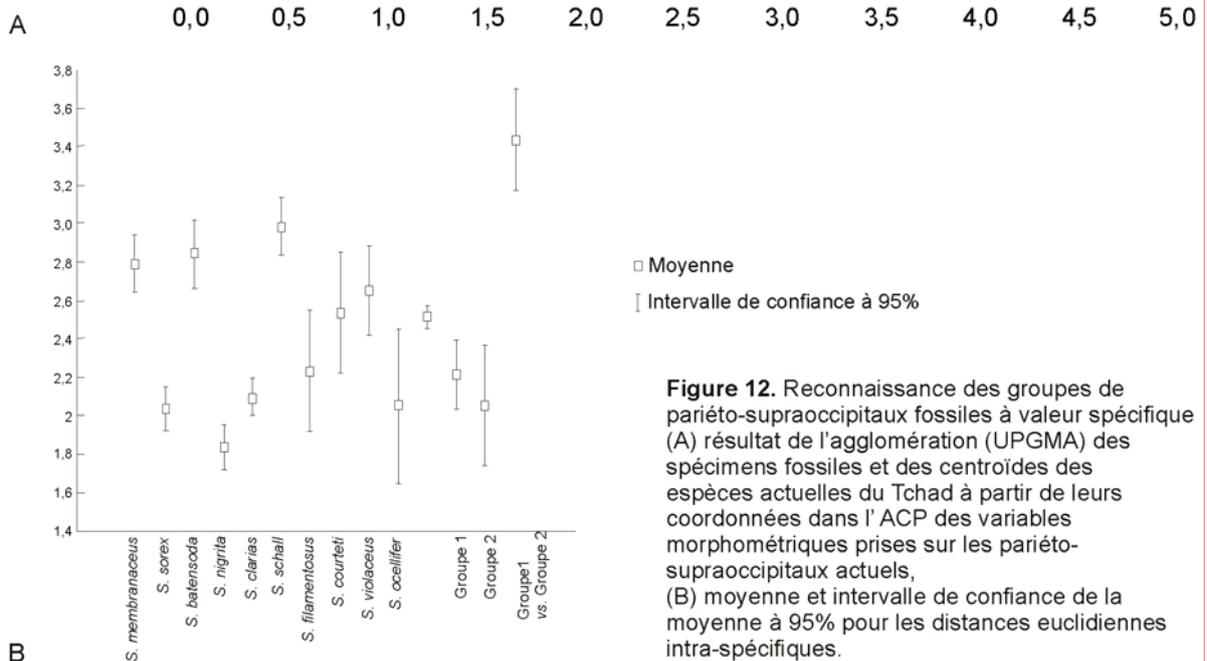
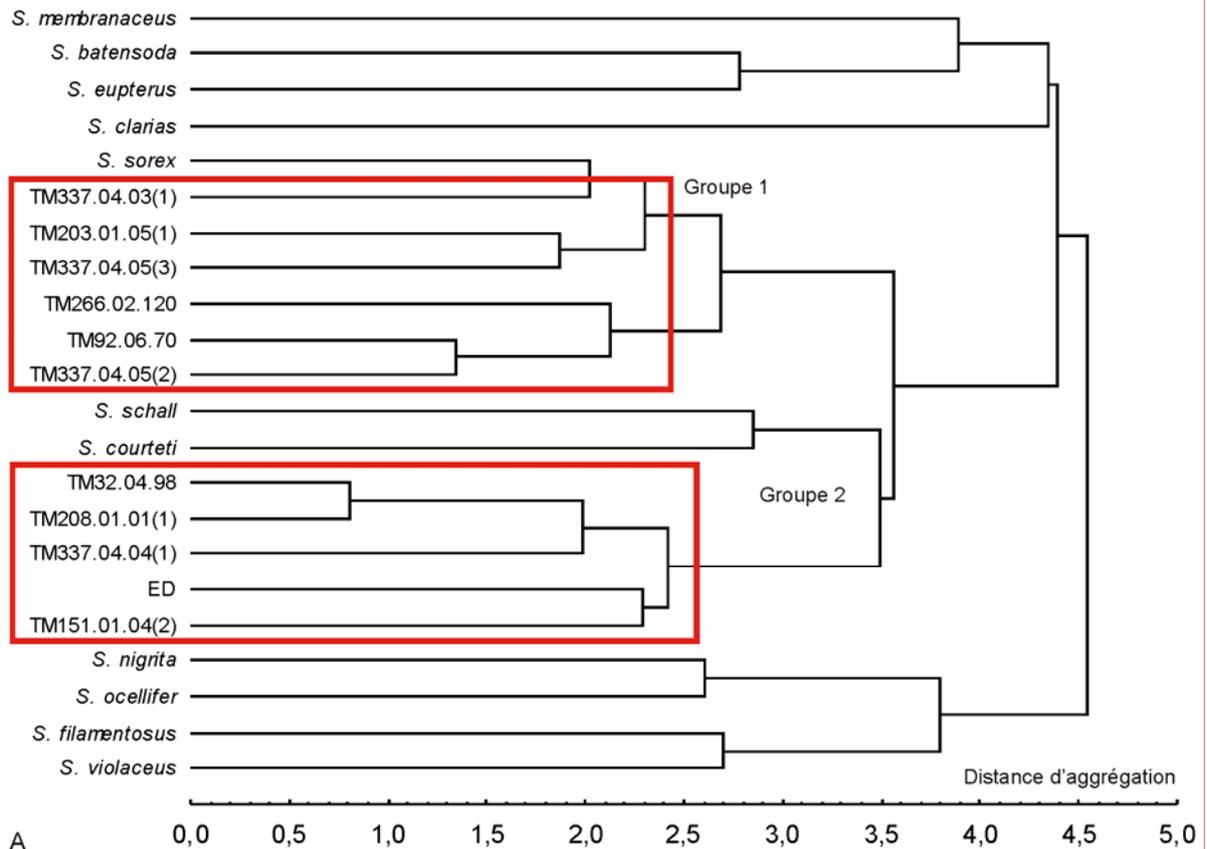
### **Résultats de l'agglomération (Fig. 12)**

Deux groupes de spécimens fossiles sont formés dans le dendrogramme de similarité (Fig. 12A). A l'intérieur du groupe 1, les distances euclidiennes varient de 0,80 à 2,71, et à l'intérieur du groupe 2, de 1,62 à 2,92. Ces distances sont tout à fait compatibles avec une variation intra-spécifique. Ces deux groupes ont une valeur spécifique établie. Considérant maintenant les distances entre les individus du groupe 1 et ceux du groupe 2, la plus petite valeur est de 2,07 et la plus grande de 4,83. Cette valeur (4,83) est supérieure à la valeur maximale des distances euclidiennes au sein de cinq des espèces actuelles mais se situe en deçà du seuil spécifique à 1%. Par contre, l'intervalle de confiance à 95% et la moyenne des distances euclidiennes entre le groupe 1 et 2 se situent bien au delà de ceux observés sur les actuels (Fig. 12B). Ainsi, les groupes 1 et 2 ne présentent pas entre eux, pour quelque couple de spécimens que ce soit, une distance supérieure au seuil mais lorsqu'on les réunit, leur moyenne et leur intervalle de confiance dépassent ceux des variations intra-spécifique actuelles. C'est pour cette dernière raison que nous les traiterons séparément.

### **b) Description des pariéto-supraoccipitaux fossiles (Fig. 13, Tabl. 2)**

#### **Groupe 1, pariéto-supraoccipital aff. *S. sorex* (Fig. 13A)**

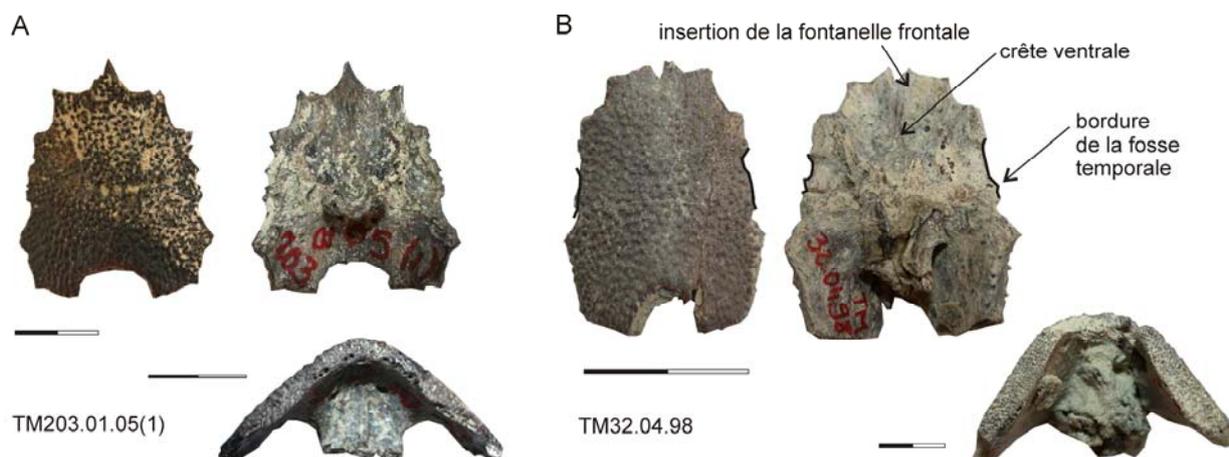
Ce groupe est formé de six spécimens. La distance sur laquelle s'effectue le contact avec les sphénotiques est longue (3) et atteint des valeurs pour la variable correspondante non observées sur les spécimens actuels. Corrélativement, la largeur du pariéto-supraoccipital en arrière des frontaux est étroite (5). La largeur en arrière des sphénotiques (6) donne des valeurs de variable comprises dans



**Figure 12.** Reconnaissance des groupes de pariéto-supraoccipitaux fossiles à valeur spécifique (A) résultat de l'agglomération (UPGMA) des spécimens fossiles et des centroïdes des espèces actuelles du Tchad à partir de leurs coordonnées dans l'ACP des variables morphométriques prises sur les pariéto-supraoccipitaux actuels, (B) moyenne et intervalle de confiance de la moyenne à 95% pour les distances euclidiennes intra-spécifiques.

des gammes de variation observées chez des espèces actuelles. Il y a, dans ce groupe fossile et par rapport aux espèces actuelles du bassin du Tchad, des lignes de suture plus courtes avec les frontaux et plus longues avec les sphénotiques, mais pas de modification de la forme du pariéto-supraoccipital en arrière du point de contact postérieur avec les sphénotiques.

Les pariéto-supraoccipitaux du groupe 1, bien que montrant les caractéristiques morphologiques originales décrites ci-dessus, ne présentent pour aucune des variables de différences statistiquement significatives d'avec *S. sorex*. Le groupe 1 et *S. sorex* s'inscrivent tous deux dans des gammes de variation moyennes par rapport aux autres espèces. Cependant, la pointe antérieure du pariéto-supraoccipital qui s'insère profondément entre les frontaux chez *S. sorex* n'est observée sur aucun des spécimens du groupe 1.



**Figure 13.** Les deux groupes de pariéto-supraoccipitaux fossiles reconnus au Tchad, illustrés chacun par un spécimen en vues dorsale, ventrale, postérieure. A chaque lettre correspond un groupe (voir texte). Echelles de 1cm.

### Groupe 2, pariéto-supraoccipital nov. 2 (Fig. 13B)

Ce groupe formé de cinq spécimens fossiles, présente comme le précédent, de longues sutures avec les sphénotiques. Le caractère est cependant moins marqué et comparable à ce que l'on observe chez *S. ocellifer*, *S. clarias* et *S. sorex*. La largeur du pariéto-supraoccipital est encore plus réduite en arrière des frontaux (5) que dans le groupe précédent. Pour le minimum de la distribution, les valeurs de la variable liée dépassent les gammes de variations observées dans l'actuel. Contrairement au groupe précédent, la largeur du pariéto-supraoccipital est réduite en arrière des sphénotiques (6). Les valeurs moyennes obtenues pour la variable liée à cette dimension se situent dans les minima de *S. schall* ou *S. membranaceus*. La largeur postérieure du pariéto-supraoccipital (7) est, comme dans le groupe précédent, moyenne, comprise entre celle de *S. clarias* et celle de *S. nigrita* et *S. ocellifer*.

Le bord d'une fenêtre temporale est présent sur trois des cinq pariéto-supraoccipitaux fossiles de ce groupe (Tabl. 2). La fenêtre était large et même particulièrement développée sur l'un d'entre eux, TM32.04.48 (Fig. 8B). Ce même spécimen présente seul une fontanelle frontale s'insérant dans le pariéto-supraoccipital (Tabl. 2). L'analyse des actuels (Chapitre 2) a montré que la présence d'une fenêtre temporale de taille importante permet de distinguer *S. courteti* et *S. violaceus* de toutes les autres espèces tchadiennes. Nous avons également remarqué différentes tendances quant à la position de la fontanelle frontale par rapport au pariéto-supraoccipital, selon les espèces. Ainsi, aux deux extrêmes, on observe chez *S. clarias* la fontanelle frontale qui s'insère dans le pariéto-supraoccipital dans 17 cas sur 21, tandis que chez *S. nigrita*, elle n'atteint jamais le bord antérieur de l'os. Ainsi, si la présence d'une fenêtre temporale a une signification spécifique potentielle, l'utilisation de la position de la fontanelle comme caractère diagnostique est plus délicate.

	fontanelle frontale mordant l'avant du pariéto-supraoccipital	présence d'une fosse temporale	attribution sur la base des caractères quantitatifs (UPGMA)
TM32.04.98	oui	oui	groupe 2
TM203.01.05(1)	non	oui	groupe 1
TM337.04.04(1)	non	oui	groupe 2
TM208.01.01 (1)	non	non	groupe 2
ED	non	non	groupe 2
TM151.01.04(2)	non	non	groupe 2
TM337.04.05(2)	non	non	groupe 1
TM266.02.120	non	non	groupe 1
TM92.06.70	non	non	groupe 1
TM337.04.03(1)	non	non	groupe 1
TM337.04.05(3)	non	?	groupe 1

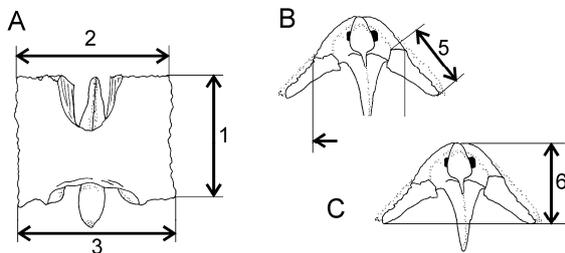
**Tableau 2.** distribution des caractères "fontanelle" et "fosse temporale" chez les fossiles des deux groupes de pariéto-supraoccipitaux identifiés à Toros-Menalla.

## 5) La plaque nucale antérieure (Figs 14-18, annexes 8-10)

### a) Attribution des spécimens fossiles

Quinze spécimens fossiles tchadiens sont inclus dans l'étude. Quatorze, échantillonnés à Toros-Menalla, proviennent des sites TM92, 197, 203, 266, 337, et un spécimen provient d'Edinga.

Les six mesures utilisées pour discriminer les espèces actuelles du Tchad (Chapitre 2) ont été prises sur les spécimens fossiles (Fig. 14). Ce sont : la longueur des bords latéraux (1), la largeur antérieure de la plaque nucale (2), la largeur postérieure de la plaque nucale (3), la largeur de l'échancrure postérieure qui dégage l'articulation de l'épine dorsale (4), la longueur de la suture avec la plaque nucale postérieure (5) et la hauteur de la plaque nucale (6). Une fois transformées en log shape ratios, elles permettent de discriminer des espèces ou groupes d'espèces tchadiennes actuelles. Un ratio simple est aussi utilisé, il s'agit de la largeur antérieure de la plaque nucale rapportée à sa largeur postérieure (2/3).



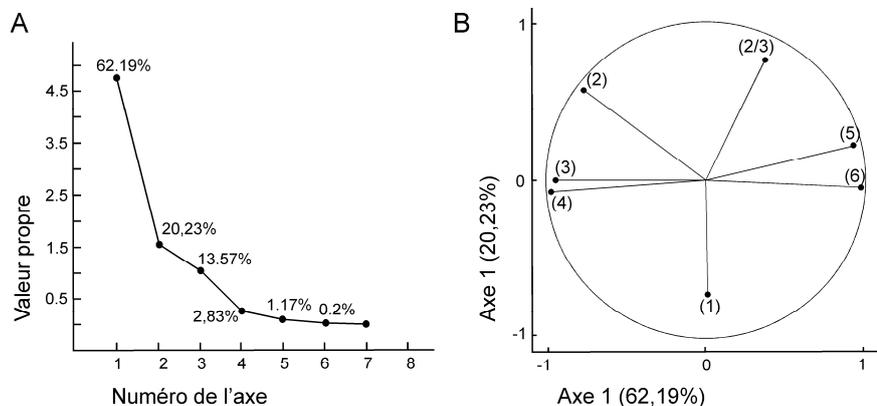
**Figure 14.** Dimensions mesurées sur les frontaux en vues (A) dorsale et (B-C) postérieures. Les dimensions sont nommées dans le texte.

L'analyse discriminante donne en moyenne 85,6% de classifications correctes a posteriori avec des valeurs allant de 100% chez *S. sorex* à seulement 60% chez *S. ocellifer*.

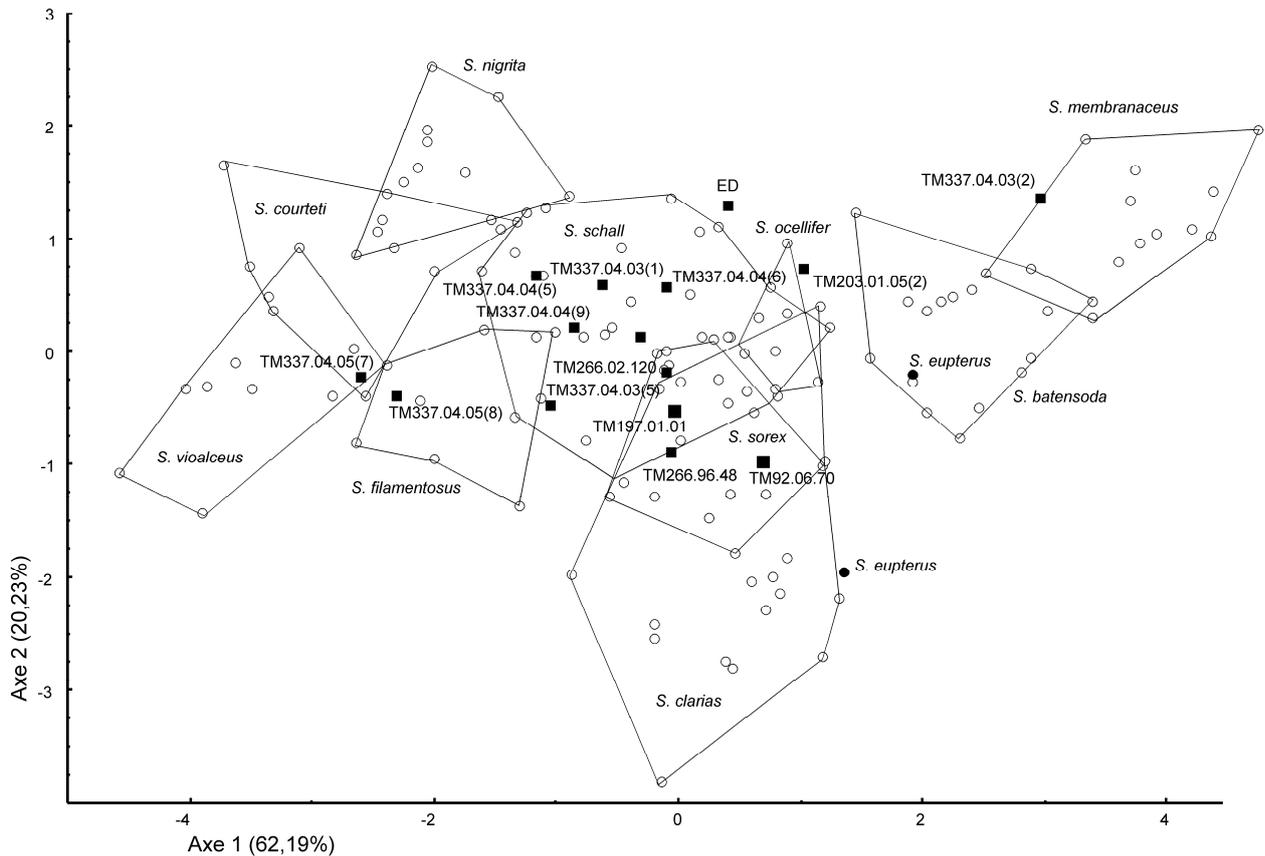
L'analyse en composantes principales est réalisée sur un échantillon comprenant 134 spécimens appartenant aux onze espèces tchadiennes et les quinze spécimens fossiles placés en individus supplémentaires.

### Résultats de l'analyse en composantes principales (Figs 15, 16)

L'axe 1 porte 62,19% de la variabilité et l'axe 2 en contient 20,23% ; partir du tracé des valeurs propres nous avons décidé de retenir 4 axes ; ils résument 98,8% de la variation (Fig. 15A). Les variables 3 à 6 sont celles qui pèsent le plus sur l'axe 1 (Fig. 15B). Les variables largeur de l'échancrure du bord postérieur (4) et largeur postérieure de la plaque nucale (3) sont anti-corrélées aux variables hauteur de la plaque nucale (6) et longueur de la suture avec la plaque nucale postérieure (5) (Fig. 15B). Effectivement, plus une plaque nucale est haute, plus la ligne de suture avec la plaque nucale postérieure est longue, moins l'échancrure du bord postérieur est large, et moins la largeur postérieure de la plaque est grande.



**Figure 15.** ACP des variables morphométriques prises sur les plaques nucales actuelles: (A) tracé des valeurs propres des axes, (B) projection des variables sur les axes 1 et 2.



**Figure 16.** Distribution des plaques nucales 1 des espèces actuelles et des spécimens fossiles du Tchad sur les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des mesures de dimensions prises sur les plaques nucales actuelles. Les fossiles sont placés en individus supplémentaires.

Sur l'axe 2, c'est la variable utilisant le ratio largeur antérieure de la plaque nucale antérieure sur largeur postérieure qui pèse le plus (Fig. 15B). Le graphique montrant la projection des individus dans l'espace Axe 1/ Axe 2 (Fig. 16) résume bien les résultats discutés Chapitre 2 avec quatre grands groupes définis.

En relation avec des valeurs faibles sur l'axe 1, *S. nigrita*, *S. filamentosus*, *S. violaceus* et *S. courteti* présentent une plaque nucale antérieure basse (6) avec un bord postérieur large (3) une échancrure du bord postérieur importante (4), et des sutures permettant le contact avec la plaque nucale postérieure courtes (5). A l'opposé sur l'axe 1, *S. membranaceus* et *S. batensoda* présentent une plaque nucale antérieure haute (6), établissant de longs contacts avec la plaque nucale postérieure (5), l'échancrure postérieure étant alors étroite (4). Entre ces deux groupes, on trouve *S. schall*, *S. ocellifer*, *S. sorex* et *S. clarias* qui montrent un état intermédiaire pour les caractères cités précédemment. Finalement, *S. sorex* et *S. clarias* se séparent le long de l'axe 2 par la forme trapézoïdale de leur plaque nucale antérieure dont le bord antérieur est particulièrement étroit (2/3).

Les valeurs de distances euclidiennes au sein de chacune des espèces varient de 0,12 entre deux spécimens de *S. clarias* à 6,27 entre deux spécimens de *S. schall*. La variabilité intra-spécifique totale, c'est-à-dire incluant toutes les espèces, est centrée autour d'une moyenne de 1,70 avec un écart-type de 0,77. Le seuil à 1% est défini à 3,50. Au delà de cette valeur, on considère que deux spécimens fossiles n'appartiennent pas à la même espèce.

### Résultats de l'agglomération (Fig. 17)

Nous avons pu mettre en évidence quatre groupes de fossiles à valeur spécifique dont trois sont composés de plusieurs individus et le quatrième d'un unique spécimen (Fig. 17). Cet unique spécimen présente des affinités fortes avec *S. membranaceus*. Il est séparé de tous les autres spécimens fossiles par une distance moyenne de 3,89. De plus, l'affinité qu'il présente avec *S. membranaceus* n'est partagée par aucun autre spécimen. Il appartient donc sans conteste à une espèce différente des autres spécimens. Le deuxième groupe est composé de trois spécimens montrant une suite de caractères originaux. Le troisième groupe rassemble deux spécimens de forme affine à *S. nigrita*, *S. filamentosus*, *S. violaceus* et *S. courteti*. Bien que la distance maximale qui sépare les spécimens des groupes 2 et 3 (3,22) soit inférieure au seuil spécifique, nous avons choisi de traiter les deux groupes séparément car ils ne partagent pas les mêmes affinités avec des espèces actuelles. Le groupe 2 présente des affinités fortes avec *S. sorex* tandis que le morphe représenté par le groupe 3 est confondu avec *S. schall*. Enfin, le quatrième dernier groupe est formé des neuf spécimens restants et correspond à un type morphologique central tel qu'on l'observe chez *S. schall* ou *S. ocellifer*. La distance entre les spécimens de ce quatrième groupe et des trois autres groupes est supérieure au seuil spécifique. Il est naturellement traité à part entière.

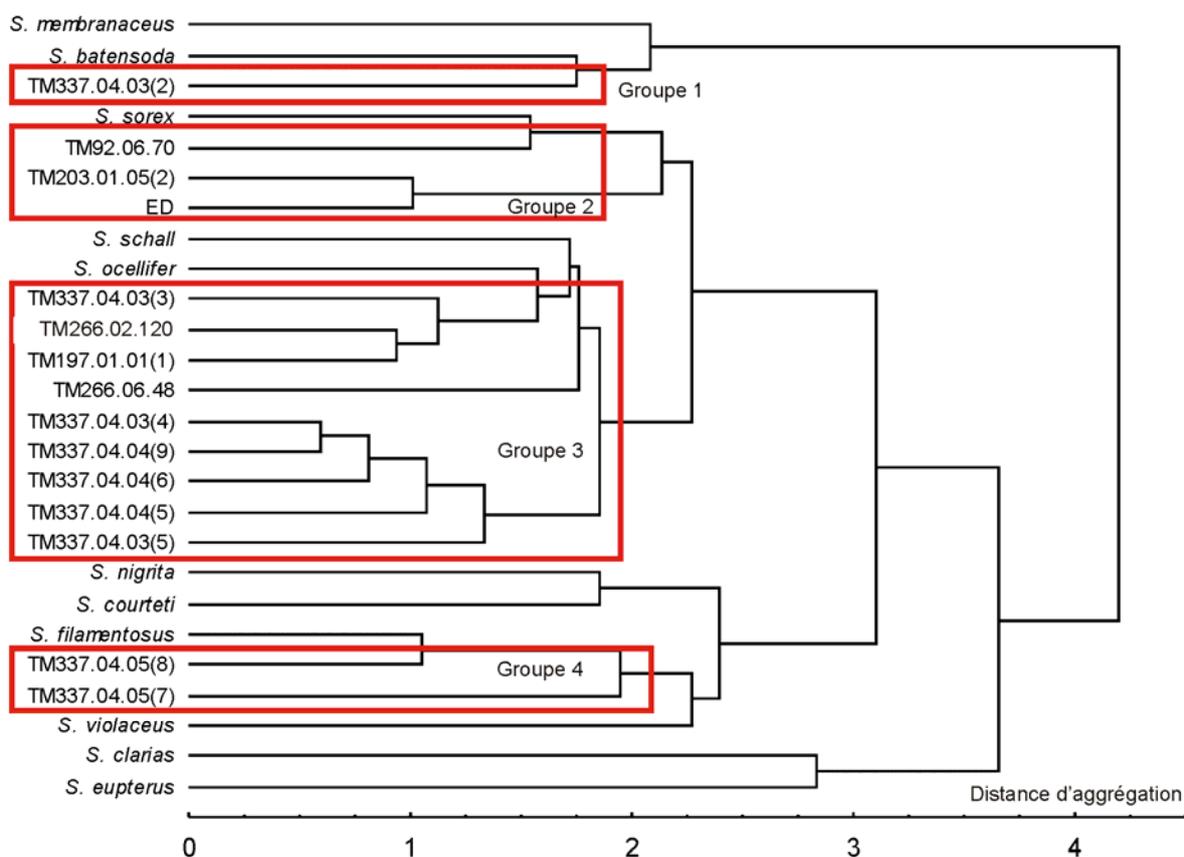


Figure 17. Reconnaissance des groupes de plaques nucales antérieures fossiles à valeur spécifique: résultat de l'agglomération (UPGMA) des spécimens fossiles et des centroides des espèces actuelles du Tchad à partir de leurs coordonnées dans l'ACP des variables morphométriques prises sur les plaques nucales actuelles.

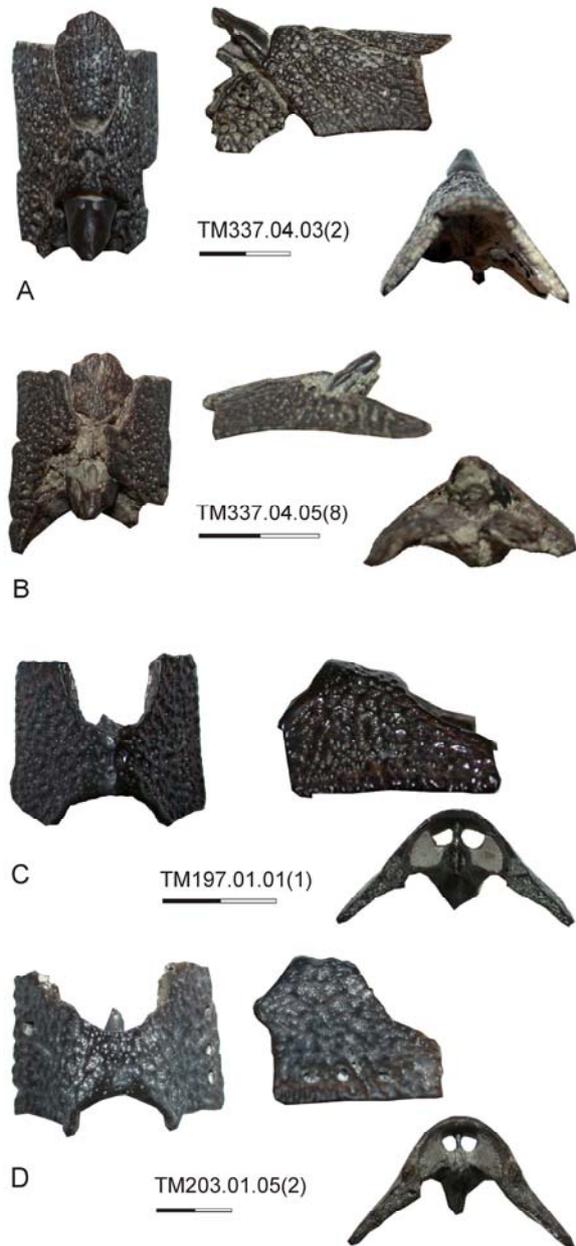
## b) Description des plaques nucales antérieures fossiles (Fig. 18)

### Groupe 1, plaque nucale antérieure aff. *S. membranaceus* (Fig. 18A)

Pour toutes les variables sauf deux (2, 6), l'individu unique de ce groupe, TM337.04.03(2), présente des valeurs dont la distribution s'inscrit dans la gamme de variation de *S. membranaceus*. Comme chez cette espèce actuelle, sa plaque nucale présente de longues sutures établissant le contact avec la plaque nucale postérieure (5), l'échancrure de son bord postérieure est étroite (4), et la plaque nucale est étroite postérieurement (3). En revanche, la plaque nucale fossile est un peu plus large antérieurement (2) et un peu moins haute en vue latérale (6).

### Groupe 2, plaque nucale antérieure nov. 2 ? (Fig. 18D)

En termes de distances euclidiennes, c'est de l'espèce *S. sorex* que ce groupe formé de trois spécimens est le plus proche. Comme chez cette espèce, la largeur postérieure de la plaque nucale est moyenne (3), avec des valeurs de variable comprise entre celle observée chez *S. batensoda* et *S. membranaceus* d'une part et chez *S. nigrita*, *S. filamentosus*, *S. violaceus* et *S. courteti* d'autre part. Toujours comme chez *S. sorex*, la longueur des sutures avec la plaque nucale postérieure est importante (5), soit plus réduite que chez *S. membranaceus* mais plus grande que chez la plupart des autres espèces. Les valeurs calculées pour cette variable rentrent aussi dans la gamme de variations de *S. batensoda* et *S. clarias*. En revanche, la largeur antérieure de la plaque nucale (2) ainsi que sa hauteur (6) correspondent à des gammes de variation moyennes telles qu'observées chez *S. schall*. Finalement, ce groupe de spécimens fossiles présente une échancrure étroite (4) correspondant aux gammes de variations de *S. batensoda* seulement. Ce groupe de spécimens fossiles présente une combinaison originale de caractères qui n'existe chez aucune espèce actuelle.



**Figure 18.** Les différents groupes de plaques nucales antérieures fossiles reconnus au Tchad, illustrés chacun par un spécimen fossile de Toros-Menalla en vues dorsale, latérale droite et postérieure. A chaque lettre correspond un groupe (voir texte). Echelles de 1cm.

**Groupe 3, plaque nucale antérieure aff. *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. nigrita* et *S. filamentosus* (Fig. 18C)**

Ce groupe formé de deux spécimens correspond à une plaque nucale basse (6) dont les bords antérieur (2) et postérieur (3) sont larges. L'échancrure du bord postérieur s'étend sur une grande largeur (4) et la longueur des sutures avec la plaque nucale postérieure est corrélativement courte (5). Ces caractéristiques le rapprochent de *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. nigrita* et *S. filamentosus*. La forme trapézoïdale est moins marquée que chez *S. violaceus* et *S. filamentosus* et tendrait à le rapprocher plutôt de *S. nigrita* ou *S. courteti*.

**Groupe 4, plaque nucale antérieure cf. *S. schall* (Fig. 18B)**

Ce groupe composé de sept spécimens ne présente aucune différence statistique avec *S. schall*. La plaque nucale antérieure est de forme quadrangulaire (2/3) ce qui la différencie de *S. sorex* et *S. clarias* et elle présente une forme moyenne entre celle de *S. membranaceus* et *S. batensoda* d'une part et *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. nigrita* et *S. filamentosus* d'autre part.

## 6) La plaque nucale postérieure (Fig. 19)

Chez les espèces actuelles du Tchad, quatre morphes ont été reconnus sur la plaque nucale postérieure. Chez *S. membranaceus* et *S. batensoda*, la plaque nucale postérieure est haute et son bord libre est convexe (Fig. 19A). Chez *S. nigrita*, la ligne de suture avec la plaque nucale antérieure est réduite et le bord libre est long et pointu postérieurement (Fig. 19B). Chez les autres espèces, on distingue soit une plaque nucale triangulaire, comme chez *S. sorex* (Fig.; 19C), et une plaque nucale quadrangulaire comme chez *S. courteti* ou *S. violaceus* (Fig. 19D). Chez *S. schall*, les trois derniers types décrits existent.

A Toros-Menalla, nous avons collectés quinze plaques nucales postérieures suffisamment bien préservées pour être attribuées. Elles proviennent des sites TM32, 90, 92, 151, 208, 266, 337 et 387. Cinq morphes sont identifiés sur des caractères discrets. Dans l'actuel, plusieurs morphes peuvent appartenir à une même espèce. Les fossiles qui montrent des morphes présents chez une même espèce actuelle sont regroupés. Les morphes inconnus dans l'actuel sont tous décrits séparément. Afin de faciliter les comparaisons, dans la figure qui les représente, nous avons orienté les spécimens en plaçant la ligne de suture avec la plaque nucale antérieure verticalement (fig. 19E-Q).

**Groupe 1, plaque nucale postérieure morphe *nov.* 1 (Fig. 19E-H)**

Les plaques TM32.04.52 et TM387.06.03 (1-3) sont hautes et établissent un long contact avec la plaque nucale antérieure (Fig. 19E-H). Le bord libre est droit, très réduit et convexe. Ces deux caractéristiques constituent un morphe qui n'est pas observé dans l'actuel. Le spécimen TM32.04.98 peut être rattaché à ce morphe (Fig. 19J)

**Groupe 2, plaque nucale postérieure morphe nov. 2 (Fig. 19I)**

Le spécimen TM92.06.70 présente un bord libre convexe et long, plus long encore que la ligne de suture avec la plaque nucale antérieure (Fig. 19I). Cette plaque nucale postérieure correspond au deuxième morphe fossile au Tchad qui n'a pas été observé dans l'actuel. Les spécimens TM266.06.46 et TM266.02.120 peuvent lui être rapportés. Le spécimen TM32.04.98 peut être rattaché à ce morphe, mais moins certainement qu'au morphe précédant (Fig. 19J).



**Figure 19.** Les différents morphes de plaques nucales postérieures reconnus (A-D) chez les espèces tchadiennes, et (E-Q) chez les fossiles du Tchad, illustrés par chacun par un ou plusieurs spécimens fossiles de Toros-Menalla, en vues latérales droites, excepté (E) présenté en vue postérieure aussi. Les morphes sont décrits dans le texte. Echelles de 1cm.

### Groupe 3, plaque nucale postérieure morphe nov. 3 (Fig. 19K-L)

La plaque nucale postérieure TM90.04.27(1) a un bord ventral fuyant, qui ne s'inscrit pas dans un plan horizontal. Elle possède une forme triangulaire avec un bord postérieur sub-arrondi (Fig. 19K). Elle définit le morphe 3 qui n'est pas connu actuellement dans le bassin du Tchad. C'est avec ce morphe que le spécimen TM337.04.03(2) présente le plus d'affinités (Fig. 19L).

### Groupe 4, plaque nucale postérieure morphe 4 et 5 (Fig. 19M-Q)

Le quatrième morphe est quadrangulaire avec, sur les spécimens de TM151, une dépression marquée sur le bord ventral (Fig. 19M-N). Cette n'a été observée sur aucun des spécimens actuels étudiés. La forme quadrangulaire, quant à elle, est observée actuellement chez *S. schall*, *S. courteti* ou *S. violaceus*. Un cinquième morphe est représenté par deux plaques nucales postérieures de forme triangulaire (Fig. 19P-Q). Ce morphe est le plus couramment représenté dans l'actuel ; on le trouve chez toutes les espèces sauf *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. violaceus* et *S. courteti*.

Ainsi, par rapport à ce qui a été défini dans l'actuel (Chapitre 2), ces deux morphes 4 et 5 peuvent être présents chez des différents individus d'une même espèce.

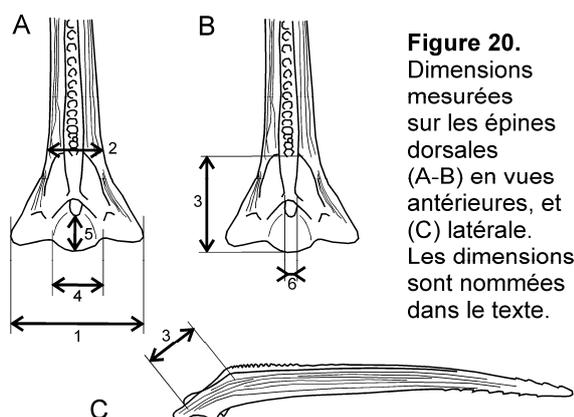
Pour conclure, les deux premiers et quatrième groupes de plaques nucales postérieures présentent entre eux plus de différences qu'observé entre toutes les espèces actuelles du Tchad. Ces groupes ont une valeur spécifique. En revanche, le troisième pourrait regrouper des variants des groupes 2 ou 4.

## 7) Les épines dorsales (Figs 20-24, annexes 11-13)

### a) Attribution des spécimens fossiles

Vingt et un spécimens sont inclus dans l'étude. Tous proviennent de Toros-Menalla, des sites TM32, 90, 151, 197, 208 et 337. Six mesures linéaires sont prises (Fig. 20). Ce sont la largeur de la tête articulaire (1), la largeur de l'épine à la base de la tête (2), la hauteur de la tête de l'épine (3), la largeur du processus articulaire médian (4), la hauteur du processus articulaire médian (5) et la largeur du foramen (6). En plus des six variables construites à partir de ces dimensions transformées en log shape ratios, trois autres variables sont obtenues à partir de ratios log-transformés : la largeur de la tête articulaire est rapportée à la hauteur du processus articulaire médian (1/5), la hauteur de la tête de l'épine est rapportée à la largeur de la tête (3/1) et la largeur du processus articulaire médian est rapportée à la hauteur de la tête de l'épine

(4/3).

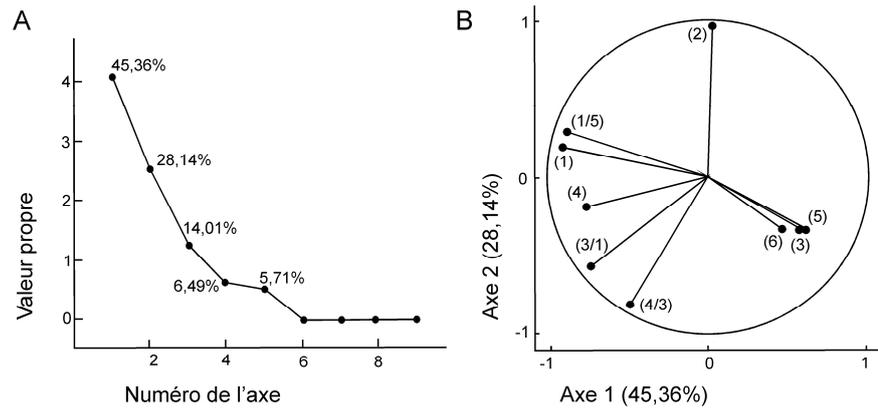


En plus de ces variables, des caractères discrets tels que la courbure du corps de l'épine ou l'ornementation de son bord antérieur sont utilisés. Ils ont permis de distinguer les espèces actuelles (Chapitre 2). Ces caractères seront discutés à posteriori, une fois les spécimens regroupés en type morphologique à valeur potentiellement spécifique à partir des caractères quantitatifs.

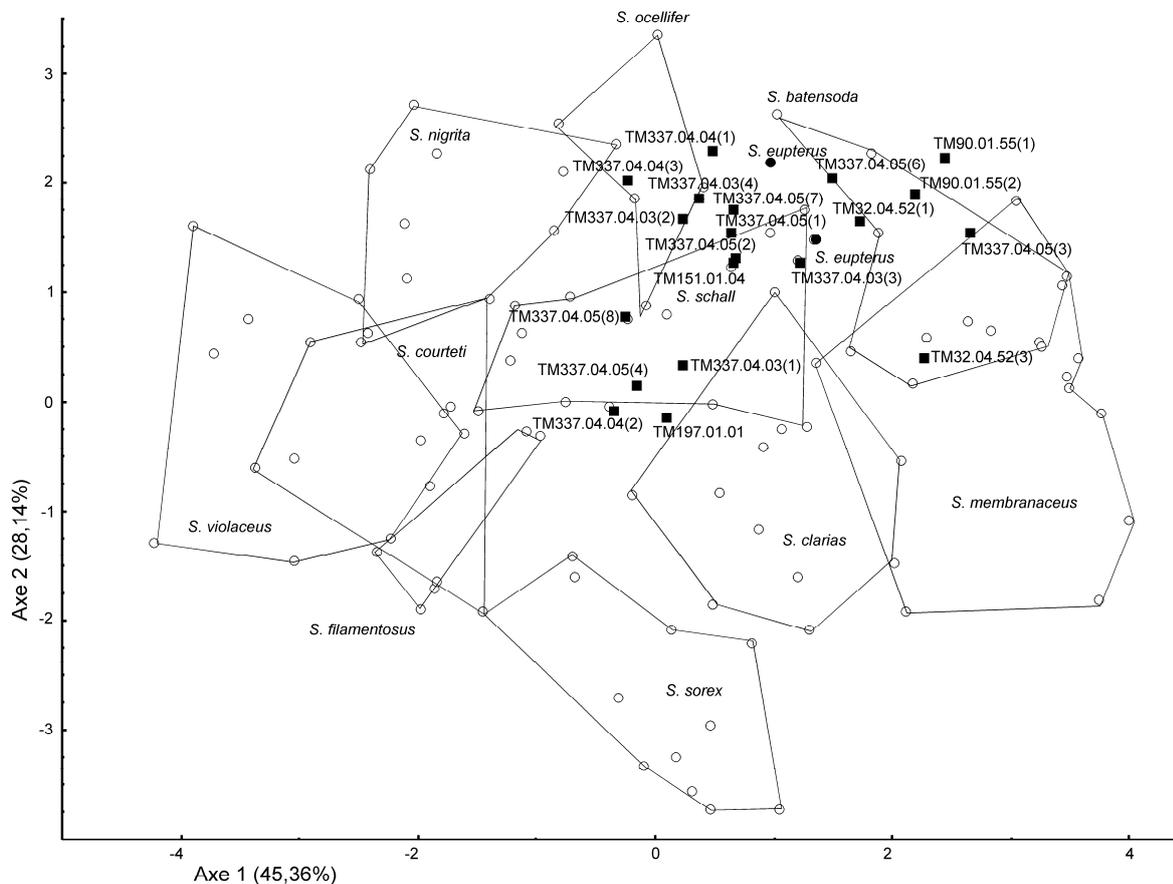
L'analyse discriminante donne 80,6% de classification correcte avec des valeurs allant de 40% chez *S. ocellifer* à 100% chez *S. sorex*. Cette dernière espèce est la seule chez qui on trouve 100% d'individus bien classés.

### Résultats de l'analyse en composantes principales (Figs 21, 22)

Les axes 1 et 2 portent respectivement 45,38% et 28,14% de la variation (Fig. 21A). Sur l'axe 1, les variables intégrant la largeur de la tête de l'épine (1, 2/1 et 1/5) expliquent plus de la moitié de la variation (Fig. 21B). Vient s'y ajouter, la largeur du processus articulaire médian (4) qui participe pour un cinquième de la variation. Il est corrélé aux trois variables précédentes (Fig. 21B). Sur l'axe 2, ce sont les variables intégrant la largeur du corps de l'épine qui pèsent. Les variables (2) et (4/3) expliquent les 2/3 de la variation observée sur l'axe 2 (Fig. 21B).



**Figure 21.** ACP des variables morphométriques prises sur les épines dorsales actuelles: (A) tracé des valeurs propres des axes, (B) projection des variables sur les axes 1 et 2.



**Figure 22.** Distribution des épines dorsales des espèces actuelles et des spécimens fossiles du Tchad sur les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des mesures de dimensions prises sur les épines dorsales actuelles. Les fossiles sont placés en individus supplémentaires.

L'axe 1 (Fig. 22) discrimine *S. membranaceus*, *S. clarias* et *S. batensoda* de toutes les autres espèces. Elles présentent en effet, une tête articulaire étroite (1). *S. courteti*, *S. violaceus*, *S. nigrita* et *S. filamentosus* présentent les valeurs les plus négatives sur l'axe 1, en relation avec un processus articulaire médian de faible hauteur et une tête large (1/5). Sur l'axe 2 (Fig. 23), *S. ocellifer* et *S. sorex* sont clairement discriminés. Chez *S. ocellifer*, la base de la tête de l'épine est relativement large, tandis que chez *S. sorex* elle est relativement étroite.

Pour construire la matrice de distances euclidiennes, nous avons conservés les 4 premiers axes (Fig. 21A). Ils expliquent 94,3% de la variance totale. La distance intra-spécifique maximale a été observée chez *S. membranaceus* (4,57) et la minimale chez *S. nigrita* (3,14). Intégrant l'ensemble des espèces actuelles, le seuil à 1% est calculé à 4,15.

### **Résultats de l'agglomération (Fig. 23)**

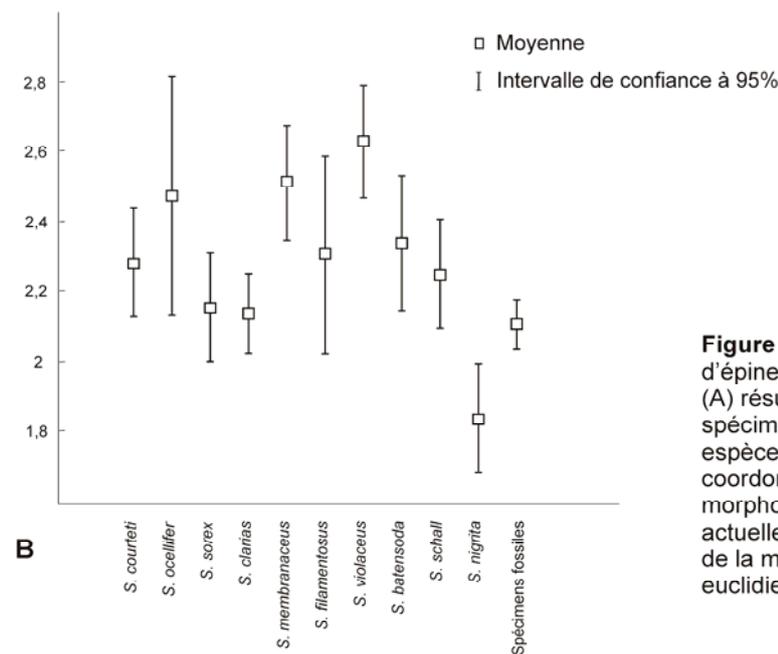
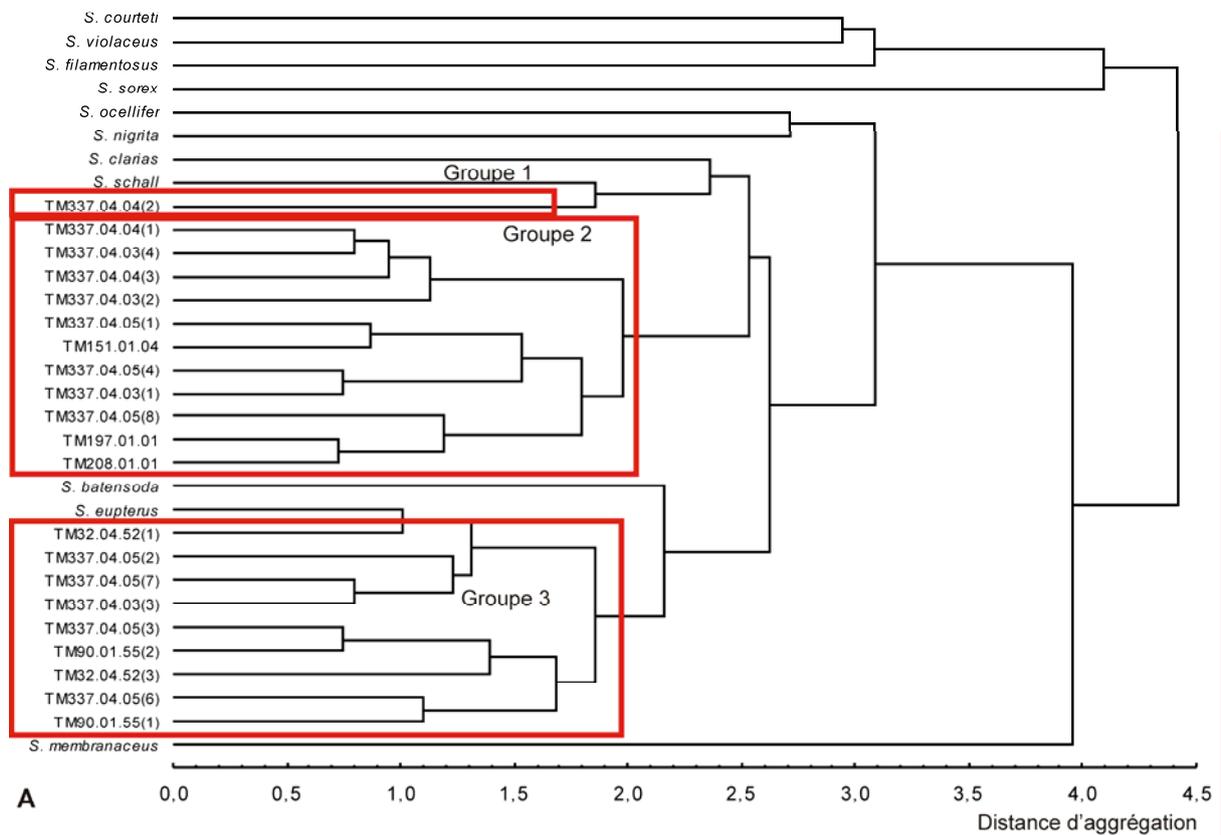
Le dendrogramme obtenu à partir de l'algorithme UPGMA classe les fossiles en 3 groupes (Fig. 23A). Le premier est associé à *S. ocellifer*, le second à *S. batensoda* et *S. eupterus* et le troisième, représenté par un unique spécimen, s'agglomère avec *S. schall*.

Les distances euclidiennes, au sein de chacun de ces trois groupes mais aussi de l'ensemble de ces spécimens fossiles, sont compatibles avec une variation intra-spécifique. En effet, la valeur maximale dans la matrice des distances euclidiennes entre deux spécimens fossiles est inférieure au seuil spécifique (4,12 entre TM208.01.01 et TM337.04.05(3)). D'autre part, la moyenne et l'intervalle de confiance de la moyenne des distances euclidiennes de l'ensemble des fossiles correspondent à ce que l'on observe au sein des espèces actuelles (Fig. 23B). De plus, les distances euclidiennes entre les différents groupes fossiles et chacune des espèces actuelles avec lesquelles ils présentent des affinités ne sont pas significativement différentes. Plus particulièrement, la distance entre les spécimens du groupe 2 et *S. ocellifer* n'est pas significativement plus importante que celle entre les spécimens du groupe 1 et la même espèce *S. ocellifer*. La même observation peut être conduite sur la distance entre les groupes 1 et 2 fossiles et *S. batensoda* ou *S. eupterus*.

Du point de vue des caractères morphologiques quantifiés dans l'actuel (Chapitre 2), les épines dorsales fossiles ne portent pas de caractères permettant de différencier des groupes à valeur spécifique dans l'aire fossilifère de Toros-Menalla. En revanche, ces épines forment un groupe différent des espèces actuelles.

### **b) Description des épines dorsales fossiles (Fig. 24)**

Le groupe fossile, composé de vingt et un spécimens montrent des différences statistiquement significatives avec tous les actuels. La tête articulaire de l'épine possède une largeur intermédiaire (1), comparable à celle présentée par *S. schall* seulement. Le processus articulaire médian montre également des valeurs intermédiaires pour sa largeur (4). En revanche, le foramen articulaire est étroit (6) et la largeur de la base de la tête de l'épine est importante (2). La hauteur du processus articulaire médian est réduite (5). Par ailleurs, les spécimens fossiles se différencient de *S. schall* et *S. batensoda* par une seule des variables utilisées. Par rapport à *S. schall*, la tête est un peu plus étroite et la base est corrélativement un peu plus large (2/1). Par rapport à *S. batensoda*, la tête est un peu plus large (1). Enfin, sur un spécimen unique (TM92.06.70, Fig. 24A), seules les largeurs de la tête articulaire (1) et



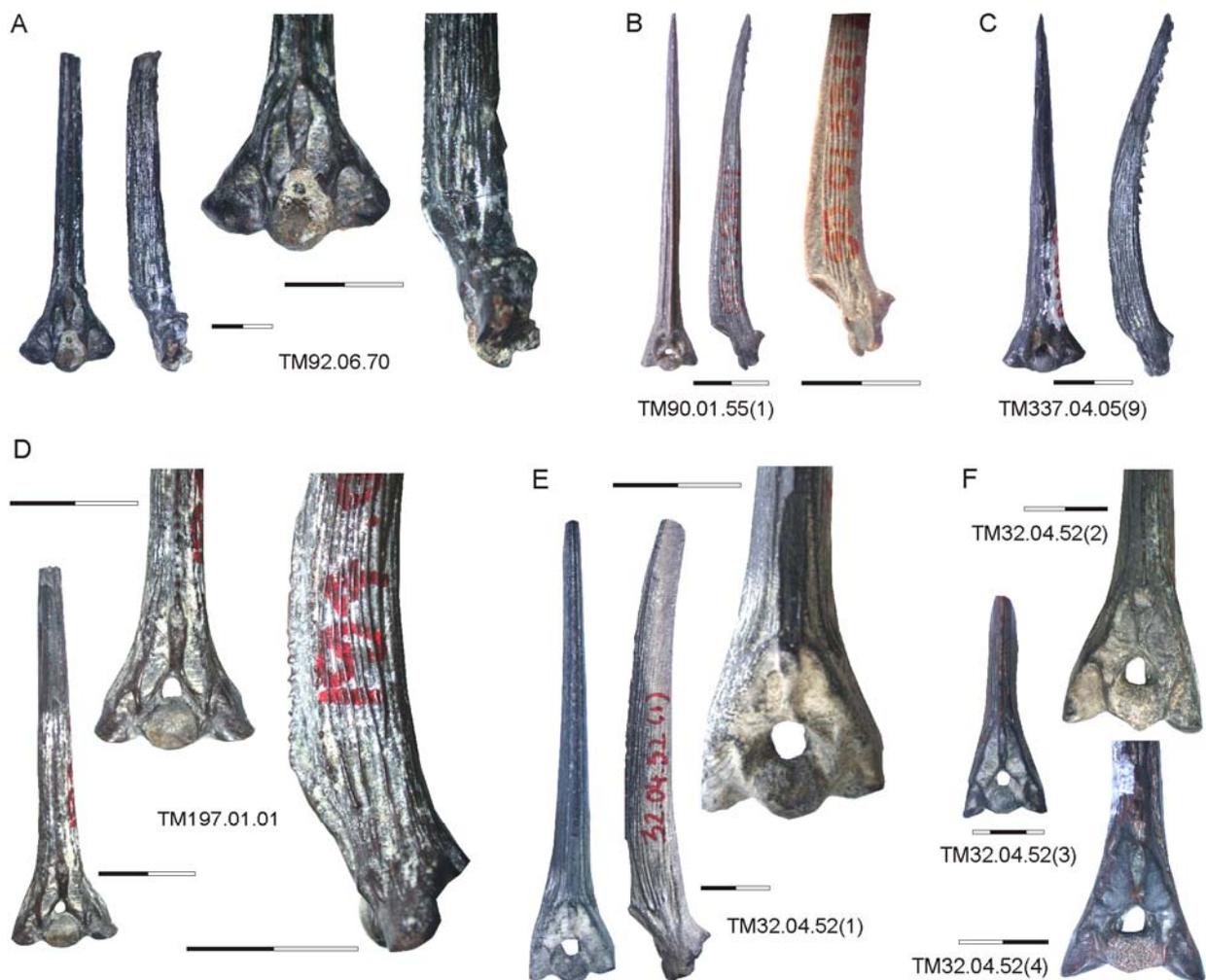
**Figure 23.** Reconnaissance des groupes d'épines dorsales fossiles à valeur spécifique : (A) résultat de l'agglomération (UPGMA) des spécimens fossiles et des centroïdes des espèces actuelles du Tchad à partir de leurs coordonnées dans l'ACP des variables morphométriques prises sur les épines dorsales actuelles, (B) moyenne et intervalle de confiance de la moyenne à 95% pour les distances euclidiennes intra-spécifiques.

de l'épine à la base de la tête (2) ont pu être mesurées. La valeur du ratio log-transformé (2/1) pour cette épine est de 1,01, excédant largement les valeurs obtenues sur les autres spécimens fossiles (maximum présenté par TM208.01.01 à 0,88). Ceci place le spécimen TM92.06.70 parmi *S. courteti*, *S. sorex*, *S. filamentosus* et *S. violaceus* seulement, tandis que tous les autres spécimens fossiles sont exclus de la gamme de variation de ces quatre espèces.

Dans l'actuel, les deux espèces avec lesquelles les épines fossiles présentent le plus d'affinité, *S. schall* et *S. batensoda*, sont aisément différenciée l'une de l'autre. La position intermédiaire occupée par le groupe fossile peut correspondre à la présence d'une seule espèce ce qui est peu

probable vue la pluralité des groupes à valeur spécifique distingués pour les autres os fossiles. L'alternative est de supposer que plusieurs espèces sont bien présentes mais qu'elles appartiennent pour les caractères morphométriques à un seul groupe à valeur spécifique. L'utilisation des caractères qualitatifs, dont on a démontré l'intérêt pour discriminer les épines des espèces actuelles (Chapitre 2), supporte cette dernière proposition. Ces caractères portent notamment sur l'allure et l'ornementation de la crête, et sur la courbure du corps de l'épine,

Certains spécimens fossiles présentent sur leur bord antérieur une crête lisse comme chez *S. batensoda* ou *S. membranaceus* (Fig. 24B), tandis que d'autres spécimens montrent une crête tuberculée (Fig. 24D). Le corps de l'épine peut être droit ou courbé. Les épines dorsales à crête lisse sont droites (Fig. 24C). L'étude des espèces actuelles (Chapitre 2) montre que ces deux traits sont caractéristiques des espèces. Finalement, on observe que le bord proximal des processus articulaires latéraux est incliné vers le processus articulaire médian chez les deux spécimens de TM32 inclus dans l'étude (Fig. 24E), tandis qu'il est horizontal chez les autres. Cette forme, assez particulière pour être notée, est n'observée que sur d'autres épines dorsales de TM32 (Fig. 24F). Elle pourrait constituer la marque d'un autre groupe d'épines.



**Figure 24.** Epines dorsales fossiles du Tchad illustrant les différents caractères permettant reconnaître plusieurs types. A chaque lettre correspond une épine montrée en vues antérieure et latérale gauche avec ou sans zoom, excepté la lettre (F) qui regroupe 3 épines différentes de TM32 montrées en vues antérieures. Echelles de 1cm.

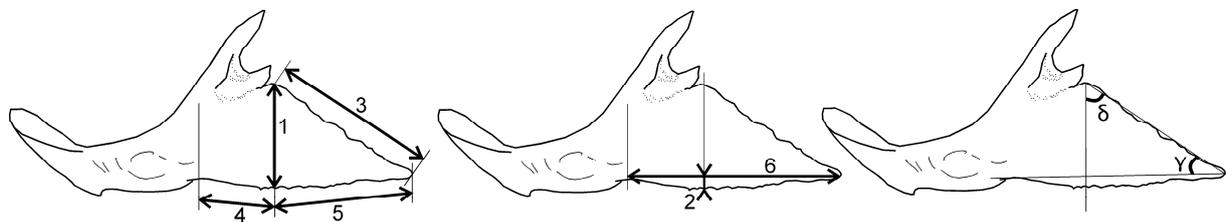
Ainsi, c'est sur la base des caractères discrets seulement, qu'il est possible de reconnaître cinq groupes d'épines dorsales (Fig. 24A-E). Ces caractères sont rarement préservés ensemble sur les spécimens fossiles qui présentent souvent soit la tête articulaire seule, soit le corps de l'épine seul. Il est donc difficile d'effectuer des recoupements et plusieurs épines restent donc indéterminées.

## 8) Les cleithra (Figs 25-29, annexes 14-16)

### a) Attribution des spécimens fossiles

Quarante et un spécimens ont été inclus dans l'étude. Ils proviennent de onze sites situés à Toros-Menalla, TM32, 90, 92, 151, 203, 197, 203, 208, 217, 337 et 387.

Les six mesures linéaires définies sur le processus huméral pour discriminer les espèces actuelles du bassin tchadien (Chapitre 2) sont utilisées (Fig. 25). Il s'agit de la hauteur de la plaque humérale (1), de la hauteur de sa bordure basale (2), de la longueur de son bord postérieur (3), de la longueur antérieure de son bord ventral (4), de la longueur postérieure de son bord ventral (5), et de la longueur totale de la plaque humérale (6). Ces six mesures sont transformées en log shape ratios. Deux angles sont aussi considérés ; l'un est celui mesuré entre l'axe de la longueur totale et le bord dorsal de la plaque humérale ( $\gamma$ ), l'autre est défini par l'axe passant par le bord dorsal et la hauteur de l'os ( $\delta$ ). A ces huit variables s'ajoutent deux ratios log-transformés rapportant, pour l'un, la longueur antérieure du bord ventral du processus huméral à la longueur postérieure de son bord ventral (4/5) et pour l'autre la hauteur du processus huméral à sa longueur totale (1/6).



**Figure 25.** Dimensions mesurées sur les plaques humérales en vue latérale. Les dimensions sont nommées dans le texte.

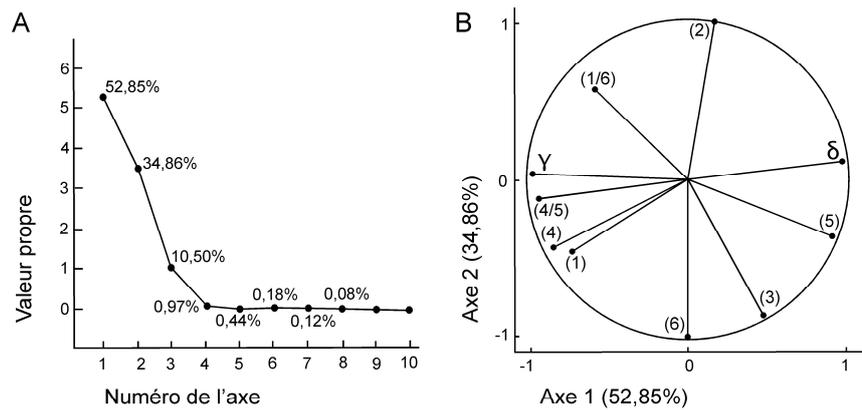
L'analyse discriminante a permis de classer correctement 82,9% des objets. Les scores vont de 100% chez *S. membranaceus*, *S. clarias* et *S. filamentosus* à 62,5% chez *S. courteti*. L'analyse en composantes principales a été réalisée sur un échantillon comprenant 125 spécimens appartenant aux 11 espèces tchadiennes et quarante et un spécimens fossiles placés en individus supplémentaires.

### **Résultats de l'analyse en composantes principales (Figs 26, 27)**

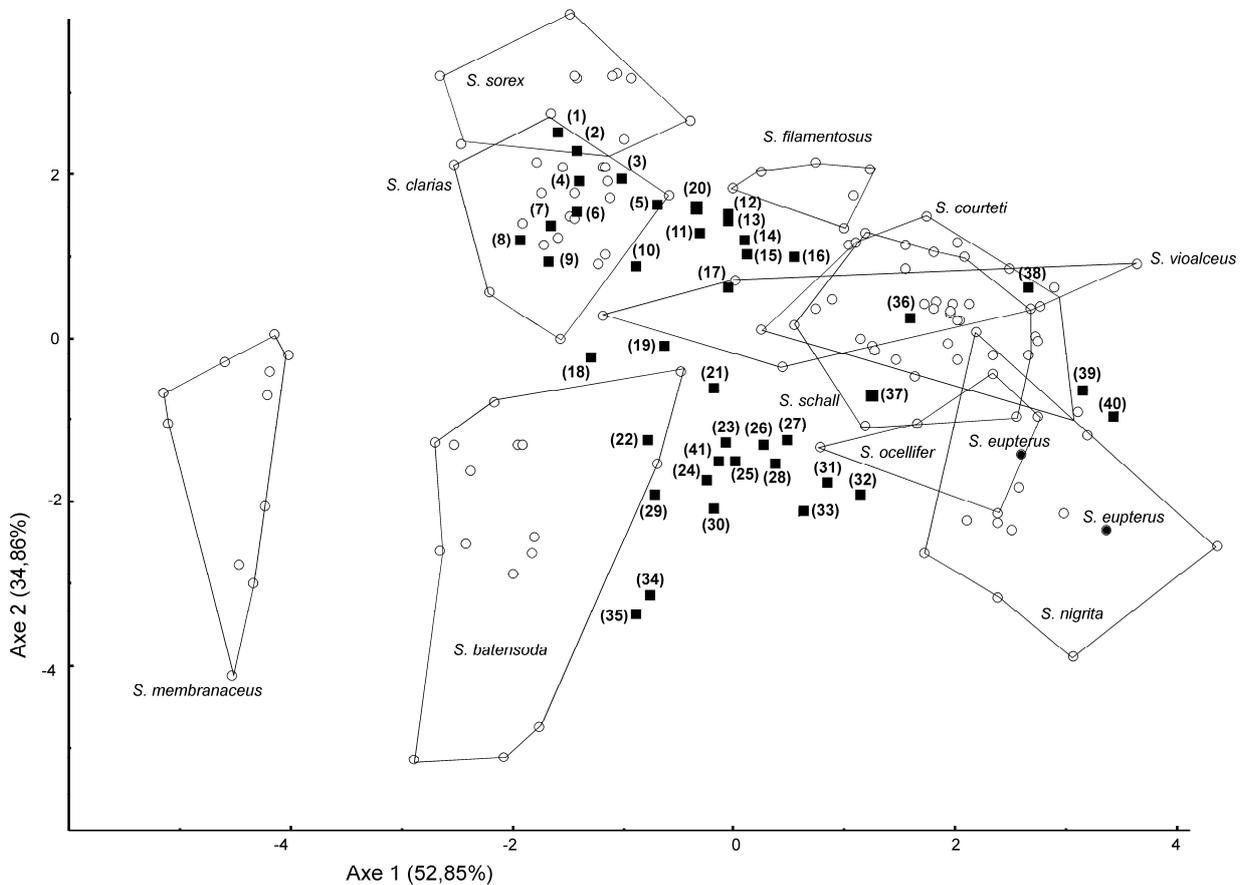
L'axe 1 exprime 52,85% de la variabilité, l'axe 2 en contient 34,86%. A partir du tracé des valeurs propres nous avons décidé de retenir 4 axes ; ils résument 99,2% de la variation (Fig. 26A). La variable longueur postérieure du bord ventral (5) est inversement corrélée à la variable longueur antérieure du bord ventral (4) ; et à elles deux, elles pèsent pour près d'un tiers de la variation sur l'axe 1 (Fig. 26B). De même, plus l'angle  $\gamma$  est ouvert, plus l'angle  $\delta$  est fermé. Ces angles expliquent le deuxième tiers de la variation sur l'axe 1 (Fig. 26B). Sur l'axe 2, les variables hauteur de la bordure basale (2) et longueur totale (6), qui varient de façon inverse, expliquent plus de la moitié de la variation (Fig. 26B).

La projection des individus dans l'espace Axe 1 versus Axe 2 de l'analyse en composantes principales (Fig. 27) résume bien les résultats obtenus sur la forme des plaques humérales chez les espèces tchadiennes actuelles (Chapitre 2).

*S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. nigrita*, *S. ocellifer* et *S. eupterus* présentent des valeurs négatives sur l'axe 2 les opposant aux autres espèces du bassin du Tchad. Elles ont en commun un cleithrum à bord ventral rectiligne dont la longueur totale (6) est importante. *S. membranaceus* et *S. batensoda*, se différencient de toutes les autres espèces par des valeurs négatives sur cet axe 2 mais aussi sur l'axe 1. La longueur antérieure de leur bord ventral est grande (4), en moyenne supérieure à la longueur postérieure de ce même bord (4/5) et la plaque humérale est haute (1). Par ailleurs, l'angle  $\gamma$  est plus ouvert chez *S. membranaceus* que chez *S. batensoda* et corrélativement, l'angle  $\delta$  est plus fermé. Ce sont ces deux angles qui permettent de discriminer ces deux espèces, sur l'axe 1 (Fig. 27).



**Figure 26.** ACP des variables morphométriques prises sur les plaques humérales: (A) tracé des valeurs propres des axes, (B) projection des variables sur les axes 1 et 2.



**Figure 27.** Distribution des plaques humérales des espèces actuelles et des spécimens fossiles du Tchad sur les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des mesures de dimensions prises sur les plaques humérales actuelles. Les fossiles sont placés en individus supplémentaires.

A l'opposé sur l'axe 1, on trouve *S. nigrita*, *S. ocellifer* et *S. eupterus* (Fig. 27). Chez ces trois espèces, la partie postérieure du bord ventral est développée (5), le bord postérieur est long (3) et l'angle  $\delta$  fermé. Les nuages de points de *S. schall*, *S. violaceus* et *S. courteti* sont confondus sur les axes 1 et 2 (Fig. 27) et sur les autres axes. Aucune des variables utilisées ne permet de différencier statistiquement ces trois espèces.

Finalement, on trouve pour des valeurs positives sur l'axe 2 *S. sorex*, *S. clarias* et *S. filamentosus* (Fig. 27). La hauteur inférieure de la bordure basale de leur cleithrum est très importante (2) et la longueur totale du processus huméral est réduite (6) par rapport à ce que l'on observe chez les autres espèces du bassin du Tchad. Notons que *S. clarias* présente des valeurs de  $\gamma$  en moyenne égales à celles de  $\delta$ . Son cleithrum présente une plaque humérale en forme de triangle isocèle. *S. filamentosus* et *S. sorex* sont aisément reconnues par le bord postérieur de leur plaque humérale qui est de forme arrondie.

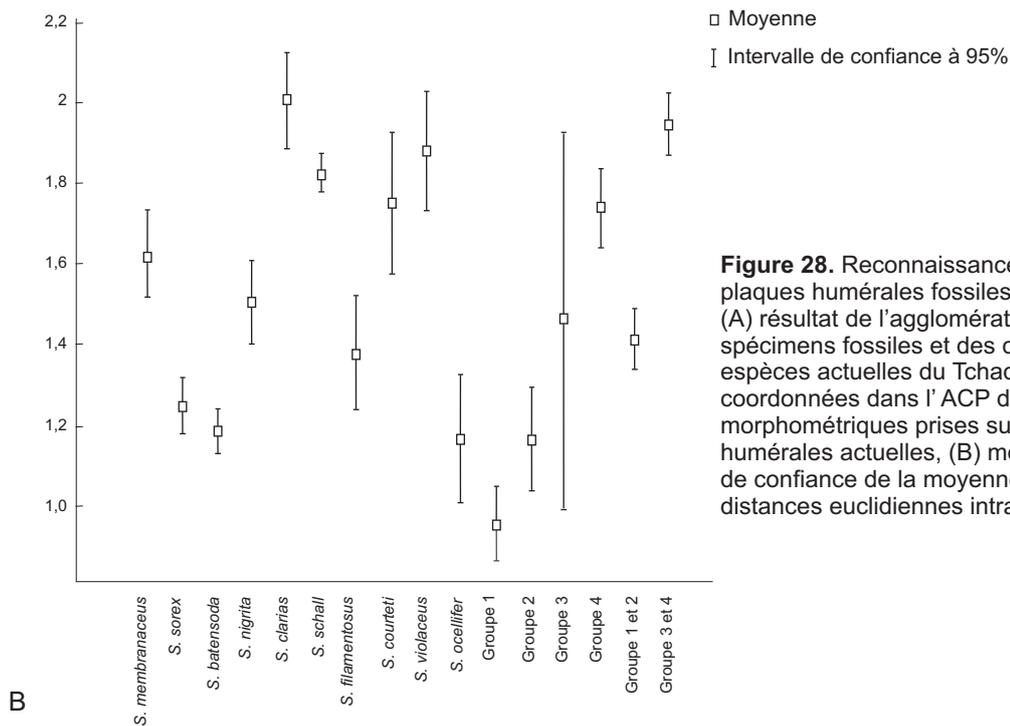
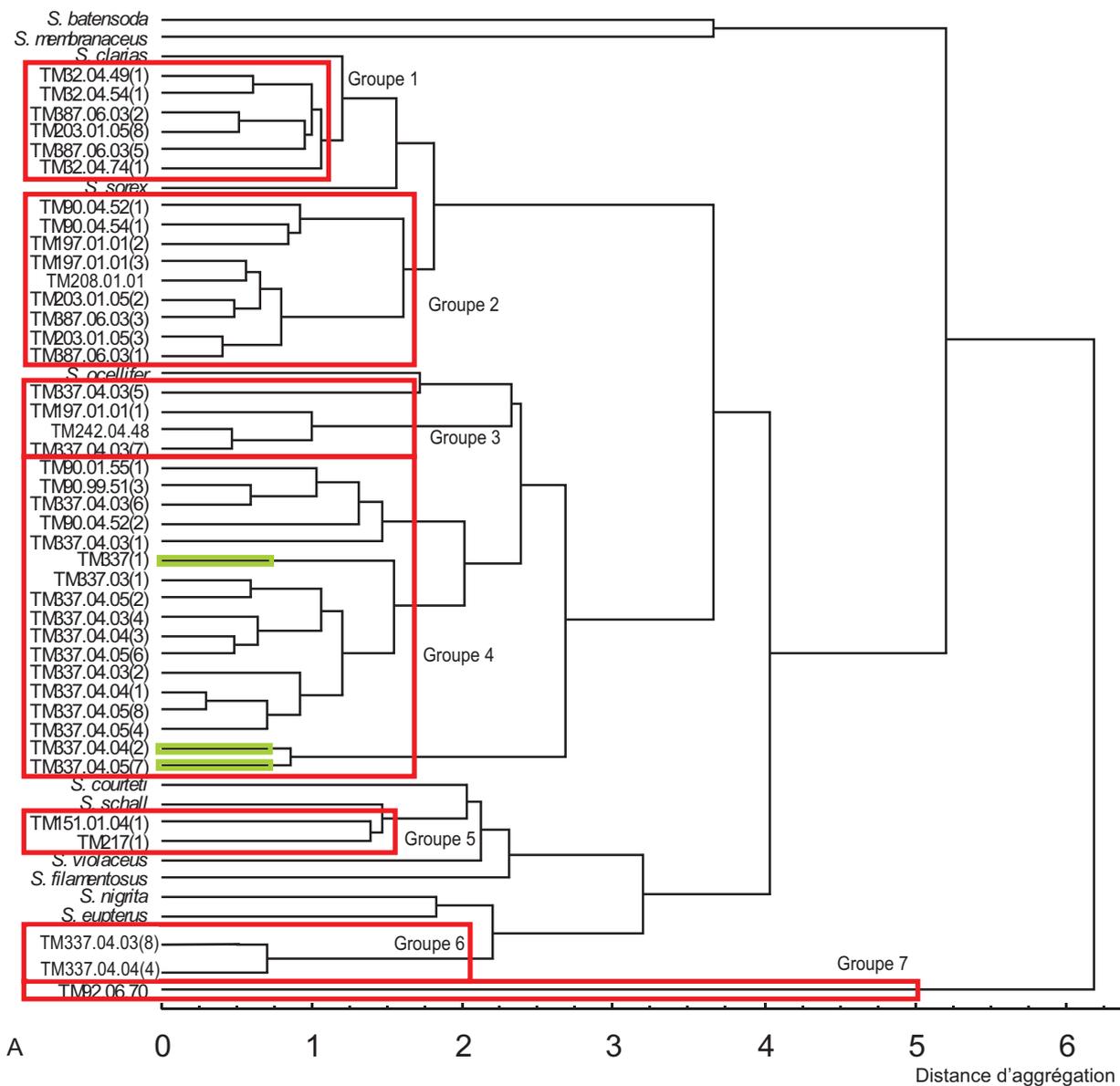
La matrice de distances euclidiennes est construite à partir des coordonnées des individus sur les 4 premiers axes de l'analyse en composantes principales. Nous avons rassemblé, à partir de cette matrice, les données concernant les distances euclidiennes présentées au sein de chacune des espèces actuelles. Celles-ci varient entre 0,13 entre deux spécimens de *S. schall* et 5,49 entre deux spécimens de *S. batensoda*. La variabilité intra-spécifique comprenant les données de toutes les espèces est centrée sur une moyenne de 1,63 avec un écart-type de 0,83. Le seuil à 1% est fixé à 3,57.

### **Résultats de l'agglomération (Fig. 28)**

Le dendrogramme construit sept groupes de fossiles dont un constitué d'un seul spécimen isolé de l'ensemble, le spécimen TM92.06.70 (groupe 7, Fig. 28A). Au sein de chacun des six autres groupes, sauf le groupe 4, la variation des distances euclidiennes est compatible avec une variation intra-spécifique. Pour les groupes 1 à 4, la moyenne et l'intervalle de confiance de la moyenne des distances euclidiennes ne montrent pas de différences avec ceux calculés au sein des espèces actuelles (Fig. 28B). Au sein du groupe 1, la plus grande distance est de 1,22. Pour les groupes 3 et 4 elle est de respectivement de 2,36 et 4,22. A l'intérieur du groupe 2, elle est de 2,26. Les deux spécimens du groupe 5 présentent entre eux une distance de 1,39. Au sein du groupe 6, les distances varient entre 0,46 et 0,72. Ces groupes ont donc une valeur spécifique, excepté le groupe 4.

Le groupe 1 et 2, bien qu'étant séparés par l'agglomération, présentent entre eux des distances euclidiennes compatibles avec une variation intra-spécifique (Fig. 28B). La plus grande distance entre des spécimens du groupe 1 et 2 est de 2,60 seulement entre TM32.04.74(1) et 208.01.01(1), soit une valeur en deçà du seuil spécifique à 1%. De plus, la moyenne des distances et l'intervalle de confiance à 95% incluant les groupes 1 et 2 se situent dans la gamme des valeurs obtenues sur les actuels (Fig. 28B). Les groupes 1 et 2 sont donc traités ensemble dans un groupe 1+2. Les spécimens de ce groupe 1+2 sont nettement séparés des spécimens fossiles des autres groupes ; la distance moyenne est de 3,67 (Fig. 28B). Le groupe 1+2 présente une valeur spécifique certaine.

En revanche, au sein du groupe 4, la distance euclidienne entre certains spécimens dépasse le seuil spécifique fixé à 1%. Cela concerne les spécimens TM337.04.04(2) et TM337.04.05(7) qui présentent avec les spécimens TM337.04.03(1) et TM337.04.03(6) des valeurs supérieures à 3,57. Le groupe 4 (Fig. 28A) est donc considéré sans les spécimens TM337.04.04(2) et TM337.04.05(7).



**Figure 28.** Reconnaissance des groupes de plaques humérales fossiles à valeur spécifique : (A) résultat de l'agglomération (UPGMA) des spécimens fossiles et des centroïdes des espèces actuelles du Tchad à partir de leurs coordonnées dans l'ACP des variables morphométriques prises sur les plaques humérales actuelles, (B) moyenne et intervalle de confiance de la moyenne à 95% pour les distances euclidiennes intra-spécifiques.

La moyenne et l'intervalle de confiance de la moyenne des distances d'un ensemble incluant le groupe 3 et ce nouveau groupe 4 (hors les deux spécimens écartés précédemment) reste dans une gamme de variation compatible avec celles de la variation intra-spécifique observées chez les espèces actuelles (Fig. 28B). Les distances euclidiennes entre chacun des spécimens du groupe 3+4 ne dépassent pas le seuil spécifique sauf pour le spécimen TM337(1). Celui-ci présente une distance de 3,61 avec le spécimen TM337.04.03(5) et de 3,83 avec le spécimen TM197.01.01(1). Ainsi, les groupes 3 et 4 constituent un groupe à valeur spécifique si l'on excepte les deux spécimens exclus du groupe 4 et le spécimen TM337(1); ils sont traités comme dans un groupe 3+4 unique. Les trois spécimens exclus, TM337.04.04(2) et TM337.04.05(7) et TM337(1) présentent des affinités morphologiques fortes et sont traités ensemble dans le groupe 3'+4'.

Les groupes 5 et 6 sont bien isolés des autres groupes fossiles. Bien que ne présentant pas entre eux de distances supérieures au seuil spécifique, ils sont traités séparément car le groupe 5 présente une affinité forte avec l'espèce actuelle *S. schall* et le groupe 6 avec *S. nigrita*.

Le groupe 7 est constitué par un unique spécimen, TM92. La distance entre ce spécimen et tous les autres cleithra fossiles et actuels se situe entre 4,42 et 7,88, c'est-à-dire bien au-delà du seuil spécifique.

## **b) Description des cleithra fossiles (Fig. 29)**

### **Groupe 1+2, plaque humérale aff. *S. clarias* (Fig. 29A)**

L'analyse statistique ne permet pas de distinguer les groupes 1 et 2 de *S. sorex* ni non plus de *S. clarias*. Comme chez ces deux espèces actuelles du bassin tchadien, les cleithra du groupe 1+2 présentent un bord postérieur (3) moyennement développé. Leur cleithrum est haut (1) et court (6) et son bord ventral est convexe ce qui est corrélé à une hauteur de sa bordure basale importante (2). En moyenne, la partie postérieure de son bord ventral (5) est aussi développée que la partie antérieure de son bord ventral (4). Enfin, les deux angles mesurés sont en moyenne égaux et s'approchent de 45°. Les spécimens du groupe 2 se différencient de ceux du groupe 1 par un bord postérieur plus long (3), et un rapport partie antérieure du bord ventral sur partie postérieure du bord ventral moindre (4/5).

### **Groupe 3+4, plaque humérale nov. 3+4 (Fig. 29B)**

Ce groupe composé de 18 spécimens (4+14) se distingue statistiquement de chacune des espèces actuelles par au moins un caractère et présente donc une combinaison unique de caractères.

Le bord postérieur est long (3) tel qu'on peut l'observer chez *S. nigrita* et *S. ocellifer* seulement tandis que le cleithrum est développé dans le sens de la hauteur comme chez *S. batensoda*, *S. ocellifer* et *S. membranaceus* uniquement. Le bord ventral est droit et bas (2). La variable liée à la longueur postérieure du bord ventral (5) présente des valeurs en moyenne similaires à celles observées chez *S. schall*, c'est-à-dire comprises entre celles de *S. nigrita* (très longues) et celles de *S. membranaceus* (très courtes). La partie antérieure du bord ventral (4) est courte comme chez toutes les espèces tchadiennes exceptés *S. batensoda* et *S. membranaceus*. La longueur totale est moyenne (6), comparable à celle développée chez *S. clarias* et *S. schall*. L'angle  $\delta$ , dont la moyenne se situe autour de 42°, exclu toute ressemblance avec les espèces actuelles, sauf *S. sorex* et *S. clarias*. En revanche, les plaques humérales du groupe 3+4 se distinguent de celle de *S. clarias* par leur bord inférieur droit et de *S. sorex* par leur terminaison caudale pointue.

### Groupe 3'+4', plaque humérale nov. 3'+4' ? (Fig. 29C)

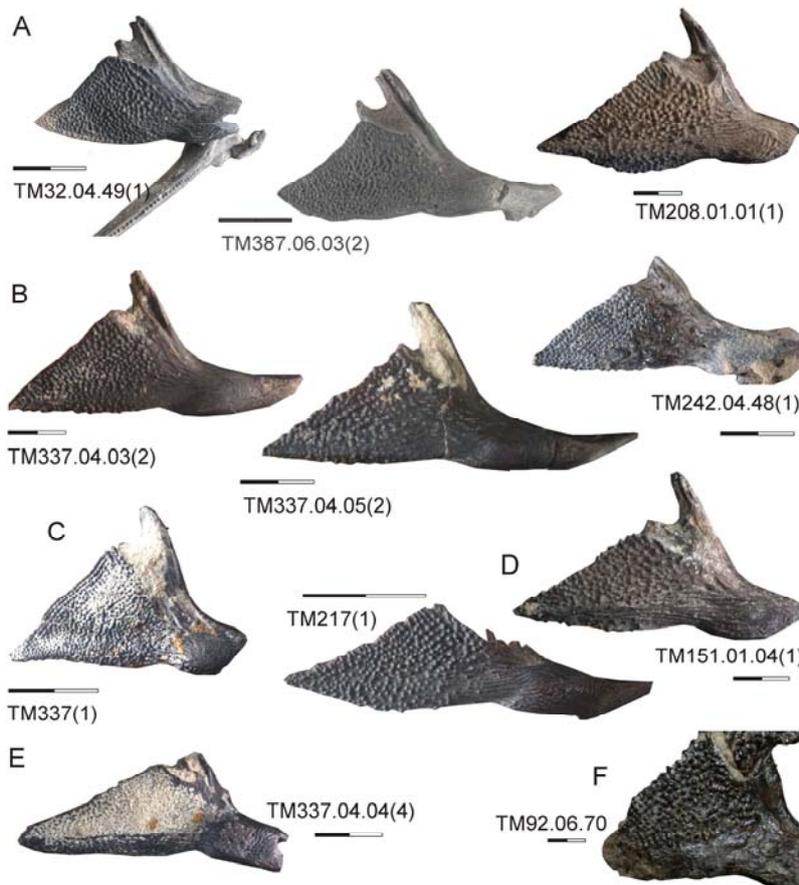
Ce groupe est constitué des trois spécimens qui ont été exclus du groupe 3+4 du fait de distances euclidiennes supérieures au seuil à 1% qu'ils présentaient avec certains membres de ce groupe.

Sur ces trois cleithra, le bord postérieur de la plaque humérale est long (3), avec pour la variable liée à cette dimension des valeurs situées dans le haut de la gamme de variation de *S. nigrita*. De même que chez *S. nigrita*, leur plaque humérale est longue (6) et la partie postérieure du bord ventral est courte (5). Cependant, à la différence de *S. nigrita*, la plaque humérale est très haute (1) et situe le groupe dans les maxima présentés par *S. batensoda* seulement. Cette variable hauteur de la plaque (1) différencie aussi nettement ce lot de trois spécimens de l'ensemble des spécimens du groupe 3+4.

### Groupe 5, plaque humérale cf. *S. schall* (Fig. 29D)

Les deux spécimens de ce groupe présentent de très fortes affinités avec *S. schall*. Pour les dix variables morphologiques utilisées, ils se situent dans la gamme de variation de cette espèce actuelle.

### Groupe 6, plaque humérale aff. *S. nigrita*, *S. eupterus* (Fig. 29E)



**Figure 29.** Les différents groupes de plaques humérales fossiles reconnus au Tchad, illustrés par un ou plusieurs cleithra droits en vue latérale, sauf (C) et le second spécimen de (D), qui sont des cleithra gauches inversés. A chaque lettre correspond un groupe (voir texte). Echelles de 1cm.

Ce groupe, composé de deux cleithra, ne présente aucune différence avec *S. nigrita* et *S. eupterus* pour les caractères retenus pour décrire la forme de la plaque humérale. Les valeurs présentées pour les dix variables morphologiques se situent, comme c'est le cas pour *S. eupterus*, dans la gamme de variation propre à *S. nigrita*. Ainsi, comme chez ces deux espèces actuelles et contrairement à ce que l'on observe chez les autres espèces tchadiennes, le bord postérieur (3) et la partie postérieure du bord ventral sont très longs (5) et la partie antérieure du bord ventral est courte (4). De plus, ces cleithra sont développés en longueur (6) et, de ce fait, l'angle formé entre la hauteur et le bord dorsal est très ouvert.

### Groupe 7, plaque humérale nov. 7 (Fig. 29F)

Ce cleithrum montre une plaque humérale qui le distingue sans doute possible de toutes les espèces actuelles ainsi que de tous les autres fossiles du Tchad, pris individuellement ou dans les groupes constitués, notamment par la hauteur extrêmement importante (1). La valeur présentée pour cette variable se situe franchement en dehors des gammes de variations considérées jusqu'à lors. Corrélativement, les valeurs pour la variable utilisant le logarithme de la hauteur sur celui de la longueur totale (1/6) sont très élevées. Pour les autres variables, les valeurs correspondent à ce qui est observé chez différentes espèces, en une combinaison originale. Le bord postérieur de la plaque humérale est très long (3), tel qu'on peut l'observer sur *S. nigrita* et *S. ocellifer*. La hauteur inférieure de la bordure basale (2) et la longueur postérieure du bord ventral (5) sont équivalentes à celles mesurées chez *S. schall* et *S. violaceus*. La longueur antérieure du bord ventral (4) est très courte et la valeur obtenue pour la variable correspondante se situe dans les minima de *S. ocellifer* et dépasse franchement les gammes de variations montrées par toutes les autres espèces. La longueur totale de la plaque humérale du cleithrum est très réduite et présente une valeur située dans les gammes de variation observées chez *S. clarias* et *S. sorex*. L'angle formé entre le bord ventral et le bord dorsal est très ouvert (62,9°) ce qui n'est observé ailleurs que chez *S. membranaceus*.

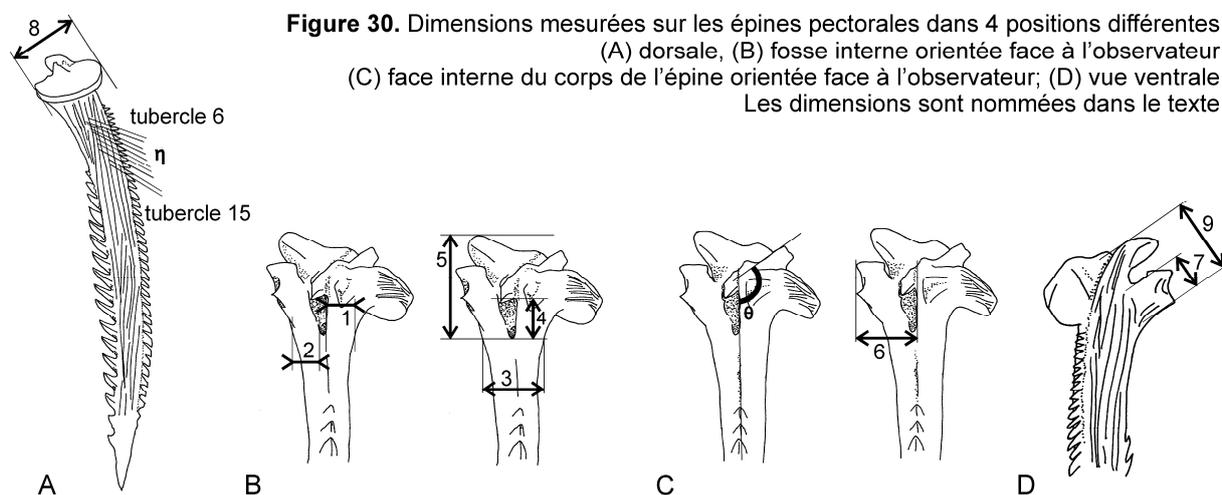
Le cleithrum TM92.06.70 présente une combinaison originale de caractères et des caractères uniques. Il ne montre aucune affinité particulière avec les autres groupes fossiles ou avec les espèces actuelles du Tchad.

## 9) Les épines pectorales (Figs 30-33, annexes 17-19)

### a) Attribution des spécimens fossiles

Treize spécimens ont été inclus dans l'étude, ils proviennent tous de Toros-Menalla, des sites TM90, 151, 208, 217 et 337.

Neuf mesures linéaires, une mesure d'angle, deux ratios et l'évaluation de la densité des tubercules sur le bord externe de l'épine ont été utilisés pour discriminer les épines pectorales des espèces actuelles (Chapitre 2). Les mesures linéaires sont (Fig. 30) : la largeur du mur dorsal de la fosse interne (1), la largeur de son mur ventral (2), la largeur de l'épine sous la fosse interne (3), la



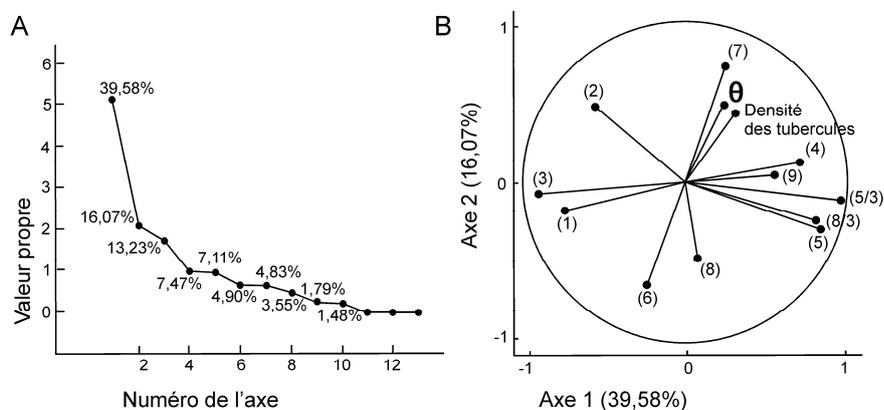
**Figure 30.** Dimensions mesurées sur les épines pectorales dans 4 positions différentes: (A) dorsale, (B) fosse interne orientée face à l'observateur; (C) face interne du corps de l'épine orientée face à l'observateur; (D) vue ventrale. Les dimensions sont nommées dans le texte.

longueur de la fosse interne (4), la longueur de la tête de l'épine prise entre le bord distal de la fosse et le bord proximal du processus proximo-ventral (5), la distance entre le bord dorsal de la fosse et le bord ventral du processus disto-ventral (6), la hauteur minimale du processus proximo-ventral (7), la largeur maximale du plateau articulaire (8) et la distance entre le processus proximo-ventral et le processus disto-ventral (9). Les neuf premières variables utilisées sont les log-shape ratios de ces dimensions. S'y ajoutent quatre autres variables : deux variables qui sont les ratios log-transformés (7/3) et (9/3), la mesure de l'angle entre le processus axial et l'axe des tubercules sur le bord interne de l'épine (angle  $\theta$ , Fig. 30), et enfin la mesure de la densité des tubercules correspondant au ratio "nombre de tubercules sur le bord externe du corps de l'épine sur la longueur totale de ce bord, qui porte des tubercules". Les mesures (1) à (5) sont prises en orientant la fosse interne face à l'observateur (Fig. 30B) tandis que l'angle  $\theta$  et la dimension (6) sont mesurés en orientant la face interne du corps de l'épine face à l'observateur (Fig. 30C). L'angle des tubercules 6 à 15 sur le bord externe de l'épine (angle  $\eta$ , Fig. 30) utilisé chez les actuels n'a pas été intégré à l'analyse en composantes principales car il n'est que rarement mesurable sur les spécimens fossiles. Il sera discuté a posteriori, une fois les classes établies.

L'analyse discriminante donne en moyenne 91,5% de classifications correctes. L'espèce la plus mal classée a posteriori est *S. ocellifer* avec 60% de classification correctes tandis que tous les spécimens de *S. courteti*, *S. sorex*, *S. membranaceus*, *S. filamentosus* et *S. violaceus* se classent correctement. Une analyse en composantes principales a été réalisée utilisant treize variables : neuf log shape ratios, deux ratios log-transformés, une mesure de densité et une mesure d'angle.

### **Résultats de l'analyse en composantes principales (Figs 31, 32)**

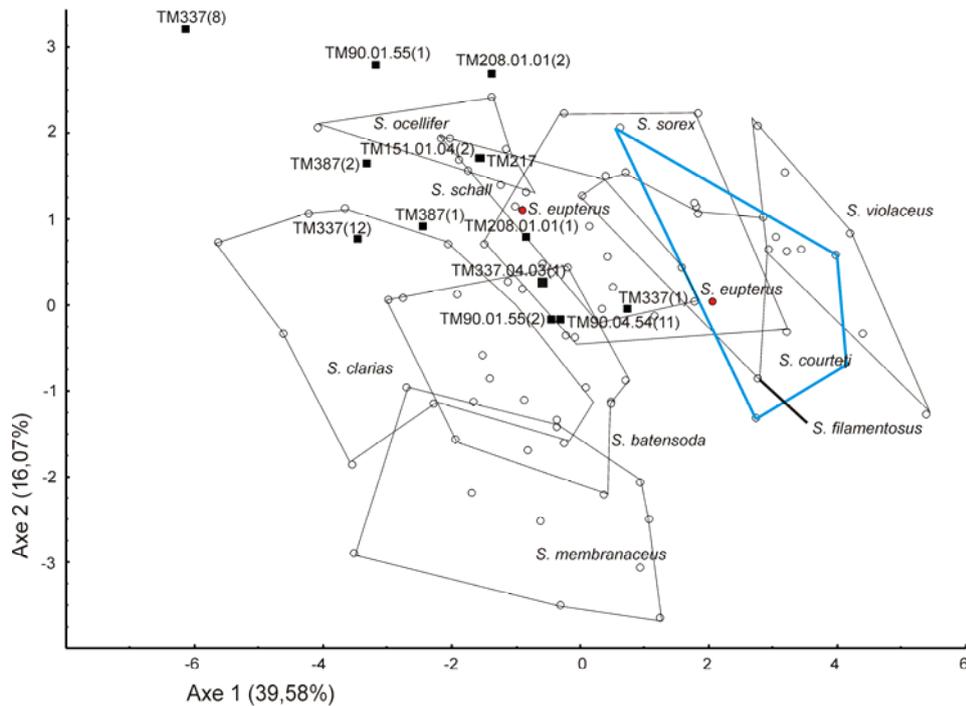
L'axe 1 porte près de 40% de la variation totale et l'axe 2 un peu plus de 16% (Fig. 31A). Les variables (1) et (3) sont anti-corrélés aux variables (4), (5) et (9) et expliquent la majeure partie de la variation sur l'axe 1 (Fig. 31B). La hauteur de la tête de l'épine à la base de fosse interne (3) croît proportionnellement à la largeur du mur supérieur (1). Plus l'épine est large et solide à la base de la tête, plus la tête articulaire est ramassée (9) et de hauteur réduite (4, 5). Les regroupements des épines d'espèces actuelles (Chapitre 2) sont bien exprimés dans l'analyse en composantes principales (Fig. 32).



**Figure 31.** ACP des variables morphométriques prises sur les épines pectorales actuelles: (A) tracé des valeurs propres des axes, (B) projection des variables sur les axes 1 et 2.

Sur l'axe 1 (Fig. 32), *S. filamentosus*, *S. sorex*, *S. violaceus*, et *S. courteti*, se distinguent de toutes les autres espèces par une épine étroite sous la fosse interne (3), un mur dorsal peu développé (1) et la tête de l'épine haute (5).

Ce dernier caractère est particulièrement



**Figure 32.** Distribution des épines pectorales des espèces actuelles et des spécimens fossiles du Tchad sur les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des mesures de dimensions prises sur les épines pectorales actuelles. Les fossiles sont placés en individus supplémentaires.

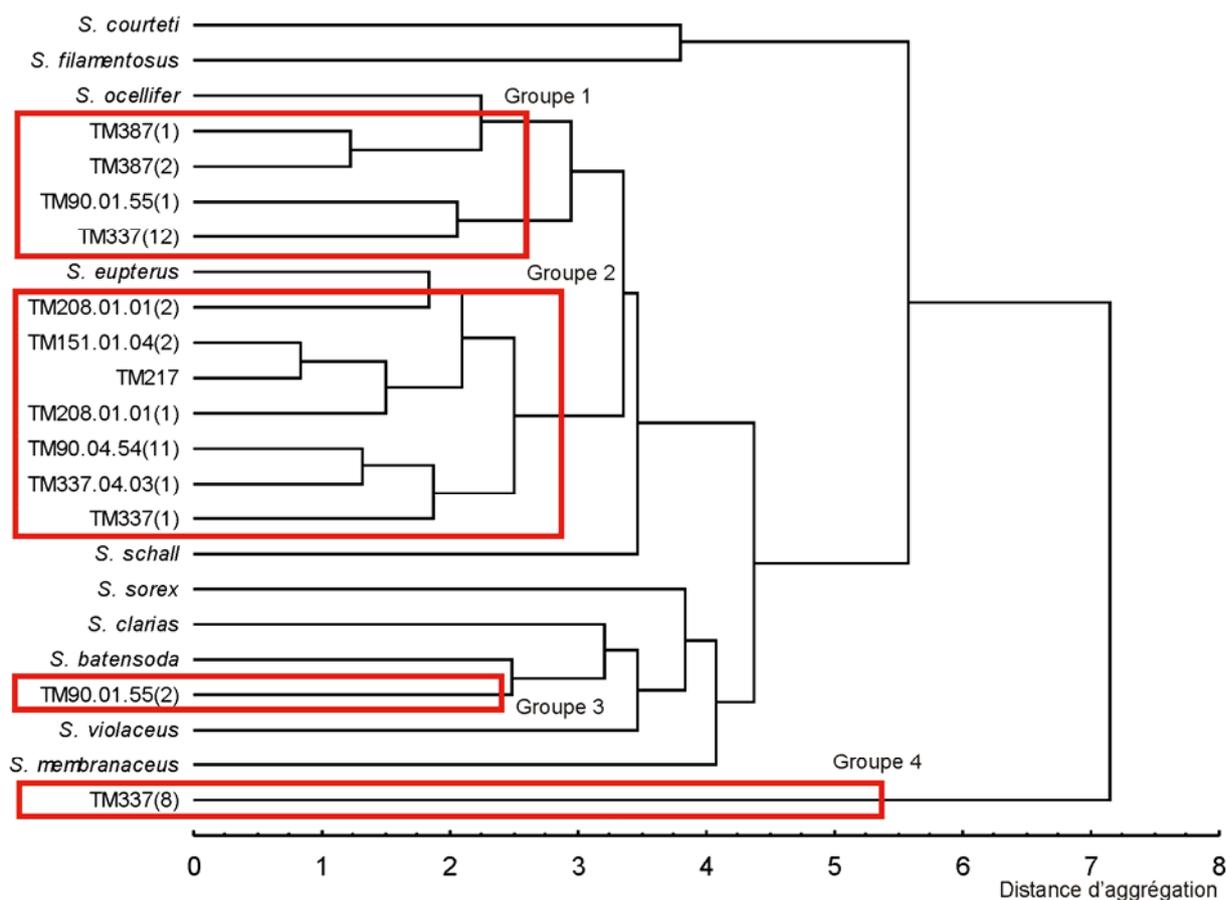
affirmé chez *S. filamentosus* et *S. courteti*. De plus, chez *S. courteti* la fosse interne est particulièrement haute (4). Le long de l'axe 2 (Fig. 32), *S. membranaceus* s'individualise par rapport aux autres espèces du fait de la distance importante entre le bord dorsal de la fosse interne et le bord ventral du processus disto-ventral (6). Ce processus est élancé et montre une faible hauteur (7).

Pour construire la matrice de distances euclidiennes nous avons choisi de conserver les 4 premiers axes (Fig. 31A). Ils expliquent 76,3% de la variance totale. La distance euclidienne intra-spécifique maximale a été trouvée entre deux spécimens de *S. schall* (9,43) et la plus petite entre deux spécimens de *S. courteti* (3,58). La moyenne de la distribution intégrant variation intra-spécifique de toutes les espèces est centrée autour de 3,22 et présente un écart-type de 1,65. Le seuil à 1% est situé à 7,4.

### **Résultats de l'agglomération (Fig. 33)**

Le dendrogramme de similarité classe les spécimens fossiles en quatre groupes (fig. 33). Deux groupes rassemblent plusieurs individus (respectivement 4 et 7 pour les groupes 1 et 2) tandis que les deux autres sont composés d'un unique spécimen [groupe 3, TM90.01.55(2) ; groupe 4, TM337(8)]. La plus grande distance entre les spécimens fossiles est de 8,88 entre TM337(1) du groupe 2 et TM337(8) du groupe 4. Il n'y a que pour ces deux individus qu'elle est supérieure au seuil spécifique. La distance entre les spécimens au sein de chacun des groupes établis est compatible avec une variation intra-spécifique.

Nous n'avons pas d'arguments suffisants pour maintenir une séparation des groupes 1 et 2 en deux unités morphologiques distinctes car les distances euclidiennes entre les spécimens de ces deux groupes étant très inférieures au seuil spécifique. Ils sont traités en un même groupe 1+2. Les groupes 3 et 4 quant à eux sont conservés : le groupe 3 [TM90.01.55(2)], de part l'affinité particulière qu'il montre avec *S. batensoda*, et le groupe 4 car, représentant unique d'un type morphologique à Toros-Menalla, il est le seul à présenter une distance supérieure au seuil avec un individu du groupe 1+2.



**Figure 33.** Reconnaissance des groupes d'épines pectorales fossiles à valeur spécifique: résultat de l'agglomération (UPGMA) des spécimens fossiles et des centroïdes des espèces actuelles du Tchad à partir de leurs coordonnées dans l'ACP des variables morphométriques prises sur les épines actuelles.

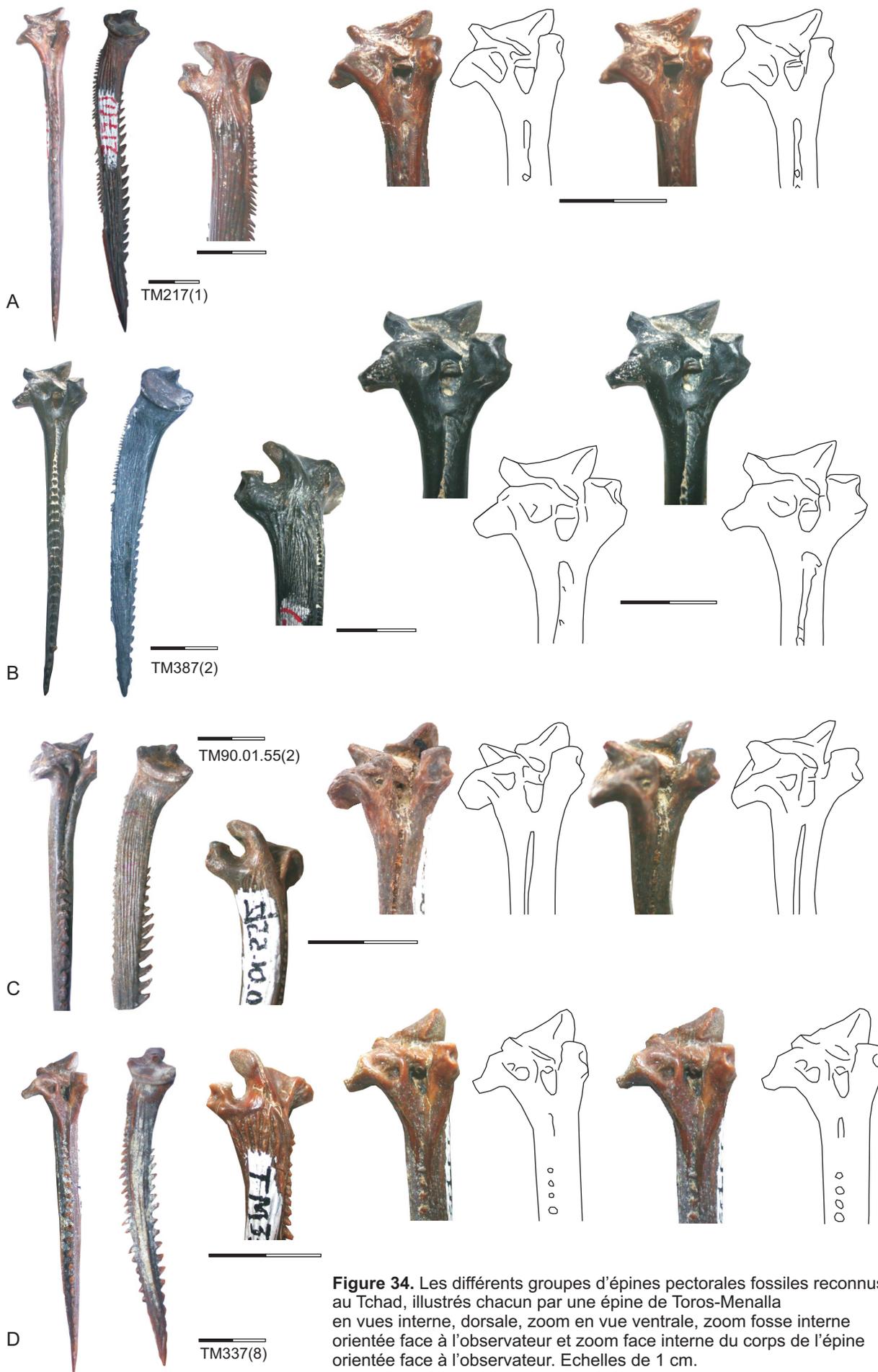
## b) Description des épines pectorales fossiles

### Groupe 1+2, épine pectorale nov. 1+2 (Fig. 34A-B)

L'ensemble des variables permet la distinction de ce groupe fossile de chacune des espèces actuelles. Effectivement, la fosse interne est particulièrement réduite en hauteur (4), ce qui le distingue de tous les actuels sauf *S. clarias*. Concomitamment à cette réduction de la fosse en hauteur, la largeur de l'épine prise sous la fosse (3) est relativement importante et la hauteur de la tête est faible (5). Cependant, par rapport à *S. clarias*, la distance entre le bord dorsal de la fosse interne et le bord ventral du processus disto-ventral est plus réduite (6) et le processus proximo-ventral est plus élancé (9). Ce dernier caractère est développé de façon équivalente à ce que l'on observe chez *S. violaceus*. L'inclinaison des tubercules sur le bord externe de l'épine, mesurée sur 5 spécimens, est moyenne et se situe entre 45 et 75°, entre celle observée chez *S. courteti* et chez les autres espèces tchadiennes.

### Groupe 3, épine pectorale aff. *S. batensoda* (Fig. 34C)

L'épine TM90.01.05(2) représente seule ce morphe. Les deux caractères qui vont permettre de discriminer *S. batensoda* des autres actuels sont présents sur cette épine. Il s'agit d'une distance importante entre le bord dorsal de la fosse interne et le bord ventral du processus disto-ventral (6) et de la faible inclinaison faible du processus axial sur le corps de l'épine. Les différences observées par



**Figure 34.** Les différents groupes d'épines pectorales fossiles reconnus au Tchad, illustrés chacun par une épine de Toros-Menalla en vues interne, dorsale, zoom en vue ventrale, zoom fosse interne orientée face à l'observateur et zoom face interne du corps de l'épine orientée face à l'observateur. Echelles de 1 cm.

rapport à *S. batensoda* concernant l'épaisseur du mur ventral et dorsal qui est respectivement un peu plus fin et un peu plus épais. Pour tous les autres caractères, cette épine se situe strictement dans la gamme de variation de *S. batensoda*

#### **Groupe 4, épine pectorale nov. 4 (Fig. 34D)**

L'épine TM337(8) représente seule ce morphe. Le mur dorsal est très épais (1) et la valeur obtenue pour la variable liée se situe dans les maxima de *S. schall*; *S. clarias* et *S. membranaceus*. Le mur ventral est lui aussi épais et dépasse toutes les gammes de variation de l'actuel (2). De plus, cette épine fossile présente une largeur marquée de son corps sous la fosse interne (3) et à un plateau articulaire étroit (8) et arrondi tandis qu'il est plutôt allongé antéro-postérieurement chez les espèces tchadiennes. La distance entre le processus proximo-ventral et le processus disto-ventral ainsi que la hauteur de la tête sont relativement faibles (5 et 9). La tête articulaire est ramassée comme chez *S. membranaceus* ou encore *S. clarias*. La hauteur de la fosse interne est telle qu'on l'observe chez la plupart des espèces tchadiennes sauf *S. courteti* chez qui elle est très étendue. La densité des tubercules sur le bord externe est de 1,1, ce qui est plutôt faible par rapport à l'ensemble des espèces actuelles. Ces tubercules sont particulièrement longs, comme on peut l'observer chez *S. courteti* uniquement mais l'angle qu'ils forment avec le bord externe est plus aigu sur le spécimen fossile ( $47^\circ$  ; toujours supérieur à  $75^\circ$  chez *S. courteti*). Enfin, les tubercules du bord interne sont réduits en taille par rapport au corps de l'épine, ce qui est observé chez *S. sorex* et *S. courteti* seulement. L'épine de TM337(8) présente donc une combinaison originale de caractères qui n'est observée sur aucune des espèces actuelles du Tchad et sur aucun autre spécimen fossile.

## IV. Définition des espèces de *Synodontis* de Toros-Menalla

Les sites de Toros-Menalla ont livré sept crânes de *Synodontis* sub-complets, un autre a été mis au jour à Edinga. Il s'agit de TM92.06.70, TM242.04.48, TM32.04.98 et TM208.01.01, TM266.02.120, TM90.04.27(1), TM337.04.04(1) et ED. Ces sept crânes représentent cinq espèces auxquelles on peut attribuer du matériel désarticulé. Pour chacune de ces espèces, nous décrivons la combinaison de caractères qui permet de les reconnaître puis nous y rapportons des os isolés. Ces résultats sont récapitulés à la fin de ce chapitre (Tabl. 3, pages 60-62).

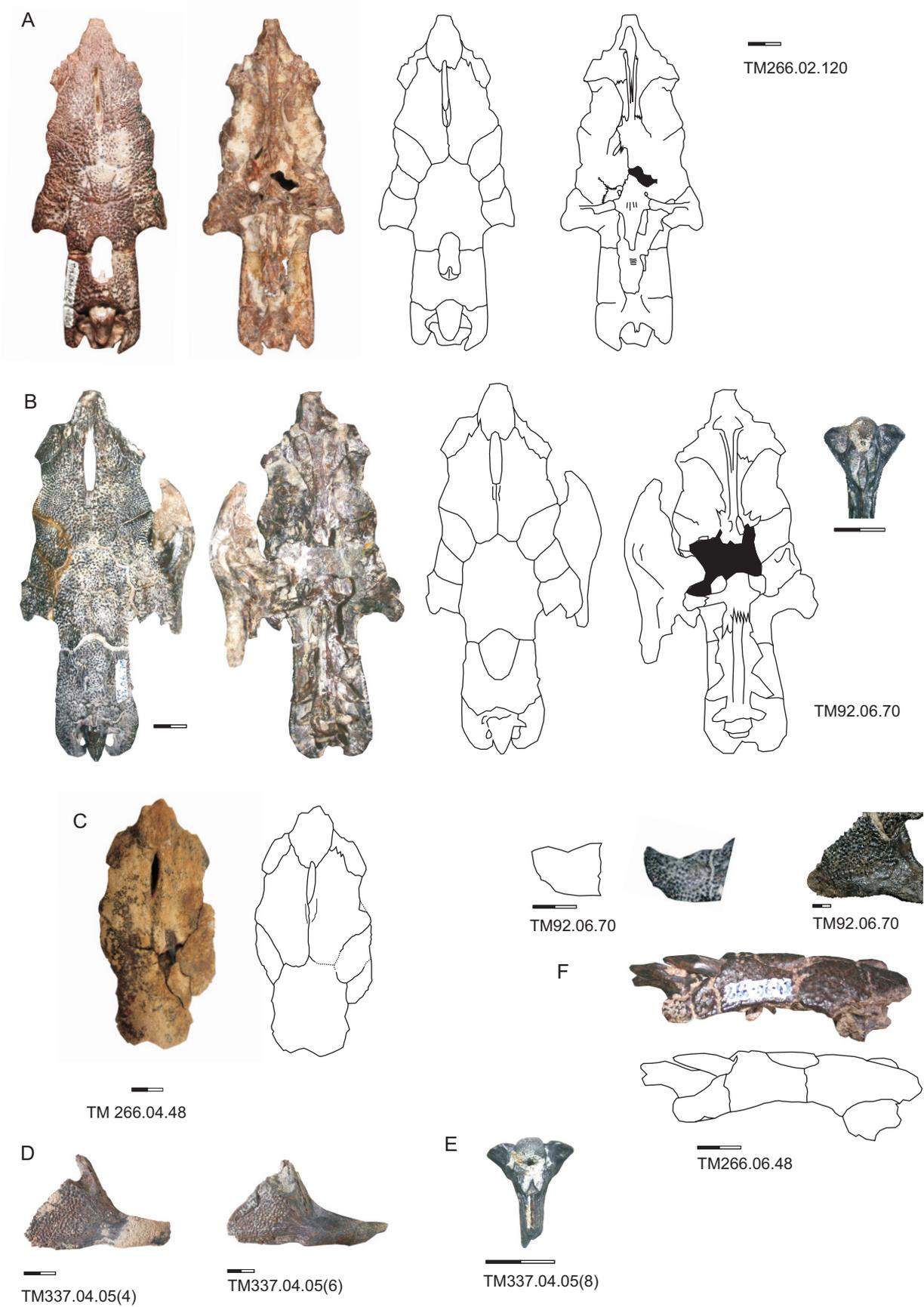
### 1) Espèce 1

Les spécimens TM92.06.70 et TM266.02.120 (Fig. 35A-B) sont des neurocrânes sub-complets en connexion avec quelques autres éléments post-crâniens et de la ceinture cleithrale. Ils appartiennent à une même espèce inconnue aujourd'hui. Cette espèce se distingue des espèces actuelles et des autres espèces fossiles du Tchad par une morphologie unique du frontal, de la plaque nucale postérieure, de l'épine dorsale et du cleithrum, mais aussi par une association originale des caractères des autres os étudiés. Le cleithrum, le mésethmoïde et l'épine dorsale sont connus chez TM92.06.70 seul. Tandis que les autres os sont semblables chez les deux espèces excepté la plaque nucale antérieure. Cette espèce s'avère peu représentée dans les sites fossilifères.

#### **Description de l'espèce 1 (Fig. 35)**

Le frontal, le cleithrum, la plaque nucale postérieure et l'épine dorsale de l'espèce 1 montrent des caractéristiques morphologiques originales qui n'existent pas chez les espèces actuelles : frontal *nov.* 3, épine dorsale *nov.* 4, plaque nucale postérieure morphe *nov.* 2, cleithrum *nov.* 7. Les morphologies du mésethmoïde, de l'ethmoïde latéral, du pariéto-supraoccipital et de la plaque nucale antérieure sont connues chez d'autres espèces : mésethmoïde morphe 2 sans tubérosité antérieure médiane, ethmoïde latéral de forme « large » ou moyenne (voir attribution des os isolés), pariéto-supraoccipital aff. *S. sorex*, plaque nucale antérieure cf. *S. schall*.

La plaque nucale antérieure du spécimen TM92.06.70 est placée dans le groupe 2 (plaque nucale antérieure *nov.* 2 ?) et celle du spécimen TM266.02.120 dans le groupe 4 (plaque nucale antérieure cf. *S. schall*). Cependant, la distance euclidienne entre ces deux plaques nucales n'est que de 1,51 soit bien inférieure au seuil spécifique considéré pour la plaque nucale antérieure (3,50). La distinction des deux groupes plaque nucale antérieure *nov.* 2 ? et cf. *S. schall* qui avait été maintenue, malgré des distances entre individus inférieures au seuil spécifique et sur la base de différences d'affinités avec les espèces actuelles, n'a donc pas lieu d'être.

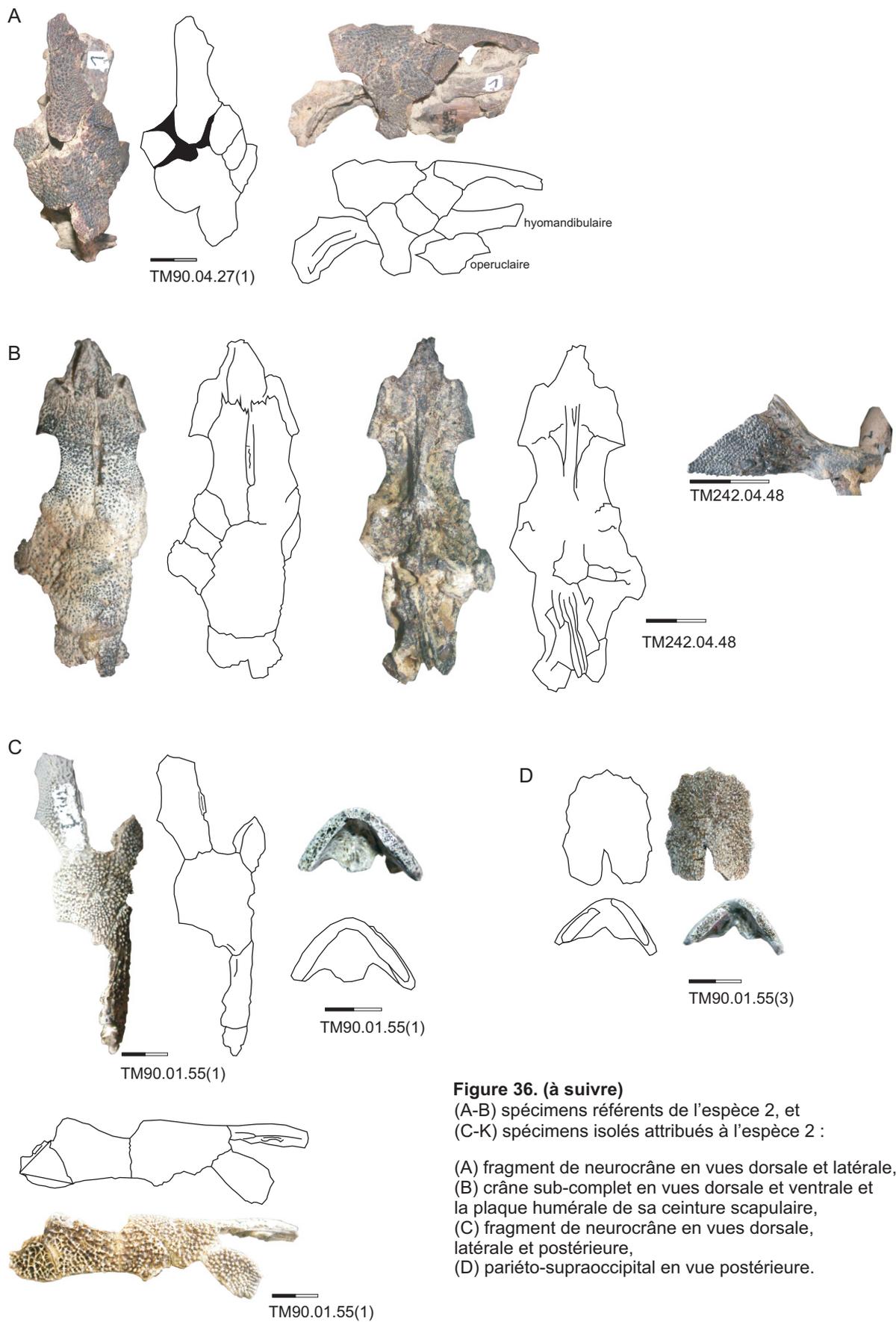


**Figure 35.** (A-B) spécimens référents de l'espèce 1, crânes sub-complets en vues dorsale et ventrale, (C) neurocrâne sub-complet en vue dorsale, (D) cleithra en vue externe, (E) épine dorsale en vue antérieure, (F) fragments de crânes en vue latérale.

En plus de ces caractères sur le mésethmoïde, l'ethmoïde latéral, le frontal, le pariéto-supraoccipital les plaques nucales antérieure et postérieure, l'épine dorsale et le cleithrum, l'espèce 1 montre quelques autres traits remarquables. L'angle formé entre les ailes du vomer et l'axe de symétrie de cet os est droit (Fig. 35A-B) comme chez toutes les espèces du bassin tchadien sauf *S. filamentosus*, *S. violaceus*, *S. clarias* et *S. sorex*. En vue dorsale, le sphénotique est allongé (Fig. 35A-B) ce qui le différencie de *S. courteti* et *S. violaceus*. Sa bordure antérieure, qui participe au contour de l'orbite, est courte et oblique ce qui le différencie nettement de *S. membranaceus* et *S. batensoda*. En vue ventrale, la fosse permettant l'articulation avec le condyle dorsal de l'hyomandibulaire est de forme quadrangulaire. En avant de cette large fosse, une seconde plus petite reçoit le processus antéro-dorsal de l'hyomandibulaire. Elle est profonde par rapport à ce qui est observé chez la plupart des espèces du bassin tchadien sauf *S. membranaceus* et *S. batensoda*. Le processus du ptérotique servant au soutien de l'hyomandibulaire est saillant et sa position est latérale comme chez toutes les actuels sauf *S. clarias* et *S. sorex*. La forme globale de l'orbitosphénoïde est celle d'un Y (Fig. 35B), avec des bords élargis sur toute la longueur de l'os. Les sutures antérieures établies avec les ethmoïdes latéraux sont de taille moyenne, entre celles larges de *S. courteti* et celles réduites de *S. batensoda*. L'angle formé entre ces sutures et l'axe de l'orbitosphénoïde est d'environ 45°. Le parasphénoïde présente un processus très développé projeté vers l'avant au-dessus du foramen optique (Fig. 35B). Ce dernier est de forme triangulaire et aplatie, sa taille est réduite. En arrière du foramen optique, la chambre *trigemino facialis* est grande et de forme arrondie. Sur la face ventrale du parasphénoïde, les surfaces d'articulation avec le panier branchial sont saillantes tandis que chez les espèces actuelles, seule une empreinte est observée.

### Attribution de spécimens isolés à l'espèce 1 (Tabl. 3)

L'espèce 1 présente un **méséthmoïde** de morphe 2. Quatre spécimens sont rapportés à ce même morphe, dont deux [TM242.04.48 et TM90.01.55(4)] présentent une tubérosité sur le bord antérieur de leur méséthmoïde qui est absente sur les neurocrânes définissant l'espèce 1. De plus, un de ces spécimens, TM242.04.48, est un crâne sub-complet, qui par ailleurs ne présente aucune affinité morphologique avec l'espèce 1. Le caractère « tubérosité sur le bord antérieur du méséthmoïde », non observé dans l'actuel, a donc sans doute une valeur spécifique et les méséthmoïdes de morphe 2 qui la présentent n'appartiennent pas à l'espèce 1. Les méséthmoïdes de morphe 2 sans tubérosité existent aussi sur d'autres neurocrânes connectés qui diffèrent par ailleurs de l'espèce 1. Les méséthmoïdes isolés de morphe 2 sans tubérosité ne peuvent donc pas être attribués à l'espèce 1 avec certitude. Les cinq **frontaux** isolés et mis au jour sur le site TM337 sont du même type que celui l'espèce 1 (*nov.* 3) et lui sont attribués. Parmi eux, le spécimen TM266.04.48 (Fig. 35C) présente en connexion un **ethmoïde latéral** qui a une forme « moyenne ». Rappelons que les catégories définies sur l'ethmoïde latéral n'avaient pas de valeur spécifique, elles répondaient uniquement à un objectif descriptif. Comme par ailleurs l'ethmoïde latéral est de forme « large » sur les deux crânes référents de l'espèce 1, on conclut qu'un ethmoïde latéral de forme « moyenne » à « large » peut exister chez cette espèce. Par ailleurs, seul l'ethmoïde latéral isolé TM337.04.05(2) est de forme « large ». Comme le crâne sub-complet d'Edinga présente lui aussi un ethmoïde latéral large mais diffère clairement de l'espèce 1 par la forme de son frontal et de son pariéto-supraoccipital, il apparaît qu'aucun ethmoïde latéral isolé de forme « large », ne peut être attribué à l'espèce 1 avec certitude, ni à aucune autre.



**Figure 36. (à suivre)**

(A-B) spécimens référents de l'espèce 2, et  
(C-K) spécimens isolés attribués à l'espèce 2 :

(A) fragment de neurocrâne en vues dorsale et latérale,  
(B) crâne sub-complet en vues dorsale et ventrale et  
la plaque humérale de sa ceinture scapulaire,  
(C) fragment de neurocrâne en vues dorsale,  
latérale et postérieure,  
(D) pariéto-supraoccipital en vue postérieure.

Le **pariéto-supraoccipital** de l'espèce 1 correspond au morphe « aff. *S. sorex* ». En plus des neurocrânes, quatre autres spécimens ont été attribués à ce type. Parmi eux, TM337.04.03(1) présente les frontaux, le pariéto-supraoccipital et les plaques nucales antérieure et postérieure en connexion. Ce spécimen ne peut en aucun cas être attribué à l'espèce 1 notamment sur la base des différences morphologiques importantes du frontal associé. Le morphe pariéto-supraoccipital « aff. *S. sorex* » recouvre donc plusieurs espèces fossiles présentes à Toros-Menalla : les pariéto-supraoccipitaux « aff. *S. sorex* » isolés ne peuvent être attribués à l'espèce 1 avec certitude.

Parmi les 41 cleithra fossiles isolés étudiés, le **cleithrum** de l'espèce 1 (*nov.* 7) est représenté par un unique spécimen. Les spécimens TM337.04.05(4) et (6), exclus de l'analyse quantitative car mal préservés, pourraient être rapportés à ce type de par leur allure générale (Fig. 35D). On remarque que bien que les cleithra soient les os les plus nombreux dans l'analyse morphométrique, l'espèce 1 y est très faiblement représentée. De la même façon, l'**épine dorsale** de l'espèce 1, observée sur le spécimen sub-complet TM92.06.70 mais exclue de l'analyse quantitative, a montré des caractéristiques morphologiques uniques par rapport aux 21 autres épines dorsales analysées. Seule l'épine isolée TM337.04.05(8), exclue de l'analyse quantitative, pourrait être rapportée à l'espèce 1 (Fig. 35B et E).

Concernant la **plaque nucale postérieure**, c'est un spécimen isolé sur quinze qui a été défini comme appartenant au « morphe 2 » qui caractérise l'espèce 1 (Fig. 35F). L'attribution de la **plaque nucale antérieure** a été discutée plus haut. Bien que l'espèce 1 soit peu représentée dans l'assemblage fossile étudié, son morphe de **plaque nucale antérieure** (cf. *S. schall*) a été reconnu chez dix spécimens sur quinze. Le morphe « cf. *S. schall* » est donc probablement présent chez au moins une autre espèce (voir espèce 5). Seule une plaque nucale antérieure associée à une postérieure peut être attribuée à l'espèce 1. Finalement, aucune **épine pectorale** n'a été retrouvée en connexion avec les spécimens TM92.06.70 et TM266.02.120.

## 2) Espèce 2

Les spécimens TM242 et 90.04.27(1) sont des neurocrânes sub-complets dont l'un en connexion avec la ceinture et l'épine pectorale (Fig. 36A-B). Sur ces deux spécimens, les plaques nucales sont abimées. Ils appartiennent à une même espèce inconnue aujourd'hui. La morphologie des plaques nucales et de l'épine dorsale est déduite d'autres fragments de crânes qui lui appartiennent.

### Description de l'espèce 2 (Fig. 36)

Les frontaux, le pariéto-supraoccipital, les plaques nucales antérieure et postérieure et l'épine pectorale de l'espèce 2 ont des morphologies originales dans l'assemblage fossile, soit la quasi totalité des os pour lesquels notre étude a permis de déterminer des groupes à valeur spécifique. L'espèce 2 présente des affinités morphologiques avec l'espèce actuelle *S. membranaceus* pour certains de ces os (frontaux, pariéto-supraoccipital et plaque nucale antérieure) ou encore *S. batensoda* pour l'épine pectorale. Elle en diffère nettement par la forme du mésethmoïde, du cleithrum (*nov.* 3+4), et de la plaque nucale postérieure (morphe 3) qui montrent des caractères originaux que l'on considère les espèces actuelles ou fossiles du Tchad.

Le mésethmoïde de l'espèce 2 correspond au morphe 2 comme chez l'espèce 1 mais, une tubérosité est présente sur le bord antérieur (voir discussion de l'attribution d'os isolés chez l'espèce 1). L'ethmoïde latéral est de forme « moyenne ».

L'orbitosphénoïde est en forme de Y avec des bords latéraux présents mais peu développés latéralement sur toute la longueur de l'os (Fig. 36B). Le parasphénoïde ne présente pas d'expansions antérieures au dessus du foramen optique comme chez *S. membranaceus* et *S. batensoda*. Le processus du ptérotique servant au soutien de l'hyomandibulaire est saillant et sa position est latérale comme chez tous les actuels sauf *S. clarias* et *S. sorex*. Enfin, le sphénotique présente un bord antérieur droit qui participe de façon importante à la délimitation de l'orbite dans sa partie dorsale postérieure (Fig. 36C). La forme de son bord libre est celle d'un V fermé comme chez *S. membranaceus* ou *S. batensoda*.

### Attribution de spécimens isolés à l'espèce 2 (Tabl. 3)

Le **mésethmoïde** isolé [TM90.01.55(4)] de morphe 2 et qui présente une tubérosité sur son bord antérieur est attribué à l'espèce 2 (voir ci-avant).

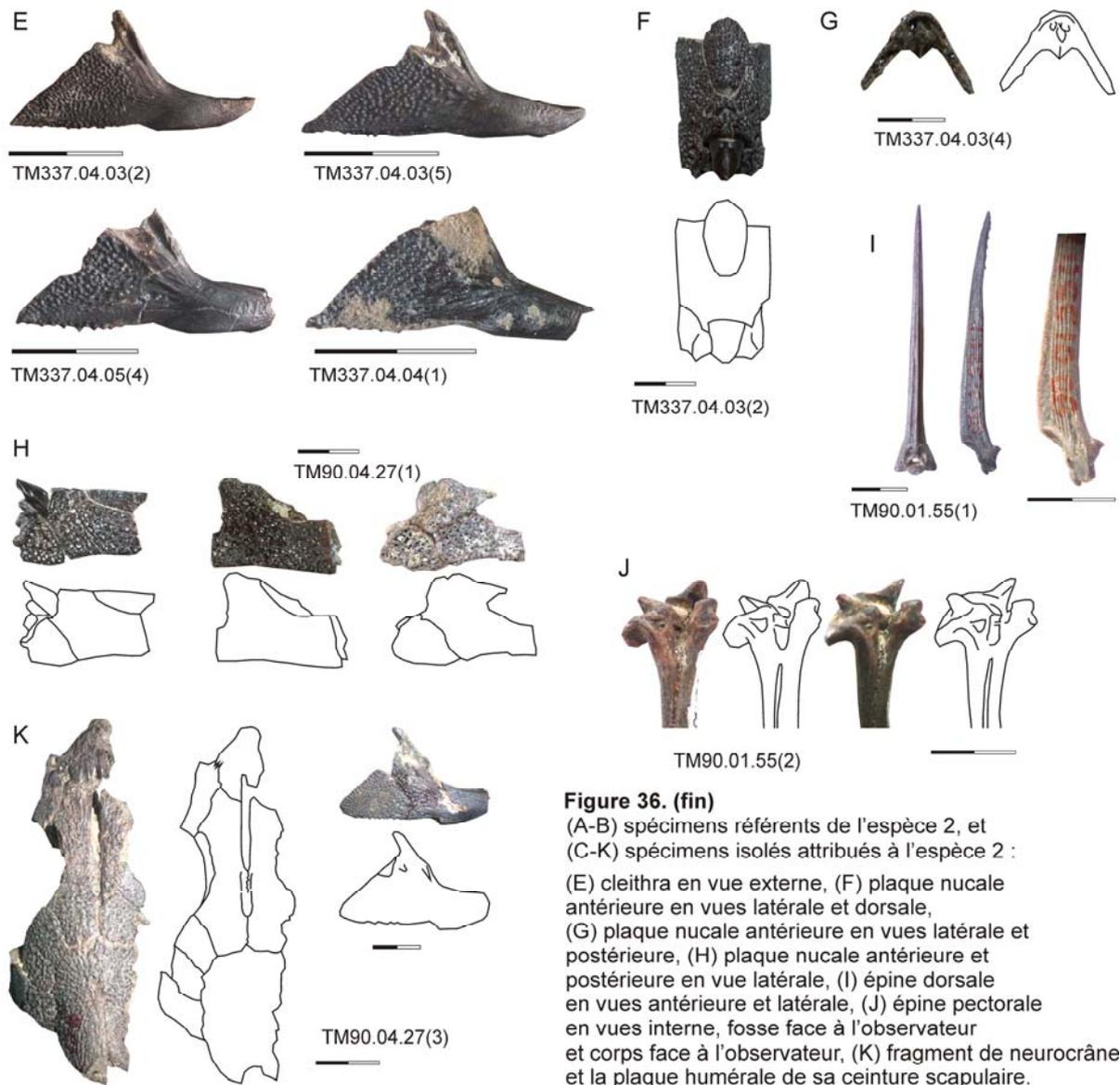
L'espèce 2 présente un **ethmoïde latéral** moyen. Deux autres spécimens ont été placés dans cette catégorie, le spécimen TM151.01.04(1) et le spécimen TM90.04.27(3). Sur ce dernier spécimen, un fragment de toit du neurocrâne sub-complet, la forme des frontaux et du pariéto-supraoccipital est compatible avec son attribution à l'espèce 2. Le spécimen TM151.01.04(1) quant à lui est constitué par des frontaux et des ethmoïdes latéraux en connexion. Ces frontaux ont été classés dans le morphe aff. *S. schall*, *S. clarias*, *S. nigrita*, *S. ocellifer* ce qui exclu toute appartenance à l'espèce 2.

Quatre **frontaux** isolés ont été rapportés au morphe présent chez l'espèce 2 (aff. *S. membranaceus*). Doit s'y ajouter le spécimen TM90.01.55(3), exclu de l'analyse quantitative. En effet, comme cette espèce fossile seulement dans l'assemblage, il présente un long bord de l'orbite sur le frontal et le bord du sphénotique surplombant l'orbite est droit (Fig. 36C).

Les **pariéto-supraoccipitaux** des deux crânes référents de l'espèce 2 [TM242.04.48 et TM90.04.27(1)] n'ont pas été inclus dans l'analyse quantitative parce qu'ils présentent des déformations importantes. Un autre spécimen, TM90.01.55(3) a été attribué à l'espèce 2 sur la base de la forme de son frontal et de son sphénotique (Fig. 36C). Il présente un pariéto-supraoccipital avec une flexure marquée de son toit, pas de pointe antérieure s'insérant entre les frontaux ni non plus d'échancrure antérieure marquant l'extension de la fontanelle frontale sur cet os. De ce fait, la ligne de suture entre le pariéto-supraoccipital et les frontaux est droite. Cette ligne de suture est de longueur comparable à ce que l'on observe chez les actuels tandis qu'elle est réduite sur tous les autres spécimens fossiles. Il n'y a pas de fenêtre temporale. Le bord postérieur libre est plutôt court. L'ensemble de ces caractères discrets permet à lui seul l'attribution de TM90.01.55(3) à l'espèce 2. Par ailleurs, les deux spécimens isolés TM90.99.51(3) et TM337.04.05(11) de morphologie aff. *S. membranaceus* sont rapportés à l'espèce 2 (Fig. 36D).

Dix-sept **cleithra** isolés appartiennent au groupe *nov.* 3+4 de l'espèce 2. Trois se trouvent à TM90, un à TM197 et tous les autres proviennent de TM337 (Fig. 36E).

Les **plaques nucales antérieures** des deux crânes référents de l'espèce 2 [TM242.04.48 et TM90.04.27(1)], tout comme leurs pariéto-supraoccipitaux, n'ont pas pu être incluses à l'analyse quantitative du fait de déformations importantes. Un autre spécimen, spécimen TM337.04.04(2), est une plaque nucale antérieure en connexion avec **une plaque postérieure** correspondant à l'espèce 2



**Figure 36. (fin)**  
 (A-B) spécimens référents de l'espèce 2, et  
 (C-K) spécimens isolés attribués à l'espèce 2 :  
 (E) cleithra en vue externe, (F) plaque nucale  
 antérieure en vues latérale et dorsale,  
 (G) plaque nucale antérieure en vues latérale et  
 postérieure, (H) plaque nucale antérieure et  
 postérieure en vue latérale, (I) épine dorsale  
 en vues antérieure et latérale, (J) épine pectorale  
 en vues interne, fosse face à l'observateur  
 et corps face à l'observateur, (K) fragment de neurocrâne  
 et la plaque humérale de sa ceinture scapulaire.

(morphé 3, Fig. 36F). La plaque nucale antérieure du spécimen TM337.04.04(2) est donc placée en aff. *S. membranaceus*. Elle est étroite et profonde ce qui est cohérent avec la flexure importante du toit crânien observée chez l'espèce 2. Le spécimen isolé TM337.04.03(4), exclu de l'analyse quantitative, est aussi rapporté à l'espèce 2, sur la base de cette flexure importante (Fig. 36G). La plaque nucale postérieure de morphé 3 définissant l'espèce 2 est observée sur un autre spécimen isolé, TM.90.04.27(1) (Fig. 36H).

Aucune **épine dorsale** n'a été retrouvée en connexion sur les crânes qui ont permis de définir l'espèce 2. Cependant, nous attribuons deux épines dorsales de TM90 à l'espèce 2 car 1) la totalité des autres os de *Synodontis* récoltés à TM90 appartiennent à l'espèce 2, 2) les deux épines dorsales de TM90 appartiennent à un même type morphologique et 3) ce type n'a été observé sur aucune autre espèce fossile du Tchad. La tête de l'épine est plutôt étroite, elle présente un corps droit avec une crête haute et lisse ce qui la rapproche de *S. batensoda* (Fig. 36I). De même pour les **épines pectorales**, un morphé particulier a été retrouvé à TM90 et n'est présent dans aucuns des autres sites de Toros-Menalla. Il présente des affinités morphologiques marquées avec *S. batensoda*, tout comme le frontal et la plaque nucale antérieure de l'espèce 2. Il est là encore fort probable que cette épine soit le morphé correspondant à l'espèce 2 (Fig. 36J).

Il est possible que le cleithrum *nov.* 3+4 soit présent chez plusieurs espèces présentes dans les assemblages fossiles du Tchad. En effet, c'est le morphe de près de la moitié des spécimens fossiles tandis que les frontaux et les plaques nucales antérieures de l'espèce 2 sont, en proportion, bien moins représentés. Pour les plaques nucales antérieures cela peut s'expliquer par la flexure importante du toit crânien qui induit probablement une zone de faiblesse médiane : ces plaques nucales postérieures sont rarement trouvées complètes. Enfin, notons que les neurocrânes sub-complets TM242.04.48, TM90.04.27(1) et TM90.04.27(3) (Fig. 36K) attribués à l'espèce 2 ont subi des déformations importantes tandis que la quasi-totalité des autres spécimens de Toros-Menalla est bien préservé. La distribution de l'espèce 2 au sein des sites de Toros-Menalla est particulière : on note sa présence exclusive de tout autre *Synodontis* à TM90.

### 3) Espèce 3

Un seul crâne partiel en connexion, le spécimen TM32.04.98 (Fig. 37A-J), appartient à cette nouvelle espèce inconnue aujourd'hui au Tchad. Elle se différencie de toutes les espèces actuelles et des autres espèces fossiles connues au Tchad en particulier par son mésethmoïde, sa plaque nucale postérieure et ses épines pectorales et dorsale. Ces dernières ne sont pas connues directement sur le spécimen de référence, mais par des fragments crâniens qui ont pu être associés à l'espèce.

#### **Description de l'espèce 3 (Fig. 37)**

L'analyse de la forme des os permet de distinguer le mésethmoïde (morphe 1), les frontaux (*nov.* 4) et la plaque nucale postérieure (morphe 1 ou 2) de toutes les autres espèces actuelles et fossiles du Tchad. En particulier, le mésethmoïde présente une forme générale plutôt allongée et établit avec les frontaux un contact particulièrement étroit (Fig. 37A). Sa forme générale est quadrangulaire avec un bord antérieur court par rapport à au bord postérieur. Le mésethmoïde présente une constriction au niveau de son tiers antérieur. En vue ventrale, on observe deux facettes antérieures rondes et une fosse postérieure dans laquelle les deux dépressions habituellement marquées sont absentes. Le bord antérieur de l'os et ses bords latéraux montrent un contact anguleux tandis qu'il est arrondi chez les actuels et chez les autres fossiles. L'insertion pour le vomer est marquée profondément tandis qu'elle reste superficielle chez les autres espèces exceptées *S. clarias* et *S. sorex*.

L'ethmoïde latéral est de forme « plutôt étroite », ce qui n'est pas observé chez d'autres espèces fossiles du Tchad (mais les groupes établis n'ont pas de valeur spécifique avérée). Les frontaux et le pariéto-supraoccipital (Fig. 37B-C) appartiennent aux deux mêmes groupes fossiles que ceux de l'espèce 4 (*nov.* 4 et *nov.* 2). Mais chez l'espèce 3, le pariéto-supraoccipital (Fig. 36C) est caractérisé par une entaille antérieure pour l'insertion de la fontanelle frontale et par des sutures avec le sphénotique et le post-temporal réduites en raison de la présence d'une fenêtre temporale. Les plaques nucales et l'épine dorsale ne sont pas présentes sur le spécimen référent. Nous proposons néanmoins de rapporter à l'espèce 3 des plaques nucales postérieures et des épines dorsales isolées (voir ci-après). La plaque humérale du cleithrum n'est pas connue sur le spécimen référent de l'espèce 3. En

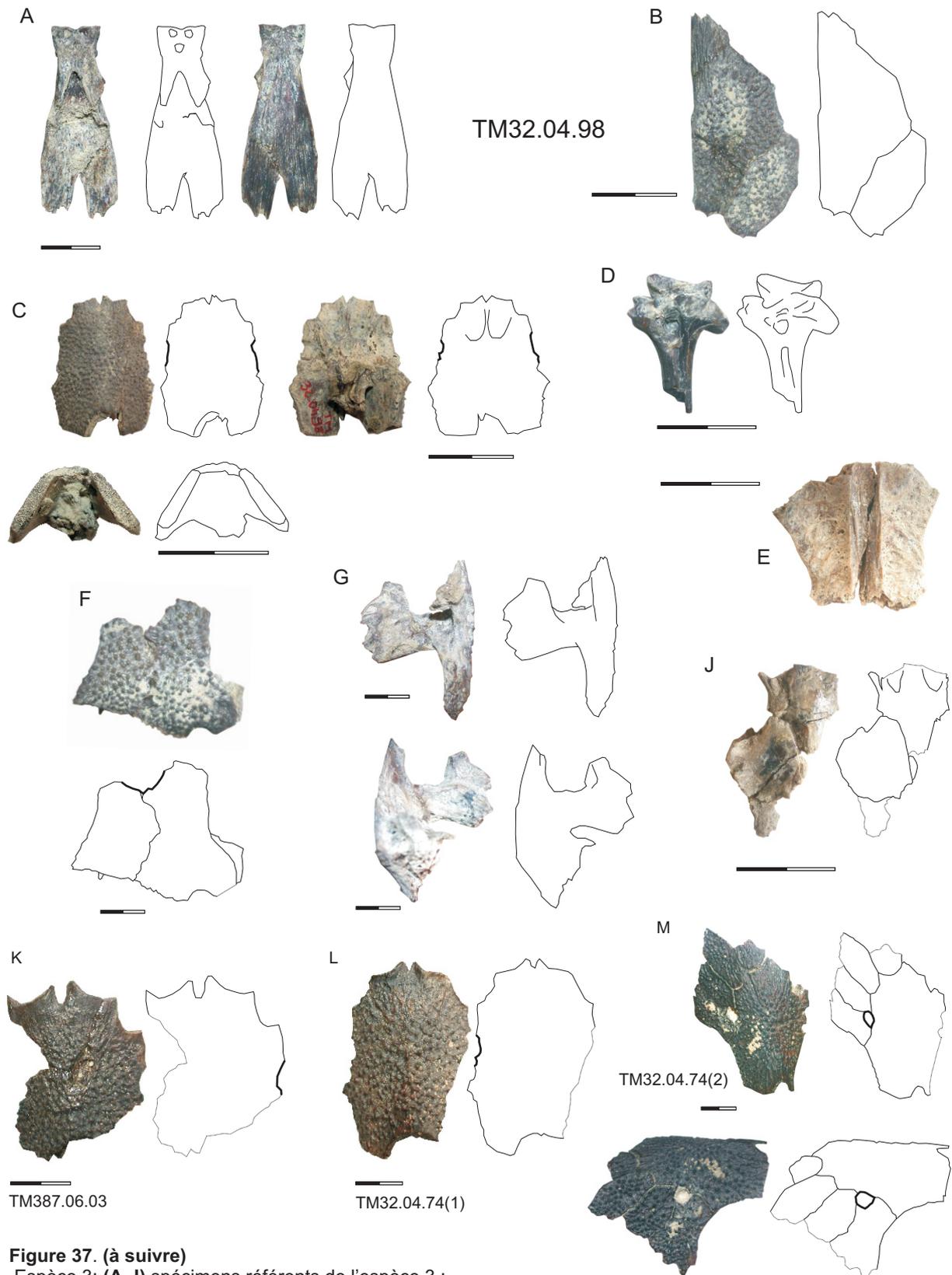
revanche, l'épine pectorale est préservée mais elle n'a pas été incluse dans l'analyse quantitative car seule la tête est connue ce qui rend son orientation pour les mesures impossible. Néanmoins, on note qu'elle présente une fosse interne particulièrement réduite (Fig. 36D). Ce caractère permet de rattacher une ensemble épine pectorale-cleithrum à l'espèce 3 et donc de connaître la morphologie cleithrale (groupe 1+2, cf. *S. clarias* ; voir ci-après).

Outres les os qui sont retrouvés à l'état isolés dans l'ancien, l'anatomie du neurocrâne peut être détaillée. Le sphénotique est allongé vers l'avant. Son bord libre a une forme de V plutôt ouvert et la longueur participant au bord de l'orbite est courte (Fig. 37E). Le processus du ptérotique pour le soutien de l'hyomandibulaire est saillant (Fig. 37F) et situé en position latérale comme chez toutes les espèces actuelles sauf *S. clarias* et *S. courteti*. Le bord libre du post-temporal, situé dans la continuité de celui du ptérotique, est droit et orné (Fig. 37F). Le bras postéro-ventral du post-temporal est plus développé que chez *S. clarias* où il montre un état de réduction extrême et moins développé que chez toutes les autres espèces tchadiennes (Fig. 37F). Le bras médial du post-temporal est haut et étroit atteignant presque la hauteur du bras postéro-ventral (Fig. 37G). Entre ces deux bras, l'excavation développée pour l'articulation avec le processus dorsal du cleithrum est large (Fig. 37G). L'orbitosphénoïde possède une forme de V et les bords latéraux sont très développés. L'orbitosphénoïde est très large (Fig. 37E), plus large que chez les espèces actuelles du bassin tchadien. Le parasphénoïde émet un long processus en baguette au dessus du foramen optique (Fig. 37J).

### Attribution de spécimens isolés à l'espèce 3 (Tabl. 3)

Le méséthmoïde de l'espèce 3 n'est connu que chez le spécimen référent (morphe 1). L'ethmoïde latéral de cette espèce est « plutôt étroit » ; c'est le plus étroit de tous les ethmoïdes latéraux fossiles étudiés et la différence qu'il présente avec eux est marquée. Le **frontal** est très large (Fig. 37B), il a été attribué au morphe *nov.* 4 qui n'est pas présent dans l'actuel bassin tchadien. Ce morphe est retrouvé sur deux autres neurocrânes sub-complets et sur cinq spécimens isolés. Le premier de ces deux neurocrânes, TM208.01.01, n'appartient pas à l'espèce 3 par sa plaque nucale postérieure (Fig. 19). Le second, ED, présente un ethmoïde latéral large et un orbitosphénoïde en forme de Y avec des bords latéraux peu développés, différent totalement de ceux de l'espèce 3. Ainsi, le morphe *nov.* 4, définissant le frontal de l'espèce 3 est présent chez plusieurs espèces fossiles ce qui rend l'attribution des frontaux isolés *nov.* 4 impossible, aucun autre caractère ne permettant de les distinguer.

Le **pariéto-supraoccipital** de l'espèce 3 est classé dans le morphe *nov.* 2. Il présente une entaille antérieure correspondant à l'insertion de la fontanelle frontale et son bord latéral est marqué par la présence d'une large fenêtre temporale. Les pariéto-supraoccipitaux des deux neurocrânes sub-complets considérés précédemment (TM208.01.01 et ED) et deux spécimens isolés présentent également un pariéto-supraoccipital morphe *nov.* 2 mais sur lequel ces caractères discrets sont absents. Ils ne sont donc pas attribués à l'espèce 3. En revanche, trois pariéto-supraoccipitaux (Fig. 37K-M) non inclus dans l'analyse quantitative et présents à TM387 et TM32 sont rapportés à l'espèce 3 en raison de la présence d'une fenêtre temporale marquée. Deux d'entre eux présentent également une entaille antérieure pour l'insertion de la fontanelle frontale. Ce dernier caractère n'est pas stable chez les espèces actuelles tandis que la présence marquée de la fosse temporale seule permet de reconnaître *S. courteti* et *S. violaceus*.



**Figure 37. (à suivre)**

Espèce 3: **(A-J)** spécimens référents de l'espèce 3 :

(A) mésethmoïde en vues ventrale et dorsale,

(B) frontal et sphénotique en vue dorsale, (C) pariéto-supraoccipital en vues dorsale, ventrale et postérieure,

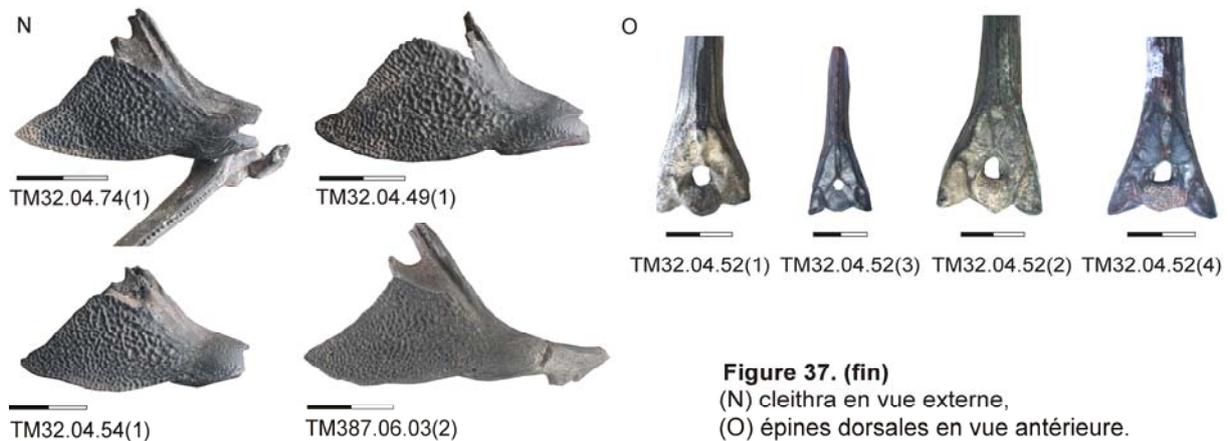
(C) pariéto-supraoccipital en vues dorsale, ventrale et postérieure, (D) épine pectorale en vue interne, orientée fosse interne face à l'observateur, (D) épine pectorale en vue interne, orientée fosse interne face à l'observateur,

(E) orbitosphénoïde en vue dorsale, (F) post-temporal et ptérotique en vue externe, (G) post-temporal en vue

antérieure et postérieure, (G) post-temporal en vue antérieure et postérieure, (J) fragment de parashénoïde et

protitique en vue dorsale ; **(K-O)** matériel isolé : (K-L) pariéto-supraoccipitaux en vue dorsale, (M) fragment de

neurocrâne en vues latérale et dorsale.



**Figure 37. (fin)**

(N) cleithra en vue externe,

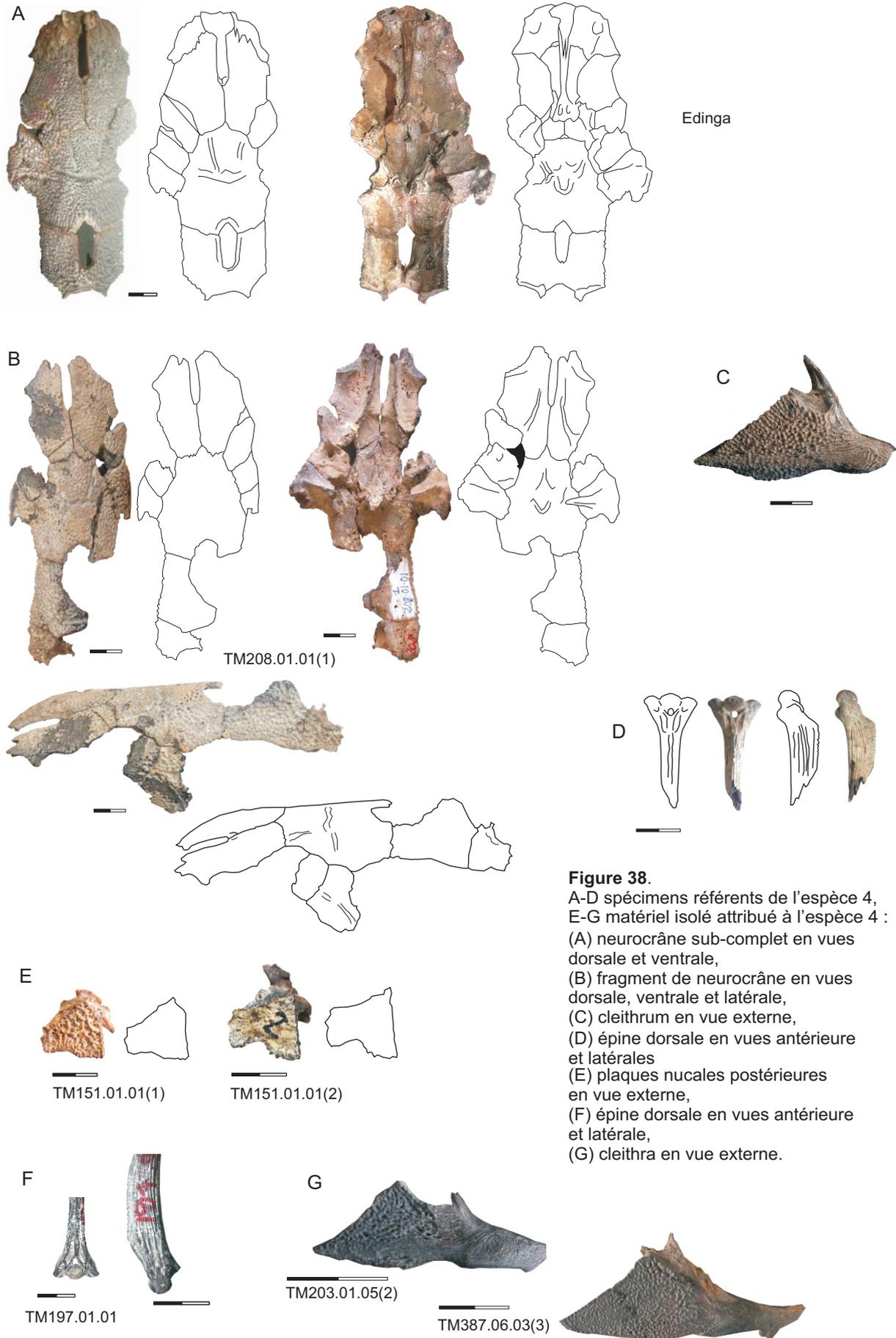
(O) épines dorsales en vue antérieure.

Aucune **plaque nucale antérieure** n'a pu être rattachée à l'espèce 3. On peut cependant proposer qu'elle est pliée vue la forme du pariéto-supraoccipital et de la plaque nucale postérieure. Elle ressemble donc à celle de l'espèce 2.

La **plaque nucale postérieure** de l'espèce 3, présente sur le spécimen référent (TM32.04.98), correspond au morphe 1 ou au morphe 2. Le morphe 2 existe chez l'espèce fossile 1. Par ailleurs, les plaques nucales postérieures de trois spécimens de TM387 et d'un spécimen de TM32 (TM32.04.52) montrent le morphe 1. Il est donc très probable que le morphe 1 soit celui de l'espèce 3. Outre le spécimen référent (TM32.04.98), quatre plaques nucales postérieures isolées sont donc rattachées à l'espèce 3 (Fig. 37N).

La ceinture cleithrale du spécimen référent de l'espèce 3 est incomplète : la plaque humérale est cassée et seule la tête de l'épine est préservée. La fosse interne particulièrement réduite de l'**épine pectorale** est observée sur l'épine pectorale en connexion avec le cleithrum TM32.04.74(1) ainsi que sur les deux épines pectorales analysées à TM387, qui sont toutes trois rattachées à cette espèce. Par son épine, le **cleithrum** TM32.04.74(1) est donc associé à l'espèce 3 (groupe 1+2 cf. *S. clarias*). Ce morphe, réunissant deux groupes établis par l'agglomération, a également été retrouvé en association avec le crâne sub-complet TM208.01.01 qui n'appartient pas à l'espèce 3. Tandis que le spécimen TM208.01.01 se situe dans le groupe 2 (groupe 1+2 cf. *S. clarias*), trois spécimens de TM32 se situent dans le groupe 1 (groupe 1+2 cf. *S. clarias*). Il faut donc soit admettre que le morphe cf. *S. clarias* est présent sur plusieurs espèces soit que la réunion groupe 1 et groupe 2 réalisée n'avait pas lieu d'être. C'est cette dernière proposition qui est la plus vraisemblable. Six spécimens isolés présentent le morphe « groupe 1 cf. *S. clarias* », trois se trouvent à TM32, deux à TM387 et un à TM203 (Fig. 37N).

Enfin, aucune **épine dorsale** n'a été retrouvée en connexion avec le spécimen TM32.04.98. Cependant, toutes les épines dorsales étudiées à TM32 peuvent être rapportées à un même morphe fossile : *nov.* 1+2+3. C'est le morphe de toutes les épines dorsales fossiles du Tchad excepté celles de l'espèce 1. Cependant, ces épines de TM32 montrent une crête antérieure lisse et un bord proximal des processus articulaires rentrant qui les distinguent de toutes les autres. Il est donc très probable que ce morphe soit celui de l'espèce 3 qui est seule représentée à TM32 pour tous les autres os (Fig. 37O).



Edinga

**Figure 38.**  
 A-D spécimens référents de l'espèce 4,  
 E-G matériel isolé attribué à l'espèce 4 :  
 (A) neurocrâne sub-complet en vues  
 dorsale et ventrale,  
 (B) fragment de neurocrâne en vues  
 dorsale, ventrale et latérale,  
 (C) cleithrum en vue externe,  
 (D) épine dorsale en vues antérieure  
 et latérales  
 (E) plaques nucales postérieures  
 en vue externe,  
 (F) épine dorsale en vues antérieure  
 et latérale,  
 (G) cleithra en vue externe.

## 4) Espèce 4

L'espèce 4 correspond à une nouvelle espèce pour le bassin du Tchad. Elle est représentée par les spécimens TM208.01.01 et ED (Fig. 38A-D) dont les caractéristiques ont été partiellement discutées au paragraphe précédent. Ces deux spécimens sont des neurocrânes préservés notamment pour leur toit crânien, tandis que la partie ventrale est partiellement détruite. On connaît aussi la plaque nucale postérieure, l'épine dorsale et le cleithrum sur le spécimen TM208.01.01. Le méséthmoïde est inconnu.

### Description de l'espèce 4 (Fig. 38)

L'espèce 4 présente des affinités marquées avec l'espèce 3. Tout comme elle, son neurocrâne est large. Ses frontaux et son pariéto-supraoccipital appartiennent aux mêmes groupes que ceux de l'espèce 3 (frontal *nov.* 4 ; pariéto-supraoccipital *nov.* 2). Le cleithrum a lui aussi été classé dans le même groupe que l'espèce 3 (groupe 1+2 *cf.* *S. clarias*), groupe dont l'homogénéité a été discutée au paragraphe précédent (Fig. 38C).

Contrairement à ce qui est observé chez l'espèce 3, l'éthmoïde latéral est de forme « large » (Fig. 38A) et la plaque nucale postérieure correspond aux morphes 4 et 5 (Fig. 38B). De plus, le pariéto-supraoccipital, bien qu'attribué au même type que l'espèce 3 (*nov.* 2), en diffère par l'absence de bord pour la fenêtre temporale qui est donc absente (Fig. 38A-B). En vue ventrale, le pariéto-supraoccipital de TM208.01.01 présente une crête antérieure moins saillante que celle observée chez l'espèce 3 (Fig. 38B). Il n'y a pas d'extension de la fontanelle frontale sur cet os. En vue postérieure, la plicature de l'os est moyenne. La plaque nucale antérieure appartient au morphe *cf.* *S. schall*, reconnu aussi sur les espèces 1 et 5. La plaque nucale postérieure est quadrangulaire (morphe 4) et appartient au groupe 4 (Fig. 38B). Ce groupe réunit les morphes 4 (quadrangulaire) et 5 (triangulaire) car ils peuvent être présents chez une même espèce actuelle (*e.g.* *S. schall*). L'épine dorsale, retrouvée associée sur le spécimen TM208.01.01, diffère franchement du type attribué à l'espèce 3. La crête antérieure du corps de l'épine est ornementée, ce qui constitue un caractère à valeur spécifique, et le bord proximal des processus articulaires latéraux est horizontal tandis qu'incliné vers le processus articulaire médian chez l'espèce 3 (Fig. 38D).

Le processus ptérotique qui soutient l'hyomandibulaire est saillant et situé en position latérale. Le bras postéro-ventral du post-temporal est plus étendu que chez *S. clarias* où il montre un état de réduction extrême, mais moins développé que chez toutes les autres espèces tchadiennes. Le bras médial n'est pas connu. L'angle formé entre les ailes du vomer et son axe de symétrie est droit comme chez toutes les espèces du bassin tchadien sauf *filamentosus* *S. violaceus*, *S. clarias* et *S. sorex*. L'orbitosphénoïde présente franchement une forme en Y (Fig. 38A). Des bords latéraux sont présents mais nettement moins larges que chez l'espèce 3. La ligne de suture entre orbitosphénoïde et l'éthmoïde latéral est longue et forme avec l'axe du corps un angle d'environ 45°. Le parasphénoïde émet un processus en baguette au dessus du foramen optique qui présente une taille réduite.

### Attribution des spécimens isolés à l'espèce 4 (Tabl. 3)

L'attribution des **ethmoïdes latéraux** isolés serait hasardeuse dans la mesure où la forme « large » est partagée avec l'espèce 1. L'attribution de **frontaux** isolés à l'espèce 4 est également impossible car le morphe qui la caractérise est également celui de l'espèce 3. On considère que l'absence de fenêtre temporale permet de distinguer les **pariéto-supraoccipitaux** isolés du groupe 2 (*nov. 2*) de l'espèce 4 de ceux de l'espèce 3. Deux pariéto-supraoccipitaux isolés situés à TM337 et à TM151 sont ainsi attribués à l'espèce 4.

La **plaque nucale antérieure** est très abimée sur le spécimen TM208.01.01. Celle d'ED appartient au groupe *nov. 2 ?* dont la validité a été infirmée lors de la discussion sur les caractères définissant l'espèce 1. Les spécimens du groupe *nov. 2 ?* ont été réattribués au groupe 4 cf. *schall*. Comme le laisse supposer le nombre important de plaques nucales antérieures classées dans ce groupe, le morphe cf. *schall* est celui de plusieurs espèces, les espèces 1, 4 et 5. Toute tentative d'attribution précise des spécimens isolés est là encore impossible.

Quatre **plaques nucales postérieures** appartiennent au groupe 4. Deux montrent le morphe 4 quadrangulaire à TM151 et deux le morphe 5 triangulaire à TM337. Les spécimens quadrangulaires peuvent être attribués sans équivoque à l'espèce 4. Remarquons tout de même que les deux plaques nucales quadrangulaires de TM151 présentent sur leur bord ventral une échancrure (Fig. 38E). Ce caractère ne peut pas être évalué sur le spécimen référent de l'espèce pour cet os (TM208.01.01). Il n'a pas été observé sur les espèces actuelles. Au contraire, pour les plaques nucales postérieures triangulaires, une attribution à l'espèce 4 n'est pas justifiée. En effet, ce morphe existe chez le spécimen TM337.04.03(1) qui est représenté par une neurocraîne sub-complet et qui n'appartient pas à l'espèce 4 par ses frontaux (aff. *S. schall*, *S. clarias*, *S. nigrita*, *S. ocellifer*) et son pariéto-supraoccipital (aff. *S. sorex*) Le spécimen TM337.04.05(7) est quand à lui représenté par les plaques nucales antérieure et postérieure. Cette dernière a été placée dans le groupe 3, aff. *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. filamentosus*, *S. nigrita* et de ce fait ce spécimen fossile ne peut en aucun cas appartenir à l'espèce 4.

Sur la base de la présence d'une crête antérieure tuberculée, deux **épinés dorsales** isolées sont attribuées à l'espèce 4 [TM151.01.04 et TM197.01.01, (Fig. 38F)]. La présence d'une épine dorsale de l'espèce 4 sur le site TM151 est en accord avec la présence sur ce même site des deux plaques nucales postérieures appartenant à cette même espèce.

Le **cleithrum** de l'espèce 4 correspond au type groupe 1+2 cf. *S. clarias*. Comme discuté pour l'attribution de pièces isolées à l'espèce 3, ce groupe rassemble les deux espèces 3 et 4. Cependant les deux sous-ensembles 1 et 2 semblent correspondre à deux espèces montrant des morphologies continues entre eux. C'est ce qui se dégage de l'analyse des cleithra associés à d'autres éléments pouvant être clairement attribués à l'une ou l'autre espèce. Considérant seulement le sous-ensemble groupe 2 du morphe groupe 1+2 cf. *S. clarias*, au moins huit cleithra isolés des sites TM90, 197, 203 et 387 appartiennent à l'espèce 4 (Fig. 38G). Aucune **épine pectorale** n'a été retrouvée en connexion avec l'un des deux spécimens ayant servi à définir l'espèce.

## 5) Espèce 5

L'espèce 5 est représentée par un neurocrâne sub-complet et un spécimen ne comprenant que la partie antérieure du neurocrâne. Elle est la seule décrite dans l'assemblage fossile de Toros-Menalla dont la morphologie correspond à une espèce actuellement présente dans le bassin du Tchad : *S. schall*. Elle est définie par les spécimens TM151.01.01(1) et TM337.04.03(1) (Fig. 39A-B) qui ne présentent que le toit crânien préservé.

### Description de l'espèce 5 (Fig. 39)

Les os connus chez cette espèce présentent pour certains une morphologie unique dans l'assemblage fossile (comme le frontal), ou encore des morphologies déjà connues chez d'autres espèces fossiles du Tchad (comme les plaques nucales). L'ensemble formé est original et correspond à la morphologie de *S. schall*.

Le mésethmoïde est présent chez TM151.01.01(1) seulement mais il est émoussé et donc difficile à caractériser (Fig. 39A). La constriction de l'os au niveau de son tiers antérieur est peu marquée. L'ethmoïde latéral appartient est de forme « moyenne » chez les deux spécimens de référence. Leurs frontaux sont différents de celui des autres espèces reconnues dans les assemblages fossiles du Tchad (aff. *S. schall*, *S. clarias*, *S. nigrita*, *S. ocellifer*). L'espèce 5 présente une plaque nucale antérieure cf. *S. schall* qui est aussi celle des espèces 1 et 4. La plaque nucale postérieure est triangulaire et ressemble entre autres à ce qui est observé chez les spécimens actuels de *S. schall*. L'ensemble de ces caractères correspond à ce qui est observé chez *S. schall* actuellement.

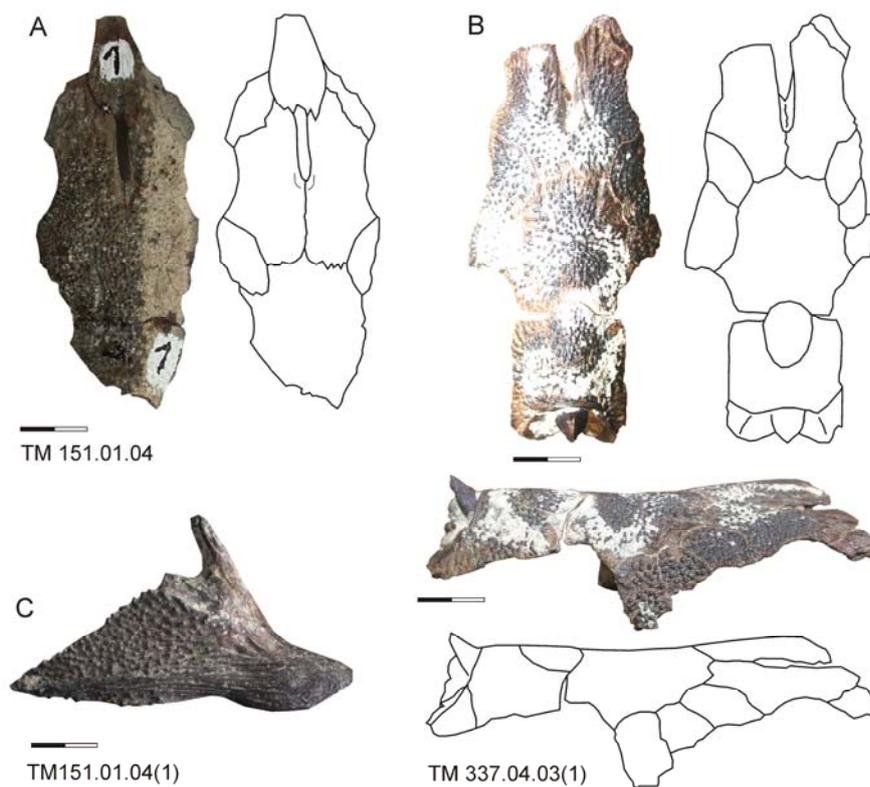
Le pariéto-supraoccipital de TM337.04.03(1) appartient au groupe 1, aff. *S. sorex*, mais diffère de cette espèce notamment par l'absence de pointe antérieure de l'os s'insérant entre les frontaux (Fig. 39B). On note que les distances euclidiennes entre le spécimen TM337.04.03(1) et chacun des spécimens actuels de *S. schall* étudiés sont inférieures au seuil spécifique. Finalement, l'absence de pointe antérieure sur le pariéto-supraoccipital et les valeurs de distances euclidiennes indiquent une appartenance possible à *S. schall* même si, sur la base de nos critères morphométriques l'affinité de la forme avec celle observée chez *S. sorex* est plus marquée. Aucune épine pectorale, ni dorsale ni aucun cleithrum n'a été retrouvé en association avec l'un de ces spécimens. Des caractères supplémentaires ne peuvent être décrits du fait de la préservation des spécimens TM337.04.03(1) et TM151.01.01(1).

Bref, pour l'ensemble des os préservés, ces deux spécimens ressemblent à *Synodontis schall*.

### Attribution des spécimens isolés à l'espèce 5 (Tabl. 3)

On peut rapporter à l'espèce 5 un **frontal** isolé situé à TM197. Pour les **plaques nucales antérieures**, comme déjà discuté, une attribution est impossible parce que le morphe *S. cf. schall* est aussi observé chez les espèces 1, 4 et 5. De même, le **pariéto-supraoccipital** présent sur l'espèce 5 l'est aussi sur l'espèce 1.

Le **cleithrum** n'est pas connu sur les spécimens référents. Cependant, on remarque que deux spécimens isolés montrent une morphologie similaire à celle de *S. schall*. Cette morphologie n'a été observée sur aucune autre des espèces décrites dans les assemblages fossiles tchadiens et peut être rapportée à cette 5<sup>ème</sup> espèce. On note d'ailleurs qu'un des cleithra a été livré par le site TM151 en même temps que d'autres restes de cette espèce (Fig. 39C). La **plaque nucale postérieure** TM337.04.05(7), associée à sa plaque nucale antérieure, montre le morphe triangulaire observé sur l'espèce 5 (Fig. 39B). Cependant, la plaque nucale antérieure est placée dans le groupe 3, aff. *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. filamentosus*, *S. nigrita*. Ce spécimen isolé ne peut donc être attribué à l'espèce 5. Aucune épine pectorale ou dorsale isolée ne peut être rapportée à l'espèce 5. Si l'on considère l'espèce actuelle *S. schall* alors l'épine dorsale devrait présenter une crête tuberculée sur son bord antérieur, comme celles de l'espèce 4.



**Figure 39.** (A-B) spécimens référents de l'espèce 5 : (A) fragment de neurocrâne en vue dorsale, (B) neurocrâne sub-complet en vues dorsale et latérale ; (C) matériel isolé attribué à l'espèce 5 : cleithrum en vue latérale.

## 6) Spécimens non attribués

Quelques pièces isolées n'ont pu être rapportées à aucune des espèces définies à partir de l'analyse des neurocrânes sub-complets.

TM337.04.05(2) est un ethmoïde latéral et un frontal associés. L'ethmoïde latéral est très large, plus large que chez aucun actuel étudié. Le frontal est large également et appartient au groupe 4 (*nov.* 4) présent sur les espèces 3 et 4. Cependant la première présente un ethmoïde latéral plutôt étroit et la seconde un ethmoïde latéral plutôt large. Les ethmoïdes latéraux ne constituent pas un bon élément pour décrire les *Synodontis* à un niveau spécifique, mais leur forme montre des tendances qui peuvent néanmoins être utilisées en dernier recours : ils n'offrent pas de caractères discrets et seule une variable quantitative peut être utilisée pour les décrire. Ainsi, le spécimen TM337.04.05(2) appartient sans doute à l'espèce 4 pour laquelle il faut alors admettre que ses ethmoïdes latéraux sont de forme « large à très large » (Tabl. 3).

Deux plaques nucales antérieures [TM337.04.05(7) et (8)] n'ont pu être rattachées à aucune des espèces définies. Elles appartiennent au groupe 3, reconnu par un morphe aff. *S. violaceus*, *S. courteti*, *S. filamentosus*, *S. nigrita*'. Celui-ci est bien circonscrit dans l'actuel et ne peut être confondu avec aucun autre. Ces deux spécimens fossiles représentent donc une **sixième espèce** présente à Toros-Menalla. Cette espèce 6 possède une plaque nucale postérieure triangulaire, observée sur le spécimen TM337.04.05(7).

Concernant les cleithra, deux points peuvent être soulignés. Tout d'abord, deux morphes n'ont pu être rattachés à des espèces définies par les crânes sub-complets : celui du groupe 3'+4' (*nov.* 3'+4') et celui du groupe 6 (cf. *S. nigrita*, *S. eupterus*). Ce dernier type pourrait être rattaché à la sixième espèce définie précédemment et dont la plaque nucale antérieure possède également des affinités avec *S. nigrita* (Tabl. 3). Quoiqu'il en soit, il faut admettre la présence d'une **septième espèce** à Toros-Menalla. Si les cleithra du groupe 6 appartiennent bien à la sixième espèce, ceux du groupe 3'+4', appartiennent à la septième.

Suit le tableau récapitulatif des attributions des différentes pièces fossiles du Tchad aux espèces reconnues (Tabl. 3).

		espèce définies par l'étude des crânes référents				autres	
		espèce 1 (nov)	espèce 2 (nov)	espèce 3 (nov)	espèce 4 (nov)	cf. <i>S. schall</i>	
spécimens référents	ED						
	TM208.01.01						
	TM32.04.98						
	TM92.06.70						
	TM266.02.120						
	TM242.04.48						
	TM90.04.27(1)						
	TM151.01.01(1)						
TM337.04.03(1)							
mesethmoïde	morphes définis sur les crânes référents	morphe 2 sans tubérosité antérieure	morphe 2 avec tubérosité antérieure	morphe 1	?	?	
	TM151.01.01(2)						
	TM90.01.55(4)						
	TM337.04.05						
ethmoïde latéral	formes définies sur les crânes référents	large	moyen	plutôt étroit	large	moyen	
	TM151.01.04(1)						
	TM266.04.48	moyen (attribution sur la base de la forme des frontaux)					
	TM90.04.27(3)		moyen (attribution sur la base de la forme des frontaux)				
	TM337.04.05(2)						
	TM337.04.05(1)						
frontaux	groupes définis sur les crânes référents	groupe 3, nov. 3	groupe 1, aff. <i>S. membranaceus</i>	groupe 4, nov. 4	groupe 4, nov. 4	groupe 2, aff. <i>S. schall</i> , <i>S. clarias</i> , <i>S. nigrita</i> , <i>S. ocellifer</i>	
	TM90.01.55(1)						
	TM197.01.01(1)						
	TM197.01.01(2)						
	TM197.01.01(3)						
	TM266.04.48						
	TM337.04.05(1)						
	TM337.04.05(2)				(ethmoïde latéral large)		
	TM337.04.05(3)						
	TM337.04.05(4)						
	TM337.04.05(5)						
	TM337.04.05(6)						
	TM337.04.04(1)						
	TM337.04.04(2)						
	TM337.04.04(3)						
TM337.04.04(4)							
TM387.06.03(1)							
parieto-supraoccipital	groupes définis sur les crânes référents	groupe 1, aff. <i>S. sorex</i>	aff. <i>S. membranaceus</i> *	groupe 2, nov. 2 (+fenêtre temporale)	groupe 2, nov. 2	groupe 1, aff. <i>S. sorex</i>	
	TM203.01.05(1)						
	TM337.04.05(3)						
	TM337.04.05(2)						
	TM337.04.04(1)						
	TM151.01.04(2)						
	TM90.01.55(3)*						
	TM337.04.05(11)*						
	TM387.06.03*						
	TM32.04.74(1)*						
	TM32.04.74(2)*						

**Table 3.** Attribution du matériel fossile aux espèces fossiles reconnues dans les sites tchadiens (à suivre).  
\* concerne les individus très abîmés, non traités lors de l'analyse.

	espèce 1 (nov)	espèce 2 (nov)	espèce 3 (nov)	espèce 4 (nov)	cf. <i>S. schall</i>	espèce 6	
plaque nucale antérieure	groupes définis sur les crânes référents	groupe 2, nov. 2 ?, groupe 4, cf. <i>S. schall</i>	aff. <i>S. membranaceus</i> *	?	groupe 2, nov. 2 ?, groupe 4, cf. <i>S. schall</i>	groupe 4, cf. <i>S. schall</i>	groupe 3, aff. <i>S. nigrita</i> , <i>S. violaceus</i> , <i>S. courteti</i> , <i>S. filamentosus</i>
	TM197.01.01(1)						
	TM203.01.05(2)						
	TM266.06.48						
	TM337.04.03(2)						
	TM337.04.03(3)						
	TM337.04.03(5)						
	TM337.04.04(5)						
	TM337.04.04(6)						
	TM337.04.04(9)						
	TM337.04.05(7)						espèce 6
	TM337.04.05(8)						espèce 6
	TM337.04.04(2)*						
	TM90.04.27(1)*						

	espèce 1 (nov)	espèce 2 (nov)	espèce 3 (nov)	espèce 4 (nov)	cf. <i>S. schall</i>	espèce 6	
plaque nucale postérieure	morphes définis sur les crânes référents	morphe 2	morphe 3	morphe 1	morphe 4	morphe 5	morphe 5
	TM32.04.52						
	TM151.01.01(1)						
	TM151.01.01(2)						
	TM266.06.48						
	TM337.04.05(7)						
	TM337.04.03(2)						
	TM387.06.03(1)						
	TM387.06.03(2)						
	TM387.06.03(3)						associé à plaque nucale antérieure espèce 6

	espèce 1 (nov)	espèce 2 (nov)	espèce 3 (nov)	espèce 4 (nov)	cf. <i>S. schall</i>	espèce 7 ou 6?
cleithra	groupes définis sur les crânes référents	groupe 7, nov. 7	groupe 3+4, nov. 3+4	groupe 1+2, cf. <i>S. clarias</i>	groupe 1+2, cf. <i>S. clarias</i>	7: gr. 3'+4', nov. 3'+4' ? 6?: groupe 6, cf. <i>S. nigrita</i> , <i>S. eupterus</i>
	TM32.04.49(1)					
	TM32.04.54(1)					
	TM32.04.74(1)					
	TM90.01.55(1)					
	TM90.04.52(1)					
	TM90.04.52(2)					
	TM90.04.54(1)					
	TM90.99.51(3)					
	TM151.01.04(1)					
	TM197.01.01(1)					groupe 5 cf. <i>S. schall</i>
	TM197.01.01(2)					
	TM197.01.01(3)					
	TM203.01.05(2)					
	TM203.01.05(3)					
	TM203.01.05(8)					
	TM217(1)					groupe 5 cf. <i>S. schall</i>
	TM337(1)					
	TM337.03(1)					
	TM337.04.03(1)					
	TM337.04.03(2)					
	TM337.04.03(4)					
	TM337.04.03(5)					
	TM337.04.03(6)					
	TM337.04.03(7)					
	TM337.04.03(8)					
	TM337.04.04(1)					
	TM337.04.04(2)					
	TM337.04.04(3)					
	TM337.04.04(4)					
	TM337.04.05(2)					
	TM337.04.05(4)					
	TM337.04.05(6)					
	TM337.04.05(7)					
TM337.04.05(8)						
TM387.06.03(1)						
TM387.06.03(2)						
TM387.06.03(3)						
TM387.06.03(5)						
TM337.04.05(4)*						
TM337.04.05(6)*						

**Table 3.** Attribution du matériel fossile aux espèces fossiles reconnues dans les sites tchadiens (à suivre).

\* concerne les individus très abîmés, non traités lors de l'analyse.

	espèce 1 (nov)	espèce 2 (nov)	espèce 3 (nov)	espèce 4 (nov)	cf. <i>S. schall</i>	
groupes définis sur les crânes référents	groupe <i>nov.</i> 4, tête articulaire large	groupe 1, 2 et 3, <i>nov.</i> 1+2+3 ?*	groupe 1, 2 et 3, <i>nov.</i> 1+2+3 ?*	groupe 1, 2 et 3, <i>nov.</i> 1+2+3 ?	groupe 1, 2 et 3, <i>nov.</i> 1+2+3 ?*	
caractères discrets		épine droite, crête lisse	bord proximal des processus articulaires rentrant	crête tuberculée	crête tuberculée?	
épine dorsale	TM337.04.04(1)					
	TM337.04.04(2)					
	TM337.04.04(3)					
	TM337.04.05(1)					
	TM337.04.05(2)					
	TM337.04.05(4)					
	TM337.04.05(3)					
	TM337.04.05(6)					
	TM337.04.05(7)					
	TM337.04.05(8)					
	TM337.04.03(1)					
	TM337.04.03(2)					
	TM337.04.03(3)					
	TM337.04.03(4)					
	TM151.01.04					
	TM197.01.01					
	TM32.04.52(1)					
TM32.04.52(3)						
TM90.01.55(1)						
TM90.01.55(2)						
TM337.04.05(9)						? (corps de l'épine très courbe)
TM337.04.05(8)*						

	espèce 1 (nov)	espèce 2 (nov)	espèce 3 (nov)	espèce 4 (nov)	cf. <i>S. schall</i>	
groupes définis sur les crânes référents	?	groupe 3, aff. <i>S. batensoda</i>	groupe 1+2, <i>nov.</i> 1+2	?	?	groupe 4, <i>nov.</i> 4
caractère discret			fosse interne réduite			
épine pectorale	TM90.01.55(1)					
	TM90.01.55(2)					
	TM90.04.54(11)					
	TM151.01.04(2)					
	TM208.01.01(1)					
	TM208.01.01(2)					
	TM217					
	TM337(1)					
	TM337(8)					
	TM337(12)					
	TM337.04.03(1)					
	TM387(1)					
	TM387(2)					
TM32.04.74(1)						?

**Table 3.** Attribution du matériel fossile aux espèces fossiles reconnues dans les sites tchadiens.

\* concerne les individus très abîmés, non traités lors de l'analyse.

## V. Analyse de la distribution des *Synodontis* à Toros-Menalla

L'aire de Toros-Menalla, située dans le désert du Djourab, comprend environ 400 sites qui ont été inégalement fouillés, notamment en ce qui concerne leur ichtyofaune. Ceux qui présentent une ichtyofaune diverse et bien préservée ont vu une collecte extensive des restes ichthyologiques. Il s'agit notamment de TM266 (qui a livré le crâne holotype de Toumaï), TM90 et TM337. C'est dans ces sites que des *Synodontis* ont été essentiellement collectés, mais aussi dans les sites TM32 et TM387. On observe que les *Synodontis* sont inégalement distribués dans ces sites, en termes de quantité mais aussi de diversité. Nous proposons ici une comparaison au premier ordre des assemblages de *Synodontis* dans ces sites.

Les *Synodontis* sont quasiment absents de TM266 (deux neurocrânes sub-complets et quelques épines) tandis que le site a été largement fouillé et a livré une ichtyofaune riche. Comparativement, ils sont très abondants dans les sites TM32 et TM387 qui ont été peu fouillés mais où ils constituent la quasi-totalité des restes de poissons. Les autres sites se situent entre ces deux extrêmes pour ce qui est de l'abondance des restes de *Synodontis*.

Certains sites montrent une faible diversité en *Synodontis*, malgré une relativement grande quantité de restes collectés. Ainsi, le site TM90 est majoritairement occupé par l'espèce 2 et les sites TM32 et TM387 par l'espèce 3. Au contraire, à TM337 qu'on peut qualifier de 'site à poisson' du fait de sa richesse et de la diversité ichthyologique globale, cinq espèces au moins sont représentées mais l'espèce 3 est absente et la présence de l'espèce 4 n'est pas certaine.

La nature exacte de ces signaux reste à débrouiller. L'écologie des *Synodontis* reste assez mal connue suivant les espèces. Inférer une écologie à une espèce fossile est plus que délicat. On ne peut donc pas s'appuyer sur ce groupe seul pour comprendre ces associations et a fortiori pour reconstruire des paléoenvironnements. L'ichtyofaune associée aux *Synodontis* dans les différents sites nous apporte des informations précieuses 1) pour savoir si l'hétérogénéité de la distribution des *Synodontis* entre les sites de Toros-Menalla est artéfactuelle, et, si elle ne l'est pas, 2) pour expliquer cette distribution.

Le site TM90, en plus des *Synodontis* de l'espèce 2, présente une association de taxons aquatiques originale. Le genre *Clarias* et les polyptères y sont surabondamment représentés au détriment des autres taxons. Ces poissons ont la particularité de supporter l'anoxie éventuelle des eaux en respirant l'air à la surface. Dans ce site, les fossiles sont généralement connectés. Ils se disloquent facilement avec l'érosion éolienne, mais on reconnaît les éléments des différents crânes, en particulier de *Clarias*. C'est d'ailleurs dans ce site qu'un spécimen sub-complet de polyptère a permis de décrire une nouvelle espèce. Il reposait sur le dos et les écailles du ventre sont affaissées.

L'association *Clarias*-polyptère dominante, associée à ces informations taphonomiques signe un environnement particulier : les eaux, au moins par endroit, sont stagnantes et potentiellement peu oxygénées (obs. pers., O. Otero comm. pers.). Cette proposition est soutenue par la présence à TM90 de tortues adaptées à ce genre d'environnement (G. Garcia comm. pers.). En plus des *Synodontis* de l'espèce 2, un autre Mochokidae est présent dans l'assemblage de TM90. Il s'agit d'un *Mochokus*, qui est représenté par plusieurs individus dans ce site (et non dans les autres). Ce genre était jusqu'à présent inconnu à l'état fossile *Mochokus*. La singularité de l'enregistrement à TM90 montre bien que c'est un « instantané » qui est enregistré.

Le site 337 montre une diversité maximale de *Synodontis*, mais aussi pour les autres poissons, notamment les characiformes et un petit bagridé (rare dans les sites tchadiens). Les fossiles de poissons de petite taille sont préservés majoritairement, il s'agit au moins pour certaines espèces de jeunes (polyptère par exemple). On trouve aussi de très gros poissons, comme un *Clarotes*. Pour le moment (étude en cours) son ichtyofaune est interprétée comme celle d'un cours ou d'un plan d'eau bien oxygénée, avec une bordure végétalisée (Otero comm. pers.).

Le site TM266 pauvre en *Synodontis*, montre quant à lui une ichtyofaune dominée par les espèces d'eau ouverte, avec de grands *Lates*, *Hydrocynus* et *Tetraodon* (Otero, Pinton, *et al.* soumis).

Pour ces trois sites, l'environnement enregistré est cohérent avec la diversité des *Synodontis*. L'espèce 2 semble tolérer des milieux d'eaux stagnantes (TM90). Les autres espèces fréquentent préférentiellement les bordures de cours d'eau (TM337). Enfin, les *Synodontis* anciens du Tchad semblent bouder les eaux franchement ouvertes (TM266)

A TM32 et TM387, l'ichtyofaune est très mal connue. On remarque cependant la ressemblance frappante entre ces deux sites qui ont livré essentiellement des *Synodontis* de l'espèce 3. Ils sont contigus géographiquement et constituent potentiellement un site unique pour le moment fragmenté par des dunes. L'interprétation de ces assemblages « *Synodontis* dominant » requiert un examen circonspect des taxons associés.

## VI. Anatomie et systématique de *Synodontis* fossiles d'autres sites

### Bouhlel (Tunisie, Fig. 40)

La présence de *Synodontis* dans la formation Béglia (Miocène moyen) a été supposée mais non confirmée par Greenwood (1973) dans son étude de l'assemblage de Bled Douarah. Un pariéto-supraoccipital (Fig. 40) appartenant au genre *Synodontis* et provenant du site de Bouhlela a été confié par B. Mannai-Tayeck (Université de Tunis). On observe bien l'échancrure caractéristique pour l'insertion de l'écusson. Le genre est bien présent au Miocène moyen en Tunisie. Ce pariéto-supraoccipital montre une morphologie inconnue dans l'actuel pour les espèces que nous avons étudiées et dans les assemblages fossiles du Tchad. L'os présente les bords typiques pour la fenêtre temporale qui devait être de taille importante. L'empreinte de l'articulation avec le ptérotique est de taille réduite. Ces caractères sont ceux décrits sur l'espèce 3 de Toros-Menalla. Mais contrairement à celle-ci, en vue postérieure, le pariéto-supraoccipital est plutôt plat. Comme pour les *Synodontis* fossiles du Tchad et à la différence des espèces actuelles, la longueur de la suture pariéto-supraoccipital – frontaux est réduite.



**Figure 40.** Pariéto-supraoccipital de Tunisie (Bouhlel), en vues ventrale, dorsale et postérieure. En trait gras, le bord de la fenêtre temporale.

### Wadi Natrun (Egypte, Fig. 41)

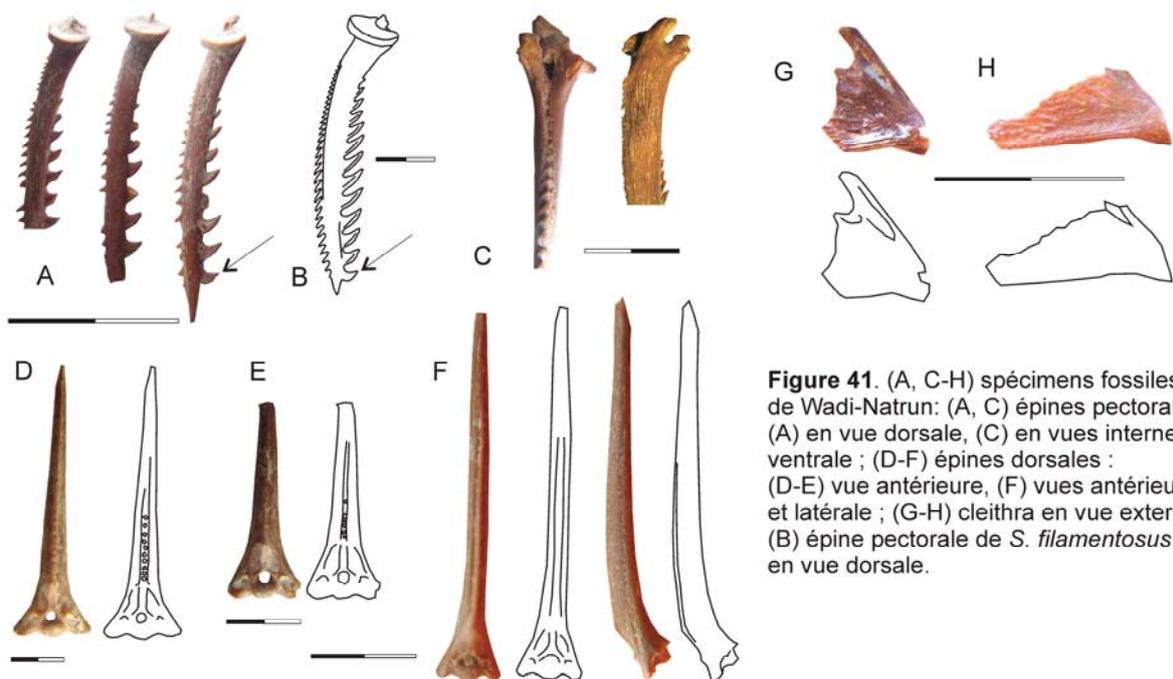
Un assemblage fossile de Wadi Natrun (Pliocène) a été étudié au Natural History Museum, à Londres. Il a été étudié par Greenwood (1972). Une vingtaine d'épines dorsales et pectorales sont bien préservées. Parmi elles, on distingue deux types d'épine pectorale (Fig. 41A-C) et deux d'épine dorsale (Fig. 41D et E-F) qui présentent des affinités avec des taxons connus, les autres épines ne sont pas attribuées.

Des deux types d'épine pectorale présents à Wadi Natrun, un est inconnu dans l'assemblage de Toros-Menalla (Fig. 41A). Ce type est caractérisé par le développement de tubercules sur le bord interne tel que l'on peut l'observer sur l'espèce actuelle *S. filamentosus* seulement (Fig. 41B). Cette

espèce est présente aujourd'hui dans le Bas Nil et largement distribuée dans la zone Nilo-Soudanaise. Les tubercules du bord interne ont une taille importante et presque égale sur toute la longueur de l'épine et ne montrent pas la réduction observée distalement sur les autres espèces. Ce type est bien représenté puisqu'il constitue au moins la moitié des épines pectorales collectées à Wadi Natrun et déposées à Londres. Le deuxième type d'épine pectorale (Fig. 41C) ne montre aucun caractère différenciant de ce qui a été observé au Tchad dans les assemblages fossiles. La fosse interne est bien développée et la largeur du mur supérieur est environ égale à celle du mur inférieur. Ceci exclut toute appartenance à *S. sorex*, *S. batensoda*, *S. membranaceus* et rapproche ce type de *S. schall*.

Pour les épines dorsales, un des deux types présents à Wadi-Natrun n'est pas connu à Toros-Menalla (Fig. 41D). Ces épines présentent une forme générale plutôt trapue, une tête articulaire large, la crête du bord antérieur est ornementée et la section du corps de l'épine est plutôt ronde. Ces caractéristiques morphologiques sont celles de l'espèce actuelle *S. frontosus* présente dans le Bas Nil aujourd'hui. Le deuxième type d'épine correspond à l'un des morphes décrits au Tchad (Fig. 41E-F). L'épine dorsale est droite et présente une crête lisse et haute, elle correspond au morphe aff. *S. batensoda*.

Finalement, il semble que deux types de cleithra de *Synodontis* soient présents, l'un montrant une hauteur plus faible que l'autre (Fig. 41G-H). Il est impossible d'attribuer ces os. Toutes les pièces osseuses collectées à Wadi Natrun peuvent être rapportées à des espèces actuelles : *S. frontosus*, *S. schall*, *S. batensoda* et *S. filamentosus*. On note que des épines pectorales et des dorsales ne sont jamais rapportées à un même taxon. C'est probablement dû au fait que pour les taxons identifiés sur les unes, les autres ne sont pas typées et restent indéterminées.



**Figure 41.** (A, C-H) spécimens fossiles de Wadi-Natrun: (A, C) épines pectorales : (A) en vue dorsale, (C) en vues interne et ventrale ; (D-F) épines dorsales : (D-E) vue antérieure, (F) vues antérieure et latérale ; (G-H) cleithra en vue externe. (B) épine pectorale de *S. filamentosus* en vue dorsale.

## Chalouf (Egypte, Fig. 42)

L'assemblage fossile de Chalouf (Miocène supérieur) a été étudié par Priem (1914). Un cleithrum, en collection au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, est bien préservé et montre des caractères diagnostiques (Fig. 42). Ce cleithrum possède les caractéristiques suivantes : la hauteur est faible, la longueur du bord antéro-ventral est réduite au détriment de la longueur du bord postéro-ventral qui est lui développé. Le bord ventral n'est pas droit et présente une légère courbure. Ce morphe est observé sur certaines espèces actuelles : *S. schall* ou plus encore *S. nigrita* et *S. eupterus*. Il est présent à Toros-Menalla sur les spécimens TM337.04.04(4) et TM337.04.03(8) qui sont attribués au groupe 6, cf. *S. nigrita*, *S. eupterus*. Le morphe le moins fréquent à Toros-Manalla est donc présent à Chalouf, en Egypte, à une époque un peu plus ancienne.

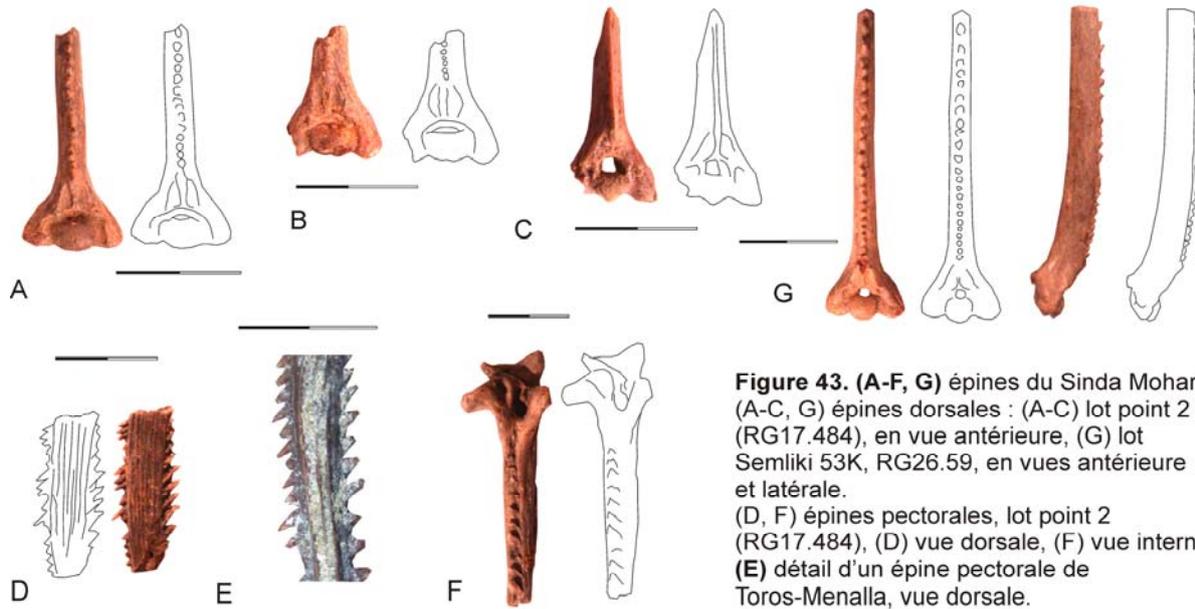


**Figure 42.** Cleithrum de *Synodontis* de Chalouf en vue externe.

## Lac Albert-Lac Edouard (Fig. 43)

Les *Synodontis* fossiles de la région des lacs Edouard et Albert ont été étudiés au Musée royal d'Afrique centrale à Tervuren, à côté de Bruxelles. Ils ont déjà été décrits par Greenwood & Howes (1975). Les *Synodontis* fossiles du Miocène sont rares et trop abîmés pour en tirer une quelconque information. En revanche ceux du Pléistocène sont nombreux. Ils montrent un cachet très différent de tout ce qui a été décrit jusqu'à lors dans les assemblages fossiles que ce soit ceux du bassin du Tchad, de Tunisie ou de la région du Bas-Nil. En effet, les niveaux de la base du Sinda présentent en abondance des épines dorsales et pectorales dont les morphes sont inconnus dans l'actuel.

Une première étude de ce matériel nous a permis de distinguer deux morphes d'épine dorsale avec certitude (Fig. 43A-C). Le premier est caractérisé par la présence de tubercules sur le bord antérieur sans qu'aucune crête ne soit développée et par un processus articulaire médian de taille très importante au détriment du foramen, réduit (Fig. 43A, B). La présence de tubercules seulement sur le bord antérieur de l'épine est rare. Sur la cinquantaine d'espèces de *Synodontis* que j'ai pu observer, seuls deux présentent ce caractère : *S. clarias* et *S. serratus*. Ces deux espèces sont actuellement absentes de la région du Lac Albert-Lac Edouard. Les espèces qui y sont présentes aujourd'hui, *S. schall*, *S. frontosus* et *S. nigrita*, présentent une crête (pers. obs.) ou, *S. khartoumensis* et *S. nigromaculatus*, un bord antérieur libre (Poll, 1971). Un deuxième type d'épine dorsale est décrit (Fig. 43C). Il montre un bord antérieur lisse, un foramen articulaire bien développé et des ailes latérales pointues contrairement au type précédent chez lequel elles étaient arrondies. Ce type est lui aussi totalement inconnu que ce soit dans l'actuel ou l'ancien. Un troisième morphe pourrait aussi être présent dans les niveaux du Sinda (Fig. 43D). Le bord antérieur est tuberculé comme pour le premier morphe (Fig. 43A) mais le foramen semble légèrement plus large et le processus articulaire médian légèrement plus réduit.



**Figure 43. (A-F, G) épines du Sinda Mohari :**  
 (A-C, G) épines dorsales : (A-C) lot point 2 (RG17.484), en vue antérieure, (G) lot Semliki 53K, RG26.59, en vues antérieure et latérale.  
 (D, F) épines pectorales, lot point 2 (RG17.484), (D) vue dorsale, (F) vue interne,  
 (E) détail d'un épine pectorale de Toros-Menalla, vue dorsale.

Un fragment d'épine pectorale (Fig. 43D) appartient à un morphe (*nov.* 4) décrit à Toros-Menalla (Fig. 43E) et non représenté dans l'actuel. Ce morphe est caractérisé par les tubercules du bord externe de l'épine qui sont particulièrement longs et placés en opposition avec les tubercules du bord interne. Dans le Sinda, tout comme à Toros-Menalla, ce morphe n'est pas très abondant.

Pour finir concernant les niveaux de la base du Sinda, on peut noter que des morphologies plus « classiques » d'épines pectorales sont également présentes (Fig. 43F) et correspondent à des types communément observés chez des *Synodontis* fossiles et actuels mais non discriminants spécifiquement.

## VII. Conclusion : bilan sur les *Synodontis* fossiles

Pour la première fois, des espèces de *Synodontis* sont reconnues dans l'ancien, et de nouvelles espèces sont décrites. A Toros-Menalla, la présence de quatre espèces absentes de l'actuel bassin du Tchad est démontrée. La richesse spécifique est plus importante encore, comparable avec celle observée dans l'actuel bassin, puisque sept espèces sont présentes au Miocène supérieur dans l'aire du Djourab (11 actuellement). L'analyse des neurocrânes sub-complets constitue l'une de clef de voûte pour la détermination des espèces dans le registre fossile. En effet, c'est eux qui permettent d'effectuer les corrélations entre les morphes des différents os.

Les autres assemblages fossiles étudiés n'ont pas montré une telle diversité. Pour certains sites tels Kossom-Bougoudi (Pliocène, Tchad), Bouhlel (Tunisie) et Chalouf (Egypte), c'est au premier ordre lié à la très faible quantité de matériel de *Synodontis* disponible et/ou suffisamment bien préservé. En fait, on ne peut pas évaluer la diversité passée de ces sites. Dans le cas de Wadi Natrun (Pliocène, Egypte), un assemblage d'épines pectorales et dorsales met en évidence la présence potentielle de quatre taxons à affinités reconnues. Sur ce matériel très partiel (pas de fragments crâniens) et relativement peu nombreux (une vingtaine d'épines bien préservées), on a déjà plusieurs espèces avérées en présence. En revanche, il ne permet pas de reconnaître indubitablement les taxons.

Le cas du Sinda est particulier. Ce site récent (pléistocène) contient des taxons très originaux, sans affinité aucune avec les *Synodontis* actuels de la région.

La nécessité de reconsidérer les anciennes collections à l'aune des nouvelles connaissances et de collecter du nouveau matériel est récurrente en paléontologie. Maintenant que nous disposons d'outils efficaces pour déterminer les *Synodontis* fossiles, il est nécessaire de compléter la revue du matériel fossile de ce genre si l'on souhaite comparer les diversités passées des différents bassins entre elles et avec l'actuel.

Pour ce qui est du matériel existant, les très riches collections du Miocène supérieur et du Pliocène du Lac Turkana, et celles du Pliocène de l'Omo doivent être revues (une mission au Musée national d'Ethiopie est prévue pour ce mois de juillet). La comparaison de ces *Synodontis* anciens de l'Est de la zone Nilo-Soudanaise avec ceux du Tchad éclairera les liens entre ces deux régions « à hominidés ».

Les fouilles en cours dans des sites néogènes en Libye et de nouvelles collectes dans les dépôts miocènes de Tunisie et pliocènes d'Egypte devraient permettre de mettre au jour du nouveau matériel de *Synodontis*. Un des enjeux de ces nouveaux chantiers est de démêler les relations entre le bassin tchadien et ces bassins du Nord de l'Afrique pendant le Néogène.

Enfin, dans le cas particulier des *Synodontis* pléistocènes du Sinda, le matériel mérite d'être revu en détail après la préparation d'un matériel de comparaison incluant les espèces actuelles du Rift Albert-Edouard. Ensuite, c'est l'ensemble de l'ichtyofaune associée dans les niveaux à *Synodontis* qui doit être reconsidérée pour voir si le renouvellement d'espèces qui a apparemment affecté ce genre concerne l'ichtyofaune pour tout ou partie.

## Références bibliographiques

- Greenwood, P.H. (1972) New fish fossils from the Pliocene of Wadi Natrum, Egypt. *Journal of Zoology*, **168**, 503-519.
- Greenwood, P.H. (1973) Fish fossils from the Late Miocene of Tunisia. *Notes du Service Géologique de Tunis* **37**, 41-72.
- Greenwood, P.H. & Howes, G.J. (1975) Neogene fossil fishes from the Lake Albert-Lake Edward rift (Congo). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* **26**, 72-127.
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H.T., Likius, A., Vignaud, P., & Brunet, M. (soumis) The fish assemblage associated with the Late Miocene Chadian hominid (site TM266, Toros-Menalla, Western Djurab), and its palaeoenvironmental signification.
- Priem, R. (1914) Sur les poissons fossiles et, en particulier, des Siluridés du Tertiaire supérieur et des couches récentes d'Afrique. *Mémoires de la Société Géologique de France* **21**, 5-13.

## Liste des annexes

### Reconnaissance des groupes fossiles à valeur spécifique

**Annexe 1.** Distribution des pièces fossiles dans les différents groupes morphologiques reconnus.

### Données permettant de rassembler les fossiles dans des groupes à valeur spécifique

**Annexe 2.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le frontal.

**Annexe 3.** Données de l'analyse en composantes principales des frontaux.

**Annexe 4.** Distances euclidiennes obtenues pour les frontaux.

**Annexe 5.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le pariéto-supraoccipital.

**Annexe 6.** Données de l'analyse en composantes principales des pariéto-supraoccipitaux.

**Annexe 7.** Distances euclidiennes obtenues pour les pariéto-supraoccipitaux.

**Annexe 8.** Valeurs des variables morphométriques définies pour la plaque nucale antérieure.

**Annexe 9.** Données de l'analyse en composantes principales des plaques nucales antérieures.

**Annexe 10.** Distances euclidiennes obtenues pour les plaques nucales antérieures.

**Annexe 11.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine dorsale.

**Annexe 12.** Données de l'analyse en composantes principales des épines dorsales.

**Annexe 13.** Distances euclidiennes obtenues pour les épines dorsales.

**Annexe 14.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le cleithrum.

**Annexe 15.** Données de l'analyse en composantes principales des cleithra.

**Annexe 16.** Distances euclidiennes obtenues pour les cleithra.

**Annexe 17.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine pectorale.

**Annexe 18.** Données de l'analyse en composantes principales des épines pectorales.

**Annexe 19.** Distances euclidiennes obtenues pour les épines pectorales.

		méséthmoïde	éthmoïde latéral	frontal	parieto-supraoccipital	plaque nucale antérieure
crânes subcomplets	ED		large	groupe 4, <i>nov.</i> 4	groupe 2, <i>nov.</i> 2	groupe 2, <i>nov.</i> 2 ?
	TM208.01.01			groupe 4, <i>nov.</i> 4	groupe 2, <i>nov.</i> 2	absente
	TM32.04.98	morphe 1	plutôt étroit	groupe 4, <i>nov.</i> 4	groupe 2, <i>nov.</i> 2	absente
	TM92.06.70	morphe 2	large	groupe 3, <i>nov.</i> 3	groupe 1, <i>aff. S. sorex</i>	groupe 2, <i>nov.</i> 2 ?
	TM266.02.120		large	groupe 3, <i>nov.</i> 3	groupe 1, <i>aff. S. sorex</i>	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM242.04.48	morphe 2 ? > <b>morphe 3</b>	moyen	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>	absent	absente
	TM90.04.27(1)		moyen	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>	absent	absente
TM337.04.03(1)			groupe 2, <i>aff. S. schall, S. clarias, S. nigrita, S. ocellifer</i>	groupe 1, <i>aff. S. sorex</i>	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>	

		plaque nucale postérieure	cleithrum	épine dorsale
crânes subcomplets	ED		absent	absent
	TM208.01.01	morphe 4 et 5	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>	groupe 1, 2 et 3, <i>nov.</i> 1+2+3 ?
	TM32.04.98	morphe 1 ou 2	absent	absent
	TM92.06.70	morphe 2	groupe 7, <i>nov.</i> 7	<i>nov.</i> 4, tête articulaire large
	TM266.02.120	morphe 2	absent	absent
	TM242.04.48		groupe 3+4, <i>nov.</i> 3+4	absent
	TM90.04.27(1)	morphe 3	rapp. groupe 3+4, <i>nov.</i> 3+4	absent
TM337.04.03(1)	morphe 4 et 5	absent	absent	

méséthmoïde	TM151.01.01(2)	morphe 2
	TM90.01.55(4)	morphe 2 ? > <b>morphe 3</b>
	TM337.04.05	morphe 2

éthmoïde latéral	TM151.01.04(1)	"moyen" (frontal, groupe 2)
	TM266.04.48	"moyen" > espèce 1
	TM90.04.27(3)	"moyen" > espèce 2
	TM337.04.05(1)	"très large"
	TM337.04.05(2)	"large" > espèce 1?

frontaux	TM90.01.55(1)	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>
	TM197.01.01(1)	groupe 4, <i>nov.</i> 4
	TM197.01.01(2)	groupe 2, <i>aff. S. schall, S. clarias, S. nigrita, S. ocellifer</i>
	TM197.01.01(3)	groupe 4, <i>nov.</i> 4
	TM266.04.48	groupe 3, <i>nov.</i> 3 (éthmoïde latéral moyen) > espèce 1
	TM337.04.05(1)	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>
	TM337.04.05(2)	groupe 4, <i>nov.</i> 4 (éthmoïde latéral large)
	TM337.04.05(3)	groupe 3, <i>nov.</i> 3 > espèce 1
	TM337.04.05(4)	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>
	TM337.04.05(5)	groupe 3, <i>nov.</i> 3 > espèce 1
	TM337.04.05(6)	groupe 3, <i>nov.</i> 3 > espèce 1
	TM337.04.04(1)	groupe 4, <i>nov.</i> 4
	TM337.04.04(2)	groupe 3, <i>nov.</i> 3 > espèce 1
	TM337.04.04(3)	groupe 3, <i>nov.</i> 3 > espèce 1
	TM337.04.04(4)	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>
TM151.01.04(1)	groupe 2, <i>aff. S. schall, S. clarias, S. nigrita, S. ocellifer</i> (éthmoïde latéral moyen)	
TM387.06.03(1)	groupe 4, <i>nov.</i> 4	

supraoccipital	TM203.01.05(1)	groupe 1, <i>aff. S. sorex</i>
	TM337.04.05(3)	groupe 1, <i>aff. S. sorex</i>
	TM337.04.05(2)	groupe 1, <i>aff. S. sorex</i>
	TM337.04.04(1)	groupe 2, <i>nov.</i> 2
	TM151.01.04(2)	groupe 2, <i>nov.</i> 2

**Annexe 1.** Distribution des pièces fossiles dans les différents groupes morphologiques reconnus (à suivre).

plaques nucales antérieures	TM197.01.01(1)	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM203.01.05(2)	groupe 2, <i>nov. 2 ?</i> > <b>groupe 4, cf. schall ?</b>
	TM266.06.48	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM337.04.03(2)	groupe 1, <i>aff. S. membranaceus</i>
	TM337.04.03(3)	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM337.04.03(5)	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM337.04.04(5)	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM337.04.04(6)	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM337.04.04(9)	groupe 4, <i>cf. S. schall</i>
	TM337.04.05(7)	groupe 3, <i>aff. S. violaceus, S. courteti, S. filamentosus, S. nigrita</i>
	TM337.04.05(8)	groupe 3, <i>aff. S. violaceus, S. courteti, S. filamentosus, S. nigrita</i>

plaques nucales postérieures	TM32.04.52	morphe 1
	TM151.01.01(1)	morphe 4 et 5
	TM151.01.01(2)	morphe 4 et 5
	TM266.06.48	morphe 2
	TM337.04.05(7)	morphe 4 et 5 (plaque nucale antérieure "groupe 3, <i>aff. violaceus, courteti, filamentosus, nigrita</i> )
	TM337.04.03(2)	morphe 3 (plaque nucale antérieure "groupe 1, <i>aff. membranaceus</i> ")
	TM387.06.03(1)	morphe 1
	TM387.06.03(2)	morphe 1
	TM387.06.03(3)	morphe 1

cleithra isolés	TM32.04.49(1)	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>
	TM32.04.54(1)	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>
	TM32.04.74(1)	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>
	TM90.01.55(1)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM90.04.52(1)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>
	TM90.04.52(2)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM90.04.54(1)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>
	TM90.99.51(3)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM151.01.04(1)	groupe 5, <i>cf. schall</i>
	TM197.01.01(1)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM197.01.01(2)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>
	TM197.01.01(3)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>
	TM203.01.05(2)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>
	TM203.01.05(3)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>
	TM203.01.05(8)	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>
	TM217(1)	groupe 5, <i>cf. S. schall</i>
	TM337(1)	groupe 3'+4', <i>nov. 3'+4' ?</i>
	TM337.03(1)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(1)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(2)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(4)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(5)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(6)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(7)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.03(8)	groupe 6, <i>cf. S. nigrita, S. eupterus</i>
	TM337.04.04(1)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.04(2)	groupe 3'+4', <i>nov. 3'+4' ?</i>
	TM337.04.04(3)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.04(4)	groupe 6, <i>cf. nigrita, eupterus</i>
	TM337.04.05(2)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.05(4)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.05(6)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>
	TM337.04.05(7)	groupe 3'+4', <i>nov. 3'+4' ?</i>
TM337.04.05(8)	groupe 3+4, <i>nov. 3+4</i>	
TM387.06.03(1)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>	
TM387.06.03(2)	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>	
TM387.06.03(3)	groupe 1+2, <i>cf. clarias</i>	
TM387.06.03(5)	groupe 1+2, <i>cf. S. clarias</i>	

**Annexe 1.** Distribution des pièces fossiles dans les différents groupes morphologiques reconnus (à suivre).

	variables quantitatives	caractères discrets
épine dorsale	TM337.04.04(1)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.04(2)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.04(3)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.05(1)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, présence d'un crête lisse
	TM337.04.05(2)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? moitié proximal droite
	TM337.04.05(4)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.05(3)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.05(6)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? moitié proximal droite
	TM337.04.05(7)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, crête haute
	TM337.04.05(8)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.03(1)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.03(2)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM337.04.03(3)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? moitié proximal droite
	TM337.04.03(4)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit
	TM151.01.04	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, présence d'une crête tuberculée
	TM197.01.01	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps très légèrement courbe, présence d'une crête tuberculée
	TM32.04.52(1)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, présence d'une crête lisse ?, le bord proximal des processus latéraux est rentrant
	TM32.04.52(3)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, présence d'une crête lisse ?, le bord proximal des processus latéraux est rentrant
	TM90.01.55(1)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, présence d'un crête haute et lisse
TM90.01.55(2)	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? corps droit, présence d'un crête haute et lisse	
TM208.01.01	groupe 1, 2 et 3, nov. 1+2+3 ? présence d'une crête tuberculée	
TM337.04.05(9)	manquant corps présentant une courbure marquée	

épine pectorale	TM90.01.55(1)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM90.01.55(2)	groupe 3, aff. <i>S. batensoda</i>
	TM90.04.54(11)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM151.01.04(2)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM208.01.01(1)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM208.01.01(2)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM217	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM337(1)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM337(8)	groupe 4, nov. 4
	TM337(12)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM337.04.03(1)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM387(1)	groupe 1+2, nov. 1+2
	TM387(2)	groupe 1+2, nov. 1+2

**Annexe 1.** Distribution des pièces fossiles dans les différents groupes morphologiques reconnus.

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>S. membranaceus</i>	29	1,26	0,23	0,29	0,15	-0,10	-0,21	0,07	-1,43	-0,38	0,11
<i>S. membranaceus</i>	44	1,24	0,22	0,22	0,06	0,06	-0,17	0,00	-1,38	-0,25	0,00
<i>S. membranaceus</i>	32	1,32	0,35	0,23	0,04	-0,06	-0,16	0,09	-1,49	-0,41	0,09
<i>S. membranaceus</i>	30	1,33	0,40	0,19	0,17	-0,05	-0,17	0,07	-1,60	-0,46	0,14
<i>S. membranaceus</i>	31	1,33	0,36	0,23	0,12	-0,02	-0,13	0,11	-1,65	-0,48	0,13
<i>S. membranaceus</i>	204	1,26	0,10	0,40	0,01	-0,02	-0,22	0,01	-1,21	-0,32	-0,01
<i>S. membranaceus</i>	205	1,27	0,19	0,27	0,05	0,02	-0,21	0,04	-1,29	-0,33	-0,02
<i>S. membranaceus</i>	207	1,30	0,26	0,39	0,09	-0,07	-0,28	0,05	-1,22	-0,60	0,07
<i>S. membranaceus</i>	208	1,33	0,21	0,35	0,11	-0,06	-0,24	0,00	-1,45	-0,32	0,08
<i>S. membranaceus</i>	209	1,29	0,23	0,33	0,05	-0,03	-0,25	0,03	-1,27	-0,39	0,02
<i>S. membranaceus</i>	210	1,27	0,15	0,39	0,05	-0,06	-0,29	-0,04	-1,12	-0,31	-0,03
<i>S. membranaceus</i>	186	1,31	0,25	0,22	0,16	0,02	-0,13	-0,02	-1,63	-0,35	0,18
<i>S. sorex</i>	34	1,25	0,39	0,18	-0,49	0,20	0,03	0,19	-1,57	-0,16	-0,03
<i>S. sorex</i>	35	1,16	0,34	0,09	-0,34	0,23	0,06	0,32	-1,58	-0,27	-0,01
<i>S. sorex</i>	36	1,15	0,39	0,20	-0,51	0,21	0,07	0,29	-1,55	-0,24	-0,02
<i>S. sorex</i>	37	1,19	0,53	-0,07	-0,32	0,23	0,16	0,32	-2,04	-0,07	0,06
<i>S. sorex</i>	46	1,18	0,44	-0,01	-0,29	0,27	0,18	0,39	-1,98	-0,32	0,14
<i>S. sorex</i>	91	1,13	0,46	0,12	-0,44	0,22	0,15	0,20	-1,70	-0,21	0,07
<i>S. sorex</i>	92	1,21	0,46	-0,02	-0,26	0,27	0,20	0,28	-2,02	-0,26	0,14
<i>S. sorex</i>	113	1,18	0,38	0,08	-0,48	0,23	0,11	0,34	-1,65	-0,21	0,01
<i>S. sorex</i>	114	1,19	0,43	0,02	-0,49	0,22	0,14	0,36	-1,71	-0,21	0,05
<i>S. sorex</i>	115	1,20	0,49	-0,05	-0,51	0,24	0,15	0,35	-1,82	-0,09	0,04
<i>S. sorex</i>	124	1,21	0,44	0,04	-0,44	0,25	0,14	0,32	-1,81	-0,06	-0,07
<i>S. sorex</i>	126	1,20	0,43	0,13	-0,34	0,18	-0,02	0,17	-1,43	-0,24	-0,08
<i>S. sorex</i>	125	1,12	0,39	0,05	-0,41	0,22	0,04	0,27	-1,50	-0,10	-0,07
<i>S. batensoda</i>	8	1,26	0,17	0,32	0,01	-0,17	-0,42	0,05	-0,94	-0,29	0,00
<i>S. batensoda</i>	9	1,30	0,19	0,46	0,02	-0,21	-0,37	0,01	-0,98	-0,34	-0,08
<i>S. batensoda</i>	10	1,26	0,06	0,38	0,02	-0,13	-0,35	0,12	-0,88	-0,37	-0,11
<i>S. batensoda</i>	11	1,24	0,05	0,39	0,05	-0,16	-0,35	0,07	-0,94	-0,31	-0,03
<i>S. batensoda</i>	12	1,25	0,10	0,38	0,07	-0,10	-0,36	0,01	-1,04	-0,27	-0,03
<i>S. batensoda</i>	13	1,27	0,12	0,41	0,03	-0,18	-0,36	0,10	-0,90	-0,45	-0,04
<i>S. batensoda</i>	14	1,23	0,17	0,26	0,14	-0,21	-0,33	0,03	-1,05	-0,31	0,06
<i>S. batensoda</i>	88	1,27	0,05	0,48	-0,09	-0,17	-0,33	0,14	-1,02	-0,31	-0,02
<i>S. batensoda</i>	89	1,32	0,10	0,53	-0,19	-0,07	-0,53	0,11	-0,88	-0,35	-0,04
<i>S. batensoda</i>	90	1,30	0,03	0,42	-0,01	-0,11	-0,43	0,06	-0,97	-0,35	0,06
<i>S. batensoda</i>	177	1,27	-0,15	0,62	-0,21	-0,18	-0,51	0,19	-0,78	-0,21	-0,04
<i>S. batensoda</i>	178	1,27	-0,01	0,43	-0,05	-0,14	-0,33	0,17	-1,16	-0,21	0,03
<i>S. batensoda</i>	179	1,32	-0,03	0,49	-0,06	-0,18	-0,42	0,08	-1,01	-0,21	0,02
<i>S. batensoda</i>	180	1,30	-0,01	0,56	0,00	-0,14	-0,47	-0,01	-0,73	-0,30	-0,21
<i>S. batensoda</i>	181	1,27	0,03	0,46	-0,21	-0,17	-0,42	0,09	-0,93	-0,07	-0,04
<i>S. batensoda</i>	182	1,23	0,03	0,44	-0,17	-0,15	-0,40	0,19	-0,99	-0,18	0,00
<i>S. nigrita</i>	52	0,97	-0,24	0,15	-0,02	0,07	0,16	0,35	-1,31	-0,28	0,17
<i>S. nigrita</i>	53	1,06	-0,17	0,18	-0,20	0,02	0,14	0,41	-1,34	-0,33	0,24
<i>S. nigrita</i>	54	1,05	-0,19	0,27	-0,23	0,04	0,05	0,45	-1,43	-0,22	0,20
<i>S. nigrita</i>	55	1,07	-0,21	0,28	-0,18	0,02	0,08	0,33	-1,26	-0,32	0,19
<i>S. nigrita</i>	56	1,06	-0,26	0,24	-0,17	0,00	0,08	0,42	-1,16	-0,44	0,23
<i>S. nigrita</i>	57	1,00	-0,16	0,15	-0,16	0,08	0,15	0,42	-1,37	-0,35	0,24
<i>S. nigrita</i>	58	1,05	-0,35	0,24	-0,11	0,12	0,21	0,47	-1,63	-0,24	0,26
<i>S. nigrita</i>	59	1,07	-0,18	0,06	-0,02	0,11	0,21	0,42	-1,69	-0,27	0,29
<i>S. nigrita</i>	60	1,03	-0,29	0,15	-0,11	0,09	0,10	0,43	-1,46	-0,24	0,30
<i>S. nigrita</i>	61	1,07	-0,28	0,14	-0,05	0,04	0,12	0,40	-1,33	-0,33	0,20
<i>S. nigrita</i>	62	0,99	-0,22	0,10	-0,02	-0,01	0,08	0,41	-1,34	-0,24	0,26
<i>S. nigrita</i>	63	1,01	-0,20	-0,01	-0,03	0,06	0,10	0,38	-1,28	-0,32	0,27

**Annexe 2.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le frontal (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>S. clarias</i>	2	1,10	0,00	0,20	0,00	0,11	0,01	0,24	-1,33	-0,45	0,11
<i>S. clarias</i>	3	1,08	-0,07	0,15	-0,06	0,09	-0,01	0,31	-1,25	-0,42	0,17
<i>S. clarias</i>	4	1,07	-0,04	0,14	0,02	0,15	0,13	0,32	-1,50	-0,47	0,17
<i>S. clarias</i>	5	1,10	0,00	0,18	-0,03	0,15	0,08	0,31	-1,52	-0,46	0,19
<i>S. clarias</i>	17	1,06	-0,03	0,16	-0,08	0,13	0,07	0,34	-1,32	-0,42	0,10
<i>S. clarias</i>	18	1,09	0,06	0,12	-0,08	0,10	0,06	0,27	-1,49	-0,42	0,28
<i>S. clarias</i>	19	1,06	-0,06	0,09	0,07	0,11	0,03	0,30	-1,41	-0,52	0,33
<i>S. clarias</i>	20	1,10	-0,03	0,13	0,11	0,10	0,03	0,25	-1,41	-0,43	0,16
<i>S. clarias</i>	21	1,07	-0,07	0,12	0,02	0,12	0,01	0,31	-1,34	-0,46	0,21
<i>S. clarias</i>	193	1,11	0,00	0,05	0,02	0,21	0,17	0,36	-1,79	-0,40	0,28
<i>S. clarias</i>	193	1,11	-0,03	0,03	0,01	0,17	0,12	0,31	-1,52	-0,43	0,23
<i>S. clarias</i>	22	1,09	0,12	0,17	-0,01	0,08	0,03	0,24	-1,42	-0,49	0,19
<i>S. clarias</i>	188	1,16	0,13	0,08	-0,10	0,25	0,13	0,28	-1,76	-0,37	0,20
<i>S. clarias</i>	200	1,08	-0,27	0,18	0,09	0,16	0,06	0,28	-1,38	-0,29	0,10
<i>S. clarias</i>	199	1,13	0,05	0,08	0,04	0,18	0,15	0,36	-1,68	-0,54	0,24
<i>S. clarias</i>	198	1,11	0,11	-0,03	0,18	0,22	0,16	0,32	-1,86	-0,35	0,15
<i>S. clarias</i>	197	1,12	0,06	0,04	0,06	0,20	0,18	0,37	-1,90	-0,37	0,24
<i>S. clarias</i>	196	1,11	-0,11	0,13	-0,03	0,17	0,11	0,33	-1,56	-0,36	0,22
<i>S. clarias</i>	195	1,10	-0,38	0,27	-0,07	0,16	0,04	0,32	-1,18	-0,36	0,10
<i>S. clarias</i>	194	1,09	-0,01	0,16	-0,01	0,13	0,07	0,33	-1,42	-0,43	0,10
<i>S. schall</i>	1	1,12	-0,16	0,12	0,04	0,03	-0,03	0,34	-1,46	-0,25	0,24
<i>S. schall</i>	26	1,13	0,02	0,18	0,16	-0,04	-0,13	0,25	-1,39	-0,29	0,11
<i>S. schall</i>	27	1,10	-0,04	0,16	0,14	-0,01	-0,05	0,32	-1,36	-0,46	0,19
<i>S. schall</i>	97	1,15	0,02	0,22	-0,17	0,04	0,00	0,34	-1,44	-0,29	0,12
<i>S. schall</i>	98	1,13	-0,05	0,21	-0,13	-0,04	-0,09	0,34	-1,31	-0,28	0,20
<i>S. schall</i>	99	1,08	-0,12	0,30	-0,21	-0,05	-0,13	0,38	-1,12	-0,25	0,13
<i>S. schall</i>	102	1,10	-0,23	0,21	-0,16	0,02	-0,03	0,36	-1,21	-0,19	0,14
<i>S. schall</i>	103	1,14	-0,06	0,10	-0,05	0,11	0,03	0,37	-1,68	-0,24	0,29
<i>S. schall</i>	107	1,15	-0,21	0,17	0,04	0,05	-0,03	0,33	-1,49	-0,25	0,24
<i>S. schall</i>	123	1,21	0,24	0,20	-0,23	0,10	0,00	0,32	-1,58	-0,35	0,10
<i>S. schall</i>	135	1,17	0,10	0,05	-0,01	0,08	0,05	0,35	-1,65	-0,24	0,10
<i>S. schall</i>	136	1,19	-0,06	0,17	-0,05	0,06	0,01	0,40	-1,81	-0,21	0,29
<i>S. schall</i>	137	1,16	0,14	0,18	-0,14	0,07	0,03	0,33	-1,80	-0,09	0,12
<i>S. schall</i>	138	1,13	0,03	0,22	-0,21	0,16	0,02	0,29	-1,53	-0,11	-0,01
<i>S. schall</i>	139	1,19	0,20	0,28	-0,27	0,08	0,01	0,36	-1,66	-0,26	0,06
<i>S. schall</i>	141	1,16	0,16	0,14	-0,12	0,12	0,05	0,31	-1,58	-0,38	0,14
<i>S. schall</i>	151	1,18	-0,10	0,29	-0,07	0,00	-0,04	0,37	-1,52	-0,33	0,22
<i>S. schall</i>	152	1,20	-0,11	0,23	0,10	0,00	0,00	0,38	-1,76	-0,33	0,30
<i>S. schall</i>	154	1,18	-0,03	0,25	0,09	0,03	-0,04	0,35	-1,52	-0,45	0,13
<i>S. schall</i>	155	1,15	0,02	0,20	-0,14	0,13	0,14	0,43	-1,72	-0,45	0,25
<i>S. schall</i>	159	1,13	-0,33	0,34	0,15	0,05	0,06	0,43	-1,70	-0,39	0,27
<i>S. schall</i>	160	1,14	-0,18	0,24	-0,10	0,02	0,02	0,38	-1,63	-0,13	0,23
<i>S. schall</i>	163	1,14	0,06	0,21	-0,07	0,04	0,00	0,37	-1,63	-0,32	0,20
<i>S. schall</i>	164	1,15	-0,23	0,34	-0,09	0,08	0,15	0,40	-1,83	-0,25	0,27
<i>S. schall</i>	170	1,20	0,02	0,25	-0,07	0,03	-0,02	0,37	-1,64	-0,30	0,17
<i>S. schall</i>	171	1,19	0,02	0,31	-0,12	-0,04	-0,14	0,29	-1,36	-0,20	0,06
<i>S. schall</i>	172	1,19	0,04	0,38	-0,25	0,05	-0,01	0,32	-1,47	-0,24	0,01
<i>S. schall</i>	173	1,14	-0,06	0,06	0,14	0,16	0,14	0,44	-1,89	-0,48	0,35
<i>S. filamentosus</i>	116	1,24	-0,16	0,54	-0,09	-0,15	-0,41	0,27	-1,20	-0,12	0,10
<i>S. filamentosus</i>	118	1,25	-0,09	0,49	-0,18	-0,20	-0,49	0,31	-1,02	-0,12	0,05
<i>S. filamentosus</i>	119	1,29	-0,20	0,61	-0,07	-0,20	-0,49	0,23	-1,03	-0,19	0,04
<i>S. filamentosus</i>	128	1,25	-0,19	0,59	-0,09	-0,33	-0,54	0,17	-0,90	0,04	0,01
<i>S. filamentosus</i>	129	1,29	-0,06	0,58	-0,12	-0,27	-0,60	0,26	-0,92	-0,18	0,02

**Annexe 2.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le frontal (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>S. filamentosus</i>	42	1,20	-0,01	0,51	-0,42	-0,28	-0,46	0,28	-0,72	0,05	-0,15
<i>S. filamentosus</i>	49	1,23	-0,05	0,57	-0,35	-0,24	-0,51	0,29	-0,82	0,01	-0,12
<i>S. courteti</i>	120	1,35	0,47	0,24	-0,15	0,05	-0,07	0,19	-1,70	-0,40	0,01
<i>S. courteti</i>	185	1,39	0,57	0,33	-0,19	-0,02	-0,16	0,12	-1,77	-0,26	0,00
<i>S. courteti</i>	189	1,32	0,49	0,17	-0,06	0,13	-0,01	0,23	-1,88	-0,40	0,02
<i>S. courteti</i>	101	1,36	0,60	-0,02	0,07	0,10	0,06	0,20	-2,11	-0,45	0,18
<i>S. courteti</i>	87	1,35	0,57	0,08	0,06	0,13	0,06	0,19	-2,07	-0,53	0,16
<i>S. courteti</i>	202	1,27	0,47	0,01	-0,04	0,13	0,05	0,22	-1,82	-0,42	0,13
<i>S. courteti</i>	203	1,36	0,62	0,12	0,04	0,06	0,03	0,16	-1,95	-0,50	0,05
<i>S. courteti</i>	39	1,34	0,55	0,13	0,00	0,14	0,09	0,21	-2,07	-0,44	0,05
<i>S. courteti</i>	184	1,34	0,46	0,16	0,02	0,05	-0,01	0,26	-2,05	-0,39	0,16
<i>S. violaceus</i>	131	1,24	0,49	0,34	-0,33	0,04	-0,24	0,25	-1,36	-0,27	-0,16
<i>S. violaceus</i>	121	1,27	0,43	0,27	-0,42	0,09	0,00	0,27	-1,58	-0,17	-0,15
<i>S. violaceus</i>	130	1,33	0,53	0,31	-0,30	0,05	-0,15	0,17	-1,58	-0,18	-0,17
<i>S. violaceus</i>	132	1,33	0,46	0,34	-0,32	0,04	-0,21	0,16	-1,35	-0,31	-0,14
<i>S. violaceus</i>	167	1,27	0,37	0,23	-0,09	0,00	-0,21	0,20	-1,53	-0,29	0,05
<i>S. violaceus</i>	133	1,26	0,47	0,19	-0,28	-0,01	-0,13	0,28	-1,49	-0,32	0,03
<i>S. violaceus</i>	168	1,32	0,45	0,15	-0,18	0,01	-0,13	0,22	-1,56	-0,29	0,01
<i>S. violaceus</i>	201	1,25	0,43	0,18	-0,27	0,05	-0,04	0,30	-1,38	-0,52	0,00
<i>S. violaceus</i>	122	1,25	0,47	0,13	-0,41	0,13	-0,01	0,31	-1,49	-0,43	0,04
<i>S. violaceus</i>	166	1,30	0,42	0,22	-0,06	-0,01	-0,13	0,20	-1,57	-0,41	0,05
<i>S. ocellifer</i>	144	1,17	-0,15	0,30	-0,03	0,01	-0,05	0,40	-1,50	-0,37	0,22
<i>S. ocellifer</i>	146	1,08	-0,18	0,17	0,09	0,02	0,01	0,41	-1,42	-0,43	0,25
<i>S. ocellifer</i>	147	1,11	-0,21	0,28	-0,13	0,01	-0,05	0,43	-1,36	-0,31	0,24
<i>S. ocellifer</i>	148	1,09	-0,17	0,16	0,02	0,01	0,01	0,44	-1,59	-0,30	0,33
<i>S. ocellifer</i>	149	1,16	-0,21	0,31	-0,05	0,00	0,02	0,38	-1,59	-0,22	0,20
<i>S. eupterus</i>	211	1,10	-0,18	0,35	-0,01	-0,10	-0,20	0,22	-1,04	-0,07	-0,07
<i>S. eupterus</i>	212	1,11	-0,08	0,19	-0,08	0,04	-0,01	0,27	-1,30	-0,19	0,05
TM266.02.120		1,12	-0,03	0,00	0,22	0,05	0,10	0,44	-1,69	-0,72	0,53
TM266.06.48		1,08	-0,21	0,10	0,12	0,11	0,08	0,43	-1,58	-0,57	0,44
TM90.04.27.1		1,21	0,07	0,30	-0,02	-0,08	-0,26	0,19	-1,15	-0,38	0,12
TM90.01.55(1)		1,20	-0,09	0,31	0,02	0,05	-0,09	0,17	-1,35	-0,33	0,11
TM32.04.98		1,22	0,23	-0,20	0,45	0,27	0,29	0,44	-2,64	-0,59	0,54
TM387.06.03(1)		1,14	0,14	-0,26	0,27	0,28	0,29	0,45	-2,44	-0,34	0,46
TM151.01.04.1		1,12	-0,10	0,15	-0,01	0,06	-0,04	0,34	-1,37	-0,35	0,20
TM208.01.01		1,10	-0,10	-0,07	0,29	0,14	0,15	0,39	-1,92	-0,37	0,38
TM337.04.05.1		1,19	0,01	0,32	0,00	0,00	-0,21	0,17	-1,13	-0,42	0,08
TM337.04.05.2		1,06	-0,01	-0,18	0,25	0,38	0,38	0,52	-2,43	-0,34	0,37
TM337.04.05.3		1,08	-0,54	0,28	0,24	-0,04	-0,07	0,37	-1,23	-0,42	0,33
TM337.04.05.4		1,22	0,20	0,25	0,09	-0,02	-0,11	0,21	-1,59	-0,24	-0,01
TM337.04.05.5		1,10	-0,32	0,18	0,31	0,04	0,07	0,41	-1,85	-0,39	0,44
TM337.04.05.6		1,05	-0,43	0,14	0,29	0,16	0,17	0,49	-1,88	-0,42	0,44
TM337.04.04.1		1,08	0,18	-0,04	0,17	0,33	0,36	0,54	-2,66	-0,35	0,38
TM337.04.04.2		1,13	-0,43	0,19	0,32	0,03	-0,02	0,33	-1,46	-0,51	0,40
TM337.04.04.3		1,08	-0,31	0,17	0,31	0,02	0,02	0,36	-1,57	-0,49	0,39
TM337.04.04.4		1,19	-0,12	0,35	0,06	0,04	-0,10	0,21	-1,35	-0,40	0,11
TM337.04.03.1(a)		1,10	-0,34	0,26	0,01	0,06	0,01	0,38	-1,45	-0,32	0,29
TM197.01.01(1)		1,04	-0,07	-0,11	0,28	0,27	0,26	0,45	-2,10	-0,42	0,40
TM197.01.01(2)		1,08	-0,39	0,12	0,16	0,09	0,07	0,34	-1,50	-0,21	0,24
TM197.01.01(3)		1,05	-0,17	-0,11	0,29	0,27	0,30	0,49	-2,19	-0,36	0,41
TM242.04.48		1,21	-0,09	0,31	-0,02	0,01	-0,19	0,17	-1,26	-0,27	0,13
ED		1,13	0,03	-0,18	0,26	0,15	0,16	0,48	-2,15	-0,37	0,49
TM92.06.70		1,06	-0,23	0,07	0,12	0,14	0,14	0,49	-1,61	-0,68	0,50
KB3.97.47		1,15	-0,07	-0,20	0,23	0,23	0,15	0,34	-1,84	-0,36	0,38

**Annexe 2.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le frontal (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles.

(A)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5	Facteur 6
(1)		0,09	0,17	0,04	0,18	0,05	0,02
(2)		0,00	0,40	0,00	0,00	0,01	0,15
(3)		0,17	0,04	0,00	0,02	0,13	0,34
(4)		0,00	0,07	0,41	0,03	0,19	0,02
(5)		0,16	0,06	0,01	0,07	0,02	0,25
(6)		0,21	0,00	0,00	0,01	0,01	0,05
(7)		0,12	0,06	0,09	0,05	0,24	0,01
(8)		0,13	0,10	0,01	0,28	0,00	0,07
(9)		0,02	0,00	0,37	0,22	0,33	0,00
(10)		0,11	0,10	0,05	0,14	0,02	0,10

(B)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5	Facteur 6
<i>S. membranaceus</i>	29	1,53	-0,25	2,10	-0,32	0,50	0,22
<i>S. membranaceus</i>	44	1,43	-1,04	0,94	0,30	1,66	-0,33
<i>S. membranaceus</i>	32	1,26	-1,20	1,86	-0,31	0,04	0,42
<i>S. membranaceus</i>	30	0,89	-1,28	2,85	-0,50	0,24	0,47
<i>S. membranaceus</i>	31	0,61	-1,28	2,62	-0,42	-0,17	0,09
<i>S. membranaceus</i>	204	2,44	-0,31	0,97	0,49	0,68	-0,68
<i>S. membranaceus</i>	205	1,82	-0,81	1,15	0,48	0,88	-0,33
<i>S. membranaceus</i>	207	2,15	-0,48	2,88	0,83	-0,90	-0,12
<i>S. membranaceus</i>	208	2,17	-0,74	1,81	-0,61	0,70	-0,29
<i>S. membranaceus</i>	209	2,13	-0,73	1,59	0,41	0,35	-0,18
<i>S. membranaceus</i>	210	3,00	-0,42	1,22	0,58	0,90	-0,40
<i>S. membranaceus</i>	186	0,82	-1,05	2,42	-0,70	1,10	-0,08
<i>S. sorex</i>	34	-0,10	-2,59	-2,20	0,38	0,16	-0,33
<i>S. sorex</i>	35	-1,27	-1,79	-1,57	0,86	0,00	-0,12
<i>S. sorex</i>	36	-0,83	-1,99	-2,37	0,96	-0,44	-0,27
<i>S. sorex</i>	37	-2,35	-2,83	-2,02	-0,88	1,14	0,46
<i>S. sorex</i>	46	-3,03	-2,14	-0,85	-0,13	-0,29	0,15
<i>S. sorex</i>	91	-1,42	-2,21	-1,85	0,60	0,37	0,07
<i>S. sorex</i>	92	-2,69	-2,54	-0,69	-0,37	0,45	0,05
<i>S. sorex</i>	113	-1,51	-2,17	-2,38	0,52	-0,21	0,06
<i>S. sorex</i>	114	-1,89	-2,33	-2,29	0,25	-0,25	0,40
<i>S. sorex</i>	115	-2,09	-2,77	-2,84	-0,23	0,41	0,57
<i>S. sorex</i>	124	-1,39	-2,83	-2,88	-0,11	0,78	-0,20
<i>S. sorex</i>	126	0,07	-2,31	-1,40	1,11	0,49	-0,05
<i>S. sorex</i>	125	-0,84	-2,00	-2,72	0,87	0,99	0,20
<i>S. batensoda</i>	8	3,36	0,11	0,89	0,43	0,55	0,78
<i>S. batensoda</i>	9	4,05	-0,19	1,13	0,51	0,17	0,08
<i>S. batensoda</i>	10	3,30	0,31	0,76	1,07	0,00	-0,03
<i>S. batensoda</i>	11	3,25	0,61	0,90	0,56	0,47	0,20
<i>S. batensoda</i>	12	3,23	0,13	0,91	0,42	0,98	-0,09
<i>S. batensoda</i>	13	3,33	0,34	1,50	0,96	-0,48	0,25
<i>S. batensoda</i>	14	2,75	0,44	1,61	0,12	1,02	1,09
<i>S. batensoda</i>	88	3,28	0,45	0,26	0,18	-0,53	-0,07
<i>S. batensoda</i>	89	3,96	-0,08	0,14	0,67	-1,02	-0,27
<i>S. batensoda</i>	90	3,25	0,42	1,15	0,28	-0,13	0,10
<i>S. batensoda</i>	177	4,38	1,35	-1,01	0,11	-0,80	-0,38
<i>S. batensoda</i>	178	2,79	0,64	-0,02	-0,53	0,10	-0,08
<i>S. batensoda</i>	179	3,86	0,56	0,21	-0,47	0,15	-0,13
<i>S. batensoda</i>	180	5,04	0,25	0,52	1,18	0,37	-0,89
<i>S. batensoda</i>	181	3,98	0,35	-1,30	-0,27	0,56	0,23
<i>S. batensoda</i>	182	3,12	0,70	-0,85	-0,08	-0,14	0,33
<i>S. nigrita</i>	52	-1,81	2,11	-0,61	0,93	0,83	0,00
<i>S. nigrita</i>	53	-1,68	1,69	-0,80	0,36	-0,59	0,39
<i>S. nigrita</i>	54	-1,29	1,73	-1,64	-0,17	-0,43	-0,04
<i>S. nigrita</i>	55	-0,81	1,72	-0,69	0,58	-0,40	-0,12
<i>S. nigrita</i>	56	-1,27	2,25	-0,29	0,95	-1,18	0,30
<i>S. nigrita</i>	57	-2,25	1,81	-0,75	0,74	-0,27	0,32
<i>S. nigrita</i>	58	-2,49	2,06	-1,08	-0,51	-0,10	-0,74

**Annexe 3.** Données de l'analyse en composantes principales des frontaux : (A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5	Facteur 6
<i>S. nigrita</i>	59	-2,93	1,39	-0,29	-0,56	0,47	0,17
<i>S. nigrita</i>	60	-2,30	2,18	-0,95	-0,21	0,20	0,15
<i>S. nigrita</i>	61	-1,66	1,91	-0,27	0,35	0,03	0,07
<i>S. nigrita</i>	62	-1,83	2,44	-0,62	0,03	0,61	0,85
<i>S. nigrita</i>	63	-2,30	1,96	-0,17	0,65	0,64	1,00
<i>S. clarias</i>	2	-0,81	0,62	0,83	1,27	0,07	-0,28
<i>S. clarias</i>	3	-1,11	1,14	0,32	1,10	-0,11	0,26
<i>S. clarias</i>	4	-2,04	0,79	0,88	0,99	-0,04	-0,37
<i>S. clarias</i>	5	-1,75	0,56	0,77	0,78	-0,34	-0,34
<i>S. clarias</i>	17	-1,41	0,81	0,00	1,36	-0,12	-0,12
<i>S. clarias</i>	18	-1,82	0,63	0,72	0,51	-0,14	0,47
<i>S. clarias</i>	19	-2,15	1,43	1,63	0,80	-0,16	0,54
<i>S. clarias</i>	20	-1,24	0,83	1,23	0,82	0,52	-0,06
<i>S. clarias</i>	21	-1,63	1,20	0,91	1,04	-0,02	0,19
<i>S. clarias</i>	193	-3,07	0,36	0,81	-0,09	0,17	-0,19
<i>S. clarias</i>	193	-2,39	0,54	0,87	0,63	0,31	0,16
<i>S. clarias</i>	22	-1,21	0,44	1,18	1,05	-0,17	0,24
<i>S. clarias</i>	188	-2,38	-0,71	0,33	0,14	0,20	-0,39
<i>S. clarias</i>	200	-1,12	1,41	0,13	0,64	1,18	-0,93
<i>S. clarias</i>	199	-2,76	0,28	1,54	0,56	-0,57	-0,11
<i>S. clarias</i>	198	-2,85	-0,28	1,09	-0,01	1,31	-0,27
<i>S. clarias</i>	197	-3,08	0,05	0,81	-0,40	0,38	-0,27
<i>S. clarias</i>	196	-2,05	0,76	0,30	0,26	0,20	-0,34
<i>S. clarias</i>	195	-0,77	1,71	-0,30	1,17	0,01	-1,15
<i>S. clarias</i>	194	-1,46	0,63	0,44	1,08	-0,02	-0,30
<i>S. schall</i>	1	-1,16	1,47	0,11	-0,58	0,66	0,39
<i>S. schall</i>	26	0,10	0,96	0,88	-0,10	0,98	0,37
<i>S. schall</i>	27	-0,86	1,44	1,47	0,45	-0,04	0,41
<i>S. schall</i>	97	-0,55	0,38	-0,67	0,05	-0,24	0,01
<i>S. schall</i>	98	-0,29	1,21	-0,45	-0,16	-0,22	0,66
<i>S. schall</i>	99	0,27	1,75	-1,34	0,37	-0,50	0,48
<i>S. schall</i>	102	-0,34	1,61	-1,35	0,10	0,25	0,14
<i>S. schall</i>	102	-1,98	0,78	-0,20	-0,93	0,34	0,29
<i>S. schall</i>	107	-0,98	1,43	0,18	-0,73	0,52	-0,05
<i>S. schall</i>	123	-0,72	-0,90	-0,41	0,12	-0,72	-0,02
<i>S. schall</i>	135	-1,36	-0,18	-0,19	-0,47	0,78	0,29
<i>S. schall</i>	136	-1,65	0,74	-0,23	-1,72	0,03	0,07
<i>S. schall</i>	137	-0,92	-0,35	-1,35	-1,25	0,80	-0,08
<i>S. schall</i>	138	-0,46	-0,33	-1,93	0,08	0,93	-0,80
<i>S. schall</i>	139	-0,52	-0,72	-1,15	-0,32	-0,69	-0,38
<i>S. schall</i>	141	-1,36	-0,37	0,13	0,34	-0,20	0,03
<i>S. schall</i>	151	-0,63	1,15	0,10	-0,71	-0,66	-0,10
<i>S. schall</i>	152	-1,31	1,17	0,99	-1,54	-0,23	-0,13
<i>S. schall</i>	154	-0,65	0,80	1,20	0,00	-0,56	-0,37
<i>S. schall</i>	155	-2,35	0,33	0,29	-0,13	-1,27	-0,27
<i>S. schall</i>	159	-1,60	2,24	1,02	-0,92	-0,54	-1,08
<i>S. schall</i>	160	-1,00	1,32	-1,06	-1,40	0,35	-0,15
<i>S. schall</i>	163	-1,16	0,54	-0,03	-0,48	-0,32	0,15
<i>S. schall</i>	164	-1,72	1,31	-0,49	-1,35	-0,43	-1,10
<i>S. schall</i>	170	-0,73	0,39	-0,07	-0,81	-0,48	-0,17
<i>S. schall</i>	171	0,87	0,44	-0,76	-0,41	0,10	0,01
<i>S. schall</i>	172	0,34	-0,05	-1,30	-0,01	-0,55	-0,83
<i>S. schall</i>	173	-3,36	0,91	1,69	-0,71	-0,39	-0,09
<i>S. filamentosus</i>	116	2,82	1,56	-0,84	-1,32	-0,27	-0,31
<i>S. filamentosus</i>	118	3,28	1,41	-1,33	-0,96	-0,58	0,36
<i>S. filamentosus</i>	119	3,84	1,63	-0,38	-1,01	-0,68	-0,47
<i>S. filamentosus</i>	128	4,84	1,97	-1,51	-1,48	0,61	0,27
<i>S. filamentosus</i>	129	4,36	1,47	-0,63	-0,91	-0,89	0,36
<i>S. filamentosus</i>	42	4,51	1,02	-3,59	-0,13	-0,13	0,73
<i>S. filamentosus</i>	49	4,49	1,11	-3,02	-0,47	-0,36	0,22
<i>S. courteti</i>	120	0,55	-2,38	0,78	-0,29	-0,72	-0,18

**Annexe 3.** Données de l'analyse en composantes principales des frontaux : (A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5	Facteur 6
<i>S. courteti</i>	185	1,68	-2,77	0,24	-1,13	-0,32	-0,16
<i>S. courteti</i>	189	-0,44	-2,50	0,97	-0,40	-0,31	-0,40
<i>S. courteti</i>	101	-1,60	-2,83	2,36	-1,23	0,04	0,54
<i>S. courteti</i>	87	-1,39	-2,75	2,60	-0,74	-0,43	-0,04
<i>S. courteti</i>	202	-1,46	-2,11	1,30	-0,13	0,09	0,46
<i>S. courteti</i>	203	-0,44	-2,94	2,27	-0,46	-0,36	0,01
<i>S. courteti</i>	39	-1,07	-2,96	1,58	-0,66	-0,22	-0,52
<i>S. courteti</i>	184	-0,80	-2,02	1,54	-1,54	-0,40	0,04
<i>S. violaceus</i>	131	1,74	-1,99	-1,34	0,70	-0,69	-0,09
<i>S. violaceus</i>	121	0,74	-2,51	-2,19	0,12	-0,25	-0,48
<i>S. violaceus</i>	130	1,86	-2,88	-1,21	-0,18	0,02	-0,49
<i>S. violaceus</i>	132	2,12	-2,42	-0,69	0,57	-0,66	-0,36
<i>S. violaceus</i>	167	0,89	-1,23	0,31	-0,39	0,01	0,41
<i>S. violaceus</i>	133	0,49	-1,64	-0,52	-0,03	-0,82	0,80
<i>S. violaceus</i>	168	0,67	-2,03	0,00	-0,39	-0,21	0,60
<i>S. violaceus</i>	201	-0,05	-1,63	0,27	1,18	-1,59	0,50
<i>S. violaceus</i>	122	-0,64	-2,17	-0,62	0,88	-1,47	0,51
<i>S. violaceus</i>	166	0,64	-1,54	1,11	-0,19	-0,55	0,31
<i>S. ocellifer</i>	144	-0,70	1,43	0,32	-0,59	-0,89	-0,26
<i>S. ocellifer</i>	146	-1,59	1,97	0,89	0,12	-0,33	0,22
<i>S. ocellifer</i>	147	-0,83	1,87	-0,57	-0,27	-0,79	0,07
<i>S. ocellifer</i>	148	-1,90	1,93	0,16	-0,93	-0,17	0,48
<i>S. ocellifer</i>	149	-0,65	1,44	-0,50	-1,13	-0,16	-0,51
<i>S. eupterus</i>	211	2,06	1,58	-1,37	0,20	1,50	-0,20
<i>S. eupterus</i>	212	-0,10	0,74	-0,92	0,35	1,01	-0,09
TM266.02.120		-3,71	1,78	3,52	-0,19	-1,48	1,23
TM266.06.48		-3,20	2,18	2,01	0,05	-0,92	0,35
TM90.04.27(1)		1,43	0,63	0,87	0,30	-0,26	0,49
TM90.01.55(1)		0,50	0,61	0,70	0,16	0,39	-0,63
TM32.04.98		-5,96	-0,61	4,23	-2,30	0,17	0,23
TM387.06.03(1)		-5,70	-0,32	1,89	-2,10	1,30	0,54
TM151.01.04(1)		-1,09	1,23	0,27	0,19	0,07	0,29
TM208.01.01		-3,68	1,24	1,91	-1,12	1,03	0,36
TM337.04.05(1)		1,18	0,66	1,01	0,89	-0,18	-0,07
TM337.04.05.2		-6,21	0,16	1,15	-1,38	1,30	-0,50
TM337.04.05.3		-0,85	3,74	1,54	-0,18	-0,06	-0,19
TM337.04.05.4		0,77	-0,48	0,53	-0,54	0,91	-0,25
TM337.04.05.5		-2,70	2,64	2,07	-1,62	0,21	-0,18
TM337.04.05.6		-3,87	2,88	1,71	-1,12	0,09	-0,69
TM337.04.04.1		-5,91	-0,39	1,03	-2,03	0,40	-0,71
TM337.04.04.2		-1,73	2,96	2,73	-0,47	-0,05	-0,20
TM337.04.04.3		-2,15	2,75	2,47	-0,49	0,05	0,03
TM337.04.04.4		0,41	0,92	1,11	0,32	-0,06	-0,83
TM337.04.03.1(a)		-1,41	2,29	0,20	-0,37	-0,14	-0,37
TM197.01.01(1)		-5,09	1,02	1,81	-0,77	0,94	-0,04
TM197.01.01(2)		-1,71	2,22	0,16	-0,56	1,42	-0,36
TM197.01.01(3)		-5,35	1,26	1,48	-1,32	1,05	-0,28
TM242.04.48		1,00	0,75	0,38	-0,09	0,43	-0,28
ED		-4,71	0,82	1,91	-1,94	0,69	1,07
TM92.06.70		-4,02	2,37	2,47	0,30	-1,58	0,42
KB3.97.47		-3,89	0,51	1,83	-0,76	1,44	0,64

**Annexe 3.** Données de l'analyse en composantes principales des frontaux : (A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs.

(A)

	<i>S. membranaceus</i>	<i>S. sorex</i>	<i>S. batensoda</i>	<i>S. nigrita</i>	<i>S. ciliaris</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. courteti</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. eupterus</i>	TM266.02.120	TM266.06.48	TM90.04.27	TM90.01.55	TM32.04.98	TM387.06.03	TM151.01.04	TM208.01.01	TM337.04.05(1)	TM337.04.05(2)	TM337.04.05(3)	TM337.04.05(4)	TM337.04.05(5)	TM337.04.05(6)	TM337.04.04(1)	TM337.04.04(2)	TM337.04.04(3)	TM337.04.04(4)	TM337.04.04(5)	TM337.04.04(6)	TM337.04.03(1)	TM197.01.01(1)	TM197.01.01(2)	TM197.01.01(3)	TM242.04.48	ED	TM92.06.70	KB3.97.47
<i>S. membranaceus</i>	5,56	3,16	5,49	4,44	4,27	5,22	3,57	3,55	4,64	4,11	6,75	6,06	5,21	2,61	8,41	7,86	4,06	6,02	2,46	8,25	5,41	2,19	5,96	6,92	8,04	5,37	5,46	2,81	4,93	7,18	5,15	7,58	2,60	7,08	7,02	6,03			
<i>S. sorex</i>	5,56	6,49	4,84	4,47	4,22	7,10	4,27	3,53	5,01	4,74	6,75	6,54	5,27	4,72	8,36	6,73	4,47	6,10	5,24	6,63	7,23	4,24	6,95	7,14	6,31	7,29	6,99	5,16	5,39	6,47	5,46	6,69	4,85	6,58	7,34	5,73			
<i>S. batensoda</i>	3,16	6,49	5,99	5,70	5,03	3,23	5,59	4,28	5,23	3,74	8,05	7,36	2,56	3,42	10,70	9,88	4,90	7,74	2,83	10,11	5,81	3,41	7,23	8,20	9,92	6,48	6,67	3,61	5,54	8,97	5,96	9,30	2,94	8,87	8,36	7,89			
<i>S. nigrita</i>	5,49	4,84	5,99	2,57	2,71	6,35	5,59	5,17	2,06	3,54	8,35	3,34	4,04	3,38	7,41	5,89	1,81	3,80	3,93	5,57	3,30	4,16	3,69	3,79	5,64	3,83	3,53	3,42	1,77	4,51	2,24	4,67	3,55	4,79	4,29	4,08			
<i>S. ciliaris</i>	4,44	4,47	5,70	2,57	2,70	6,81	4,27	4,49	2,53	3,85	4,36	2,99	3,58	2,72	6,38	5,26	1,71	3,26	3,25	5,10	3,65	3,44	3,64	3,86	5,12	3,49	3,22	2,69	2,42	3,95	2,74	4,36	3,21	4,40	3,93	3,30			
<i>S. schall</i>	4,27	4,22	5,03	2,71	2,70	5,61	4,28	3,98	2,22	3,21	5,32	3,93	3,19	2,54	7,21	5,94	1,95	4,03	3,21	5,92	3,83	2,91	3,92	4,45	5,72	4,04	3,85	2,71	2,36	4,96	2,83	5,17	2,66	4,98	4,95	4,24			
<i>S. filamentosus</i>	5,22	7,10	3,23	6,35	6,81	5,67	7,07	5,37	5,64	4,06	9,51	8,28	4,08	4,72	11,90	10,77	5,72	8,68	4,52	10,61	6,40	4,74	7,90	8,82	10,64	7,47	7,62	4,97	5,96	9,91	6,46	10,06	4,07	9,67	9,31	8,96			
<i>S. courteti</i>	3,57	4,27	5,59	5,59	4,27	4,28	7,07	3,29	4,89	5,42	6,14	5,73	3,29	4,89	5,73	4,22	3,93	6,64	6,14	4,39	5,30	5,62	6,51	6,40	5,14	5,96	5,82	4,13	5,33	6,04	5,59	6,34	4,19	5,83	6,48	5,06			
<i>S. violaceus</i>	3,55	3,53	4,28	5,17	4,49	3,98	5,37	3,29	4,66	4,19	7,38	6,48	3,37	3,48	8,90	7,90	4,15	6,57	3,49	8,11	6,52	2,90	6,83	7,47	7,71	6,66	6,56	3,83	5,19	7,41	5,66	7,75	3,44	7,32	7,36	6,43			
<i>S. ocellifer</i>	4,64	5,01	5,23	2,06	2,53	2,22	5,64	4,89	4,66	3,41	4,68	3,10	3,22	2,62	7,10	5,92	1,49	3,68	3,24	5,86	2,75	3,40	3,11	3,66	5,71	3,15	2,97	2,58	1,31	4,88	2,29	4,87	2,76	4,70	4,16	4,12			
<i>S. eupterus</i>	4,11	4,74	3,74	3,54	3,85	3,21	4,06	5,42	4,19	3,41	7,37	5,85	2,95	2,47	9,41	7,91	2,90	5,82	2,96	7,82	4,52	2,75	5,63	6,24	7,83	5,38	5,33	2,98	3,47	3,42	7,06	2,17	7,00	6,97	5,92				
TM266.02.120	6,75	7,66	8,35	5,05	4,36	5,32	9,51	6,14	7,38	4,68	7,37	1,95	6,09	5,84	4,41	4,79	4,60	3,28	6,00	7,16	4,47	6,49	3,28	3,39	5,14	3,17	2,88	5,48	4,58	3,63	5,15	4,13	6,25	3,51	1,56	3,70			
TM266.06.48	6,06	6,54	7,36	3,34	2,99	3,93	8,28	5,73	6,48	3,10	5,85	1,95	5,07	4,54	5,20	4,71	3,07	2,51	4,90	4,65	3,05	5,40	2,19	2,12	4,71	2,15	1,72	4,21	2,80	3,04	3,46	3,45	4,97	3,35	1,19	3,10			
TM90.04.27	2,41	5,27	2,56	4,04	3,58	3,19	4,08	4,22	3,37	3,22	2,95	6,09	5,07	1,61	8,63	7,82	2,70	5,60	8,07	8,06	4,50	2,10	5,19	6,12	7,90	4,47	4,56	1,72	3,53	6,82	4,15	7,19	1,29	6,72	6,01	5,09	5,77		
TM90.01.55	2,61	4,72	3,42	3,38	2,72	2,54	4,72	3,93	3,48	2,62	2,47	5,84	4,54	1,61	7,91	6,94	2,02	4,74	1,32	6,98	3,58	1,49	4,43	5,20	6,86	3,92	3,96	0,73	2,71	5,85	3,07	6,16	1,29	6,02	5,63	4,91			
TM32.04.98	8,41	8,36	10,70	7,41	6,38	7,21	11,90	6,64	8,90	7,10	9,41	4,41	5,20	8,63	7,91	2,65	7,00	4,02	8,57	3,58	7,55	7,93	5,15	5,01	3,36	6,04	5,67	7,80	7,04	3,50	6,90	3,67	8,39	3,18	5,06	3,93			
TM387.06.03	7,86	6,73	9,88	5,89	5,28	5,94	10,77	6,14	7,90	5,92	7,91	4,79	4,71	7,82	6,94	2,65	5,76	2,76	7,79	1,63	6,81	6,86	4,45	4,19	1,78	5,69	5,18	7,01	5,84	2,11	5,35	2,05	7,34	1,73	4,95	2,41			
TM151.01.04	4,06	4,47	4,90	1,81	1,71	1,95	5,72	4,39	4,15	1,49	2,90	4,60	3,07	2,70	2,02	7,00	5,76	3,47	2,60	5,72	2,90	2,83	3,36	3,90	5,70	3,19	2,97	2,09	1,43	4,49	2,04	4,81	2,27	4,63	4,19	3,69			
TM208.01.01	6,02	6,10	7,74	3,80	3,26	4,03	8,88	5,30	6,57	3,68	5,82	3,28	2,51	5,60	4,74	4,02	2,76	3,47	5,53	3,00	5,04	2,04	2,17	3,28	3,06	2,53	4,71	3,42	1,52	2,98	1,84	5,14	1,58	3,25	0,99				
TM337.04.05(1)	2,46	5,24	2,83	3,93	3,25	3,21	4,52	4,27	3,49	3,24	2,96	6,00	4,90	8,07	1,32	8,57	7,79	2,60	5,53	7,90	3,88	2,23	5,16	5,96	7,79	4,32	4,43	1,26	3,43	6,64	4,03	7,05	1,35	6,75	5,89	5,68			
TM337.04.05(2)	8,25	8,63	10,11	5,57	5,10	5,92	10,91	6,64	8,11	5,86	7,82	5,16	4,65	8,06	6,98	3,58	1,63	5,72	3,00	7,90	6,72	7,10	4,55	3,84	1,29	5,76	5,25	7,02	5,62	1,78	5,12	1,48	7,45	2,53	4,84	2,77			
TM337.04.05(3)	5,41	7,23	5,81	3,30	3,65	3,83	6,40	6,51	6,52	2,75	4,52	4,47	3,05	4,00	3,58	7,55	6,81	2,90	4,10	3,88	6,72	4,75	2,66	3,33	6,85	1,70	1,93	3,22	2,08	5,18	2,70	5,38	7,4	5,37	3,97	4,80			
TM337.04.05(4)	2,19	4,24	3,41	4,16	3,44	2,91	4,74	3,23	2,90	3,40	2,75	6,49	5,40	2,10	1,49	7,93	6,86	2,83	5,04	2,23	7,10	4,75	5,08	5,95	6,90	4,89	4,85	2,11	3,70	6,19	3,73	6,48	1,42	6,11	6,50	5,05			
TM337.04.05(5)	5,96	6,95	7,23	3,69	3,64	3,92	7,90	5,91	6,83	3,11	5,63	3,28	2,19	5,19	4,43	5,15	4,45	3,36	2,04	5,16	4,55	2,66	5,08	1,44	4,59	1,70	1,34	4,22	2,65	3,11	2,72	3,17	4,75	3,04	3,03	2,99			
TM337.04.05(6)	6,92	7,14	8,20	3,79	3,86	4,45	8,82	6,58	7,47	3,66	6,24	3,39	2,12	6,12	5,20	5,01	4,19	3,90	2,12	5,20	5,01	4,03	2,52	2,11	4,97	3,07	2,49	3,11	2,44	6,61	3,01	2,62	3,06						
TM337.04.04(1)	8,04	6,31	9,92	5,64	5,12	5,72	10,64	6,14	7,71	5,71	7,83	5,14	4,71	7,90	6,86	3,36	1,78	5,70	3,28	7,79	1,29	6,85	6,90	4,59	4,03	5,88	5,39	6,89	5,60	2,37	5,35	2,09	3,71	2,64	4,89	3,17			
TM337.04.04(2)	5,37	7,29	6,48	3,83	3,49	4,04	7,47	5,96	6,66	3,15	5,38	3,17	2,15	4,47	3,92	6,04	5,69	3,19	3,06	4,32	5,29	1,70	2,52	5,88	0,60	3,52	2,65	4,12	3,06	4,42	4,27	4,30	3,89	4,81					
TM337.04.04(3)	5,46	6,99	6,67	3,53	3,22	3,85	7,62	5,82	6,56	2,97	5,33	2,88	1,72	4,56	3,96	5,67	5,18	2,97	2,53	4,43	5,25	1,93	4,85	1,34	2,11	5,39	0,60	3,63	2,48	3,59	2,79	3,89	4,33	3,76	2,66	3,29			
TM337.04.04(4)	2,81	5,16	3,61	3,42	2,69	2,71	4,97	4,13	3,83	2,58	2,98	5,48	4,21	1,72	0,73	7,80	7,01	2,09	4,71	1,26	7,02	3,22	2,11	4,22	4,97	6,89	3,52	3,63	2,59	5,80	3,21	6,14	1,27	6,01	5,24	4,98			
TM337.04.03(1)	4,93	5,39	5,54	1,77	2,42	2,36	5,96	5,33	5,19	1,31	3,47	4,58	2,80	3,53	2,71	7,04	5,84	1,43	3,42	6,33	5,62	2,08	3,70	2,65	3,07	5,60	2,65	2,48	2,59	4,38	1,60	4,53	3,60	3,89	3,96				
TM197.01.01(1)	7,18	6,47	8,97	4,51	3,95	4,96	9,91	6,04	7,41	4,68	6,87	3,63	3,04	6,82	5,85	3,50	2,11	4,49	1,52	6,64	1,78	5,18	6,19	3,11	2,49	2,37</													

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(7/1)	(6/1)
<i>S. membranaceus</i>	44	0,96	-0,79	-0,84	-0,22	-0,03	0,44	0,49	-0,47	-0,52
<i>S. membranaceus</i>	32	0,84	-0,65	-1,04	-0,05	0,07	0,33	0,51	-0,32	-0,51
<i>S. membranaceus</i>	29	0,96	-0,59	-0,92	-0,29	0,06	0,34	0,44	-0,52	-0,62
<i>S. membranaceus</i>	30	1,00	-0,77	-0,71	-0,17	-0,16	0,30	0,50	-0,50	-0,70
<i>S. membranaceus</i>	31	0,97	-0,63	-1,02	-0,09	-0,01	0,32	0,46	-0,51	-0,65
<i>S. membranaceus</i>	204	1,01	-0,59	-1,16	-0,34	0,15	0,49	0,43	-0,58	-0,52
<i>S. membranaceus</i>	205	0,99	-0,50	-0,98	-0,36	0,17	0,36	0,32	-0,67	-0,63
<i>S. membranaceus</i>	206	1,02	-0,81	-1,04	-0,18	0,08	0,40	0,53	-0,49	-0,62
<i>S. membranaceus</i>	207	0,94	-0,45	-0,79	-0,43	-0,01	0,40	0,34	-0,59	-0,54
<i>S. membranaceus</i>	208	0,97	-0,48	-0,98	-0,38	0,09	0,39	0,39	-0,58	-0,58
<i>S. membranaceus</i>	209	1,00	-0,55	-1,22	-0,32	0,12	0,42	0,54	-0,46	-0,58
<i>S. membranaceus</i>	210	0,99	-0,33	-1,10	-0,56	0,17	0,41	0,42	-0,56	-0,57
<i>S. membranaceus</i>	186	0,91	-0,60	-0,80	-0,24	-0,02	0,37	0,40	-0,51	-0,54
<i>S. sorex</i>	34	0,92	-0,85	-0,72	-0,46	0,20	0,56	0,35	-0,57	-0,36
<i>S. sorex</i>	35	0,82	-0,51	-0,87	-0,51	0,18	0,51	0,39	-0,43	-0,32
<i>S. sorex</i>	36	0,84	-0,54	-0,67	-0,46	0,02	0,44	0,36	-0,48	-0,40
<i>S. sorex</i>	37	0,83	-0,51	-0,76	-0,43	0,05	0,43	0,38	-0,46	-0,40
<i>S. sorex</i>	46	0,83	-0,53	-0,75	-0,43	0,02	0,44	0,42	-0,41	-0,38
<i>S. sorex</i>	91	0,81	-0,46	-0,75	-0,58	0,08	0,50	0,40	-0,41	-0,32
<i>S. sorex</i>	92	0,79	-0,22	-0,83	-0,67	0,10	0,48	0,35	-0,43	-0,30
<i>S. sorex</i>	113	0,80	-0,53	-0,83	-0,45	0,10	0,48	0,43	-0,37	-0,32
<i>S. sorex</i>	114	0,80	-0,38	-0,89	-0,55	0,14	0,44	0,44	-0,35	-0,36
<i>S. sorex</i>	115	0,85	-0,46	-0,99	-0,44	0,22	0,43	0,38	-0,47	-0,42
<i>S. sorex</i>	124	0,80	-0,58	-0,93	-0,45	0,22	0,49	0,45	-0,35	-0,32
<i>S. sorex</i>	125	0,85	-0,63	-0,69	-0,61	0,16	0,53	0,39	-0,46	-0,32
<i>S. sorex</i>	126	0,77	-0,49	-0,88	-0,56	0,20	0,52	0,44	-0,32	-0,25
<i>S. batensoda</i>	9	0,82	-0,44	-0,96	-0,38	0,07	0,46	0,43	-0,40	-0,36
<i>S. batensoda</i>	10	0,92	-0,39	-1,08	-0,46	0,08	0,49	0,43	-0,49	-0,43
<i>S. batensoda</i>	11	0,89	-0,48	-0,97	-0,26	0,00	0,41	0,40	-0,50	-0,48
<i>S. batensoda</i>	12	0,85	-0,43	-1,00	-0,34	0,07	0,42	0,43	-0,41	-0,43
<i>S. batensoda</i>	13	0,89	-0,37	-0,75	-0,46	-0,04	0,36	0,38	-0,51	-0,53
<i>S. batensoda</i>	14	0,84	-0,52	-1,17	-0,33	0,20	0,42	0,55	-0,30	-0,42
<i>S. batensoda</i>	88	0,84	-0,54	-1,05	-0,47	0,20	0,51	0,52	-0,32	-0,33
<i>S. batensoda</i>	89	0,87	-0,76	-0,81	-0,40	0,14	0,48	0,47	-0,39	-0,39
<i>S. batensoda</i>	90	0,84	-0,73	-0,83	-0,38	0,16	0,46	0,49	-0,35	-0,38
<i>S. batensoda</i>	177	0,84	-0,81	-0,92	-0,31	0,24	0,51	0,44	-0,40	-0,33
<i>S. batensoda</i>	178	0,81	-0,51	-0,93	-0,61	0,25	0,53	0,46	-0,36	-0,28
<i>S. batensoda</i>	179	0,87	-0,54	-0,93	-0,61	0,27	0,54	0,40	-0,46	-0,33
<i>S. batensoda</i>	181	0,77	-0,78	-1,16	-0,35	0,38	0,59	0,55	-0,22	-0,18
<i>S. batensoda</i>	182	0,79	-0,65	-0,95	-0,58	0,31	0,57	0,52	-0,27	-0,22
<i>S. nigrita</i>	52	0,82	-1,09	-0,90	-0,12	0,15	0,50	0,65	-0,17	-0,32
<i>S. nigrita</i>	55	0,79	-1,04	-0,88	-0,08	0,09	0,45	0,67	-0,13	-0,34
<i>S. nigrita</i>	56	0,84	-1,07	-0,82	-0,11	0,11	0,45	0,60	-0,24	-0,38
<i>S. nigrita</i>	57	0,73	-1,06	-0,80	-0,03	0,06	0,47	0,62	-0,11	-0,26
<i>S. nigrita</i>	58	0,73	-1,06	-0,83	-0,08	0,18	0,50	0,56	-0,17	-0,23
<i>S. nigrita</i>	59	0,80	-1,05	-0,94	-0,10	0,19	0,51	0,59	-0,21	-0,29
<i>S. nigrita</i>	60	0,76	-1,13	-0,98	-0,04	0,27	0,54	0,58	-0,18	-0,22
<i>S. nigrita</i>	61	0,83	-1,44	-0,78	-0,04	0,22	0,56	0,66	-0,17	-0,27
<i>S. nigrita</i>	62	0,73	-0,93	-0,97	-0,09	0,22	0,51	0,52	-0,22	-0,23
<i>S. nigrita</i>	63	0,78	-1,20	-0,80	-0,10	0,20	0,53	0,59	-0,18	-0,24
<i>S. clarias</i>	2	0,87	-0,25	-0,82	-0,66	0,13	0,47	0,24	-0,63	-0,40
<i>S. clarias</i>	3	0,88	-0,07	-0,79	-0,98	0,22	0,53	0,21	-0,68	-0,36
<i>S. nigrita</i>	63	1,01	-0,20	-0,01	-0,03	0,06	0,10	0,38	-1,28	-0,32

**Annexe 5.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le pariéto-supraoccipital (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(7/1)	(6/1)
<i>S. clarias</i>	4	0,91	-0,07	-0,86	-0,70	0,05	0,42	0,25	-0,67	-0,49
<i>S. clarias</i>	5	0,88	-0,15	-0,99	-0,69	0,17	0,48	0,30	-0,58	-0,40
<i>S. clarias</i>	17	0,84	-0,13	-0,85	-0,64	0,12	0,45	0,21	-0,63	-0,40
<i>S. clarias</i>	18	0,92	-0,20	-0,78	-0,84	0,07	0,45	0,38	-0,54	-0,47
<i>S. clarias</i>	19	0,90	-0,06	-0,83	-0,80	0,10	0,45	0,24	-0,66	-0,44
<i>S. clarias</i>	20	0,79	-0,20	-0,73	-0,68	0,07	0,44	0,31	-0,48	-0,36
<i>S. clarias</i>	21	0,92	-0,24	-0,79	-0,63	-0,01	0,46	0,31	-0,61	-0,46
<i>S. clarias</i>	188	0,79	-0,15	-0,70	-0,96	0,20	0,56	0,26	-0,53	-0,23
<i>S. clarias</i>	193	0,78	-0,23	-0,81	-0,65	0,15	0,51	0,26	-0,52	-0,27
<i>S. clarias</i>	192	0,79	-0,13	-0,90	-0,69	0,15	0,47	0,30	-0,49	-0,32
<i>S. clarias</i>	197	0,89	-0,18	-0,93	-0,67	0,11	0,45	0,33	-0,56	-0,44
<i>S. clarias</i>	198	0,90	-0,26	-0,75	-0,71	0,04	0,44	0,34	-0,56	-0,46
<i>S. clarias</i>	22	0,85	-0,18	-0,75	-0,84	0,16	0,54	0,22	-0,63	-0,32
<i>S. schall</i>	1	0,84	-0,22	-1,18	-0,51	0,10	0,44	0,54	-0,30	-0,40
<i>S. schall</i>	25	0,79	-0,37	-1,06	-0,31	0,06	0,42	0,48	-0,31	-0,37
<i>S. schall</i>	26	0,82	-0,41	-0,97	-0,28	0,00	0,36	0,47	-0,36	-0,46
<i>S. schall</i>	27	0,83	-0,42	-0,84	-0,49	0,05	0,40	0,47	-0,36	-0,42
<i>S. schall</i>	98	0,80	-0,61	-0,90	-0,29	0,07	0,46	0,48	-0,32	-0,35
<i>S. schall</i>	99	0,79	-0,55	-0,90	-0,37	0,09	0,42	0,52	-0,26	-0,37
<i>S. schall</i>	141	0,70	-0,53	-0,79	-0,38	0,01	0,42	0,56	-0,14	-0,28
<i>S. schall</i>	107	0,79	-0,58	-0,91	-0,37	0,07	0,46	0,54	-0,25	-0,33
<i>S. schall</i>	135	0,71	-0,54	-1,06	-0,24	0,13	0,41	0,60	-0,11	-0,30
<i>S. schall</i>	137	0,81	-0,66	-1,24	-0,41	0,37	0,53	0,60	-0,21	-0,28
<i>S. schall</i>	154	0,76	-0,47	-0,85	-0,22	-0,07	0,39	0,46	-0,30	-0,37
<i>S. schall</i>	152	0,78	-0,59	-0,77	-0,29	-0,04	0,41	0,49	-0,29	-0,37
<i>S. schall</i>	163	0,82	-0,44	-0,94	-0,18	-0,01	0,27	0,49	-0,33	-0,56
<i>S. schall</i>	170	0,71	-0,73	-0,82	-0,18	0,01	0,42	0,59	-0,12	-0,29
<i>S. schall</i>	171	0,69	-0,52	-1,17	-0,35	0,24	0,50	0,60	-0,09	-0,19
<i>S. schall</i>	172	0,63	-0,61	-0,98	-0,24	0,19	0,47	0,55	-0,08	-0,16
<i>S. schall</i>	173	0,82	-0,87	-0,64	-0,24	-0,02	0,40	0,56	-0,26	-0,42
<i>S. filamentosus</i>	116	0,66	-0,50	-0,87	-0,37	0,10	0,45	0,52	-0,14	-0,21
<i>S. filamentosus</i>	118	0,66	-0,46	-0,89	-0,40	0,11	0,46	0,52	-0,14	-0,20
<i>S. filamentosus</i>	119	0,68	-0,48	-1,03	-0,30	0,11	0,49	0,53	-0,15	-0,19
<i>S. filamentosus</i>	128	0,73	-0,49	-1,06	-0,50	0,26	0,53	0,52	-0,20	-0,19
<i>S. filamentosus</i>	129	0,68	-0,51	-0,99	-0,29	0,12	0,44	0,54	-0,14	-0,25
<i>S. filamentosus</i>	42	0,74	-0,80	-0,79	-0,47	0,32	0,53	0,46	-0,28	-0,21
<i>S. filamentosus</i>	49	0,81	-0,64	-0,91	-0,56	0,32	0,54	0,43	-0,38	-0,26
<i>S. courteti</i>	120	0,80	-0,69	-0,83	-0,40	0,18	0,46	0,49	-0,30	-0,34
<i>S. courteti</i>	185	0,87	-0,62	-1,09	-0,45	0,24	0,51	0,54	-0,33	-0,36
<i>S. courteti</i>	189	0,79	-0,57	-0,89	-0,23	-0,07	0,35	0,61	-0,17	-0,44
<i>S. courteti</i>	101	0,74	-0,46	-0,82	-0,33	-0,03	0,36	0,53	-0,21	-0,38
<i>S. courteti</i>	87	0,76	-0,55	-0,72	-0,29	-0,09	0,35	0,54	-0,22	-0,41
<i>S. courteti</i>	39	0,75	-0,55	-0,87	-0,19	-0,10	0,39	0,57	-0,17	-0,35
<i>S. courteti</i>	202	0,78	-0,48	-0,90	-0,26	-0,06	0,36	0,56	-0,23	-0,42
<i>S. courteti</i>	203	0,80	-0,66	-0,79	-0,23	-0,10	0,38	0,60	-0,20	-0,42
<i>S. courteti</i>	183	0,85	-0,67	-1,18	-0,19	0,13	0,45	0,61	-0,24	-0,40
<i>S. violaceus</i>	131	0,70	-0,74	-0,79	-0,46	0,21	0,56	0,51	-0,19	-0,14
<i>S. violaceus</i>	121	0,73	-0,75	-1,15	-0,40	0,40	0,59	0,58	-0,15	-0,14
<i>S. violaceus</i>	130	0,70	-0,77	-0,91	-0,51	0,30	0,61	0,59	-0,11	-0,09
<i>S. violaceus</i>	132	0,74	-0,71	-0,83	-0,52	0,21	0,57	0,55	-0,19	-0,17
<i>S. violaceus</i>	167	0,62	-0,62	-0,76	-0,44	0,13	0,53	0,55	-0,07	-0,09
<i>S. violaceus</i>	133	0,71	-0,72	-0,91	-0,34	0,11	0,51	0,63	-0,08	-0,20
<i>S. violaceus</i>	168	0,65	-0,48	-0,89	-0,51	0,17	0,53	0,54	-0,11	-0,13

**Annexe 5.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le pariéto-supraoccipital (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(7/1)	(6/1)
<i>S. violaceus</i>	122	0,64	-0,65	-0,78	-0,31	0,01	0,48	0,60	-0,04	-0,17
<i>S. violaceus</i>	201	0,77	-0,55	-0,68	-0,58	-0,05	0,45	0,64	-0,13	-0,32
<i>S. violaceus</i>	166	0,69	-0,59	-0,76	-0,43	0,06	0,49	0,53	-0,16	-0,20
<i>S. ocellifer</i>	144	0,87	-1,02	-0,83	-0,25	0,13	0,46	0,65	-0,22	-0,41
<i>S. ocellifer</i>	146	0,81	-0,66	-0,80	-0,24	-0,03	0,33	0,60	-0,21	-0,48
<i>S. ocellifer</i>	147	0,79	-0,86	-0,74	-0,19	0,04	0,42	0,53	-0,26	-0,37
<i>S. ocellifer</i>	148	0,82	-1,06	-0,75	-0,26	0,12	0,48	0,65	-0,17	-0,33
<i>S. ocellifer</i>	149	0,85	-1,14	-0,77	-0,20	0,10	0,47	0,69	-0,16	-0,38
<i>S. eupterus</i>	211	0,92	-0,65	-1,09	-0,29	0,26	0,53	0,33	-0,59	-0,39
<i>S. eupterus</i>	212	0,86	-0,80	-0,99	-0,23	0,23	0,48	0,45	-0,41	-0,38
TM32.04.98		0,84	-0,34	-0,84	-0,28	-0,14	0,33	0,42	-0,42	-0,51
TM266.02.120		0,80	-0,71	-0,54	-0,37	-0,15	0,44	0,52	-0,28	-0,36
TM92.06.70		0,86	-0,43	-0,51	-0,76	-0,08	0,46	0,46	-0,40	-0,40
TM337.04.03(1a)		0,77	-0,50	-0,72	-0,50	0,06	0,44	0,46	-0,31	-0,33
TM203.01.05(1)		0,88	-0,74	-0,72	-0,48	0,05	0,47	0,55	-0,33	-0,41
TM208.01.01 (1)		0,81	-0,32	-0,72	-0,41	-0,02	0,21	0,45	-0,36	-0,60
TM337.04.05(2)		0,87	-0,54	-0,62	-0,55	-0,12	0,46	0,49	-0,38	-0,41
TM337.04.05(3)		0,89	-0,45	-0,78	-0,54	-0,02	0,42	0,48	-0,41	-0,47
TM337.04.04(1)		0,81	-0,38	-0,73	-0,41	-0,21	0,38	0,52	-0,29	-0,43
ED		0,74	-0,57	-0,79	-0,13	-0,09	0,31	0,53	-0,21	-0,43
TM151.01.04(2)		0,88	-0,76	-0,73	-0,10	-0,12	0,30	0,53	-0,34	-0,58
TM32.04.74(1)		0,92	-0,33	-0,72	-0,53	-0,11	0,39	0,37	-0,55	-0,52

**Annexe 5.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le pariéto-supraoccipital (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles.

(A)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5
	(3)	0,00	0,00	0,43	0,40	0,00
	(2)	0,13	0,06	0,05	0,32	0,01
	(5)	0,03	0,20	0,20	0,01	0,02
	(6)	0,05	0,25	0,02	0,10	0,03
	(7)	0,18	0,09	0,01	0,01	0,39
	(1)	0,15	0,02	0,17	0,10	0,13
	(2)	0,07	0,23	0,05	0,00	0,35
	(7/1)	0,23	0,01	0,02	0,05	0,05
	(6/1)	0,15	0,13	0,05	0,00	0,03

(B)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5
	<i>S. membranaceus</i>	29	2,48	-2,16	-1,09	-0,19
	<i>S. membranaceus</i>	44	1,31	-2,01	-0,54	-1,28
	<i>S. membranaceus</i>	32	0,29	-2,58	-1,03	1,00
	<i>S. membranaceus</i>	30	2,76	-4,31	0,29	-1,32
	<i>S. membranaceus</i>	31	2,29	-3,24	-1,55	0,31
	<i>S. membranaceus</i>	204	1,91	-0,15	-2,99	-0,10
	<i>S. membranaceus</i>	205	3,40	-0,95	-1,89	-0,28
	<i>S. membranaceus</i>	206	1,55	-2,41	-2,48	-0,55
	<i>S. membranaceus</i>	207	3,01	-1,02	0,22	-0,69
	<i>S. membranaceus</i>	208	2,73	-1,03	-1,39	-0,07
	<i>S. membranaceus</i>	209	1,50	-1,29	-3,03	0,85
	<i>S. membranaceus</i>	210	2,82	-0,08	-2,07	0,68
	<i>S. membranaceus</i>	186	2,09	-1,99	0,17	-0,63
	<i>S. sorex</i>	34	0,90	1,33	-0,50	-2,71
	<i>S. sorex</i>	35	0,47	1,34	-0,04	-0,36
	<i>S. sorex</i>	36	1,51	-0,17	1,38	-1,13
	<i>S. sorex</i>	37	1,31	-0,16	0,86	-0,56
	<i>S. sorex</i>	46	0,94	-0,31	1,11	-0,56
	<i>S. sorex</i>	91	0,72	1,02	1,18	-0,60
	<i>S. sorex</i>	92	1,24	1,71	1,17	0,39
	<i>S. sorex</i>	113	0,25	0,54	0,59	-0,25
	<i>S. sorex</i>	114	0,61	0,61	0,37	0,60
	<i>S. sorex</i>	115	1,17	0,57	-0,99	0,35
	<i>S. sorex</i>	124	-0,27	1,01	-0,48	-0,02
	<i>S. sorex</i>	125	0,69	1,52	0,68	-1,72
	<i>S. sorex</i>	126	-0,47	1,75	0,30	0,07
	<i>S. batensoda</i>	9	0,62	0,12	-0,11	0,55
	<i>S. batensoda</i>	10	1,51	0,29	-1,34	0,60
	<i>S. batensoda</i>	11	1,75	-1,19	-0,51	0,27
	<i>S. batensoda</i>	12	1,05	-0,51	-0,52	0,79
	<i>S. batensoda</i>	13	2,70	-1,32	1,11	-0,18
	<i>S. batensoda</i>	14	-0,18	-0,35	-1,88	1,47
	<i>S. batensoda</i>	88	-0,35	0,88	-1,16	0,53
	<i>S. batensoda</i>	89	0,18	-0,03	-0,24	-1,18
	<i>S. batensoda</i>	90	-0,08	-0,15	-0,16	-0,73
	<i>S. batensoda</i>	177	-0,50	0,74	-1,18	-0,96
	<i>S. batensoda</i>	178	-0,23	2,00	-0,45	-0,10
	<i>S. batensoda</i>	179	0,55	2,09	-0,96	-0,57
	<i>S. batensoda</i>	181	-2,70	2,21	-2,32	0,37
	<i>S. batensoda</i>	182	-1,44	2,27	-0,77	-0,27
	<i>S. nigrita</i>	52	-2,45	-1,13	-0,89	-1,01
	<i>S. nigrita</i>	55	-2,45	-1,86	-0,39	-0,61
	<i>S. nigrita</i>	56	-1,53	-1,70	-0,49	-1,35
	<i>S. nigrita</i>	57	-2,88	-1,59	0,51	-0,88
	<i>S. nigrita</i>	58	-2,85	-0,44	-0,03	-1,06
	<i>S. nigrita</i>	59	-2,41	-0,60	-1,18	-0,88
	<i>S. nigrita</i>	60	-3,25	0,05	-1,46	-0,90

**Annexe 6.** Données de l'analyse en composantes principales des pariéto-supraoccipitales :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5
<i>S. nigrita</i>	61	-3,50	-0,86	-1,08	-2,74	0,04
<i>S. nigrita</i>	62	-2,53	0,10	-0,81	-0,30	-1,14
<i>S. nigrita</i>	63	-2,97	-0,40	-0,42	-1,84	-0,40
<i>S. clarias</i>	2	2,87	1,64	0,41	-0,37	-0,49
<i>S. clarias</i>	3	3,38	3,61	0,56	-0,46	0,27
<i>S. clarias</i>	4	4,01	0,90	0,46	0,30	-0,10
<i>S. clarias</i>	5	2,54	1,87	-0,47	0,67	0,00
<i>S. clarias</i>	17	3,07	1,63	0,59	0,25	-0,87
<i>S. clarias</i>	18	3,00	1,05	0,75	-0,24	1,25
<i>S. clarias</i>	19	3,78	1,76	0,64	0,10	0,03
<i>S. clarias</i>	20	2,04	1,19	1,77	0,09	-0,24
<i>S. clarias</i>	21	3,18	0,46	0,79	-0,37	0,23
<i>S. clarias</i>	192	1,80	2,02	0,70	0,79	-0,34
<i>S. clarias</i>	193	1,52	2,40	1,08	0,00	-0,76
<i>S. clarias</i>	22	2,67	3,07	1,04	-0,75	-0,15
<i>S. clarias</i>	198	2,94	0,63	0,98	-0,45	0,51
<i>S. clarias</i>	197	2,73	1,08	-0,10	0,51	0,25
<i>S. clarias</i>	188	1,78	3,94	1,69	-0,61	0,27
<i>S. schall</i>	1	0,52	0,18	-1,04	2,29	0,91
<i>S. schall</i>	25	0,15	-0,50	-0,26	1,60	-0,30
<i>S. schall</i>	26	1,01	-1,57	0,07	1,20	-0,33
<i>S. schall</i>	27	0,98	-0,49	0,71	0,37	0,35
<i>S. schall</i>	98	-0,24	-0,43	0,10	0,09	-0,27
<i>S. schall</i>	99	-0,30	-0,58	0,35	0,54	0,10
<i>S. schall</i>	107	-0,61	-0,36	0,31	0,38	0,27
<i>S. schall</i>	135	-1,83	-0,73	-0,09	1,86	-0,16
<i>S. schall</i>	137	-1,98	1,52	-2,78	1,16	0,54
<i>S. schall</i>	141	-1,22	-0,69	1,86	0,68	0,23
<i>S. schall</i>	152	0,00	-1,37	1,44	-0,03	-0,17
<i>S. schall</i>	154	0,21	-1,58	1,30	0,80	-0,64
<i>S. schall</i>	163	1,33	-2,95	0,22	1,45	-0,55
<i>S. schall</i>	170	-1,88	-1,44	1,23	0,35	-0,19
<i>S. schall</i>	171	-2,68	1,11	-0,96	2,00	0,07
<i>S. schall</i>	172	-2,91	0,54	0,48	1,38	-0,82
<i>S. schall</i>	173	-0,39	-2,19	1,38	-1,29	0,14
<i>S. filamentosus</i>	116	-1,74	0,30	1,40	1,02	-0,36
<i>S. filamentosus</i>	118	-1,77	0,59	1,31	1,19	-0,27
<i>S. filamentosus</i>	119	-1,97	0,56	0,37	1,54	-0,43
<i>S. filamentosus</i>	128	-1,76	1,96	-0,56	1,11	0,15
<i>S. filamentosus</i>	129	-1,79	-0,05	0,45	1,52	-0,42
<i>S. filamentosus</i>	42	-1,65	1,91	0,12	-1,08	-0,44
<i>S. filamentosus</i>	49	-0,54	2,26	-0,75	-0,64	-0,05
<i>S. courteti</i>	185	-0,40	0,78	-1,83	0,35	0,67
<i>S. courteti</i>	189	-0,40	-2,59	0,89	1,04	0,41
<i>S. courteti</i>	101	-0,16	-1,54	1,62	0,95	0,02
<i>S. courteti</i>	87	-0,03	-2,20	2,05	0,34	0,06
<i>S. courteti</i>	202	0,03	-2,09	0,92	1,17	0,15
<i>S. courteti</i>	203	-0,35	-2,53	1,32	0,16	0,48
<i>S. courteti</i>	39	-0,81	-2,07	1,35	0,97	-0,04
<i>S. courteti</i>	184	-1,02	-1,00	-2,00	1,19	0,36
<i>S. courteti</i>	120	-0,52	0,17	0,11	-0,45	-0,05
<i>S. violaceus</i>	131	-2,34	1,74	0,88	-0,66	-0,04
<i>S. violaceus</i>	121	-3,19	2,46	-1,97	0,67	0,08
<i>S. violaceus</i>	130	-3,36	2,57	-0,02	-0,29	0,55
<i>S. violaceus</i>	132	-2,14	1,70	0,49	-0,53	0,58
<i>S. violaceus</i>	167	-2,95	1,35	2,09	0,17	-0,09
<i>S. violaceus</i>	133	-2,73	0,19	0,55	0,42	0,53
<i>S. violaceus</i>	168	-2,36	1,70	1,21	0,93	0,14
<i>S. violaceus</i>	201	-0,83	-0,70	2,31	-0,11	1,75

**Annexe 6.** Données de l'analyse en composantes principales des pariéto-supraoccipitales :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5
<i>S. violaceus</i>	122	-2,74	-0,27	2,14	0,48	0,06
<i>S. violaceus</i>	166	-1,66	0,43	1,86	0,05	0,12
<i>S. ocellifer</i>	144	-1,32	-1,49	-0,62	-1,27	0,84
<i>S. ocellifer</i>	146	-0,10	-2,78	0,91	0,37	0,40
<i>S. ocellifer</i>	147	-0,85	-1,54	0,81	-0,93	-0,35
<i>S. ocellifer</i>	148	-2,07	-1,09	0,18	-1,54	0,70
<i>S. ocellifer</i>	149	-2,07	-1,80	-0,21	-1,64	0,87
<i>S. eupterus</i>	211	1,07	1,13	-2,54	-0,49	-1,02
<i>S. eupterus</i>	212	-0,25	0,07	-1,63	-0,58	-0,67
TM32.04.98	(1)	2,08	-2,37	1,21	0,79	-0,37
TM266.02.120	(2)	0,03	-1,64	2,78	-1,41	0,54
TM92.06.70	(3)	1,74	-0,05	2,89	-1,45	1,54
TM337.04.03(1)	(4)	0,13	0,08	1,63	-0,20	0,06
TM203.01.05(1)	(5)	0,14	-0,60	0,63	-1,30	1,08
TM208.01.01 (1)	(6)	2,37	-2,84	1,74	0,97	-0,17
TM337.04.05(2)	(7)	1,23	-0,86	2,08	-1,18	1,13
TM337.04.05(3)	(8)	1,66	-0,87	0,81	-0,27	0,93
TM337.04.04(1)	(9)	1,05	-2,08	2,39	0,42	0,75
ED	(10)	-0,14	-2,96	1,72	0,86	-0,62
TM151.01.04(2)	(11)	1,10	-3,96	0,91	-0,50	-0,15

**Annexe 6.** Données de l'analyse en composantes principales des pariéto-supraoccipitaux :  
**(A)** poids des variables et **(B)** coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs.

(A)

	<i>S. membranaceus</i>	<i>S. sorex</i>	<i>S. batensoda</i>	<i>S. nigrita</i>	<i>S. clarias</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. courteti</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. eupterus</i>	TM32.04.98	TM266.02.120	TM92.06.70	TM337.04.03(1)	TM203.01.05(1)	TM208.01.01 (1)	TM337.04.05(2)	TM337.04.05(3)	TM337.04.04(1)	ED	TM151.01.04(2)
<i>S. membranaceus</i>	4,18	3,99	5,55	4,72	4,43	5,65	4,21	6,47	4,51	3,79	3,34	5,14	5,31	4,46	3,91	3,89	4,35	3,16	4,40	4,54	3,71	
<i>S. sorex</i>	4,18		2,75	4,38	3,07	3,41	3,28	3,56	3,97	3,86	3,10	3,99	3,85	3,62	2,02	2,52	4,64	3,06	2,60	3,93	4,51	4,99
<i>S. batensoda</i>	3,99	2,75		4,12	3,99	3,42	3,37	3,57	4,15	3,88	2,78	4,29	4,77	4,85	3,10	3,07	4,99	4,08	3,19	4,55	4,75	5,14
<i>S. nigrita</i>	5,55	4,38	4,12		6,57	3,89	3,59	3,87	3,66	2,60	3,99	5,77	4,66	6,13	4,04	3,61	6,38	5,11	4,97	5,42	4,65	5,28
<i>S. clarias</i>	4,72	3,07	3,99	6,57		4,93	4,95	5,13	5,73	5,83	4,33	4,52	5,25	3,93	3,55	4,17	5,03	3,96	3,30	4,82	5,92	6,15
<i>S. schall</i>	4,43	3,41	3,42	3,89	4,93		3,25	2,85	3,88	3,34	3,97	3,69	4,00	4,90	2,80	3,22	4,26	3,93	3,31	3,59	3,32	4,32
<i>S. filamentosus</i>	5,65	3,28	3,37	3,59	4,95	3,25		3,66	2,70	3,95	3,84	5,33	4,82	5,39	2,98	3,75	5,94	4,75	4,41	4,93	4,70	6,05
<i>S. courteti</i>	4,21	3,56	3,57	3,87	5,13	2,85	3,66		4,17	2,91	4,12	3,24	3,46	4,62	2,79	2,98	3,69	3,55	3,07	2,85	2,44	3,52
<i>S. violaceus</i>	6,47	3,97	4,15	3,66	5,73	3,88	2,70	4,17		4,01	4,84	6,02	4,60	5,34	3,32	3,88	6,53	4,80	4,89	5,14	5,13	6,43
<i>S. ocellifer</i>	4,51	3,86	3,88	2,60	5,83	3,34	3,95	2,91	4,01		4,20	4,18	3,19	4,72	3,14	2,40	4,67	3,57	3,49	3,66	3,24	3,59
<i>S. eupterus</i>	3,79	3,10	2,78	3,99	4,33	3,97	3,84	4,12	4,84	4,20		5,03	5,66	5,85	3,96	3,70	5,81	5,02	4,02	5,63	5,47	5,60
TM32.04.98	3,34	3,99	4,29	5,77	4,52	3,69	5,33	3,24	6,02	4,18	5,03		3,59	4,12	3,34	3,70	0,81	3,14	2,32	1,99	2,37	2,29
TM266.02.120	5,14	3,85	4,77	4,66	5,25	4,00	4,82	3,46	4,60	3,19	5,66	3,59		2,54	2,45	2,45	3,76	1,71	2,93	2,19	3,07	3,37
TM92.06.70	5,31	3,62	4,85	6,13	3,93	4,90	5,39	4,62	5,34	4,72	5,85	4,12	2,54		2,81	2,87	4,27	1,35	2,59	2,99	4,83	4,83
TM337.04.03(1)	4,46	2,02	3,10	4,04	3,55	2,80	2,98	2,79	3,32	3,14	3,96	3,34	2,45	2,81		1,93	3,87	2,10	2,16	2,63	3,31	4,24
TM203.01.05(1)	3,91	2,52	3,07	3,61	4,17	3,22	3,75	2,98	3,88	2,40	3,70	3,70	2,45	2,87	1,93		4,23	1,84	1,87	3,02	3,79	3,80
TM208.01.01 (1)	3,89	4,64	4,99	6,38	5,03	4,26	5,94	3,69	6,53	4,67	5,81	0,81	3,76	4,27	3,87	4,23		3,41	2,82	1,98	2,56	2,38
TM337.04.05(2)	4,35	3,06	4,08	5,11	3,96	3,93	4,75	3,55	4,80	3,57	5,02	3,14	1,71	1,35	2,10	1,84	3,41		1,63	2,07	3,69	3,61
TM337.04.05(3)	3,16	2,60	3,19	4,97	3,30	3,31	4,41	3,07	4,89	3,49	4,02	2,32	2,93	2,59	2,16	1,87	2,82	1,63		2,20	3,48	3,33
TM337.04.04(1)	4,40	3,93	4,55	5,42	4,82	3,59	4,93	2,85	5,14	3,66	5,63	1,99	2,19	2,99	2,63	3,02	1,98	2,07	2,20		2,17	2,71
ED	4,54	4,51	4,75	4,65	5,92	3,32	4,70	2,44	5,13	3,24	5,47	2,37	3,07	4,83	3,31	3,79	2,56	3,69	3,48	2,17		2,30
TM151.01.04(2)	3,71	4,99	5,14	5,28	6,15	4,32	6,05	3,52	6,43	3,59	5,60	2,29	3,37	4,83	4,24	3,80	2,38	3,61	3,33	2,71	2,30	

(B)

	Moyenne	Minimum	Maximum	Ecart-type
<i>S. membranaceus</i>	2,79	1,06	5,51	0,94
<i>S. sorex</i>	2,04	0,57	3,57	0,70
<i>S. batensoda</i>	2,84	0,55	7,33	1,19
<i>S. nigrita</i>	1,84	0,81	3,05	0,56
<i>S. clarias</i>	2,10	0,46	4,08	0,71
<i>S. schall</i>	2,98	0,44	6,42	1,25
<i>S. filamentosus</i>	2,23	0,36	3,62	1,01
<i>S. courteti</i>	2,54	0,72	4,94	1,35
<i>S. violaceus</i>	2,65	0,77	6,11	1,12
Toutes les especes	2,52	0,36	7,33	1,09

seuil  
5,05

(C)

	TM266.02.120	TM92.06.70	TM337.04.03(1)	TM203.01.05(1)	TM337.04.05(2)	TM337.04.05(3)	TM32.04.98	TM208.01.01 (1)	TM337.04.04(1)	ED	TM151.01.04(2)
TM266.02.120		2,54	2,45	2,45	1,71	2,93	3,59	3,76	2,19	3,07	3,37
TM92.06.70	2,54		2,81	2,87	1,35	2,59	4,12	4,27	2,99	4,83	4,83
TM337.04.03(1)	2,45	2,81		1,93	2,10	2,16	3,34	3,87	2,63	3,31	4,24
TM203.01.05(1)	2,45	2,87	1,93		1,84	1,87	3,70	4,23	3,02	3,79	3,80
TM337.04.05(2)	1,71	1,35	2,10	1,84		1,63	3,14	3,41	2,07	3,69	3,61
TM337.04.05(3)	2,93	2,59	2,16	1,87	1,63		2,32	2,82	2,20	3,48	3,33
TM32.04.98	3,59	4,12	3,34	3,70	3,14	2,32		0,81	1,99	2,37	2,29
TM208.01.01 (1)	3,76	4,27	3,87	4,23	3,41	2,82	0,81		1,98	2,56	2,38
TM337.04.04(1)	2,19	2,99	2,63	3,02	2,07	2,20	1,99	1,98		2,17	2,71
ED	3,07	4,83	3,31	3,79	3,69	3,48	2,37	2,56	2,17		2,30
TM151.01.04(2)	3,37	4,83	4,24	3,80	3,61	3,33	2,29	2,38	2,71	2,30	

**Annexe 7. Données des distances euclidiennes obtenues pour les pariéto-supraoccipitales :**

- (A) distances euclidiennes entre les centroïdes des espèces actuelles et les individus fossiles,
- (B) moyenne des distances euclidiennes entre les individus de chaque espèce actuelle,
- (C) distances euclidiennes entre les spécimens fossiles.

	n°	(1)	(2)	(3)	(5)	(6)	(4)	(2/3)
<i>S. membranaceus</i>	29	-0,01	0,26	0,31	-0,26	-0,02	-0,29	-0,06
<i>S. membranaceus</i>	44	-0,01	0,20	0,25	-0,20	0,07	-0,31	-0,05
<i>S. membranaceus</i>	32	-0,15	0,27	0,29	-0,19	0,14	-0,36	-0,02
<i>S. membranaceus</i>	30	0,03	0,25	0,27	-0,15	0,04	-0,44	-0,02
<i>S. membranaceus</i>	31	-0,02	0,22	0,22	-0,11	0,10	-0,41	0,00
<i>S. membranaceus</i>	204	0,05	0,20	0,15	-0,16	0,11	-0,34	0,06
<i>S. membranaceus</i>	205	0,00	0,27	0,10	-0,15	0,17	-0,39	0,09
<i>S. membranaceus</i>	206	-0,01	0,26	0,20	-0,22	0,10	-0,34	0,06
<i>S. membranaceus</i>	207	0,00	0,21	0,18	-0,24	0,14	-0,29	0,03
<i>S. membranaceus</i>	208	0,08	0,24	0,14	-0,19	0,11	-0,37	0,11
<i>S. membranaceus</i>	209	0,04	0,26	0,20	-0,22	0,07	-0,35	0,06
<i>S. membranaceus</i>	210	0,05	0,23	0,19	-0,23	0,09	-0,34	0,04
<i>S. membranaceus</i>	186	0,01	0,24	0,29	-0,27	0,09	-0,36	-0,05
<i>S. sorex</i>	34	0,11	0,24	0,39	-0,39	-0,19	-0,15	-0,16
<i>S. sorex</i>	35	0,07	0,30	0,45	-0,51	-0,16	-0,15	-0,15
<i>S. sorex</i>	36	0,04	0,28	0,42	-0,42	-0,14	-0,19	-0,14
<i>S. sorex</i>	37	0,02	0,28	0,43	-0,33	-0,21	-0,17	-0,15
<i>S. sorex</i>	46	0,12	0,20	0,40	-0,44	-0,16	-0,13	-0,21
<i>S. sorex</i>	91	0,07	0,29	0,48	-0,54	-0,21	-0,09	-0,20
<i>S. sorex</i>	92	0,06	0,24	0,43	-0,39	-0,20	-0,14	-0,19
<i>S. sorex</i>	113	0,05	0,28	0,42	-0,36	-0,24	-0,15	-0,14
<i>S. sorex</i>	114	-0,05	0,27	0,43	-0,43	-0,18	-0,04	-0,16
<i>S. sorex</i>	115	0,05	0,23	0,39	-0,39	-0,07	-0,19	-0,16
<i>S. sorex</i>	124	-0,02	0,30	0,43	-0,38	-0,20	-0,13	-0,13
<i>S. sorex</i>	126	-0,07	0,30	0,47	-0,39	-0,22	-0,09	-0,17
<i>S. sorex</i>	125	-0,02	0,30	0,43	-0,48	-0,17	-0,06	-0,13
<i>S. batensoda</i>	9	0,16	0,24	0,28	-0,35	-0,03	-0,30	-0,04
<i>S. batensoda</i>	10	0,20	0,23	0,26	-0,39	-0,05	-0,26	-0,03
<i>S. batensoda</i>	11	0,12	0,24	0,21	-0,32	0,09	-0,33	0,02
<i>S. batensoda</i>	12	0,12	0,22	0,24	-0,30	-0,02	-0,26	-0,02
<i>S. batensoda</i>	13	0,13	0,23	0,22	-0,36	0,03	-0,26	0,01
<i>S. batensoda</i>	14	0,13	0,29	0,27	-0,43	-0,06	-0,20	0,03
<i>S. batensoda</i>	88	0,10	0,29	0,29	-0,34	-0,07	-0,28	0,00
<i>S. batensoda</i>	89	0,10	0,29	0,27	-0,33	-0,02	-0,31	0,02
<i>S. batensoda</i>	90	0,11	0,27	0,24	-0,27	-0,03	-0,31	0,03
<i>S. batensoda</i>	177	0,14	0,27	0,30	-0,37	-0,08	-0,24	-0,03
<i>S. batensoda</i>	178	0,19	0,28	0,29	-0,38	-0,11	-0,25	-0,01
<i>S. batensoda</i>	179	0,14	0,27	0,27	-0,40	-0,14	-0,14	-0,01
<i>S. batensoda</i>	180	0,12	0,22	0,27	-0,39	-0,05	-0,18	-0,05
<i>S. batensoda</i>	181	0,03	0,33	0,31	-0,36	-0,13	-0,16	0,02
<i>S. batensoda</i>	182	0,08	0,26	0,25	-0,36	-0,04	-0,19	0,01
<i>S. nigrita</i>	52	-0,08	0,46	0,51	-0,63	-0,35	0,08	-0,06
<i>S. nigrita</i>	53	0,07	0,47	0,50	-0,75	-0,41	0,13	-0,03
<i>S. nigrita</i>	55	-0,04	0,45	0,48	-0,62	-0,33	0,06	-0,03
<i>S. nigrita</i>	56	0,10	0,44	0,46	-0,57	-0,38	-0,05	-0,02
<i>S. nigrita</i>	57	-0,11	0,50	0,50	-0,63	-0,33	0,07	0,00
<i>S. nigrita</i>	58	-0,03	0,47	0,46	-0,67	-0,35	0,12	0,00
<i>S. nigrita</i>	59	-0,02	0,46	0,50	-0,64	-0,42	0,12	-0,04
<i>S. nigrita</i>	60	-0,15	0,44	0,50	-0,63	-0,30	0,13	-0,06
<i>S. nigrita</i>	61	0,04	0,49	0,50	-0,64	-0,43	0,04	-0,01
<i>S. nigrita</i>	62	0,03	0,42	0,42	-0,68	-0,30	0,11	0,00
<i>S. nigrita</i>	63	0,06	0,44	0,43	-0,55	-0,33	-0,05	0,01
<i>S. clarias</i>	2	0,13	0,19	0,34	-0,55	-0,12	0,02	-0,15

**Annexe 8.** Valeurs des variables morphométriques définies pour la plaque nucale antérieure (voir texte chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre)).

	n°	(1)	(2)	(3)	(5)	(6)	(4)	(2/3)
<i>S. clarias</i>	3	0,18	0,20	0,39	-0,62	-0,17	0,02	-0,18
<i>S. clarias</i>	4	0,19	0,18	0,35	-0,44	-0,10	-0,18	-0,16
<i>S. clarias</i>	5	0,22	0,19	0,34	-0,54	-0,13	-0,08	-0,15
<i>S. clarias</i>	17	0,14	0,17	0,35	-0,53	-0,07	-0,05	-0,17
<i>S. clarias</i>	18	0,18	0,20	0,33	-0,56	-0,07	-0,08	-0,12
<i>S. clarias</i>	19	0,24	0,18	0,35	-0,59	-0,13	-0,05	-0,17
<i>S. clarias</i>	20	0,17	0,26	0,38	-0,57	-0,15	-0,09	-0,13
<i>S. clarias</i>	21	0,24	0,19	0,36	-0,59	-0,14	-0,05	-0,17
<i>S. clarias</i>	193	-0,02	0,17	0,35	-0,37	-0,08	-0,06	-0,17
<i>S. clarias</i>	193	-0,19	0,20	0,36	-0,32	-0,04	-0,02	-0,16
<i>S. clarias</i>	22	0,27	0,16	0,29	-0,57	-0,07	-0,07	-0,13
<i>S. clarias</i>	200	0,23	0,21	0,37	-0,67	-0,16	0,01	-0,16
<i>S. clarias</i>	199	0,15	0,26	0,44	-0,70	-0,18	0,03	-0,18
<i>S. clarias</i>	198	0,07	0,29	0,34	-0,48	-0,12	-0,10	-0,05
<i>S. clarias</i>	197	-0,02	0,28	0,39	-0,58	-0,10	0,03	-0,11
<i>S. clarias</i>	196	0,15	0,25	0,36	-0,53	-0,28	0,05	-0,11
<i>S. clarias</i>	195	0,35	0,18	0,37	-0,73	-0,14	-0,02	-0,19
<i>S. clarias</i>	194	0,14	0,18	0,34	-0,50	-0,12	-0,04	-0,16
<i>S. schall</i>	1	0,14	0,36	0,45	-0,57	-0,35	-0,03	-0,09
<i>S. schall</i>	25	0,18	0,34	0,36	-0,58	-0,17	-0,15	-0,02
<i>S. schall</i>	26	0,22	0,33	0,36	-0,48	-0,20	-0,23	-0,03
<i>S. schall</i>	27	0,21	0,37	0,37	-0,67	-0,17	-0,11	0,00
<i>S. schall</i>	96	0,03	0,38	0,40	-0,53	-0,14	-0,14	-0,02
<i>S. schall</i>	97	0,02	0,41	0,42	-0,45	-0,25	-0,15	-0,01
<i>S. schall</i>	98	0,14	0,38	0,40	-0,60	-0,27	-0,04	-0,02
<i>S. schall</i>	99	0,11	0,39	0,45	-0,59	-0,26	-0,09	-0,06
<i>S. schall</i>	102	0,14	0,33	0,41	-0,46	-0,31	-0,11	-0,08
<i>S. schall</i>	103	0,02	0,39	0,44	-0,47	-0,29	-0,10	-0,05
<i>S. schall</i>	107	0,13	0,35	0,38	-0,56	-0,17	-0,13	-0,03
<i>S. schall</i>	123	-0,04	0,48	0,45	-0,60	-0,32	0,03	0,03
<i>S. schall</i>	135	0,02	0,39	0,45	-0,59	-0,28	0,01	-0,06
<i>S. schall</i>	136	0,28	0,37	0,40	-0,57	-0,40	-0,08	-0,04
<i>S. schall</i>	137	0,17	0,36	0,45	-0,58	-0,40	0,01	-0,08
<i>S. schall</i>	138	0,04	0,44	0,46	-0,66	-0,29	0,00	-0,02
<i>S. schall</i>	139	0,14	0,39	0,42	-0,65	-0,32	0,01	-0,03
<i>S. schall</i>	141	0,01	0,41	0,44	-0,52	-0,36	0,01	-0,02
<i>S. schall</i>	151	0,27	0,33	0,39	-0,64	-0,27	-0,08	-0,05
<i>S. schall</i>	152	0,16	0,32	0,32	-0,55	-0,17	-0,07	0,00
<i>S. schall</i>	154	0,01	0,32	0,37	-0,47	-0,10	-0,13	-0,05
<i>S. schall</i>	155	0,11	0,33	0,36	-0,50	-0,18	-0,12	-0,03
<i>S. schall</i>	159	0,08	0,38	0,45	-0,59	-0,21	-0,11	-0,08
<i>S. schall</i>	160	0,07	0,29	0,32	-0,46	-0,08	-0,15	-0,03
<i>S. schall</i>	163	0,00	0,36	0,40	-0,43	-0,20	-0,13	-0,04
<i>S. schall</i>	164	0,00	0,32	0,39	-0,50	-0,17	-0,04	-0,06
<i>S. schall</i>	170	0,17	0,39	0,37	-0,57	-0,30	-0,05	0,02
<i>S. schall</i>	171	0,12	0,43	0,44	-0,65	-0,39	0,04	0,00
<i>S. schall</i>	172	0,03	0,41	0,41	-0,67	-0,28	0,09	0,00
<i>S. schall</i>	173	0,08	0,33	0,37	-0,42	-0,20	-0,17	-0,05
<i>S. filamentosus</i>	116	0,08	0,42	0,51	-0,72	-0,43	0,14	-0,09
<i>S. filamentosus</i>	118	0,05	0,36	0,44	-0,56	-0,30	0,01	-0,08
<i>S. filamentosus</i>	119	0,13	0,39	0,48	-0,76	-0,33	0,09	-0,09
<i>S. filamentosus</i>	128	0,17	0,40	0,50	-0,88	-0,32	0,13	-0,09
<i>S. filamentosus</i>	129	0,06	0,38	0,46	-0,62	-0,35	0,08	-0,08

**Annexe 8.** Valeurs des variables morphométriques définies pour la plaque nucale antérieure (voir texte chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre)).

	n°	(1)	(2)	(3)	(5)	(6)	(4)	(2/3)
<i>S. filamentosus</i>	42	0,14	0,36	0,50	-0,72	-0,33	0,05	-0,13
<i>S. filamentosus</i>	49	0,17	0,32	0,47	-0,64	-0,31	-0,01	-0,15
<i>S. courteti</i>	120	0,03	0,47	0,54	-0,75	-0,51	0,22	-0,07
<i>S. courteti</i>	185	0,21	0,44	0,47	-0,86	-0,42	0,16	-0,04
<i>S. courteti</i>	189	-0,03	0,51	0,56	-0,70	-0,56	0,22	-0,05
<i>S. courteti</i>	101	0,05	0,45	0,56	-0,66	-0,56	0,16	-0,11
<i>S. courteti</i>	87	-0,01	0,46	0,54	-0,60	-0,45	0,07	-0,08
<i>S. courteti</i>	202	-0,04	0,40	0,45	-0,53	-0,33	0,05	-0,05
<i>S. courteti</i>	203	0,01	0,45	0,50	-0,60	-0,48	0,11	-0,05
<i>S. courteti</i>	39	-0,04	0,42	0,51	-0,65	-0,37	0,14	-0,09
<i>S. courteti</i>	184	0,05	0,44	0,51	-0,56	-0,46	0,01	-0,07
<i>S. violaceus</i>	131	0,06	0,45	0,57	-0,98	-0,37	0,27	-0,13
<i>S. violaceus</i>	121	0,06	0,44	0,59	-0,80	-0,50	0,22	-0,15
<i>S. violaceus</i>	130	0,06	0,45	0,58	-0,77	-0,50	0,18	-0,13
<i>S. violaceus</i>	132	0,24	0,48	0,59	-0,98	-0,56	0,24	-0,11
<i>S. violaceus</i>	167	-0,01	0,45	0,58	-0,69	-0,50	0,16	-0,13
<i>S. violaceus</i>	133	0,19	0,48	0,55	-0,86	-0,49	0,13	-0,07
<i>S. violaceus</i>	168	0,08	0,36	0,47	-0,71	-0,43	0,23	-0,11
<i>S. violaceus</i>	201	0,12	0,39	0,60	-0,80	-0,52	0,21	-0,20
<i>S. violaceus</i>	122	-0,03	0,47	0,57	-0,70	-0,43	0,13	-0,10
<i>S. violaceus</i>	166	0,00	0,39	0,54	-0,63	-0,39	0,09	-0,16
<i>S. ocellifer</i>	144	0,17	0,30	0,34	-0,49	-0,17	-0,14	-0,03
<i>S. ocellifer</i>	146	0,09	0,27	0,33	-0,42	-0,13	-0,14	-0,07
<i>S. ocellifer</i>	147	0,05	0,30	0,36	-0,49	-0,16	-0,06	-0,06
<i>S. ocellifer</i>	148	0,02	0,30	0,37	-0,42	-0,12	-0,14	-0,07
<i>S. ocellifer</i>	149	0,02	0,34	0,36	-0,43	-0,13	-0,16	-0,02
<i>S. eupterus</i>	211	0,06	0,13	0,33	-0,39	-0,08	-0,06	-0,20
<i>S. eupterus</i>	212	-0,08	0,22	0,32	-0,33	0,04	-0,17	-0,10
TM337.04.03(2)		0,06	0,31	0,27	-0,23	-0,03	-0,39	0,04
TM337.04.03(1)		0,13	0,42	0,45	-0,53	-0,31	-0,16	-0,03
TM337.04.03(3)		0,07	0,37	0,44	-0,59	-0,26	-0,02	-0,07
TM337.04.04(5)		0,14	0,46	0,47	-0,64	-0,30	-0,13	-0,02
TM337.04.04(6)		0,11	0,40	0,44	-0,43	-0,30	-0,21	-0,04
TM337.04.04(9)		0,16	0,40	0,44	-0,56	-0,24	-0,19	-0,04
TM337.04.05(7)		0,23	0,45	0,48	-0,76	-0,49	0,09	-0,03
TM337.04.05(8)		0,12	0,41	0,50	-0,84	-0,28	0,09	-0,09
TM266 .06.48		0,21	0,31	0,37	-0,61	-0,21	-0,06	-0,06
TM266.02.120		0,05	0,31	0,41	-0,47	-0,23	-0,06	-0,10
TM203.01.05(2)		0,01	0,34	0,40	-0,36	-0,13	-0,26	-0,06
ED		0,02	0,40	0,43	-0,37	-0,24	-0,24	-0,03
TM337.04.03(5)		0,22	0,41	0,47	-0,64	-0,32	-0,14	-0,06
TM92.06.70		0,13	0,27	0,39	-0,39	-0,18	-0,22	-0,13
TM197.01.01		0,13	0,31	0,40	-0,48	-0,29	-0,08	-0,09

**Annexe 8.** Valeurs des variables morphométriques définies pour la plaque nucale antérieure (voir texte) chez les spécimens actuels et fossiles.

(A)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
	(1)	0,00	0,35	0,52	0,05
	(2)	0,14	0,23	0,04	0,06
	(3)	0,21	0,00	0,04	0,13
	(4)	0,19	0,03	0,05	0,21
	(5)	0,21	0,00	0,01	0,15
	(6)	0,21	0,00	0,00	0,36
	(2/3)	0,03	0,38	0,33	0,04

(B)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. membranaceus</i>	29	2,42	0,55	-0,97	-0,33
<i>S. membranaceus</i>	44	3,40	0,46	-1,01	0,04
<i>S. membranaceus</i>	32	3,34	1,93	-1,80	0,03
<i>S. membranaceus</i>	30	3,63	0,79	-0,36	-0,87
<i>S. membranaceus</i>	31	4,22	1,09	-0,66	-0,30
<i>S. membranaceus</i>	204	4,40	0,99	0,42	0,34
<i>S. membranaceus</i>	205	4,78	1,92	0,60	0,51
<i>S. membranaceus</i>	206	3,77	1,59	0,17	0,28
<i>S. membranaceus</i>	207	3,94	1,03	-0,07	0,77
<i>S. membranaceus</i>	208	4,43	1,37	1,24	0,33
<i>S. membranaceus</i>	209	3,74	1,31	0,61	0,10
<i>S. membranaceus</i>	210	3,80	0,93	0,37	0,21
<i>S. membranaceus</i>	186	3,03	0,36	-0,80	-0,25
<i>S. sorex</i>	34	0,72	-1,28	-0,95	-0,66
<i>S. sorex</i>	35	0,04	-0,77	-1,02	-0,53
<i>S. sorex</i>	36	0,62	-0,52	-1,19	-0,63
<i>S. sorex</i>	37	0,57	-0,31	-1,56	-0,91
<i>S. sorex</i>	46	0,62	-2,03	-1,35	-0,47
<i>S. sorex</i>	91	-0,55	-1,27	-1,40	-0,53
<i>S. sorex</i>	92	0,44	-1,25	-1,67	-0,73
<i>S. sorex</i>	113	0,41	-0,45	-1,17	-0,86
<i>S. sorex</i>	114	0,02	-0,22	-2,09	0,06
<i>S. sorex</i>	115	1,19	-1,01	-1,51	-0,36
<i>S. sorex</i>	124	0,29	0,13	-1,59	-0,50
<i>S. sorex</i>	126	-0,17	0,05	-2,40	-0,51
<i>S. sorex</i>	125	-0,09	0,03	-1,49	0,07
<i>S. batensoda</i>	9	2,49	-0,54	0,62	-0,36
<i>S. batensoda</i>	10	2,34	-0,83	1,00	-0,19
<i>S. batensoda</i>	11	3,43	0,25	0,84	0,17
<i>S. batensoda</i>	12	2,84	-0,22	0,43	0,01
<i>S. batensoda</i>	13	2,93	-0,11	0,84	0,36
<i>S. batensoda</i>	14	1,92	0,38	1,21	0,26
<i>S. batensoda</i>	88	2,19	0,41	0,56	-0,37
<i>S. batensoda</i>	89	2,56	0,64	0,80	-0,28
<i>S. batensoda</i>	90	2,93	0,69	0,88	-0,28
<i>S. batensoda</i>	177	1,96	-0,24	0,53	-0,32
<i>S. batensoda</i>	178	1,95	-0,34	1,22	-0,46
<i>S. batensoda</i>	179	1,62	-0,10	0,85	0,14
<i>S. batensoda</i>	180	2,06	-0,58	0,17	0,25
<i>S. batensoda</i>	181	1,48	1,22	0,33	0,08
<i>S. batensoda</i>	182	2,27	0,45	0,52	0,38
<i>S. nigrita</i>	52	-2,11	1,66	-0,79	0,20
<i>S. nigrita</i>	53	-2,61	0,83	0,76	0,26
<i>S. nigrita</i>	55	-1,73	1,59	-0,23	0,20
<i>S. nigrita</i>	56	-1,31	0,83	0,85	-0,66
<i>S. nigrita</i>	57	-2,00	2,54	-0,46	0,40
<i>S. nigrita</i>	58	-2,02	1,86	0,24	0,63

**Annexe 9.** Données de l'analyse en composantes principales des plaques nucales antérieures : (A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. nigrita</i>	59	-2,36	1,41	-0,21	0,12
<i>S. nigrita</i>	60	-2,05	2,02	-1,35	0,76
<i>S. nigrita</i>	61	-2,22	1,48	0,63	-0,37
<i>S. nigrita</i>	62	-1,49	1,15	0,64	0,79
<i>S. nigrita</i>	63	-0,85	1,35	0,90	-0,31
<i>S. clarias</i>	2	0,48	-1,79	-0,59	0,84
<i>S. clarias</i>	3	-0,18	-2,44	-0,47	0,46
<i>S. clarias</i>	4	1,34	-2,20	-0,42	-0,37
<i>S. clarias</i>	5	0,76	-2,33	0,10	0,14
<i>S. clarias</i>	17	0,85	-2,15	-0,80	0,54
<i>S. clarias</i>	18	0,93	-1,87	0,07	0,55
<i>S. clarias</i>	19	0,49	-2,85	0,06	0,34
<i>S. clarias</i>	20	0,29	-1,51	0,05	0,04
<i>S. clarias</i>	21	0,42	-2,78	0,09	0,25
<i>S. clarias</i>	192	1,21	-0,93	-2,23	0,50
<i>S. clarias</i>	193	1,14	0,50	-3,44	0,94
<i>S. clarias</i>	22	1,22	-2,77	0,62	0,60
<i>S. clarias</i>	200	-0,17	-2,57	0,24	0,56
<i>S. clarias</i>	199	-0,85	-1,99	-0,43	0,47
<i>S. clarias</i>	198	0,82	-0,02	-0,01	0,30
<i>S. clarias</i>	197	-0,07	-0,10	-1,18	1,11
<i>S. clarias</i>	196	-0,17	-1,31	0,06	0,34
<i>S. clarias</i>	195	-0,09	-3,87	0,88	0,39
<i>S. clarias</i>	194	0,80	-2,01	-0,66	0,44
<i>S. schall</i>	1	-1,09	-0,43	0,34	-0,53
<i>S. schall</i>	25	0,38	-0,31	1,35	-0,15
<i>S. schall</i>	26	0,85	-0,46	1,47	-0,79
<i>S. schall</i>	27	-0,06	-0,25	1,87	0,12
<i>S. schall</i>	96	0,19	1,05	0,18	0,01
<i>S. schall</i>	97	-0,03	1,35	0,18	-0,61
<i>S. schall</i>	98	-0,51	0,17	1,10	-0,03
<i>S. schall</i>	99	-0,74	0,11	0,42	-0,41
<i>S. schall</i>	102	-0,13	-0,36	0,38	-0,80
<i>S. schall</i>	103	-0,45	0,92	-0,24	-0,56
<i>S. schall</i>	107	0,23	0,09	0,87	-0,12
<i>S. schall</i>	123	-1,45	2,25	0,35	0,29
<i>S. schall</i>	135	-1,08	0,68	-0,19	0,12
<i>S. schall</i>	136	-0,71	-0,88	2,03	-0,95
<i>S. schall</i>	137	-1,30	-0,61	0,67	-0,53
<i>S. schall</i>	138	-1,42	1,08	0,52	0,11
<i>S. schall</i>	139	-1,13	0,08	1,11	0,06
<i>S. schall</i>	141	-1,06	1,28	0,06	-0,11
<i>S. schall</i>	151	-0,40	-1,24	1,81	-0,31
<i>S. schall</i>	152	0,59	-0,08	1,33	0,39
<i>S. schall</i>	154	0,77	0,57	-0,46	0,24
<i>S. schall</i>	155	0,47	0,09	0,61	-0,10
<i>S. schall</i>	159	-0,57	0,13	0,06	-0,36
<i>S. schall</i>	160	1,28	0,20	0,21	0,33
<i>S. schall</i>	163	0,34	1,10	-0,38	-0,28
<i>S. schall</i>	164	0,11	0,52	-0,60	0,39
<i>S. schall</i>	170	-0,34	0,37	1,74	-0,12
<i>S. schall</i>	171	-1,56	0,66	1,30	-0,08
<i>S. schall</i>	172	-1,28	1,13	0,61	0,84
<i>S. schall</i>	173	0,69	0,28	0,15	-0,50
<i>S. filamentosus</i>	116	-2,63	0,02	0,18	0,10
<i>S. filamentosus</i>	118	-0,99	0,18	-0,30	-0,04
<i>S. filamentosus</i>	119	-2,08	-0,47	0,52	0,27
<i>S. filamentosus</i>	128	-2,61	-0,86	0,96	0,59
<i>S. filamentosus</i>	129	-1,56	0,20	-0,06	0,15

**Annexe 9.** Données de l'analyse en composantes principales des plaques nucales antérieures :  
**(A)** poids des variables et **(B)** coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs  
(à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. filamentosus</i>	42	-1,97	-0,97	0,06	-0,08
<i>S. filamentosus</i>	49	-1,27	-1,40	0,03	-0,39
<i>S. courteti</i>	120	-3,48	0,75	0,06	0,23
<i>S. courteti</i>	185	-2,77	-0,46	1,89	0,39
<i>S. courteti</i>	189	-3,70	1,66	-0,19	-0,01
<i>S. courteti</i>	101	-3,30	0,36	-0,24	-0,51
<i>S. courteti</i>	87	-2,44	1,08	-0,58	-0,49
<i>S. courteti</i>	202	-1,23	1,25	-0,68	0,15
<i>S. courteti</i>	203	-2,39	1,18	-0,04	-0,20
<i>S. courteti</i>	39	-2,30	0,96	-0,84	0,38
<i>S. courteti</i>	184	-1,98	0,70	-0,01	-0,83
<i>S. violaceus</i>	131	-4,00	-0,33	-0,11	1,04
<i>S. violaceus</i>	121	-3,83	-0,31	-0,44	0,01
<i>S. violaceus</i>	130	-3,61	-0,09	-0,31	-0,15
<i>S. violaceus</i>	132	-4,53	-1,14	1,56	-0,03
<i>S. violaceus</i>	167	-3,33	0,51	-0,92	-0,27
<i>S. violaceus</i>	133	-3,44	-0,38	1,44	-0,25
<i>S. violaceus</i>	168	-2,53	-0,39	-0,13	0,63
<i>S. violaceus</i>	201	-3,87	-1,43	-0,60	-0,29
<i>S. violaceus</i>	122	-3,08	0,96	-0,82	-0,08
<i>S. violaceus</i>	166	-2,37	-0,09	-1,32	-0,25
<i>S. ocellifer</i>	144	0,83	-0,39	0,95	-0,15
<i>S. ocellifer</i>	146	1,17	-0,29	-0,10	-0,01
<i>S. ocellifer</i>	147	0,43	0,13	-0,21	0,38
<i>S. ocellifer</i>	148	0,90	0,34	-0,63	0,01
<i>S. ocellifer</i>	149	0,91	0,95	-0,02	0,00
<i>S. eupterus</i>	211	1,35	-1,96	-1,82	0,39
<i>S. eupterus</i>	212	2,03	0,36	-1,94	0,51
TM337.04.03(2)		2,99	1,33	0,63	-0,76
TM337.04.03(4)		-0,59	0,55	0,92	-1,05
TM337.04.03(3)		-0,83	0,20	0,03	0,01
TM337.04.04(5)		-1,13	0,62	1,28	-0,76
TM337.04.04(6)		-0,06	0,53	0,45	-1,31
TM337.04.04(9)		-0,28	0,07	1,04	-0,91
TM337.04.05(7)		-2,55	-0,30	2,03	-0,36
TM337.04.05(8)		-2,27	-0,43	0,53	0,51
TM266.06.48		-0,02	-0,95	1,16	0,08
TM266.02.120(1)		-0,07	-0,17	-0,66	-0,18
TM203.01.05(2)		1,04	0,73	-0,66	-0,81
ED		0,43	1,30	-0,17	-1,13
TM337.04.03(5)		-1,01	-0,54	1,48	-1,00
TM92.06.70		0,91	-0,97	-0,40	-0,95
TM197.01.01(1)		-0,13	-0,54	0,14	-0,51

**Annexe 9.** Données de l'analyse en composantes principales des plaques nucales antérieures :  
**(A)** poids des variables et **(B)** coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs.

(A)

	<i>S. membranaceus</i>	<i>S. sores</i>	<i>S. batensoda</i>	<i>S. nigrita</i>	<i>S. clarias</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. courteti</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. euplerus</i>	TM337.04.03(2)	TM337.04.03(1)	TM337.04.03(3)	TM337.04.04(5)	TM337.04.04(6)	TM337.04.04(9)	TM337.04.05(7)	TM337.04.05(8)	TM266.06.48	TM266.02.120(1)	TM203.01.05(2)	ED	TM337.04.03(5)	TM92.06.70	TM197.01.01		
<i>S. membranaceus</i>																												
<i>S. sores</i>	4,29																											
<i>S. batensoda</i>	2,38	3,30																										
<i>S. nigrita</i>	5,85	3,77	4,65																									
<i>S. clarias</i>	4,75	2,48	3,34	4,47																								
<i>S. schall</i>	4,50	2,84	2,97	2,54	3,19																							
<i>S. filamentosus</i>	6,00	3,03	4,40	2,36	3,25	2,34																						
<i>S. courteti</i>	6,55	3,84	5,23	1,85	4,51	2,94	2,11																					
<i>S. violaceus</i>	7,51	4,28	6,03	2,84	4,66	3,71	2,23	2,16																				
<i>S. ocellifer</i>	3,31	2,14	1,95	3,28	2,60	1,92	2,99	3,76	4,55																			
<i>S. euplerus</i>	3,56	2,28	3,23	4,96	2,83	3,86	4,42	5,24	5,72	2,70																		
TM337.04.03(2)	1,80	4,04	1,75	5,09	4,56	3,69	5,33	5,81	6,84	2,74	3,89																	
TM337.04.03(1)	4,77	3,01	3,21	2,33	3,58	1,64	2,30	2,72	3,58	2,19	4,35	3,68																
TM337.04.03(3)	4,80	2,30	3,32	1,96	2,86	1,49	1,45	2,20	2,92	1,83	3,59	4,11	1,45															
TM337.04.04(5)	5,30	3,47	3,68	2,05	3,86	1,77	2,11	2,43	3,24	2,63	4,82	4,23	0,71	1,55														
TM337.04.04(6)	4,27	2,56	2,85	2,73	3,42	1,77	2,64	3,10	3,99	1,89	3,88	3,20	0,76	1,62	1,47													
TM337.04.04(9)	4,57	2,84	2,86	2,72	3,18	1,56	2,31	3,04	3,77	1,94	4,11	3,53	0,60	1,48	1,05	0,87												
TM337.04.05(7)	6,92	4,61	5,12	2,90	4,46	2,94	2,16	2,61	2,67	4,05	6,00	5,95	2,50	2,69	1,89	3,21	2,56											
TM337.04.05(8)	6,37	3,54	4,72	2,26	3,53	2,50	1,05	1,97	1,92	3,33	4,84	5,70	2,53	1,72	2,14	3,02	2,56	1,74										
TM266.06.48	4,63	2,86	2,71	3,38	2,34	1,85	2,31	3,57	3,95	1,92	3,77	3,91	1,98	1,80	2,10	2,15	1,45	2,77	2,43									
TM266.02.120	4,18	1,37	2,87	2,80	2,35	1,85	2,15	2,99	3,61	1,38	2,65	3,69	2,00	1,10	2,40	1,72	1,87	3,64	2,60	1,99								
TM203.01.05(2)	3,07	1,97	2,27	3,43	3,23	2,32	3,46	3,91	4,85	1,40	2,68	2,41	2,29	2,23	2,91	1,65	2,25	4,62	3,94	2,84	1,57							
ED	3,68	2,56	2,75	2,87	3,77	2,13	3,25	3,42	4,51	1,83	3,57	2,70	1,67	2,04	2,27	1,11	1,87	4,11	3,67	2,91	1,88	1,01						
TM92.06.70	5,51	3,38	3,67	2,98	3,39	2,00	2,11	3,00	3,39	2,76	4,76	4,49	1,29	1,92	1,20	1,78	1,05	1,77	2,19	1,55	2,49	3,22	2,85					
TM197.01.01	3,78	1,54	2,38	4,05	2,24	2,49	3,16	4,20	4,70	1,70	2,56	3,25	2,50	2,34	3,07	1,99	2,12	4,31	3,67	2,09	1,51	1,72	2,31	2,71				
TM197.01.01	4,39	1,88	2,74	2,93	2,29	1,63	2,00	3,08	3,60	1,51	3,19	3,68	1,51	1,14	1,91	1,37	1,16	3,06	2,40	1,25	0,94	1,93	2,04	1,67	1,33			

(B)

	Moyenne	Minimum	Maximum	Ecart-type	seuil
<i>S. membranaceus</i>	1,63	0,47	3,27	0,68	
<i>S. sores</i>	1,25	0,31	2,44	0,45	
<i>S. batensoda</i>	1,19	0,38	2,33	0,39	
<i>S. nigrita</i>	1,51	0,65	2,97	0,56	
<i>S. clarias</i>	2,01	0,13	6,28	1,12	
<i>S. schall</i>	1,82	0,36	3,95	0,67	
<i>S. filamentosus</i>	1,38	0,65	2,38	0,46	
<i>S. courteti</i>	1,75	0,62	3,45	0,75	
<i>S. violaceus</i>	1,88	0,37	3,75	0,71	
Toutes les especes	1,70	0,13	6,28	0,77	3,50

(C)

	TM337.04.03(2)	TM337.04.03(1)	TM337.04.03(3)	TM337.04.04(5)	TM337.04.04(6)	TM337.04.04(9)	TM197.01.01	TM266.06.48	TM266.02.120(1)	TM337.04.03(5)	ED	TM92.06.70	TM203.01.05(2)	TM337.04.05(7)	TM337.04.05(8)
TM337.04.03(2)															
TM337.04.03(1)	3,68														
TM337.04.03(3)	4,11	1,45													
TM337.04.04(5)	4,23	0,71	1,55												
TM337.04.04(6)	3,20	0,76	1,62	1,47											
TM337.04.04(9)	3,53	0,60	1,48	1,05	0,87										
TM197.01.01	3,68	1,51	1,14	1,91	1,37	1,16									
TM266.06.48	3,91	1,98	1,80	2,10	2,15	1,45	1,25								
TM266.02.120	3,69	2,00	1,10	2,40	1,72	1,87	0,94	1,99							
TM337.04.03(5)	4,49	1,29	1,92	1,20	1,78	1,05	1,67	1,55	2,49						
ED	2,70	1,67	2,04	2,27	1,11	1,87	2,04	2,91	1,88	2,85					
TM92.06.70	3,25	2,50	2,34	3,07	1,99	2,12	1,33	2,09	1,51	2,71	2,31	1,01	1,72	4,31	3,67
TM203.01.05(2)	2,41	2,29	2,23	2,91	1,65	2,25	1,93	2,84	1,57	3,22	1,01	1,72	4,62	3,94	
TM337.04.05(7)	5,95	2,50	2,69	1,89	3,21	2,56	3,06	2,77	3,64	1,77	4,11	4,31	4,62	1,74	
TM337.04.05(8)	5,70	2,53	1,72	2,14	3,02	2,56	2,40	2,43	2,60	2,19	3,67	3,67	3,94	1,74	

**Annexe 10.** Données des distances euclidiennes obtenues pour les plaques nucales antérieures :

- (A) distances euclidiennes entre les centroïdes des espèces actuelles et les individus fossiles,
- (B) moyenne des distances euclidiennes entre les individus de chaque espèce actuelle,
- (C) distances euclidiennes entre les spécimens fossiles.

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(3/1)	(1/5)	(4/3)
<i>S. courteti</i>	189	0,98	-0,09	0,58	0,01	-0,38	-1,11	1,07	1,37	0,10
<i>S. courteti</i>	203	0,99	-0,08	0,68	-0,17	-0,36	-1,06	1,06	1,34	-0,10
<i>S. courteti</i>	202	0,91	-0,08	0,63	-0,23	-0,30	-0,93	0,99	1,20	-0,15
<i>S. courteti</i>	185	1,04	0,00	0,68	-0,21	-0,28	-1,22	1,03	1,32	-0,22
<i>S. courteti</i>	120	1,00	-0,04	0,59	-0,11	-0,47	-0,98	1,04	1,47	-0,07
<i>S. courteti</i>	183	1,03	-0,11	0,64	-0,24	-0,35	-0,97	1,13	1,38	-0,14
<i>S. courteti</i>	87	1,01	-0,07	0,64	-0,11	-0,26	-1,21	1,08	1,27	-0,04
<i>S. courteti</i>	39	0,90	-0,22	0,63	-0,16	-0,36	-0,79	1,12	1,26	0,07
<i>S. courteti</i>	101	0,92	-0,15	0,58	-0,16	-0,42	-0,78	1,07	1,34	-0,01
<i>S. ocellifer</i>	148	0,86	0,18	0,65	-0,03	-0,35	-1,31	0,68	1,21	-0,21
<i>S. ocellifer</i>	146	0,85	0,06	0,62	-0,07	-0,16	-1,30	0,79	1,01	-0,13
<i>S. ocellifer</i>	144	0,85	0,09	0,54	-0,24	-0,29	-0,95	0,79	1,14	-0,30
<i>S. ocellifer</i>	149	0,91	0,20	0,48	-0,19	-0,24	-1,17	0,71	1,15	-0,40
<i>S. ocellifer</i>	147	0,89	0,12	0,64	-0,12	-0,25	-1,27	0,77	1,13	-0,23
<i>S. sorex</i>	46	0,77	-0,29	0,86	-0,13	-0,13	-1,09	1,06	0,90	0,16
<i>S. sorex</i>	34	0,77	-0,29	0,81	-0,08	-0,15	-1,06	1,06	0,92	0,20
<i>S. sorex</i>	37	0,71	-0,23	0,81	-0,05	-0,26	-0,99	0,94	0,97	0,18
<i>S. sorex</i>	92	0,80	-0,25	0,71	-0,08	-0,12	-1,06	1,06	0,92	0,17
<i>S. sorex</i>	126	0,83	-0,15	0,59	-0,09	-0,28	-0,90	0,97	1,10	0,06
<i>S. sorex</i>	91	0,84	-0,23	0,76	-0,11	-0,22	-1,03	1,08	1,06	0,12
<i>S. sorex</i>	35	0,78	-0,26	0,70	-0,05	-0,17	-1,01	1,04	0,95	0,21
<i>S. sorex</i>	114	0,82	-0,13	0,68	-0,03	-0,24	-1,10	0,95	1,06	0,10
<i>S. sorex</i>	125	0,76	-0,33	0,75	-0,17	-0,29	-0,72	1,08	1,05	0,16
<i>S. sorex</i>	36	0,75	-0,17	0,78	-0,08	-0,18	-1,10	0,91	0,93	0,09
<i>S. sorex</i>	124	0,78	-0,17	0,62	-0,06	-0,15	-1,02	0,95	0,94	0,10
<i>S. clarias</i>	192	0,77	-0,03	0,78	-0,10	-0,21	-1,22	0,80	0,98	-0,07
<i>S. clarias</i>	193	0,70	-0,07	0,74	-0,20	-0,23	-0,94	0,77	0,93	-0,13
<i>S. clarias</i>	196	0,86	-0,09	0,79	-0,11	-0,25	-1,19	0,94	1,11	-0,03
<i>S. clarias</i>	195	0,77	0,10	0,67	-0,12	-0,27	-1,14	0,67	1,03	-0,22
<i>S. clarias</i>	199	0,75	-0,16	0,78	-0,08	-0,27	-1,02	0,90	1,02	0,07
<i>S. clarias</i>	200	0,76	-0,12	0,79	-0,15	-0,28	-0,99	0,88	1,04	-0,03
<i>S. clarias</i>	2	0,74	-0,17	0,82	-0,15	-0,20	-1,05	0,92	0,94	0,03
<i>S. clarias</i>	5	0,76	-0,03	0,65	-0,11	-0,17	-1,11	0,79	0,93	-0,09
<i>S. clarias</i>	3	0,77	0,07	0,71	-0,12	-0,32	-1,11	0,70	1,09	-0,19
<i>S. clarias</i>	17	0,74	0,07	0,71	-0,14	-0,31	-1,06	0,67	1,05	-0,22
<i>S. clarias</i>	18	0,82	-0,09	0,72	-0,16	-0,21	-1,08	0,91	1,03	-0,06
<i>S. clarias</i>	19	0,84	0,04	0,71	-0,20	-0,21	-1,18	0,79	1,05	-0,24
<i>S. clarias</i>	21	0,80	-0,14	0,79	-0,18	-0,15	-1,12	0,94	0,95	-0,04
<i>S. clarias</i>	22	0,73	-0,16	0,79	-0,26	-0,24	-0,86	0,89	0,97	-0,10
<i>S. membranaceus</i>	186	0,63	-0,04	0,66	-0,35	-0,26	-0,63	0,67	0,89	-0,30
<i>S. membranaceus</i>	208	0,67	-0,13	0,83	-0,37	-0,13	-0,86	0,80	0,80	-0,24
<i>S. membranaceus</i>	204	0,66	-0,20	0,83	-0,36	-0,17	-0,76	0,85	0,83	-0,17
<i>S. membranaceus</i>	205	0,64	-0,05	0,82	-0,32	-0,22	-0,86	0,69	0,86	-0,26
<i>S. membranaceus</i>	206	0,71	-0,18	0,76	-0,22	-0,19	-0,87	0,89	0,90	-0,04
<i>S. membranaceus</i>	210	0,79	0,00	0,83	-0,19	-0,26	-1,17	0,78	1,05	-0,19
<i>S. membranaceus</i>	30	0,67	0,00	0,77	-0,26	-0,14	-1,03	0,67	0,80	-0,26
<i>S. membranaceus</i>	31	0,62	-0,02	0,76	-0,25	-0,20	-0,91	0,64	0,82	-0,23
<i>S. membranaceus</i>	44	0,68	0,07	0,80	-0,34	-0,36	-0,85	0,61	1,04	-0,41
<i>S. membranaceus</i>	32	0,70	0,01	0,75	-0,28	-0,22	-0,95	0,70	0,93	-0,29
<i>S. membranaceus</i>	29	0,74	-0,01	0,77	-0,43	-0,25	-0,82	0,74	0,99	-0,43
<i>S. filamentosus</i>	49	1,01	-0,15	0,79	-0,04	-0,17	-1,44	1,16	1,19	0,10
<i>S. filamentosus</i>	116	0,96	-0,17	0,69	-0,09	-0,28	-1,11	1,13	1,24	0,08
<i>S. filamentosus</i>	128	0,95	-0,12	0,69	0,00	-0,30	-1,21	1,07	1,24	0,12

**Annexe 11.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine dorsale (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(3/1)	(1/5)	(4/3)
<i>S. filamentosus</i>	119	0,95	-0,09	0,67	-0,20	-0,29	-1,04	1,04	1,25	-0,11
<i>S. filamentosus</i>	129	0,98	-0,03	0,71	-0,09	-0,14	-1,43	1,01	1,12	-0,06
<i>S. filamentosus</i>	42	0,97	-0,14	0,64	-0,05	-0,17	-1,25	1,12	1,15	0,09
<i>S. violaceus</i>	201	1,00	-0,14	0,70	-0,01	-0,34	-1,21	1,14	1,33	0,14
<i>S. violaceus</i>	131	0,99	-0,14	0,72	-0,10	-0,33	-1,14	1,13	1,32	0,05
<i>S. violaceus</i>	132	0,99	-0,07	0,65	-0,13	-0,26	-1,17	1,06	1,24	-0,06
<i>S. violaceus</i>	133	1,02	-0,09	0,74	-0,06	-0,43	-1,18	1,11	1,44	0,03
<i>S. violaceus</i>	122	1,05	-0,14	0,68	0,03	-0,42	-1,20	1,19	1,47	0,17
<i>S. violaceus</i>	167	1,04	0,12	0,59	0,11	-0,36	-1,49	0,92	1,40	-0,01
<i>S. violaceus</i>	168	1,08	0,04	0,76	0,00	-0,36	-1,52	1,04	1,44	-0,03
<i>S. violaceus</i>	121	0,98	-0,02	0,54	0,03	-0,47	-1,05	1,00	1,45	0,04
<i>S. violaceus</i>	130	0,97	0,08	0,69	-0,06	-0,41	-1,26	0,88	1,38	-0,15
<i>S. violaceus</i>	166	0,98	0,02	0,63	-0,06	-0,39	-1,19	0,96	1,37	-0,08
<i>S. batensoda</i>	8	0,75	0,15	0,81	-0,20	-0,32	-1,19	0,61	1,07	-0,35
<i>S. batensoda</i>	9	0,68	0,10	0,69	-0,13	-0,28	-1,06	0,58	0,97	-0,23
<i>S. batensoda</i>	11	0,69	0,08	0,81	-0,24	-0,13	-1,20	0,61	0,82	-0,32
<i>S. batensoda</i>	12	0,71	0,00	0,81	-0,18	-0,22	-1,11	0,72	0,94	-0,18
<i>S. batensoda</i>	13	0,70	0,05	0,91	-0,19	-0,24	-1,23	0,65	0,94	-0,24
<i>S. batensoda</i>	14	0,83	0,16	0,87	-0,21	-0,37	-1,29	0,67	1,20	-0,37
<i>S. batensoda</i>	89	0,68	0,04	0,81	-0,21	-0,13	-1,20	0,64	0,81	-0,25
<i>S. batensoda</i>	90	0,67	0,02	0,77	-0,24	-0,17	-1,05	0,65	0,84	-0,26
<i>S. batensoda</i>	178	0,77	0,04	0,73	-0,13	-0,13	-1,28	0,73	0,90	-0,17
<i>S. schall</i>	26	0,88	-0,01	0,68	-0,05	-0,24	-1,26	0,88	1,11	-0,04
<i>S. schall</i>	27	0,94	0,02	0,61	-0,12	-0,29	-1,16	0,91	1,23	-0,14
<i>S. schall</i>	98	0,82	0,09	0,63	-0,21	-0,21	-1,11	0,72	1,03	-0,31
<i>S. schall</i>	102	0,90	0,02	0,66	-0,16	-0,24	-1,17	0,88	1,14	-0,18
<i>S. schall</i>	136	0,91	-0,01	0,72	-0,10	-0,35	-1,16	0,92	1,26	-0,09
<i>S. schall</i>	138	0,92	0,01	0,65	-0,09	-0,29	-1,20	0,90	1,21	-0,11
<i>S. schall</i>	139	0,87	0,00	0,56	-0,21	-0,29	-0,94	0,87	1,16	-0,21
<i>S. schall</i>	141	0,82	-0,03	0,74	-0,17	-0,13	-1,22	0,85	0,94	-0,14
<i>S. schall</i>	151	0,82	0,01	0,78	-0,29	-0,12	-1,20	0,81	0,94	-0,30
<i>S. schall</i>	155	0,85	-0,02	0,71	-0,14	-0,18	-1,23	0,86	1,03	-0,12
<i>S. schall</i>	160	1,00	-0,03	0,66	-0,11	-0,19	-1,34	1,03	1,19	-0,07
<i>S. schall</i>	171	0,98	0,02	0,74	-0,20	-0,28	-1,26	0,96	1,26	-0,22
<i>S. eupterus</i>	211	0,85	0,06	0,73	-0,27	-0,24	-1,12	0,79	1,09	-0,33
<i>S. eupterus</i>	212	0,85	0,10	0,68	-0,27	-0,32	-1,04	0,75	1,17	-0,37
<i>S. nigrita</i>	54	0,95	0,07	0,63	-0,17	-0,29	-1,19	0,89	1,24	-0,24
<i>S. nigrita</i>	56	0,96	0,12	0,65	-0,16	-0,28	-1,29	0,85	1,24	-0,28
<i>S. nigrita</i>	59	1,03	0,16	0,60	-0,12	-0,34	-1,32	0,87	1,37	-0,27
<i>S. nigrita</i>	55	1,00	0,05	0,67	-0,07	-0,32	-1,33	0,94	1,32	-0,12
<i>S. nigrita</i>	61	1,01	0,13	0,54	-0,04	-0,31	-1,34	0,88	1,31	-0,17
<i>S. nigrita</i>	63	0,91	0,11	0,64	-0,22	-0,36	-1,09	0,81	1,28	-0,33
<i>S. nigrita</i>	53	0,96	0,00	0,58	-0,03	-0,36	-1,15	0,96	1,32	-0,03
<i>S. nigrita</i>	52	1,00	0,01	0,60	-0,05	-0,31	-1,24	0,98	1,31	-0,06
<i>S. nigrita</i>	58	1,00	0,12	0,61	-0,13	-0,36	-1,22	0,89	1,36	-0,25
TM337.04.04(1)		0,90	0,15	0,74	-0,17	-0,23	-1,40	0,74	1,12	-0,32
TM337.04.04(2)		0,81	-0,04	0,70	-0,09	-0,33	-1,06	0,85	1,15	-0,05
TM337.04.04(3)		0,87	0,13	0,69	-0,10	-0,30	-1,30	0,73	1,17	-0,23
TM337.04.05(1)		0,83	0,10	0,64	-0,13	-0,20	-1,24	0,73	1,03	-0,23
TM337.04.05(2)		0,87	0,05	0,76	-0,24	-0,29	-1,16	0,82	1,16	-0,29
TM337.04.05(4)		0,85	0,00	0,64	-0,09	-0,21	-1,19	0,85	1,06	-0,08
TM337.04.05(3)		0,77	0,08	0,81	-0,30	-0,22	-1,13	0,69	0,98	-0,37
TM337.04.05(6)		0,80	0,15	0,77	-0,16	-0,22	-1,34	0,66	1,02	-0,31

**Annexe 11.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine dorsale (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(3/1)	(1/5)	(4/3)
TM337.04.05(7)		0,92	0,08	0,69	-0,25	-0,21	-1,23	0,83	1,12	-0,33
TM337.04.05(8)		0,88	0,06	0,77	-0,07	-0,24	-1,41	0,82	1,12	-0,13
TM337.04.03(1)		0,86	0,01	0,69	-0,13	-0,19	-1,24	0,85	1,05	-0,14
TM337.04.03(2)		0,88	0,11	0,78	-0,13	-0,27	-1,37	0,77	1,15	-0,25
TM337.04.03(3)		0,85	0,06	0,73	-0,23	-0,20	-1,21	0,78	1,05	-0,29
TM337.04.03(4)		0,90	0,12	0,69	-0,16	-0,20	-1,35	0,78	1,10	-0,28
TM151.01.04		0,77	0,11	0,68	-0,03	-0,22	-1,31	0,65	0,99	-0,15
TM197.01.01		0,87	-0,01	0,73	-0,09	-0,16	-1,34	0,88	1,03	-0,08
TM32.04.52(1)		0,75	0,09	0,70	-0,20	-0,28	-1,06	0,66	1,02	-0,29
TM32.04.52(3)		0,73	0,00	0,83	-0,22	-0,23	-1,10	0,73	0,97	-0,23
TM90.01.55(1)		0,82	0,14	0,75	-0,29	-0,14	-1,28	0,68	0,96	-0,43
TM90.01.55(2)		0,78	0,11	0,76	-0,26	-0,22	-1,18	0,67	1,00	-0,37
TM208.01.01		0,89	0,01	0,73	-0,05	-0,19	-1,39	0,88	1,08	-0,06

**Annexe 11.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine dorsale (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles.

(A)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
	(1)	0,21	0,01	0,00	0,01
	(2)	0,00	0,38	0,03	0,00
	(3)	0,09	0,05	0,06	0,70
	(4)	0,15	0,02	0,14	0,03
	(5)	0,10	0,05	0,21	0,16
	(6)	0,05	0,05	0,50	0,02
	(2/1)	0,20	0,03	0,04	0,06
	(4/2)	0,06	0,28	0,01	0,01
	(1/5)	0,14	0,14	0,01	0,01

(B)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	
	<i>S. membranaceus</i>	29	3,44	1,06	-2,04	0,74
	<i>S. membranaceus</i>	44	3,04	1,84	-1,95	1,27
	<i>S. membranaceus</i>	32	2,84	0,64	-0,60	-0,01
	<i>S. membranaceus</i>	30	3,47	0,22	0,47	-0,42
	<i>S. membranaceus</i>	31	3,49	0,12	-0,37	-0,35
	<i>S. membranaceus</i>	204	3,73	-1,81	-1,42	0,48
	<i>S. membranaceus</i>	205	3,77	-0,11	-0,96	0,49
	<i>S. membranaceus</i>	206	2,11	-1,92	-0,68	-0,21
	<i>S. membranaceus</i>	208	4,00	-1,09	-0,72	0,28
	<i>S. membranaceus</i>	210	1,35	0,35	0,62	1,20
	<i>S. membranaceus</i>	186	3,56	0,39	-2,75	-0,97
	<i>S. sorex</i>	34	0,47	-3,73	0,89	0,09
	<i>S. sorex</i>	35	-0,10	-3,34	0,42	-0,99
	<i>S. sorex</i>	36	0,82	-2,20	0,96	-0,13
	<i>S. sorex</i>	37	0,46	-2,96	0,19	0,41
	<i>S. sorex</i>	46	1,05	-3,72	1,09	0,59
	<i>S. sorex</i>	91	-0,30	-2,70	0,00	0,16
	<i>S. sorex</i>	92	0,18	-3,26	0,79	-1,08
	<i>S. sorex</i>	114	-0,67	-1,60	0,47	-0,69
	<i>S. sorex</i>	124	0,13	-2,08	0,34	-1,94
	<i>S. sorex</i>	126	-0,70	-1,41	-1,17	-1,34
	<i>S. sorex</i>	125	0,31	-3,57	-2,10	0,19
	<i>S. batensoda</i>	8	1,81	2,28	0,42	1,25
	<i>S. batensoda</i>	9	1,87	1,54	0,09	-0,54
	<i>S. batensoda</i>	11	3,47	1,15	1,51	0,14
	<i>S. batensoda</i>	12	2,17	0,17	0,64	0,51
	<i>S. batensoda</i>	13	2,63	0,74	1,41	1,72
	<i>S. batensoda</i>	14	1,03	2,63	0,58	2,49
	<i>S. batensoda</i>	89	3,24	0,54	1,65	-0,02
	<i>S. batensoda</i>	90	3,26	0,49	0,44	-0,23
	<i>S. batensoda</i>	178	1,64	0,45	1,98	-0,61
	<i>S. nigrita</i>	52	-1,85	2,28	-0,41	0,05
	<i>S. nigrita</i>	53	-2,43	0,63	0,22	-0,53
	<i>S. nigrita</i>	55	-2,41	2,12	0,72	-1,03
	<i>S. nigrita</i>	56	-2,03	2,71	0,20	-0,06
	<i>S. nigrita</i>	54	-0,78	2,10	0,49	0,00
	<i>S. nigrita</i>	58	0,48	2,30	1,64	0,48
	<i>S. nigrita</i>	59	-2,10	1,13	0,73	0,34
	<i>S. nigrita</i>	61	-0,32	2,35	-1,13	0,25
	<i>S. nigrita</i>	63	-2,49	0,53	-0,40	-0,58
	<i>S. clarias</i>	2	1,31	-2,08	0,48	0,46
	<i>S. clarias</i>	3	0,64	1,22	0,06	0,05
	<i>S. clarias</i>	5	1,07	-0,25	0,74	-1,38
	<i>S. clarias</i>	17	1,20	1,29	-0,21	-0,03
	<i>S. clarias</i>	18	0,55	-0,83	0,18	-0,20
	<i>S. clarias</i>	19	1,01	1,00	0,51	-0,18
	<i>S. clarias</i>	21	1,20	-1,61	0,81	0,18

**Annexe 12.** Données de l'analyse en composantes principales des épines dorsales :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. clarias</i>	192	0,92	-0,41	1,38	0,17
<i>S. clarias</i>	193	2,08	-0,55	-0,47	-0,25
<i>S. clarias</i>	22	2,01	-1,48	-1,13	0,53
<i>S. clarias</i>	200	0,87	-1,17	-0,40	0,64
<i>S. clarias</i>	199	0,48	-1,86	0,06	0,39
<i>S. clarias</i>	196	-0,19	-0,86	0,74	0,80
<i>S. clarias</i>	195	0,98	1,54	0,41	-0,60
<i>S. schall</i>	26	-0,76	0,00	1,16	-0,48
<i>S. schall</i>	27	-1,18	0,88	-0,18	-0,52
<i>S. schall</i>	98	1,25	1,75	0,05	-1,05
<i>S. schall</i>	102	-0,23	0,75	0,18	-0,37
<i>S. schall</i>	136	-1,22	0,37	-0,15	0,75
<i>S. schall</i>	138	-1,13	0,62	0,23	-0,23
<i>S. schall</i>	139	-0,07	0,89	-1,59	-1,17
<i>S. schall</i>	141	1,28	-0,24	1,40	-0,44
<i>S. schall</i>	151	2,29	0,58	0,96	0,24
<i>S. schall</i>	155	0,48	-0,03	1,13	-0,34
<i>S. schall</i>	160	-1,49	-0,08	1,27	-0,42
<i>S. schall</i>	171	-0,72	0,96	0,26	0,97
<i>S. schall</i>	172	1,33	1,47	-0,18	0,36
<i>S. filamentosus</i>	116	-1,87	-1,71	-0,24	0,13
<i>S. filamentosus</i>	119	-0,96	-0,31	-1,06	0,21
<i>S. filamentosus</i>	128	-2,35	-1,38	0,57	0,11
<i>S. filamentosus</i>	129	-1,08	-0,27	2,24	-0,24
<i>S. filamentosus</i>	42	-1,84	-1,65	1,07	-0,87
<i>S. filamentosus</i>	49	-1,98	-1,89	2,30	0,83
<i>S. courteti</i>	120	-2,91	0,55	-2,28	0,33
<i>S. courteti</i>	185	-1,40	0,93	-0,25	0,53
<i>S. courteti</i>	189	-3,38	-0,60	-0,72	-0,52
<i>S. courteti</i>	101	-1,89	-0,77	-3,08	-0,27
<i>S. courteti</i>	87	-1,98	-0,35	0,11	-0,18
<i>S. courteti</i>	202	-0,38	-0,03	-1,73	-0,34
<i>S. courteti</i>	203	-1,73	-0,05	-1,24	0,73
<i>S. courteti</i>	39	-1,46	-1,93	-2,57	-0,18
<i>S. courteti</i>	184	-1,78	-0,10	-2,13	0,50
<i>S. violaceus</i>	131	-2,23	-1,26	-0,37	0,90
<i>S. violaceus</i>	121	-3,71	0,45	-1,48	-0,50
<i>S. violaceus</i>	130	-2,11	1,62	-0,02	0,97
<i>S. violaceus</i>	132	-1,60	-0,30	-0,05	-0,23
<i>S. violaceus</i>	167	-3,89	1,60	1,69	-0,32
<i>S. violaceus</i>	133	-3,04	-0,52	-0,60	1,70
<i>S. violaceus</i>	168	-3,42	0,75	1,68	1,79
<i>S. violaceus</i>	201	-3,04	-1,45	0,21	0,56
<i>S. violaceus</i>	122	-4,22	-1,30	-0,39	0,98
<i>S. violaceus</i>	166	-2,49	0,93	-0,43	0,24
<i>S. ocellifer</i>	144	0,41	1,95	-1,55	-1,45
<i>S. ocellifer</i>	146	0,10	0,79	1,72	-1,44
<i>S. ocellifer</i>	147	-0,18	1,85	0,87	-0,62
<i>S. ocellifer</i>	148	-0,82	2,54	0,93	-0,12
<i>S. ocellifer</i>	149	0,02	3,35	-0,22	-2,10
<i>S. eupterus</i>	211	0,96	2,19	-1,10	0,30
<i>S. eupterus</i>	212	-0,84	1,55	-0,18	-0,21
TM337.04.04(2)		-0,34	-0,09	-0,35	0,12
TM337.04.04(3)		-0,23	2,02	0,97	0,11
TM337.04.05(1)		0,63	1,55	1,08	-0,98
TM337.04.05(2)		0,68	1,32	-0,13	0,96
TM337.04.05(4)		-0,15	0,14	0,81	-1,04
TM337.04.05(3)		2,66	1,55	0,30	0,87
TM337.04.05(6)		1,49	2,03	1,68	0,42

**Annexe 12.** Données de l'analyse en composantes principales des épines dorsales :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

	<b>Facteur 1</b>	<b>Facteur 2</b>	<b>Facteur 3</b>	<b>Facteur 4</b>
TM337.04.05(7)	0,65	1,74	0,40	-0,03
TM337.04.05(8)	-0,26	0,77	2,07	0,67
TM337.04.03(1)	0,23	0,33	1,06	-0,47
TM337.04.03(2)	0,23	1,67	1,50	1,06
TM337.04.03(3)	1,22	1,28	0,65	0,14
TM337.04.03(4)	0,36	1,86	1,44	-0,16
TM151.01.04	0,65	1,28	1,88	-0,79
TM197.01.01	0,10	-0,14	1,96	-0,19
TM32.04.52(1)	1,72	1,64	-0,22	-0,13
TM32.04.52(3)	2,27	0,40	0,40	0,92
TM90.01.55(1)	2,44	2,23	1,28	0,10
TM90.01.55(2)	2,19	1,89	0,53	0,45
TM208.01.01	-0,56	0,08	2,18	-0,10

**Annexe 12.** Données de l'analyse en composantes principales des épines dorsales :

(**A**) poids des variables et (**B**) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs.

	<i>S. courteti</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. sorex</i>	<i>S. clarius</i>	<i>S. membranaceus</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. batensoda</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. euprius</i>	<i>S. nigrita</i>	TM337.04.04(1)	TM337.04.04(2)	TM337.04.04(3)	TM337.04.05(1)	TM337.04.05(2)	TM337.04.05(4)	TM337.04.05(3)	TM337.04.05(6)	TM337.04.05(7)	TM337.04.05(8)	TM337.04.05(1)	TM337.04.03(2)	TM337.04.03(3)	TM337.04.03(4)	TM151.01.04	TM197.01.01	TM32.04.52(1)	TM32.04.52(3)	TM90.01.55(1)	TM90.01.55(2)	TM208.01.01		
<i>S. courteti</i>																																		
<i>S. ocellifer</i>	4,25																																	
<i>S. sorex</i>	4,19	5,30																																
<i>S. clarius</i>	3,95	3,57	3,19																															
<i>S. membranaceus</i>	5,53	4,87	4,79	3,30																														
<i>S. filamentosus</i>	3,16	4,35	3,27	3,52	5,69																													
<i>S. violaceus</i>	2,95	4,53	4,82	4,60	6,63	3,02																												
<i>S. batensoda</i>	5,51	3,84	5,08	3,05	3,22	5,13	5,95																											
<i>S. schall</i>	3,34	2,80	3,93	2,61	4,22	3,12	3,68	3,41																										
<i>S. euprius</i>	4,07	2,74	5,07	2,75	3,24	4,63	4,86	2,66	2,71																									
<i>S. nigrita</i>	3,09	2,71	5,17	3,89	5,61	3,53	3,00	4,65	2,71	3,18																								
TM337.04.04(1)	4,88	2,55	5,55	3,36	4,65	4,45	4,71	2,80	2,83	2,49	3,06																							
TM337.04.04(2)	2,40	3,04	3,16	2,12	3,92	2,49	3,14	3,60	1,85	2,52	2,59	3,23																						
TM337.04.04(3)	3,96	1,92	5,09	3,08	4,67	3,81	3,89	3,17	2,26	2,22	2,11	1,08	2,49																					
TM337.04.05(1)	4,39	1,88	4,68	2,67	4,12	4,00	4,64	2,78	2,33	2,30	2,92	1,74	2,62	1,47																				
TM337.04.05(2)	3,68	2,87	4,60	2,43	3,41	3,95	4,21	2,57	2,34	1,20	2,88	2,09	1,94	1,81	2,31																			
TM337.04.05(4)	3,43	2,44	3,33	2,28	4,27	2,73	3,74	3,44	1,80	2,96	2,76	2,83	1,66	2,20	1,63	2,64																		
TM337.04.05(3)	5,44	3,80	5,38	3,04	2,69	5,42	6,06	1,84	3,45	1,93	4,61	2,70	3,56	3,10	2,86	2,04	3,71																	
TM337.04.05(6)	5,36	2,99	5,47	3,18	4,03	4,84	5,41	2,18	3,03	2,40	3,82	1,05	3,47	1,89	1,82	2,18	3,03	1,93																
TM337.04.05(7)	3,98	2,06	4,78	2,45	3,72	4,03	4,37	2,51	2,13	1,32	2,61	1,46	2,22	1,10	1,19	1,20	2,21	1,62																
TM337.04.05(8)	4,30	3,07	4,41	2,95	4,87	3,14	3,86	3,26	2,44	3,28	3,05	1,76	2,62	1,75	2,26	2,47	2,21	3,20	2,24															
TM337.04.03(1)	3,68	2,45	3,51	2,03	3,95	2,90	3,91	2,90	1,71	2,60	2,86	2,27	1,68	1,84	1,38	2,15	0,75	3,12	1,38	1,67	1,65													
TM337.04.03(2)	4,46	2,87	5,08	3,07	4,51	3,94	4,24	2,80	2,61	2,50	0,90	2,78	1,24	2,13	1,74	2,72	2,72	1,47	1,23	2,08														
TM337.04.03(3)	4,29	2,54	4,49	2,15	3,23	4,08	4,73	2,01	2,21	1,44	3,23	1,64	2,30	1,66	1,36	1,26	2,14	1,68	1,34	0,79	2,17	1,55	1,65											
TM337.04.03(4)	4,47	2,07	5,01	2,92	4,43	4,00	4,43	2,77	2,36	2,34	2,75	0,80	2,75	0,82	0,99	2,03	2,09	2,78	1,30	1,10	1,62	1,61	1,24	1,34										
TM151.01.04	4,78	2,31	4,65	2,84	4,40	3,91	4,77	2,78	2,44	2,89	3,30	1,65	2,94	1,72	0,87	2,67	1,77	3,06	1,67	1,73	1,80	1,36	1,97	1,64	1,00									
TM197.01.01	4,23	3,15	3,48	2,44	4,50	2,75	4,09	3,22	2,24	3,48	2,57	2,37	2,41	2,13	2,86	1,48	3,65	2,66	2,51	1,30	1,07	2,25	2,25	2,08	1,64									
TM32.04.52(1)	4,49	2,72	4,93	2,52	2,85	4,76	5,27	2,17	2,67	1,10	3,58	2,41	2,70	2,34	1,90	1,55	2,76	1,47	2,03	1,25	3,24	2,38	2,57	1,10	2,16	2,47	3,25							
TM32.04.52(3)	4,89	3,88	4,32	2,31	2,42	4,61	5,53	1,82	3,01	2,19	4,48	2,92	2,87	3,14	2,84	1,91	3,15	1,22	2,27	2,31	3,06	2,55	2,65	1,59	2,83	2,91	2,94	1,82						
TM90.01.55(1)	5,87	3,37	5,82	3,43	3,60	5,57	6,21	2,03	3,50	2,41	4,49	2,03	3,97	2,70	2,22	2,58	3,55	1,44	1,10	2,06	3,22	2,98	2,49	1,67	2,13	2,29	3,41	1,78	2,19					
TM90.01.55(2)	5,22	3,22	5,38	2,93	3,05	5,17	5,74	1,83	3,11	1,63	4,10	2,08	3,34	2,49	2,21	1,81	3,29	0,75	1,36	1,62	3,10	2,72	2,28	1,19	2,13	2,47	3,30	1,08	1,56	0,93				
TM208.01.01	4,15	3,16	3,82	2,91	5,09	2,53	3,73	3,71	2,36	3,78	3,16	2,57	2,55	2,31	2,36	3,09	1,70	4,12	2,92	2,72	1,08	1,44	2,23	2,64	2,14	1,86	0,73	3,66	3,51	3,81	3,72			

**(B)**

	Moyenne	Minimum	Maximum	Ecart-type
<i>S. courteti</i>	2,28	0,93	3,75	0,66
<i>S. ocellifer</i>	2,47	1,07	3,49	0,73
<i>S. sorex</i>	2,16	0,48	4,15	0,81
<i>S. clarius</i>	2,14	0,64	3,79	0,78
<i>S. membranaceus</i>	2,51	0,85	4,57	0,87
<i>S. filamentosus</i>	2,31	1,00	3,90	0,75
<i>S. violaceus</i>	2,63	1,06	4,08	0,76
<i>S. batensoda</i>	2,34	0,69	4,12	0,83
<i>S. schall</i>	2,26	0,57	3,91	0,86
<i>S. nigrita</i>	1,84	0,63	3,14	0,59
Toutes les espèces	2,27	0,48	4,57	0,81

**(B)**

	TM337.04.04(1)	TM337.04.03(4)	TM337.04.04(3)	TM337.04.03(2)	TM337.04.05(1)	TM151.01.04	TM337.04.05(4)	TM337.04.03(1)	TM197.01.01	TM208.01.01	TM337.04.05(8)	TM32.04.52(1)	TM337.04.05(2)	TM337.04.05(7)	TM337.04.03(3)	TM337.04.05(3)	TM90.01.55(2)	TM32.04.52(3)	TM337.04.05(6)	TM90.01.55(1)	TM337.04.04(2)	
TM337.04.04(1)																						
TM337.04.03(4)	0,80																					
TM337.04.04(3)	0,80	0,82																				
TM337.04.03(2)	0,90	1,24	1,24																			
TM337.04.05(1)	1,74	0,99	1,47	2,13																		
TM151.01.04	1,65	1,00	1,72	1,97	0,87																	
TM337.04.05(4)	2,83	2,09	2,20	2,72	1,63	1,77																
TM337.04.03(1)	2,27	1,61	1,84	2,08	1,38	1,36	0,75															
TM197.01.01	2,57	2,08	2,41	2,25	2,13	1,64	1,48	1,07														
TM208.01.01	2,57	2,14	2,31	2,23	2,36	1,86	1,70	1,44	0,73													
TM337.04.05(8)	1,76	1,62	1,75	1,23	2,26	1,80	2,21	1,65	1,30	1,08												
TM32.04.52(1)	2,41	2,16	2,34	2,57	1,90	2,47	2,76	2,38	3,25	3,66	3,24											
TM337.04.05(2)	2,09																					

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(δ)	(γ)	(1/6)	(4/5)
<i>S. batensoda</i>	8	0,48	-2,78	0,73	0,26	0,32	0,99	41,52	50,65	-0,51	-0,06
<i>S. batensoda</i>	9	0,43	-2,67	0,68	0,28	0,29	0,99	41,96	47,94	-0,55	-0,01
<i>S. batensoda</i>	10	0,54	-3,54	0,82	0,56	0,42	1,19	41,67	48,45	-0,65	0,14
<i>S. batensoda</i>	11	0,59	-3,57	0,82	0,63	0,34	1,19	38,55	52,22	-0,60	0,29
<i>S. batensoda</i>	12	0,38	-2,31	0,58	0,30	0,13	0,93	40,56	50,57	-0,55	0,17
<i>S. batensoda</i>	13	0,34	-2,57	0,58	0,48	0,15	1,02	39,26	50,74	-0,69	0,34
<i>S. batensoda</i>	14	0,34	-2,01	0,52	0,20	0,10	0,87	41,22	49,57	-0,53	0,10
<i>S. batensoda</i>	88	0,49	-2,71	0,66	0,35	0,22	0,98	38,53	51,77	-0,49	0,13
<i>S. batensoda</i>	89	0,39	-2,25	0,53	0,30	0,13	0,90	38,17	52,68	-0,51	0,18
<i>S. batensoda</i>	90	0,35	-2,23	0,51	0,34	0,11	0,91	41,71	51,46	-0,56	0,24
<i>S. batensoda</i>	177	0,47	-3,38	0,77	0,56	0,40	1,18	43,41	46,57	-0,71	0,15
<i>S. batensoda</i>	178	0,25	-2,25	0,53	0,24	0,29	0,94	50,76	42,15	-0,69	-0,05
<i>S. batensoda</i>	179	0,40	-2,59	0,66	0,30	0,27	0,98	42,71	48,47	-0,58	0,03
<i>S. batensoda</i>	180	0,21	-1,84	0,50	0,04	0,25	0,84	49,92	43,17	-0,64	-0,21
<i>S. batensoda</i>	181	0,29	-2,17	0,51	0,31	0,15	0,92	43,46	49,68	-0,63	0,16
<i>S. batensoda</i>	182	0,32	-2,19	0,53	0,27	0,16	0,91	42,87	47,63	-0,58	0,11
<i>S. membranaceus</i>	29	0,32	-1,82	0,37	0,43	-0,16	0,86	34,48	58,55	-0,54	0,59
<i>S. membranaceus</i>	30	0,36	-2,05	0,43	0,62	-0,23	0,86	30,06	63,10	-0,50	0,85
<i>S. membranaceus</i>	31	0,40	-1,91	0,43	0,44	-0,19	0,84	32,87	60,38	-0,43	0,63
<i>S. membranaceus</i>	32	0,31	-1,86	0,37	0,48	-0,20	0,89	33,59	59,19	-0,58	0,68
<i>S. membranaceus</i>	44	0,39	-2,08	0,43	0,59	-0,26	0,94	29,81	62,81	-0,55	0,84
<i>S. membranaceus</i>	186	0,33	-1,75	0,39	0,37	-0,17	0,82	34,12	60,19	-0,49	0,54
<i>S. membranaceus</i>	205	0,37	-2,58	0,47	0,79	-0,16	1,12	32,06	58,69	-0,75	0,94
<i>S. membranaceus</i>	206	0,30	-1,94	0,38	0,53	-0,19	0,92	33,64	59,35	-0,62	0,72
<i>S. membranaceus</i>	207	0,37	-2,67	0,51	0,77	-0,11	1,12	33,02	59,31	-0,75	0,88
<i>S. membranaceus</i>	208	0,37	-2,40	0,49	0,62	-0,11	1,02	33,37	59,83	-0,65	0,73
<i>S. membranaceus</i>	210	0,51	-3,12	0,63	0,80	0,00	1,18	31,46	59,35	-0,67	0,81
<i>S. clarias</i>	2	0,24	-1,18	0,41	-0,30	0,19	0,64	50,45	46,81	-0,41	-0,49
<i>S. clarias</i>	3	0,36	-1,63	0,47	0,01	0,07	0,73	43,40	50,76	-0,37	-0,06
<i>S. clarias</i>	4	0,24	-1,21	0,36	-0,17	0,12	0,66	48,38	47,23	-0,42	-0,30
<i>S. clarias</i>	5	0,34	-1,45	0,46	-0,16	0,14	0,67	43,77	50,80	-0,34	-0,30
<i>S. clarias</i>	17	0,29	-1,44	0,47	-0,20	0,18	0,69	45,86	48,72	-0,40	-0,38
<i>S. clarias</i>	18	0,30	-0,94	0,34	-0,33	0,09	0,54	46,25	51,71	-0,24	-0,42
<i>S. clarias</i>	19	0,31	-1,35	0,41	-0,12	0,08	0,67	43,87	51,67	-0,36	-0,20
<i>S. clarias</i>	20	0,23	-1,28	0,36	-0,07	0,08	0,68	46,75	48,73	-0,45	-0,15
<i>S. clarias</i>	22	0,28	-1,13	0,30	-0,05	-0,02	0,63	42,68	54,66	-0,35	-0,03
<i>S. clarias</i>	192	0,29	-1,17	0,41	-0,30	0,15	0,62	47,65	48,72	-0,32	-0,45
<i>S. clarias</i>	193	0,21	-1,35	0,34	0,03	0,05	0,72	46,23	47,04	-0,50	-0,02
<i>S. clarias</i>	194	0,30	-1,12	0,41	-0,34	0,16	0,60	47,36	50,04	-0,30	-0,50
<i>S. clarias</i>	196	0,29	-1,22	0,39	-0,17	0,08	0,63	45,14	50,95	-0,34	-0,26
<i>S. clarias</i>	21	0,32	-1,16	0,41	-0,29	0,12	0,60	45,23	50,41	-0,41	-0,28
<i>S. clarias</i>	195	0,27	-1,17	0,36	-0,19	0,11	0,61	47,03	50,16	-0,29	-0,34
<i>S. clarias</i>	197	0,36	-1,92	0,58	-0,03	0,22	0,79	44,13	48,10	-0,25	-0,43
<i>S. clarias</i>	198	0,26	-1,64	0,45	-0,03	0,19	0,77	48,26	45,91	-0,22	-0,51
<i>S. courteti</i>	39	0,17	-1,65	0,50	-0,10	0,29	0,79	53,16	38,97	-0,63	-0,38
<i>S. courteti</i>	87	0,01	-1,33	0,53	-0,44	0,45	0,78	64,89	31,56	-0,78	-0,88
<i>S. courteti</i>	101	0,05	-1,24	0,42	-0,28	0,32	0,74	60,80	34,42	-0,69	-0,60
<i>S. courteti</i>	184	0,05	-1,12	0,42	-0,38	0,33	0,71	61,55	34,63	-0,66	-0,70
<i>S. courteti</i>	189	0,07	-1,24	0,43	-0,26	0,30	0,70	59,07	35,70	-0,63	-0,56
<i>S. courteti</i>	202	-0,06	-1,18	0,35	-0,16	0,28	0,77	63,96	30,94	-0,83	-0,44
<i>S. courteti</i>	203	0,03	-1,45	0,48	-0,22	0,35	0,79	60,23	33,49	-0,76	-0,57
<i>S. courteti</i>	185	0,04	-1,80	0,66	-0,36	0,56	0,90	63,51	30,28	-0,86	-0,92
<i>S. sorex</i>	34	0,32	-0,83	0,27	-0,28	0,00	0,51	43,68	58,45	-0,19	-0,28
<i>S. sorex</i>	35	0,25	-0,77	0,29	-0,44	0,15	0,52	51,66	50,75	-0,27	-0,59
<i>S. sorex</i>	37	0,20	-0,76	0,20	-0,27	0,08	0,55	52,89	48,18	-0,35	-0,34

**Annexe 14.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le cleithrum (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(δ)	(γ)	(1/6)	(4/5)
<i>S. sorex</i>	46	0,20	-0,77	0,20	-0,26	0,08	0,55	52,40	48,56	-0,35	-0,34
<i>S. sorex</i>	91	0,22	-0,59	0,12	-0,30	0,06	0,49	53,13	52,17	-0,27	-0,36
<i>S. sorex</i>	92	0,25	-0,80	0,26	-0,32	0,08	0,53	49,62	50,96	-0,28	-0,40
<i>S. sorex</i>	36	0,26	-0,79	0,27	-0,35	0,09	0,52	49,79	51,76	-0,26	-0,44
<i>S. sorex</i>	113	0,27	-1,10	0,37	-0,28	0,13	0,61	48,52	49,06	-0,35	-0,41
<i>S. sorex</i>	114	0,27	-1,05	0,28	-0,08	-0,03	0,61	43,06	53,58	-0,33	-0,05
<i>S. sorex</i>	115	0,13	-0,95	0,23	-0,10	0,06	0,63	51,91	46,96	-0,50	-0,17
<i>S. sorex</i>	124	0,26	-1,10	0,32	-0,14	0,03	0,62	46,96	50,58	-0,36	-0,17
<i>S. sorex</i>	126	0,12	-0,87	0,23	-0,20	0,11	0,62	55,32	44,33	-0,50	-0,31
<i>S. schall</i>	1	0,05	-1,50	0,53	-0,28	0,41	0,80	60,90	31,85	-0,75	-0,69
<i>S. schall</i>	25	0,13	-1,53	0,65	-0,59	0,53	0,81	61,56	32,48	-0,68	-1,12
<i>S. schall</i>	26	0,09	-1,41	0,60	-0,55	0,50	0,78	62,61	32,22	-0,69	-1,05
<i>S. schall</i>	27	0,15	-1,77	0,60	-0,28	0,45	0,84	58,33	34,65	-0,70	-0,73
<i>S. schall</i>	96	0,10	-1,65	0,59	-0,33	0,46	0,84	59,57	33,40	-0,73	-0,79
<i>S. schall</i>	97	0,08	-1,85	0,65	-0,29	0,52	0,89	61,86	31,17	-0,82	-0,81
<i>S. schall</i>	98	0,08	-1,63	0,60	-0,36	0,48	0,83	61,00	32,31	-0,75	-0,84
<i>S. schall</i>	99	0,25	-2,01	0,68	-0,27	0,49	0,87	55,10	36,87	-0,63	-0,76
<i>S. schall</i>	102	0,11	-1,43	0,58	-0,47	0,44	0,77	60,13	33,77	-0,66	-0,91
<i>S. schall</i>	103	0,19	-1,52	0,63	-0,56	0,48	0,78	59,04	35,35	-0,59	-1,05
<i>S. schall</i>	106	0,20	-1,67	0,61	-0,36	0,43	0,80	55,78	36,33	-0,60	-0,79
<i>S. schall</i>	107	0,19	-1,71	0,63	-0,37	0,44	0,82	56,57	35,69	-0,63	-0,81
<i>S. schall</i>	123	0,06	-1,34	0,45	-0,24	0,32	0,76	61,17	33,85	-0,70	-0,56
<i>S. schall</i>	136	0,14	-1,27	0,59	-0,67	0,48	0,74	60,98	34,53	-0,61	-1,15
<i>S. schall</i>	137	0,01	-1,24	0,43	-0,26	0,33	0,74	61,63	33,78	-0,74	-0,59
<i>S. schall</i>	138	0,08	-1,27	0,41	-0,23	0,28	0,73	58,63	36,11	-0,65	-0,51
<i>S. schall</i>	139	0,02	-1,47	0,50	-0,23	0,38	0,80	61,30	32,03	-0,78	-0,60
<i>S. schall</i>	141	0,13	-1,60	0,67	-0,56	0,53	0,82	61,18	33,19	-0,69	-1,09
<i>S. schall</i>	151	0,18	-1,61	0,53	-0,21	0,33	0,79	53,75	39,51	-0,61	-0,54
<i>S. schall</i>	154	0,11	-1,44	0,55	-0,40	0,42	0,77	59,33	35,17	-0,66	-0,82
<i>S. schall</i>	155	0,01	-1,25	0,45	-0,32	0,36	0,75	62,50	32,29	-0,74	-0,67
<i>S. schall</i>	159	0,09	-1,61	0,58	-0,32	0,44	0,81	59,26	33,64	-0,72	-0,76
<i>S. schall</i>	160	0,08	-1,46	0,54	-0,36	0,42	0,77	60,58	33,94	-0,69	-0,78
<i>S. schall</i>	164	0,09	-1,65	0,52	-0,16	0,37	0,84	57,84	36,12	-0,74	-0,53
<i>S. schall</i>	171	0,07	-1,25	0,41	-0,23	0,27	0,73	58,49	34,83	-0,67	-0,50
<i>S. schall</i>	172	0,09	-1,48	0,54	-0,36	0,42	0,79	60,12	33,84	-0,71	-0,78
<i>S. violaceus</i>	121	0,15	-1,63	0,55	-0,26	0,38	0,81	56,67	37,04	-0,66	-0,64
<i>S. violaceus</i>	122	0,16	-1,54	0,51	-0,24	0,33	0,77	55,62	39,46	-0,62	-0,57
<i>S. violaceus</i>	130	0,03	-1,42	0,56	-0,42	0,46	0,79	62,94	31,71	-0,76	-0,88
<i>S. violaceus</i>	131	0,00	-1,56	0,59	-0,31	0,47	0,81	63,55	30,15	-0,81	-0,77
<i>S. violaceus</i>	132	-0,09	-1,20	0,49	-0,43	0,44	0,78	68,53	29,02	-0,86	-0,87
<i>S. violaceus</i>	133	-0,03	-1,44	0,47	-0,13	0,33	0,80	61,33	33,56	-0,83	-0,46
<i>S. violaceus</i>	166	0,21	-1,78	0,57	-0,17	0,35	0,83	53,55	40,68	-0,62	-0,52
<i>S. violaceus</i>	167	0,25	-1,48	0,51	-0,29	0,29	0,73	51,57	42,96	-0,48	-0,58
<i>S. violaceus</i>	168	0,17	-1,61	0,40	0,14	0,09	0,81	47,30	44,39	-0,63	0,05
<i>S. violaceus</i>	201	0,08	-1,47	0,46	-0,16	0,30	0,78	57,21	38,51	-0,70	-0,45
<i>S. filamentosus</i>	42	0,12	-1,23	0,41	-0,32	0,30	0,71	58,38	37,71	-0,59	-0,62
<i>S. filamentosus</i>	116	0,12	-0,99	0,37	-0,39	0,24	0,64	58,50	40,49	-0,51	-0,63
<i>S. filamentosus</i>	118	0,06	-0,96	0,33	-0,35	0,25	0,67	61,01	37,30	-0,61	-0,60
<i>S. filamentosus</i>	119	0,11	-1,11	0,31	-0,17	0,17	0,68	55,34	41,91	-0,57	-0,34
<i>S. filamentosus</i>	128	0,10	-1,06	0,40	-0,39	0,28	0,68	58,96	39,27	-0,58	-0,67
<i>S. filamentosus</i>	129	0,09	-1,03	0,30	-0,18	0,15	0,66	57,09	37,73	-0,57	-0,32
<i>S. nigrita</i>	52	0,23	-2,83	0,93	-0,24	0,80	1,11	61,34	29,49	-0,88	-1,03
<i>S. nigrita</i>	53	0,20	-2,23	0,81	-0,45	0,70	0,97	60,53	29,99	-0,77	-1,15
<i>S. nigrita</i>	54	0,27	-2,50	0,80	-0,19	0,63	0,99	56,05	33,50	-0,72	-0,82
<i>S. nigrita</i>	55	0,28	-2,34	0,85	-0,45	0,69	0,98	58,57	32,18	-0,70	-1,14

**Annexe 14.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le cleithrum (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(δ)	(γ)	(1/6)	(4/5)
<i>S. nigrita</i>	56	0,16	-2,26	0,91	-0,64	0,81	1,02	64,95	26,39	-0,87	-1,44
<i>S. nigrita</i>	57	0,20	-2,33	0,76	-0,21	0,61	0,97	58,71	31,81	-0,77	-0,82
<i>S. nigrita</i>	58	0,21	-2,15	0,79	-0,45	0,65	0,94	58,99	32,36	-0,73	-1,09
<i>S. nigrita</i>	59	0,32	-2,66	0,90	-0,31	0,72	1,03	59,46	30,50	-0,71	-1,04
<i>S. nigrita</i>	60	0,20	-1,56	0,67	-0,61	0,51	0,79	59,13	35,59	-0,59	-1,12
<i>S. nigrita</i>	61	0,20	-2,32	0,78	-0,28	0,63	0,98	59,59	31,56	-0,78	-0,91
<i>S. nigrita</i>	62	0,20	-1,89	0,79	-0,67	0,67	0,90	61,30	32,83	-0,70	-1,34
<i>S. ocellifer</i>	144	0,18	-1,95	0,67	-0,27	0,49	0,88	57,66	34,64	-0,70	-0,77
<i>S. ocellifer</i>	146	0,40	-1,81	0,89	-1,03	0,69	0,87	56,69	36,50	-0,47	-1,71
<i>S. ocellifer</i>	147	0,37	-2,27	0,89	-0,65	0,71	0,95	56,63	35,10	-0,58	-1,37
<i>S. ocellifer</i>	148	0,26	-1,69	0,73	-0,71	0,58	0,83	58,36	36,55	-0,57	-1,28
<i>S. ocellifer</i>	149	0,34	-2,13	0,74	-0,32	0,50	0,87	52,21	38,93	-0,53	-0,81
<i>S. eupterus</i>	211	0,16	-2,35	0,78	-0,28	0,69	1,00	66,85	29,88	-0,84	-0,97
<i>S. eupterus</i>	212	0,13	-2,05	0,69	-0,25	0,56	0,92	63,82	30,68	-0,79	-0,80
TM32.04.49(1)		0,23	-1,13	0,34	-0,17	0,09	0,64	47,35	50,25	-0,42	-0,25
TM32.04.54(1)		0,20	-1,03	0,27	-0,12	0,05	0,63	49,21	49,03	-0,43	-0,17
TM32.04.74(1)		0,27	-0,99	0,33	-0,25	0,06	0,58	47,39	50,12	-0,31	-0,31
TM90.01.55(1)		0,41	-1,94	0,70	-0,37	0,39	0,80	47,91	44,77	-0,40	-0,76
TM90.04.52(1)		0,36	-1,31	0,49	-0,33	0,16	0,62	44,33	49,99	-0,26	-0,50
TM90.04.52(2)		0,46	-1,93	0,67	-0,23	0,28	0,74	43,37	47,52	-0,28	-0,51
TM90.04.54(1)		0,35	-1,50	0,50	-0,16	0,14	0,68	43,99	50,49	-0,34	-0,30
TM90.99.51(3)		0,36	0,65	0,65	-0,20	0,36	0,80	46,32	45,54	-0,44	-0,55
TM151.01.04(1)		0,20	-1,54	0,61	-0,49	0,45	0,77	57,34	36,81	-0,57	-0,94
TM197.01.01(1)		0,25	-2,26	0,68	-0,08	0,48	0,93	54,52	37,14	-0,68	-0,57
TM197.01.01(2)		0,34	-1,48	0,53	-0,31	0,24	0,69	46,62	48,08	-0,35	-0,55
TM197.01.01(3)		0,27	-1,38	0,52	-0,40	0,30	0,69	51,72	42,54	-0,42	-0,70
TM203.01.05(2)		0,25	-1,32	0,47	-0,31	0,23	0,67	51,02	44,53	-0,42	-0,54
TM203.01.05(3)		0,27	-1,26	0,48	-0,43	0,27	0,66	51,17	43,68	-0,39	-0,70
TM208.01.01		0,23	-1,36	0,52	-0,40	0,31	0,70	53,62	39,30	-0,47	-0,71
TM217(1)		0,10	-1,33	0,58	-0,59	0,47	0,77	62,08	33,05	-0,67	-1,06
TM242.04.48		0,30	-2,22	0,67	-0,04	0,40	0,90	50,69	40,53	-0,59	-0,44
TM337(1)		0,58	-2,46	0,85	-0,33	0,49	0,87	44,24	47,84	-0,29	-0,82
TM337.03(1)		0,45	-2,42	0,84	-0,36	0,58	0,92	50,58	40,99	-0,47	-0,94
TM337.04.03(1)		0,36	-1,52	0,62	-0,51	0,35	0,70	48,29	45,53	-0,34	-0,87
TM337.04.03(2)		0,43	-2,45	0,78	-0,15	0,47	0,92	47,79	42,79	-0,49	-0,63
TM337.04.03(4)		0,49	-2,17	0,81	-0,44	0,47	0,84	47,28	45,09	-0,35	-0,90
TM337.04.03(5)		0,34	-1,88	0,75	-0,54	0,51	0,82	53,62	38,29	-0,48	-1,05
TM337.04.03(6)		0,33	-1,78	0,59	-0,21	0,30	0,77	47,41	45,89	-0,44	-0,50
TM337.04.03(7)		0,30	-2,15	0,69	-0,14	0,43	0,87	51,56	41,38	-0,57	-0,57
TM337.04.03(8)		0,22	-1,79	0,82	-0,82	0,68	0,88	61,79	32,66	-0,66	-1,50
TM337.04.04(1)		0,45	-2,27	0,78	-0,27	0,46	0,85	47,02	42,93	-0,41	-0,74
TM337.04.04(2)		0,60	-2,99	0,91	-0,03	0,54	0,98	44,17	44,39	-0,38	-0,57
TM337.04.04(3)		0,47	-2,26	0,83	-0,43	0,54	0,85	49,12	41,90	-0,38	-0,97
TM337.04.04(4)		0,22	-1,71	0,77	-0,78	0,64	0,86	60,85	32,15	-0,64	-1,42
TM337.04.05(2)		0,43	-2,30	0,85	-0,48	0,60	0,91	52,59	39,58	-0,48	-1,09
TM337.04.05(4)		0,47	-2,23	0,73	-0,21	0,39	0,84	45,19	45,15	-0,36	-0,60
TM337.04.05(6)		0,44	-2,14	0,80	-0,43	0,50	0,84	50,81	41,25	-0,40	-0,93
TM337.04.05(7)		0,53	-2,86	0,84	-0,01	0,51	0,99	45,00	45,07	-0,47	-0,52
TM337.04.05(8)		0,48	-2,35	0,79	-0,26	0,47	0,87	46,22	42,58	-0,40	-0,73
TM387.06.03(1)		0,30	-1,25	0,50	-0,48	0,28	0,65	51,66	44,25	-0,35	-0,75
TM387.06.03(2)		0,26	-1,14	0,39	-0,28	0,14	0,62	48,98	48,01	-0,37	-0,42
TM387.06.03(3)		0,22	-1,32	0,48	-0,33	0,26	0,69	53,12	42,13	-0,46	-0,59
TM387.06.03(5)		0,28	-1,34	0,40	-0,11	0,09	0,68	45,21	49,80	-0,39	-0,20
TM92.06.70		0,66	-1,47	0,76	-0,89	0,34	0,59	40,92	62,83	0,07	-1,24
TM203.01.05(8)		0,24	-1,23	0,41	-0,25	0,17	0,65	49,90	45,67	-0,41	-0,42
Chalouf		0,17	-1,76	0,77	-0,73	0,66	0,89	62,90	31,10	-0,71	-1,38

**Annexe 14.** Valeurs des variables morphométriques définies pour le cleithrum (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

(A)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
	(1)	0,10	0,06	0,26	0,00
	(2)	0,00	0,28	0,00	0,04
	(3)	0,04	0,20	0,08	0,06
	(4)	0,13	0,05	0,11	0,16
	(5)	0,15	0,04	0,05	0,04
	(6)	0,00	0,28	0,02	0,02
	delta	0,17	0,00	0,03	0,02
	gamma	0,18	0,00	0,00	0,55
	(1)/(6)	0,06	0,09	0,32	0,09
	(4)/(5)	0,16	0,00	0,11	0,01

(B)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. membranaceus</i>	29	-4,02	-0,22	-0,95	-0,42
<i>S. membranaceus</i>	44	-5,11	-1,05	-0,99	-0,96
<i>S. membranaceus</i>	32	-4,18	-0,41	-1,27	-0,53
<i>S. membranaceus</i>	30	-5,14	-0,68	-0,85	-0,81
<i>S. membranaceus</i>	31	-4,59	-0,29	-0,19	-0,49
<i>S. membranaceus</i>	205	-4,47	-2,76	-1,99	-0,41
<i>S. membranaceus</i>	206	-4,20	-0,71	-1,50	-0,56
<i>S. membranaceus</i>	207	-4,33	-2,99	-1,81	-0,53
<i>S. membranaceus</i>	208	-4,24	-2,04	-1,19	-0,59
<i>S. membranaceus</i>	210	-4,52	-4,09	-0,71	-0,33
<i>S. membranaceus</i>	186	-4,14	0,04	-0,59	-0,65
<i>S. sorex</i>	34	-2,65	3,20	1,52	-0,59
<i>S. sorex</i>	35	-0,92	3,18	1,31	-0,18
<i>S. sorex</i>	36	-1,44	3,21	1,18	-0,08
<i>S. sorex</i>	37	-1,06	3,22	0,23	0,17
<i>S. sorex</i>	46	-1,11	3,18	0,23	0,16
<i>S. sorex</i>	91	-1,48	3,93	0,52	0,00
<i>S. sorex</i>	92	-1,41	3,16	0,95	0,00
<i>S. sorex</i>	113	-1,15	2,09	0,96	0,02
<i>S. sorex</i>	114	-2,45	2,36	0,43	-0,03
<i>S. sorex</i>	115	-1,00	2,42	-0,78	0,18
<i>S. sorex</i>	124	-1,77	2,15	0,45	0,07
<i>S. sorex</i>	126	-0,39	2,64	-0,71	0,22
<i>S. batensoda</i>	8	-1,99	-2,87	1,26	0,25
<i>S. batensoda</i>	9	-1,81	-2,61	0,72	0,44
<i>S. batensoda</i>	10	-2,09	-5,12	0,71	0,61
<i>S. batensoda</i>	11	-2,88	-5,13	0,93	0,46
<i>S. batensoda</i>	12	-2,38	-1,62	0,12	0,23
<i>S. batensoda</i>	13	-2,42	-2,51	-0,81	0,25
<i>S. batensoda</i>	14	-2,15	-0,78	0,04	0,24
<i>S. batensoda</i>	88	-2,65	-2,58	0,96	0,35
<i>S. batensoda</i>	89	-2,70	-1,28	0,28	0,21
<i>S. batensoda</i>	90	-2,52	-1,30	-0,22	0,26
<i>S. batensoda</i>	177	-1,76	-4,75	0,12	0,65
<i>S. batensoda</i>	178	-0,69	-1,54	-0,80	0,57
<i>S. batensoda</i>	179	-1,80	-2,41	0,38	0,37
<i>S. batensoda</i>	180	-0,47	-0,42	-0,52	0,30
<i>S. batensoda</i>	181	-1,94	-1,30	-0,68	0,21
<i>S. batensoda</i>	182	-1,90	-1,29	-0,24	0,42
<i>S. nigrita</i>	52	3,06	-3,88	0,31	-0,10
<i>S. nigrita</i>	53	2,98	-2,13	0,62	-0,18
<i>S. nigrita</i>	54	1,71	-2,62	0,66	0,22
<i>S. nigrita</i>	55	2,50	-2,35	1,27	-0,12
<i>S. nigrita</i>	56	4,36	-2,54	0,56	-0,65
<i>S. nigrita</i>	57	2,10	-2,21	0,08	0,15
<i>S. nigrita</i>	58	2,57	-1,81	0,78	-0,17
<i>S. nigrita</i>	59	2,38	-3,16	1,29	0,11

**Annexe 15.** Données de l'analyse en composantes principales des cleithra :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. nigrita</i>	60	2,18	0,07	1,13	-0,29
<i>S. nigrita</i>	61	2,37	-2,25	0,24	0,02
<i>S. nigrita</i>	62	3,18	-1,19	1,13	-0,55
<i>S. clarias</i>	2	-0,59	1,73	0,77	0,01
<i>S. clarias</i>	3	-2,20	0,57	0,88	0,18
<i>S. clarias</i>	4	-1,13	1,71	0,40	0,19
<i>S. clarias</i>	5	-1,71	1,12	1,30	0,03
<i>S. clarias</i>	17	-1,15	1,02	1,03	0,03
<i>S. clarias</i>	18	-1,65	2,74	1,53	-0,05
<i>S. clarias</i>	19	-1,90	1,38	0,92	-0,02
<i>S. clarias</i>	20	-1,48	1,47	0,05	0,14
<i>S. clarias</i>	21	-1,44	1,77	1,03	-0,18
<i>S. clarias</i>	192	-1,13	1,90	1,30	0,04
<i>S. clarias</i>	193	-1,58	1,21	-0,47	0,32
<i>S. clarias</i>	22	-2,53	2,10	0,38	-0,15
<i>S. clarias</i>	198	-1,23	0,91	1,28	0,74
<i>S. clarias</i>	197	-1,57	-0,01	1,85	0,52
<i>S. clarias</i>	196	-1,73	1,77	0,93	0,01
<i>S. clarias</i>	195	-1,55	2,08	1,04	0,17
<i>S. clarias</i>	194	-1,17	2,08	1,50	-0,07
<i>S. schall</i>	1	2,04	0,22	-1,01	0,09
<i>S. schall</i>	25	2,73	0,01	0,42	-0,31
<i>S. schall</i>	26	2,77	0,40	-0,01	-0,28
<i>S. schall</i>	27	1,64	-0,47	-0,18	0,09
<i>S. schall</i>	96	2,01	-0,26	-0,43	-0,03
<i>S. schall</i>	97	2,56	-0,95	-0,81	-0,09
<i>S. schall</i>	98	2,33	-0,22	-0,54	-0,08
<i>S. schall</i>	99	1,17	-1,09	0,70	0,15
<i>S. schall</i>	102	2,12	0,43	0,02	-0,13
<i>S. schall</i>	103	2,02	0,23	0,92	-0,19
<i>S. schall</i>	106	1,26	-0,09	0,55	0,11
<i>S. schall</i>	107	1,46	-0,28	0,44	0,05
<i>S. schall</i>	123	1,55	0,83	-1,13	0,16
<i>S. schall</i>	136	2,48	0,83	0,67	-0,37
<i>S. schall</i>	137	1,80	1,06	-1,44	0,08
<i>S. schall</i>	138	1,03	1,12	-0,92	0,23
<i>S. schall</i>	139	1,96	0,31	-1,40	0,11
<i>S. schall</i>	141	2,66	-0,21	0,38	-0,33
<i>S. schall</i>	151	0,55	0,15	-0,05	0,17
<i>S. schall</i>	154	1,84	0,46	-0,17	-0,06
<i>S. schall</i>	155	2,09	1,00	-1,30	0,05
<i>S. schall</i>	159	1,92	-0,07	-0,48	0,02
<i>S. schall</i>	160	1,98	0,43	-0,46	0,00
<i>S. schall</i>	164	1,27	-0,15	-0,98	0,12
<i>S. schall</i>	171	1,09	1,15	-1,03	0,28
<i>S. schall</i>	172	1,96	0,32	-0,52	-0,02
<i>S. filamentosus</i>	116	0,74	2,13	-0,08	0,04
<i>S. filamentosus</i>	118	1,22	2,06	-0,87	0,07
<i>S. filamentosus</i>	119	-0,01	1,82	-0,80	0,25
<i>S. filamentosus</i>	128	1,09	1,74	-0,34	-0,06
<i>S. filamentosus</i>	129	0,24	2,02	-0,98	0,45
<i>S. filamentosus</i>	42	0,99	1,33	-0,34	0,16
<i>S. courteti</i>	185	3,10	-0,90	-0,97	-0,28
<i>S. courteti</i>	189	1,19	1,28	-0,75	0,25
<i>S. courteti</i>	101	1,55	1,14	-1,11	0,14
<i>S. courteti</i>	87	2,90	0,61	-1,11	-0,28
<i>S. courteti</i>	202	2,01	1,17	-2,50	0,17
<i>S. courteti</i>	203	1,71	0,41	-1,35	0,11
<i>S. courteti</i>	39	0,25	0,10	-0,43	0,36

**Annexe 15.** Données de l'analyse en composantes principales des cleithra :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. courteti</i>	184	1,74	1,48	-0,82	0,04
<i>S. violaceus</i>	131	2,73	-0,03	-1,27	-0,07
<i>S. violaceus</i>	121	1,14	0,00	-0,20	0,10
<i>S. violaceus</i>	130	2,67	0,37	-0,82	-0,19
<i>S. violaceus</i>	132	3,64	0,90	-2,03	-0,42
<i>S. violaceus</i>	167	0,01	0,71	0,77	0,11
<i>S. violaceus</i>	133	1,81	0,37	-2,09	0,06
<i>S. violaceus</i>	168	-1,19	0,26	-1,17	0,39
<i>S. violaceus</i>	201	0,89	0,47	-1,06	0,10
<i>S. violaceus</i>	122	0,74	0,36	-0,16	0,10
<i>S. violaceus</i>	166	0,45	-0,36	0,06	0,10
<i>S. ocellifer</i>	144	1,66	-1,03	0,12	0,08
<i>S. ocellifer</i>	146	2,74	-0,96	3,63	-0,81
<i>S. ocellifer</i>	147	2,37	-2,13	2,57	-0,34
<i>S. ocellifer</i>	148	2,34	-0,43	1,76	-0,48
<i>S. ocellifer</i>	149	0,77	-1,33	1,62	0,15
<i>S. eupterus</i>	211	3,35	-2,34	-0,37	-0,20
<i>S. eupterus</i>	212	2,58	-1,40	-0,54	0,00
TM32.04.74(1)	(1)	-1,58	2,50	0,95	0,05
TM32.04.54(1)	(2)	-1,42	2,27	-0,16	0,11
TM387.06.03(2)	(3)	-1,00	1,94	0,90	0,05
TM32.04.49(1)	(4)	-1,40	1,92	0,30	-0,06
TM203.01.05(8)	(5)	-0,70	1,61	0,67	0,17
TM90.04.52(1)	(6)	-1,41	1,54	2,06	-0,02
TM387.06.03(5)	(7)	-1,65	1,36	0,61	0,09
TM92.06.70	(8)	-1,93	1,19	6,16	-1,90
TM90.04.54(1)	(9)	-1,67	0,92	1,41	0,02
TM197.01.01(2)	(10)	-1,65	0,59	3,23	-0,16
TM203.01.05(2)	(11)	-2,27	0,75	2,48	-0,16
TM387.06.03(1)	(12)	-2,56	0,36	3,25	-0,12
TM203.01.05(3)	(13)	-2,43	0,21	2,97	-0,18
TM387.06.03(3)	(14)	-1,90	0,25	2,82	-0,11
TM197.01.01(3)	(15)	-0,87	0,89	1,71	-0,02
TM208.01.01	(16)	-0,31	1,28	0,94	0,09
TM337.04.03(1)	(17)	-0,06	1,51	1,76	0,02
TM90.04.52(2)	(18)	-0,04	1,42	1,36	0,05
TM337.04.03(6)	(19)	0,11	1,18	0,71	0,13
TM90.99.51(3)	(20)	0,12	1,02	1,30	0,10
TM90.01.55(1)	(21)	1,18	-0,59	1,35	0,06
TM337.04.05(4)	(22)	-0,04	0,63	2,45	-0,14
TM337.04.03(4)	(23)	-0,25	0,35	2,76	-0,13
TM337.04.05(8)	(24)	0,00	0,38	2,00	-0,01
TM242.04.48	(25)	-1,17	-0,11	1,52	0,19
TM337.04.03(7)	(26)	-1,28	-0,25	2,63	0,25
TM337.04.05(6)	(27)	-0,62	-0,09	1,35	0,11
TM337.04.04(3)	(28)	-0,57	-0,58	1,67	0,16
TM337(1)	(29)	-0,18	-0,61	2,36	-0,02
TM337.04.03(2)	(30)	-0,78	-1,25	2,57	0,29
TM197.01.01(1)	(31)	-0,08	-1,28	3,25	-0,10
TM337.04.05(2)	(32)	-0,25	-1,72	2,71	0,32
TM337.03(1)	(33)	0,01	-1,50	0,60	0,38
TM337.04.05(7)	(34)	0,27	-1,31	0,88	0,20
TM337.04.04(2)	(35)	0,48	-1,24	2,80	0,05
TM151.01.04(1)	(36)	0,37	-1,53	3,16	0,10
TM337.04.03(5)	(37)	-0,71	-1,90	3,78	0,01
TM217(1)	(38)	-0,17	-2,08	2,01	0,27
TM337.04.04(4)	(39)	0,85	-1,76	0,19	0,32
TM337.04.03(8)	(40)	0,54	-2,13	2,68	0,15
TM337.04.04(1)	(41)	0,63	-2,10	2,65	0,08
Chalouf		1,14	-1,89	2,72	-0,09

**Annexe 15.** Données de l'analyse en composantes principales des cleithra :

(A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs.

(A)

	<i>S. latensoda</i>	<i>S. membranaceus</i>	<i>S. clarius</i>	<i>S. courteti</i>	<i>S. sorax</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. nigrita</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. eupterus</i>	TM32.04.48(1)	TM32.04.54(1)	TM32.04.74(1)	TM90.01.55(1)	TM90.04.52(2)	TM90.04.54(1)	TM90.99.51(3)	TM151.01.04(1)	TM197.01.01(1)	TM197.01.01(2)	TM197.01.01(3)	TM203.01.05(2)	TM203.01.05(3)	TM208.01.01(1)	TM217(1)	TM242.04.48(1)	TM337(1)	TM337.03(1)	TM337.03(1)	TM337.04.02(1)	TM337.04.02(2)	TM337.04.03(4)	TM337.04.03(5)	TM337.04.04(4)	TM337.04.05(2)	TM337.04.05(4)	TM337.04.05(6)	TM337.04.05(7)	TM337.04.05(8)	TM337.04.05(9)	TM337.04.05(10)	TM337.04.05(11)	TM337.04.05(12)	TM337.04.05(13)	TM337.04.05(14)	TM337.04.05(15)	TM337.04.05(16)	TM337.04.05(17)	TM337.04.05(18)	TM337.04.05(19)	TM337.04.05(20)	TM337.04.05(21)	TM337.04.05(22)	TM337.04.05(23)	TM337.04.05(24)	TM337.04.05(25)	TM337.04.05(26)	TM337.04.05(27)	TM337.04.05(28)	TM337.04.05(29)	TM337.04.05(30)	TM337.04.05(31)	TM337.04.05(32)	TM337.04.05(33)	TM337.04.05(34)	TM337.04.05(35)	TM337.04.05(36)	TM337.04.05(37)	TM337.04.05(38)	TM337.04.05(39)	TM337.04.05(40)	TM337.04.05(41)	TM337.04.05(42)	TM337.04.05(43)	TM337.04.05(44)	TM337.04.05(45)	TM337.04.05(46)	TM337.04.05(47)	TM337.04.05(48)	TM337.04.05(49)	TM337.04.05(50)	TM337.04.05(51)	TM337.04.05(52)	TM337.04.05(53)	TM337.04.05(54)	TM337.04.05(55)	TM337.04.05(56)	TM337.04.05(57)	TM337.04.05(58)	TM337.04.05(59)	TM337.04.05(60)	TM337.04.05(61)	TM337.04.05(62)	TM337.04.05(63)	TM337.04.05(64)	TM337.04.05(65)	TM337.04.05(66)	TM337.04.05(67)	TM337.04.05(68)	TM337.04.05(69)	TM337.04.05(70)	TM337.04.05(71)	TM337.04.05(72)	TM337.04.05(73)	TM337.04.05(74)	TM337.04.05(75)	TM337.04.05(76)	TM337.04.05(77)	TM337.04.05(78)	TM337.04.05(79)	TM337.04.05(80)	TM337.04.05(81)	TM337.04.05(82)	TM337.04.05(83)	TM337.04.05(84)	TM337.04.05(85)	TM337.04.05(86)	TM337.04.05(87)	TM337.04.05(88)	TM337.04.05(89)	TM337.04.05(90)	TM337.04.05(91)	TM337.04.05(92)	TM337.04.05(93)	TM337.04.05(94)	TM337.04.05(95)	TM337.04.05(96)	TM337.04.05(97)	TM337.04.05(98)	TM337.04.05(99)	TM337.04.05(100)
<i>S. latensoda</i>	3,67	4,18	5,26	5,48	4,92	4,66	5,18	5,12	4,97	5,31	4,43	4,76	5,04	3,70	3,65	3,73	3,10	4,70	3,29	3,99	4,33	4,24	4,59	4,44	5,71	2,69	4,23	4,01	4,50	3,09	4,16	4,49	3,21	3,01	6,11	3,56	3,75	4,26	5,89	4,44	3,33	4,14	3,13	3,56	4,54	4,79	4,60	4,30	3,90	7,50	4,33																																																																																	
<i>S. membranaceus</i>	3,67	4,81	6,82	5,68	6,77	6,26	6,29	7,62	7,34	7,62	4,84	4,98	5,36	5,74	5,25	4,58	5,07	6,70	5,72	5,25	5,86	5,49	5,92	6,09	7,59	5,07	6,35	6,54	6,15	5,58	6,34	6,78	4,95	5,36	8,47	6,88	6,19	6,62	8,20	6,95	5,44	6,47	5,64	5,92	5,66	6,12	5,33	5,71	4,45	8,30	5,28																																																																																	
<i>S. clarius</i>	4,18	4,81	4,16	1,93	4,02	3,75	2,86	5,73	4,80	5,84	1,12	1,53	1,28	3,01	2,80	1,19	2,05	3,47	4,17	1,15	1,96	1,95	1,96	1,77	2,29	4,44	3,49	4,61	4,62	2,49	4,06	4,01	3,87	2,06	3,43	5,70	3,79	5,50	4,31	5,29	4,76	3,40	3,98	5,01	4,00	2,67	1,90	1,08	1,87	0,96	5,74	1,20																																																																																
<i>S. courteti</i>	5,26	6,82	4,16	4,42	1,78	2,04	2,04	3,84	3,93	3,06	3,84	3,84	4,47	4,34	5,05	4,41	4,00	2,37	3,14	4,03	3,14	3,17	2,34	2,66	1,94	3,48	6,18	4,96	4,17	4,74	5,27	3,83	3,67	3,39	3,86	4,83	6,60	5,15	3,53	4,81	5,01	4,69	5,89	5,09	5,65	3,68	3,81	2,74	4,03	8,50	3,35																																																																																	
<i>S. sorax</i>	5,48	5,68	1,93	4,42	4,51	4,27	2,78	6,65	5,72	6,06	1,41	1,36	1,16	4,25	3,92	4,38	3,88	4,13	5,27	2,58	2,72	2,58	2,58	2,58	2,72	4,73	5,92	5,88	3,42	5,43	5,25	4,87	3,34	4,65	6,40	5,11	6,92	5,54	5,97	5,94	4,78	5,18	6,44	5,34	3,68	2,49	1,46	2,49	1,83	6,26	1,78																																																																																	
<i>S. schall</i>	4,92	6,77	4,02	1,78	4,51	1,95	2,28	3,06	3,02	2,54	3,85	3,99	4,43	3,58	4,44	4,11	3,37	1,54	2,45	3,61	2,70	2,90	2,99	2,23	1,39	2,85	5,35	4,05	3,53	3,95	4,41	2,89	3,14	2,66	2,99	4,01	5,80	4,25	2,63	3,86	4,28	3,80	5,13	4,27	5,10	3,27	3,70	2,47	3,93	7,87	3,23																																																																																	
<i>S. violaceus</i>	4,66	6,26	3,75	2,04	4,27	1,95	2,36	3,74	3,69	3,16	3,53	3,64	4,19	3,78	4,45	3,87	3,39	2,23	2,76	3,52	2,76	2,80	3,03	2,39	2,24	2,94	5,60	4,47	3,73	4,17	4,73	3,46	3,08	2,86	3,87	4,27	6,00	4,65	3,54	4,39	4,40	4,20	5,30	4,52	5,10	3,36	3,50	2,44	3,59	8,04	3,04																																																																																	
<i>S. filamentosus</i>	5,18	6,29	2,86	2,04	2,78	2,28	2,36	4,80	4,34	4,39	2,35	2,26	2,88	3,96	4,35	3,28	3,59	2,39	3,74	3,00	2,20	1,99	2,19	1,82	2,48	3,67	5,94	5,13	3,40	4,81	5,04	3,85	3,08	3,55	4,60	4,70	6,66	5,07	4,18	5,04	4,69	4,61	6,02	4,98	4,69	2,54	2,33	1,66	2,74	7,56	1,98																																																																																	
<i>S. nigrita</i>	5,12	7,62	5,73	3,84	6,65	3,06	3,74	4,80	2,50	1,83	5,87	6,20	6,40	3,80	4,93	5,47	3,89	2,80	2,27	4,89	4,24	4,67	4,65	3,95	3,04	3,00	4,71	3,04	4,38	3,33	4,00	2,76	4,09	2,80	2,10	3,62	4,66	3,60	2,13	2,78	4,19	3,35	4,11	3,76	5,80	4,80	5,61	4,34	5,68	8,14	5,17																																																																																	
<i>S. ocellifer</i>	4,97	7,34	4,80	3,93	5,72	3,02	3,69	4,34	2,50	3,01	5,02	5,43	5,38	2,65	3,76	4,44	2,95	2,23	2,47	3,78	3,25	3,75	3,62	3,11	2,94	2,71	3,63	2,28	3,11	2,71	2,82	1,71	3,16	2,35	2,09	2,65	4,13	2,50	1,95	1,95	3,18	2,24	3,71	2,84	4,47	3,66	4,63	5,51	4,80	6,57	4,28																																																																																	
<i>S. eupterus</i>	5,31	7,62	5,84	3,06	6,60	2,54	3,16	4,39	1,83	3,01	5,83	6,04	6,46	4,43	5,53	5,73	4,35	2,86	2,31	5,21	4,43	4,76	4,83	4,02	2,60	3,23	5,64	3,95	4,90	4,05	4,87	3,43	4,41	3,11	2,50	4,40	5,58	4,50	2,48	3,71	4,90	4,18	4,92	4,57	6,41	5,06	5,67	3,56	5,74	8,97	5,19																																																																																	
TM32.04.49(1)	4,43	4,84	1,12	3,84	1,41	3,85	3,53	2,35	5,87	5,02	5,83	0,61	0,89	3,47	3,20	1,52	2,97	3,47	4,32	1,82	2,03	1,42	1,79	2,25	4,26	3,73	5,21	5,08	2,85	4,52	4,54	4,17	2,39	3,69	5,81	4,30	6,08	4,82	5,39	5,18	3,96	4,44	5,53	4,53	3,22	2,02	0,73	1,73	0,70	6,20	0,88																																																																																	
TM32.04.54(1)	4,76	4,98	1,53	3,84	1,36	3,99	3,64	2,26	6,20	5,43	6,04	0,61	1,14	4,02	3,77	2,09	3,49	3,78	4,64	2,39	2,46	1,85	2,22	2,58	4,42	4,12	5,78	5,58	3,39	5,02	5,11	4,64	2,91	4,10	6,16	4,83	6,60	5,36	5,73	5,68	4,51	4,97	6,03	5,06	3,80	2,47	1,19	2,07	1,22	6,73	1,28																																																																																	
TM32.04.74(1)	5,04	5,36	1,28	4,47	1,16	4,43	4,19	2,88	6,40	5,38	6,46	0,89	1,14	3,69	3,24	1,65	3,32	3,90	4,97	1,92	2,28	1,76	1,92	2,60	3,73	4,33	5,30	5,38	2,85	4,91	4,67	4,45	2,78	4,24	6,17	4,55	3,64	4,99	5,75	5,47	4,17	4,65	5,89	4,77	2,98	1,98	2,15	1,19	7,72	1,29																																																																																		
TM90.01.55(1)	3,70	5,74	3,01	4,34	4,25	3,58	3,78	3,96	3,80	2,65	4,43	3,47	4,02	3,69	1,22	2,33	0,82	2,46	2,68	1,77	1,97	2,37	2,27	2,27	3,84	2,03	2,00	1,72	2,26	1,54	1,13	1,43	1,23	1,71	3,75	0,96	3,03	1,35	3,46	1,88	0,96	1,01	3,25	1,22	3,05	2,41	3,01	4,93	2,84																																																																																			
TM90.04.52(2)	3,65	5,25	2,60	5,05	3,92	4,41	4,45	4,35	4,93	3,76	5,53	3,20	3,77	3,24	1,22	1,75	1,25	3,43	3,58	1,54	2,32	2,49	2,45	2,79	4,80	2,72	2,10	2,66	1,58	2,23	1,74	2,62	1,47	2,57	4,96	1,70	3,21	2,17	4,64	2,95	1,13	2,04	2,95	1,80	1,16	2,33	2,81	2,78	6,21	4,22	2,77																																																																																	
TM90.04.54(1)	3,73	4,58	1,19	4,41	2,38	4,11	3,87	3,28	5,47	4,44	5,73	1,52	2,09	1,65	2,33	1,75	1,88	3,37	3,89	0,85	1,79	1,49	1,49	2,26	4,54	3,08	3,80	3,90	1,95	3,41	3,28	3,42	1,46	3,01	5,48	3,10	4,74	3,64	5,10	4,19	2,63	3,34	4,29	2,88	1,85	1,75	1,32	1,93	0,91	5,13	1,41																																																																																	
TM90.99.51(3)	3,10	5,07	2,55	4,00	3,88	3,37	3,39	3,59	3,89	2,95	4,35	2,97	3,49	3,32	0,82	1,25	1,88	2,46	2,37	2,51	1,78	2,02	2,10	2,06	3,81	1,54	2,50	2,17	1,57	1,59	1,82	1,91	2,59	1,36	4,11	1,36	3,32	2,01	3,79	2,42	1,15	1,68	2,68	1,59	2,25	2,16	2,67	2,12	2,45	4,52	2,41																																																																																	
TM151.01.04(1)	4,70	6,70	3,47	2,37	4,13	1,54	2,23	2,39	2,80	2,23	2,86	3,47	3,78	3,90	2,46	3,43	3,37	2,46	2,27	2,69	1,73	2,17	2,08	1,32	1,39	2,41	4,29	3,10	2,32	3,15	3,28	1,68	2,29	3,00	3,15	1,98	2,86	3,30	2,68	4,41	3,29	4,03	2,27	3,10	1,78	3,44	6,68	2,69																																																																																				
TM197.01.01(1)	3,29	5,72	4,17	3,14	3,27	2,45	2,76	3,74	2,27	2,47	2,31	4,32	4,64	4,97	2,68	3,58	3,89	3,37	2,27	3,52	3,09	3,34	3,52	2,87	3,05	0,97	3,93	2,51	3,44	2,11	3,27	2,36	2,52	1,01	3,24	2,59	3,83	3,03	3,02	2,59	2,93	2,70	3,06	2,76	4,61	3,75	4,21	3,08	4,02	7,55	3,74																																																																																	
TM197.01.01(2)	3,99	5,25	1,50	3,03	2,58	3,61	3,52	3,00	4,89	3,78	5,21	1,82	2,39	1,92	1,77	1,58	1,99	1,92	1,77	1,09	1,09	1,04	1,05	1,63	3,80	2,81	3,47	3,47	1,15	3,08	2,77	2,69	1,08	2,63	4,73	2,65	4,54	3,08	4,34	3,58	2,33	2,74	4,11	3,78	1,03	1,34	1,44	1,43	4,95	1,29																																																																																		
TM197.01.01(3)	4,33	5,86	1,95	3,14	2,72	2,70																																																																																																																														



	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(1/2)	(8/3)	(5/3)	dens.	θ	η
<i>S. courteti</i>	189	-0,60	-0,84	0,13	-0,02	0,59	0,21	-0,35	0,59	0,28	0,24	0,46	0,46	1,23	129,0	79,0
<i>S. courteti</i>	203	-0,47	-0,80	0,16	-0,15	0,59	0,13	-0,29	0,56	0,26	0,33	0,40	0,43	1,18	125,5	88,5
<i>S. courteti</i>	202	-0,48	-0,92	0,16	-0,09	0,61	0,22	-0,44	0,60	0,35	0,44	0,45	0,45	1,18	123,0	80,0
<i>S. courteti</i>	185	-0,58	-0,85	0,16	-0,06	0,63	0,19	-0,36	0,58	0,30	0,27	0,41	0,46	1,57	127,0	77,0
<i>S. courteti</i>	120	-0,43	-0,85	0,23	-0,19	0,51	0,25	-0,31	0,52	0,28	0,42	0,29	0,28	0,96	134,0	76,0
<i>S. courteti</i>	183	-0,48	-0,79	0,23	-0,21	0,51	0,14	-0,27	0,59	0,29	0,31	0,36	0,29	1,45	124,0	
<i>S. courteti</i>	87	-0,45	-0,85	0,15	-0,14	0,53	0,12	-0,22	0,59	0,28	0,41	0,44	0,39	0,98	123,0	76,5
<i>S. courteti</i>	39	-0,54	-0,92	0,14	-0,07	0,58	0,21	-0,26	0,55	0,31	0,38	0,41	0,44	1,15	129,0	78,0
<i>S. ocellifer</i>	148	-0,41	-0,70	0,32	-0,39	0,47	0,08	-0,31	0,67	0,27	0,29	0,35	0,15	1,41	132,0	
<i>S. ocellifer</i>	146	-0,42	-0,60	0,30	-0,48	0,44	0,05	-0,27	0,63	0,34	0,18	0,33	0,14	1,27	129,0	49,0
<i>S. ocellifer</i>	144	-0,47	-0,64	0,38	-0,47	0,47	0,15	-0,34	0,65	0,27	0,18	0,27	0,09	2,05	125,0	45,0
<i>S. ocellifer</i>	149	-0,43	-0,71	0,27	-0,41	0,50	0,27	-0,35	0,58	0,27	0,29	0,31	0,23	1,54	132,0	51,0
<i>S. ocellifer</i>	147	-0,34	-0,48	0,41	-0,60	0,43	0,07	-0,40	0,62	0,28	0,14	0,21	0,03	1,28	128,0	51,0
<i>S. sorex</i>	46	-0,37	-0,88	0,26	-0,50	0,60	0,19	-0,37	0,69	0,38	0,51	0,44	0,34	1,87	128,0	
<i>S. sorex</i>	34	-0,49	-0,81	0,31	-0,25	0,50	0,23	-0,34	0,55	0,31	0,32	0,24	0,19	2,06	133,0	
<i>S. sorex</i>	37	-0,45	-0,88	0,22	-0,20	0,55	0,18	-0,31	0,60	0,28	0,43	0,38	0,33	2,73		
<i>S. sorex</i>	92	-0,48	-0,59	0,32	-0,48	0,57	0,23	-0,40	0,58	0,28	0,11	0,26	0,25		122,0	
<i>S. sorex</i>	91	-0,41	-0,71	0,31	-0,52	0,50	0,27	-0,35	0,63	0,27	0,31	0,32	0,19	2,09	121,0	
<i>S. sorex</i>	126	-0,44	-0,89	0,29	-0,47	0,64	0,02	-0,20	0,64	0,40	0,45	0,35	0,36	2,17	127,0	
<i>S. sorex</i>	91	-0,33	-0,90	0,29	-0,35	0,53	0,35	-0,44	0,57	0,28	0,57	0,28	0,25	2,24	132,0	
<i>S. sorex</i>	35	-0,51	-0,67	0,22	-0,39	0,53	0,34	-0,42	0,60	0,30	0,16	0,39	0,32	1,98	127,0	
<i>S. sorex</i>	114	-0,41	-0,79	0,34	-0,44	0,61	0,23	-0,34	0,67	0,36	0,39	0,33	0,28			
<i>S. sorex</i>	125	-0,35	-0,97	0,28	-0,35	0,53	0,27	-0,36	0,63	0,30	0,62	0,35	0,25	1,91	120,0	
<i>S. sorex</i>	36	-0,52	-0,88	0,14	-0,21	0,61	0,31	-0,43	0,63	0,36	0,36	0,48	0,46	1,97	128,0	
<i>S. sorex</i>	124	-0,49	-0,97	0,15	-0,31	0,71	0,20	-0,31	0,61	0,41	0,48	0,46	0,56	1,91		
<i>S. clarias</i>	192	-0,29	-0,67	0,38	-0,50	0,46	0,35	-0,67	0,70	0,25	0,37	0,31	0,07	1,46	126,0	41,0
<i>S. clarias</i>	193	-0,34	-0,87	0,29	-0,50	0,54	0,26	-0,46	0,74	0,34	0,53	0,44	0,25	1,37	127,0	41,0
<i>S. clarias</i>	196	-0,35	-0,59	0,44	-0,70	0,45	0,29	-0,46	0,67	0,26	0,24	0,23	0,01	1,12	125,0	
<i>S. clarias</i>	195	-0,45	-0,69	0,26	-0,65	0,56	0,28	-0,38	0,75	0,33	0,24	0,49	0,30	1,17	129,0	35,0
<i>S. clarias</i>	199	-0,45	-0,65	0,31	-0,69	0,49	0,34	-0,38	0,70	0,34	0,20	0,39	0,19	1,24	126,0	31,0
<i>S. clarias</i>	200	-0,34	-0,88	0,27	-0,48	0,57	0,15	-0,39	0,74	0,36	0,55	0,46	0,29	1,36	122,0	37,0
<i>S. clarias</i>	2	-0,36	-0,71	0,30	-0,52	0,50	0,16	-0,41	0,68	0,36	0,35	0,38	0,21	1,21	129,0	38,0
<i>S. clarias</i>	5	-0,40	-0,70	0,34	-0,43	0,54	0,15	-0,47	0,67	0,30	0,30	0,33	0,20	1,38	131,0	45,0
<i>S. clarias</i>	3	-0,27	-0,64	0,38	-0,64	0,34	0,23	-0,38	0,65	0,32	0,37	0,27	-0,04	1,41	129,0	41,0
<i>S. clarias</i>	17	-0,26	-0,78	0,35	-0,52	0,44	0,21	-0,38	0,69	0,24	0,53	0,34	0,09	1,19	132,0	37,5
<i>S. clarias</i>	18	-0,24	-0,69	0,47	-0,69	0,39	0,21	-0,33	0,63	0,24	0,45	0,16	-0,08	1,24	121,0	45,0
<i>S. clarias</i>	19	-0,38	-0,71	0,38	-0,56	0,51	0,14	-0,40	0,63	0,39	0,33	0,25	0,13	1,23	126,0	38,0
<i>S. clarias</i>	21	-0,25	-0,79	0,31	-0,62	0,48	0,28	-0,39	0,70	0,28	0,53	0,39	0,16	1,32	120,0	30,5
<i>S. clarias</i>	22	-0,26	-0,52	0,31	-0,49	0,41	0,16	-0,43	0,60	0,22	0,26	0,29	0,10	1,30	124,0	42,0
<i>S. membranaceus</i>	186	-0,30	-0,76	0,34	-0,36	0,47	0,25	-0,51	0,62	0,25	0,46	0,28	0,13	1,04	120,0	28,0
<i>S. membranaceus</i>	208	-0,52	-0,75	0,30	-0,36	0,56	0,29	-0,49	0,67	0,29	0,23	0,37	0,26	1,20	118,0	46,0
<i>S. membranaceus</i>	204	-0,40	-1,00	0,22	-0,17	0,56	0,32	-0,44	0,69	0,22	0,60	0,47	0,33	1,12	125,0	51,0
<i>S. membranaceus</i>	205	-0,42	-0,89	0,26	-0,30	0,70	0,31	-0,67	0,71	0,30	0,47	0,45	0,43	1,11	122,0	44,0
<i>S. membranaceus</i>	206	-0,32	-0,96	0,32	-0,56	0,64	0,35	-0,53	0,72	0,32	0,65	0,41	0,33	1,22	118,0	43,0
<i>S. membranaceus</i>	210	-0,38	-0,90	0,25	-0,35	0,69	0,31	-0,55	0,68	0,26	0,52	0,43	0,44	1,02	121,0	39,0
<i>S. membranaceus</i>	30	-0,42	-1,00	0,26	-0,33	0,56	0,27	-0,42	0,76	0,32	0,57	0,51	0,30	1,39	116,0	47,0
<i>S. membranaceus</i>	31	-0,27	-0,86	0,41	-0,65	0,48	0,35	-0,50	0,71	0,33	0,59	0,31	0,07	0,78	117,0	28,0
<i>S. membranaceus</i>	44	-0,47	-0,80	0,34	-0,47	0,53	0,31	-0,50	0,72	0,34	0,32	0,39	0,20	0,93	129,0	30,0
<i>S. membranaceus</i>	32	-0,47	-0,68	0,33	-0,44	0,52	0,30	-0,50	0,65	0,30	0,22	0,32	0,19	0,95	121,0	30,5
<i>S. membranaceus</i>	29	-0,43	-0,80	0,32	-0,46	0,57	0,31	-0,56	0,72	0,34	0,37	0,40	0,25	0,78	126,0	27,0
<i>S. membranaceus</i>	28	-0,34	-0,90	0,34	-0,46	0,52	0,30	-0,46	0,71	0,28	0,56	0,37	0,18	0,85	122,0	31,0
<i>S. filamentosus</i>	49	-0,47	-1,01	0,17	-0,29	0,71	0,08	-0,29	0,75	0,36	0,54	0,57	0,54	1,68	130,0	36,5
<i>S. filamentosus</i>	116	-0,59	-0,82	0,17	-0,28	0,62	0,06	-0,30	0,76	0,38	0,24	0,59	0,45	1,48	132,0	52,0
<i>S. filamentosus</i>	128	-0,36	-0,76	0,24	-0,22	0,48	-0,01	-0,36	0,67	0,31	0,41	0,43	0,24	1,51	138,0	44,0
<i>S. filamentosus</i>	119	-0,51	-0,83	0,23	-0,40	0,66	0,14	-0,43	0,79	0,36	0,33	0,56	0,44	1,48	126,0	48,0

**Annexe 17.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine pectorale (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles (à suivre).

	n°	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(1/2)	(8/3)	(5/3)	dens.	θ	η
<i>S. filamentosus</i>	129	-0,54	-0,82	0,16	-0,24	0,67	0,07	-0,42	0,78	0,34	0,29	0,63	0,51	1,39	132,0	46,0
<i>S. filamentosus</i>	42	-0,44	-0,97	0,18	-0,28	0,69	0,20	-0,51	0,74	0,38	0,53	0,56	0,51		136,0	
<i>S. violaceus</i>	201	-0,48	-0,83	0,19	-0,33	0,58	0,19	-0,26	0,56	0,37	0,35	0,37	0,39	1,41	125,0	48,0
<i>S. violaceus</i>	131	-0,44	-0,79	0,20	-0,32	0,67	0,03	-0,32	0,60	0,38	0,34	0,40	0,47	1,70	138,0	48,0
<i>S. violaceus</i>	132	-0,50	-0,98	0,24	-0,26	0,69	0,09	-0,34	0,66	0,41	0,48	0,42	0,45	1,81	132,0	51,0
<i>S. violaceus</i>	133	-0,45	-0,84	0,20	-0,26	0,69	-0,09	-0,34	0,67	0,41	0,39	0,48	0,50	1,37		55,0
<i>S. violaceus</i>	122	-0,50	-0,84	0,17	-0,45	0,62	0,19	-0,28	0,65	0,44	0,34	0,48	0,45	1,25	136,0	44,0
<i>S. violaceus</i>	167	-0,68	-0,83	0,17	-0,24	0,69	0,21	-0,36	0,62	0,41	0,15	0,44	0,51	1,75	132,0	61,0
<i>S. violaceus</i>	168	-0,48	-0,72	0,16	-0,29	0,70	0,02	-0,34	0,58	0,37	0,24	0,42	0,54	1,47	128,0	48,0
<i>S. violaceus</i>	121	-0,66	-0,97	0,13	-0,20	0,73	0,29	-0,39	0,66	0,41	0,31	0,54	0,60	1,89	120,0	46,0
<i>S. violaceus</i>	130	-0,55	-0,80	0,16	-0,29	0,65	0,21	-0,37	0,61	0,39	0,26	0,45	0,49	1,72		53,0
<i>S. violaceus</i>	166	-0,60	-0,82	0,23	-0,23	0,70	0,13	-0,12	0,68	0,44	0,22	0,45	0,47			52,0
<i>S. batensoda</i>	8	-0,33	-0,79	0,29	-0,45	0,50	0,32	-0,48	0,64	0,31	0,46	0,35	0,21	1,21	129,0	28,0
<i>S. batensoda</i>	9	-0,28	-0,89	0,26	-0,43	0,59	0,20	-0,34	0,56	0,33	0,61	0,30	0,32	1,34	128,0	29,0
<i>S. batensoda</i>	11	-0,37	-0,83	0,30	-0,48	0,47	0,23	-0,11	0,55	0,24	0,46	0,25	0,17	1,22	120,0	38,0
<i>S. batensoda</i>	12	-0,31	-0,91	0,27	-0,54	0,63	0,17	-0,37	0,66	0,40	0,61	0,38	0,36	1,14	120,0	27,0
<i>S. batensoda</i>	13	-0,31	-0,80	0,29	-0,40	0,49	0,38	-0,53	0,64	0,24	0,49	0,34	0,20	1,13	127,5	32,0
<i>S. batensoda</i>	14	-0,25	-0,78	0,36	-0,45	0,51	0,20	-0,42	0,58	0,24	0,53	0,22	0,15	1,10	124,0	36,0
<i>S. batensoda</i>	89	-0,33	-1,00	0,34	-0,48	0,65	0,29	-0,41	0,62	0,32	0,67	0,28	0,32	1,05	130,0	41,0
<i>S. batensoda</i>	90	-0,32	-0,76	0,34	-0,55	0,52	0,09	-0,29	0,66	0,31	0,44	0,31	0,18	1,12	112,0	23,0
<i>S. batensoda</i>	178	-0,34	-0,86	0,31	-0,47	0,58	0,24	-0,40	0,62	0,33	0,52	0,31	0,27	1,28	114,0	36,0
<i>S. batensoda</i>	179	-0,37	-0,94	0,25	-0,42	0,58	0,18	-0,29	0,67	0,33	0,57	0,42	0,33	1,23	115,0	22,0
<i>S. batensoda</i>	180	-0,44	-0,83	0,27	-0,33	0,62	0,29	-0,53	0,62	0,34	0,39	0,36	0,35	1,00	115,0	21,0
<i>S. schall</i>	26	-0,39	-0,78	0,31	-0,29	0,56	0,15	-0,54	0,66	0,32	0,39	0,35	0,25	1,52	127,0	39,0
<i>S. schall</i>	27	-0,44	-0,69	0,27	-0,52	0,50	0,09	-0,33	0,73	0,38	0,25	0,46	0,22	1,61	138,0	50,0
<i>S. schall</i>	98	-0,50	-0,82	0,27	-0,38	0,59	0,05	-0,31	0,73	0,37	0,33	0,46	0,32	1,21	129,0	51,5
<i>S. schall</i>	102	-0,41	-0,65	0,35	-0,52	0,40	0,13	-0,31	0,68	0,33	0,24	0,33	0,05	1,36	134,0	54,0
<i>S. schall</i>	136	-0,51	-0,65	0,30	-0,51	0,57	0,17	-0,51	0,71	0,43	0,14	0,40	0,27	1,43	137,0	52,0
<i>S. schall</i>	138	-0,51	-0,53	0,33	-0,59	0,50	0,12	-0,37	0,69	0,36	0,03	0,35	0,17	1,29	131,0	36,0
<i>S. schall</i>	139	-0,43	-0,57	0,31	-0,45	0,46	0,10	-0,35	0,63	0,30	0,15	0,32	0,15	1,50	120,0	55,0
<i>S. schall</i>	141	-0,44	-0,86	0,29	-0,47	0,58	0,28	-0,36	0,64	0,35	0,42	0,35	0,29	1,47	131,0	58,0
<i>S. schall</i>	151	-0,36	-0,78	0,25	-0,33	0,54	0,06	-0,33	0,66	0,27	0,42	0,41	0,29	1,30	128,0	48,0
<i>S. schall</i>	155	-0,46	-0,85	0,26	-0,38	0,61	0,11	-0,30	0,72	0,39	0,39	0,46	0,35	1,74		52,0
<i>S. schall</i>	160	-0,51	-0,72	0,19	-0,35	0,55	0,12	-0,35	0,74	0,32	0,20	0,55	0,35	1,19	127,0	60,0
<i>S. schall</i>	171	-0,44	-0,61	0,27	-0,26	0,52	0,07	-0,37	0,57	0,25	0,18	0,30	0,25	1,25	113,0	47,0
<i>S. schall</i>	144	-0,35	-0,70	0,20	-0,28	0,55	-0,01	-0,35	0,61	0,32	0,35	0,41	0,35		122,0	48,0
<i>S. schall</i>	153	-0,39	-0,74	0,22	-0,34	0,54	0,11	-0,20	0,65	0,27	0,34	0,43	0,32			
<i>S. schall</i>	97	-0,39	-0,71	0,28	-0,47	0,52	0,12	-0,36	0,69	0,32	0,32	0,41	0,24	1,39	124,0	45,5
<i>S. schall</i>	173	-0,50	-0,60	0,27	-0,41	0,49	0,11	-0,28	0,67	0,37	0,10	0,40	0,22			
<i>S. eupterus</i>	211	-0,45	-0,85	0,18	-0,26	0,57	0,20	-0,37	0,67	0,31	0,41	0,49	0,39	1,72	127,0	45,0
<i>S. eupterus</i>	212	-0,34	-0,64	0,29	-0,41	0,53	0,03	-0,41	0,68	0,25	0,30	0,39	0,24	1,16	134,0	33,5
TM387(1)		-0,32	-0,72	0,34	-0,68	0,45	0,23	-0,32	0,58	0,44	0,41	0,24	0,12	1,11	125,0	57,0
TM387(2)		-0,32	-0,64	0,37	-0,89	0,47	0,24	-0,20	0,58	0,40	0,32	0,21	0,10	1,01	127,0	75,0
TM151.01.04(2)		-0,41	-0,58	0,33	-0,76	0,52	0,16	-0,30	0,63	0,40	0,18	0,31	0,20	1,12	136,0	
TM90.01.55(1)		-0,35	-0,47	0,41	-0,76	0,46	-0,01	-0,35	0,65	0,42	0,12	0,24	0,04	1,39	133,0	45,0
TM90.01.55(2)		-0,48	-0,68	0,26	-0,39	0,49	0,18	-0,39	0,65	0,36	0,19	0,39	0,23	1,37	110,0	
TM208.01.01(1)		-0,39	-0,65	0,32	-0,73	0,55	0,18	-0,36	0,67	0,42	0,26	0,35	0,23	1,27	135,0	
TM337(8)		-0,28	-0,46	0,46	-0,50	0,38	0,15	-0,46	0,43	0,29	0,18	-0,03	-0,08	1,10	132,0	47,0
TM337(12)		-0,33	-0,47	0,41	-0,72	0,49	0,11	-0,54	0,69	0,36	0,14	0,27	0,08	1,22	135,0	
TM217		-0,38	-0,56	0,36	-0,60	0,53	0,01	-0,38	0,69	0,34	0,18	0,33	0,17	1,36	133,0	61,0
TM90.04.54(11)		-0,46	-0,54	0,29	-0,63	0,48	0,15	-0,50	0,76	0,45	0,08	0,47	0,19	1,51	126,0	
TM208.01.01(2)		-0,36	-0,58	0,39	-0,61	0,55	-0,14	-0,33	0,67	0,42	0,22	0,28	0,17	1,15	135,0	
TM337(1)		-0,43	-0,70	0,25	-0,62	0,55	0,16	-0,36	0,74	0,42	0,28	0,49	0,30	1,61	125,0	
TM337.04.03(1)		-0,36	-0,59	0,30	-0,59	0,48	0,03	-0,43	0,79	0,38	0,23	0,50	0,18	1,48	129,0	

**Annexe 17.** Valeurs des variables morphométriques définies pour l'épine pectorale (voir texte), chez les spécimens actuels et fossiles.

(A)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
	(1)	0,10	0,08	0,01	0,13
	(2)	0,07	0,21	0,03	0,03
	(3)	0,16	0,00	0,03	0,01
	(4)	0,10	0,00	0,15	0,04
	(5)	0,15	0,02	0,00	0,00
	(6)	0,01	0,16	0,01	0,28
	(7)	0,01	0,13	0,05	0,32
	(8)	0,00	0,04	0,45	0,00
	(9)	0,07	0,00	0,14	0,05
	(1/2)	0,00	0,33	0,04	0,15
	(8/3)	0,13	0,01	0,09	0,00
	(5/3)	0,18	0,00	0,00	0,00

(B)		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
	<i>S. courteti</i> 189	-3,02	1,22	1,94	1,77
	<i>S. courteti</i> 203	-1,69	1,16	2,41	0,29
	<i>S. courteti</i> 202	-2,71	-0,75	1,39	0,87
	<i>S. courteti</i> 185	-2,72	0,99	1,99	1,44
	<i>S. courteti</i> 120	0,17	0,33	3,19	0,35
	<i>S. courteti</i> 183	-0,49	1,41	1,71	-0,01
	<i>S. courteti</i> 87	-1,85	0,94	2,29	-0,65
	<i>S. courteti</i> 39	-2,69	0,68	2,75	0,43
	<i>S. ocellifer</i> 148	1,50	1,45	0,05	-0,55
	<i>S. ocellifer</i> 146	1,65	2,81	-0,45	-0,79
	<i>S. ocellifer</i> 144	2,58	1,94	-0,13	0,41
	<i>S. ocellifer</i> 149	1,28	0,84	1,32	0,77
	<i>S. ocellifer</i> 147	4,39	2,58	-0,52	-0,08
	<i>S. sorex</i> 46	-0,73	-1,27	-0,85	-1,14
	<i>S. sorex</i> 34	0,90	0,93	2,05	0,63
	<i>S. sorex</i> 37	-0,91	0,05	1,89	-0,13
	<i>S. sorex</i> 92	1,65	2,01	0,49	1,63
	<i>S. sorex</i> 91	1,97	0,39	0,36	0,52
	<i>S. sorex</i> 126	-1,28	0,64	-0,04	-2,69
	<i>S. sorex</i> 91	1,29	-1,99	2,21	0,35
	<i>S. sorex</i> 35	0,11	1,04	0,42	2,30
	<i>S. sorex</i> 114	0,32	-0,30	-0,47	-0,47
	<i>S. sorex</i> 125	0,41	-2,02	1,35	-0,80
	<i>S. sorex</i> 36	-2,72	-0,59	0,58	1,53
	<i>S. sorex</i> 124	-3,82	-0,72	0,69	-0,62
	<i>S. clarias</i> 192	3,84	-1,70	-0,90	2,09
	<i>S. clarias</i> 193	0,44	-2,15	-1,36	-0,34
	<i>S. clarias</i> 196	4,81	0,36	-0,94	0,92
	<i>S. clarias</i> 195	0,11	0,12	-2,45	0,64
	<i>S. clarias</i> 199	1,74	0,57	-1,91	1,02
	<i>S. clarias</i> 200	-0,39	-1,59	-1,37	-1,43
	<i>S. clarias</i> 2	1,12	0,25	-1,13	-0,44
	<i>S. clarias</i> 5	1,46	0,33	-0,61	0,48
	<i>S. clarias</i> 3	4,56	0,34	-0,55	-0,73
	<i>S. clarias</i> 17	3,01	-1,20	0,13	-1,00
	<i>S. clarias</i> 18	5,77	-0,13	0,53	-1,34
	<i>S. clarias</i> 19	2,24	0,73	-0,67	-0,70
	<i>S. clarias</i> 21	2,37	-1,69	-0,53	-0,82
	<i>S. clarias</i> 22	3,89	1,29	0,78	0,43
	<i>S. membranaceus</i> 186	2,71	-1,04	1,14	0,64
	<i>S. membranaceus</i> 208	0,40	0,12	-0,37	2,07
	<i>S. membranaceus</i> 204	-0,91	-2,75	1,34	0,74
	<i>S. membranaceus</i> 205	-1,22	-2,89	-0,71	2,13
	<i>S. membranaceus</i> 206	0,28	-3,84	-0,95	-0,05
	<i>S. membranaceus</i> 210	-0,98	-2,76	0,26	1,29
	<i>S. membranaceus</i> 30	-1,10	-2,56	-0,86	-0,12
	<i>S. membranaceus</i> 31	3,33	-2,90	-1,09	-0,38

**Annexe 18.** Données de l'analyse en composantes principales des épines pectorales : (A) poids des variables et (B) coordonnées des spécimens actuels et fossiles sur les axes significatifs (à suivre).

		Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4
<i>S. membranaceus</i>	44	0,90	-0,82	-1,58	1,28
<i>S. membranaceus</i>	32	1,68	0,40	-0,38	1,92
<i>S. membranaceus</i>	29	0,58	-1,48	-1,43	1,46
<i>S. membranaceus</i>	28	1,60	-2,37	-0,20	-0,06
<i>S. filamentosus</i>	49	-4,09	-1,34	-0,82	-1,57
<i>S. filamentosus</i>	116	-3,68	1,25	-1,91	-0,22
<i>S. filamentosus</i>	128	-0,20	0,81	0,20	-1,24
<i>S. filamentosus</i>	119	-2,53	-0,48	-2,52	0,26
<i>S. filamentosus</i>	129	-3,86	0,12	-2,11	0,48
<i>S. filamentosus</i>	42	-3,31	-2,43	-1,24	0,20
<i>S. violaceus</i>	201	-1,55	0,95	1,39	-0,42
<i>S. violaceus</i>	131	-2,22	1,09	0,39	-0,95
<i>S. violaceus</i>	132	-2,99	-0,53	-0,01	-1,11
<i>S. violaceus</i>	133	-3,36	0,81	-0,76	-1,77
<i>S. violaceus</i>	122	-2,63	0,48	-0,84	-0,66
<i>S. violaceus</i>	167	-3,71	1,58	-0,15	1,55
<i>S. violaceus</i>	168	-2,88	1,92	0,52	-0,22
<i>S. violaceus</i>	121	-5,09	-0,45	-0,38	1,51
<i>S. violaceus</i>	130	-2,82	0,81	0,15	0,94
<i>S. violaceus</i>	166	-3,68	2,04	-0,57	-0,90
<i>S. batensoda</i>	8	1,61	-1,38	0,31	0,55
<i>S. batensoda</i>	9	0,42	-1,36	1,89	-1,54
<i>S. batensoda</i>	11	1,98	0,67	2,69	-1,60
<i>S. batensoda</i>	12	-0,50	-1,81	-0,42	-1,95
<i>S. batensoda</i>	13	2,09	-2,05	0,97	1,34
<i>S. batensoda</i>	14	3,08	-0,99	1,83	-0,63
<i>S. batensoda</i>	89	0,49	-2,91	1,20	-0,83
<i>S. batensoda</i>	90	1,79	0,32	-0,10	-1,88
<i>S. batensoda</i>	178	0,84	-1,31	0,67	-0,62
<i>S. batensoda</i>	179	-0,77	-1,31	0,35	-1,61
<i>S. batensoda</i>	180	-0,48	-1,11	0,26	1,40
<i>S. schall</i>	26	0,51	-0,53	-0,08	0,67
<i>S. schall</i>	27	0,10	1,29	-2,23	-0,75
<i>S. schall</i>	98	-1,43	0,73	-1,53	-1,05
<i>S. schall</i>	102	2,54	1,76	-1,01	-0,68
<i>S. schall</i>	136	-0,05	1,18	-2,74	1,14
<i>S. schall</i>	138	1,56	2,89	-2,22	0,64
<i>S. schall</i>	139	1,97	2,52	-0,27	0,24
<i>S. schall</i>	141	0,01	-0,69	0,05	-0,06
<i>S. schall</i>	151	0,06	0,33	0,45	-1,04
<i>S. schall</i>	155	-1,70	0,09	-1,32	-1,20
<i>S. schall</i>	160	-1,64	1,30	-1,57	0,47
<i>S. schall</i>	171	1,00	2,45	1,38	0,66
<i>S. schall</i>	144	-0,64	1,38	0,65	-1,01
<i>S. schall</i>	153	-0,41	1,22	0,72	-1,04
<i>S. schall</i>	97	0,63	0,65	-0,93	-0,50
<i>S. schall</i>	173	0,22	2,94	-1,11	0,04
<i>S. eupterus</i>	211	-1,71	-0,39	0,35	0,28
<i>S. eupterus</i>	212	1,17	1,02	-0,39	-0,36
TM387(1)		2,58	0,48	-0,24	-1,56
TM387(2)		3,50	1,42	-0,41	-1,96
TM151.01.04(2)		1,90	2,07	-1,63	-0,76
TM90.01.55(1)		3,61	3,19	-2,44	-1,49
TM90.01.55(2)		0,29	1,58	-0,64	0,73
TM208.01.01(1)		1,22	0,94	-2,10	-0,70
TM337(8)		6,50	2,81	2,61	0,58
TM337(12)		3,84	1,59	-2,67	0,41
TM217		1,96	2,13	-1,90	-0,71
TM90.04.54(11)		0,75	1,72	-4,22	0,75
TM208.01.01(2)		1,69	2,74	-2,10	-2,39
TM337(1)		-0,45	0,60	-2,84	-0,62
TM337.04.03(1)		0,97	1,15	-3,64	-0,78

**Annexe 18.** Données de l'analyse en composantes principales des épines pectorales :  
**(A)** poids des variables et **(B)** coordonnées des spécimens actuels et fossiles  
sur les axes significatifs.

	<i>S. courteti</i>	<i>S. ocellifer</i>	<i>S. sorex</i>	<i>S. clarias</i>	<i>S. membranaceus</i>	<i>S. filamentosus</i>	<i>S. violaceus</i>	<i>S. batensoda</i>	<i>S. schall</i>	<i>S. eupterus</i>	TM387(1)	TM387(2)	TM90.01.55(1)	TM337(12)	TM151.01.04(2)	TM208.01.01(1)	TM217	TM90.04.54(11)	TM208.01.01(2)	TM337(1)	TM337.04.03(1)	TM90.01.55(2)	TM337(8)	
<i>S. courteti</i>	5,07	4,89	5,33	5,03	3,80	4,25	4,57	5,37	6,04	5,68	6,53	5,97	7,90	3,44	5,90	8,72	7,62	5,97	3,44	5,90	8,72	7,62	5,97	6,61
<i>S. ocellifer</i>	5,07		4,13	3,64	5,20	5,59	4,12	3,51	3,37	3,91	2,17	2,31	2,58	3,66	3,06	3,28	5,17	3,61	2,63	4,65	3,45	4,38	4,34	
<i>S. sorex</i>	4,89	4,13		4,14	4,57	4,71	4,06	3,82	4,49	4,77	3,60	4,45	4,23	5,87	3,34	3,90	7,26	5,14	4,56	4,74	5,52	4,01	5,08	
<i>S. clarias</i>	5,33	3,64	4,14		4,22	5,83	3,87	3,62	3,95	4,59	2,87	3,49	3,75	5,15	2,80	3,73	6,35	4,08	3,81	4,52	4,96	4,23	4,52	
<i>S. membranaceus</i>	5,03	5,20	4,57	4,22		4,76	4,28	4,00	4,91	4,94	4,76	5,68	5,03	6,83	3,28	4,51	8,88	5,76	5,03	4,67	5,95	3,92	4,82	
<i>S. filamentosus</i>	3,80	5,59	4,71	5,83	4,76		4,85	4,41	5,40	4,86	5,87	6,79	5,37	7,38	4,18	4,83	10,05	7,24	5,51	5,24	5,96	3,77	5,42	
<i>S. violaceus</i>	4,25	4,12	4,06	3,87	4,28	4,85		3,78	4,50	5,20	3,86	4,73	4,70	6,41	2,73	4,56	7,24	5,62	4,80	5,38	5,82	4,58	5,45	
<i>S. batensoda</i>	4,57	3,51	3,82	3,62	4,00	4,41	3,78		3,63	3,53	3,24	3,99	3,09	4,92	2,48	2,92	7,44	4,38	3,16	3,66	4,08	2,98	3,68	
<i>S. schall</i>	5,37	3,37	4,49	3,95	4,91	5,40	4,50	3,63		3,72	3,02	3,33	2,84	4,01	3,19	3,05	6,41	3,65	2,87	3,88	3,68	3,76	3,74	
<i>S. eupterus</i>	6,04	3,91	4,77	4,59	4,94	4,86	5,20	3,53	3,72		3,77	4,09	2,35	3,50	3,94	2,24	8,00	3,66	2,18	2,45	1,84	1,84	2,12	
TM387(1)	5,68	2,17	3,60	2,87	4,76	5,87	3,86	3,24	3,02	3,77		1,22	2,02	3,28	2,93	2,46	5,04	2,49	2,43	3,87	3,63	3,92	3,92	
TM387(2)	6,53	2,31	4,45	3,49	5,68	6,79	4,73	3,99	3,33	4,09	1,22		2,21	2,21	2,53	3,93	3,07	4,28	2,14	2,49	4,43	3,43	4,75	4,28
TM90.01.55(1)	5,97	2,58	4,23	3,75	5,03	5,37	4,70	3,09	2,84	2,35	2,02	2,21		2,19	3,49	1,27	6,35	2,22	0,84	2,66	1,80	2,91	2,45	
TM337(12)	7,90	3,66	5,87	5,15	6,83	7,38	6,41	4,92	4,01	3,50	3,28	2,53	2,19		5,47	3,17	5,91	2,06	2,26	4,06	2,15	4,86	3,68	
TM151.01.04(2)	3,44	3,06	3,34	2,80	3,28	4,18	2,73	2,48	3,19	3,94	2,93	3,93	3,49	5,47		3,33	7,04	4,64	3,46	4,18	4,58	3,30	4,08	
TM208.01.01(1)	5,90	3,28	3,90	3,73	4,51	4,83	4,56	2,92	3,05	2,24	2,46	3,07	1,27	3,17	3,33		7,30	2,67	1,74	1,67	2,62	1,85	2,02	
TM217	8,72	5,17	7,26	6,35	8,88	10,05	7,24	7,44	6,41	8,00	5,04	4,28	6,35	5,91	7,04	7,30		6,00	6,51	8,71	7,11	8,88	8,46	
TM90.04.54(11)	7,62	3,61	5,14	4,08	5,76	7,24	5,62	4,38	3,65	3,66	2,49	2,14	2,22	2,06	4,64	2,67	6,00		2,30	3,27	3,05	4,27	3,13	
TM208.01.01(2)	5,97	2,63	4,56	3,81	5,03	5,51	4,80	3,16	2,87	2,18	2,43	4,09	0,84	2,26	3,46	1,74	6,51	2,30		2,75	1,33	3,04	2,13	
TM337(1)	6,76	4,65	4,74	4,52	4,67	5,24	5,38	3,66	3,88	2,45	3,87	4,43	2,66	4,06	4,18	1,67	8,71	3,27	2,75		3,30	1,61	1,31	
TM337.04.03(1)	6,67	3,45	5,52	4,96	5,95	5,96	5,82	4,08	3,68	1,84	3,63	3,43	1,80	2,15	4,58	2,62	7,11	3,05	1,33	3,30		3,67	2,47	
TM90.01.55(2)	5,41	4,38	4,01	4,23	3,92	3,77	4,58	2,98	3,76	1,84	3,92	4,75	2,91	4,86	3,30	1,85	8,88	4,27	3,04	1,61	3,67		2,12	
TM337(8)	6,61	4,34	5,08	4,52	4,82	5,42	5,45	3,68	3,74	2,29	3,92	4,28	2,45	3,68	4,08	2,02	8,46	3,13	2,13	1,31	2,47	2,12		

(C)

	TM387(1)	TM387(2)	TM90.01.55(1)	TM337(12)	TM151.01.04(2)	TM208.01.01(1)	TM217	TM90.04.54(11)	TM208.01.01(2)	TM337(1)	TM337.04.03(1)	TM90.01.55(2)	TM337(8)
TM387(1)		1,22	3,28	2,49	2,02	2,46	2,43	3,87	3,63	3,92	3,02	2,93	5,04
TM387(2)	1,22		2,53	2,14	2,21	3,07	2,49	4,43	3,43	4,75	4,10	3,93	4,28
TM90.01.55(1)	3,28	2,53		2,06	2,19	3,17	2,26	4,06	2,15	4,86	3,06	5,47	5,91
TM337(12)	2,49	2,14	2,06		2,22	2,67	2,30	3,27	3,05	4,27	5,80	4,64	6,00
TM151.01.04(2)	2,02	2,21	2,19	2,22		1,27	0,84	2,66	1,80	2,91	3,37	3,49	6,35
TM208.01.01(1)	2,46	3,07	3,17	2,67	1,27		1,74	1,67	2,62	1,85	3,05	3,33	7,30
TM217	2,43	2,49	2,26	2,30	0,84	1,74		2,75	1,33	3,04	2,63	3,46	6,51
TM90.04.54(11)	3,87	4,43	4,06	3,27	2,66	1,67	2,75		3,30	1,61	1,72	4,18	8,71
TM208.01.01(2)	3,63	3,43	2,15	3,05	1,80	2,62	1,33	3,30		3,67	1,89	4,58	7,11
TM337(1)	3,92	4,75	4,86	4,27	2,91	1,85	3,04	1,61	3,67		2,12	3,30	8,88
TM337.04.03(1)	3,92	4,28	3,68	3,13	2,45	2,02	2,13	1,31	2,47	2,12		4,08	8,46
TM90.01.55(2)	2,93	3,93	5,47	4,64	3,49	3,33	3,46	4,18	4,58	3,30	3,88		7,04
TM337(8)	5,04	4,28	5,91	6,00	6,35	7,30	6,51	8,71	7,11	8,88	5,24	7,04	

(B)

	Moyenne	Minimum	Maximum	Ecart-type
<i>S. courteti</i>	2,10	0,71	3,58	0,78
<i>S. ocellifer</i>	2,48	0,83	3,99	0,80
<i>S. sorex</i>	3,90	1,22	8,07	1,48
<i>S. clarias</i>	3,43	0,76	8,14	1,57
<i>S. membranaceus</i>	3,96	1,00	8,46	1,79
<i>S. filamentosus</i>	2,58	0,93	4,60	0,98
<i>S. violaceus</i>	3,90	1,34	8,71	1,96
<i>S. batensoda</i>	3,24	1,11	5,63	1,13
<i>S. schall</i>	3,85	0,84	9,43	1,75
Toutes les espèces	3,57	0,71	9,43	1,65

seuil

7,4

Annexe 19. Données des distances euclidiennes obtenues pour les épines pectorales :

(A) distances euclidiennes entre les centroïdes des espèces actuelles et les individus fossiles,

(B) moyenne des distances euclidiennes entre les individus de chaque espèce actuelle,

(C) distances euclidiennes entre les spécimens fossiles.

To be submitted to *Journal of Biogeography*

‘Article type: Original article’

**Phylobiogeography of the widespread genus *Synodontis* (Teleostei, Siluriformes): a scenario for evolution of the African hydrographical network since 40 Millions of years**

**Pinton Aurélie<sup>1</sup>, Agnès Jean-François<sup>2</sup>, Paugy Didier<sup>3</sup>, Otero Olga<sup>1</sup>.**

<sup>1</sup>*Institut international de Paléoprimatologie, Paléontologie humaine : Evolution et Paléoenvironnements (iPHEP), UMR CRNS 6046, Université de Poitiers, SFA (France)*  
[aurelie.pinton@etu.univ-poitiers.fr](mailto:aurelie.pinton@etu.univ-poitiers.fr)

<sup>2</sup>*Institut de recherche pour le développement. Biologie Intégrative, UMR 5554 – CC 63. Université Montpellier 2 , Pl. E Bataillon - F34095 Montpellier Cedex 5, France*

<sup>3</sup>*Institut de recherche pour le développement. Département « Milieux et Peuplements aquatiques », unité « Biodiversité et Dynamique des communautés aquatiques », US MNHN 0403, Muséum national d'histoire naturelle, Paris (France)*

**AIM.** Propose a biogeographic scenario for the catfish genus *Synodontis* (Siluriformes, Mochokidae,). With about 120 species it is one of the most widespread African freshwater genus. Poll (1971) suggests that the *Synodontis* modern distribution reflects a long-time history in the hydrographical network. Trace *Synodontis* evolution along time may provide original information on the setting up of the African hydrographical networks.

**LOCATION.** Tropical Africa: Nilo-Sudan province, Congolese province, African Great Lakes, Zambezi province.

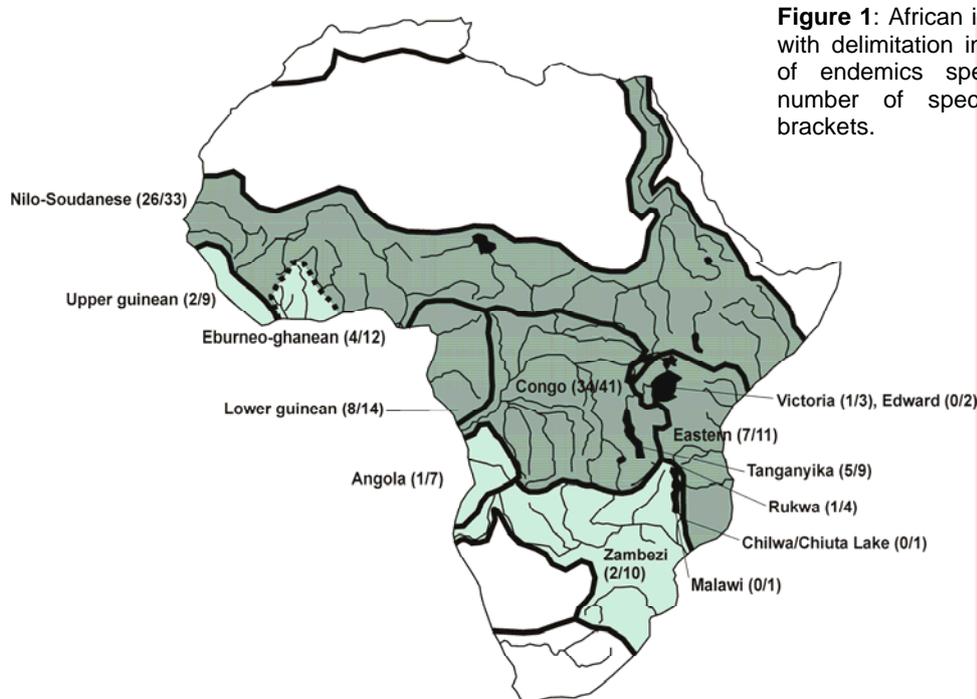
**METHODS.** Phylogenetic analysis of cytochrome b sequence of 36 *Synodontis* species and the outgroup *Auchenoglanis sp.* and *Microsynodontis sp.* were used to infer a biogeographical scenario. We constructed a majority-rule consensus tree which results from four analyses: Neighbour joining, maximum parsimony, maximum likelihood and Bayesian. Then a combined approach with an estimation of the time of divergence at each node (MULTIDIVE package) and an estimation of the ancestral area of distribution under of parsimony model (DIVA software) were used.

**RESULTS.** *Synodontis* species are clustered according to their geographic affinities. The dispersal vicariance analysis supports a Congolese ancestral area of distribution of the group with subsequent dispersals in the Nilo-Sudan and Guinean provinces. Then, speciation within isolated Congolese and Nilo-Sudan area underwent.

**MAIN CONCLUSION.** In the Nilo-Sudan province, an East-West split associated with Eastern rifting is supported. The species flock of *Synodontis* in the Lake Tanganyika results from this split and from the entrance of *Synodontis* from the Congolese province. The distribution pattern of the *Synodontis* species reflects a long-time history in the African hydrographical network where geological events as well as climatic changes have acted together in shaping the *Synodontis* fauna.

## INTRODUCTION

The distribution of fishes in the African fresh waters has always been of great interest for naturalists and ichthyologists. Based on the spatial arrangement of the African freshwater fish, the evidence of a regional pattern of the distribution structure of the ichthyological fauna arose in the beginning of the last century. At a continental scale, ichthyologists have attempted to identify ichthyological provinces, *i.e.* regions characterized by their biota at the generic and specific level, hence shaped by distinct evolutionary histories. Since Boulenger (1905) who divided Africa in three provinces – a Megapotafrican sub-region, an eastern sub-region and a southern sub-region – their number has increased parallel to the knowledge on taxonomy and to the routine use of quantitative analysis. Today, there is a consensus to recognize in Africa twelve main ichthyological provinces (Fig. 1). Numerous historical studies deal with faunal affinities between these provinces (Boulenger, 1905; Pellegrin, 1911; Poll, 1957; Roberts, 1975; Bănărescu, 1995; Hugueny & Lévêque, 1994) but few are thought in a phylogenetic framework. Indeed, freshwater fish phylogeography has mainly focused on Great Lake fish history and the links with related region, more particularly with cichlid history receiving a great deal of attention (*e.g.* Kocher *et al.*, 1985; Brandstätter *et al.*, 2005; Salzburger *et al.*, 2005; Day *et al.*, 2007). On the contrary, larger geographic scale studies dealing with taxa widespread over Africa in several basins remain poorly represented.



**Figure 1:** African ichthyological provinces with delimitation indicated. The number of endemics species and the total number of species are given into brackets.

Here, we propose an analysis of the widespread and speciose genus *Synodontis* (Cuvier, 1816) (Mochokidae, Siluriformes) endemic in the African freshwaters. With about 120 species it is one of the most widespread catfish genera in Africa, with members distributed in all hydrographical basins except in Maghreb and South Africa. Furthermore, its modern distribution consists in species with various distribution pattern either largely distributed in the African freshwater or restricted to a single stream, which testifies periods of isolation and of connection between basins. According to Poll (1971), *Synodontis* high level of endemism in ichthyological provinces supports a long-time history dependent on the geological context. The emergence of the genus *Synodontis* is at least 18Myr based on its first occurrence in the fossil record in Chalouf, Egypt (Priem, 1920) and aged at about 35Myr (23-40Myr) according to a previous molecular study (Koblmüller *et al.*, 2006). It thus mainly diversifies in the Neogene of Africa (23-2.5Myr), a period of climate change and drastic modification of the African geology that are both thought to have strongly influenced faunal distribution and evolution by reshuffling ecological barriers.

Freshwater fish dispersal ability is limited in first order by their aquatic habitat and their spatial arrangement is directly dependent on connections or disruption between drainage basins. Comparatively, terrestrial mammals may be less constrained in their ability to disperse than aquatic species, but nevertheless, would have been water-dependent. In this context, fish are an excellent tool to provide information on faunal dispersal routes by reconstructing connections and disruption history of the African basins. Reconstructing the *Synodontis* history may provide a first order frame within which the evolution of past biodiversity could be drawn. Furthermore, the history of basin interconnections reflects both the underlying geological evolution of landscapes and climatic changes which undoubtedly influence mammal evolution, including anthropoids, through time.

Our molecular data set includes 36 species which represent one third of the genus diversity. Some of the species studied present the large distribution pattern evoked above, whereas other species are restricted to a single stream. For instance *S. nigrita* (Valenciennes, 1840) is distributed in the Nilo-Sudan, Guinean and Congolese ichthyological provinces, whereas *S. steindachneri* (Boulenger, 1913) is only present in the Nyong River. Finally, our study includes species present in ten of the eleven ichthyological provinces. It thus constitutes a unique opportunity to explore the relationships between ichthyological provinces at a broad scale in Africa in a temporal and phylogenetic framework.

First, phylogeographic relationships are reconstructed allowing us to infer relationships between ichthyological provinces. Moreover, estimation of the divergence time at each node is realized to give a temporal framework to these inferences. Second, a dispersal vicariance analysis is conducted to discuss whether dispersal rather than vicariance biogeographic mechanism has shaped the modern distribution of the *Synodontis* group.

## MATERIAL AND METHODS

### Molecular analysis

#### *Taxon Sampling*

Sequences analysed either are newly obtained or come from GenBank (Table 1).

Seventeen *Synodontis* species from the Nilo-Sudan province were collected in Chad, Mali, Egypt and Gabon in 2004, 2005 and 2006 (Table 1). Three species of the lower Guinean province were captured in Cameroon in 2006. Two species were obtained from Lake Victoria in 2007. Muscle tissues were preserved in 95% ethanol in the field. Voucher specimens for each species are deposited in the National Museum of Natural History in Paris.

Sequences of 19 species from Lake Tanganyika, the Congolese region and Lake Victoria were obtained from GenBank (see Table 1 for details).

Two non *Synodontis* species were also studied and were used as outgroup: *Microsynodontis sp.*, a genus of the family Mochokidae, and *Auchenoglanis sp.* (Auchenoglanididae).

#### *Laboratory protocols*

Total DNA was extracted from muscle tissues preserved in alcohol using the GenElute mammalian GENOMIC DNA Miniprep Kit from Sigma-Aldrich, Inc. The mtDNA cytochrome b (*ctb*) region was PCR amplified using two newly designed primers: 5'-GAC TTGAAGAACCACCGTTG-3' forward and 5'-TTTAGAATTCTGGCTTTGGGAG-3' reverse. The amplification protocol consisted of 35 cycles beginning with 3min at 93°C for initial denaturation followed by cycles of 30 sec at 93°C, 30 sec at 51°C for annealing, 1 min 30 sec at 72°C for extension, with a final 5min extension step at 72°C. The primers used enabled the amplification of a 1.2 kb fragment of which 960 bp were sequenced. Fragments were purified with the ExoSAP-IT kit (Amersham Biosciences) and sequenced against the original primers with the Big Dye Terminator Reaction Mix from Applied Biosystems. Sequencing reactions were electrophoresed on an ABI 3130 XL automated sequencer (Applied Biosystems). Chromatograms were visually checked and sequences were aligned manually using BioEdit 5.09 (Hall, 1999).

#### *Phylogenetic analysis*

Sequences were aligned using Bioedit sequence alignment editor 7.0.5.3 (Hall, 1999) resulting in alignment of 973 positions. All sequences have been deposited in GenBank.

The alignment was translated into amino acids to confirm a functional protein sequence using Mega 3.1 (Kumar *et al.*, 2004). The aligned sequences were analyzed independently with Maximum

Species	Collector	locality (basin)	sample size	Gene bank accession					
<b><u>NILO-SOUDANESE province</u></b>									
<i>Synodontis frontosus</i>	O. Otero	Nile, Assouan (Nile)	3						
<i>Synodontis serratus</i>	O. Otero	Nile, Assouan (Nile)	3						
<i>Synodontis schall</i>	O. Otero	Nile, Assouan (Nile)	3						
	A. Pinton & O. Otero	Senegal, Manantali (Sengal)	3						
	A. Pinton & O. Otero	Niger, Bamako (Niger)	4						
	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	2						
	J.F. Agnèse	Gambia, (Gambia)	3						
<i>Synodontis violaceus</i>	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	1						
	A. Pinton	Senegal, Manantali (Senegal)	1						
<i>Synodontis filamentosus</i>	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	3						
<i>Synodontis clarias</i>	A. Pinton	Niger, Bamako (Niger)	2						
	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	2						
<i>Synodontis soresx</i>	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	2						
<i>Synodontis courteli</i>	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	3						
<i>Synodontis ocellifer</i>	A. Pinton & O. Otero	Senegal, Manantali (Senegal)	1						
<i>Synodontis membranaceus</i>	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	2						
	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	2						
<i>Synodontis batensoda</i>	A. Pinton & O. Otero	Logone, (Chad)	1						
<i>Synodontis nigrita</i>	A. Pinton	Niger, Bamako (Niger)	3						
<i>Synodontis budgetti</i>	A. Pinton	Niger, Bamako (Niger)	2						
<b><u>Lake Victoria</u></b>									
<i>Synodontis afrofishcheri</i>	D. Nyingi	Lake Victoria, (Victoria)	3						
<i>Synodontis victoriae</i>	Day Julia (2006)	Lake Victoria, Jinja (Victoria)	2	DQ886657					
<i>Synodontis cf. afrofishcheri</i>	D. Nyingi	Lake Victoria, (Victoria)	1						
	Day Julia (2006)	Lake Victoria, Jinja (Victoria)	1	DQ886616					
<b><u>Lake Tanganyika</u></b>									
	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	5	DQ886652	DQ886654	DQ886655	DQ886656	DQ886659	
<i>Synodontis dhonti</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	5	DQ886645	DQ886646	DQ886647	DQ886648	DQ886649	
<i>Synodontis polli</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	4	DQ886635	DQ886636	DQ886637	DQ886638		
<i>Synodontis aff. petricola</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	4	DQ886631	DQ886632	DQ886633	DQ886634		
<i>Synodontis petricola</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	1	DQ886658					
<i>Synodontis cf. tanganaicae</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	5	DQ886621	DQ886622	DQ886623	DQ886624	DQ886625	
<i>Synodontis multipunctatus</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	4	DQ886626	DQ886627	DQ886628	DQ886629		
<i>Synodontis granulosus</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	2	DQ886650	DQ886651				
<i>Synodontis njassae</i>	Day Julia (2006)	Lake Tanganyika	2	DQ886619	DQ886620				
<b><u>CONGOLESE basin</u></b>									
<i>Synodontis angelicus</i>	Day Julia (2006)	Congolese basin	1	DQ886805					
<i>Synodontis pleuropis</i>	Day Julia (2006)	Mambili, (Congo)	1	DQ886812					
<i>Synodontis congicus</i>	Day Julia (2006)	Mambili, (Congo)	1	DQ886807					
<i>Synodontis decorus</i>	Day Julia (2006)	Lékoli, (Congo)	1	DQ886809					
<i>Synodontis brichardi</i>	Day Julia (2006)	Congolese basin	1	DQ886606					
<i>Synodontis greshoffi</i>	Day Julia (2006)	Congo, (Congo)	1	DQ886610					
<i>Synodontis nigriventris</i>	Day Julia (2006)	Lékoli, (Congo)	1	DQ886611					
<i>Synodontis contractus</i>	Day Julia (2006)	Lékénie, (Congo)	1	DQ886607					
<i>Synodontis rebeli</i>	Day Julia (2006)	Lobe, (Congo)	1	DQ886613					
<b><u>LOWER GUINEAN region</u></b>									
<i>Synodontis batesii</i>	J.F. Agnèse	Nyong, (Nyong)	1						
<i>Synodontis steindachneri</i>	J.F. Agnèse	Nyong, (Nyong)	1						
<b>outgroup</b>									
<i>Microsynodontis sp.</i>	J.F. Agnèse	Nyong, (Nyong)	1						
<i>Auchenoglanis sp.</i>	A. Pinton	Niger, Bamako (Niger)	1						

Table 1: *Synodontis* species sequenced in this study, and species analysed as outgroups: species, collector(s); areas of sampling; number of specimens and GenBank accession number.

Parsimony (MP), Maximum Likelihood (ML) Distance Method (Kimura 2, Neighbour Joining) (NJ) and Bayesian inference analysis (BI). For ML DM and BI inference analyses the Akaike Information Criterion (AIC) approach was used to find the best model of evolution that fit our data using the program ModelTest 3.7 (Posada & Crandall, 1998).

Maximum parsimony (MP) and Neighbour joining (NJ) were implemented with Paup\* version 4.0b10 (Swofford, 2002). Maximum parsimony tree was constructed with 1000 bootstrap reiterations of a simple heuristic search, TBR branch-swapping (tree bisection–reconnection) and 100 random-addition sequence replications. All characters were equally weighted. Neighbour joining tree was constructed using 1000 bootstrap reiterations. Maximum likelihood estimates of phylogeny and bootstrap pseudoreplicates were conducted using PHYML version 2.4.4 (Guindon & Gascuel, 2003). Node support was measured with 500 bootstrap replicates.

A Bayesian analysis was performed with the program MrBayes (ver. 3.0b4; Huelsenbeck & Ronquist, 2001). The data set was partitioned into codon position-specific sets of nucleotides (first, second, third positions), and MrModeltest 2.0 (Nylander, 2004) was used to identify optimal priors for the following parameters: nucleotide frequencies, substitution model, gamma parameter, and proportion of invariant sites.

Data may be explained better by partitioning a data set than by applying an average model across genes and codon positions, as indicated by higher model likelihood scores in partitioned analyses (Nylander *et al.*, 2004).

Searches were conducted using the default parameters, starting with random trees, with three heated and one cold Markov chains for 5,000,000 generations, sampled at intervals of 100 generations and producing 50,000 trees.

### **Estimation of time**

The first step is to assume if there is a consistency of substitution rate among lineages *i.e.* whether they obey the molecular clock assumption. We thus perform a Likelihood-ratio test which was conducted on the likelihood scores of trees with and without molecular clock enforced. Degrees of freedom were calculated as the (number of taxa)-2.

The Likelihood-ratio test reveals significant differences between the tree with and without molecular clock (-Ln clock=7911.544, -Ln non-clock=7967.786, LRT=112.48, *d.f.*=47, *p* <0.0001). The differences in log likelihoods are significant, and the molecular clock hypothesis is rejected.

To infer the time of divergence between *Synodontis* species, we perform a Bayesian approach using the software MULTIDIVTIME (Thorne *et al.*, 1998) with paml (Yang, 1997). This method does not assume constancy of the molecular evolutionary rates among lineages. The ML topology tree was

used as the starting phylogeny. In the first step, model parameters for the *F84 + G* model (Kishino & Hasegawa, 1989; Felsenstein, 1993) are estimated by using the program BASEML, which is part of the PAML package (Yang, 1997). By using these parameters, the ML of the branch lengths is estimated using the ESTBRANCHES program (Kishino *et al.*, 2001; Thorne & Kishino, 2002). Subsequently, the MULTIDIVTIME program was used to estimate divergence times. In the MULTIDIVTIME run, the software parameters set as follows (in units of 10Myr): RTTM=3.5, RTTMSD=1.7, RTRATE and RTRATESD=0.05, BROWNMEAN and BROWNSD=0.286, BIGTIME=7.5. We have considered the age of the genus to be at least 35Myr old as supported by a previous molecular study (Koblmüller *et al.*, 2006). By allowing a standard deviation (RTTMSD) of 17Myr we allowed the minimum age to be 18Myr which is congruent with the age of the oldest *Synodontis* in the fossil record. The BIGTIME parameter defined as the “number higher than time unit between tip and root could be in your wildest imagination” corresponds to the isolation of the African plate (Gheerbrant & Rage, 2006). The RTRATE, RTRATESD, BROWNMEAN and BROWNSD parameters were estimated as suggested in the multidivtime manual (Rutshmann, 2005). All others parameters were left as their default value.

Three calibration points were applied on our dataset (Fig. 2). First, we use the maximum age of the Lake Tanganyika to provide an upper limit to the clade I age at 12Ma (Cohen *et al.*, 1997); second we use the estimated age of the oldest lacustrine habitat in Lake Malawi, *i.e.* 1Myr, to give a maximum age to the most recent common ancestor to *S. nigromaculatus* (Boulenger, 1905) and *S. njassae* (Keilhack, 1908; Delvaux, 1995); and third, the age of the oldest-known *Synodontis* in the fossil record (Priem, 1920) is used to give a minimum age to the Nilo-Sudan clade (node F). It has been yielded by the Burdigalian deposits of Moghara, Egypt, which are dated at 18Myr (Miller, 1999).

### **Dispersal-vicariance analysis**

In view of a better comprehension of the history of the genus *Synodontis*, we conduct a dispersal-vicariance analysis (DIVA). Dispersal–vicariance analysis (Ronquist, 1997) is implemented in the computer program DIVA ver. 1.1 (Ronquist, 1996). It is a simple program for reconstructing ancestral distributions in a phylogeny without taking area relationships into account. DIVA assigns a cost to possible biogeographical events such as vicariance (cost = 0), dispersal (cost = 1) and extinction (cost = 1), and optimizes the area distributions on a phylogeny. The program searches for the optimal solution to minimize dispersal and extinction events under a parsimony criterion.

We applied DIVA to the ML tree. The sample species were grouped in eleven areas according to the *Synodontis* natural geographic distribution: Congo (a), Upper Guinea (b), Lower Guinea (c), Victoria/Lake Edward (d), Nilo-Sudanese (e), Eburneo-ganeene (f), Lake Tanganyika (g), Lake Malawi (h), Zambezi (i), Lake Rukwa (j), Lake Chilwa (k).

There are limitations surrounding DIVA analyses, such as decreased reliability in ancestral area reconstructions at the root of the tree, the general trend to find widespread ancestors (Sanmartín, 2003), and the underestimate of dispersal (Voelker, 1999). We are aware that there are other available methods to analyse species distribution (reviewed by Posadas *et al.*, 2006). However, event-based analyses such as DIVA are modelled on biogeographical processes such as vicariance, dispersal and extinction and require no *a posteriori* explanations. Furthermore, DIVA analysis have been shown to be biologically reasonable under a variety of circumstances (Zink *et al.*, 2000; Sanmartín *et al.*, 2001; Xiang & Soltis, 2001; Wiens *et al.*, 2006). The limitations inherent to the DIVA analysis are taken into account, and each biogeographic scenario is discussed.

## RESULTS

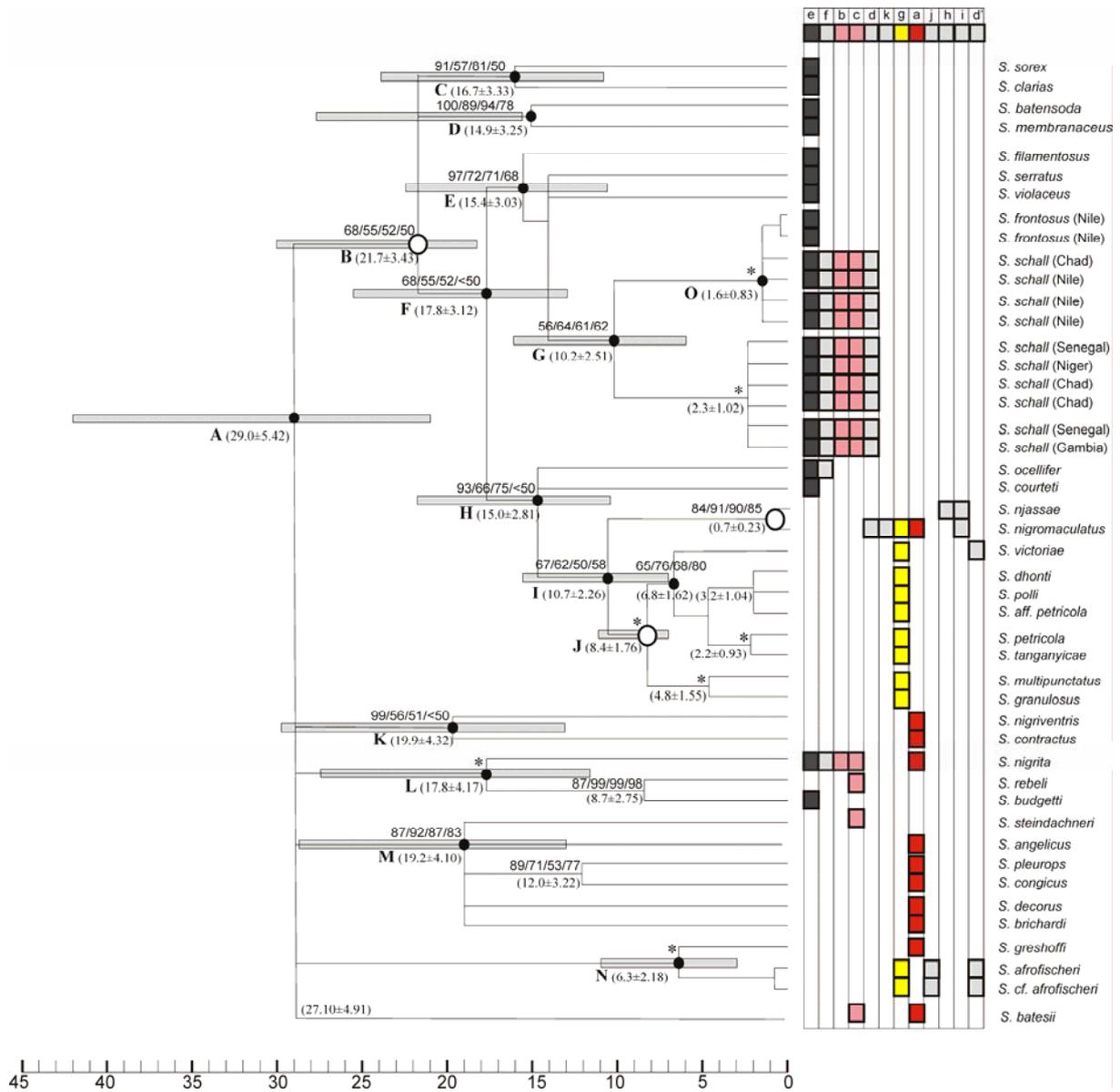
Within the 98 fragments (973 base pairs) analysed, 398 sites (40.1%) were variable and 343 sites (35%) parsimony informative; 22.4% of variable sites were at the first position and 73.6% at the third position. The mean base composition of *cyt b* sequences has a low G content (14.3%), a high C content (32.7%) and an almost equal content in T and A (respectively 26 and 27.1%). Strong bias in base composition is a typical feature of the *cyt b* gene and other mitochondrial protein coding gene (Irwin *et al.*, 1991).

The distance between pairwise species of the genus *Synodontis* range from 0.4% between *S. schall* and *S. frontosus* to 11.2% between *S. afrofisheri* and *S. batensoda*. The sequence divergence between outgroup and ingroup lineages ranges from 13.4% (between *Auchenoglanis sp.* and *S. filamentosus*) to 16% (between *Auchenoglanis sp.* and *S. clarias*).

The best-fitting model substitution estimated using modeltest 3.06 (Posada & Crandall, 1998) is the GTR + I + G. This latter is used for the maximum likelihood (ML) and the Neighbour Joining (NJ) analysis (base frequencies: A, 0.2947; C, 0.3734; G, 0.1147; T, 0.2172; shape parameter for gamma distribution, 1.6630; proportion of invariant sites, 0.5603). The parsimony analysis resulted in one most parsimonious tree (155 steps, homoplasy index=0.097; consistency index=0.903; retention index=0.681).

For the parsimony analysis, we find that in spite of a slight saturation of the third codon position the weight scheme does not improve the likelihood of the tree.

The Bayesian analysis produced 50,000 trees. After verifying that stationary was reached, both in terms of likelihood scores and parameter estimation, the first 10,000 trees were discarded, and a final 50% majority-rule consensus tree was constructed from the remaining (post-burning) trees.



**Figure 2:** Consensus tree of the phylogenetic analysis. The strict consensus of the Neighbour-Joining tree (NJ), the Most Parsimonious tree (MP), the optimal Maximum Likelihood (ML) topology and the Bayesian Inference (BI) tree is shown. Bootstrap support values above the branches (BI/ML/NJ/MP). Age estimate are given below the branches in million years (Myr) with the standard deviation estimates into brackets. Grey box indicates the minimum and the maximum age estimate at each node. Lettered nodes are discussed in the text. Empty circle represents the nodes used for the calibration. Boxes indicate the distribution of the species a: Congo, b: Upper Guinea, c: Lower Guinea, d: Lake Edward, d': Lake Victoria, e: Nilo-Sudanese, f: Eburneo-ganeene, g: Lake Tanganyika, h: Malawi lake, i: Zambezi, j: Lake Rukwa, k: Lake Chilwa. Below the tree, scale bar, in million years (Myr).

The topologies of the trees resulting from the four independent analyses (ML, BI, MP and NJ) were congruent. Thus, a composite tree of the phylogenetic analysis is constructed (Fig. 2) with only nodes with bootstrap values bigger than 50 in at least three of the analyses. The remaining nodes are considered as unresolved.

## Phylogenetic relationships among the *Synodontis* and taxonomy

### *Analysis of the phylogenetic tree*

The well sustained nodes and the corresponding clades are labelled from A to O (Fig. 2). The stem nodes of the tree are poorly resolved and thus result in a polytomy of the clades B, K, L and M in the consensus tree (Fig. 2). The well sustained crown groups of our phylogenetic tree mark a geographical pattern.

The ‘big clade’ B, including the node C, D, E, G, H, gathers species that are present in at least the Lake Tanganyika or the Nilo-Sudan province, and that are absent in the Congolese one, except *S. nigromaculatus*. In contrast, the other stem nested groups show Congolese affinities (Fig. 2: K, L and M). Guinean species nest both with Congolese and Nilo-Sudan species in clades L and G (Fig. 2). Except *S. afrofisheri*, Tanganyikan species root within the Nilo-Sudan clade (Fig. 2: B).

Within the clade B, the taxa C, D, E and G consist of nine species all exclusive in the Nilo-Sudan province, except *S. schall* (Bloch & Schneider, 1801) which also occurs in the two Guinean and the Eburneo-Ganean provinces and in the Lake Edward. The node H gathers species endemic in the Lake Tanganyika (Fig. 2: J) together with the Nilo-Sudan species *S. ocellifer* (Boulenger, 1900) and *S. courteti* (Pellegrin, 1906) which are distributed in the Western African basins only (Chad, Niger, Senegal). Additionally, the clade H includes *S. njassae* and *S. nigromaculatus*, which both present in the Zambezi province.

The clades K and M show strong Congolese affinity with all their species restricted to the Congolese province except *S. steindachneri* which is endemic from the Lower Guinean province (Fig. 2). The nodes N and L are strongly supported (Fig. 2). Within the clade N, we found a sistership between the Congolese species *S. greshoffi* (Schilthuis, 1891) and *S. afrofisheri* (Hilgendorf, 1888) which distribution is restricted to the Lake Tanganyika, Victoria and Rukwa. The node L supports a relationship between the widespread species *S. nigrita*, the Nilo-Sudan *S. budgetti* (Boulenger, 1911) and the Lower Guinean *S. rebeli*.

Additionally, our molecular tree shows two incongruities. First, *S. membranaceus* and *S. batensoda* which are respectively attributed to the genera *Hemisynodontis* and *Brachysynodontis* by several authors (Poll, 1971; Gosse, 1986; Burgess, 1989; Paugy & Lévêque, 1992) nest within the *Synodontis* genus. Second, some *S. schall* haplotypes cluster with some haplotypes of *S. frontosus*, this latter clade being the sister group of a lineage exclusively composed of *S. schall* sequences. We attributed this placement to introgression. Before discussing the phylogeography of the *Synodontis*, discrepancy in the classical taxonomy of the genus *Synodontis* as well as introgression case is discussed.

### ***Taxonomic consideration***

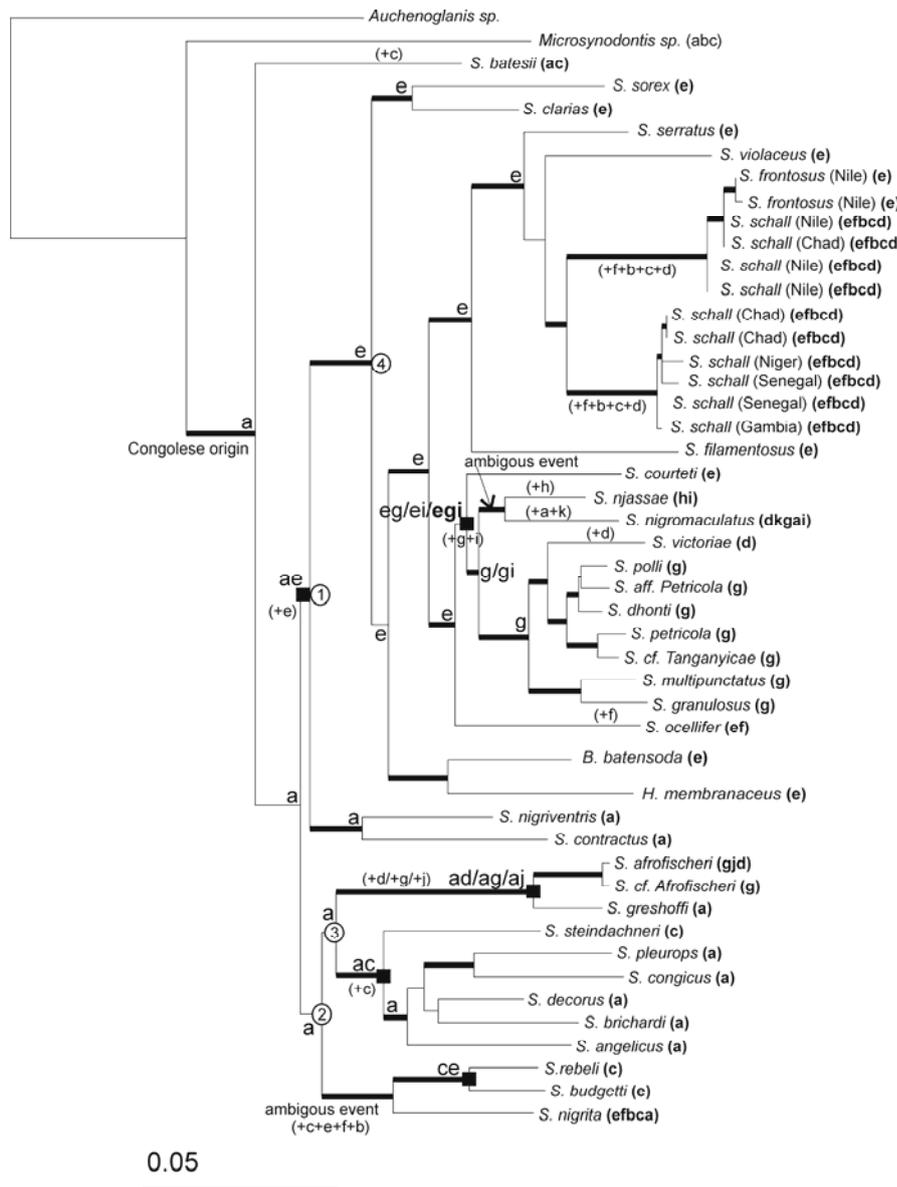
Since Darwin, the idea has spread that taxonomy must reflect phylogeny, the classification thus reflecting the phylogeny and acting as an informative retrieval system from which prediction can be made (*e.g.* De Queiroz & Gautier, 1992). Like evoked above, some authors recognized a generic status to the two species *S. membranaceus* and *S. batensoda* respectively placed in the monotypic *Hemisynodontis* and *Brachysynodontis* (Poll, 1971; Gosse, 1986; Burgess, 1989; Paugy & Lévêque, 1992). They differentiated them from *Synodontis* on both soft morphological (Poll, 1971) and osteological characters (Taverne & Aloulou-Triki, 1974), most of them located on the opercle region and the gill basket. However, these two species unequivocally nest within *Synodontis* in our phylogeny and consequently render the genus paraphyletic. To accord the taxonomy with the phylogeny, a further revision of the taxonomic status of *Hemisynodontis* and *Brachysynodontis* is to be conducted.

### ***Introgression case***

Some *S. schall* haplotypes clustered with some haplotypes of *S. frontosus*, the latter clade being the sister group of an exclusively *S. schall* sequence composed lineage. The *S. schall* specimens that group with *S. frontosus* were sampled either in the Nile or in the Chad basin whereas the other ones were collected in the Senegal, the Gambia, and the Niger Rivers, and also in the Chad basin. This pattern can be explained either by the share of an ancestral polymorphism, as a result of incomplete sorting, or by introgressive hybridization in secondary contact zones. We favour this latter hypothesis because of the relatively high position of the paraphyletic node in the tree (Funk *et al.*, 2003) and the geographic proximity of the interspecifically shared alleles and their local occurrence (Hare & Avise, 1998; Masta *et al.*, 2002). Moreover, the *S. frontosus* mitochondrial lineages are grouped with *S. schall* in at least three successively nested clades. The hypothesis of retention of an ancestral polymorphism would thus imply a common ancestor with three mitochondrial lineages, plus the retention of these lineages in *S. schall* and the loss of two lineages in *S. frontosus*. An unique event of introgression is by far the most parsimonious hypothesis. Furthermore, this result is consistent with the increasing evidence of mitochondrial introgression, especially in fishes (*e.g.* Dowling & de Marais, 1993; Bernatchez *et al.*, 1995; Wilson & Bernatchez, 1998). Because *S. frontosus* species is restricted to the Nile River, the most likely is that introgression took place in the Nile and was subsequently followed by dispersal of the introgressed *S. schall* into the Chad basin.

## Dispersal-vicariance analysis

Optimization of ancestral areas using DIVA produced an exact solution that required 67 dispersal events to explain the present distribution of the studied taxa. For almost all the nodes, the DIVA analysis gives a unique solution (black letters, Fig. 3). When more than ten solutions are proposed, the node considered as “ambiguous event” otherwise, the equally likely solutions are discussed below.



**Figure 3:** Inferred historical distribution of the genus *Synodontis* using dispersal-vicariance analysis (DIVA). At each node the optimal distribution is given. When equally optimal distributions are proposed they are indicated separated by a slash; when more than ten equally optimal solutions are proposed the node is stated as “ambiguous event”. The maximum number of ancestral areas is constrained to 5 (max areas =5). Symbols: ■ vicariance event, dispersal event in the province indicated by a (+). a: Congo, b: Upper Guinea, c: Lower Guinea, d: Lake Victoria/Edward, e: Nilo-Sudanese, f: Eburneo-ganeene, g: LakeTanganyika, h: Lake Malawi, i: Zambezi, j: Lake Rukwa, k: Lake Chilwa. Modern distributions for each species are indicated on the terminal branches.

According to the analysis, the ancestral distributional area of the group *Synodontis* is Congolese (Fig. 3). From that area, species colonized the Nilo-Sudan and Lower Guinean provinces. A dispersal event for the *S. batesii* lineage in the Lower Guinean province is given by the DIVA analysis (Fig. 3: +c). The ancestral distribution at the node 1 (Fig. 3) which gathers remaining species is proposed to be Congo-Nilo-Sudan. From this Congo-Nilo-Sudan area of distribution, the *S. nigriventris* and

*S. contractus* Congolese lineages rapidly diverged. A vicariant event between the Congolese and the Nilo-Sudan province is thus given at the node 1 (Fig. 3) by the DIVA analysis. However, these assumptions are to be considered carefully because this node is poorly supported (see discussion).

Then, most of the species diversify within almost isolated areas: in Central and East African basins on one hand (Fig. 3: 4) and in Congolese and Lower Guinean provinces on the other hand (Fig. 3: 2).

The occurrence of *S. nigromaculatus* and *S. njassae* in the Zambezian and in the Congolese province probably results of dispersions. To explain the spread of *S. schall* in the Lake Victoria, the Lake Edward, the Lower and the Upper Guinea and in the Eburneo-Ganean province, the biogeographic mechanism supported by the DIVA analysis is also dispersal.

Most of the lineages that stem at the node 2 (Fig. 3) undergo a history restricted to the Congolese and Guinean provinces. As an exception, *S. afrofisheri* is spread in the Great Lake region and *S. budgetti* and *S. nigrita* occur in the Nilo-Sudan province. The spread of *S. budgetti* and *S. nigrita* in the Nilo-Sudan province is interpreted like the result of dispersal (Fig. 3).

Finally, the dispersal-vicariance analysis supports a broad-scale history of the genus species in the African hydrographical networks like ever evoked by Poll (1971) from the species distribution pattern analysis. The splitting between the Nilo-Sudan and Congolese plus Lower Guinean provinces appears to be a main early event in the history of the group (Fig. 3) which agrees with the global topology of our tree (Fig. 2). The occurrence of *Synodontis* fishes in the African Great Lakes (Victoria, Edward, Rukwa and Tanganyika) is to be related with dispersions from the Nilo-Sudan and Congolese provinces.

## **DISCUSSION: RECONSTRUCTION THE HISTORY OF THE *SYNODONTIS* IN THE LIGHT OF GEOLOGICAL EVENTS AND ESTIMATE OF THE AGES**

### **Origin and early history of the group**

The Congo basin is reasonably considered to be the cradle of the genus *Synodontis*. The phylogenetic tree indicates an age of  $29 \pm 5.42$  Myr for the most recent common ancestor of the *Synodontis* species (Fig. 2). This result is consistent with previous molecular studies (Day & Wilkinson, 2006; Koblmüller *et al.*, 2006). The age of the Congo basin, likely Early Cenozoic (Stankiewicz & de Wit, 2006) is also compatible with such an age of the genus.

Subsequently to the rise of the group in the Congo basin, the DIVA analysis supports one dispersal event from the Congolese (Fig. 3:a) to the Nilo-Sudan province (Fig. 3+e). The dispersal hypothesis underlies that the ancestral Congolese area of distribution was separated by a pre-existing barrier from the Nilo-Sudan area, and that this barrier maintained afterwards. Indeed, the geological divide

between Congo and Nilo-Sudan provinces is likely Early Cenozoic, when the Central African Shear zone (CAS) associated to the African Cenozoic uplift may have produced drainage divide of the Congolese and Nilo-Sudan waters (Fairhead, 1988). More particularly, the CAS rise separated the Congo paleo-basin at the south from the paleo-Lake Chad at the north, and the shoulder uplift related to the South Sudan Rift formed the Congo basin's eastern watershed (Stankiewicz & De Wit, 2006). Congolese and Nilo-Sudan watersheds apparently did not branch since then. The present distribution of the *Synodontis* species notably supports an early and near permanent Congo/Nilo-Sudan divide. Effectively, among the 119 species of the group, only two species distribution (*S. nigrita* and *S. obesus*) overlap the Congolese and the Nilo-Sudan provinces. This disjunctive pattern between Congolese and Nilo-Sudan diversity ascertains the presence of an almost impassable barrier between the provinces before the origin of the group (21.3-42.3Myr).

The molecular estimates of the age of the dispersal event between the Congolese and the Nilo-Sudan province is placed between the origin of the group ( $29 \pm 5.42$ Myr) and before speciation events within the Nilo-Sudan area ( $21.7 \pm 3.43$ Myr, Fig.2: node B).

To conclude, an alternative vicariant hypothesis for the basal lineages of the tree is conflicting with the above geological context and also with the global topology of the phylogenetic tree because a vicariant interpretation would imply multiple sister-group relationships between the Congolese and the Nilo-Sudan provinces. A single wave of invasion from the Congolese to the Nilo-Sudan province followed by long term-isolation and allopatric diversification is much more parsimonious to explain the stem topology of the tree. The waterway remains unknown.

### **Guinean affinities**

Roberts (1975) noted the extended distribution of numerous taxa such as *Polypterus*, *Doumea*, *Paramphilius* or *Pelmatochromis* which overlap the two Guinean provinces and the Congolese one. He proposed that this distribution indicates early relationships between the three provinces. However, our phylogenetic analysis does not show any evidence of relationship neither between the Lower and the Upper Guinean provinces nor between Upper Guinea and Congo (Fig. 2). This phylogeny based observation is also consistent with the distribution of the modern *Synodontis* species. On the about 120 species, only one (*S. nigrita*) overlaps the two Guinean provinces and the Congolese one (Fig. 4a) and *S. schall* encompasses the Lower and the Upper Guinean provinces (Fig. 4b): in the *Synodontis* group, amphi-Guinean species are poorly represented. However, the *Synodontis* phylogenetic tree as well as the fish distribution suggest Lower Guinean and Congolese affinities on one hand (Fig. 2: L-M), and Upper Guinean and Nilo-Sudan affinities on the other one (Fig. 2: G).

A Lower Guinea / Congolese affinity is supported by the distribution of *S. pardalis*, *S. batesii* and *S. aterrimus* which overlap the two provinces (Fig. 4d), and by the position of two taxa in our

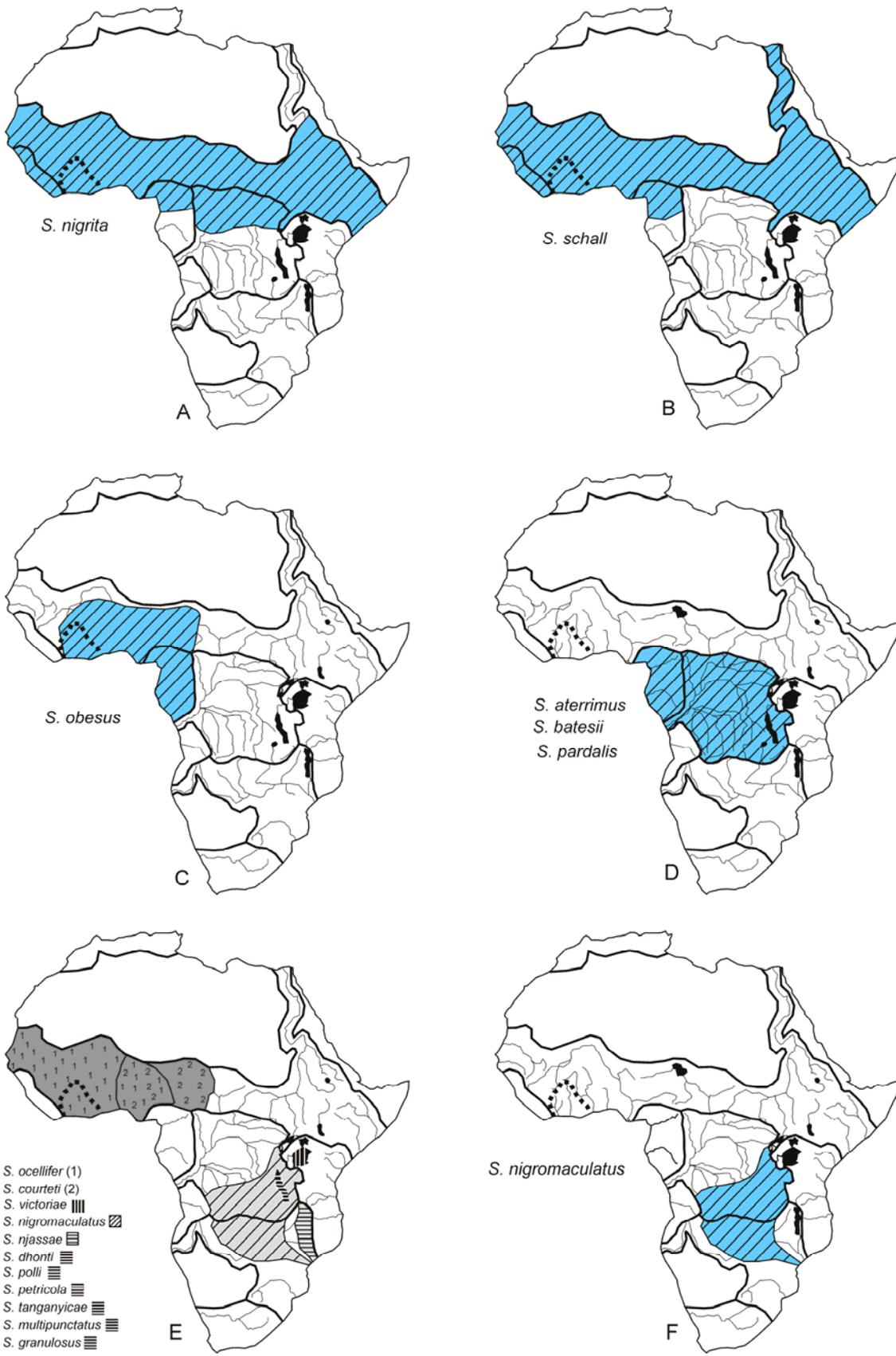


Figure 4: occurrence maps discussed in the text.

phylogenetic tree, i.e. *S. batesii*, *S. steindachneri* (Fig.2). The occurrence of *S. batesii* in the Lower Guinean province is explained by dispersal from the Congolese province in the DIVA analysis (Fig. 3: +c). The *S. batesii* dispersal in the Lower Guinean provinces would have been a possible ancient event, likely anterior to the early *Synodontis* dispersal in the Nilo-Sudan province, because the branch is dated at  $27.10 \pm 4.91$  Myr (Fig. 2). However, the *S. batesii* branch is weakly supported, leaving doubt on its placement and rendering inaccurate the molecular age estimates of the dispersal.

According to the DIVA analysis, the occurrence of *S. steindachneri* (Fig. 2: M) in Lower Guinea results from vicariance between this province and the Congolese one during the Neogene. Even considering such a large range of time, there is no geological evidence of any event explaining vicariance between the Congo and the Lower Guinean province. However, climatic change could be evoked. Cenozoic in Africa is characterized by a general trend to aridification (Kennett, 1980) which greatly accelerated during the Early Miocene as a result of the uplift of the continent and the further development of the East African Rift Valley (King, 1962; Axelrod, 1972; Baker *et al.*, 1972). Although a general trend, it was probably interrupted at times, favouring temporary expansion of the tropical forest, and at others forcing its contraction (Lewin, 1985). Splitting of forest area could explain speciation events and thus the disjunctive pattern of distribution. However, the disparity in the diversity between the two basins and the restricted occurrence of *S. steindachneri* to the Nyong River may rather indicate dispersal event. Whatever be, dispersal or vicariance, the *S. batesii* and *S. steindachneri* history as well as the continuous distribution of species such as *S. obesus* all along the coastal regions from the Congo to the Eburneo-Ganean province (Fig. 4c) support that at least punctually a freshwater continuum extended onto the Lower Guinea and the Congolese areas in the Early Miocene.

The group L (Fig. 2) which comprises the Lower Guinean species *S. rebeli* and the Nilo-Sudan *S. bugetti* appeared  $8.7 \pm 2.75$  Myr ago (Fig. 2). This disjoint distribution is explained by a vicariant event in the DIVA analysis (Fig. 3). This age can be superimposed with climatic change. The Middle to Late Miocene (15-8 Myr) witnessed the development and spread of savannas (Axelrod & Raven, 1978) which could have undoubtedly influenced species distribution.

Concerning the Upper Guinean / Nilo-Sudan relationships and according to the DIVA analysis (Fig.3), the presence of *S. schall* in the Upper Guinean province results from dispersal event from the Nilo-Sudan. The *S. schall* lineage is estimated to be  $10.2 \pm 2.51$  Myr (Fig. 2: G). We thus postulate that at least one waterway existed punctually between the Nilo-Sudan and Guinean provinces allowing their invasion. The Guinean range including the Fouta-Djalou mountains isolated a part of the Upper Guinea province from Nilo-Sudan one. It has been demonstrated to be an impassable barrier for almost all species of fishes (Hugueny & Lévêque, 1994). A waterway along the coastal is proposed to explain the spread of *S. schall* into the Upper Guinean province. Formerly, colonisation of the Senegal River by Congo-Brazzaville population has been demonstrated for cichlids (Falk *et al.*,

2003), as well as a West African coastal way for the genus *Chrysichthys* dispersal (Agnès, 1989). Furthermore, Falk *et al.* (2003) suggest that this type of dispersion along the West African coast is linked with Plio-Pleistocene climatic fluctuations. They postulated that interglacial wet tropical periods may have favoured population expansions. This scenario might be applied to *S. schall* distribution to explain its spread in the Guinean and Eburneo-Ganean provinces.

### **Colonization of the Lake Tanganyika**

Our data set comprises nine of the thirteen modern *Synodontis* species of the Lake Tanganyika among of which seven are endemic (Fig. 2). In the tree, the Tanganyikan species do not form a monophyletic group, but split into two different groups (Fig. 2). Moreover, a KH test rejects the hypothesis of their monophyly ( $p < 0.05$ ). The first Tanganyikan group is composed of the single *S. afrofisheri* species, which is the sister group of the Congolese species *S. greshoffi* (Fig. 2: N). The clade they form roots in the stem polytomy of the tree. The remaining six Tanganyikan species form a monophyletic group with *S. victoriae* which nests within the Nilo-Sudan *Synodontis* group (Fig. 2: B). The latter grouping supports Tanganyikan / Nilo-Sudanese relationships, while the former reveals affinity between the Congolese province and the Lake Tanganyika.

### ***Tanganyikan-Nilo-Sudanese relationships***

So, all the Tanganyikan *Synodontis* species of our analysis but *S. afrofisheri* stem within the Nilo-Sudan clade B (Fig. 2). They are included in the clade I which is in polytomy with *S. ocellifer* and *S. courteti* whose distributions are strictly limited to the Western part of the Nilo-Sudan province, *i.e.* Niger, Chad, Senegal, Gambia and Volta basins (Fig. 4e). The DIVA analysis supports a vicariance event (Fig. 3) with three equally supported solutions for the ancestral area of distribution of all the species at the node H except *S. ocellifer* (Fig. 2). They are Nilo-Sudan+Tanganyika (eg), Nilo-Sudan+Zambezi (ei) or Nilo-Sudan+Tanganyikan+Zambezi (egi). When looking at the geographical position of these three areas, a distribution implying the Zambezi and excluding the Tanganyika seems unlikely. The two remaining hypothesis appear equally possible. Whatever be, they both imply the existence of an ancient West-East freshwater continuum between Nilo-Sudan province and Lake Tanganyika. This freshwater continuum is broken up by vicariance arising between the Nilo-Sudan province and the Lake Tanganyika (Fig. 3) thus explaining the biogeographic split between *S. ocellifer* and *S. courteti* on one hand and the remaining Tanganyikan species on the other hand.

The estimate age of the vicariant event is between  $15.0 \pm 2.81$  Myr (node H, Fig. 2) and  $10.7 \pm 2.26$  Myr (node I, Fig. 2). This might correspond to the start of the East African Rift system which had at that

time began to uplift with the maximum uplifting reached at the Plio-Pleistocene interval (Chorowicz, 2005) rendering the biogeographic vicariant scenario congruent with geological data. More generally, the rifting and the associated events (environmental and climatic changes) are considered to be the cause of vicariance driving speciation in the East African regions, including taxa such as birds, bovids or rodents (e.g. Freitag & Robinson, 1993; Girman *et al.* 1993; Mathee & Robinson 1997; Arctander *et al.* 1999; Pitra *et al.* 2002).

Much less is known about the East-West area where the vicariance took place. In that regard, the far west distribution of *S. courteti* and *S. ocellifer* in the Nilo-Sudan province and their absence in the modern Nile River might be significant. That suggests East-West water links between Western basins of the Nilo-Sudan province and East Africa towards Central Africa in a hydrographical network independent from the Nile River. Such an ancient drainage has been assessed by McCauley *et al.* (1982, 1986) who supported a mid-Tertiary trans-African drainage system originating along the western margin of the red Sea hills in Egypt, Sudan and Ethiopia and founding its way across the Atlantic via Lake Chad, on the basis of geological data. This westward flowing is supposed to have developed during the Late Eocene and Oligocene, achieving its maximum development during the Early Miocene which is congruent with our molecular age estimate for our East-West group (node H [ $15.0 \pm 2.81$ ], Fig. 2).

McCauley *et al.* (1986) postulates that the system was then gradually disrupted at the Late Miocene by occurrence of intraplate doming and volcanism due to the rifting. The disruption of the East-West flowing has isolated a pool of the widely distributed *Synodontis* that gave a species flock in East Africa. This species flock includes the Tanganyikan species but also *S. njassae* present in the Zambezi province and in the Malawi Lake, *S. victoriae* endemic to Lake Victoria (Fig. 4f) and *S. nigromaculatus* widespread in the Lake Tanganyika, Malawi, Victoria, Edward and Chilwa, and in the Zambezian and Congolese provinces.

We assume that *S. victoriae* occurrence in Lake Victoria results from a recent emigration (Fig. 3) because the estimate age of this lineage is  $6.8 \pm 1.62$  Myr which largely predates the age of the Lake (Verheyen *et al.*, 2003).

Finally, the node including *S. nigromaculatus* and *S. njassae* is  $10.7 \pm 2.26$  Myr old (Fig. 2) whereas the split between these two species is estimated at  $0.7 \pm 0.23$  Myr (Fig. 2). The ancestral area of distribution of *S. nigromaculatus* and *S. njassae* is not resolved by the DIVA analysis (Fig. 3).

*S. nigromaculatus* inhabits in several East African Lakes (Tanganyika, Chilwa, Edward), and in the Zambezian province. Its absence in the “cuvette centrale” of the Congolese basin and its presence in the Kasai and Bangweulu-Mweru ecoregions (Fig. 4f) may be signing a recent arrival in an ever well-structured Congo basin. Effectively, at the time of *S. nigromaculatus* arrival in the Congolese water system, falls and rapids might be already seated preventing dispersal to the lower reaches of

freshwater. Moreover, the fish fauna might be installed for long also probably limiting headwater colonization by potentially competing species (Lévêque, 1997; Thieme *et al.*, 2005). In the Zambezi province, the spread of *S. nigromaculatus* is restricted to the Eastern-most area. Skelton (1986) proposed a biogeographic model of development of the fish fauna in the Zambezi province taking into account an eastern and a western arena. *S. nigromaculatus* distribution pattern is defined by Skelton (1986) as “non-endemic species confined to western-sector drainage” which might correspond to late-entrant to the Zambezian fauna. This is congruent with our molecular estimate.

### ***Tanganyikan-Congolese relationships***

Faunal affinities between the Lake Tanganyika and the Congo basin have been reported for long. They are evident when looking at the number of taxa they share. The 23 fish families that inhabit the Lake Tanganyika are all present in the Congo basin waters (Roberts, 1975; Thieme *et al.*, 2005). These faunal affinities are generally explained by considering the Malagarasi River in the East of the Tanganyika as a vestige of the Congo pre-rift drainage; all the modern fish families now describe in the Lake Tanganyika would have been members of the swamp or river-dwelling paleofauna of the Congolese region (Lévêque, 1997).

Our phylogenetic tree shows a well sustained sistership between the Congolese species *S. greshoffi* and the Tanganyikan one *S. afrofisheri* (Fig. 2: N).

The relationship between *S. afrofisheri* and *S. greshoffi* is first evoked by Poll (1971) who assumes that *S. afrofisheri* derived from *S. greshoffi* on the basis of their morphological resemblance and of their disjoint but contiguous areas of distribution.

The dispersal vicariance analysis explains that distribution by a vicariant event that affected an ancestral area of distribution which was Congolese and overlaps the Great Lakes province (Fig. 3: ad/ag/aj).

The formation of the Lake Tanganyika is dated between 9 and 12Myr (Cohen *et al.*, 1997) and the fusion in a single water body is realised around 5-6 Ma (Coulter, 1991). The estimated age for the most recent common ancestor of *S. afrofisheri* and *S. greshoffi* is  $6.3 \pm 2.18$ Myr (node N, Fig. 2). The timing of the formation of Lake Tanganyika predating the age of the Tanganyikan lineage supports dispersal rather than vicariance. Two additional points favour a dispersal scenario. First, a dispersal is a punctual event resulting in the spread of one species, whereas under a vicariance model more than one species is concerned. Second, *Synodontis greshoffi* is the most largely distributed species in the Congolese province, being present in 67 of the 158 streams of the basin. If for fish hydrographical basins are assimilated to island (Hugueny & Lévêque, 1994), then colonization processes are not random and widespread species are favoured (Patteron & Amar, 1986) because of their adaptability to a wide range of habitats or of their resistance to extinction processes (Hugueny, 1989). To conclude

on that point, timing, ichthyofaunic and ecological information plead for a dispersal event from Congo to the Lake.

### **Nilo-Sudan basin interrelationships**

In our tree, the species *S. schall* is  $2.03 \pm 1.02$  Myr old, and members are spread in Senegal, Niger, Chad, and Gambia. Together with similar distribution of several fish species including *Synodontis* (e.g. *S. membranaceus*, *S. batensoda*, *S. filamentosus*, *S. eupterus*) this clearly indicates that recent interchanges between Western Nilo-Sudan basins occurred during the Pleistocene.

Introgression between *S. schall* and *S. frontosus* has been proposed to explain the gene tree inconsistency with the species tree. The more likely place of introgression is the contact zone between the two species, *i.e.* the Nile River, with a subsequent dispersal of *S. schall* specimens from the Nile to the Chadian basin. The clade O (Fig. 2) that includes the introgressed specimens is dated at  $1.6 \pm 0.83$  Myr.

Roberts (1975) and Lévêque (1997) suggest the existence of a Nile Chad pathway to explain the nearly identical fish faunas of Lake Chad and Nile. Two possible waterways have been evoked between the two former basins. The first one is located to the North-East of Lake Chad, via the Mourdi depression and through the gap between the Erdi plateau and the Ennedi massif (Lévêque, 1997). The second one follows the Upper Chari Valley and the Bahr el Arab (Beadle, 1981; Lévêque, 1997). During the Plio-Pleistocene pluvial periods, connections might have occurred between Nile and Chad through one or another or the two former waterways. A third path for fish exchanges is conceivable; the trans-African drainage defined by McCauley (1986) may have been reused by intermittent streams during the Holocene pluvials (McCauley, 1986).

### **CONCLUSION**

One of the major causes that shaped the modern ichthyofaunal provinces in Africa is certainly the Cenozoic uplift spatially linked to Eastern Africa (Burke, 1996; Gurnis *et al.*, 2000). So far, it is admitted that before this uplift, large parts of the continent have been under the sea level (Stankiewicz & de Wit, 2006) with the remaining parts including endoreic basins with low divides between them. These rather permeable barriers resulted in a widespread and homogenous Paleogene freshwater fauna (Lévêque, 1997). The Late Oligocene to Middle Miocene probably marked the beginning of generalised elevation of large regions of central and eastern Africa, and Thieme *et al.* (2005) proposed that the major catchments of mainland Africa, existed at the beginning of the Miocene (23-5.3 Ma), with the exception of the drainage systems of Eastern Africa. These geological data are

congruent with the estimate molecular dating of the rise of the *Synodontis* group at  $29.0 \pm 5.42$  Myr (node A, Fig. 2). Further geological events may have acted as a species pump in the beginning of the history of the group.

The most ancient lineages of *Synodontis* are founded in the Congolese basin which fits with previous molecular studies on other freshwater fish taxa (Wieczorek *et al.*, 2000; Falk *et al.*, 2003). This supports the assumption made by Fjeldsa and Lovett (1997) that forest area due to their stability enables survival of ancient lineages. Then, dispersal event from the Congolese into the Nilo-Sudan province and almost contemporaneously into the Lower Guinean constitute the major steps in the large scale geographic spread of the *Synodontis* on the African continent. Those events occur likely in the Late Paleogene time.

In the Nilo-Sudan province, geological events together with climatic changes have played a major role in shaping the diversity and the distribution of the *Synodontis* species. The existence of an ancient West-East province, possibly independent from a “proto-Nile” river is supported by the *Synodontis* history. We have demonstrated, that vicariance between the Eastern and the Western parts of the Nilo-Sudan province, in relation with the East African rifting, has influenced not only the distribution and speciation of terrestrial species but also the aquatic ones, in the Middle Miocene times (16-11 Myr). Then, Plio-Pleistocene climatic fluctuations contributed to give the modern pattern of distribution notably by favouring fish exchanges during wet periods, between the Nile and the Chad basin and along the West African coast.

While the history of the Congolese *Synodontis* clearly roots in the Late Paleogene, much more recent events also contributed to explain the modern pattern of their distribution. *S. greshoffi*, although being a recent species when compared to the age of speciation occurring in the Congo basin, is the most widespread of the province. This is consistent with the suggestion of Roberts (1975) that climatic fluctuations in the Pleistocene have induced cycling of taxa (colonization of an area by newly formed species).

Greenwood (1983) and Lévêque (1997) have explain the pan-African pattern of distribution of some taxa such as *Polypterus bichir*, *Malapterurus electricus* or *Synodontis species* to be the result of an ancient stage during which all the waterways were interconnected. They propose that “the break-up of this early hydrographic network, the consequent isolation biota, and their differentiation (taxonomically and phylogenetically) in that isolation, are all elements of a classical vicariance pattern in historical biogeography”. As evoked above, their assumption is partially verified for the genus *Synodontis* whose pattern of speciation is parallel to the setting up of the hydrographical network in the Late Paleogene and Early Neogene times. However, our study also shows that a large distribution in the African freshwater may result from much recent interconnections between basins and/or provinces. *S. greshoffi*, the more widespread species of the Congolese basin and *S. schall*, the

more widespread species of the Nilo-Sudan province, are both recent species when compared to the age of group. The relationship between large distribution and an old age of a taxon is thus not evident.

## Acknowledgement

The analyses were run in the IRD - UMR 5554 (Montpellier, France). We are grateful to Randall Brummett (World Fish) and Dorothy Nyingi (National Museums of Kenya) for providing *Synodontis* tissue for molecular analysis. We extend gratitude to Gilles Fédière, Bruno Sicard and Yacouba Traore (IRD Bamako, Mali), Jean-Yves Moisseron (IRD Cairo, Egypt), and A. Likius and Fabrice Lihoreau (University of N'Djamena, Chad) for field and sampling assistance. We also thank ANR (Projet ANR 05-BLAN-0235) and NSF (RHOI) for fieldwork support.

## References

- Agnèse, J.F. (1989) *Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes Ouest-Africains ayant un intérêt pour l'aquaculture*. PhD Thesis, University of Montpellier, France.
- Arctander, P., Johansen, C. & Coutellec-Vreto, M. A. (1999) Phylogeography of three closely related African bovinds (tribe Alcelaphini). *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 1724-1739.
- Axelrod, D. I. (1972) Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. *Occasional paper of the Museum of the University of Arkansas*, **4**, 15–68.
- Axelrod, D.I., & Raven, P.H. (1978) Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. *Biogeography and Ecology of Southern Africa* (ed by M.J.A. Werger), pp. 77–130. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- Baker, B. H., Mohr, P. A. & Williams, L.A.J. (1972) Geology of the eastern rift system of Africa. *Special paper-Geological Society of America*, **136**, 1–67.
- Bănărescu, P. (1995) *Zoogeography of Freshwaters*. Distribution and dispersal of freshwater animals in Africa, Pacific areas and South America **3**. Aula-Verlag, Wiesbaden
- Beadle, L.C. (1981) *The inland waters of tropical Africa*. Longman, London, 2nd edition
- Bernatchez, L., Glément, H., Wilson, C. & Danzmann R.G. (1995) Fixation of introgressed mitochondrial genome of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, **52**, 179-185.
- Boulenger, G.A. (1905) The distribution of African freshwater fishes. *Report of the Meeting of the British association for the Advancement of Science*, **75**, 412-432.
- Brandstätter, A., Salzburger, W. & Sturmbauer, C. (2005) Mitochondrial phylogeny of the Cyprichromini, a lineage of open-water cichlid fishes endemic to Lake Tanganyika, East Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **34**: 382-391.

- Burgess, W. E. (1989) An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey, U.S.A: 1-784
- Gosse, J.P. (1986) Malapteruridae, Mochokidae, Anabantidae. In: Daget et al. 1986 Cloffa **2**.
- Burke, K., (1996) The African Plate. *South African Journal of Geology*, **99**, 341-409.
- Chorowicz, J. (2005) The East African rift system, *Journal of African Earth Sciences*, **43**, 379–410.
- Cohen, AS., Lezzar, K.E., Tiercelin, J.J., & Soreghan, M. (1997) New paleogeographic and lake-level reconstructions of Lake Tanganyika: implications for tectonic, climatic and biological evolution in a rift lake. *Basin Research*, **7**, 107-132.
- Coulter, G. W. (1991) *Lake Tanganyika and its life*, 1st edn. Oxford University Press, New York.
- Day, J.J., Santini, S. & Garcia-Moreno, J. (2007) Phylogenetic relationships of the lake Tanganyika cichlid tribe lamprologini: The story from mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**: 629-642.
- Delvaux, D. (1995) *Age of Lake Malawi (Nyasa) and water level fluctuations*. Musée Royale de l’Afrique Centrale (Tervuren). Rapport annuel, 99-108.
- Dowling, T.E. & De Marais, B.D. (1993) Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes. *Nature*, **362**, 444-446.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids. Symposium Series*, **41**, 95-98.
- Fairhead, J.D. (1988) Mesozoic plate tectonic reconstructions of the Central South Atlantic Ocean: the role of the West and Central African Rift system. *Tectonophysics*, **155**, 181–191.
- Falk, T.M., Teugels, G.G., Abban, E.K., Villwock, W. & Renwranz, L. (2003) Phylogeographic patterns in populations of the black-chinned tilapia complex (Teleostei, Cichlidae) from coastal areas in West Africa: support for the refuge zone theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **27**, 81–92
- Felsenstein, J. (1993) *Phylogenetic inference package (PHYLIP)*, version 3.5. University of Washington, Seattle, Washington.
- Fjeldsa, J. & Lovett, J. (1997) Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 325–346.
- Freitag, S. & Robinson, T. J. 1993 Phylogenetic patterns in mitochondrial DNA of the Ostrich (*Struthio camelus*) *The Auk*, **110**, 614-622.
- Funk, D.J. & Omland, K.E. (2003) Species-level paraphyly and polyphyly: Frequencies, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 397-423.
- Gheerbrant, E. & Rage, J-C (2006) Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241**, 224-246

- Girman, D.J., Wayne R.K., Kat, P.W., Mills, M.G.L., Ginsberg, J.R., Borner, M., Wilson, V., Fanshawe, J.H., FitzGibbon, C.D. & Lau, L.M. (1993) Molecular-genetic and morphological analyses of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Journal of heredity*, **84**, 450-459.
- Greenwood, P. H. (1983) The zoogeography of African freshwater fishes: Bioaccountancy or biogeography? In R.W. Sims, J.H. Price & P.E.S. Whalley (Eds) *Evolution, time and space: the emergence of the biosphere* **23**. Academic Press, London, England : 179-199
- Guindon, S. & Gascuel, O. (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, **52**, 696–704.
- Gurnis, M., Mitrovica, J.X., Ritsema, J. & Van Heijst, H.-J. (2000) Constraining mantle density structure using geological evidence of surface uplift rates: the case of the African Superplume. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **1**, p. 1999GC000035.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**, 95-98.
- Hare MP & Avise JC. (1998) Population structure in the American oyster as inferred by nuclear gene genealogies. *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 119–28
- Hugueny, B. (1989) Biogéographie et structure des peuplements de poissons d'eau douce de l'Afrique de l'ouest : approches quantitatives.
- Hugueny, B. & Lévêque, C. (1994) Freshwater fish zoogeography in West Africa: faunal similarities between river basins. *Environmental biology of fishes*, **39**, 365-380.
- Irwin, D.M., Kocher, T.D. & Wilson, A.C. (1991) Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, **32**, 128–144.
- Kennett, J. P. (1980) Paleoceanographic and Biogeographic Evolution of the Southern Ocean during the Cenozoic, and Cenozoic Microfossil Datums. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **31**, 52-123.
- King, L. C. (1962) *The geomorphology of the Earth: a study and synthesis of world scenery*, 2nd edn. Hafner Publishing Company, New York.
- Kishino, H. & Hasegawa, M. (1989) Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea. *Journal of Molecular Evolution*, **29**, 170–179.
- Kishino, H., Thorne, J.L. & Bruno, W.J. (2001) Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **18**, 352–361.
- Koblmüller, S., Strumbauer, C., Verheyen, E., Meyer, A. & Salzburger, A. (2006) Mitochondrial phylogeny and phylogeography of East African squeaker catfishes (Siluriformes: *Synodontis*). *BMC Evolutionary Biology*, **6**:49.
- Kocher, T.D., Conroy, J.A., McKaye, K.R., Stauffer, J.R. & Lockwood, S.F. (1995) Evolution of NADH dehydrogenase subunit 2 in east African cichlid fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **4**: 420-432.

- Kumar S., Tamura K. & Nei M. (2004) MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*, **5**, 150-163.
- Lévêque, C. (1997) *Biodiversity dynamics and conservation: The freshwater fish of tropical Africa*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lewin. R. (1985) Paleoclimates in Southern Africa. *Science*, **227**, 1325-1327.
- McCauley, J.F., Schaber, G.G., Breed, C.S., Grolier, M.J., Haynes, C.V., Issawi, B, Elachi, C & Blom, R. (1982) Subsurfaces valleys and geoarchaeology of the Eastern Sahara revealed by shuttle radar. *Science*, **218**, 1004-1020.
- McCauley, C.S. Breed, G.G. Schaber, W.P. McHugh, B. Issawi, C.V. Haynes, M.J. Grolier & El Kilani A. (1986) Paleodrainages of the Eastern Sahara—the radar rivers revisited. SIR A/B implications for a mid-Tertiary trans-African drainage system. *IEEE Transactions on Geosciences and Remote Sensing*, **24**, 624–648.
- Masta SE, Sullivan B, Lamb T & Routman EJ. (2002) Phylogeography, species boundaries, and hybridization among toads of the *Bufo americanus* group. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **24**, 302–314
- Mathee, C. A. & Robinson, T. J. (1997) Mitochondrial DNA phylogeography and comparative cytogenetics of the springhare, *Pedetes capensis* (Mammalia: Rodentia). *Journal of Mammalian Evolution*, **4**, 53-73.
- Miller, E.R. (1999) Faunal correlation of Wadi Moghara, Egypt: implications for the age of *Prohylobates tandyi*. *Journal of Human Evolution*, **36**, 519–533
- Nylander, J.A.A. (2004) MrModeltest 2.0. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Nylander, J.A.A., Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. & Nieves- Aldrey, J.L. (2004) Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, **53**, 47–67.
- Patterson, B.D. & Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological journal of the Linnean Society*, **28**, 65-82
- Paugy D. & Roberts T.R. (1994). Mochokidae. In C. Lévêque, D. Paugy & Teugels G.G. (Eds) *Faunes des poisons d'eau douce et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest 2*. Editions de l'ORSTOM : 500-563.
- Pellegrin J. (1912) Les poissons d'eau douce d'Afrique et leur distribution géographique. *Mémoires de la Société Zoologique de France*, **25**, 63-83
- Pitra, C., Hansen, A. J., Lieckfeldt, D. & Arctander, P. (2002) An exceptional case of historical outbreeding in African sable antelope populations. *Molecular Ecology*, **11**, 1197-1208.
- Poll M. (1957) *Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique*, Série in-8°, n°54. Sciences Zoologiques. Annales du Musée royale de l'Afrique Centrale.
- Poll M. (1971) *Revision des Synodontis Africains (Famille Mochocidae)*, Série in-8°, n°191. Sciences Zoologiques. Annales du Musée royale de l'Afrique Centrale.

- Posada, D. & Crandall, K. (1998) Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, **14**, 817–818.
- Posadas, P., Crisci, J.V. & Katinas, L. (2006) Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, **66**, 389–403.
- Priem R. (1920) Poissons fossiles du Miocène d'Égypte (Burdigalien de Moghara, “Désert lybique”). *Contribution à l'étude des vertébrés miocènes de l'Égypte* (ed. by R. Fourtau), pp. 8–15. Government Press.
- Roberts T.R. (1975) Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **57**, 249–319.
- Ronquist, F. (1996) diva version 1.1. Computer program for MacOS and Win32. <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>
- Ronquist, F. (1997) Dispersal–vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, **46**, 195–203.
- Rutshmann, F. (2005) Bayesian Molecular dating using PAML/multidivtime. A step-by-step manual. University of Zurich, Switzerland. Available at <http://www.plant.ch>.
- Salzburger, W., Mack, T., Verheyen, E. & Meyer, A. (2005) Out of Tanganyika: Genesis, explosive speciation, key-innovations and phylogeography of the haplochromine cichlid fishes. *BMC Evolutionary Biology*, **5**:17.
- Sanmartín, I. (2003) Dispersal vs. vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of Biogeography*, **30**, 1883–1897.
- Sanmartín, I., Enghoff, E. & Ronquist, F. (2001) Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, **73**, 345–390.
- Skelton, P.H. (1986) Distribution patterns and biogeography of non-tropical southern African freshwater fishes. In: E.M. Van Zinderen Bakker, J.A. Coetzee & Scott L. (Eds) *Paleoecology of Africa and the Surrounding Islands* **17** Balkema, Rotterdam
- Stankiewicz, J. & de Wit M.J. (2006) A proposed drainage evolution model for Central Africa-Did the Congo flow East? *Journal of African Earth Sciences*, **44**, 75–84
- Swofford, D.L. (2002) PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\* and other methods), version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taverne, L. & Aloulou-Triki, A. (1974) Étude anatomique, myologique et ostéologique du genre *Synodontis* Cuvier (Pisces: Siluriformes, Mochocidae). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Series in 8°, Sciences Zoologiques*, **210**.
- Thieme, M.L., Abell, R.A., Stiassny, M.L.J., Skelton, P.H & Lehner B. (2005) Freshwater ecoregions of Africa and Madagascar: A conservation assessment. Island Press, Washington, DC, USA.
- Thorne, J.L., Kishino, H. & Painter, I.S. (1998) Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 1647–1657.

- Thorne, J.L. & Kishino, H. (2002) Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology*, **51**, 689–702.
- Verheyen, E., Salzburger, W., Snoeks, J. & Meyer, A. (2003) Origin of the Superflock of Cichlid Fishes from Lake Victoria, East Africa. *Science*, **300**, 325-329.
- Voelker, G. (1999) Dispersal, vicariance, and clocks: historical biogeography and speciation in a cosmopolitan passerine genus (Anthus: Motacillidae). *Evolution*, **53**, 1536–1552.
- Wieczorek, A.M., Drewes, R.C. & Channing, A. (2000) Biogeography and Evolutionary History of Hyperolius Species: Application of Molecular Phylogeny. *Journal of Biogeography*, **27**, 1231-1243
- Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A. & Reeder, T.W. (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, **168**, 579–596.
- Wilson, C.C. & Bernatchez, L. (1998) The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*). *Molecular Ecology*, **7**, 127-132.
- Xiang, Q.Y. & Soltis, D.E. (2001) Dispersal–vicariance analyses of intercontinental disjuncts: historical biogeographical implications for angiosperms in the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, **162**, S29–S39.
- Yang Z (1997) paml: a programme package for phylogenetic analysis by maximum likelihood. *Computer Applications in the Biosciences*, **13**, 555–556.
- Zink, R.M., Blackwell-Rago, R.C. & Ronquist, F. (2000) The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**, 497–503.

## Figure captions

**Figure 1:** African ichthyological provinces with delimitation indicated. The number of endemics species and the total number of species are given into brackets.

**Figure 2:** Consensus tree of the phylogenetic analysis. The strict consensus of the Neighbour-Joining tree (NJ), the Most Parsimonious tree (MP), the optimal Maximum Likelihood (ML) topology and the Bayesian Inference (BI) tree is shown. Bootstrap support values above the branches (BI/ML/NJ/MP). Age estimate are given below the branches in million years (Myr) with the standard deviation estimates into brackets. Grey box indicates the minimum and the maximum age estimate at each node. Lettered nodes are discussed in the text. Empty circle represents the nodes used for the calibration. Boxes indicate the distribution of the species a: Congo, b: Upper Guinea, c: Lower Guinea, d: Lake Edward, d': Lake Victoria, e: Nilo-Sudanese, f: Eburneo-ganeene, g: Lake Tanganyika, h: Malawi lake, i: Zambezi, j: Lake Rukwa, k: Lake Chilwa. Below the tree, scale bar, in million years (Myr).

**Figure 3:** Inferred historical distribution of the genus *Synodontis* using dispersal-vicariance analysis (DIVA). At each node the optimal distribution is given. When equally optimal distributions are proposed they are indicated separated by a slash; when more than ten equally optimal solutions are proposed the node is stated as “ambiguous event”. The maximum number of ancestral areas is constrained to 5 (max areas =5). Symbols: ■ vicariance event, dispersal event in the province indicated by a (+). a: Congo, b: Upper Guinea, c: Lower Guinea, d: Lake Victoria/Edward, e: Nilo-Sudanese, f: Eburneo-ganeene, g: LakeTanganyika, h: Lake Malawi, i: Zambezi, j: Lake Rukwa, k: Lake Chilwa. Modern distributions for each species are indicated on the terminal branches.

**Figure 4:** occurrence maps discussed in the text.

## Table caption

**Table 1:** *Synodontis* species sequenced in this study, and species analysed as outgroups: species, collector(s); areas of sampling; number of specimens and GenBank accession number.

## Conclusion: discussion et perspectives

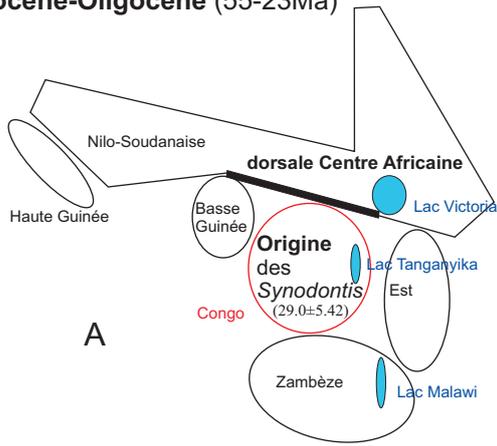
Le genre *Synodontis* est l'un des genres de poisson-chat le plus diversifié et le plus largement distribué en Afrique. Bien que son caractère « marqueur de l'histoire des bassins » ait été remarqué par Poll (1971), aucune étude poussée n'avait jamais été entreprise sur le groupe. Elle est pourtant indispensable si l'on veut utiliser ce groupe comme marqueur de l'histoire des connexions entre bassins.

- La variation **ostéologique** au sein du genre n'avait jamais été estimée. Les caractères ostéologiques permettant l'identification des différentes espèces et la variabilité intra-spécifique ne sont pas connus. Seul Poll (1971) propose un atlas des cleithra précisant que cet os est sans doute un bon candidat pour la reconnaissance des espèces. Nous avons collecté et préparé plus de 200 spécimens actuels intégrant quatorze espèces. Nous avons démontré qu'il est possible de distinguer les espèces de *Synodontis* actuelles sur une base ostéologique seule. Ce travail constitue donc la première étude approfondie de l'anatomie du groupe et pose les bases de la définition ostéologique des espèces au sein des *Synodontis*.

- L'étude des *Synodontis* dans le **registre fossile** était jusqu'à lors limitée à une identification des restes au niveau générique. En effet, il n'existe pas dans les musées de matériel de comparaison disponible, préparé en squelettes secs, mais surtout aucune étude ostéologique des nombreuses espèces du genre n'avait été proposée. Nous avons appliqué la connaissance des caractères spécifiques osseux des taxons d'un bassin actuel (Tchad) au registre fossile de ce même bassin et décrit les premières espèces fossiles de *Synodontis*.

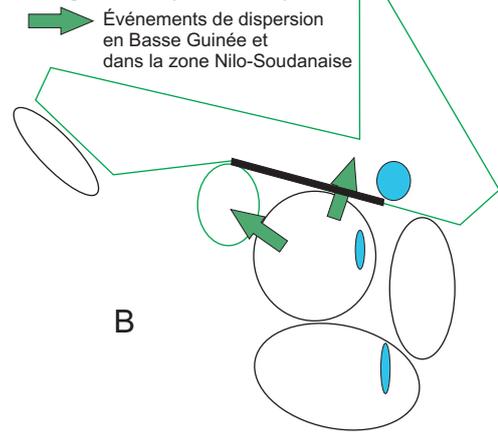
- Jusqu'à présent la **phylogénie** du groupe n'avait été que peu explorée. En effet, seuls deux travaux existent, l'un traitant du flock des *Synodontis* dans le Lac Tanganyika (Day & Wilkinson, 2006) et l'autre de la co-évolution des cichlidés et de *S. multipunctatus*, ce dernier cédant ces œufs à la bouche des premiers pour les y faire développer au dépens de leurs larves (Koblmüller *et al.*, 2006). Ces travaux s'inscrivent dans la compréhension de la diversité ichthyologique des grands Lacs. L'histoire des *Synodontis* à l'échelle du continent africain n'avait jamais été explorée. Outre les *Synodontis*, cette remarque peut être élargie à la plupart des phylogénies moléculaires proposées pour les taxons africains. Elles portent généralement sur la région Est-Africaine avec pour objectif l'étude des flocks et des relations entre les différents sous-bassins.

### Eocène-Oligocène (55-23Ma)



A

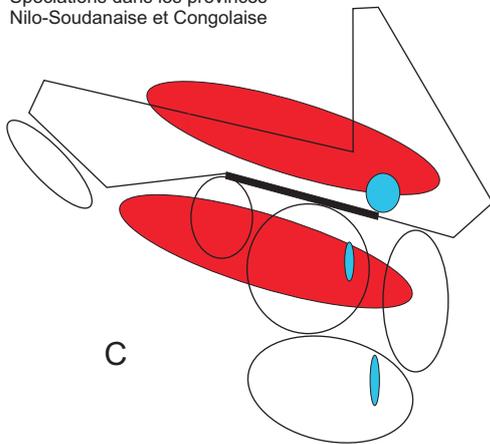
### Oligocène (33-23Ma)



B

### Miocène (20-10Ma)

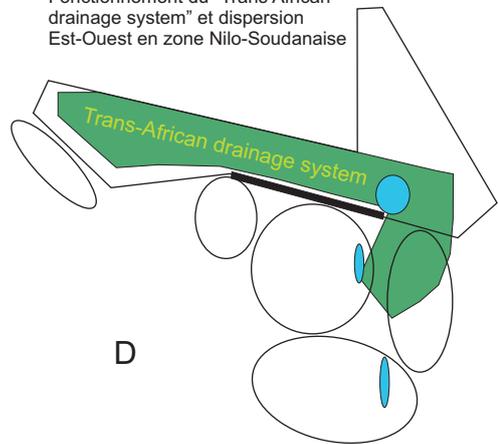
Spéciations dans les provinces Nilo-Soudanaise et Congolaise



C

### Miocène supérieur (23-15Ma)

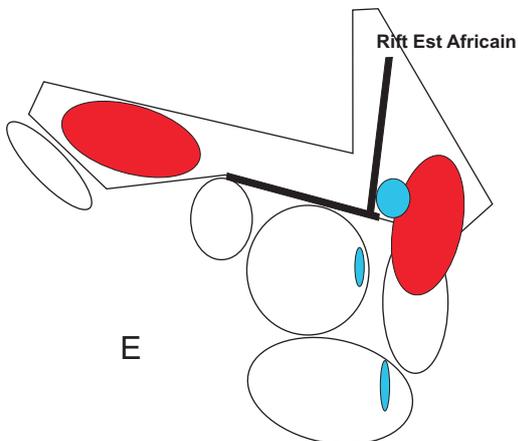
Fonctionnement du "Trans African drainage system" et dispersion Est-Ouest en zone Nilo-Soudanaise



D

### Miocène moyen à supérieur (15-10Ma)

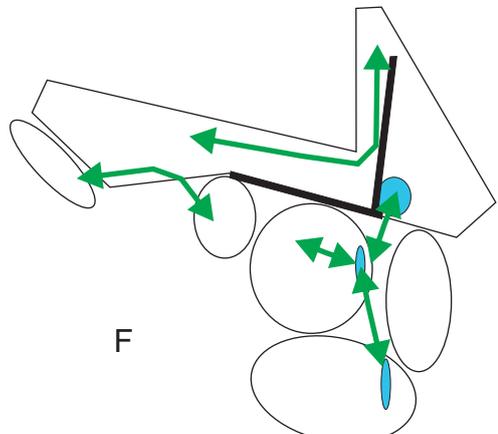
Événement majeur de vicariance entre l'Afrique Centrale et l'Afrique de l'Est



E

### Plio-Pléistocène jusqu'à l'actuel (5Ma)

- Homogénéisation de l'ichtyofaune en zone Nilo-Soudanaise
- Événements de dispersion entre le lac Tanganyika et la province Congolaise et Zambézienne
- Événements de dispersion du bassin Congolais vers le lac Tanganyika



F

Figure 1. Scénario phylogéographique des Synodontis, en Afrique.

Le travail présenté ici constitue donc une avancée majeure sur la connaissance des *Synodontis*, apportant des informations sur leur histoire phylogénétique et par la même géographique, mais aussi sur leur évolution morphologique. Jamais l'étude d'un groupe n'avait intégré à un tel niveau les données de l'actuel et du fossile. Cette étude a été menée avec l'objectif ultime de mieux comprendre l'évolution du réseau hydrographique d'Afrique au Néogène.

Dans cette partie nous allons reprendre les principaux résultats obtenus et, quand cela s'avère judicieux, proposer des développements.

## Phylogénie et phylogéographie du groupe (Fig. 1)

L'étude de la phylogénie des *Synodontis* a révélé une histoire qui se déroule en trois phases. Tout d'abord, la dorsale Centre-Africaine, mise en place dès le début du Cénozoïque (Stankiewicz & de Wit, 2006) agit comme une barrière presque imperméable prévenant la dispersion du groupe et favorisant les spéciations au sein des provinces Nilo-Soudanaise et Congolaise bien individualisées (Fig. 1A-C). Dans un deuxième temps, au Miocène, la mise en place du Rift Est-Africain est à l'origine d'un événement de vicariance majeur divisant une population de *Synodontis* dont la distribution s'étendait d'Est en Ouest dans la zone Nilo-Soudanaise (Fig. 1D-E). La troisième phase de l'évolution du groupe est plio-pléistocène (Fig. 1F). Elle correspond à une phase de dispersion des espèces dans la zone Nilo-Soudanaise au moins. Elle est vraisemblablement liée aux variations climatiques favorisant les échanges entre bassins en période humide.

Ces principaux résultats acquis (Chapitre 4) sont présentés et discutés afin d'en dégager de nouvelles perspectives.

### 1. Origine du groupe et dispersion ancienne

Le groupe prend son origine dans la province Congolaise ou éventuellement dans la province Congolaise + Basse Guinée. Les nœuds basaux sont faiblement soutenus et il est difficile de trancher en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses. Ce qui est certain, c'est que l'affinité entre les deux régions, Congo et Basse Guinée, est établie tôt dans l'histoire du groupe. Quoiqu'il en soit, l'analyse de "dispersion-vicariance" suggère une origine congolaise et il nous a semblé bon, vue la faible résolution des nœuds basaux, de nous cantonner à cette hypothèse.

La barrière géologique formée entre la province Congolaise et la province Nilo-Soudanaise prévient, pour les *Synodontis*, les passages entre les deux zones et ce depuis l'émergence du groupe et jusqu'à l'actuel. Cette barrière, structurante dans l'histoire du groupe, explique probablement l'endémisme de certains autres genres confinés à l'une ou l'autre de ces régions. Pour la famille des Mochokidae, les genres *Atopochilus* et *Euchilichthys* sont distribués dans le bassin Congolais uniquement tandis que le genre *Mochokus* est distribué dans la zone Nilo-Soudanaise uniquement. Il sera intéressant de

comprendre comment l'histoire de la famille, dont l'âge est postérieur à l'isolement de la plaque Africaine, s'est écrite autour de cette barrière et si ce pattern de distribution des espèces de *Synodontis* existe pour certains autres genres de la famille (*Chiloglanis* par exemple).

La dorsale Centre-Africaine est franchie au moins une fois par une population de *Synodontis*. Cette dispersion est datée à 20 millions d'années au moins. L'étanchéité de cette barrière est soutenue par la distribution des espèces de *Synodontis*. En effet, seuls *S. nigrita* et *S. obesus* couvrent la province Nilo-Soudanaise et la province Congolaise. *S. nigrita* est distribuée largement dans la province Nilo-Soudanaise mais dans la province Congolaise elle est confinée à un cours d'eau, le Bomokandi. Du fait de la position basale de cette lignée et de l'origine congolaise proposée pour le groupe, il est probable que cet endémisme corresponde à une distribution relictuelle. Cela pourrait également correspondre à des échanges localisés entre la bordure nord du réseau congolais et le sud du bassin tchadien.

## 2. Un système hydrographique ancien : le Trans-African drainage system

Deux espèces de *Synodontis* d'Afrique de l'Ouest, *S. courteti* et *S. ocellifer*, sont placées en groupe-frère d'un pool d'espèces d'Afrique de l'Est. La distribution restreinte des espèces *S. courteti* et *S. ocellifer* dans les bassins d'Afrique de l'Ouest n'a pas été expliquée par leur disparition dans le Nil, comme classiquement proposé pour interpréter cette distribution bipolaire, mais par le fonctionnement d'un système hydrographique ancien, nommé Trans-African drainage system. Le fonctionnement de ce système aurait débuté à l'Oligocène et aurait atteint son paroxysme au Miocène Moyen (McCauley *et al.*, 1982, 1986). Selon ces auteurs, la rupture aurait eu lieu au Miocène Moyen à Supérieur. Pour le groupe des *Synodontis*, elle est enregistrée entre 10 et 15 millions d'années. Tandis que l'influence de la mise en place du Rift sur les faunes de vertébrés terrestres est documentée, elle l'est peu pour les faunes aquatiques. Pour déterminer dans quelle mesure cet événement a influencé l'ichtyofaune dans son ensemble, l'existence de pattern vicariant de part et d'autre du Rift doit être testée sur des taxons indépendants phylogénétiquement.

Ce résultat (vicariance liée à la mise en place du Rift) et le précédent (rôle de la barrière Centre Africaine) indiquent clairement que la diversification des *Synodontis* est ancienne et qu'elle s'est structurée autour de la mise en place ou du maintien de grandes structures géologiques. Il contredit un des postulats favorisés pour expliquer la biodiversité des poissons néotropicaux : la théorie des zones refuges (Haffer, 1982). Cette dernière stipule que la période principale de diversification des taxons est récente et doit pouvoir être corrélée aux fluctuations climatiques pléistocènes. S'il est vrai que cette théorie explique de façon satisfaisante la diversité et la distribution d'un certain nombre de taxons, elle s'applique difficilement dans le cas présent. En revanche, mes résultats supportent un modèle 'hydrogéologique' tel que proposé par Lundberg (1998). Il stipule que la typologie des distributions et des spéciations observées actuellement a pour origine des changements paléohydrographiques anciens. La validation de ce modèle pour les faunes de vertébrés africains en général se heurte à une difficulté de taille : le réseau hydrographique ancien et son évolution sont très mal connus. A cet égard, l'étude du registre fossile s'avère être le seul outil qui a démontré son efficacité.

En fait, les groupes aquatiques ou semi-aquatiques apportent des éléments pour reconstruire le réseau hydrographique ancien. Par exemple, l'étude de la distribution des anthracothères a mis en évidence l'existence d'une province Tchado-Libyenne, il y a 7 millions d'années (Lihoreau *et al.*, 2006). Elle a été confirmée par la distribution des poissons-chats ariidés fossiles présents dans les deux zones. Ils ont permis d'étendre son existence jusque vers 5 millions d'années (Otero, Pinton, *et al.*, soumis). De même, l'étude de la distribution du genre *Semlikiichthys* (*ibid.*) soutient, tout comme notre analyse moléculaire, l'existence d'un réseau transafricain rompu il y a plus de 7 millions d'années.

Une fois réalisée l'étude des fossiles est-africains, l'ensemble des données concernant les *Synodontis* fossiles sera intégré pour préciser notre modèle paléogéographique.

### 3. Le Plio-Pléistocène, période de dispersion

L'homogénéité des distributions des *Synodontis* dans la zone Nilo-Soudanaise est frappante, notamment entre les bassins ouest-africains. La plupart des espèces de *Synodontis* présentes au Tchad, le sont aussi dans le bassin du Niger, du Sénégal, de la Volta et dans une moindre mesure dans le bassin de la Gambie. Ce pattern est expliqué par les fréquentes connexions entre ces bassins qui sont probablement favorisées lors des phases humides du Plio-Pléistocène. Pour *S. schall*, nous avons proposé que ces événements sont particulièrement récents, sans doute pléistocènes.

En plus de ces connexions dans la zone ouest-africaine, une introgression est constatée entre *S. schall* et *S. frontosus* dans le Nil. Cela nous permet de dater un événement de dispersion du Tchad vers le Nil à moins de  $1,6 \pm 0,83$  Ma. La voie empruntée n'a pas pu être déterminée mais trois sont documentées : 1) au Nord-Est du Tchad, *via* la dépression du Mourdi (Lévêque, 1997), 2) suivant la vallée du Chari et le Barh El Arab (Beadle, 1981; Lévêque, 1997), et 3) par le Trans-African drainage system dont McCauley (1986) propose qu'il aurait pu être réutilisé à des périodes récentes à la faveur d'épisodes humides.

Le bassin du Tchad, occupe une position centrale dans la zone Nilo-Soudanaise, au carrefour de l'ensemble des bassins. Cette localisation associée à un brassage important entre les différentes zones de la province peut expliquer en partie l'absence d'endémisme actuellement dans le bassin du Tchad.

Il nous semble que des études moléculaires complémentaires des populations de certaines espèces de *Synodontis* doivent permettre de préciser plus avant l'histoire des connexions entre les bassins de la zone Nilo-Soudanaise. Pour cela, il faut choisir la ou les espèces qui ont enregistré les informations qui nous intéressent. *S. schall*, l'espèce la plus répandue dans la province paraît être le candidat idéal. *S. nigrita*, dont la lignée est d'âge beaucoup plus ancien mais dont la distribution dans la zone est quasi-comparable pourrait venir compléter l'échantillonnage. Ces deux espèces d'âges apparemment très différents ont-elles acquis un pattern de distribution semblable à la faveur des mêmes événements ? Ou bien racontent elles différents épisodes de l'histoire des bassins ? Les séquences étudiées doivent révéler des différences populationnelles. En cela, la D-Loop de l'ADN mitochondrial et l'ADN microsatellite sont des bons candidats.

Par ailleurs, notre étude phylogéographique révèle une migration de *S. nigromaculatus* en Afrique de l'Est vers le bassin du Congo et vers la province Zambézienne depuis le Lac Tanganyika. Cet événement est vraisemblablement pléistocène. La distribution de *S. nigromaculatus* dans la partie

haute du bassin Congolais est partagée avec d'autres espèces : *S. polystigma*, *S. unicolor*, *S. katangae* qui sont par ailleurs endémiques à cette zone. Deux explications peuvent être proposées pour expliquer ces distributions : des spéciations récentes localisées dans cette zone ou des phénomènes de captures. Ces dernières sont documentées entre le sud du bassin du Congo et le nord de la province Zambézienne (Skelton, 1994). Cette proposition apparaît donc plus vraisemblable.

Pour mieux expliquer la distribution des poissons des eaux douces africaines, il faut réussir à dater plus précisément les captures de cours d'eau. Cependant, l'hypothèse d'arrivée d'espèces dans des écorégions bien délimitées et ayant donné lieu à des flocks ailleurs que dans les grands lacs est envisageable.

Répondre à ces questions suppose d'avoir cerner parfaitement la typologie des distributions des espèces de *Synodontis* actuels. C'est l'une des prochaines étapes du travail sur le groupe que nous allons entreprendre. Elle sera fondamentale.

#### **4. Et les provinces Guinéennes ?**

Des relations entre le Congo et la Haute Guinée ont été démontrées pour d'autres poissons que les *Synodontis* (Roberts, 1975). Ces relations n'ont pas été mises en évidence dans notre étude pour les *Synodontis*. Notre échantillon n'a pas intégré d'espèces endémiques à cette zone (e.g. *S. ansorgii*, *S. dekimpei*). C'est ce qui devrait être fait afin d'éclaircir ce point.

Pour mieux comprendre les relations entre Congo et Basse Guinée cette fois, un échantillonnage ciblé doit être réalisé et il faudra s'atteler à la résolution des nœuds profonds par le séquençage d'un gène à évolution plus lente que celle du cytochrome b de l'ADN mitochondrial. Le gène nucléaire RAG est un bon candidat.

### **Evolution morphologique des *Synodontis***

Les hypothèses phylogéographiques formulées à partir d'un jeu de données moléculaires expliquent en fait la distribution du ou des gènes et leur phylogénie. En paléontologie, une espèce étant définie par un ensemble de caractères morphologique, formuler des hypothèses quant à la distribution des espèces reconnues dans le registre fossile revient à formuler des hypothèses sur la distribution de ces caractères.

- Si ces caractères sont des apomorphies, alors on obtient une histoire biogéographique du groupe actuel et fossile. Dans ce cas, il pourrait être intéressant d'estimer les probabilités d'extinction des lignées à partir de l'arbre moléculaire (Harvey *et al.*, 1994). En effet, à côté des processus de vicariance et de dispersion, les extinctions sont le troisième élément structurant la diversité d'un groupe. Si des méthodes nous permettent d'estimer le nombre de lignées éteintes, ces hypothèses seront comparées à ce que racontent les fossiles.

- Si l'on considère les caractères morphologiques des actuels et des fossiles d'un même groupe, que ce soit des apomorphies ou non, c'est une analyse de la distribution des formes dans l'espace et dans le

temps qui peut être menée. Replacée dans un cadre phylogénétique existant (données moléculaires), on retrace l'évolution morphologique du groupe et on étudie la contrainte phylogénétique portant sur les caractères.

## 1. Analyse des formes

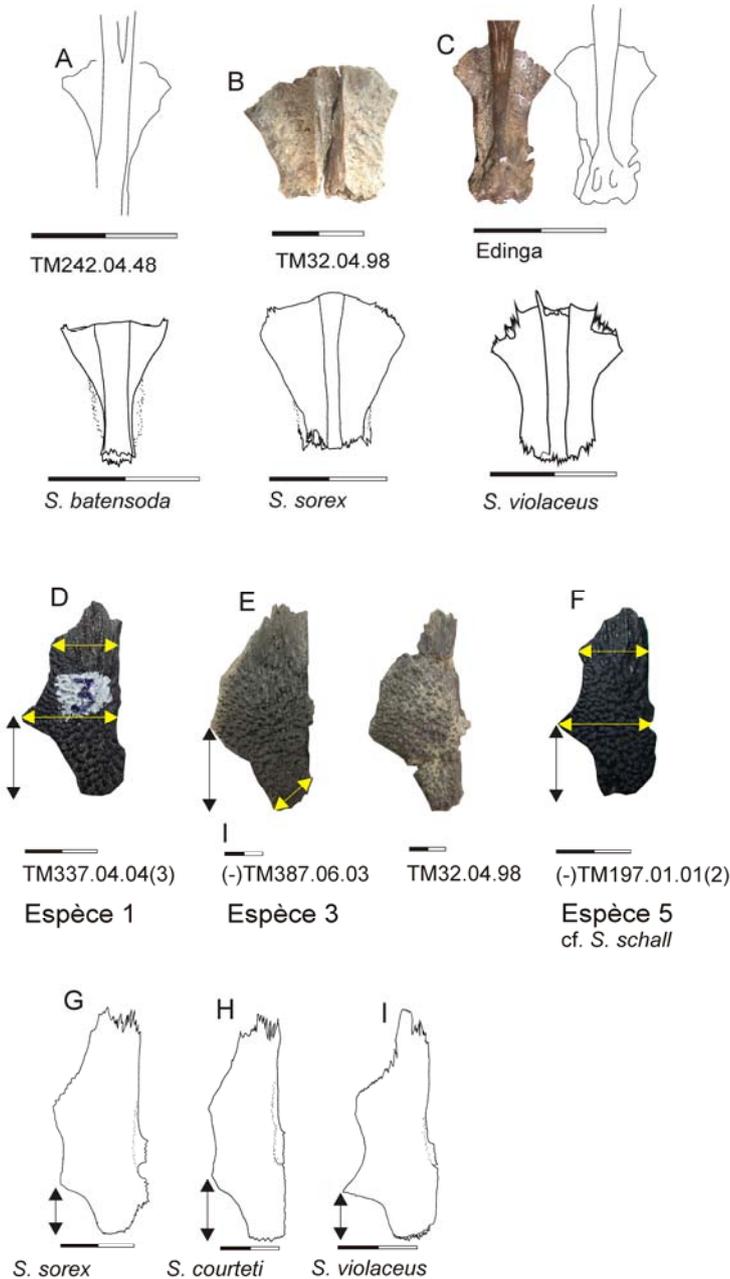
Afin de mener l'étude des morphologies, nous dressons un bilan des ressemblances et différences morphologiques des *Synodontis* actuels et fossiles (Chapitre 2 et 3). Quels morphotypes ont été définis sur les *Synodontis* ? Sont-ils également distribués dans l'actuel et dans le fossile ? Quelle est leur valeur phylogénétique ?

A Toros-Menalla, la seule espèce du registre fossile que nous avons pu attribuer à une espèce actuelle, a été rapportée à *S. schall*. Par ailleurs, dans les autres sites étudiés comprenant au moins quelques spécimens, sa présence ne peut jamais être exclue. A Wadi Natrun et dans le Sinda-Mohari des épines pectorales présentent le morphe *S. schall*.

Lors de l'étude ostéologique des espèces actuelles des *Synodontis* du Tchad, nous avons remarqué, en utilisant une matrice de distances euclidiennes sur les 46 variables du neurocrâne, que cette espèce se situe "au centre" de toutes les autres. Dans cette analyse, la distance moyenne entre *S. schall* et les autres espèces est la plus petite. Du point de vue morphologique ce type est "central". Cette espèce est omnivore et son pattern de distribution dans la zone Nilo-Soudanaise est large. Elle est de plus la seule qui a montré une introgression, et l'émergence de sa lignée est des plus récentes parmi les *Synodontis* étudiés. De plus, même si cette lignée émerge avant le Miocène Supérieur, ce n'est que dans le Plio-Pléistocène qu'apparaissent les espèces connues actuellement. Il semblerait qu'une forme "moyenne" de type *S. schall* ait préexisté à l'espèce elle-même et qu'elle était aussi largement distribuée que l'espèce actuelle.

Ce même ensemble d'observations peut être conduit sur un autre groupe de poisson au moins, les Latidae. L'espèce actuelle *Lates niloticus* présente un type morphologique "central" retrouvé en abondance dans le registre fossile d'Afrique depuis le Miocène Inférieur (Otero, comm. pers.). Il est largement distribué dans l'actuel et pourtant des travaux moléculaires indiquent un âge récent pour l'espèce actuelle (Agnèse, comm. pers.). Une réflexion autour de ces types "centraux" devrait être menée, notamment pour comprendre le rôle évolutif éventuel qu'ils jouent dans les radiations.

La plupart des autres spécimens fossiles n'a pas pu être rattachée à des espèces actuelles. Ils correspondent à des espèces nouvelles du bassin du Tchad. Bien que ces espèces soient nouvelles, les morphotypes de certains os sont les mêmes que dans l'actuel. C'est par exemple le cas pour l'orbitosphénoïde pour lequel les trois morphes actuels sont présents dans le registre fossile. Le premier type est un orbitosphénoïde qui ne présente pas de bords latéraux, retrouvé chez *S. batensoda* et *S. eupterus* et sur l'espèce fossile 2 (Fig. 2A). Le deuxième type est un orbitosphénoïde avec des bords latéraux et présentant une forme de V retrouvé chez *S. clarias*, *S. sorex* et sur l'espèce fossile 3 (Fig. 2B). Le troisième type est un orbitosphénoïde avec des bords latéraux et montrant une forme de Y retrouvé sur toutes les autres espèces actuelles et sur les espèces fossiles 1, 4 et 5 (Fig. 2C).



**Figure 2.**  
 comparaison des morphes actuels et fossiles de *Synodontis*,  
 (A-C) orbitosphénoïdes en vue dorsale,  
 (D-I) frontaux en vue dorsale.

orbitaire peut atteindre des valeurs importantes, excédant largement celles mesurées sur les actuels (espèce 1 et 5 ; Fig. 2D-F). Sur le pariéto-supraoccipital, deux caractères "anciens" sont établis. Sur les espèces 3 et 4, une crête est présente sur la face ventrale. Ce caractère n'a jamais été observé sur un spécimen actuel. Sur l'espèce 3 toujours, mais aussi sur l'espèce 1, la longueur de la suture entre le pariéto-supraoccipital et les frontaux est réduite. Ce caractère est retrouvé sur le pariéto-supraoccipital fossile de Tunisie bien que ce dernier, aplati et montrant une bordure pour la fenêtre temporale, soit exclu des espèces 1 et 3. Ainsi, le pariéto-supraoccipital de Tunisie et les pariéto-supraoccipitaux de l'espèce 1 et 3 de Toros-Menalla partagent un même caractère exclusif du registre fossile : la réduction

A partir du pariéto-supraoccipital, un deuxième cas de figure peut être décrit : les caractères discrets actuels sont tous observés dans le registre fossile mais ne sont pas associés de la même façon qu'au sein des espèces actuelles. Le pariéto-supraoccipital de l'espèce fossile 3 présente à la fois une bordure pour la fosse temporale et une incisure antérieure marquant la fontanelle frontale. Sur l'actuel, ces deux caractères sont présents mais définissent deux espèces différentes. L'insertion pour la fontanelle frontale est marquée chez la plupart des spécimens de *S. clarias* uniquement, et la fenêtre temporale est toujours développée chez *S. courteti* et *S. violaceus* seulement.

Enfin, un certain nombre de caractères, que l'on peut qualifier d'"anciens", n'existent pas dans l'actuel. Les plus marquants concernent les frontaux et le pariéto-supraoccipital. Pour les frontaux, de nouvelles formes sont décrites dans le registre fossile. Tout d'abord, les espèces fossiles 1, 3, 4 et 5 présentent une longueur post-orbitaire toujours plus importante que celle des espèces actuelles (Fig. 2D-E). A l'inverse chez trois espèces actuelles (*S. sorex*, *S. courteti* et *S. violaceus*), la longueur post-orbitaire est très réduite au détriment de la longueur ante-orbitaire très importante (Fig. 2G-I). Ce caractère n'est pas observé sur les spécimens fossiles. Enfin, chez les fossiles, la largeur post-

de la longueur de la suture avec les frontaux. Le partage d'un caractère unique au registre fossile dans trois espèces probablement différentes et situées dans deux zones biogéographiquement distinctes est intéressant.

Ces observations posent de nouvelles questions. Est-ce que ces caractères correspondent à une tendance évolutive générale retrouvée partout en Afrique à une période donnée ? Si ces caractères persistent encore dans quelques lignées aujourd'hui représentées, où se trouvent-elles ? S'agirait-il de clades éteints ? Avant de répondre, il faut avoir étudié l'ensemble des données fossiles disponibles, notamment le riche registre fossile d'Afrique de l'Est.

## 2. Relations entre la forme, l'écologie et la phylogénie

Certains caractères morphologiques des organismes sont hérités de leur ancêtre indépendamment des contraintes environnementales, tandis que d'autres signent l'adaptation de la lignée à un environnement donné. Les premiers constituent des apomorphies potentielles, tandis que les seconds peuvent être homoplasiques. La connaissance acquise de la phylogénie des *Synodontis* et de leur morphologie nous permet de discuter ici la balance entre phylogénie et écologie dans l'acquisition de caractères morphologiques.

Certains auteurs placent *S. membranaceus* et *S. batensoda* dans les deux genres *Hemisynodontis* et *Brachysynodontis* (e.g. Saint-Hilaire, 1809; Poll, 1971; Gosse, 1986; Burgess, 1989). Cette attribution est basée sur des caractères d'anatomie molle (présence d'un opercule à bord libre marginal, nombre de branchiospines élevé et fentes branchiales dépassant la base des pectorales) et des caractères ostéologiques (allongement du dentaire, absence de processus hyomandibulaire, opercule haut à bord sérié, branche antérieure de la ceinture pectorale allongée, Taverne & Aloulou-Triki, 1974). Ces derniers sont présents chez les deux genres supposés mais plus marqués chez *Hemisynodontis*.

L'étude que nous avons menée ne soutient pas la validité de ces genres. Si la distinction entre *Hemisynodontis* et *Brachysynodontis* et l'ensemble des *Synodontis* n'est pas évidente, la distinction entre *Hemisynodontis* et *Brachysynodontis* l'est encore moins. Les études ostéologiques ne concluent pas à une différenciation de l'un ou l'autre des genres mais montrent que la forme qu'ils présentent s'inscrit dans une variation continue au sein du genre *Synodontis* (Chapitre 2). L'étude moléculaire les a placés au sein des *Synodontis* (Chapitre 4). Ces deux résultats conduisent à invalider ces deux genres. Il sera nécessaire de voir les holotypes pour proposer une mise en synonymie avec *Synodontis*.

Un point reste à éclaircir, pourquoi *Hemisynodontis* et *Brachysynodontis* ont-ils été reconnus par certains auteurs comme deux genres monotypiques ? Quel sens peut-on accorder aux caractères morphologiques utilisés pour reconnaître ces taxons ?

La forme globale du crâne de *S. membranaceus* et *S. batensoda* est haute et étroite. Les caractères ostéologiques utilisés pour décrire ces taxons semblent liés à cette morphologie. Par ailleurs, ces deux espèces sont majoritairement zooplanctonophages (Lauzanne, 1976). On peut penser qu'un corps haut et étroit constitue un avantage certain pour la filtration en favorisant l'augmentation de l'influx d'eau dans les branchies. Les caractères permettant la distinction de ces genres ont donc une signification

adaptative. Néanmoins ces deux espèces sont sœurs dans notre phylogénie. Ces caractères adaptatifs ont donc été probablement hérités de leur ancêtre commun.

Cette réflexion sur le lien existant entre caractères, phylogénie et écologie peut être prolongée, à une autre échelle, dans la famille des Mochokidae.

La seule phylogénie connue pour les Mochokidae est celle de Vigliotta (2007, non publiée). Il conclut sur l'hypothèse phylogénétique suivante : [*Mochokus*, [*Mochokiella*, [*Acanthocleithron*, [*Microsynodontis*, *Synodontis*, [*Chiloglanis*, *Atopochilus*, *Euchilichthys*]]]]]. On remarque que dans son hypothèse, les genres *Chiloglanis*, *Atopochilus*, *Euchilichthys* sont placés en polytomie dans le même clade. Ces trois genres, adaptés à la vie dans des cours d'eau au flux rapide, possèdent un disque adhésif. Cette même adaptation est observée chez les Locaricariidae sud-américains pour lesquels il a été montré qu'elle est portée par un clade monophylétique (Covain *et al.*, 2008). Dans ce dernier groupe, la mise en place du disque adhésif résulte de la modification de la forme de la bouche, des lèvres, des dents et des barbillons, qui ont co-évolué (Covain *et al.*, 2008). Chez les Siluriformes de façon générale, et plus particulièrement en Afrique, les relations entre phylogénie, écologie et adaptations morphologiques ont été peu explorées. Il en est de même de la co-évolution des caractères ostéologiques et de la plasticité de la partie antérieure du crâne sous-tendant cet ensemble d'adaptations. La famille des Mochokidae est la famille idéale pour explorer ces relations. Cela supposerait :

- 1) d'établir une phylogénie moléculaire de la famille ;
- 2) de connaître la variabilité ostéologique entre ces genres, ce qui a déjà été en partie réalisé par Vigliotta (2007) ;
- 3) d'entreprendre la mise en place d'une banque de données numériques afin d'étudier l'anatomie osseuse en place chez ces groupes, par la morphométrie géométrique. Ce genre d'étude n'a jamais été entrepris à ce jour. Elle pourrait apporter des données nouvelles sur la mise en place de ces structures morphologiques pour penser les convergences de forme entre poissons-chats africains et sud-américains.

Ce projet s'inscrit dans une réflexion sur le choix des caractères à coder pour obtenir une phylogénie robuste des Siluriformes. Il faudra bien expliquer et résoudre les incongruences récurrentes entre la topologie des arbres moléculaires (*e.g.* Sullivan *et al.*, 2006) et celle des arbres anatomiques (*e.g.* Diogo, 2005).

## Apports des fossiles à la paléobiogéographie

A Toros-Menalla (Tchad), au Miocène Supérieur, une espèce présente des affinités morphologiques avec *S. membranaceus* et *B. batensoda* mais en diffère franchement par la forme du cleithrum. Une autre a été attribuée à cf. *S. schall* et à côté d'elles, quatre nouvelles espèces pour le bassin du Tchad sont présentes (Chapitre 3). A Wadi-Natrun (Pliocène, Egypte), quatre espèces au moins sont présentes. Toutes peuvent être rattachées à des formes actuelles : *S. schall*, *S. frontosus*,

*S. filamentosus*, *S. batensoda*. A Chalouf (Miocène, Egypte), un cleithrum peut être attribué à une espèce actuelle, *S. nigrita* ou *S. eupterus* (Chapitre 3). Au contraire, dans la zone du Lac Edouard-Lac Albert, les épines dorsales pléistocènes étudiées montrent des particularités anatomiques uniques, qui les différencient de tous les *Synodontis* que j'ai pu observer, actuels et fossiles inclus. Une épine pectorale, aux caractéristiques particulières (tubercules longs en apposition sur le bord interne et externe) a été décrite dans ce site et se trouve également à Toros-Menalla.

Finalement, sur la période néogène, la distribution des espèces de *Synodontis* semble plus hétérogène qu'actuellement en zone Nilo-Soudanaise. Ceci appuie les résultats dégagés par l'analyse moléculaire. C'est bien au cours du Plio-Pléistocène que les échanges entre bassins de la zone se sont intensifiés conduisant à l'homogénéisation ichthyologique de la province telle qu'on l'observe aujourd'hui. Ceci suggère que le Rift Est-Africain ne constitue pas une barrière prévenant les passages. Les phénomènes de spéciations vicariantes qui lui sont associés sont à relier aux modifications environnementales liées à sa mise en place, plutôt qu'à la barrière géologique qu'il constitue. L'étude des fossiles de l'Est de la zone Nilo-Soudanaise permettra de préciser les modalités de cette homogénéisation ichthyologique.

---

Les travaux que nous avons présentés permettent de retracer les grandes lignes de l'évolution des *Synodontis* en Afrique. Sur cette base, nous avons proposé des éléments de reconstitution des connexions entre les bassins africains en particulier ceux de la zone Nilo-Soudanaise pendant le Néogène. En outre nos résultats ouvrent de nouvelles pistes pour de futurs travaux : pour préciser certains points de paléo(bio)géographie ; sur le plan des relations morphologie, écologie et phylogénie chez les poissons-chats ; et sur la phylogénie des Siluriformes.

Pour conclure, je voudrais me replacer dans le cadre dans lequel s'est effectuée ma thèse, celui d'une recherche pour une meilleure compréhension de l'évolution des hominidés. La phylogénie de ce groupe est mal contrainte et les relations de parenté sujettes à débat. La découverte de *Sahenlanthropus tchadensis* et d'*Australopithecus bahrelghazali* en Afrique Centrale, au Tchad, a posé la question paléobiogéographique comme cruciale dans la compréhension de l'évolution du groupe. Or, s'il est vrai que la connaissance des relations phylogénétiques constitue souvent un élément précieux pour la résolution des problématiques biogéographiques, il est tout aussi vrai que la connaissance des relations biogéographiques entre les différentes provinces à hominidés peut constituer un apport à la résolution de leur phylogénie. La connaissance de ces relations passera forcément par d'autres groupes. Dans cet objectif, les poissons de façon générale et les *Synodontis* en particulier, de part leur richesse, leur vaste distribution et leur registre actuel et fossile, s'avèrent être d'excellents outils. L'occurrence d'australopithèques de part et d'autre du Rift pose la question des échanges entre ces deux zones au cours du Plio-Pléistocène. La connaissance des échanges entre différents bassins de la zone Nilo-Soudanaise pendant cette période, est accessible. Ces travaux ont apporté de nouveaux éléments. S'il sera difficile de mieux contraindre les voies empruntées, il est par contre envisageable de préciser ces échanges, de les dater et éventuellement d'en mesurer l'intensité.

## Références

- Beadle, L.C. (1981) *The inland waters of tropical Africa*. Longman, London, 2nd edition
- Burgess, W.E. (1989) *An atlas of freshwater and marine catfishes, A preliminary study of the Siluriforms*. NJ, United states, TFH publications.
- Covain, R., Dray, S., Fisch-Muller, S. & Montoya-Burgos, J. (2008) Assessing phylogenetic dependence of morphological traits using co-inertia prior to investigate character evolution in Loricariinae catfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **46**, 986-1002
- Day, J. & Wilkinson, M. (2006) On the origin of the *Synodontis* catfish species flock from Lake Tanganyika. *Biology Letters*, **2**, 548-552
- Diogo, R. (2005) *Morphological evolution, Adaptations, Homoplasies, Constraint and Evolutionary trends, Catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution*. Science Publishers, Enfield, NH (USA), 1-491.
- Gosse, J.-P. (1986) Mochokidae. In: Daget, J., Gosse, J.-P. & Thys Van Den Audenaerde D.F.E., Eds., *Check-List of the Freshwater Fish of Africa; CLOFFA 2*, Bruxelles: ISNB, Tervuren: MRAC, Paris: ORSTOM, pp.105-152.
- Haffer J (1982) General aspects of the refuge theory. In: *Biological Diversification in the Tropics* (ed. Prance GT), pp. 6–24. Columbia University Press, New York.
- Harvey, P., H., May, R.M. & Nee, S. (1994) Phylogenies without fossil, *Evolution*, **48**, 523-532
- Koblmüller, S., Strumbauer, C., Verheyen, E., Meyer, A. & Salzburger, A. (2006) Mitochondrial phylogeny and phylogeography of East African squeaker catfishes (Siluriformes: *Synodon*) *BMC Evolutionary Biology*, 6:49.
- Lauzanne, L. (1976) Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cahiers de l'Orstom, série Hydrobiologie*, **10**, 267-310
- Lévêque, C. (1997) *Biodiversity dynamics and conservation: The freshwater fish of tropical Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lihoreau, F., Boisserie, J.-R., Viriot, L., Coppens, Y., Likius, A., Mackaye, H.T., Tafforeau, P., Vignaud, P. & Brunet, M. (2006) Evidence for a Late Miocene Chado-Libyan bioprovince: possible new dispersal ability for early Chadian Hominid. *Proc. N. Acad. Sc., USA*, **103** (23), 8763-8767.
- Lundberg, J.G. (1998) The temporal context of the diversification of Neotropical fishes. In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (eds Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS), pp. 49–68. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- McCauley, J.F., Schaber, G.G., Breed, C.S., Grolier, M.J., Haynes, C.V., Issawi, B, Elachi, C & Blom, R. (1982) Subsurface valleys and geoarchaeology of the Eastern Sahara revealed by shuttle radar. *Science*, **218**, 1004-1020.
- McCauley, C.S. Breed, G.G. Schaber, W.P. McHugh, B. Issawi, C.V. Haynes, M.J. Grolier & El Kilani A. (1986) Paleodrainages of the Eastern Sahara—the radar rivers revisited. SIR A/B implications for a mid-Tertiary trans-African drainage system. *IEEE Transactions on Geosciences and Remote Sensing*, **24**, 624–648.

- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H.T., Likius, A., Vignaud, P., & Brunet, M. (soumis 2) Fishes and the palaeogeography of the African drainage basins: first data to document the relationships between Chad and neighbour basins through the Mio-Pliocene times
- Poll, M. (1971) *Révision des Synodontis Africains (Famille Mochocidae)*, Série in-8°, n°191. Sciences Zoologiques. Annales du Musée royale de l'Afrique Centrale.
- Roberts, T.R. (1975) Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **57**, 249-319.
- Saint-Hilaire, G. (1809) Poissons du Nil, de la mer Rouge et de la Méditerranée. In: *Description de l'Égypte, Histoire Naturelle*. Paris.
- Sepulchre, P., Ramstein, G., Fluteau, F., Schuster, M., Tiercelin J.J. & Brunet M. (2006) Tectonic Uplift and Eastern Africa Aridification. *Science*, **313**, 1419-1423
- Skelton, P.H. (1994) *Diversity and distribution of freshwater fishes in East and southern Africa..* In : Teugels, G.G., Guégan & Albaret, J.J. (eds). Biological diversity in African fresh and brackish water fishes, Symposium PARADI, pp95-131. Annales du Musée royale de l'Afrique Centrale,
- Stankiewicz, J. & de Wit M.J. (2006) A proposed drainage evolution model for Central Africa-Did the Congo flow East? *Journal of African Earth Sciences*, **44**, 75-84
- Sullivan, J.P., Lundberg, J.G. & Hardman, M. (2006) A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 636-662.
- Taverne, L. & Aloulou-Triki, A. (1974) Étude anatomique, myologique et ostéologique du genre *Synodontis* Cuvier (Pisces: Siluriformes, Mochocidae). *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale, Zoologie*, **210**, 1-69.
- Vigliotta, T. (2008) *A phylogenic study of the Mochokidae (Teleostei, Siluriformes)*. Unpublished Master's Thesis, Cornell University, pp 221.

# **Anatomie, systématique et phylogénie de poissons *Synodontis* actuels et fossiles (Siluriformes, Mochokidae) : implications dans la paléobiogéographie intracontinentale néogène d'Afrique**

---

## **RESUME**

Les découvertes récentes de faunes à hominidés dans le Mio-Pliocène d'Afrique de l'Ouest ont remis en cause le rôle de barrière joué par le rift Est-Africain et relancé le débat sur la paléobiogéographie africaine. Dans ce contexte, l'identification des barrières biogéographiques effectives à cette période est importante.

L'une des contraintes à la dispersion des faunes est le réseau hydrographique. Cette thèse a pour objectif la reconstruction de la topologie de ce réseau durant le Néogène. Nous avons utilisé le genre de poisson-chat *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) : la large répartition actuelle de *Synodontis* en Afrique, sa diversité importante, l'hétérogénéité des distributions de ses espèces actuelles, ainsi que son importante représentation dans le registre fossile sous-tendent une histoire complexe au sein du réseau hydrographique africain.

Jusqu'à présent, l'identification des espèces de *Synodontis* était basée sur des caractères d'anatomie molle. Nous avons établi un ensemble de caractères ostéologiques permettant la reconnaissance des espèces actuelles de *Synodontis* de la zone Nilo-Soudanaise. Cette étude anatomique a permis la reconnaissance des spécimens fossiles à un niveau spécifique dans le Mio-Pliocène d'Afrique (Tchad, Egypte, Tunisie, Uganda). Une phylogénie moléculaire est établie. Pour reconstruire l'histoire de *Synodontis*, nous avons combiné les approches anatomiques et moléculaires.

L'évolution du groupe est structurée par la dorsale Centre Africaine et influencée par l'émergence du Rift. Nos résultats proposent une origine Congolaise de *Synodontis* dans l'Oligocène (~30 Ma). Subséquemment, des dispersions en zone Nilo-Soudanaise et Basse Guinée sont enregistrées. La phylogénie de *Synodontis* soutient l'existence d'un réseau hydrographique qui s'étend de l'Est à l'Ouest de l'Afrique, indépendant du Nil, et qui a fonctionné jusqu'à ~10 Ma. Au Miocène Supérieur, la distribution des espèces de *Synodontis* en zone Nilo-Soudanaise est plus hétérogène qu'actuellement. Au Plio-Pléistocène, les échanges entre les bassins de la zone Nilo-Soudanaise s'intensifient, entraînant l'homogénéisation de l'ichtyofaune.

**Mot-clés:** *Synodontis*, Afrique, Néogène, anatomie comparée, analyses moléculaires, systématique, phylogéographie, réseau hydrographique.

## **Anatomy, systematic and phylogeny of modern and fossil *Synodontis* (Siluriformes, Mochokidae): paleobiogeographical implications in the Neogene of Africa**

---

### **ABSTRACT**

The Rift Valley has long been considered as an ecological barrier until recent discoveries of Mio-Pliocene fossiliferous outcrops in Central Africa: our paleobiogeographical conceptions have to be reappraised. In this context, identification of effective biogeographical barriers preventing dispersals during the Mio-Pliocene may provide a first order constraint in which evolution in Africa could be drawn. The hydrographical network constitutes one of the major constraints to dispersal.

Our work aims at reconstructing the hydrographical network during the Neogene. The widespread african catfish genus *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) is used as a proxy: its abundance in the fossil record together with an important modern diversity implies a complex history for the African freshwater. So far, the *Synodontis* species are recognized on soft characters. Here, I propose a study of the bony anatomy of extant *Synodontis* species from the Nilo-Sudan province and propose specific osteological characters. Those characters are used in the fossil to recognize specimens at a specific level throughout Mio-Pliocene sites of Africa (Chad, Egypt, Tunisia, and Uganda). A molecular phylogeography of *Synodontis* species is established. To reconstruct history of the group, we combined molecular and osteological analyses.

The evolution of the group is structured around the Central African Shear Zone and influenced by the formation of the Rift. The *Synodontis* origin is Congolese and roots in the Oligocene (~30 Myr). Rapidly, they disperse in the Nilo-Sudan and Lower Guinean provinces. Our results support an ancient drainage system independent from the Nil, extending from West to East Africa and operating during the Middle Miocene. In the Late Miocene, distribution of the *Synodontis* species appears much more heterogeneous than the modern one. The intensive Plio-Pleistocene exchanges in the Nilo-Sudan province have greatly contributed to homogenize the ichthyofauna and to give the modern pattern of distribution.

**Keyword:** *Synodontis*, Africa, Neogene, bony anatomy, molecular analyses, systematic, phylogeography, hydrographical network.