

Les derniers cœlacanthes d'eau douce connus: des restes de mawsoniidés du Crétacé supérieur (Osteichthyes: Actinistia) du sud de la France

Lionel Cavin, Éric Buffetaut, Yves Dutour, Géraldine Garcia, Jean Le Loeuff, Annie Méchin, Patrick Méchin, Haiyan Tong, Thierry Tortosa, Eric Turini, Xavier Valentin

Publié: 5 juin 2020 • <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183>

Abstrait

Les cœlacanthes sont des poissons emblématiques représentés aujourd'hui par un seul genre marin. Le groupe était un peu plus diversifié au Mésozoïque, avec des représentants dans les milieux marins et continentaux du Crétacé supérieur. Nous décrivons ici des os de crâne isolés des derniers cœlacanthes d'eau douce connus trouvés dans plusieurs sites fossiles du Campanien précoce au Maastrichtien précoce du sud de la France (dans les départements de l'Aude, des Bouches-du-Rhône, de l'Hérault et du Var). L'échantillon ne permet pas de distinguer les différentes espèces, et tout le matériel est renvoyé à *Axelrodichthys megadromos* Cavin, Valentin, Garcia originaire de la localité de Ventabren dans le sud de la France. Une reconstruction du crâne est proposée. Des caractéristiques précédemment non reconnues sont décrites, y compris des parties de la partie postpariétale du crâne, du suspenseur et de la mandibule. Les nouvelles données confirment l'attribution de l'espèce aux mawsoniidés, et plus spécifiquement à *Axelrodichthys*. Une analyse cladistique nouveaux états de caractères de fournit une topologie similaire à une analyse précédente, à savoir *A. megadromos* est placé dans une polytomie avec *Axelrodichthys araripensis* et *Lualabaea lerichei*, deux espèces du Crétacé inférieur du Brésil et du Jurassique supérieur de la République démocratique du Congo, respectivement. *A. megadromos* semble avoir été limité aux environnements d'eau douce, contrairement aux plus anciens représentants du Gondwanan occidental de la famille qui ont pu vivre dans les eaux saumâtres et marines. *A. megadromos* est le dernier représentant des mawsoniidés et son apparition en Europe est probablement le résultat d'un événement de dispersion du Gondwana occidental qui s'est produit quelque temps au Crétacé. Sur la base des données disponibles, les mawsoniidés se sont éteints au milieu du Maastrichtien, c'est-à-dire avant l'extinction de masse de la fin du Crétacé. Mais il est possible que les archives fossiles de cette famille, qui n'a été que récemment reconnue dans les gisements européens du Crétacé supérieur, s'élargissent géographiquement et stratigraphiquement avec de nouvelles découvertes.

Référence: Cavin L, Buffetaut E, Dutour Y, Garcia G, Le Loeuff J, Méchin A, et al. (2020) Les derniers cœlacanthes d'eau douce connus: Nouveaux restes de mawsoniid du Crétacé supérieur (Osteichthyes: Actinistia) du sud de la France. PLoS ONE 15 (6): e0234183. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183>

Editeur: Giorgio Carnevale, Università degli Studi di Torino, ITALIE

Reçu: 3 avril 2020; **Accepté:** 20 mai 2020; **Publié:** 5 juin 2020

Copyright: © 2020 Cavin et al. Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la [licence d'attribution Creative Commons](#), qui permet une utilisation, une distribution et une reproduction sans restriction sur tout support, à condition que l'auteur et la source d'origine soient crédités.

Disponibilité des données: toutes les données pertinentes se trouvent dans le papier et ses fichiers d'informations complémentaires.

Financement: TT a reçu une bourse de doctorat CIFRE 62/2008 LC a reçu une bourse du Fonds national suisse: "Evolutionary pace in the coelacanth clade: New evidence from the Triassic of Switzerland" (200021-172700) GG et XV ont reçu une bourse de le ministère de l'Éducation et de la Communication (bourse de recherche VR1013) à l'association Palaios. - GG et XV ont reçu une subvention du département des Bouches du Rhône CD 13 propositions MAPADGAC23112010-1 et MAPADGAC16012014-1-AAPC) Les bailleurs de fonds n'ont joué aucun rôle dans la conception de l'étude, la collecte et l'analyse des données, la décision de publication ou la préparation du manuscrit.

Intérêts concurrents: les auteurs ont déclaré qu'il n'y avait pas d'intérêts concurrents.

introduction

Coelacanthes, ou actinistia, sont connus du Dévonien précoce jusqu'à présent, avec seulement deux espèces vivantes, *Latimeria chalumnae* et *L. menadoensis*. Le clade n'a jamais été spécié et s'est un peu diversifié dans le Dévonien et le Carbonifère et a atteint un maximum de diversité au Trias précoce [1]. Au cours du Crétacé, les cœlacanthes ne sont connus que par deux familles, les Latimeriidae, qui étaient représentés par quelques genres et qui ont survécu jusqu'à nos jours avec le genre *Latimeria*, et les Mawsoniidae, qui ont disparu quelques millions d'années avant la limite Crétacé – Paléogène sur la base de nos connaissances actuelles. Au Crétacé, les latimeriidés étaient exclusivement marins tandis que les mawsoniidés étaient euryhaline, avec des espèces vivant dans les eaux douces et saumâtres. Pendant longtemps, les archives fossiles crétacées des mawsoniidés ont été limitées au Gondwana occidental, c'est-à-dire en Amérique du Sud et en Afrique. En 2004, un seul reste de mawsoniid a été trouvé dans le Crétacé supérieur de Madagascar [2] et un an plus tard, un seul os de la mâchoire inférieure du Crétacé terminal du sud de la France a été référé à un coelacanth mawsoniid [3], élargissant ainsi les gammes géographiques et stratigraphiques de la famille. Récemment, du matériel crânien plus complet appartenant à un seul spécimen découvert au début Campanien de Ventabren (Bouches-du-Rhône, France) a permis d'identifier une nouvelle espèce de *Axelrodichthys*, *A. megadromos* Cavin, Valentin, Garcia 2016. *Axelrodichthys* est un genre connu précédemment par deux espèces du début du Crétacé du Brésil, *A. araripensis* Maisey, 1986 et *A. maiseyi* Carvalho, Gallo, Santos, 2013 (voir [4] pour une discussion sur le statut de cette dernière

espèce), mais certaines preuves indiquent que ce genre, tel qu'il est actuellement défini, est également présent en Afrique [2], [4], [5], [6]. Une analyse phylogénétique récente de la famille [Z] a trouvé une polytomie regroupant les genres crétacés *Lualabaea*, *Axelrodichthys*, *Mawsonia* et, plus surprenant, le genre marin jurassique *Trachymetopon*.

Nous décrivons ici du nouveau matériel provenant de plusieurs sites du Crétacé supérieur (Campanien et Maastrichtien) du sud de la France (départements de l'Aude, des Bouches-du-Rhône, de l'Hérault et du Var). Les nouveaux fossiles montrent pas de différence significative avec le matériau de type *A. megadromos*. Par conséquent, tout le matériel connu du Campanien et du Maastrichtien du sud de la France est référé à cette espèce, et une reconstruction crânienne est proposée. Les affinités phylogénétiques et l'écologie de ce cœlacanthe sont discutées.

Localités et contexte géologique (Fig 1)

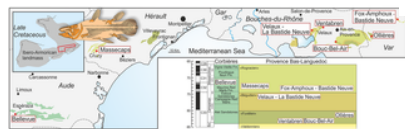


Fig 1. Carte du sud de la France montrant les principaux affleurements Campanien-Maastrichtien avec les localités qui ont livré des restes fossiles de mawsoniid.

Informations géologiques modifiées depuis <http://infoterre.brgm.fr>. L'encadré supérieur gauche montre la reconstruction paléogéographique de la zone au Crétacé supérieur (modifié de Fondevilla et al. 2019 [40]). Carte stratigraphique montrant les corrélations entre les unités lithostratigraphiques et les positions stratigraphiques des localités avec des restes de mawsoniidés (données de Laurent et al. 2001 [39], Tortosa 2014 [13], Fondevilla et al. 2019 [40]). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g001>

Localités du Campanien ancien (faciès «Valdo-Fuvélien»)

Ventabren — Aire de Repos (Bouches-du-Rhône) (acronyme: VAR).

Cette localité a été découverte et fouillée par le personnel de l'Université de Poitiers. Il a donné un crâne partiel trouvé par XV d'un mawsoniid formant le matériau type d' *Axelrodichthys megadromos* [8]. D'autres restes de poissons comprennent des os d'un gar (lepisosteid) appelé *Atractosteus africanus* [9] qui a été considéré comme un lepisosteid indéterminé par Grande & Bemis [10]. Les autres vertébrés comprennent les crocodiles, les tortues pleurodiran et cryptodiran. Travaux du personnel de l'Université de Poitiers avec recherches complémentaires du personnel du Département des Bouches-du-Rhône et du Muséum d'histoire naturelle d'Aix (MHNAix) situé sur le site à la limite entre le «Valdonnien» et le «Fuvélien» faciès sur la base d'un assemblage bivalve et gastéropode (*Corbicula concinna*, *Campylostylus galloprovincialis*, *Viviparus bosqui* var. *novemcostata* et *Hadraxon acicula*) [11], [12]. Cette localisation stratigraphique correspond à un âge campanien inférieur.

Bouc-Bel-Air — Sousquières (Bouches-du-Rhône) (BAS).

Le niveau fossilifère a été découvert par le personnel de l'Université de Poitiers en collaboration avec le musée d'histoire naturelle d'Aix-en-Provence (MHNAix). Des fouilles de récupération ont été menées en 2018 par le personnel du Département des Bouches-du-Rhône et du MHNAix. La lithologie de Bouc-Bel-Air est assez similaire à celle de la localité de Ventabren. Il se compose de marnes beiges et noirâtres et d'une couche de calcaire lacustre brun, les fossiles étant situés dans une couche de marne noirâtre. L'assemblage fossile comprend des gastéropodes, des poissons actinoptérygiens et mawsoniid (ce travail), des tortues, un grand lézard varanoïde, des crocodiles et des dinosaures (dromaeosauridés). Comme à Ventabren, la lithologie et le même assemblage mollusque complété par *Melania praelonga* et *Unio toulouzani* indiquer une position proche de la limite entre les faciès «Valdonnien» et «Fuvélien», ce qui correspond à un âge Campanien inférieur [11], [12].

Ollières - Sites de l'Autoroute Nord / Sud (Var) (OLA).

La localité a été découverte le long de l'autoroute A8 [13]. Il a donné des lepisostéides, des poissons amiides et mawsoniid (ce travail), des amphibiens anuran et albanerpetontid, des tortues pleurodiran et cryptodiran, des squamates, des crocodiles et des dinosaures (nodosauridés et dromaeosauridés) [13]. La localité est mal datée. Sur la base des litho- et biofaciès généraux, Ollières – Autoroute Nord / Sud correspond au «Fuvélien». Il est cependant difficile de localiser plus précisément le site en raison d'un manque de biomarqueurs stratigraphiques. La localité est située à environ 130 mètres au-dessous de la limite «Fuvélien» - «Bégudien», le lit fossilifère est probablement d'âge Campanien inférieur [13]. Sur la base du faciès «Fuvélien», le paléoenvironnement est interprété comme clairement lacustre.

Localité Campanien supérieur (faciès «Bégudien»)

Velaux — La Bastide Neuve (Bouches-du-Rhône) (VBN).

Ce site est fouillé depuis 2002 par l'équipe de l'Université de Poitiers et de l'Association Palaios. Il a donné le crabe d'eau douce le plus ancien connu [14] une faune de vertébrés abondante et diversifiée, y compris le requin hybodont et le poisson mawsoniid (ce travail), les tortues pleurodiran et cryptodiran, le crocodile basal eusuchian *Allodaposuchus precedens* [15], le ptérosaure *Mistralazhdarcho maggii* [16] et les dinosaures (le titanosaure *Atsinganosaurus velauciensis* [17], [18], l'iguanodontian *Matherodon provincialis* [19], le nodosaurid et l'abelisaurid [20]). La datation campanienne tardive du site est basée sur des analyses magnétostratigraphiques ainsi que sur des données biostratigraphiques de coquilles d'œufs de dinosaures et de charophytes [21]. Le paléoenvironnement est interprété, sur la base d'études lithologiques et taphonomiques en association avec des microfaciès et des palynofaciès, comme un milieu d'eau douce [14] correspondant à un milieu fluvial d'énergie modérée à large plaine inondable.

Campanien tardif - localités du Maastrichtien précoce («Rognacien» et Marnes rouges de Maurine)

Cruzy — Masecamps et Montplo-Nord (Hérault) (CMA).

Des fouilles ont été menées pendant plus de 20 ans par l'Association ACAP et le personnel du CNRS. L'assemblage composite de vertébré de ces localités proches comprend albanerpetontid et amphibiens anoures, pleurodiran et tortues cryptodiran, un mosasaure eau douce, une pterosaure de azhdarchidé [22], les crocodiles, les dinosaures (abelisauridés, dromaeosauridés, titanosaures, le iguanodontia *Rhabdodon* , l'oiseau énantionornithine *Martinavis cruziensis* et l'oiseau géant ornithurine *Gargantuavis philoinos*) [23] [24] et références ici]. Le registre des poissons des localités Cruzy se compose d'un lépisostéide indéterminé, et d'un mawsoniid représenté par un angulaire, le premier os mawsoniid reconnu au Crétacé supérieur d'Europe [3]. L'assemblage de dinosaures indique un âge Campanien Tard-Maastrichtien précoce, un âge confirmé par les coquilles d'œufs de dinosaures caractéristiques du «Rognacien» inférieur [25]. Sur la base d'études sédimentologiques, l'environnement reconstitué était une rivière tressée affectée par des épisodes de crue sous un climat alternant saisons sèche et saison humide [26].

Fox Amphoux — Bastide Neuve (Var) (FBN).

L'assemblage faunistique composite contient des requins hybodontes, un lépisostéide et un poisson mawsoniid (cette étude), les deuxremyid *Foxemys mechinorum* [27], l'eusuchian *Allodaposuchus* cf. *A. precedens* [28], un ptérosaure azhdarchide [29] et des dinosaures (titanosauridés, dromaeosauridés [30], [31], abelisaurid [20], l'iguanodontien *Rhabdodon* , ankylosaures, oiseaux énantionornithines [32] et l'oiseau ornithurine géant *Gargantuavis philoinos* [33] et références ici] [34]. L'assemblage de vertébrés et un assemblage de coquilles d'œuf de la localité voisine de Mëtisson indiquent un âge «Rognacien» inférieur, correspondant probablement au Campanien supérieur [35]. Les données sédimentologiques et taphonomiques indiquent un milieu fluvial d'énergie modérée avec un large paléoenvironnement de plaine inondable.

Campagne-sur-Aude — Bellevue (Aude) (C3).

Cette localité a livré des centaines d'ossements retrouvés au cours de deux décennies de fouilles systématiques par l'équipe du musée des Dinosaures d'Espéraza. La faune comprend des poissons lépisostéides et mawsoniidés (cet ouvrage), des tortues, des crocodiles et des dinosaures dont le titanosaure *Ampelosaurus atacis* , l'iguanodontien *Rhabdodon* , les nodosauridés et les théropodes aviaires et non aviaires [36], [37], [38]. Le site est situé dans la partie supérieure de la Formation de Maurine Red Marls, considérée comme l'équivalent du sommet du «Bégudien» et de la base du faciès de Rognacien dans la région Provence Bas-Languedoc [39]. Récemment, des données magnétostratigraphiques de la région de la Haute Vallée ont indiqué que le lit osseux de Bellevue est situé dans la zone magnétostratigraphique «C32n.1n», qui correspond au Maastrichtien ancien (environ 71,5 ma) [40]. Les caractéristiques taphonomiques et sédimentologiques indiquent que l'environnement de dépôt était un milieu fluvio-alluvial sinueux et tressé [41].

Abréviations institutionnelles

CD13-Pal , Collectivité territoriale du département des Bouches-du-Rhône, France; **Collection Méchin** , collection Patrick et Annie Méchin, Vitrolles, France; **Cruzy M** , Musée de Cruzy, France; **MDE** , Musée des Dinosaures d'Espéraza, France; **MHN.AIX.PV** , Muséum d'Histoire naturelle d'Aix-en-Provence, France; **MMS / VBN** , Musée du Moulin seigneurial de Velaux, France.

Matériel

Basisphénoïde, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.1); parasphénoïde, Velaux – La Bastide Neuve (MMS / VBN.09.001 G); fragment d'une dent indéterminée portant un os, Campagne-sur-Aude – Bellevue (MDE C3-02-57); postpariétal, sites d'Ollières – Autoroute Nord / Sud (MHN.AIX.PV.2019.13.1); supratemporels, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.2 et -3); sites extrascapulaires, Ollières – Autoroute Nord / Sud (MHN.AIX.PV.2019.13.2); lachrymojugal, Bouc-Bel-Air-Sousquières (CD13-Pal.2019.6.4); squamosal, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.5); préopercle, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.10); opercle, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.11); quadrate, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.6); ptérygoïdes, Bouc-Bel-Air-Sousquières (CD13-Pal.2019.6.7 et -8); fragment de ptérygoïde ou préarticulaire ou parasphénoïde, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.9); dentaire, Cruzy – Masecaps (M2253); préarticulaire, Fox Amphoux – Bastide Neuve (collection Méchin 745); cleithra, Bouc-Bel-Air – Sousquières (CD13-Pal.2019.6.12 et -13).

Tous les permis nécessaires ont été obtenus pour l'étude décrite, conforme à toutes les réglementations en vigueur (la commune de Velaux, le service environnement du CD 13, la collectivité territoriale du département des Bouches-du-Rhône, la direction de l'environnement , des Grands-Projets et de la Recherche , la Direction des Forêts et des Espaces Naturels , le Service Départemental d'Incendie et de Secours).

Paléontologie systématique

Actinistia Cope, 1871

Latimerioidei Schultze, 1993

Mawsoniidae Schultze, 1993

Genre *Axelrodichthys* Maisey, 1986

Espèce type: *Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986

Axelrodichthys megadromos Cavin, Valentin, Garcia, 2016

Remarque

Dans l'état actuel, nous ne sommes pas en mesure de distinguer des espèces distinctes au sein de l'échantillon osseux collecté dans les différentes localités Campanienne-Maastrichtienne du Sud de la France. Par conséquent, nous considérons tout ce matériel comme appartenant à une seule espèce, *Axelrodichthys megadromos* , en gardant à l'esprit que peu d'os sont représentés par plusieurs éléments similaires. D'autres découvertes pourraient montrer que plusieurs taxons de mawsoniidés sont effectivement présents. Afin d'éviter toute confusion dans les études futures, nous fournissons une description anatomique qui distingue chaque localité.

Ventabren - Aire de Repos

Aucun nouveau matériel de cette localité n'est décrit ici. Les spécimens des autres localités sont comparés, dans la mesure du possible, avec l'holotype de Ventabren. Des morceaux de ce spécimen sont utilisés pour la reconstruction du crâne.

Bouc-Bel-Air — Sousquières

Cette localité a donné le plus abondant matériel appelé *A. megadromos*.

Basisphénoïde: Un seul basesphénoïde incomplet est présent (CD13-Pal.2019.6.1, Fig 2A). Il est légèrement plus petit, mais très similaire en forme à la basisphénoïde du holotype de *A. megadromos* (figure 2B), c'est-à-dire que le processus antotique fait saillie latéralement, les condyles sphénoïdes sont proches et modérément développés et ils sont carrés en vue dorsale. En vue latérale, les *connectens de Processus* est allongé et arqués comme dans *A. megadromos*, mais le condyle sphénoïde est un peu moins saillant. Cette différence est peut-être due à l'état de conservation imparfait du spécimen de Bouc-Bel-Air.

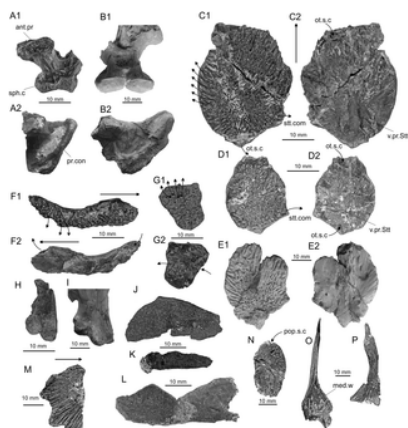


Fig 2. *Mégadromos d'Axelrodichthys*, Bouc-Bel-Air — Sousquières.

A, basesphénoïde de Bouc Bel Air (CD13-Pal.2019.6.1) en vues postérieure (1) et latérale gauche (2); **B**, basisphénoïde de *A. megadromos* de Ventabren (holotype, MDE F-61) en vue postérieure (1) et latérale droite (la photographie est inversée pour faciliter la comparaison) (2) vues; **C** et **D**, supratemporels gauches (CD13-Pal.2019.6.2 et -3) dans les vues externe (1) et interne (2); **E**, droit supratemporal (les photos sont inversées pour faciliter la comparaison) de *A. megadromos* de Ventabren (holotype, MDE F-61) en vues externe (1) et interne (2). Ce spécimen a été identifié à tort comme postpariétal gauche dans Cavin et al. (2016); **F**, droite lachrymo-jugal (CD13-Pal.2019.6.4) en vues externe (1) et interne (2); **G**, squamosal gauche (?) (CD13-Pal.2019.6.5) en vues externe (1) et interne (2); **H**, quadrate gauche (CD13-Pal.2019.6.6) en vue antérieure; **I**, **J**, droit quadrate (la photo est inversée pour faciliter la comparaison) en vue antérolatérale de *A. megadromos* de Ventabren (holotype, MDE F-61); **K**, ptérygoïdes (CD13-Pal.2019.6.7 et -8) en vue médiale; **L**, ptérygoïde ou préarticulaire ou parasphénoïde (CD13-Pal.2019.6.9) en vue occlusale; **M**, fragment d'opercule (CD13-Pal.2019.6.11); **N**, préopercule (CD13-Pal.2019.6.10) en vue latérale; **O**, fragment de cleithrum (CD13-Pal.2019.6.12) en vue antérieure; **P**, fragment de cleithrum (CD13-Pal.2019.6.13) en vue latérale. Abréviations: ant.pr, processus antotique; med.w, aile médiale; ot.sc.c, canal sensoriel otique; pop.sc, canal sensoriel préoperculaire; pr.con, processus connectens; sph.c, condyle sphénoïde; stt.com, commissure supratemporelle; v.pr.Stt, processus ventral ou descendant du supratemporal; Les flèches minces indiquent les ouvertures des canaux sensoriels et les flèches épaisses indiquent la partie antérieure.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g002>

Supratemporal: Deux supratemporaux gauches complets ont été trouvés (CD13-Pal.2019.6.2 et -3, Fig 2C et 2D). L'un est environ 1,5 fois plus grand que l'autre. Les ossifications sont de forme ovale avec une marge latérale régulièrement incurvée. Un angle bien marqué sépare la marge antérieure de la marge antéro-médiale indiquant que la partie médiane du post-pariétal était plus longue que la partie latérale. La marge antérieure est proportionnellement plus courte sur le petit spécimen. La suture entre postpariétal et supratemporal est interdigitée. La surface externe (dorsale) de l'os est fortement ornée d'un motif réticulé au centre de l'ossification et de rides rayonnantes irrégulières à la périphérie, plus développées chez le gros spécimen et particulièrement marquées le long du bord latéral. La face interne (ventrale) est lisse, à l'exception d'un processus descendant peu développé. Le canal sensoriel otique pénètre dans le supratemporal près du coin médial de la marge antérieure de l'os et sort en arrière à l'extrémité la plus postérieure de l'os, juste au-dessus d'un petit processus. Le canal sensoriel otique dégage des diverticules latéraux, qui s'ouvrent et s'étendent dans des rainures profondes à la surface de l'os (flèches en Fig 2C). La commissure supratemporale est marquée par une ouverture sur le bord médial de l'os, à proximité de son coin postérieur. Il n'y a apparemment pas d'extensions antérieures de la commissure supratemporale. Les supratemporals de Bouc-Bel-Air rappellent le supratemporal de tous les mawsoniid du Crétacé en raison de la forte ornementation et du processus descendant peu profond [1], [42], [43]. Ils rappellent notamment le supratemporal d'un spécimen des lits de Kem Kem, au Maroc, référé à un genre indéterminé de mawsoniid partageant des caractères avec *Axelrodichthys* [5]. Les similitudes entre les deux spécimens sont la marge latérale régulièrement incurvée et l'angle fait par la suture avec le pariétal postérieur. Les supratemporals bien conservés de Bouc-Bel-Air permettent de ré-identifier un os appartenant au spécimen de type Ventabren identifié à l'origine comme postpariétal gauche (Fig 2E). Parce que les marges de l'os de Ventabren sont endommagées, sa forme d'origine était censée être plus inclinée sur le poisson vivant, ce qui a conduit à conclure qu'il s'agissait d'un postpariétal. De plus, une petite facette articulaire était considérée comme une facette de l'articulation intracrânienne moins développée que chez les autres mawsoniids [8]. Cette facette correspond en fait au petit processus postérieur présent au-dessus de l'ouverture postérieure du canal sensoriel otique dans les supratemporals de Bouc-Bel-Air.

lachrymo-jugal: Un os en forme de virgule est identifié comme un lacrymo-jugal (CD13-Pal.2019.6.4, Fig 2F). La face externe est ornée de crêtes et de rainures très fortes. La marge dorsale, qui marquait le bord ventral de l'orbite, est régulièrement courbée. Une extrémité est plus large que l'autre. Chez la plupart des coelacanthes, y compris les mawsoniids, l'extrémité antérieure du lacrymo-jugal est plus élargie que la postérieure, ce qui indique que l'os décrit ici est droit. Le canal sensoriel infra-orbitaire est marqué par deux pores situés à chaque extrémité de l'os, mieux visibles en vue interne, et par au moins trois pores situés dans l'ornementation forte de la moitié postérieure de la face latérale (flèches sur la figure 2F). Le lacrymo-jugal de *Mawsonia brasiliensis*

est très dérivée, avec une moitié postérieure droite très allongée et un tiers antérieur incurvé, qui marque la position de l'orbite ([42] [43]). Chez *Axelrodichthys araripensis*, la marge dorsale du lacrymojugal est courbée sur toute sa longueur ([42] [1]) comme dans l'os de Bouc-Bel-Air, confirmant ainsi l'attribution de la forme française du Crétacé supérieur au genre *Axelrodichthys*.

Squamosal: Un os approximativement trapézoïdal, avec une forte ornementation, une série de pores alignés parallèlement à l'une de ses marges et traversé par un canal sensoriel indiquant de grandes ouvertures visibles en vue interne, est provisoirement identifié comme un squamosal (CD13-Pal.2019.6.5, [figure 2G](#)).

Préopercule: Un os ovoïde avec une forte ornementation et traversé le long de son axe long par un canal sensoriel est provisoirement identifié comme un préopercle (CD13-Pal.2019.6.10, [Fig 2N](#)), en raison de sa forme générale rappelant l'os correspondant en *A. araripensis* ([1], [42]).

D'autres tiques et os dermiques ornés sont présents, mais trop mal conservés pour être identifiés avec précision.

Quadrate: Une tête articulaire gauche d'un quadrate, montrant les condyles actinistiens doubles et asymétriques typiques pour l'articulation avec la mâchoire inférieure est présente (CD13-Pal.2019.6.6, [Fig 2H](#)). Elle est similaire à la forme de l'os correspondant dans la holotype de *A. maegadromos* ([Fig 2I](#)).

Pterygoïde: Deux fragments d'os en forme de plaque recouverts de petites dents bulbeuses densément compactées avec des crêtes rayonnantes sont identifiés comme des morceaux de ptérygoïdes (CD13-Pal.2019.6.7 et -8, [figures 2J et 2K](#)). Cette morphologie des dents est typique des mawsoniidés, bien qu'elle puisse également être trouvée dans d'autres genres de coelacanthé. Un autre fragment, toujours attaché à un morceau d'os indéterminé, est recouvert du même type de dents. Il est provisoirement identifié comme un ptérygoïde, bien qu'il puisse également s'agir d'un fragment de préarticulaire ou de parasphénoïde (CD13-Pal.2019.6.9, [Fig 2L](#)).

Opercle: Un fragment d'os épais avec de fortes crêtes divergentes est identifié comme un morceau d'opercule (CD13-Pal.2019.6.11, [Fig 2M](#)), un os qui montre cette ornementation rayonnante typique au Brésil ([42], [43], [44], [45]) et marocains [46], [47] mawsoniidés.

Cleithrum: Deux fragments correspondant à la moitié dorsale de la cleithra avec au début l'expansion médiale, typique de la lignée *Mawsonia* - *Axelrodichthys* [1], sont présents (CD13-Pal.2019.6.12 et -13, [Fig 2O et 2P](#)).

Sites d'Ollières — Autoroute Nord / Sud

Postpariétal: Un postpariétal droit est relativement mal conservé mais montre des détails de son contour général et de sa morphologie antérieure (MHN.AIX.PV.2019.13.1, [Fig 3A](#)). C'est le premier postpariétal connu d'*Axelrodichthys maegadromos* parce que le soi-disant postpariétal du spécimen holotype [8] est en fait un supratemporel (voir ci-dessus). La surface externe de l'os est usée et il est probable que l'ornementation ait été partiellement effacée après la mort. La partie antérieure de l'os est lisse et des rainures rayonnent sur les parties postérieure et latérale. L'ossification a été aplatie lors de la fossilisation. En conséquence, l'angle entre la partie horizontale médiane et la partie latérale visible en vue antérieure, était plus aigu sur le poisson vivant que sur le fossile (c'est-à-dire que le côté latéral était plus incliné.) En conséquence, le postpariétal comme figuré sur la [figure 3A](#) est plus large qu'il ne l'était réellement. La lame descendante du postpariétal est endommagée, mais elle était évidemment faiblement développée. La facette de l'articulation intracrânienne est bien développée.

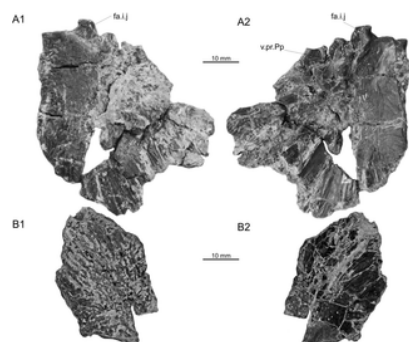


Fig 3. Méga-dromos d'*Axelrodichthys*, Ollières — Autoroute Nord / Sud.

A, postpariétal droit (MHN.AIX.PV.2019.13.1) dans les vues externe (1) et interne (2); B, extrascapulaire droit (MHN.AIX.PV.2019.13.2) dans les vues externe (1) et interne (2). Abréviations: fa.ij, facette de l'articulation intracrânienne; v.pr.Pp, processus ventral ou descendant du postpariétal.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g003>

Extrascapulaire: un os trapézoïdal avec une forte ornementation, trouvé près du postpariétal décrit ci-dessus, est provisoirement identifié comme un os extrascapulaire (MHN.AIX.PV.2019.13.2, [Fig 3B](#)). La principale caractéristique à l'appui de cette identification est la présence d'une rainure le long de la marge postérieure (?), qui correspond au canal de la commissure supratemporale avec une paroi brisée. D'après sa forme générale et ses proportions, il correspond probablement à l'extrascapulaire latéral droit. La reconstruction du toit crânien indique qu'un petit extrascapulaire médial était vraisemblablement présent, un caractère présent chez *Axelrodichthys* et absent chez *Mawsonia* [42].

Velaux — La Bastide Neuve

Cette localité a donné un parasphénoïde sous-complet (MMS / VBN.09.001 G, [Fig 4](#)). L'extrémité postérieure de l'os et la majeure partie de sa moitié antérieure sont conservées, mais aucun contact n'existe entre les deux pièces. En vue ventrale, l'extrémité postérieure s'élargit. Bien que mal conservée, la coupe à ce niveau de l'os forme un demi-cercle. La marge cassée postérieure de la partie antérieure est située au niveau de l'extrémité postérieure du patch dentaire. Le patch dentaire se rétrécit vers l'arrière. Il

s'élargit antérieurement et forme deux ailes latérales, qui s'étendent latéralement sur la largeur de l'ossification. A ce niveau, deux rainures longitudinales latérales séparent une arête médiane. A l'extrémité antérieure de la partie préservée, la crête médiane elle-même est creusée par une zone longitudinale déprimée médiale. En vue dorsale, la partie antérieure n'est que légèrement incurvée en section mais la courbure augmente vers l'arrière [47] chez *Mawsonia lavocati*, mais cette différence peut être causée par la taille différente des spécimens. La structure de l'os, en particulier le contour de l'extrémité postérieure de celui-ci de la zone dentée, est similaire à l'os correspondant dans la holotype de *A. megadromos* forme Ventabren, en particulier l'extrémité postérieure en forme de coeur du patch, qui est considérée comme un caractère diagnostique de cette espèce ([8]; Fig 5). On peut ajouter à la description de cet os dans l'holotype que la partie antérieure de la crête dentée médiane est creusée par une rainure centrale. Les dents sont petites et hémisphériques, avec un apex épineux minuscule sur certaines d'entre elles. Les rainures rayonnantes sur les dents typiques des mawsoniids sont à peine visibles, probablement pour des raisons de conservation.



Fig 4. *Axelrodichthys megadromos*, Velaux — La Bastide Neuve.
Parasphénoïde (MMS / VBN.09.001 G) en vue ventrale. La flèche épaisse indique la partie antérieure. Abréviations: lat.gr, rainure latérale; med.gr, rainure médiale.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g004>



Fig 5. *Axelrodichthys megadromos*, Cruzy — Masecaps (M2253).
Dentaire gauche en vue latérale (A) et ventrale (A'). Abréviations: dp, pore sensoriel élargi; lat.sw, gonflement latéral.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g005>

Cruzy: Masecaps

Le premier élément mawsoniid reconnu du Crétacé supérieur de France, un angulaire isolé, a été découvert dans la localité de Masecaps à Cruzy [3]. Le dentaire décrit ici provient du même site (M2253, Fig 5). L'os est typique des dentaires de mawsoniids, c'est-à-dire qu'il porte un processus en forme de crochet, une dépression pour le pli pseudomaxillaire et un gonflement latéral. Ce dernier caractère est une apomorphie des mawsoniids les plus dérivés (*Mawsonia*, *Axelrodichthys*, *Lualabaea*) [1]. Cupello et coll. (2016) [45] ont montré que chez *Mawsonia* l'extension ventrale du dentaire est plus large et plus longue que celle dorsale, tandis que chez *Axelrodichthys* les deux extensions sont presque égales en taille, un arrangement également observé dans M2253. Le corps ventral de l'os, suturé avec le splénial, est marqué par des rainures profondes. Une ouverture, correspondant au pore sensoriel élargi présent dans le dentaire de certains coelacanthes, s'ouvre juste en arrière du gonflement latéral.

Fox Amphoux — Bastide Neuve

Un préarticulaire droit (collection Méchin 745, Fig 6A) a été retrouvé lors de fouilles récentes sur le site de Bastide-Neuve. Il est très similaire à moins complète droit préarticulaire de *A. megadromos* de Ventabren (Fig 6B). Les deux sont des os minces avec une lamelle postérieure subrectangulaire édentée, qui élargit le dos vers l'avant, à l'image du contour général de l'angle latéral (conservé dans la holotype de *A. Megadromos*). La partie la plus profonde de l'os porte de nombreuses petites dents hémisphériques avec les crêtes rayonnantes typiques présentes dans toutes les mawsoniids.

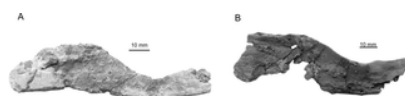


Fig 6. *Axelrodichthys megadromos*, Fox-Amphoux — Bastide-Neuve).
A, préarticulaire droit (collection Méchin 745) en vue médiale; **B**, droit préarticulaire de *A. megadromos* de Ventabren (holotype, MDE F-61) en vue médiale.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g006>

Campagne-sur-Aude — Bellevue

Un petit fragment, légèrement inférieur à 1 centimètre carré, correspond à un pavé de dents serrées (MDE C3-02-57, Fig 7A). Les dents sont très similaires en taille et en forme aux dents parasphénoïdes de Velaux (comparer Fig 4 avec Fig 7A), ou aux dents portées par un os non identifié de Bouc-Bel-Air (Fig 7B est un détail de l'échantillon illustré Fig 2L), c'est-à-dire qu'elles sont petites, hémisphériques et marquées par de fines stries qui rayonnent depuis l'apex. Ces caractéristiques indiquent que cette pièce appartient probablement à un mawsoniid, probablement un fragment de parasphénoïde.

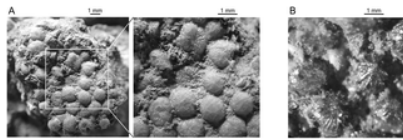


Fig 7. *Mégadromos d'Axelrodichthys*, Campagne-sur-Aude — Bellevue.

A, fragment d'un patch dentaire, probablement d'un parasphénoïde (MDE C3-02-57); **B**, Détail de dents d'un ptérygoïdien de Bouc-Bel-Air (CD13-Pal.2019.6.9; Fig 2L) présentant une morphologie dentaire similaire.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g007>

Discussion

Identification et affinités

Parce que tout le matériel de mawsoniid décrit dans cette étude est incomplète ou fragmentaire, il est difficile de démontrer qu'ils appartiennent tous à une seule espèce, à savoir *A. megadromos*. Parasphénoïde fragmentaire de Velaux, montre cependant la forme typique du patch de dent de la parasphénoïde du matériau de type *A. megadromos*, une caractéristique considérée comme un caractère diagnostique [8]. La localité de Ventabren est située à la base du gisement «Fuvélien» (Campanien précoce) tandis que la localité de Velaux est située dans le «Béguvien» (Campanien tardif), indiquant qu'environ 8 millions d'années (Fig 1) séparent les deux parasphénoïdes. D'autres os connus en double, comme le basiphénoïde et le supratemporal de l'holotype de Ventabren et les os équivalents de Bouc-Bel-Air sont également très similaires, même s'ils ne présentent pas de caractères diagnostiques de l'espèce. La localité de Bouc-Bel-Air est située dans la même unité «Fuvélien» que Ventabren, ce qui rend probable la présence dans les deux sites de la même espèce. La question de la présence d'une autre espèce se pose avec les matériaux de Cruzy, Fox-Amphoux et Campagne-sur-Aude car les deux premiers sites sont situés dans le faciès «Rognacien» (probablement Campanien tardif) et le dernier site est situé au Maurien Red Marls (probablement au début du Maastrichtien), c'est-à-dire que ces poissons sont environ 10 millions d'années plus jeunes que le spécimen type de Ventabren. Cependant, dupliquez les os de ces localités plus jeunes, *A. megadromos* pour caractériser une autre espèce.

La figure 8 montre une reconstruction composite du crâne de *A. megadromos*, avec une tentative de reconstruction de la tête de l'animal vivant. Le crâne reconstruit présente des traits mawsoniid typiques, certains d'entre eux présents uniquement dans le *Mawsonia - Axelrodichthys* complexe: les os fortement ornés du toit du crâne et de la joue, la forme du postpariétal et du supratemporal et notamment leurs processus descendants peu profonds, la disposition particulière des os de la partie postpariétale, avec les extrascapulaires inclus dans le toit du crâne, la forme typique de l'angulaire, la forme des dents préarticulaires et ptérygoïdes, le gonflement latéral du dentaire et l'expansion médiale du cleithrum. D'autres caractéristiques, à savoir la présence probable d'un extrascapulaire médial, la marge dorsale incurvée du lacrymojugal, la forme ovoïde du préopercule, les extensions postérieures du dentaire de taille presque égale, et l'organisation générale et les proportions de la partie ethmosphénoïde de la le toit du crâne confirme l'inclusion de cette espèce dans le genre *Axelrodichthys*.

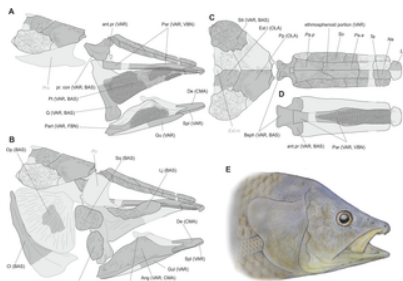


Fig 8. Reconstruction du crâne d' *Axelrodichthys megadromos*.

Les os gris foncé correspondent aux éléments conservés. Pour les pièces manquantes (gris clair), la reconstruction est basée sur l'effet de miroir des parties conservées pour os pairs et sur des os conservés dans *A. araripensis*, de la formation Albian Santana, Brésil. Les étiquettes indiquent les noms des os et leur localité correspondante entre parenthèses. **A**, casse-crâne en vue latérale droite avec le suspenseur gauche et la mâchoire inférieure en vue médiale; **B**, crâne avec suspenseur, joue et éléments operculaires en vue latérale droite; **C**, toit du crâne, la partie ethmosphénoïde en vue ventrale. Abréviations pour les os: Ang, anguleux; ant.pr, processus antotique; Bsph, basiocbasisphénoïde; Cl, cleithrum; De, dentaire; Ext.l, latéral extrascapulaire; Ext.m, médiane extrascapulaire; Gul, plaque gulaire; Le, ethmoïde latéral; Lj, lacrymojugal; Na, nasal; Op, opercule; Pa.a, pariétal antérieur; Pa.p, pariétal postérieur; Par, parasphénoïde; Partie, préarticulaire; p.Co, coronoïde principal; Po, post-orbitaire; Pop, préopercle; Pp, postpariétal; pr.con, processus connectens; Pro, prootique; Pt, ptérygoïde; Q, quadrate; Donc, supraorbitaire; Spl, splénial; Sq, suamosal; Stt, supratemporel; Te, tectal. Abréviations pour les localités: BAS, Bouc-Bel-Air – Sousquières; CMA, Cruzy – Masecaps; FBN, Fox-Amphoux – Bastide-Neuve; OLA, sites d'Ollières – Autoroute Nord / Sud; VAR, Ventabren – Aire de repos; VBN, Velaux – La Bastide-Neuve.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g008>

Afin de tester les affinités phylogénétiques de cette espèce, nous incluons *A. megadromos* dans la récente analyse cladistique phylogénétique de Cavin et al. [7]. Dans cette dernière analyse, *A. megadromos* a été résolu dans un trichotomie avec *A. araripensis* et *Lualabaea lerichei*, respectivement du Crétacé inférieur du Brésil et du Jurassique supérieur de la République démocratique du Congo. La notation du caractère états de *A. megadromos* était basé sur le spécimen holotype uniquement [8]. Si l'on considère que tout le matériel de mawsoniid Campanien-Maastrichtien décrit ici appartient à cette même espèce, nous pouvons maintenant compléter la marque *A. megadromos* comme suit: caractères [état]: 1 [2], 7 [0], 8 [0], 9 [1], 10 [1], 11 [0], 17 [2], 26 [0], 27 [0], 28 [2], 29 [0], 34 [1], 48 [0], 53 [1] (pour plus de détails sur les caractères et les définitions d'états de caractères, voir [7]). La nouvelle matrice de données (données S1) a été analysée à l'aide de PAUP * 4.0a167 (SWOFFORD, 2000) avec une recherche heuristique utilisant une séquence d'addition aléatoire, répliquée 10000 fois, 10 arbres conservés à chaque itération, et une division d'arbre et un échange de branche de reconnexion ont été effectués avec *Latimeria* et *Macropomaen* tant que

groupe externe. La topologie exacte et le nombre d'arbres parcimonieux sont similaires aux résultats obtenus par [Z] (Fig 9), et les indices sont très proches (18 MPT, longueur 100, CI = 0,660, RI = 0,663, RC = 0,438 ; métriques précédentes: 18 MPT, longueur 100, CI = 0,660, RI = 0,653, RC = 0,431). En conséquence, le nouveau matériel décrit ici apporte de nouvelles informations pour reconstruire l'anatomie de cette espèce, mais il ne permet pas d'améliorer la compréhension de ses relations phylogénétiques. Pour une discussion de la distribution des caractères au sein de la phylogénie mawsoniid, voir [Z].

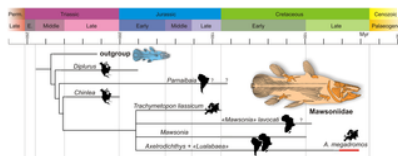


Fig 9. Phylogénie à échelle temporelle simplifiée des Mawsoniidae avec leur distribution continentale (silhouettes).

La trichotomie entre trois espèces de *Mawsonia* (*M. Tegamensis*, *M. Braziliensis* et *M. Gigas*) et entre les deux espèces de *Axelrodichthys* (*A. Araripensis*, *A. Megadromos*) et *Lualabea* ne sont pas figurés.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.g009>

Implications écologiques et biogéographiques

Les faciès de toutes les localités campaniennes – Maastrichtiennes primitives, dans lesquelles *Axelrodichthys megadromos* a été trouvé, indiquent que ce poisson habitait en lacustre (faciès «Fuvélien» de Ventabren, Bouc-Bel-Air et Ollières), ainsi que dans les habitats fluviatiles et de plaine inondable (toutes les autres localités). Aucun de ces sites ne présente d'influences marines, et cette espèce doit être considérée comme un poisson strictement d'eau douce. *A. megadromos* est jusqu'à présent le plus jeune cœlacanthe d'eau douce connu dans le monde (les cœlacanthes marins sont connus dans le Campanien-Maastrichtien d'Amérique du Nord avec le latimeriid *Megalocoelacanthus* [48], [49]).

Sauf *A. megadromos*, toutes les autres espèces de mawsoniid du Crétacé se trouvent dans le Crétacé inférieur du Gondwana occidental, c'est-à-dire en Amérique du Sud et en Afrique [Z]. Les plus jeunes espèces raisonnablement connues sont « *Mawsonia* » *lavocati* et *Mawsonia libyca* qui ont été trouvées respectivement dans les lits de Kem Kem au Maroc et à Bahariya en Égypte [Z]. Ces deux localités sont généralement considérées comme cénomaniennes à l'âge [50], mais nous ne pouvons exclure un âge tardif du Crétacé précoce sur la base de l'assemblage des poissons (Brito, communication personnelle, 2018). La plupart des occurrences de mawsoniid du Gondwanan occidental ont été trouvées dans des environnements d'eau douce, à l'exception d' *Axelrodichthys araripensis* et *Mawsonia brasiliensis*, qui vivait dans l'environnement marin proche et probablement euryhaline de la Formation de Santana au Brésil. Le plus jeune reste mawsoniid du Gondwanan est un extrascapulaire médian isolé du continent? Grès coniacien / santonien d'Ankazomihaboka, Madagascar, appelé *Axelrodichthys* sp. par Gottfried et al. [2]. Il est à noter que les derniers représentants des mawsoniidés n'ont pas été retrouvés dans l'aire géographique où la famille prospérait auparavant, c'est-à-dire en Amérique du Sud et en Afrique mais dans les régions périphériques, à savoir Madagascar et l'Europe. Il faut garder à l'esprit que ce constat repose en grande partie sur la disponibilité des affleurements continentaux du Crétacé supérieur, qui sont plutôt rares en Amérique du Sud et en Afrique.

Pendant le Crétacé supérieur, sur l'archipel européen, certains taxons étaient répandus dans les îles, par exemple le nodosaurid *Struthiosaurus*, le crocodilien *Allodaposuchus*, *Acynodon* et *Doratodon*, les tortues *Foxemys* entre autres, tandis que d'autres semblent être limités à une seule île, comme le solemydid tortues sur la masse continentale ibéro-armoricaine par exemple [52]. Ces auteurs ont également remarqué que l'assemblage des vertébrés européens est formé par un mélange entre un «vieux noyau européen» auquel ont été ajoutés des immigrants de différentes bioprovinces, comme l'Amérique du Nord, l'Asie et le Gondwana [20], [51], [52], [53]. La masse continentale ibéro-armoricaine, en particulier, partage des taxons avec le Gondwana, tels que les poissons characiformes, mawsoniid et lepisosteiform, les grenouilles néobatraciennes, les tortues rémydides et les serpents boiid, les crocodyliformes ziphosuchian et les dinosaures abelisauridés [20], [54], [55], [56]. Des événements de dispersion du Gondwana peuvent s'être produits au cours d'une, deux ou plusieurs connexions continentales entre l'Afrique et l'archipel européen au cours du Crétacé supérieur. Csiki-Sava et coll. [51] ont suggéré que deux événements de dispersion se sont produits pour les poissons, un pré-campanien impliquant des lepisostéiformes, qui sont communs dans le site santonien d'Harkút en Hongrie [57], et un près de la frontière Campanien-Maastrichtien impliquant des characiformes et des mawsoniidés.

Le Loeuff et coll. [58] ont été les premiers à reconnaître un renouvellement des assemblages de dinosaures européens pendant le Maastrichtien avec une faune maastrichtienne précoce dominée par les sauropodes titanosauridés et une faune maastrichtienne tardive dominée par les hadrosaures. Cette observation a été confirmée par plusieurs études qui se sont concentrées sur les dinosaures dans leur ensemble [40] et sur les sauropodes [59]. Csiki-Sava et coll. [51] a confirmé, mais nuancé ce scénario, qui s'applique principalement à l'île ibéro-armoricaine. Jusqu'à présent, les archives fossiles mawsoniid indiquent que ces poissons se sont éteints en Europe pendant ce renouvellement de la faune, la plus jeune occurrence étant trouvée dans le site maastrichtien précoce de Campagne-sur-Aude. Si cela est vrai, ce scénario indique que les mawsoniidés étaient éteints avant l'extinction massive du Crétacé-Paléogène.

Finalement, il devrait mentionner que les gammes stratigraphiques *A. megadromos* est relativement long, c'est-à-dire environ 10 millions d'années, mais il est encore court par rapport à l'aire stratigraphique de *Mawsonia gigas*, qui est d'environ 30 millions d'années en Amérique du Sud [Z]. Ces longues distances indiquent une évolution morphologique lente et illustrent le statut de «fossiles vivants» des cœlacanthes pris dans leur ensemble, à quelques exceptions près [60].

Conclusion

Les mawsoniidés continentaux européens du Crétacé supérieur n'ont été reconnus que récemment, il y a une quinzaine d'années. À cette époque, les restes de ces poissons semblaient très rares, mais l'examen des collections paléontologiques de plusieurs localités révèle qu'ils formaient en fait une partie non négligeable des assemblages de vertébrés. Les fossiles de cœlacanthes mawsoniidés sont plus abondants et mieux conservés dans le faciès «Fuvélien» du Campanien précoce que dans le faciès «Bégudien» du Campanien supérieur et du «Rognacien» inférieur du Maastrichtien. Pour le moment, nous ne pouvons pas décider si cette tendance: 1) correspond à une raréfaction réelle de ces poissons pendant cet intervalle de temps; 2) est due à des biais taphonomiques ou environnementaux liés à des différences dans les caractéristiques sédimentologiques et de conservation entre les faciès ou; 3) est causé par un artefact d'échantillonnage.

Les données actuelles indiquent la présence de mawsoniidés seulement pendant un court intervalle de temps et dans une zone restreinte de l'île ibéro-armoricaine. Mais nous émettons l'hypothèse que de nouvelles découvertes sur le terrain et un réexamen des collections paléontologiques, en particulier du sud des Pyrénées et de l'Europe de l'Est (Hongrie et Roumanie), peuvent élargir l'aire géographique de la famille. De même, il est probable que l'aire stratigraphique des mawsoniidés soit étendue vers le passé, comme l'indiquent les observations préliminaires, mais potentiellement aussi vers le présent. Les poissons mawsoniidés ne partagent pas le profil typique des poissons victimes de l'extinction massive du Crétacé-Paléogène [61], et il n'est pas improbable que des représentants de ces lignées aient franchi cette frontière. Jusqu'à présent, les archives fossiles du coelacanthé sont inexistantes au Cénozoïque.

Renseignements à l'appui

Données S1. Liste de caractères et matrice de caractères-taxons au format nexus.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234183.s001>
(NEX)

Remerciements

Nous remercions la collectivité territoriale départementale du département des Bouches-du-Rhône pour les permis de fouille, la facilité administrative et le soutien financier aux fouilles sur les localités de Bouc-Bel-Air-Sousquièrre et Velaux-La Bastide Neuve, et plus particulièrement la Direction de l'Environnement, des Grands-Projets et de la Recherche (M. Bourrelly), la Direction des Forêts et des Espaces Naturels (G. Michel), la Direction des Routes (B. Ott), le «Service Départemental d'Incendie et de Secours» et anciens directeurs (S. Amico, N. Mouly). Nous remercions la société ESCOTA (P. Laroche, S. Maurice) et le groupe VINCI (C. Caye) pour les permis de fouille et le soutien financier à la recherche paléontologique. Nous remercions l'équipe du Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence (M. Berrabah, S. Berton, M. Desparroir et F. Perret) et les volontaires (B. Derville, T. Guiragossian) pour les travaux de prospection, de fouille et de préparation. GG et XV remercient la commune de Velaux, Pascal Godefroit (Bruxelles) et les nombreux bénévoles lors des campagnes de terrain en 2009 et 2012. L'Association culturelle, archéologique et paléontologique de l'Ouest Biterrois (ACAP) est remerciée pour son soutien lors des fouilles à Cruzy. Nous remercions Camila Cupello (Rio de Janeiro), Paulo M. Brito (Rio de Janeiro), Yoshitaka Yabumoto (Kitakyushu) pour leurs critiques, et Giorgio Carnevale (Torino) pour la rédaction de cet article. archéologique et paléontologique de l'Ouest Biterrois »(ACAP) est remercié pour son soutien lors des fouilles de Cruzy. Nous remercions Camila Cupello (Rio de Janeiro), Paulo M. Brito (Rio de Janeiro), Yoshitaka Yabumoto (Kitakyushu) pour leurs critiques, et Giorgio Carnevale (Torino) pour la rédaction de cet article. archéologique et paléontologique de l'Ouest Biterrois »(ACAP) est remercié pour son soutien lors des fouilles de Cruzy. Nous remercions Camila Cupello (Rio de Janeiro), Paulo M. Brito (Rio de Janeiro), Yoshitaka Yabumoto (Kitakyushu) pour leurs critiques, et Giorgio Carnevale (Torino) pour la rédaction de cet article.

Références

1. Forey PL. Histoire des poissons coelacanthés, Londres: Chapman et Hall; 1998.
2. Gottfried MD, Rogers RR, Curry Rogers K. Premier enregistrement de coelacanthés du Crétacé supérieur de Madagascar, In: Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates, Arratia G, Wilson MVH, Cloutier R, éditeurs. München, Dr Pfeil Verlag, 2004, pp. 687–691.
3. Cavin L, Forey PL, Tong H, Buffetaut E. Le dernier coelacanthé européen montre des affinités gondwaniennes. *Biol Lett.* 2005; 1: 176–177. PMID: 17148159
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
4. Fragoso LGC, Brito P, Yabumoto Y. *Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 revisité. *Hist Biol.* 2019; 31: 1350-1372.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
5. Cavin L, Forey PL. Le nouveau coelacanthé mawsoniid (Sarcopterygii: Actinistia) reste du Crétacé des lits de Kem Kem, sud-est du Maroc. Dans: Arratia G, Tintori A, éditeurs. *Mesozoic Fishes III, Systematics, Palaeoenvironments and Biodiversity*, München, Dr. Pfeil Verlag; 2004. pp. 493–506.
6. Cavin L, Boudad L, Tong H, Lång E, Tabouelle J, Vullo R. Composition taxonomique et structure trophique de l'assemblage continental de poissons osseux du Crétacé supérieur du sud-est du Maroc. *PLoS ONE.* 2015; p. e0125786, 2015.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
- sept. Cavin L, Cupello C, Yabumoto Y, Fragoso LGC, Deesri U, Brito PM. Phylogénie et histoire évolutive des coelacanthés mawsoniid. *Bull Kitakyushu Mus Nat Hist* 2019; R: 3–13.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
8. Cavin L, Valentin X, Garcia G. Un nouveau coelacanthé mawsoniid (Actinistia) du Crétacé supérieur du sud de la France. *Cretac Res.* 2016; 62: 65–73.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
9. Cavin L, Martin M, Valentin X. Découverte d' *Atractosteus africanus* (Actinopterygii, Lepisosteidae) dans le Campanien inférieur de Ventabren (Bouches-du-Rhône, France). Implications paléobiogéographiques. *Rev de Paléobiologie.* 1996; 15: 1–7.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
- dix. Grande L, Bemis WE. Une étude phylogénétique complète des poissons amiid (Amiidae) basée sur l'anatomie squelettique comparative. Une recherche empirique de schémas interconnectés de l'histoire naturelle. *J Verteb Paleontol.* 1998; 18 suppl 1: 1–696.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
11. Babinot J.-F, Bellier J.-P, Bilotte M, Breton G, Calandra F, Caron M, et al. Conclusions au colloque sur les étages Coniacien à Maastrichtien: échelles biostratigraphiques. *Géologie,* 1983; 10: 413–434.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
12. Fabre-Taxy S. Faunes lagunaires et continentales du Crétacé supérieur de Provence II: le Campanien fluvio-lacustre, Paris: édition Masson et Cie, 1951, p. 42.

13. Tortosa T. Vertébrés continentaux du Crétacé supérieur de Provence (Sud-Est de la France). Thèse de doctorat, Université Paris 6, 2014.
14. Robin N., Van Bakel BW, Hyžný M, Cincotta A, Garcia G, Charbonnier S, et al. Les plus vieux crabes d'eau douce: des pinces sur des os de dinosaures. *Sci Rep.* 2019; 9: 1–14. pmid: 30626917
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
15. Martin JE, Delfino M, Garcia G, Godefroit P, Berton S, Valentin X. Nouveaux spécimens d' *Allodaposuchus precedens* de France: variabilité intraspécifique et diversité des eusuchiens européens du Crétacé supérieur. *Zool. J. Linn. Soc.* 2016; 176: 607–631.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
16. Vullo R, Garcia G, Godefroit P, Cincotta A, Valentin X. *Mistralazhdarcho maggii*, gén. et sp. nov, un nouveau ptérosaure azhdarchide du Crétacé supérieur du sud-est de la France. *J Vertebr Paleontol.* 2018; 38: 1–16.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
17. Garcia G, Amico S, Fournier F, Thouand E, Valentin X. Un nouveau genre de titanosaure (Dinosauria, Sauropoda) du Crétacé supérieur du sud de la France et ses implications paléobiogéographiques. *Bull Soc géol Fr.* 2010; 181: 269-277.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
18. Díaz V. D, Garcia G, Pereda-Suberbiola X, Jentgen-Ceschino B, Stein K, Godefroit P, et al. Le dinosaure titanosaurien *Atsinganosaurus velauciensis* (Sauropoda) du Crétacé supérieur du sud de la France: nouveau matériel, affinités phylogénétiques et implications paléobiogéographiques. *Cretac Res.* 2018; 91: 429–456.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
19. Godefroit P, Garcia G, Gomez B, Stein K, Cincotta A, Lefèvre U, et al. Agrandissement extrême des dents chez un nouveau dinosaure rhabdodontidé du Crétacé supérieur du sud de la France. *Sci rep.* 2017; 7: 1–9. pmid: 28127051
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
20. Tortosa T, Buffetaut E, Vialle N, Dutour Y, Turini E, Cheylan G. Un nouveau dinosaure abélisauridé du Crétacé supérieur du sud de la France: implications paléobiogéographiques. *Ann de Paléontol.* 2014; 100: 63–86.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
21. Cincotta A, Yans J, Godefroit P, Garcia G, Dejax J, Benammi M, et al. Reconstruction paléoenvironnementale intégrée et taphonomie d'une localité unique de vertébrés du Crétacé supérieur (Velaux, sud-est de la France). *PloS ONE.* 2015; 10: e0134231. pmid: 26287486
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
22. Buffetaut E. Un ptérosaure azhdarchide du Crétacé supérieur de Cruzy (Hérault, France). *CR Acad Sci Paris, Sciences de la Terre et des planètes / Sciences de la Terre et des Planètes.* 2001; 333: 357–361.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
23. Buffetaut E. Premiers témoignages d'oiseaux à énantiornithine du Crétacé supérieur d'Europe: os post-crâniens de Cruzy (Hérault, France). *Oryctos.* 1998; 1: 127-130.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
24. Buffetaut E, Angst D. Un fémur de l'oiseau géant du Crétacé supérieur *Gargantuavis* de Cruzy (sud de la France) et ses implications systématiques. *Palaeovertebrata*, 2019; 42, e3.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
25. Garcia G, Valentin X. Les restes d'oeufs de dinosaures dans les séries continentales du chaînon de St Chinian. *Bull Soc Et Sci nat. Béziers.* 2001–2002; 19: 11-16.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
26. Smektala F, Buffetaut E, Deconinck J.-F, Rivers as repositories for fossil vertebrates: a case study from the Upper Cretaceous of Southern France. *Proc Geol Assoc.* 2014; 125: 567-577.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
27. Tong H, Gaffney ES, Buffetaut E. *Foxemys*, une nouvelle tortue à cou latéral (Bothremyidae, Pelomedusoides) de la fin du Crétacé français. *Suis Mus novit.* 1998; 3251: 1–19.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
28. Martin JE. *Allodaposuchus Nopsca*, 1928 (Crocodylia, Eusuchia), du Crétacé supérieur du sud de la France et ses relations avec Alligatoroidea. *J Verteb Paleontol.* 2010; 30: 756–767.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
29. Buffetaut E, Mechin P, Mechin-Salessy A. Un ptérosaure azhdarchide du Crétacé supérieur de Provence (sud de la France). I: n vertébrés et paléoenvironnements mésozoïques et cénozoïques, rend hommage à la carrière du professeur Dan Grigorescu, Bucarest, Editura Ars Docendi. 2006: 95-100.
30. Díaz VD, Garcia G, Knoll F, Pereda-Suberbiola X, Valentin X. Nouveaux restes crâniens de dinosaures sauropodes titanosauriens du Crétacé supérieur de Fox-Amphoux-Métisson (Var, SE France). *Proc Geol Assoc.* 2012; 123: 626–637.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

31. Knoll F, Lautenschlager S, Valentin X, Díez Díaz V, Pereda Suberbiola X, Garcia G. Première étude paléoneurologique d'un dinosaure sauropode de France et sa signification phylogénétique. *PeerJ*. 2019; 1-17.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
32. Buffetaut E, Mechin P, Mechin-Salessy A. Un oiseau archaïque (Enantiornithes) du Crétacé supérieur de Provence (sud de la France). *CR Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes / Sciences de la Terre et des Planètes*. 2000; 331: 557–561.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
33. Buffetaut E, Angst D, Mechin P, Mechin-Salessy A. Un fémur de l'oiseau géant *Gargantuavis* du Crétacé supérieur du Var (sud-est de la France). *Carnets natures*. 2019; 6: 47-52.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
34. Buffetaut E, Angst D. Gargantuavis est une ornithurine basale insulaire: un commentaire sur Mayr et al., 2020, "Un bassin bien conservé du Maastrichtien de Roumanie suggère que l'énigmatique Gargantuavis n'est ni un oiseau ornithurine ni un endémique insulaire". *Cretac Res*. Dans la presse.
35. Garcia G. Les coquilles d'oeufs de dinosaures du Crétacé supérieur du sud de la France: diversité, paléobiologie, biochronologie et paléoenvironnements. doctorat Thèse. Université de Montpellier II, 1998.
36. Le Loeuff J. *Ampelosaurus atacis* (nov. Gen, nov. Sp.), Un nouveau titanosauridé (Dinosauria, Sauropoda) du Crétacé supérieur de la Haute Vallée de l'Aude (France). *CR Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes / Sciences de la Terre et des Planètes*. 1995; 321: 693–700.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
37. Buffetaut E, Le Loeuff J. Un nouvel oiseau terrestre géant du Crétacé supérieur du sud de la France. *J Geol Soc*. 1998; 155: 1–4.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
38. Le Loeuff J. Ostéologie d' *Ampelosaurus atacis* (Titanosauria) du sud de la France. Dans: Tidwell V, Carpenter K, éditeurs. *Thunder-Lizards: Les dinosaures Sauropodomorphes*. Bloomington: Indiana University Press; 2005, p. 115-137.
39. Laurent Y, Le Loeuff J, Bilotte M, Buffetaut E, Odin G.-S. Liaison marine Campanienne-Maastrichtienne continentale dans la région Aquitaine-Pyrénées-Provence (sud de la France). Dans: Odin GS, éditeur. *Développements en paléontologie et stratigraphie. La limite de l'étape Campanien-Maastrichtien. Caractérisation à Tercis les Bains (France) et corrélation avec l'Europe et les autres continents*. 2001; pp. 657–674.
40. Fondévilla V, Riera V, Vila B, Sellés AG, Dinarès-Turell J, Vicens E, et al. Synthèse chronostratigraphique du dernier chiffre d'affaires des dinosaures du Crétacé dans le sud-ouest de l'Europe. *Earth-sci rev*. 2019; 191: 168-189.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
- Fondévilla V, Dinarès-Turell J, Vila B, Le Loeuff J, Estrada R, Oms O, et al. Magnétostratigraphie du registre continental maastrichtien dans la Haute Vallée de l'Aude (Pyrénées du Nord, France): Mise en place de contraintes d'âge sur la succession des sites dinosaures. *Cretac Res*. 2016; 57: 457–472.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
42. Maisey JG. Coelacanthes du Crétacé inférieur du Brésil. *Suis Mus Novit*. 1986; 2866: 1–30.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
43. Yabumoto Y. Un nouveau coelacanth du Crétacé inférieur du Brésil (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontol Res*. 2002; 12: 329–343.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
44. de Carvalho MSS, Maisey JG. Nouvelle occurrence de *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) du Crétacé inférieur du bassin de Sanfranciscana, Minas Gerais, sud-est du Brésil. Dans: Cavin L, Longbottom A, Richter M, éditeurs. *Fishes and the Break-up of Pangea*, Geological Society, Londres, Publications spéciales, 295. 2008, pp. 109–144.
45. Cupello C, Batista TA, Fragoso LG, Brito PM. Restes de Mawsoniid (Sarcopterygii: Actinistia) de la formation lacustre Missão Velha (crétacé inférieur) du bassin d'Araripe, au nord-est du Brésil. *Cretac Res*. 2016; 65: 10–16.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
46. Yabumoto Y, Uyeno T. Nouveaux matériaux d'un coelacanth du Crétacé, *Mawsonia lavocati* Tabaste du Maroc. *Taureau. Nat. Sci Mus Tokyo, Ser. C*, 2005; 31: 39–49.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
47. Wenz S. Un coelacanth géant, *Mawsonia lavocati* Tabaste, de l'Albien-base du Cénomani du sud marocain. *Ann Paléontol (Vert)*. 1981; 67: 1–20.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
48. Schwimmer DR, Stewart JD, Williams GD. Coelacanthes fossiles géants du Crétacé supérieur dans l'est des États-Unis. *Géologie*. 1994; 22: 503–506.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
49. Dutel H, Maisey JG, Schwimmer DR, Janvier P, Herbin M, Clément G. Le coelacanth géant du Crétacé (Actinistia, Sarcopterygii) *Megalocoelacanthus dobiei* Schwimmer, Stewart & Williams, 1994, et son incidence sur les interrelations de Latimerioidei. *PLoS ONE*. 2014; e49911. pmid: 23209614
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
50. Le Loeuff J, Läng E, Cavin L, Buffetaut E. Entre Tendaguru et Bahariya: sur l'âge des sites de dinosaures du Crétacé précoce du Continental Intercalaire et d'autres formations africaines. *Journal de stratigraphie*. 2012; 36: 1–18.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

51. Csiki-Sava Z, Buffetaut E, Ósi A, Pereda-Suberbiola X, Brusatte SL. Vie insulaire au Crétacé - composition faunique, biogéographie, évolution et extinction des vertébrés terrestres de l'archipel européen du Crétacé supérieur. *ZooKeys*. 2015; 469: 1–161.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

52. Buffetaut E, Mechin P, Mechin-Salessy A. Un dinosaure Théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur Provence. *CR Acad Sci Paris II*, 1988; 306: 153-158.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

53. Buffetaut E. Reptiles archosauriens avec affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur de l'Europe. *Terra Nova*, 1989; 1: 69–74.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

54. Le Loeuff J. Les faunes de vertébrés campano-maastrichtiens du sud de l'Europe et leurs relations avec les autres faunes du monde; implications paléobiogéographiques. *Cretac Res*. 1991; 12: 93-114.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

55. Buffetaut E, Le Loeuff J. L'évolution des faunes de vertébrés non marins du Crétacé supérieur en Europe. Dans: Sun A, Wang, éditeurs. Sixième Symposium sur les écosystèmes terrestres mésozoïques et le biote. Pékin: China Ocean Press; 1995. pp: 181–184.

56. Gheerbrant E, Rage J.-C. Paléobiogéographie de l'Afrique: quelle différence avec le Gondwana et la Laurasia? *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2006; 241: 224–246.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

57. Szabó M, Ósi A. La faune piscicole continentale de la localité d'Iharkút du Crétacé supérieur (Santonien) (montagnes de Bakony, Hongrie). *Géologie d'Europe centrale*. 2017; 60: 230-287.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

58. Le Loeuff J, Buffetaut E, Martin M. Les dernières étapes de l'histoire de la faune des dinosaures en Europe: Une succession d'assemblages de dinosaures maastrichtiens des Corbières (sud de la France). *Geol Mag*. 1994; 31: 625–630.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

59. Vila B, Galobart À, Canudo J, Le Loeuff J, Dinarès-Turell J, Riera V, et al. La diversité des dinosaures sauropodes et leur première succession taxonomique du dernier Crétacé du sud-ouest de l'Europe: indices de disparition et d'extinction. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2012; 350: 19–38.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

60. Cavin L, Guinot G. Coelacanthés comme «fossiles presque vivants». *Avant Ecol Evol*. 2014; 2: 1–5.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

61. Cavin L. Poissons d'eau douce: 250 millions d'années d'histoire évolutive, Elsevier; 2017.