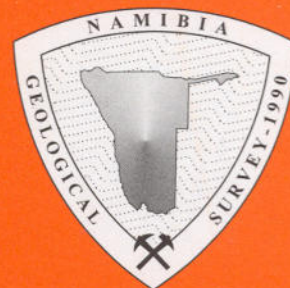


GEOLOGICAL SURVEY OF NAMIBIA
MINISTRY OF MINES AND ENERGY

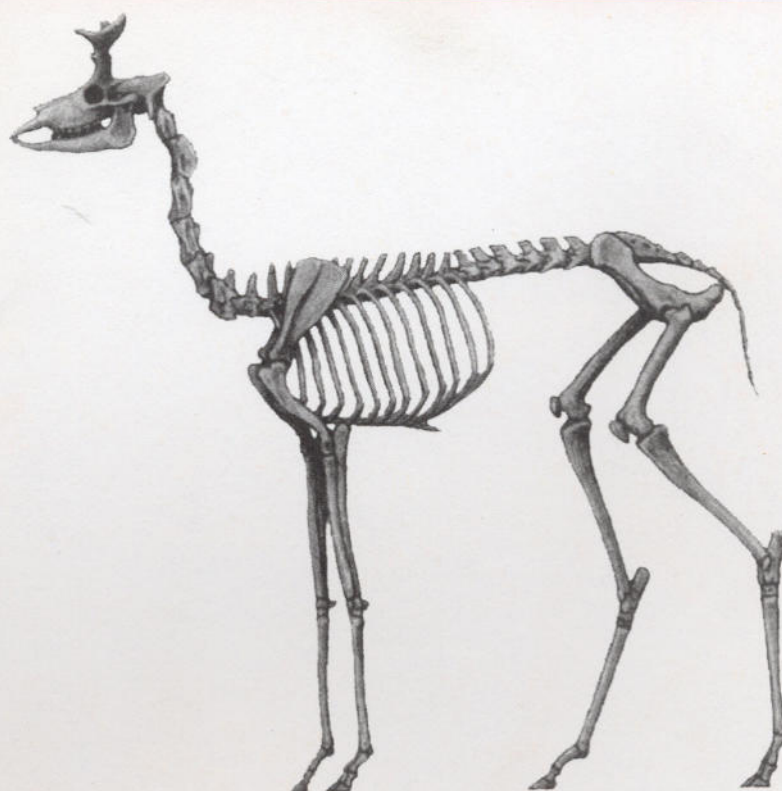


**GEOLOGY AND PALAEOBIOLOGY OF THE CENTRAL AND
SOUTHERN NAMIB**

**VOLUME 2:
PALAEOONTOLOGY OF THE ORANGE RIVER VALLEY,
NAMIBIA**

by

Martin Pickford and Brigitte Senut



Orangemeryx hendeyi

MEMOIR 19
2003

MINISTRY OF MINES AND ENERGY
GEOLOGICAL SURVEY OF NAMIBIA

Director : Dr G I C Schneider

MEMOIR 19

**GEOLOGY AND PALAEOBIOLOGY OF THE CENTRAL AND
SOUTHERN NAMIBIA**

**VOLUME 2:
PALAEOBIOLOGY OF THE ORANGE RIVER VALLEY,
NAMIBIA**

by

Dr Martin Pickford⁽¹⁾ & Dr Brigitte Senut⁽²⁾

⁽¹⁾Chaire de Paléanthropologie et de Préhistoire, Collège de France, and Laboratoire de Paléontologie,
UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, F-75005 Paris, France

⁽²⁾Département Histoire de la Terre du Muséum national d'Histoire naturelle et UMR 8569 CNRS,
8, rue Buffon 75005, Paris.

Typesetting and layout : Estelle Grobler and David Richards

Obtainable from the Geological Survey of Namibia
Private Bag 13297, Windhoek, Namibia

ISSN 1018-4325
ISBN 0-86976-609-0

Copyright reserved

2003

Fossil fish from Arrisdrift (Middle Miocene, Namibia)

Olga Otero

Université de Poitiers, UMR 6046 CNRS, Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine,
40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers cedex, France.
e-mail: olga.otero@univ-poitiers.fr

The fossiliferous locality at Arrisdrift corresponds to fluvial deposits which accumulated in a channel of the proto-Orange River. It has yielded more than forty disarticulated teleost fish remains. Some of them can be identified. They belong mainly to an unknown fossil percoid fish, and an unidentified perciform. These new data are discussed in comparison with the percoid fossil record in continental Africa.

Introduction

The percoid fossil record of Neogene African freshwaters is limited to four taxa: two extinct taxa †*Semlikiichthys rhachirhynchus* and †*Weilerichthys fajumensis*, placed in *Percoidei incertae sedis* (Otero & Gayet 1999a, b), and fossils of the Recent families Latidae, and Sparidae. The fossiliferous locality at Arrisdrift corresponds to fluvial deposits which accumulated in a channel of the proto-Orange River. It has yielded more than forty disarticulated teleost fish bones and bone fragments. Some of them can be identified and permit accurate description; median fin spines and jaw bones. Except for one small dentary, they are attributed to a single unknown percoid fish species. Among the vertebrae, three can be attributed with little doubt to a single percoid fish and are thus tentatively assigned to the above species. The other bones (mainly bones from the hyoid series) are too poorly preserved for precise description but, regarding their shape and dimensions, they should belong to the same species. A small dentary is probably related to another percoid fish. A scale is also preserved in consolidated sediments.

Systematic palaeontology

The description is based on comparisons with both Recent and fossil percoid taxa, i.e. *Lates* fishes (Otero in prep. a, Otero & Gayet 2001), †*Semlikiichthys rhachirhynchus* (Otero & Gayet 1999a) and †*Weilerichthys fajumensis* (Otero & Gayet 1999b), and also with the premaxillary bone of an unidentified percoid from Sahabi (Gaudant 1987), when data are available. These are the only known basal percoid taxa with fossil representatives in the Neogene of continental Africa.

Subclass Teleostei
Order Perciformes
Percoidei indet.
Unnamed species

Description: The *quadrate* (Fig. 1a, b) is longer than deep. The articular condyle and the base of the posterior border are particularly wide (Fig. 1b) compared to the rest of the bone and what is observed in latid fishes (Fig. 1c, d). The posterior border is curved, but the thin symplectic gutter is straight and not marked by any notch at the dorsal border.

The *premaxilla*, and all the other bones of the jaws are bulky. The leaf-shaped articular and ascending processes (Fig. 2a) are of the same height; they separate from each other close to the base, and form a sharp angle (around 60° in dorsal view). In contrast, in *Lates* (Fig. 2e) and †*Semlikiichthys* (Fig. 2g) the ascending process is higher than the

Version française abrégée

Introduction

Le registre fossile des percoïdes des eaux douces africaines est limité à quatre taxons: deux *Percoidei incertae sedis* exclusivement fossiles, †*Semlikiichthys rhachirhynchus* et †*Weilerichthys fajumensis* (Otero & Gayet 1999a, b), et des représentants des familles Latidae et Sparidae. La localité fossile d'Arrisdrift correspond à des dépôts fluviaux accumulés dans un paléo-chenal de la proto-Rivière Orange. Plus de quarante restes désarticulés de poissons téléostéens ont été collectés, dont une partie peut être identifiée. Ces restes appartiennent principalement à un poisson percoïde fossile inconnu. Un dentaire isolé appartient à un probable perciforme et une écaille est préservée dans une gangue de sédiment.

Systématique

La description est menée en comparant ces restes avec les restes fossiles et actuels des percoïdes d'eau douce africains, i.e. *Lates* (Otero in prep. a, Otero & Gayet 2001), †*Semlikiichthys rhachirhynchus* (Otero & Gayet 1999a) et †*Weilerichthys fajumensis* (Otero & Gayet 1999b), ainsi qu'avec un prémaxillaire de percoïde indéterminé provenant de Sahabi (Libye, Gaudant 1987).

Sous-classe Teleostei
Ordre Perciformes
Percoidei indet.
Espèce non nommée

Description: Le *carré* (Fig. 1a, b) est caractérisé par un condyle articulaire et un bord postérieur particulièrement larges (en comparaison des latidés; Fig. 1c, d). La gouttière du symplectique est droite et étroite. Le *prémaxillaire* et les autres os des mâchoires sont massifs. Les processus articulaire et ascendant sont aussi hauts l'un que l'autre (Fig. 2a), ce qui est rare chez les percoïdes (Fig. 2e, g). Ils sont nettement séparés et forment un angle d'environ 60°, tandis qu'ils sont accolés chez *Lates*, et complètement unis chez †*Semlikiichthys*. Comme chez †*Semlikiichthys*, le foramen pour les vaisseaux veineux et la branche du nerf maxillaire s'ouvre latéralement sur le processus articulaire (entre les processus chez *Lates*). Cependant, comme chez *Lates* seulement, le processus alvéolaire se développe antérieurement en une petite extension. Le prémaxillaire de percoïde de Sahabi (Fig. 2e, Gaudant 1987) ressemble à celui d'Arrisdrift, par les processus articulaire et ascendant, par le développement du processus postérieur en arrière de sa position chez les latidés, et par la différenciation de larges dents sur le rang latéral du

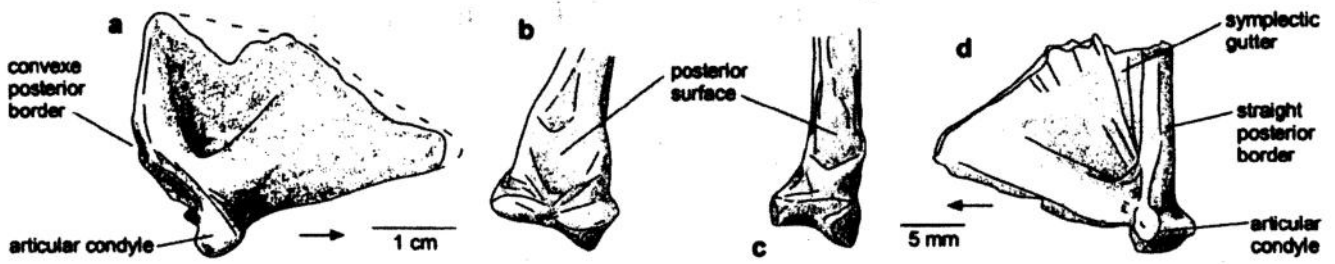


Figure 1: Quadrates. a, b, percoid fish from Arrisdraft, AD 102'95; c, d, *Lates* sp. cf. *niloticus* from As Sarrar, As-P6, from Otero & Gayet (2001). a, lateral view; b, c, posterior views; d, median view.

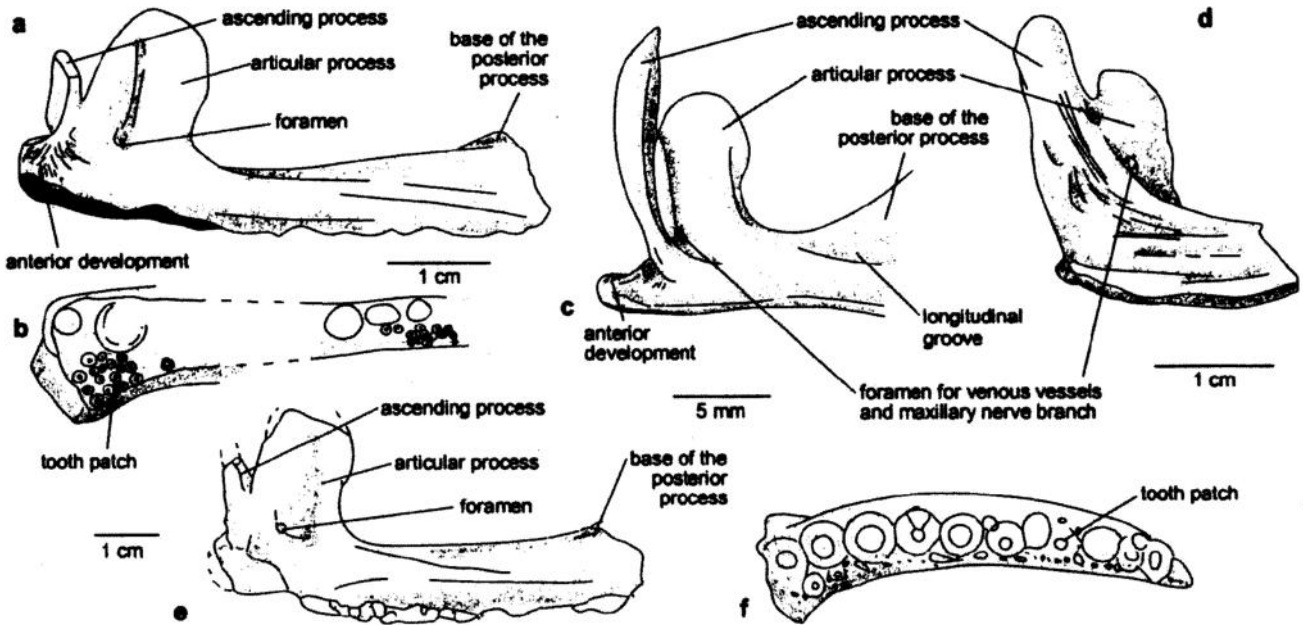


Figure 2: Premaxillae. a, b, percoid fish from Arrisdraft, AD 260'97; c, *Lates niloticus*, MG-206, from Otero (in prep. a); d, *Semlikiichthys rhachirhynchus*, RG 17.526-17.539, from Otero & Gayet (1999a, reversed); e, f, fossil fish from Sahabi, from Gaudant (1987, reversed). a, c-e, lateral views; b, f, occlusal views.

articular one and their shape and orientation are also different; they are closely bracketed (*Lates*) or not separated at all (*Semlikiichthys*). In *Semlikiichthys*, the foramen for venous vessels and the maxillary nerve branch opens laterally on the articular process (in between the processes in *Lates*). However, "as in *Lates*, the alveolar process develops forwards, so that a small horizontal extension projects in front of the anterior face of the ascending process. The base of the alveolar and articular processes are preserved in the fossil From Sahabi (Fig. 2e, Gaudant 1987); it seems to show the same pattern as the percoid from Arrisdraft. As in the fossil from Sahabi, the posterior process seems to develop in a very posterior position compared to what is known in latids. The tooth patch (the tooth sockets only are preserved) develops from the anterior border of the bone (Fig. 2b); the posterior tip is missing (the alveolar process is only known in its anterior three quarters). There is a row of enlarged teeth along its lateral margin, the second tooth being the largest. Two to three rows of villiform teeth develop along the median half of the tooth patch, except at the front where the enlarged anterior tip of the alveolar process is covered by small teeth. Apart from the fossil from Sahabi (Fig. 2f), this tooth pattern is original. Gaudant (1987) noticed the size of the tooth sockets of the lateral 'row as the most striking feature of the latter fossil specimen. One latid, *Lates stappersi*, has an

pavé dentaire (Fig. 2b, 1). Gaudant (1987) a souligné la taille des alvéoles dentaires sur ce même rang chez le fossile de Sahabi comme un caractère original.

Le méplat ventral du *dentaire* (Fig. 3a) est vertical (Fig. 3c); cette position originale chez les percoides est observée chez *Semlikiichthys* (Fig. 3g) mais pas chez *Lates* (Fig. 3e). Il y a une encoche entre la symphyse et ce méplat. Comme chez la plupart des percoides (Fig. 3d, 1), le foramen supérieur du dentaire s'ouvre en avant de la large et profonde gouttière latérale pour les ligaments de la lèvre. Au contraire, le foramen du nerf VII s'ouvre en position plus ventrale (Fig. 3a); le canal sensoriel mandibulaire court dans une gouttière fermée avec quatre ouvertures (trois en avant du niveau du foramen supérieur et une ouverture allongée en arrière); et le pavé dentaire (Fig. 3b) est moins large et présente un rang interne de dents élargies et un rang latéral de dents plus petites.

L'*angulo-articulaire* (fig. 4a) est plus haut que chez *Lates* et ressemble à *Semlikiichthys* (Fig. 4c), bien que le bourrelet postéro-dorsal soit moins vertical. Le canal sensoriel court dans une gouttière ouverte avec un fin pont osseux à mi-longueur de l'os. C'est aussi un pont osseux, mais plus large, chez *Semlikiichthys*, et une gouttière couverte chez *Lates*. La cavité glénoïde est profonde; l'articulation devait

external row of enlarged caniniform teeth.

The ventral plate of the *dentary* (Fig. 3a) develops below the sensory canal in percoid fishes; it is vertical and does not form an angle with the body of the bone (Fig. 3c); this original pattern among percoids is also observed in †*Semlikiichthys* (Fig. 3g) but not in *Lates* (Fig. 3e). There is a ventral notch between the symphysis and the ventral plate of the bone. As in most percoids, the upper foramen of the dentary opens in front of a large and deep lateral groove for the lip ligaments. However, the foramen for the nerve VII opens in a ventral position (Fig. 3a), compared to what is observed in other percoids (Fig. 3d, f). The mandibular sensory canal runs in a bony tube with three openings in front of the upper foramen level; the fourth elongated opening does not reach the posterior border of the bone. The distribution, the number and the size of the openings of the mandibular canal are different in the species studied (Fig. 3d, f). Moreover, the tooth patch of the dentary of the percoid fish from Arrisdrift (Fig. 3b) is thinner and the teeth develop as a mirror of the premaxilla dentition, with one median row of enlarged teeth and one lateral row of smaller ones.

The *angulo-articular* (fig. 4a) is deeper than in *Lates* (Fig. 4b), and resembles †*Semlikiichthys* (Fig. 4c). However, the postero-dorsal pad develops forwards and upwards from the glenoid cavity with a sharper angle (around 30°) with the horizontal pad of the bone than in the latter species (around 45°). The angulo-articular sensory canal runs in an open deep groove covered by a thin bridge at the mid-length of the bone (close to the anterior border of the ventral plate of the bone). This bridge is even thinner than that of †*Semlikiichthys* (in *Lates*, the canal runs in a bony tube). The glenoid cavity is deep so that the articulation with the quadrate must be tight (as in *Lates calcarifer* and in †*Semlikiichthys*). It is also wide and the shape of the articular facet (with an oblique median part)

être étroite, comme chez *Lates calcarifer* et †*Semlikiichthys*). Comme chez †*Semlikiichthys*, il y a une profonde encoche sous cette cavité, sous laquelle se place le *rétro-articulaire* (fig. 4a). Il est en position moins postérieure que chez *Lates* (Fig. 4b) et est plus allongé que chez †*Semlikiichthys* (Fig. 4c).

Les *vertèbres* abdominales ont une ornementation striée (Fig. 5b, f) comme chez les latidés et *Semlikiichthys*. La première vertèbre (Fig. 5a; b) a ses facettes pour l'exoccipital connectées médialement et en forme de haricot, comme fréquemment chez les percoides (Fig. 5c, d), mais au contraire, probablement, de †*Weilerichthys*. Comme chez †*Semlikiichthys*, le premier centrum a une base postérieure large et il est allongé verticalement sur sa face antérieure. Comme chez tous les percoides, il n'y a pas de fossettes pour l'insertion de ligaments de Baudelot. Une probable troisième vertèbre (Fig. 5e, f) présente cette même ornementation. Elle est aplatie dorso-ventralement et n'a aucune fossette latérale, contrairement aux latidés et à †*Semlikiichthys*.

Les *épines impaires* (Fig. 6a, b) présentent la structure typique des perciformes. Les processus et surfaces sont différentes des latidés (Fig. 6c, d). Sur la face antérieure (Fig. 6a), il y a deux fois trois fossettes au dessus du pore médian; la plus médiane est triangulaire, la moyenne est quadrangulaire et la latérale est une fine et profonde gouttière; elles permettent probablement l'insertion des muscles érecteurs; sur beaucoup d'épines, elles sont peu marquées, probablement du fait d'une moins bonne préservation. Au dessus de ces fossettes, l'épine est déprimée médialement et elle présente une ornementation verticale striée. Sur la face postérieure (Fig. 6b), sous le pore médian, les deux surfaces pour les muscles dépresseurs sont limitées par un fin bourrelet. Proximale, les facettes d'articulation sont entourées d'une gouttière sur leurs faces latérale et postérieure.

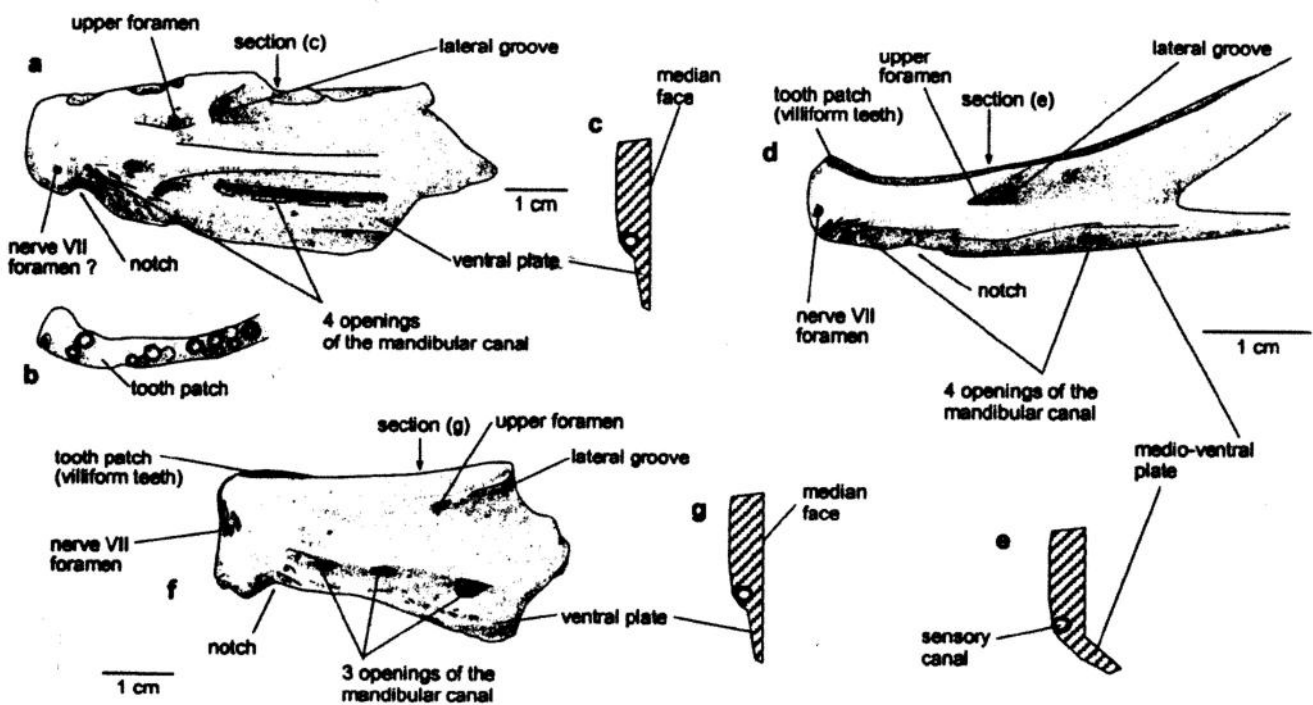


Figure 3: Dentaries. a-c, percoid fish from Arrisdrift, AD 483'00; d, e, *Lates niloticus*, MG-206, from Otero (in prep. a); f, g, *Semlikiichthys rhachirhynchus*, RG 17.541-17.567, from Otero & Gayet (1999a, reversed). a, d, f, lateral views; b, occlusal view; c, e, g, in section.

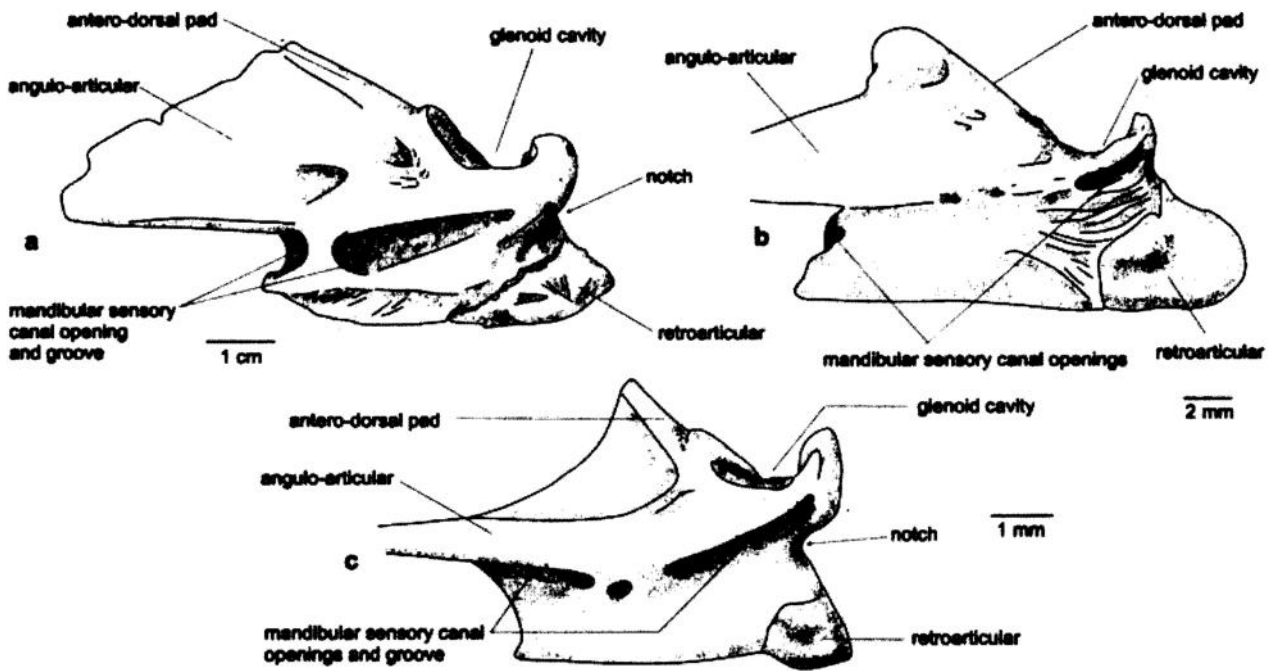


Figure 4: Angulo and retro-articulars. a, percoid fish from Arrisdrift, AD 83'00; b, *Lates niloticus*, NHM 28.228 (from Otero in prep. a); c, *Semlikiichthys rhachirhynchus*, RG 17.541-17.567, from Otero & Gayet (1999a, reversed). Lateral views.

fits with the shape of the articular condyle of the quadrate. The posterior border of the bone also resembles †*Semlikiichthys* with a notch below the posterior tip of the glenoid cavity, a morphology which does not exist in latids. Below this notch, the *retro-articular* connects with the angulo-articular (fig. 4a). It is more elongated than in †*Semlikiichthys* (Fig. 4c) and in a more anterior position than in latids (Fig. 4b).

The abdominal *vertebrae* show a very delicate striated ornamentation of the bone (Fig. 5b, f), close to that observed in latids and in †*Semlikiichthys*. The first vertebra (Fig. 5a, b) shows medially connected articulation facets for the exoccipital. As in *Lates* (Fig. 5c) and †*Semlikiichthys* (Fig. 5d) they are bean-shaped (they are probably oval in †*Weilerichthys*, according to the exoccipital facet shape). As in †*Semlikiichthys*, the first centrum shows a particularly wide posterior base and a vertically elongated anterior articular facet (with the basioccipital), but it is somewhat more triangular in shape. As in all percoids, there are no lateral fossae for the insertion of Baudelot's ligaments on the first centrum. Another abdominal vertebra (Fig. 5e, f; probably a third vertebra) has the striated ornamentation. It is dorso-ventrally flattened and no fossae are present later-

Discussion Systématique: L'attribution de ces os désarticulés à une même espèce est possible car: 1) ils appartiennent à des spécimens de dimensions de même ordre et représentent la quasi-totalité des restes de poissons du gisement; 2) ils présentent un même aspect; 3) certains sont en connexion anatomique (réto et angulo-articulaires) où leurs formes sont compatibles avec leur articulation (dentaire et angulo-articulaire; angulo-articulaire et carré), où encore leurs formes se correspondent en position anatomique (dentition du prémaxillaire et du dentaire). Pour les vertébrés et épines, les dimensions, le caractère percoïde et leur unicité dans le gisement soutiennent cette hypothèse.

Parmi les caractères percoïdes, certains sont des apomorphies à des niveaux systématiques supérieurs (Johnson & Patterson 1993): 1) épines impaires des acanthomorphes; 2) le ligament de Baudelot s'insère sur le basioccipital chez les euacanthomorphes et les zéiformes. Comparé aux perciformes fossiles africains, le percoïde d'Arrisdrift est très différent des sparidés et ressemble plutôt aux percoïdes basaux (Otero in prep. b). Cependant, il diffère de *Lates*, principalement par 1) la hauteur et la forme des processus ascendant et articulaire du prémaxil-

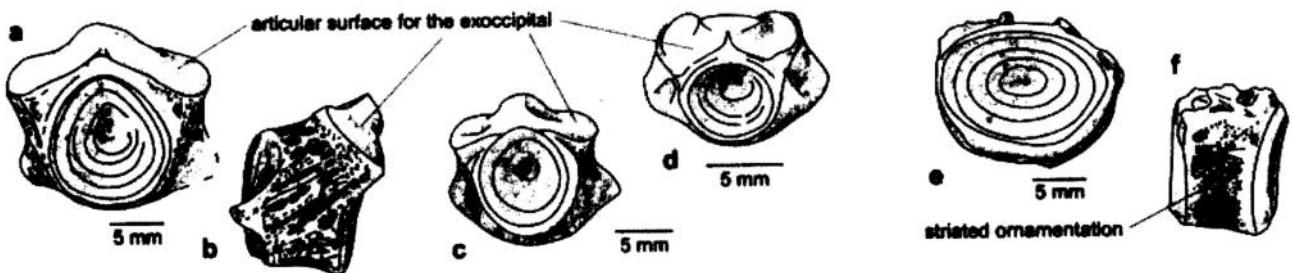


Figure 5: Vertebrae. a-d, first vertebrae; e, f, probable third vertebra. a, b, e, f, percoid fish from Arrisdrift; a, b, AD 110'98; e, f, AD 637'00; c, *Lates niloticus*, MG-206 (from Otero in prep. a); d, *Semlikiichthys rhachirhynchus*, reconstruction, from Otero & Gayet (1999a, reversed). a, c-e, anterior views; b, f, lateral views.

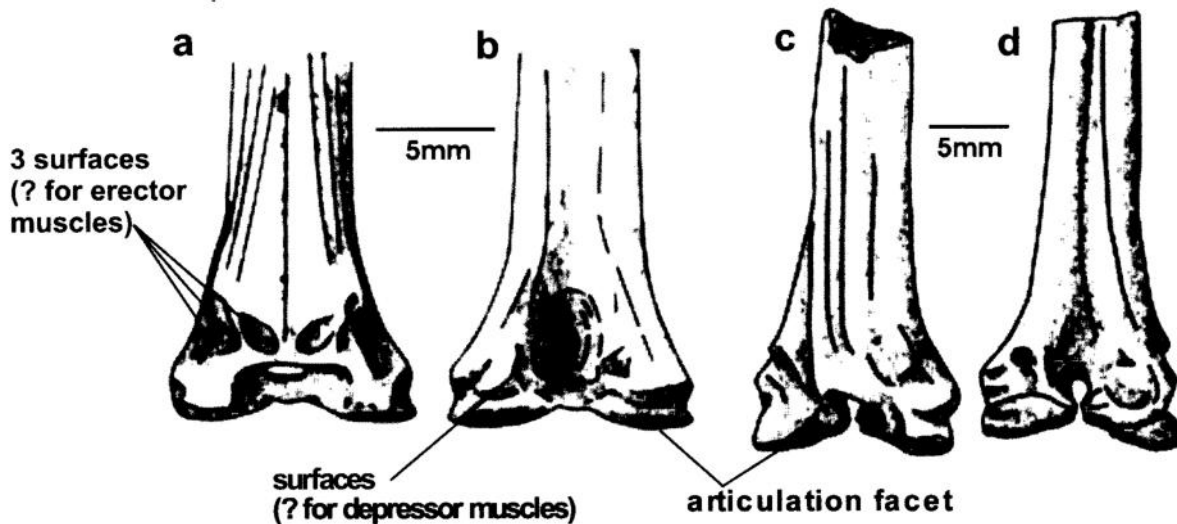


Figure 6: Median fin spines. a, b, percoïd fish from Arrisdrift, AD 875'97; c, d, *Lates* sp. cf. *niloticus* from As Sarrar, As-P1, from Otero & Gayet (2001). a, c, anterior views; b, d, posterior views.

ally on the centrum whereas they exist in latids and in †*Semlikiichthys*.

Many *median fin spines* (Fig. 6a, b) have been collected from Arrisdrift. They show the typical perciform pattern. The median pore is small and oblique; the proximal articulation zone is concave. However, their processes and surfaces are different from those of latids (Fig. 6c, d). The median fin spines of †*Semlikiichthys* and †*Weilerichthys* are unknown; †*Semlikiichthys* is often found in the same localities as *Lates niloticus*, and the latid-like percoïd spines found there cannot be attributed confidently to one species or another. On the anterior face (Fig. 6a), there are three depressions on each half above the median pore opening; the median one is triangular, the middle one is quadrangular and the lateral one is a vertical deep and thin gutter; these three surfaces probably enable the insertion of erector muscles. In some specimens, the median surface disappears, and also somewhat the two following ones; this seems to be due to poor preservation. Proximally, the spine is depressed along the axis of symmetry with lateral ornamentation composed of vertical striations. On the posterior face (Fig. 6b), below the median pore opening, the two surfaces for the depressor muscles are bordered by thin pads. Proximally, the lateral articulation facets are bordered by gutters on their lateral and posterior sides.

Other bones. The preopercular only shows the anterior border of the vertical limb and the dorsal border of the horizontal limb. However, the sharp shape of the anterior part of the latter is similar to that of many percoïd fish e.g. latids. The fragments of flat bones are free of any ornamentation. One should be identified as an opercular, due to the presence of a probable articular process.

Systematic discussion: The attribution of disarticulated bones to a single species is always questionable. However several arguments support this hypothesis for the jaws: 1) except for the small dentary (described below) the bones belong to fishes of equal dimension rank and they represent almost all the fossil fish of the deposit; 2) they all show a similar ossification pattern (bulky bone with similar aspect of the bony tissue); 3) the articulation of some bones is observed (retro and angulo-articular), or their shapes fit for their articulation or connection

laire; 2) la position très en arrière de son processus postérieur; 3) la direction du méplat ventral du dentaire; 4) les ouvertures du canal sensoriel de la mâchoire inférieure; 5) la forme du carré; 6) la structure des épines impaires. Pour les os connus aussi chez †*Semlikiichthys*, ils diffèrent principalement par: 1) les dimensions et la forme des processus du prémaxillaire; 2) le développement antérieur de son processus alvéolaire; 3) les ouvertures du canal sensoriel de la mâchoire inférieure. Il diffère aussi de †*Weilerichthys* par la forme des facettes d'articulation de la première vertèbre avec l'exoccipital. En revanche, le prémaxillaire du percoïde d'Arrisdrift ressemble étonnamment à celui attribué à un percoïde à Sahabi. Certains de ces caractères sont rares parmi les percoïdes: 1) une même hauteur des processus articulaire et ascendant du prémaxillaire; 2) quatre ouvertures du canal sensoriel sur le dentaire; 3) la dentition des mâchoires; 4) la position verticale du méplat du dentaire.

En conclusion, bien que le percoïde d'Arrisdrift appartienne à une nouvelle espèce, la faible quantité de données disponibles interdit d'établir ses relations familiales où génériques et donc de le nommer.

Petciformes indet. Espèce non nommée

Description: Un petit *dentaire* (Fig. 7a) préservé dans sa partie antérieure a une forme proche de celle des latidés (Fig. 3c). Néanmoins, le méplat ventral semble en position verticale comme chez le percoïde précédemment décrit (Fig. 3a) et chez †*Semlikiichthys* (Fig. 3f). L'ouverture du foramen du nerf VII est à mi-hauteur de la symphyse comme habituellement chez les percoïdes (Fig. 3d, f) mais pas chez le précédent (Fig. 3a). Chez cet individu, il est triple. Le canal sensoriel court dans une gouttière fermée et les deux ouvertures antérieures (seules visibles sur ce fragment) sont en position plus postérieures que chez le précédent, plutôt en position similaire à ce qui est observé chez les latidés. Le pavé dentaire (Fig. 7b) est plus large que chez l'autre percoïde d'Arrisdrift et les dents ne sont pas différenciées; elles se développent sur cinq à sept rangs.

(dentary and angulo-articular; angulo-articular and quadrate), or their shapes fit in anatomical position (the singular dentition pattern of the premaxilla and of the dentary are mirror images of each other). Concerning the vertebrae and spines, their dimensions, percoid characteristics and their provenance support this hypothesis.

Among the anatomical characteristics of generalised percoids, some are apomorphies at different systematic levels (Johnson & Patterson 1993): 1) the presence of spines in front of the median fins is an acanthomorph apomorphy; 2) Baudelot's ligaments insert on the basioccipital and not on the first vertebra in all euacanthomorphs and zeiforms. Compared to the percoid fossils from Africa, the fish from Arrisdrift differs strongly from sparids (general shape of the bones, particularly the premaxillary bone) and rather resembles basal percoid fish (Otero in prep. b). However, it differs from *Lates* mainly in 1) the relative dimensions and shape of the articular and ascending processes of the premaxilla, 2) the posterior position of its posterior process, 3) the direction of the dentary ventral plate, 4) the openings of the sensory canal on the lower jaw, 5) the shape of the quadrate, 6) the facet pattern of the median fin spines. Data are available for comparison with some bones of †*Semlikiichthys* (premaxilla, dentary, angulo-articular, vertebrae). They mainly differ in 1) the shape and dimension of the premaxilla processes, 2) the anterior development of the alveolar process of the premaxilla in the former, 3) the openings of the sensory canal on the lower jaw. It also differs from †*Weilerichthys* in the shape of the exoccipital facets on the first centrum (only data available for comparison). In contrast, the premaxilla of the percoid from Arrisdrift strikingly resembles that found in Sahabi (the only bone of this unnamed fish available; Gaudant 1987). Some anatomical characteristics are rare among percoids, i.e. 1) the equal height of the articular and ascending processes of the premaxilla, 2) four openings for the sensory canal on the dentary, and also 3) the pattern of the jaw dentition and 4) the vertical position of the ventral plate of the dentary.

In conclusion, while the percoid fish from Arrisdrift belong to a new species too few data are available to ascertain generic and/or familial relationships and thus to name it.

Percoides indet. unnamed species

Description: This single small *dentary* (Fig. 7a) is only preserved in its anterior part so that nothing is known about the position of the upper foramen of the dentary and the type of surface for the lip ligament insertion. Its general shape resembles that of latids (Fig. 3c). However, the anterior part of the ventral plate indicates a vertical position, as in the percoid from Arrisdrift described above (Fig. 3a) and in †*Semlikiichthys* (Fig. 3f). The opening for the nerve VII is at mid-height lateral to the symphysis as is usually observed in percoid fishes (Fig. 3d, f) but not in the percoid from Arrisdrift described above (Fig. 3a). In this specimen, iris triple. The mandibular sensory canal runs in a bony tube and the two anterior openings are present on this fragment. However, they are in a more posterior position than in the percoid fish described above (Fig. 3a) and resemble the pattern observed in latids (Fig. 3d). The tooth patch (Fig. 7b) is wider than in the other fish from Arrisdrift (Fig. 3b).

Discussion systématique: Ce dentaire unique ne peut être rapporté au percoidé précédemment décrit à Arrisdrift. Il appartient probablement à un perciforme. Il diffère clairement des autres perciformes fossiles connus sur la plaque afro-arabique par son pavé dentaire et la disposition des ouvertures antérieures du canal sensoriel sur le dentaire.

Discussion et conclusion

L'absence de détermination taxinomique précise interdit de proposer une écologie pour les perciformes fossiles d'Arrisdrift.

Le registre fossile des percoides basaux dans les eaux douces Africaines (Tabl. 1) est limité à trois taxons: les Percoides *incertae sedis*, †*Semlikiichthys rhachirhynchus* et †*Weilerichthys fajumensis* (Otero & Gayet 1999a, b), et les fossiles de la famille des Latidae. †*Semlikiichthys rhachirhynchus* est décrit dans quelques sites du Miocène supérieur et du Pléistocène de la RDCongo (Greenwood & Howes 1975, Stewart 1990, Van Neer 1992), et peut-être dans son Miocène inférieur (Greenwood & Howes 1975) et dans le Pliocène de Wadi Natrun [Egypt (Greenwood & Howes 1975)]. †*Weilerichthys fajumensis* est uniquement connu dans les niveaux de l'Eocène supérieur du Fayoum [Egypt (Weiler 1929)]. La famille des Latidae est connue dans de nombreux sites du Miocène inférieur à l'Actuel de l'Afrique-Arabie par *Lates* sp. cf. *niloticus* que l'on rencontre de la plaque arabique (Otero & Gayet 2001) à la zone inter-tropicale (Greenwood 1959) [voir Greenwood (1974) et Otero (1997, in prep. a) pour des données complètes sur la famille, et Otero & Sorbini (1999) pour *Lates* sp. cf. *niloticus* en Europe]. Les *Lates* Africains sont dulçaquicoles, mais *Lates niloticus* tolère des eaux saumâtres et estuariennes (Sorbini 1975). Les autres espèces Africaines de *Lates*, actuelles, sont endémiques de grands lacs Africains. La famille elle-même est d'origine marine (Otero in prep. a). Le seul autre percoidé basal d'Afrique continentale est le spécimen de Sahabi (Gaudant 1987). Les percoides sparidés ont aussi des représentants fossiles en Afrique, mais la famille est marine avec quelques rares exceptions d'espèces tolérant les eaux saumâtres et estuariennes. Deux autres familles percoides sont actuellement connues dans ces milieux: les Nandidae et les Monodactylae, qui sont cependant des poissons majoritairement marins.

Globalement, parmi les percoides ayant des représentants fossiles connus en Afrique continentale, seuls les latidés sont entrés dans ces eaux et s'y sont diversifiés jusqu'à l'Actuel. Néanmoins, d'autres taxons sont apparus, au moins de l'Eocène supérieur à l'actuel dans les eaux douces de différentes provinces (Tabl. 1). Peu de données sont disponibles pour discuter leurs diversification et extinction, mais la présence d'au moins un percoidé basal à Arrisdrift témoigne que cette "tentative" a existé dans la province du Cap. La ressemblance entre ce poisson et le percoidé indéterminé d'Arrisdrift est seulement basée sur un os (le prémaxillaire). Les caractères singuliers qu'ils présentent laissent ouverte l'hypothèse qu'ils appartiendraient à un même taxon. Cependant, de bien plus nombreuses données sont nécessaires pour établir des hypothèses sur la paléobiogéographie et l'histoire de la conquête des eaux douces africaines par les poissons percoides.

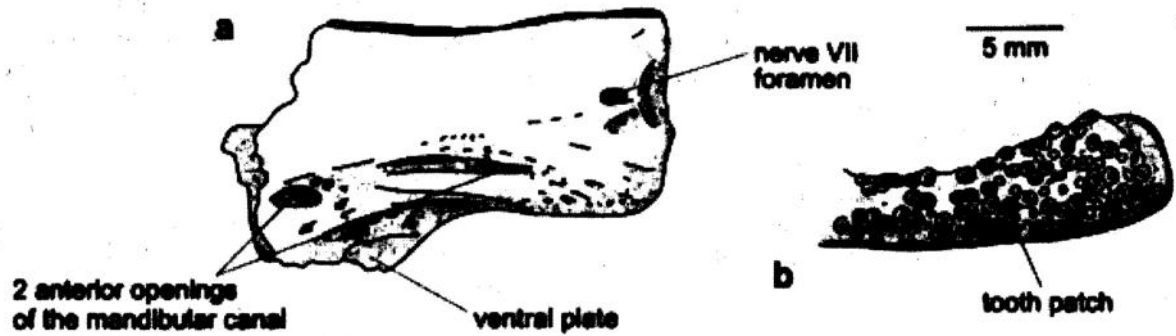


Figure 7: Dentary. Perciform fish from Arrisdrift, AD 31'00. a, lateral view; b, occlusal view.

The tooth sockets are all similar to each other in shape and dimensions and develop on five to seven rows.

Systematic discussion: This single small dentary cannot be related to any other fossil from the Arrisdrift outcrop. It probably belongs to a perciform fish. It clearly differs from the other fossil perciform fishes known on the Afro-Arabian plate (including the former unnamed species) in the tooth patch characteristics and the disposition of the two anterior openings of the sensory canal on the dentary.

Discussion and conclusion

Because of the lack of precise taxonomic identification of the fossil perciforms from Arrisdrift, nothing can be said about their supposed ecology.

The basal percoid fossil record in Neogene African freshwaters (Tabl. 1) is limited to three taxa: the two fossil taxa †*Semlikiichthys rhachirhynchus* and †*Weilerichthys fajumensis*, placed in *Percoidei incertae sedis* (Otero & Gayet 1999a, b), and fossils of the Recent family Latidae. †*Semlikiichthys rhachirhynchus* is described in some freshwater outcrops of the Upper Miocene to Pleistocene from RDCongo [Upper Miocene to Lower Pleistocene from the Sinda beds (Van Neer 1992); Pliocene from the Upper Semliki (Stewart 1990); Upper Pliocene to Lower Pleistocene from the Sinda beds (Greenwood & Howes 1975)]; it has also been doubtfully identified in the Lower Miocene from the Karugamania beds (RDCongo;

Greenwood & Howes 1975) and in the Pliocene from Wadi Natrun [Egypt (Greenwood & Howes 1975)]. †*Weilerichthys fajumensis* is only present in the Upper Eocene deposits from the Fayum [Egypt (Weiler 1929)]. The family Latidae is known since the Lower Miocene in most of the outcrops from continental Afro-Arabia by *Lates sp. cf. niloticus*; the geographical zone extends from the Arabian Plate (Otero & Gayet 2001) to the inter-tropical zone (Greenwood 1959) [see Greenwood (1974) and Otero (in prep. a) for complete data; a few fossil *Lates* species are also present in some European outcrops (Otero & Sorbini 1999)]. African *Lates* species are freshwater, but *Lates niloticus* has been said to survive in brackish and estuarine waters (Sorbini 1975). The other African latid species are Recent and endemic to some African great lakes. The family itself is of marine origins (Otero in prep. a). The only other fossil percoid known from continental Africa is the indeterminate specimen from Sahabi (Gaudant 1987). The family Sparidae is the only other percoid family with fossils in Africa but it is marine, with very rare species entering brackish and estuarine waters. Recently, two other percoid families are known to live in brackish waters in Africa, i.e. Nandidae and Monodactylae.

Globally, among percoid fishes with a known fossil record in Africa, the family Latidae was the only one which up to now entered and diversified in Africa. Some other percoid fishes existed in the Miocene and Pleistocene freshwater streams, in different provinces (Tabl. 1). Very few data are available to discuss their spatial and temporal extensions, their diversi-

Table 1: Basal and indeterminate percoid fossil record from the Neogene African freshwater outcrops, from Otero (1997), definition of the provinces from Roberts (1975).

	Arabian Plate		North Sahara and Maghreb province		Nilo-Sudanian province		East-Coast province		Zaire province		Cape province
	Tunisia	Libya	Egypt	Chad	Ouganda	Kenya	Congo	RD Congo		Namibia	
Pleistocene			□?	○		○	○	○	○	○	○
Pliocene		●	○	○	○		○	○	○	○	○
Upper Miocene		○	○	○		○				□	
Middle Miocene		○									■
Lower Miocene	○		○				○			○	○
Middle/Upper Eocene										○	○

■ Arrisdrift percoid fish □ *Semlikiichthys rhachirhynchus* ● percoid fish from Sahabi
 * *Weilerichthys fajumensis* ○ Latidae (*Lates sp. cf. niloticus*)

fication and their extinction. Nevertheless, the presence of at least one percoid fish at Arrisdrift indicates that this tendency also occurred in the Cape Province. The resemblance between the fossil from Arrisdrift and that from Sahabi is only based on one bone (the premaxilla). The singular characteristics of these bones leave open the hypothesis that they could belong to a single taxa. However, much more data are necessary to ascertain paleobiogeographical hypothesis on the colonisation of African freshwaters by percoid fishes.

Acknowledgements

I thank Drs Martin Pickford and Brigitte Senut for access to the fossil material and for asking me to participate in the study of the Arrisdrift fauna.

References

- Gaudant, J. 1987. A preliminary report on the Osteichthyan fish-fauna from the Upper Neogene of Sahabi, Libya. *Neogene Paléontology and Geology of Sahabi*, **6**, 91-99.
- Greenwood, P.H. 1959. Quaternary fish-fossils. *Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, Exploration du Parc National Albert, Mission J de Heinzelin de Braucourt (1950)*, **4** (1), 1-80.
- Greenwood, P.H. 1974. A review of the Cenozoic freshwater fish faunas in Africa. *Annals of the Geological Survey of Egypt*, **4**, 211-232.
- Greenwood, P.H. & 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.
- Johnson, G.D. & Patterson, C. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of Acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Science*, **52** (1), 554-626.
- Otero, O., in prep. a - Phylogeny and biogeography of both Recent and fossil fishes from the family Latidae (Teleostei, Perciformes).
- Otero, O., in prep. b. Interrelationships of some "basal percoid" fishes (Teleostei, Perciformes).
- Otero, O. 1997. *Paléoichthyofaune de l'Oligo-Miocène de la Plaque arabe, approches phylogénétique, paléoenvironnementale et paléobiogéographique*. Thèse de Doctorat, UFR des Sciences de la Terre, Université Lyon I, 187 pp, 223 fig., 8 Pl. [unpublished]
- Otero, O. & Gayet, M. 1999a. *Semlikiichthys rhachirhynchus* (Perciformes *incertae sedis*), genre nouveau et position Systématique nouvelle pour *Lates rhachirhynchus* Greenwood et Howes, (1975) du Plio-Pléistocène africain. *Cy-bium*, **23** (1), 13-27.
- Otero, O. & Gayet, M. 1999b. *Weilerichthys fajumensis* (Percoides *incertae sedis*) new name and systematic position for *Lates fajumensis* Weiler, 1929, from the Eocene of the Fayum (Egypt). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **1999** (2), 81-94.
- Otero, O. & Gayet, M. 2001. Palaeoichthyofauna from the Oligocene and Miocene of the Arabic Plate. Palaeoecological and palaeobiogeographical implications. *Palaeobiogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **165**, 141-169.
- Otero, O. & Sorbini, L. 1999. Étude Systématique et anatomique du *Lates niloticus* du Messinien continental de Chiavon, Italie. Implications sur l'analyse paléobiogéographique de l'espèce. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca, Miscellanea Paléontologica, in ricordo di Lorenzo Sorbini*, **7**, 29-42.
- Roberts, T.R. 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **57**, 249-319.
- Sorbini, L. 1975. *Contribution à la révision des Béréciformes et de quelques Perciformes primitifs de l'Eocène inférieur de Monte Bolca (Italie)*. Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles présentée à la faculté des Sciences de Paris, 1-223.
- Stewart, K.M. 1990. Fossil Fish from the Upper Semliki. *Virginia Museum of Natural History Memoir*, **1** (8), 141-162.
- 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 fossils from the Albertine Rift Valley in Uganda. *In: Geology and Palaeontology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire, II: Palaeobiology. CIFEG Occasional publication*, Orléans, **29**, 89-127.
- Weiler, W. 1929. Die mittel-und obereozäne Fischfauna Ägyptens mit besonderer Berücksichtigung der Teleostomi. *Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **1**, 1-57.