

**QUELLE EST L'ORIGINE ET EN QUEL LIEU SE PRODUIT LA
PARTURITION DU COELACANTHE ACTUEL: *LATIMERIA CHALUMNAE*
SMITH, 1940 (PISCES SARCOPTERYGII) ?**

Laurence BELTAN

Laboratoire de Paléontologie, M.N.H.N., 8 rue de Buffon, 75005 PARIS, FRANCE

ABSTRACT.- Coelacanths, which first appeared in the Devonian, were present in numerous aquatic environments up to the late Cretaceous. These paleogeographical distributions are now reduced to only one biotope, the Comoro Archipelago in the North-East of the Mozambique Channel, where the single extant representative occurs: *Latimeria chalumnae*. In the Diego Suarez Basin (North-Northwestern Madagascar), Karoo Triassic formations representing a shallow facies have yielded small coelacanths (20 cm long on average), which seem to have resulted from parturitions by large specimens. It is noteworthy that this paleobiotope is situated only about 800 km from the modern biotope of *Latimeria*, which is probably derived from one of the Triassic Malagasy coelacanths. While the anatomy of *Latimeria* is well documented, the reproduction site of this ovoviviparous form is unknown. Parturition probably takes place in shallow water, in anfractuosités of coral reefs or in excavations of the volcanic slopes of the Comoro Islands, in the euphotic zone. Doesn't this represent a subject for additional research ?

KEY-WORDS.- *Latimeria*-Origin Parturition, Triassic, NW Madagascar-Comoro Archipelago, Geological-Paleozoological continuum

RESUME.- Les coelacanthés, apparus au Dévonien, ont peuplé de nombreux milieux aquatiques à toutes les époques jusqu'au Crétacé supérieur. Ces diverses paléogéographies sont maintenant réduites à un seul biotope, l'Archipel des Comores au N.E. du Canal de Mozambique, biotope où vit le seul représentant actuel *Latimeria chalumnae*. Au N.NW de Madagascar, dans le Bassin de Diego, des formations triasiques appartenant au Karoo, et de facies peu profond, ont livré des coelacanthés de 20 cm de long en moyenne, et semblant être issus de parturitions de grands spécimens. Il est à noter que ce paléobiotope n'est qu'à 800 km du biotope de *Latimeria*, qui dérive probablement d'un des coelacanthés triasiques malgaches. Si l'anatomie de *Latimeria* est bien connue, en revanche on ignore les lieux de reproduction de ce poisson ovovivipare. La parturition a probablement lieu en eau peu profonde, dans les anfractuosités des récifs coralliens, ou les excavations des pentes volcaniques des Iles Comores, en zone euphotique. N'y a-t-il pas là un pôle de recherche ?

MOTS-CLES.- *Latimeria*-Origines Parturition, Trias, NW Madagascar-Archipel des Comores, Géologique-Paléozoologique Continuum

INTRODUCTION

Les coelacanthés apparus, avec le genre *Euporosteus*, du Dévonien moyen d'Allemagne, étaient considérés comme éteints au Crétacé supérieur du S.E de l'Angleterre avec le genre *Macropoma*. Ce groupe très répandu dans différents milieux

aquatiques (marin, d'eau douce, euryhalin, et lacustre), a pour principale caractéristique son faible taux évolutif. Ce groupe ubiquiste a traversé les temps géologiques, et ses représentants ont été trouvés dans tous les systèmes (STENSIÖ, 1921; LEHMAN 1952; 1978; VOROBYEVA *et al.*, 1967; SCHAEFFER, 1952; BELTAN, 1972, 1995), entre autres auteurs. Mais il y a lieu d'insister sur le fait que c'est dans le système triasique que le groupe des coelacanthes comprend le plus grand nombre de genres (FOREY, 1989). Citons par exemple les genres *Axelia* Stensiö et *Sassenia* Stensiö du Spitsberg, *Laugia* Stensiö du Groënland, *Diplurus* Schaeffer des Etats-Unis, *Ticinepomis* Rieppel de Suisse, *Alcoveria* Beltan d'Espagne.

A la même époque, plus exactement au Trias inférieur, beaucoup de coelacanthiformes se sont développés à Madagascar, avec les genres *Coelacanthus*, (MOY-THOMAS, 1935; BELTAN, 1980; BATAIL *et al.*, 1987), *Pivetauia* (LEHMAN, 1952), et surtout *Whiteia*, connu par les espèces *tuberculata* et *wordwardi* (LEHMAN, 1952; BELTAN, 1968, Fig. 1A, Fig. 2D).

Cette grande profusion de genres fossiles s'est réduite à un seul genre vivant, *Latimeria* (Fig. 1B) et dont le biotope se trouve à proximité de l'Archipel des Comores (en particulier la Grande Comore et Anjouan), au N.E du canal de Mozambique (Fig. 3) (DANIEL *et al.*, 1972; UPTON, 1982; MAUGE *et al.*, 1982). Le gisement triasique est représenté sur la figure 3 par un rectangle parsemé de pointillés (voir Fig. 4).

DONNEES RELATIVES A *LATIMERIA*

Anatomie

Ce poisson bleu ardoise, aux huit nageoires, fort étrange par sa conformation, et qui ne s'est presque pas modifié depuis le Dévonien, a été étudié sur les plans anatomiques, physiologiques, systématiques, phylogénétiques, par MILLOT et ANTHONY (1958, 1965, 1978) et ROBINEAU (1987). Ces études ont été diffusées succinctement dans divers ouvrages: (LEHMAN, 1965, 1978; VOROBYEVA *et al.*, 1967) *inter alia*. L'étude de *Latimeria* a permis, entre autres, de connaître le rôle de l'organe rostral (MILLOT *et al.*, 1958), dont la présence chez les fossiles demeurerait jusque là une énigme (LEHMAN, 1952; BELTAN, 1968; entre autres auteurs).

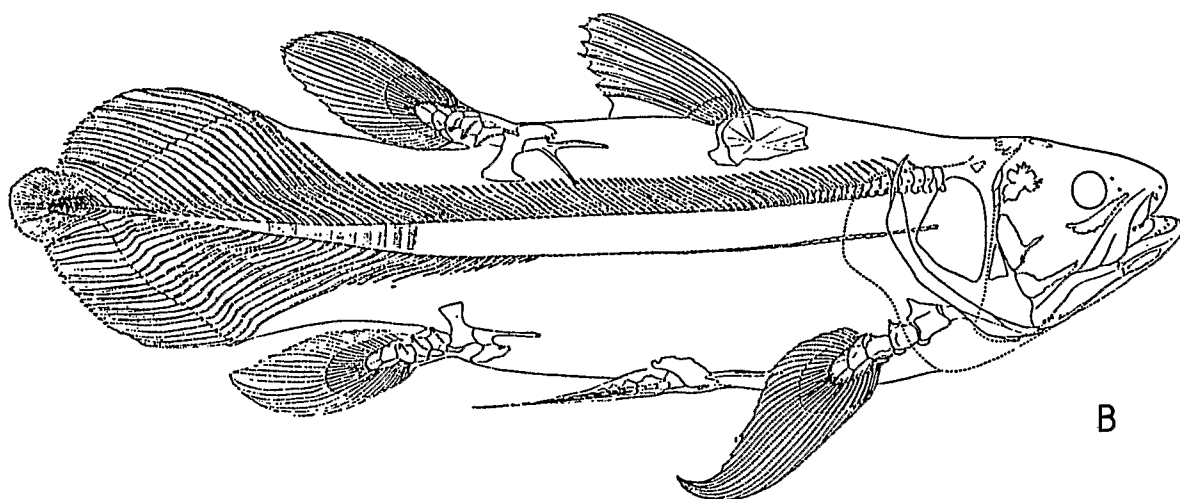
Locomotion. Habitat

L'observation de *Latimeria* au cours de la nage a permis de constater que celle-ci est lente. En effet, la deuxième dorsale et la nageoire anale se déplacent en même temps du même côté, tandis que la nageoire pectorale droite et la gauche se déplacent en sens opposé. La deuxième dorsale et l'anale assurent en partie la propulsion. Les déplacements des nageoires paires (pectorales et pelviennes), au cours de la nage de *Latimeria*, évoquent ceux des tétrapodes. Très souvent, le *Latimeria* nage verticalement, la tête vers le bas (FOREY, 1989).



A

1cm



B

0.5cm

Fig. 1. A. *Whiteia woodwardi* Moy-Thomas, 1935. Crâne dermique, et partie antérieure du corps pourvu de 2 nageoires, d'un spécimen juvénile, conservé dans un nodule sectionné sagittalement, Trias inférieur du N.W. de Madagascar. B. *Latimeria chalumnae* Smith, 1940. Squelette du corps (d'après MILLOT & ANTHONY).

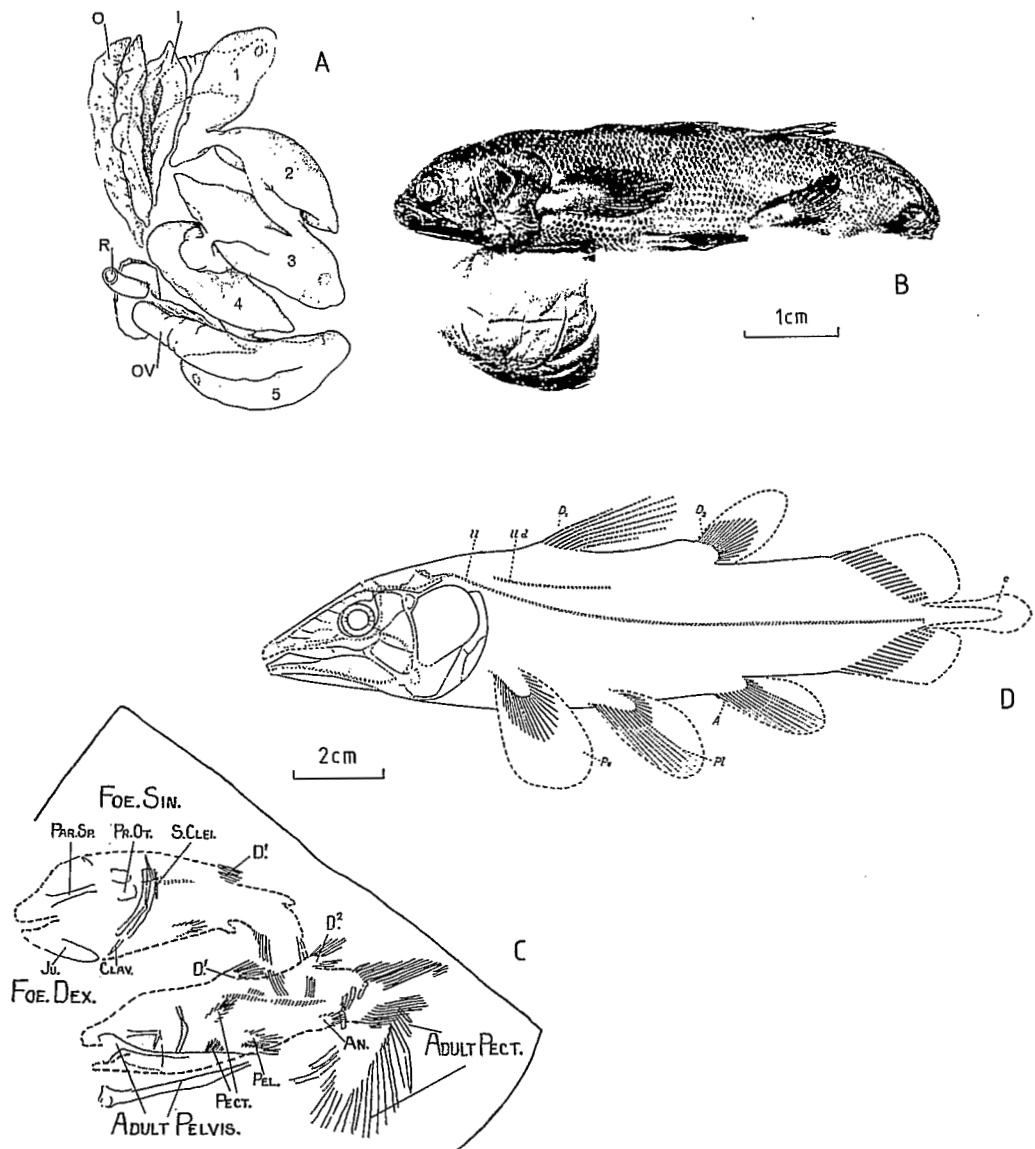


Fig. 2. A. *Latimeria*: Parturition d'une femelle gravide. O, ovaire; I, infundibulum de l'oviducte; ov, partie distale de l'oviducte; r, rectum; 1-5, jeunes pourvus de leur sac vitellin dans les parties dilatées de l'oviducte (d'après LAVETT-SMITH *et al.*, 1975). B. Jeune *Latimeria*, extrait de la poche 2, muni de son sac vitellin (observer la grandeur de l'oeil). C. Parturition d'un coelacanth, *Holophagus* Egerton 1861; Jurassique supérieur de Bavière, Solenhofen (Allemagne). An, nageoire anale; clav., clavicule; D1, 1ère nageoire dorsale; D2, 2ème nageoire dorsale; Foe. Dex., foetus dans l'oviducte droit; Foe.Sin., foetus dans l'oviducte gauche; Ju, plaque gulaire; Par.sp., parasphénoïde; Pect., nageoire pectorale; Pel., nageoire pelvienne; Pr.ot., pro-otique. D. Reconstitution d'un coelacanth juvénile, *Whiteia woodwardi* (d'après LEHMAN, 1952). A, nageoire anale; c, nageoire caudale; D1, première nageoire dorsale; D2, deuxième nageoire dorsale; Pe, nageoire pectorale; Pl, nageoire pelvienne; ll, ligne latérale principale; ll.d, ligne latérale dorsale.

En ce qui concerne le comportement et l'habitat, le *Latimeria* vit dans la partie nord-occidentale de l'Océan Indien, en particulier non loin des pentes abruptes des Iles Comores (UPTON, 1982). L'habitat a été étudié par FRICKE et HISSMANN (1994), grâce à des excursions océaniques en submersible; des précisions ont été obtenues sur les lieux de séjour de *Latimeria*. Ce sont des cavernes profondes à ouverture plus ou moins large, existant sur les pentes volcaniques de la Grande Comore. Pendant le jour, ils sont groupés dans ces cavernes tapissées de bivalves, partageant celles-ci avec d'autres poissons ayant probablement la même éthologie. Cette association a fait penser aux auteurs que les *Latimeria* devaient se nourrir sur place; ils ont aussi observé les déplacements de *Latimeria* qui quitte les cavernes en quête de nourriture, et effectue des migrations verticales, oscillations variant entre -200 et -800 m, et quelques fois il atteint -20 m. On peut signaler qu'il a été pêché la nuit à cette profondeur, avec d'autres poissons (THOMSON, 1981). Parmi ces poissons, on peut citer le *Ruvettus pretiosus*, recherché par les pêcheurs comoriens pour ses vertus antipaludéennes, et vivant probablement dans les mêmes fonds que *Latimeria*, appelé « Gombessa » en langue vernaculaire (FOREY, 1989).

Origine de *Latimeria*

Les Coelacanthes ou Actinistiens, très anciens et caractérisés par un faible taux d'évolution, forment un groupe constituant une succession de genres. Néanmoins, une classification de ces Actinistiens a été élaborée (SCHULTZE, 1993).

Il semble que le Nord-Ouest de Madagascar et l'Archipel des Comores forment une vaste unité géologique (MAUGE *et al.*, 1982; Fig. 3; DANIEL *et al.*, 1972). Dans cette unité, la province malgache recèlerait les quatre familles suivantes: Whiteidae (Trias), Coelacanthidae (Trias), Mawsonidae (Trias moyen-Cénomaniens), Latimeridae (Jurassique inférieur-Récent). Ces familles interviendraient dans la phylogénie qui a conduit au *Latimeria*, vivant dans l'Archipel des Comores. Le *Latimeria* aux ossifications de la joue peu développées (entre autres) dériverait de *Whiteia* au museau allongé, aux plaques sclérotiques bien ossifiées, et au lobe charnu de la deuxième nageoire dorsale moins accentué que celui de *Latimeria*, qui possède une grande nageoire caudale comme celle de *Mawsonia* du Crétacé supérieur, trouvé, entre autres, en Lybie. Les Coelacanthes malgaches auraient traversé les strates géologiques du Trias au Quaternaire. On peut émettre l'hypothèse que *Latimeria* est le dernier représentant d'une succession de genres affectés au cours des temps géologiques par des microvariations anatomiques (Fig. 1, A, B; Fig. 2 D).

Reproduction. Ovoviviparité

C'est en 1975 que l'on découvrit l'ovoviviparité chez *Latimeria* (Fig. 2 A). De la poche n°2 on a extrait un alevin pourvu de son sac vitellin et mesurant 322 mm (Fig. 2 B) (LAVETT-SMITH *et al.*, 1975). Les mâles sont plus petits que les femelles qui, lorsqu'elles sont gravides, ne portent que 4 ou 5 alevins, ce qui est un nombre assez réduit, et de plus la gestation semble durer près d'un an (FOREY, 1989). L'ovoviviparité chez les coelacanthes était déjà connue. En effet elle a été décrite chez le genre *Holophagus penicillata* du Jurassique de Bavière par WATSON (1927; Fig. 2C). Mais en ce qui concerne *Latimeria*, on ne sait pas où a lieu la parturition et où les alevins éjectés

poursuivent leur croissance, leur développement, avant d'atteindre le stade adulte pour vivre en eaux profondes.

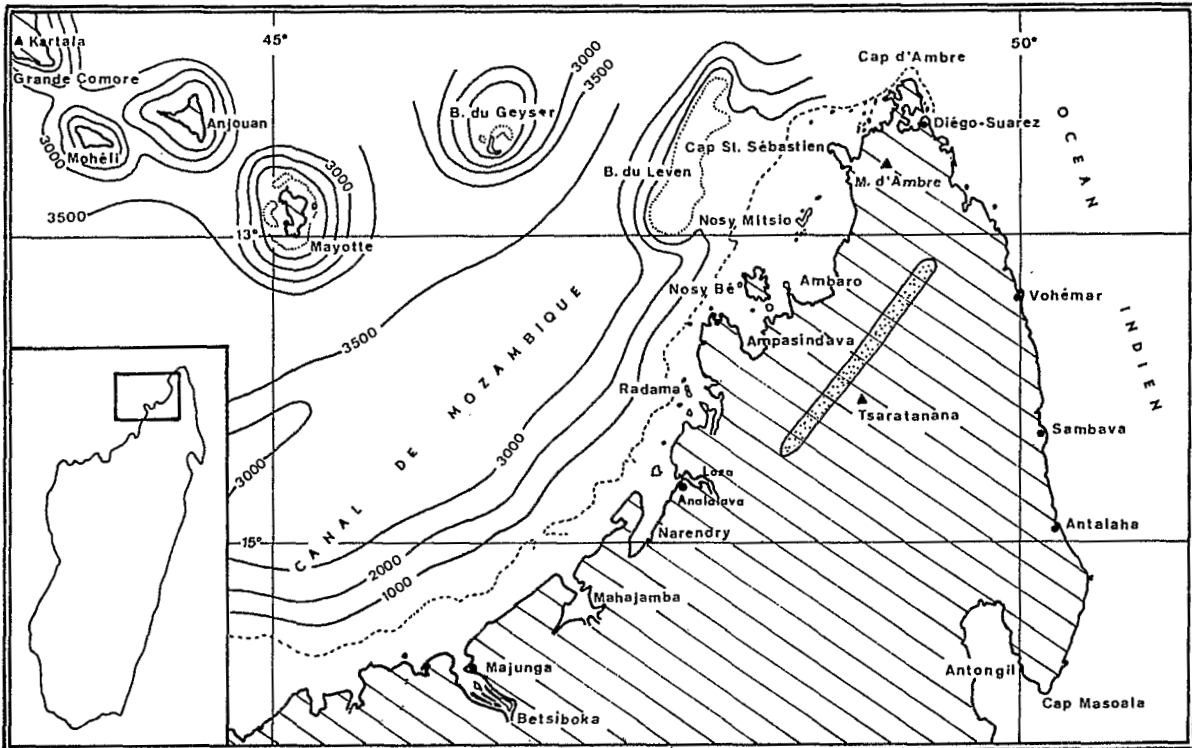


Fig. 3. Archipel des Comores et Nord-Ouest de Madagascar (d'après DANIEL *et al.*, 1972). L'auteur a figuré par un rectangle parsemé de pointillés le gisement du Trias inférieur.

DISCUSSION

Biotope.

En ce qui concerne le biotope du *Latimeria*, on sait par FRICKE et HISSMAN (1994), que celui-ci effectue des migrations verticales, non loin des pentes abruptes de la Grande Comore. Pendant le jour, il séjourne dans les cavernes des rochers basaltiques, avec des espèces différentes, et se nourrit peut-être sur place. L'auteur ne pense pas à cette éventualité, car la bouche de *Latimeria* est dépourvue de maxillaire, le dentaire, et les plaques intrabuccales sont munies de petites dents. Une telle morphologie ne permet pas la rétention de poissons de taille importante. Les essais de capture signalés sont probablement des tentatives de combat, voire de jeu. Le canal de Mozambique étant pauvre, et pour fuir les prédateurs comme les requins, le *Latimeria* effectue le long des pentes ses migrations nocturnes, jusqu'au complexe récifal (-200 m, -20 m) où il se nourrit d'invertébrés, de petits poissons et peut-être même qu'il broute les coraux, dont les récifs sont complexes et variés dans l'Océan Indien (GUILCHER, 1971). Au cours de la nutrition, le *Latimeria* peut nager la tête vers le plancher récifal, et grâce à l'organe

rostral, dont il a été question plus haut, il peut détecter le faible champ électrique provoqué par une éventuelle proie dissimulée sous un fragment de récif.

Considérations géologiques

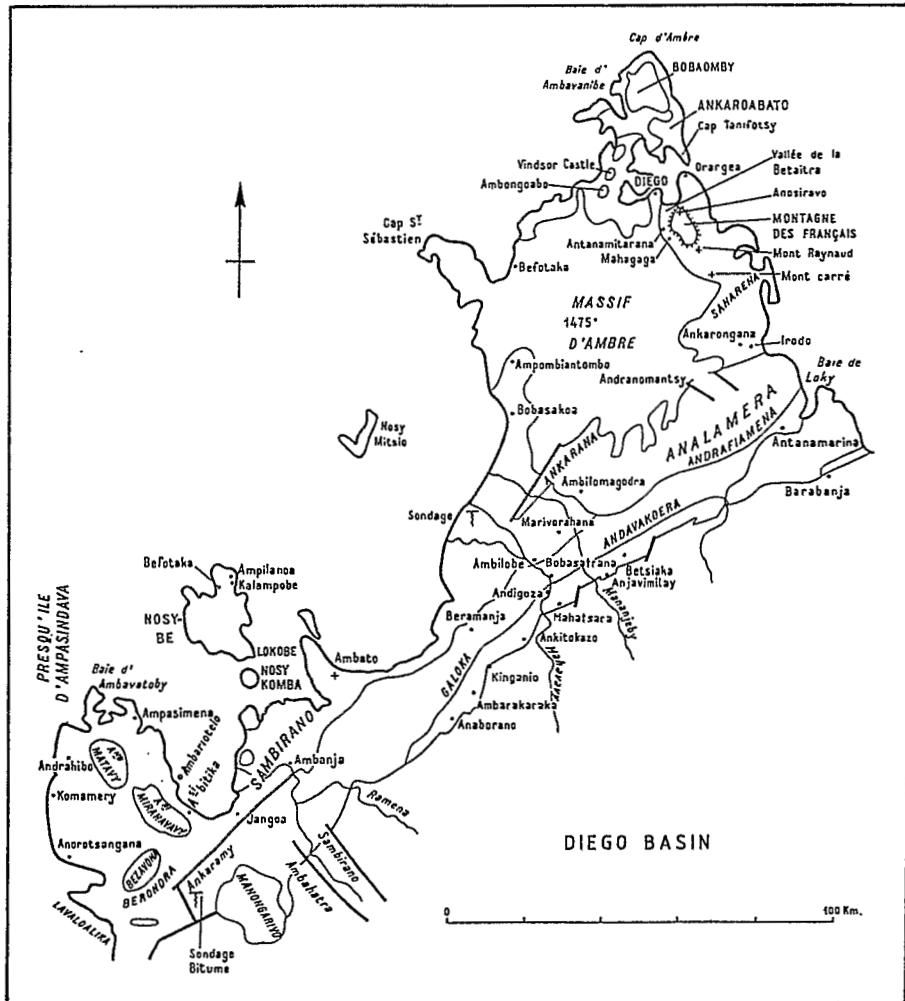
L'Archipel des Comores d'un volcanisme actuel semble être relié au Massif d'Ambre, lui aussi d'un volcanisme récent, situé au N de Madagascar (LEX.STRAT., 1956; MAUGE *et al.*, 1982; UPTON, 1982). Au Sud de cette montagne d'Ambre vers l'Ouest, s'étendent des assises fossilifères de faciès Karoo (Carbonifère au Jurassique). Ces couches sont en partie recouvertes vers l'Ouest par les alluvions d'un important fleuve, la Mahavavy (BESAIRIE, 1972; BELTAN, 1995). Ce gisement triasique d'une centaine de km de long est jalonné de localités fossilifères comme Anjavimilay, Ankitokazo, Bobasatrana, Anaborano (Fig. 4 A.B). Ce gisement est représenté sur la figure 3 par un rectangle parsemé de pointillés, et n'est qu'à 800 km du biotope du *Latimeria*. Les localités fossilifères ont livré entre autres des poissons actinoptérygiens et des coelacanthes en excellent état de conservation, et dont quelques uns ont été signalés dans l'introduction. Etant donné la position de Madagascar dans le Gondwana au Trias, ces poissons marins, comme d'autres vertébrés et invertébrés, vivaient dans une mer épicontinentale calme, chaude, peu profonde, prolongement vers le S.W. de la Téthys, et aussi en milieu récifal. En effet des fragments de récifs coralliens ont été trouvés, mais pour la plupart ils ont été détruits au cours de la fossilisation, par des interactions chimiques (BELTAN, 1995). Cette mer était un refuge pour les espèces de petite taille où elles se développaient. Les coelacanthes comme d'autres poissons avaient une petite ou moyenne longueur: 20 à 35 cm (LEHMAN, 1952; BELTAN, 1995). La figure 2D représente un *Whiteia woodwardi* à l'état juvénile. On pourrait penser que les coelacanthes triasiques malgaches *Whiteia*, *Piveteauia*, *Coelacanthus*, gardaient une petite taille; il n'en est rien. Ces coelacanthes devaient être issus de parturitions d'individus adultes qui, une fois celles-ci accomplies, devaient retourner en eaux profondes. Ceci semble corroboré par l'existence de formations Karoo découvertes au cours de sondages sur la marge continentale de Madagascar (SEGOUFIN *et al.*, 1977). D'autres carottages signalés par les mêmes auteurs ont révélé des formations allant du Crétacé à l'Actuel et dans lesquelles les différents genres malgaches devaient proliférer, certains s'éteignant, d'autres se modifiant. Il en résulte la conclusion hypothétique sur l'origine de *Latimeria*, évoquée dans le paragraphe relatif à ce problème.

Où la parturition a-t-elle lieu?

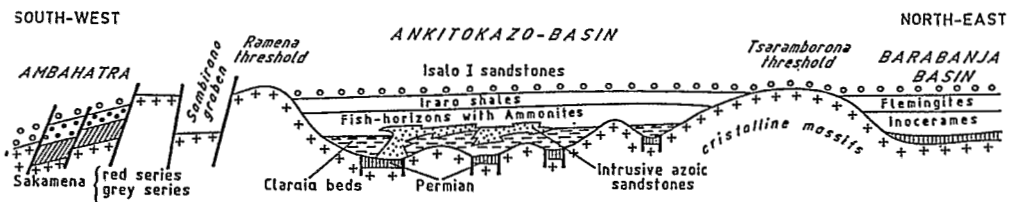
Il est mentionné dans le paragraphe sur la reproduction ovovivipare de la rubrique intitulée: « Données relatives à *Latimeria* » qu'on ignore le lieu de la parturition, et du développement des alevins, jusqu'à ce que ceux-ci deviennent des adultes semi-benthiques.

Au cours des explorations en submersible, aucun spécimen juvénile n'a été capturé, ou simplement aperçu (FRICKE & HISSMAN, 1994). Au point de vue paléontologique, nous savons que les spécimens juvéniles de *Whiteia* par exemple (Fig. 1A, Fig. 2D) vivaient en eau peu profonde et milieu récifal (BESAIRIE, 1972a; BELTAN, 1995). Cette donnée permet d'établir une hypothèse concernant le biotope des alevins et des formes

juvéniles de *Latimeria*, d'extrapoler, pour atteindre une solution plausible susceptible de satisfaire l'esprit.



A



B

Fig. 4. A. Carte montrant les localités fossilifères du Trias inférieur du NW de Madagascar. Bassin de Diego (d'après BESAIRES, 1972). B. Section stratigraphique schématique du Bassin de Barabanja NE, à l'Ambatra SW, à travers le Bassin d'Ankitokazo, montrant l'évolution du Permo-Trias (d'après BESAIRES, 1972).

La figure 5 représente une coupe schématique transversale médiane, Est-Ouest, de la Grande Comore, et sur laquelle l'auteur a essayé de montrer le rythme nyctéméral de *Latimeria*.

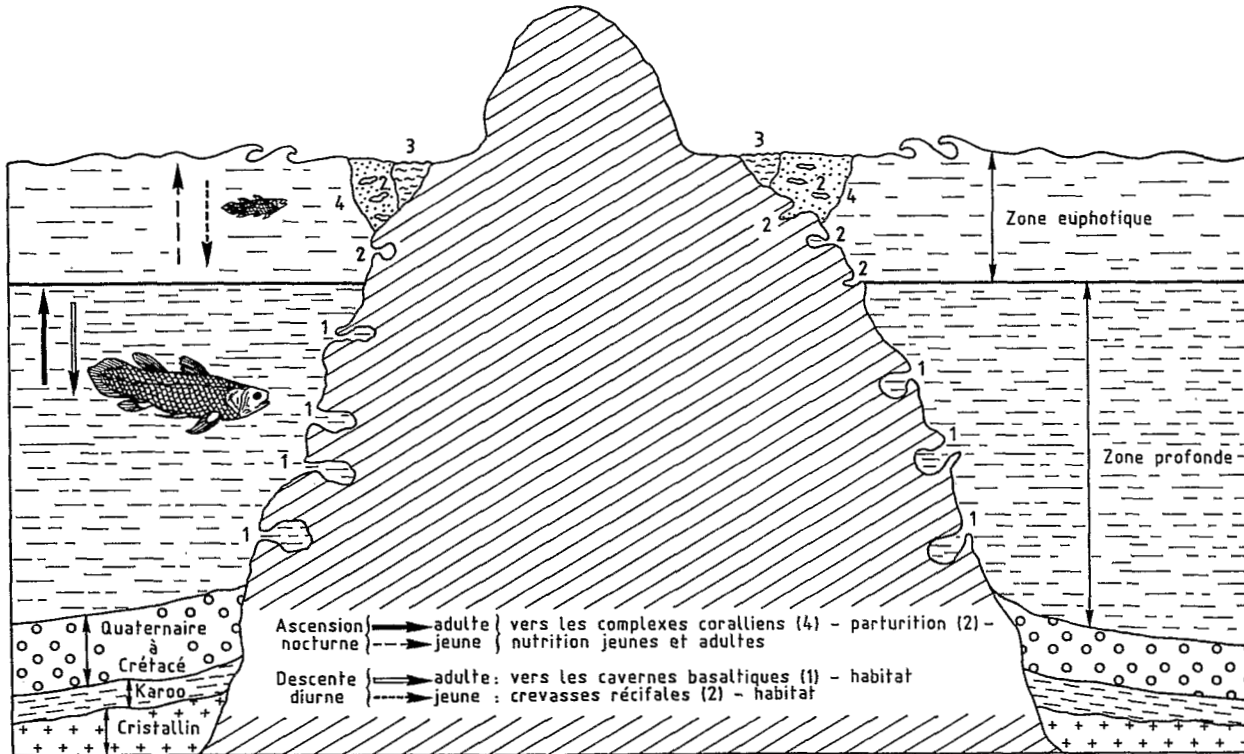


Fig. 5. Cycle nyctéméral de *Latimeria chalumnae* (d'après BELTAN, 1995). Ce schéma est une coupe transversale médiane E.W. de la Grande Comore, tendant à montrer les migrations de *Latimeria*, et les lieux probables de parturitions (voir texte). 1, cavene-habitat basaltique de l'adulte; 2, anfractuosité pour la parturition, et habitat diurne des jeunes nyctalopes; 3, lagon; 4, récif frangeant. Pas à l'échelle.

Les roches cristallines et les sédiments butent sur les pentes basaltiques abruptes. Celles-ci sont creusées de cavernes plus ou moins grandes et profondes. Dans la zone obscure, où la lumière ne pénètre pas, entre -200 et -800m, ces cavernes (Fig. 5(1), servent de refuge pendant le jour au *Latimeria*, pourvu de grands yeux phosphorescents, où les individus vivent groupés. FRICKE et HISSMAN (1994) écrivent à propos du comportement dans les cavernes: « The approach of the submersible caused coelacanths to retreat deeper into the caves ». Cette observation prouve le caractère phosphorescent des yeux, donc de capter le maximum de lumière du *Latimeria*. Certaines cavernes sont préférées à d'autres, ils peuvent migrer de l'une à l'autre ou nager en solitaire en pleine eau non loin des pentes. Lorsque la nuit arrive, les individus effectuent une ascension nocturne jusqu'à -20m dans la zone euphotique, à proximité du récif corallien frangeant (4) très complexe dans l'Océan indien (GUILCHER, 1971), et ils sont alors en quête de nourriture, petits poissons, seiches, et nagent très souvent verticalement, la tête en bas, cherchant de petites proies grâce à l'organe rostral (voir plus haut). Les femelles gravides se nourrissent aussi parmi les coraux et effectuent leur parturition dans les cavernes basaltiques ou les crevasses récifales de la zone euphotique où l'eau est calme (2). Les jeunes immatures, pourvus sans doute d'yeux phosphorescents, se nourrissent la nuit

dans la zone récifale ou le lagon (3), puis le jour regagnent les crevasses où ils demeurent dans l'obscurité à l'abri des prédateurs, tandis que les adultes quittent la zone euphotique, en direction des profondeurs obscures pour rejoindre la même caverne-habitat (1) de pentes basaltiques.

En résumé, les migrations nycthémerales des jeunes et des adultes se font dans le même sens; leur rencontre ne se fait que dans les récifs coralliens pour la nutrition, au cours de période nocturne; et pendant la période diurne, il y a une grande distanciation géographique entre les deux groupes.

Cette hypothèse est émise parce que l'auteur a observé de nombreuses excavations sombres parmi les coraux de la Grande Barrière récifale d'Australie, au cours de prospection en semi-submersible. Ces crevasses récifales sont, à son avis, d'excellentes niches écologiques. En ce qui concerne *Latimeria*, ces anfractuosités seraient propices à la parturition, au développement et la protection des jeunes nyctalopes.

CONCLUSIONS

L'analyse, faite ci-dessus, permet de penser qu'il existe un continuum géologique et paléozoologique (coelacanthes), entre le gisement triasique du N.W. de Madagascar (paléobiotopes des coelacanthes) et l'Archipel des Comores biotope du *Latimeria*. Eu égard à la bathymétrie, il n'est pas surprenant qu'aucun coelacanth fossile contenu dans les sédiments n'ait pu être examiné. Le *Latimeria* dérive probablement de formes malgaches connues dès le Trias inférieur (*Whiteia* étant privilégié).

D'autres données sont à prendre en compte:

1°) Trias inférieur du N.W. de Madagascar:

a) Les coelacanthes connus sont à l'état juvénile, comme *Whiteia*, *Piveteauia* et vivaient en eau peu profonde (ou de milieu récifal).

b) Les spécimens de grande taille ne sont pas connus. Ils devaient retourner dans les profondeurs.

2°) Archipel des Comores:

a) On note que des alevins un peu plus petits que les coelacanthes juvéniles triasiques ont été trouvés dans l'abdomen d'une femelle gravide de plus d'un mètre et on ignore où se développent ces alevins.

b) *Latimeria* adulte vit entre -200 et -800m le jour et remonte à -20m en milieu corallien, la nuit.

En établissant une analogie entre le paléobiotope et le biotope, on peut supposer que la parturition et la croissance des alevins ont lieu dans les crevasses récifales sombres. C'est là un pôle de recherche de biologie marine.

Dans le cas où cette hypothèse serait confirmée, on pourra dire que la vie de *Latimeria*, de l'état juvénile à l'état adulte, se déroule exclusivement dans l'obscurité, et cette nouvelle donnée élargirait le champ des connaissances relatives à ce poisson énigmatique.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Mme F. Pilard-Coppens pour l'illustration de l'article, ainsi que le Docteur J.-M. Dutuit pour ses conseils judicieux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BATTAÏL, B., L. BELTAN & J.-M. DUTUIT, 1987. Africa and Madagascar during Permo-Triassic times: the evidence of the Vertebrate faunas. *In: Gondwana Six, Columbus, Ohio (U.S.A.)*, G.D.McKenzie (ed.). Geophysical Monograph, 41: 147-155. American Geophysical Union; Washington, D.C.
- BELTAN, L., 1968. La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar: Le neurocrâne. *Cah. de Paléont.*, 125 p., C.N.R.S. (ed.), Paris.
- BELTAN, L., 1972. La faune ichthyologique du Muschelkalk de la Catalogne. *Mémoires de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 41: 281-325, Barcelona.
- BELTAN, L., 1980. Eotrias du NW de Madagascar: Etude de quelques poissons dont un est en parturition. *Ann. Soc. Géol. Nord*, 99: 543-564; Lille (France).
- BELTAN, L., 1995. Overview of systematics, paleobiology, and paleoecology of Triassic fishes of northwestern Madagascar. *In: Mesozoic Fishes. Systematics and Palaeoecology*; G. Arratia & G. Viohl (eds.): pp.479-500, 13 figs, 1 tab., 1 app.; Friedrich Pfeil publ., München, Germany.
- BESAIRIE, H., 1972. Géologie de Madagascar. I- Les terrains sédimentaires (avec la collaboration de M. COLLIGNON). *Ann. Géol. de Madagascar*, 35: 463; Tananarive.
- DANIEL, J., J. DUPONT & C. JOUANNIC, 1972. Relations Madagascar-Archipel des Comores (N.E. du canal de Mozambique). Sur la nature volcanique du banc du Leven. *C.R. Acad. Sci., sér., D*, 274: 1784-1787. Paris.
- FOREY, P.L., 1989. Le Coelacanth, *La Recherche*, 20 (215): 1318-1326. Paris.
- FRICKE, H.W. & K. HISSMANN, 1994. Home range and migrations of living Coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Marine Biology. International Journal on Life in Oceans and coastal waters*. 120: 171-180. Berlin, Heidelberg, New York.
- GUILCHER, A., 1971. Mayotte Barrier Reef and Lagoon, Comoro Islands, as compared with other Barrier Reefs, Atolls and Lagoons in the World. *In: Symp. Zol. Soc. London* 28: D. R. Stoddart & M. Yonge (eds.), *Regional Variation in Indian Ocean Coral Reefs*, pp.65-86; Acad. Press. London and New York.
- LAVETT-SMITH, C., C. H. RAND & B. SCHAEFFER, 1975. *Latimeria*, the living Coelacanth is ovoviviparous. *Science*, 190: 1105-1106. New York.
- LEHMAN, J.-P., 1952. Etude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. *Kung. Svenska Vetensk. Handl.*, 4 (2): 1-192. Stockholm.
- LEHMAN, J.-P., 1966. Crossopterygii. *In: Traité de Paléon.* Piveteau, Masson (éd.), t. IV, (3): 301-412. Paris.
- LEHMAN, J.-P., 1978. Coelacanth (Actinistiens). *In: Précis de Paléon. Vert.*, Masson (éd.), pp.110-116. Paris.

- LEXIQUE STRATIGRAPHIQUE INTERNATIONAL, 1956. Afrique (Madagascar; H. Besairie & M. Collignon); I.G.C; C.N.R.S. 4 (11): 1-93, Paris.
- MAUGE, L. A., J. SEGOUFIN, E. VERNIER & C. FROGET, 1982. Géomorphologie des bancs du Nord-Est du canal de Mozambique. Océan Indien Occidental. Marine Geology, 47 (1/2): 37-55. Elsevier Scientific Publish. Amsterdam.
- MILLOT, J. & J. ANTHONY, 1958. Anatomie de *Latimeria chalumnae*; Squelette, muscles et formations de soutien. C.N.R.S (éd.), Paris, t.I: 120 p.
- MILLOT, J. & J. ANTHONY, 1965. Anatomie de *Latimeria chalumnae*; Système nerveux et organes des sens. C.N.R.S. (2d.), Paris, t.II: 126 p., 76 pl.
- MILLOT, J., J. ANTHONY & D. ROBINEAU, 1978. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. C.N.R.S (éd.), Paris, t.III: 198 p.
- MOY-THOMAS, J.A., 1935. Coelacanth fishes from Madagascar. Geol. Mag., 71. London.
- ROBINEAU, D., 1987. Sur la signification phylogénétique de quelques caractères anatomiques remarquables du Coelacanthe, *Latimeria chalumnae* Smith, 1939. Annales de Sciences Naturelles, Zool., 8 (13): 43-60. Paris.
- SCHAEFFER, B., 1952. The Triassic coelacanth Fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the Coelacanthini. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 99, (2): 27-78. New York.
- SCHULTZE, H.P., 1993. Osteichthyes: Sarcopterygii. In: Benton, M.J. (ed.): The Fossil Record 2., 37: 658-663, Chapman and Hall Publ.; London.
- SEGOUFIN, J., L. LECLAIRE & M. CLOCHIATTI, 1978. Les structures du canal de Mozambique. Le problème de la ride de Davie. Ann. Soc. Géol. Nord, 97: 309-314, Lille (France).
- STENSIÖ, E.A., 1921. Triassic fishes from Spitzbergen, Part I, 1-307, Vienna. (Adolf Holzhausen publ., Upsala).
- THOMSON, K.S., 1981. The capture and study of two Coelacanths of the Comoro-Islands, 1972. Nation. Geographic Society Research Reports, 13: 615-622. Washington D.C.
- UPTON, B.G.J., 1982. Oceanic Islands. In: The Ocean Basins and Margins. Indian Ocean. Stehl & Nairn (eds.) 6 (13): 585-648.
- VOROBYEVA, E.I. & D.V. OBRUCHEV, 1967. Sarcopterygii, Coelacanthida (Actinistia). In: Fundamentals of Paleontology. Agnatha, Pisces. 11: 457-466. (translated from Russian). Jerusalem.
- WATSON, D.M.S., 1927. The reproduction of the Coelacanth fish *Undina*. Proceed. Zool. Soc. London, 2: 454-457.