

# ***Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiiformes ou Bananogmiiformes**

**Louis TAVERNE**

Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Département de Biologie animale,  
Laboratoire de Morphologie fonctionnelle (C.P. 160/11),  
avenue F. D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles (Belgique)  
ycantra@ulb.ac.be

---

Taverne L. 2000. — *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas* 22 (1) : 5-22.

## **RÉSUMÉ**

Certains caractères ostéologiques de *Tselfatia formosa* sont revus. L'appartenance de *Tselfatia* aux Tselfatiiiformes ou Bananogmiiformes s'en trouve confirmée. Les relations phylogénétiques de cet ordre sont étudiées. Les Tselfatiiiformes sont des Clupeocephala primitifs. Ils sont apomorphes par rapport aux Crossognathiformes et forment la lignée sœur plésiomorphe d'un clade qui réunit les Otocephala (Clupeomorpha et Ostariophysii) et les Euteleostei.

## **MOTS CLÉS**

Teleostei,  
Tselfatiiiformes,  
*Tselfatia formosa*,  
Crétacé marin,  
ostéologie,  
relations phylogénétiques.

## **ABSTRACT**

*Tselfatia formosa*, marine Cretaceous teleostes (Pisces, Actinopterygii), and the phylogenetic relationships of the Tselfatiiiformes or Bananogmiiformes.

Some osteological characters of *Tselfatia formosa* are revised. They confirm that *Tselfatia* belongs to the Tselfatiiiformes or Bananogmiiformes. The phylogenetic relationships of this order are studied. The Tselfatiiiformes are primitive Clupeocephala. They appear apomorphic in regard to the Crossognathiformes and represent the plesiomorphic sister-group of a clade including the Otocephala (Clupeomorpha and Ostariophysii) and the Euteleostei.

## **KEY WORDS**

Teleostei,  
Tselfatiiiformes,  
*Tselfatia formosa*,  
marine Cretaceous,  
osteology,  
phylogenetic relationships.

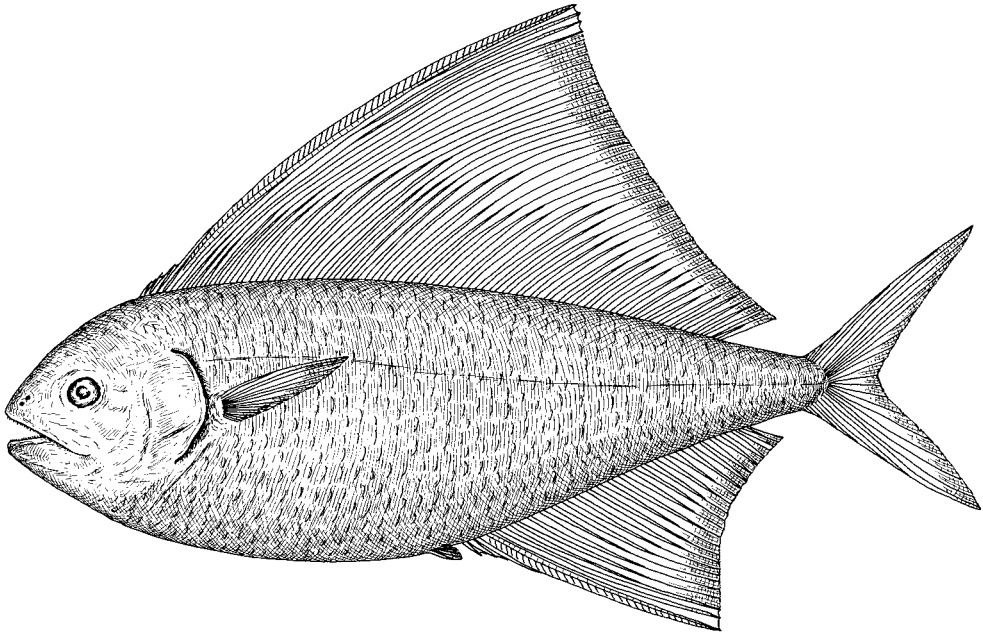


Fig. 1. — Reconstitution de *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943 montrant la silhouette typique des Tselfatiiformes. La taille de ce poisson peut approcher le mètre de longueur. D'autres Tselfatiiformes sont encore plus grands.

## INTRODUCTION

Les Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes (surnommés « *banana-fishes* » par les paléontologues nord-américains) sont, avec les Ichthyodectiformes et les Crossognathiformes, l'un des trois grands ordres de téléostéens marins du Crétacé qui n'ont plus de descendants dans les ichthyofaunes actuelles. Ces Tselfatiiformes sont des poissons de taille moyenne à grande. Certains spécimens de *Bananogmius evolutus* (Cope, 1878) approchent les deux mètres de longueur et le gigantesque *Paranogmius doederleini* Weiler, 1935 devait même largement dépasser cette taille. Ils ont vécu depuis l'Albien jusqu'au Campanien (Patterson 1993 : 627). On trouve leurs restes dans les sédiments marins de l'Europe, du nord de l'Afrique, de l'Amérique du Nord et du nord de l'Amérique du Sud. Ils habitaient donc la Mésogée eurafricaine, le Paléotlantique et la mer intérieure nord-américaine de l'époque.

Les Tselfatiiformes comprennent une douzaine de genres : *Plethodus* Dixon, 1850, *Thryptodus*

Loomis, 1900, *Pseudothryptodus* Loomis, 1900, *Syntegmodus* Loomis, 1900, *Niobrara* Jordan, 1924, *Zanclites* Jordan, 1924, *Luxilites* Jordan, 1924, *Martinichthys* McClung, 1926, *Paranogmius* Weiler, 1935, *Bananogmius* Whitley, 1940 (qui a remplacé *Anogmius* Cope, 1877 non Cope, 1871 préoccupé et qui a la priorité sur *Ananogmius* White & Moy-Thomas, 1940), *Tselfatia* Arambourg, 1843, *Enischnorhynchus* Bardack, 1965 et *Moorevillia* Applegate, 1970. Les trois genres innovés par Loomis (1900 : 229, 235, 252) sont souvent regardés comme de simples synonymes de *Bananogmius* (Stewart 1900 : 391 ; Hay 1903 : 29). Woodward (*in* Zittel 1932 : 153) a également intégré à ce groupe *Kymatopetalolepis geinitzi* (Cockerell, 1919) du Turonien de Saxe et *Chicolepis punctatus* Cockerell, 1919 du Crétacé supérieur de Californie, deux espèces connues uniquement par des écailles et dont l'appartenance aux Tselfatiiformes est rien moins que certaine. Quelques auteurs rangent aussi parmi ces poissons *Protobrama avus* Woodward, 1942 du

Cénomaniens du Liban (Patterson 1967 : 231, 1993 : 627 ; Nelson 1994 : 90), ce que d'autres contestent formellement, arguments ostéologiques à l'appui (Taverne 1975 : 66-68).

Pour certains, tous les Tselfatiiformes doivent être regroupés dans une seule famille, les Plethodidae, et les familles des Bananogmiidae, des Niobrariidae, des Thryptodontidae, des Tselfatiidae et des Protobramidae considérées comme des synonymes de la première (Patterson 1993 : 627). D'autres séparent les genres de l'ordre en deux familles, les Plethodidae et les Tselfatiidae (Nelson 1994 : 90).

Les informations morphologiques et ostéologiques les plus pertinentes concernant les Tselfatiiformes dont on dispose aujourd'hui proviennent de Loomis (1900), Stewart (1900), Woodward (1902-1912), Hay (1903), Jordan (1924), Arambourg (1954), Bardack (1965), Bardack & Teller-Marshall (1980), Nelson (1973b) et Taverne (1975, 1983, 1999, sous presse a). Les données qui suivent sont tirées de ces publications. Les Tselfatiiformes ressemblent aux Scombridae et aux Coryphaenidae actuels (Fig. 1) et avaient probablement un mode de vie similaire et une nage aussi rapide. Leur corps est comprimé latéralement, allongé et plus ou moins élevé. Des ligaments ossifiés relient généralement la région symphysaire de la mandibule aux deux cleithra (obs. pers.). Les nageoires pectorales sont longues et insérées haut sur les flancs. La ceinture et les nageoires pelviennes occupent une position abdominale, proche de la nageoire anale et sont très souvent atrophiées. Les nageoires dorsale et anale sont hautes et longues, la dorsale s'étirant même sur tout le dos depuis l'arrière de la tête jusqu'au pédoncule caudal. Les têtes des pièces proximales des ptérygophores dorsaux et anaux sont élargies en plateaux articulés les uns avec les autres. La nageoire caudale est grande, fourchue, comporte 19 rayons principaux et montre une forte hypurostégie. Les rayons des nageoires restent souvent insegmentés et non branchus. Quand il y a dichotomie et segmentation, seule l'extrémité la plus distale des rayons est concernée. Dans de rares cas, le premier grand rayon des nageoires dorsale et anale peut être complètement segmenté.

Le crâne demeure assez primitif (Loomis 1900 ; Hay 1903 ; Taverne 1983, 1999, sous presse a). Les pariétaux sont grands, souvent quadrangulaires et presque toujours jointifs. Les prémaxillaires et les maxillaires bordent la bouche. Les fosses temporales sont couvertes latéralement par le ptérotique et s'ouvrent sur la face arrière du neurocrâne. L'orbitosphénoïde est conservé. Le vomer, le parasphénoïde, l'ectoptérygoïde, l'endoptérygoïde, le dermobasihyal et les dermobasibranchiaux sont couverts de très petites dents. Le condyle neurocrânien pour l'axe vertébral est entièrement formé par le basioccipital. L'articulaire reste autogène. Parmi les traits évolués de ce crâne, on peut citer le nasal qui est vaste et articulé avec le frontal, le développement des os orbitaires en un cercle complet autour de l'œil, l'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal, la perte des processus basiptérygoïdes du parasphénoïde, le développement d'un septum interorbitaire osseux formé par l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le parasphénoïde, la fusion de l'angulaire et du rétroarticulaire, la perte du supramaxillaire antérieur, la présence très fréquente d'une articulation entre le maxillaire et le supramaxillaire postérieur ainsi que la réduction du supratemporal.

La denture des mâchoires, du palais et de la région linguale constitue l'un des traits les plus remarquables de l'ordre. Elle est formée de très petites dents pointues, souvent recourbées en crochet et réparties non pas en rangées mais en plages. Les os qui portent ces plages denticulées sont traversés par de fins tubules, plus ou moins allongés qui s'ouvrent en dessous des denticules. Lorsque ces derniers se perdent suite à l'usure, la surface externe de ces os acquiert un aspect ponctué tout à fait caractéristique (Dixon 1850, pl. XXXIII, fig. 2, 2a ; Loomis 1900, pl. XXI, figs 3-5, 7, 8 ; Stewart 1900, pl. LXVII ; Woodward 1902-1912, pl. XXII, figs 4-6b ; Hay 1903, figs 32, 34 ; Weiler 1935, pl. III, figs 15, 22 ; Applegate 1970, fig. 196 ; Nelson 1973b, fig. 6D). Quelquefois, lorsque la surface de l'os est très usée, l'aspect ponctué peut disparaître.

La ceinture scapulaire est bien développée, avec un cleithrum dont la branche ventrale est très

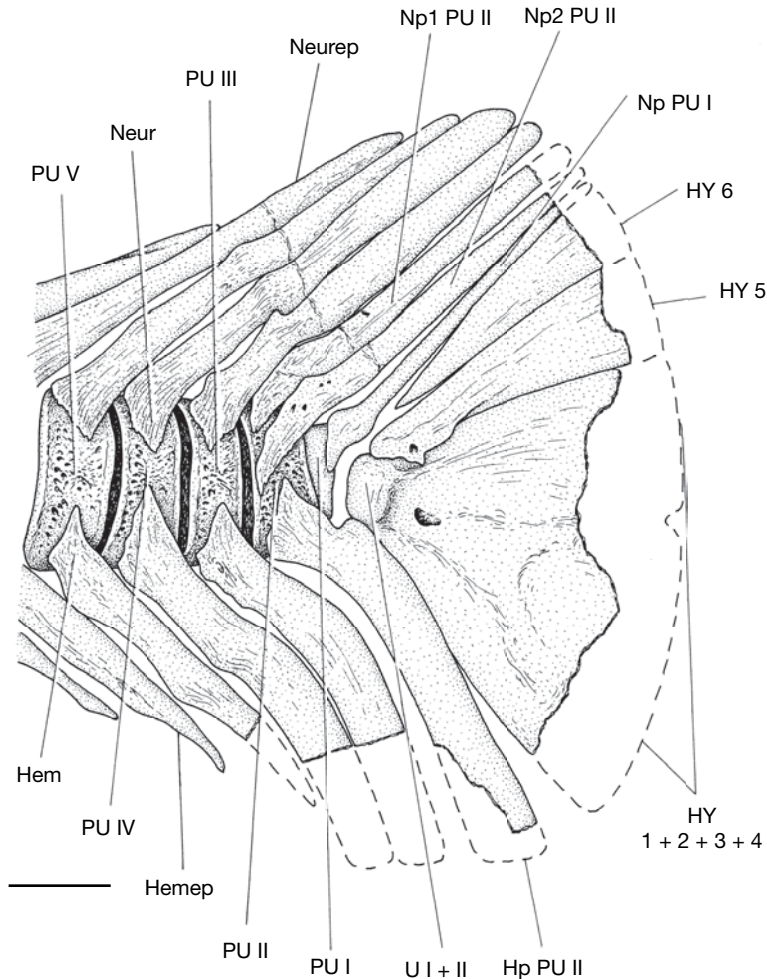


FIG. 2. — Squelette caudal d'un pléthodidé indéterminé (exemplaire KUVV 16). On y remarque les deux neurépine associées à la vertèbre préurale II. C'est un caractère rare et individuel mais qui se rencontre parfois chez les Tselfatiiformes et dans d'autres groupes de téléostéens. La pièce concernée ne comporte que le complexe urophore ; elle a été figurée schématiquement et accompagnée de ses lépidotriches par Stewart (1900, pl. LXVI) et attribuée à l'espèce *Bananogmus polymicrodus* (Stewart, 1898), un synonyme junior de *B. evolutus*. Cette détermination est erronée. En effet, *B. evolutus* a déjà perdu le sixième hypural (obs. pers.). Abréviations : **Hem**, arc hémal (= hémarcual) ; **Hemep**, hémépine (= hémacanthé) ; **Hp PU II**, hémépine de la vertèbre préurale II ; **HY 1 + 2 + 3 + 4**, plaque hypurale formée par les quatre premiers hypuraux ; **HY 5, 6**, hypuraux 5, 6 ; **Neur**, arc neural (= neurarcual) ; **Neurep**, neurépine (= neuracanthé) ; **Np 1 PU II**, première neurépine de la vertèbre préurale II ; **Np 2 PU II**, seconde neurépine de la vertèbre préurale II ; **Np PU I**, neurépine de la vertèbre préurale I ; **U I + II**, vertèbres urales I et II réduites et fusionnées en un petit centre terminal ; **PU I, II, III, IV, V**, vertèbres préurales I, II, III, IV, V. Échelle : 1 cm.

longue et orientée obliquement. Il n'y a pas de postcleithrum.

Au niveau du squelette axial, les arcs neuraux et hémaux demeurent autogènes par rapport aux centres vertébraux. La position de la nageoire dorsale qui débute juste en arrière de la tête

entraîne la disparition des supraneuraux. Il y a des épineuraux, des épiceutraux et des épipleuraux. Le complexe urophore est très spécialisé et typique de l'ordre car différent de tous les autres téléostéens (Fig. 2 ; Nelson 1973b, figs 6C, 8B, C ; Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5, 1999,

fig. 5 ; Bardack & Teller-Marshall 1980, figs 1, 3, 6). Les dernières vertèbres caudales deviennent de plus en plus petites et étroites. Les faces latérales de ces vertèbres sont partiellement couvertes par les arcs neuraux et hémaux qui restent autogènes à ce niveau également. La vertèbre préurale I est réduite à un petit disque très étroit qui supporte le dernier arc neural et la dernière neurépine. Celle-ci est généralement complète mais beaucoup plus fine que les neurépines précédentes. Dans les espèces les plus primitives, on trouve encore un petit arc hémal appendu à cette vertèbre préurale I (obs. pers.) mais, dans la plupart des cas, l'arc hémal préural I disparaît. Le parhypural manque toujours et c'est l'hémépine préurale II qui vient au contact des hypurales. Les vertèbres urales I et II sont fusionnées en un petit centre terminal composite, lui-même soudé à une large plaque hypurale formée des quatre premiers hypurales agglomérés. Certains ont pensé que le cinquième hypural était aussi incorporé à la plaque (Taverne 1983, fig. 5) mais Bardack & Teller-Marshall (1980, fig. 3) ont illustré un spécimen de *Tselfatia* où l'on voit clairement que seuls les troisième et quatrième hypurales forment la moitié dorsale de cette plaque. Au-dessus de la plaque, on observe toujours un cinquième hypural autogène et parfois un sixième hypural.

On ne voit pas d'uroneuraux, ni d'épuraux, ni d'urodermaux. Les éventuels uroneuraux signalés par Nelson (1973, fig. 6C) chez un *Bananogmius* sp. sont respectivement une neurépine préurale I légèrement raccourcie et le cinquième hypural (obs. pers.).

Remarquons qu'une autre interprétation du squelette caudal des Tselfatiiformes a été avancée par Bardack & Teller-Marshall (1980). Pour eux, le centre terminal ural I et II serait la vertèbre urale II, la vertèbre préurale I atrophiée serait le centre ural I, les deux premiers hypurales auraient reculé jusqu'au niveau du centre ural II, la vertèbre préurale II serait la préurale I et l'hémépine préurale II serait le parhypural. Toutefois, l'existence d'un petit arc hémal lié à la vertèbre préurale I réduite (urale I *sensu* Bardack & Teller-Marshall 1980) chez certains des Tselfatiiformes les plus

primitifs montre que mon interprétation est la seule correcte puisque, par définition, il n'y a plus d'arc hémal associé à la vertèbre urale I.

Aujourd'hui encore, le squelette de la plupart des genres des Tselfatiiformes demeure mal connu, voire totalement inconnu. Les genres les plus cités, *Plethodus* et *Bananogmius* sont manifestement hétérogènes (obs. pers.). La phylogénie au sein de l'ordre n'a jamais été abordée et ses relations avec les autres téléostéens demeurent l'objet de controverses qui, en fin de compte, le maintiennent en position *incertae sedis* (Nelson 1994 : 90). Une étude approfondie des Tselfatiiformes s'impose donc. Le présent article s'inscrit dans ce cadre. Il est consacré, d'une part, à compléter mes travaux antérieurs (Taverne 1975, 1983, 1999) relatifs à *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943, et, d'autre part, à résoudre le problème de la position systématique des Tselfatiiformes parmi les téléostéens. D'autres publications consacrées à cet ordre sont prévues (Taverne sous presse a et plusieurs travaux en préparation).

#### ABRÉVIATIONS

- AMNH American Museum of Natural History, New York, USA ;
- BMNH Natural History Museum, Londres, RU ;
- KUVP Kansas University, Department of Vertebrate Paleontology de Lawrence, USA ;
- MCSN Museo Civico di Storia Naturale, Vérone, Italie ;
- MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

##### *Tselfatia formosa*

J'ai revu les spécimens du Cénomaniens du djebel Tselfat (Maroc) dans les collections du laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris et ceux Cénomano-Turonien de Cinto Euganeo (Italie) dans les collections du Museo Civico di Storia Naturale à Vérone. Les listes des exemplaires concernés sont données dans Arambourg (1954) et Sorbini (1976).

*Bananogmius aratus*

Holotype AMNH 2403 : un exemplaire presque complet provenant de la Niobrara Formation du Kansas.

*Bananogmius evolutus*

Holotype AMNH 2101 : une hémi-mandibule gauche provenant de la Niobrara Formation du Kansas.

Spécimen BMNH P. 10159 : une tête complète provenant de la Niobrara Formation du Kansas.

## Plethodidae indéterminé

Spécimen KUVF 16 : un squelette caudal provenant de la Niobrara Formation du Kansas.

Le matériel a été étudié au moyen de stéréomicroscopes Wild M5 et M7S et les dessins réalisés par l'auteur grâce à une chambre claire.

ÉTUDE COMPLÉMENTAIRE  
DE *TSELFATIA FORMOSA*

## INTRODUCTION

*Tselfatia formosa* est un téléostéen du Crétacé supérieur. Sa taille est moyenne ; les plus grands spécimens peuvent approcher le mètre de longueur. La tête est haute, courte et le corps modérément allongé, assez élevé et comprimé latéralement. Les nageoires dorsale et anale sont longues et particulièrement hautes.

L'espèce a été initialement décrite dans le Cénomaniens du Maroc (Arambourg 1943, 1954), puis dans le Cénomano-Turonien d'Italie (Sorbinini 1976) et, enfin, dans le Cénomano-Turonien de Croatie et le Turonien du Texas (Bardack & Teller-Marshall 1980). *T. formosa* ou une espèce proche parente existerait aussi dans le Crétacé supérieur du Vénézuéla (John Maisey, comm. pers.) et de Colombie (Maria Paramo, comm. pers.). L'étude ostéologique la plus détaillée qui en ait été faite est due à Taverne (1975, 1983).

Une seconde espèce, *Tselfatia dalmatia* Bardack & Teller-Marshall, 1980, du Cénomano-Turonien de Croatie, a été incluse dans le genre

*Tselfatia*. Sa tête et son corps sont encore notablement plus élevés que chez *T. formosa* (Bardack & Teller-Marshall 1980, fig. 4). Taverne (sous presse a) a toutefois montré que *T. dalmatia* se rapprochait davantage de *Plethodus oblongus* Dixon, 1850 du Cénomaniens d'Angleterre que de *T. formosa* et devait être placé dans le même genre que l'espèce anglaise.

La position systématique de *Tselfatia* pose problème. D'abord rangé dans l'ordre des Syntognathes (Arambourg 1954) puis dans le super-ordre des Osteoglossomorpha (Patterson 1967) ou celui des Elopomorpha (Applegate 1970 ; Taverne 1975 ; Sorbinini 1976), ce genre est aujourd'hui intégré par certains dans l'ordre des Tselfatiiformes, soit comme membre de la famille des Plethodidae ou Bananogmiidae (Patterson 1993), soit comme représentant d'une famille particulière, les Tselfatiidae (Nelson 1994). D'autres ont émis des réserves quant à une proche parenté entre *Tselfatia* et les Bananogmiidae (Nelson 1973b ; Taverne 1983). Deux caractères prêtés à *Tselfatia*, son crâne latéropariétal et son rétroarticulaire autogène (Arambourg 1954 ; Taverne 1983), justifiaient mes doutes à l'époque malgré l'étonnante ressemblance des complexes urophores (Nelson 1973b, figs 6C, 8B, C ; Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5).

Cela m'a conduit à réétudier *T. formosa* pour tenter de clarifier ces quelques données anatomiques et de trancher le problème de ses relations avec les Bananogmiidae.

## DESCRIPTION

*Le problème des pariétaux* (Fig. 3)

Les Tselfatiiformes possèdent un crâne de type médio-pariétal avec de grands pariétaux jointifs de forme plus ou moins carrée (Loomis 1900, pl. XXI, fig. 1 ; obs. pers.). *Moorevillia hardi* Applegate, 1970 du Campanien de l'Alabama (États-Unis) avec ses larges pariétaux séparés par un vaste supraoccipital (Applegate 1970, fig. 197R) est la seule exception.

Les spécimens connus de *T. formosa* sont mal conservés et les têtes toujours fossilisées par leur face latérale. Plusieurs exemplaires montrent le

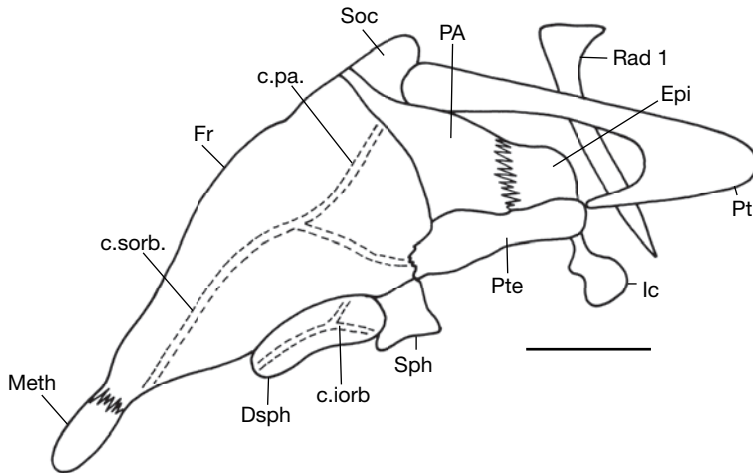


FIG. 3. — *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943. Représentation schématique du toit crânien (paratype MNHN T. 56D). Abréviations : **c.iorb.**, canal sensoriel infraorbitaire ; **c.pa.**, commissure sensorielle pariétale (= branche pariétale du canal supraorbitaire) ; **c.sorb.**, canal sensoriel supraorbitaire ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Epi**, épiotique (= épioccipital) ; **Fr**, frontal ; **Ic**, intercalaire ; **Meth**, méséthmoïde ; **PA**, pariétal ; **Pte**, ptérotique ; **Rad 1**, premier ptérygophore (= radial) dorsal ; **Soc**, supraoccipital ; **Sph**, sphénotique (= autosphénotique). Échelle : 0,5 mm.

supraoccipital qui surplombe le pariétal et qui vient quasi au contact du frontal, ce qui explique qu'Arambourg (1954) et Taverne (1983) aient interprété ce crâne comme latéro-pariétal quoique Sorbini (1976) et Bardack & Teller-Marshall (1980) soient d'un avis contraire.

Deux spécimens (le paratype MNHN T 56 D et le spécimen MCSN IG 37539) montrent, toutefois, que les pariétaux sont très étirés dans le sens transversal et qu'ils deviennent très étroits dans la région médiane du crâne mais restent néanmoins en contact, empêchant ainsi le supraoccipital de rejoindre complètement les frontaux. Le crâne est donc de type médio-pariétal et offre dans cette région une morphologie similaire à celle de *Plethodus oblongus* (Taverne sous presse a, figs 3, 4A) mais qui diffère de celle des autres Tselfatiiformes chez lesquels les grands pariétaux jointifs montrent une forme beaucoup plus carrée.

#### Le problème du rétroarticulaire (Fig. 4)

Le rétroarticulaire des Tselfatiiformes est fusionné à l'angulaire, tandis que l'articulaire demeure autogène (Loomis 1900, pl. XXI, fig. 5 ; Nelson 1973b, figs 2D, 5, 6B). *Enischnorhynchus* fait exception avec son petit rétroarticulaire séparé de

l'angulaire (Bardack 1965, fig. 2). Chez *T. formosa*, Taverne (1983, fig. 2) décrit également un rétroarticulaire indépendant de l'angulaire, une situation différente donc du cas général des Tselfatiiformes.

En fait, chez *T. formosa*, l'état du rétroarticulaire diffère d'une face à l'autre de la mandibule. Le spécimen MNHN T 55G montre la face externe. Le rétroarticulaire y est complètement fusionné à l'angulaire et aucune ligne de suture ne subsiste entre les deux os (Fig. 4A). Le paratype MNHN T 56D et G ainsi que l'exemplaire MNHN T 52 exhibent la face interne. On y observe un profond sillon qui sépare complètement le rétroarticulaire de l'angulaire (Fig. 4B). On voit aussi, sur le spécimen MNHN T 52, l'empreinte de l'articulaire autogène. La fusion du rétroarticulaire et de l'angulaire existe donc bien chez *T. formosa* mais elle est incomplète. Elle se réalise uniquement au niveau de la face externe de la mâchoire inférieure mais pas sur sa face interne où la suture entre les deux os demeure clairement visible.

Les exemplaires MNHN T 52 et T 56D et G montrent aussi de façon très nette que le rétroarticulaire, quoique vaste, est totalement exclu de

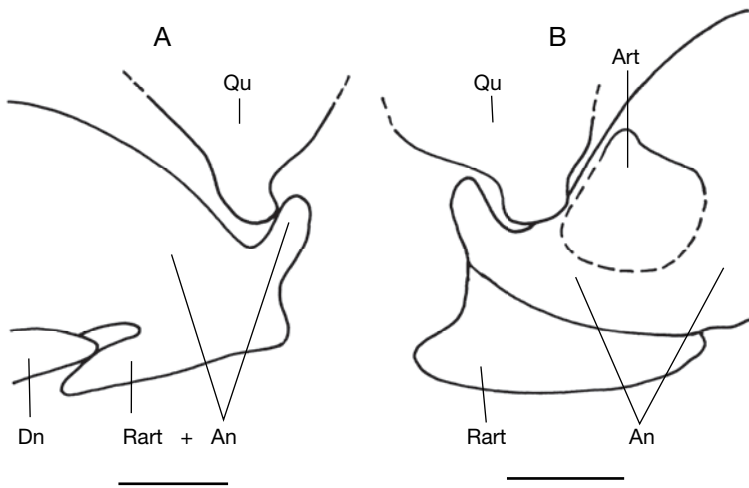


FIG. 4. — *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943. Représentation schématique de l'extrémité postérieure de la mandibule ; **A**, face externe où le rétroarticulaire se soude à l'angulaire (exemplaire MNHN T. 55G) ; **B**, face interne où le rétroarticulaire demeure indépendant de l'angulaire (exemplaire MNHN T. 52G). Abréviations : **An**, angulaire (= angulo-splénial) ; **Art**, articulaire ; **Dn**, dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial) ; **Qu**, carré (= quadratique) ; **Rart**, rétroarticulaire. Échelles : 3 mm.

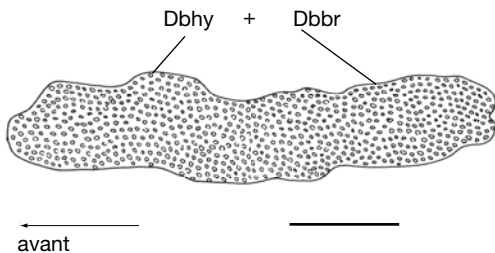


FIG. 5. — *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943. Représentation semi-schématique de la plaque denticulée linguale (exemplaire MNHN T. 52G). Abréviations : **Dbbr**, dermobasibranchial ; **Dbhy**, dermobasihyal (= dermentoglosse). Échelle : 2 mm.

la fossette d'articulation pour le carré uniquement formée par l'angulaire et l'articulaire (Fig. 4B).

#### *Quelques données ostéologiques complémentaires (Figs 5-7)*

Certains caractères squelettiques de *T. formosa* ne sont pas mentionnés ou sont décrits de manière trop succincte dans Taverne (1975, 1983) et méritent un meilleur développement.

Les petites dents du bord oral du prémaxillaire, du maxillaire et du dentaire ne sont pas disposées en une seule rangée mais en plages allongées et très étroites.

Aucun spécimen ne montre de basisphénoïde. Le grand développement du septum osseux interorbitaire formé par l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le parasphénoïde explique ce caractère. Le basisphénoïde a soit disparu, soit il s'est fusionné avec les pleurosphénoïdes dans le septum. Le spécimen MCSN IG 37539 laisse voir la face ventrale du parasphénoïde. La région denticulée de cet os est allongée, assez étroite et à surface plane.

L'exemplaire MNHN T 52D montre la plaque denticulée linguale dans sa totalité (Fig. 5). Celle-ci est unique, formée par la fusion du dermobasihyal et des dermobasibranchiaux. Elle est allongée mais relativement étroite. Sa largeur équivaut à 20 % de sa longueur.

Les rayons des nageoires sont branchus, sauf les premiers qui restent pointus, mais cette dichotomie ne porte que sur les extrémités distales des lépidotriches. La segmentation en articles des rayons se marque parfois mais elle n'intéresse également que les extrémités distales des lépidotriches, la plus grande partie de ceux-ci demeurant insegmentée. Le premier grand rayon des nageoires dorsale et anale est, en revanche, segmenté sur presque toute sa longueur. Le bord antérieur de ce rayon porte deux rangées juxtapo-



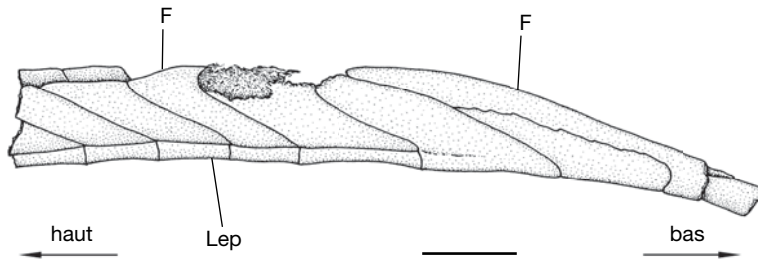


FIG. 6. — *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943. La base du premier grand rayon dorsal ou anal avec ses pseudo-fulcres (exemplaire MCSN IG 37540). Abréviations : **F**, pseudo-fulcre ; **Lep**, lépidotriche. Échelle : 5 mm.

sées de pseudo-fulcres. C'est là une apomorphie que *Tselfatia formosa* partage avec *Plethodus oblongus* (Taverne sous presse a, fig. 6) et qui ne se retrouve chez aucun autre membre de l'ordre des Tselfatiiformes. Les pseudo-fulcres sont, toutefois, nettement plus larges chez le premier que chez le second, ce qui permet de les distinguer aisément. Le spécimen MCSN IG 37540 montre la base d'un tel grand rayon (Fig. 6). On y voit que les pseudo-fulcres les plus basaux sont des excroissances antéro-dorsales des héli-lépidotriches. Ce n'est qu'un peu plus haut sur le rayon, que les pseudo-fulcres prennent leur autonomie par rapport à l'axe du lépidotriche. Ce spécimen montre aussi qu'il y a concordance de dimension entre un article du lépidotriche et une paire de pseudo-fulcres. Chez *Plethodus oblongus*, les pseudo-fulcres sont très étroits et plusieurs paires de ces derniers correspondent à un seul article du lépidotriche concerné (Taverne sous presse a, fig. 6A-C). Les arcs neuraux et hémaux sont larges et, contrairement au cas général des Tselfatiiformes, ils marquent une nette tendance à la fusion plus ou moins complète avec les corps vertébraux correspondants (Fig. 7). Cela s'observe bien sur les vertèbres de l'exemplaire MCSN IG 37538. Les neurépine et hémépine qui prolongent ces arcs sont longues mais pas grêles pour autant (Taverne 1983 : 173). Elles sont étroites vues de profil mais le spécimen MCSN IG 37538 montre qu'elles sont larges dans le plan transversal. La taille des dernières vertèbres caudales est très réduite par rapport à celle des premières, comme chez tous les Tselfatiiformes (obs. pers.).

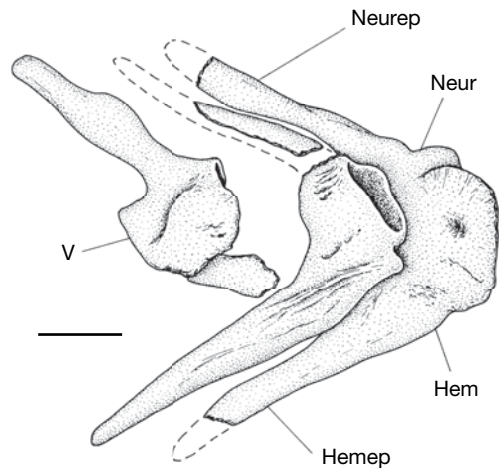


FIG. 7. — *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943. Trois vertèbres caudales (exemplaire MCSN IG 37538 ; l. st. : 230 mm) montrant la soudure des arcs neuraux et hémaux avec les corps vertébraux correspondants, ce qui est un caractère exceptionnel chez les Tselfatiiformes. Abréviations : **Hem**, arc hémal (= hémarcual) ; **Hemep**, hémépine (= hémacanthé) ; **Neur**, arc neural (= neurarcual) ; **Neurep**, neurépine (= neuracanthé) ; **V**, corps vertébral. Échelle : 2 mm.

#### DISCUSSION

La présente révision montre que les deux principaux arguments ostéologiques, à savoir le crâne latéro-pariétal et le rétroarticulaire autogène, invoqués par Taverne (1983) pour mettre en doute la parenté de *Tselfatia* et des Plethodidae (= Bananogmiidae) ne sont pas valables. La forme des os orbitaires, le septum osseux interorbitaire, les dents des mâchoires, du palais et de la région linguale distribuées en plages, la fusion partielle du rétroarticulaire avec l'angulaire, l'articulaire

autogène, les ligaments mandibulo-cleithraux ossifiés, la morphologie de la ceinture scapulaire et la position des nageoires pectorales, la forme générale du corps et celle des nageoires dorsale, anale et caudale ainsi que l'anatomie si particulière du complexe urophore (Taverne 1975, 1983 ; Bardack & Teller-Marshall 1980) sont, au contraire, autant de preuves des liens qui unissent *Tselfatia* aux autres Tselfatiiformes.

Une question demeure ouverte : *Tselfatia* s'intègre-t-il à la famille des Plethodidae ou constitue-t-il, avec éventuellement d'autres Tselfatiiformes, une famille particulière des Tselfatiidae ? Ce problème ne pourra être résolu qu'après la révision de l'ensemble des genres de l'ordre et l'étude des relations phylogénétiques au sein de celui-ci.

Taverne (sous presse a) a énuméré les synapomorphies qui, parmi les Tselfatiiformes, lient plus particulièrement *Enischnorhynchus* et surtout *Plethodus oblongus* à *Tselfatia*, synapomorphies qui, en revanche, les différencient des autres genres de l'ordre. Je ne m'y étendrai pas davantage et je renvoie le lecteur à ce travail.

Quant aux autapomorphies du genre *Tselfatia*, elles sont au nombre de neuf :

1. Le méséthmoïde demeure en grande partie cartilagineux et seul le dermethmoïde (= rostral) est bien ossifié (Taverne 1983, fig. 3). Chez les autres Tselfatiiformes, le méséthmoïde est entièrement osseux (obs. pers.).
2. L'aire denticulée des ectoptérygoïde et entoptérygoïde est réduite et ne couvre pas la totalité de la face interne de ces deux os (Taverne 1983, fig. 4), contrairement aux autres genres de l'ordre (obs. pers.).
3. La plaque denticulée linguale est étroite (Fig. 5). Sa largeur n'excède pas 20 % de sa longueur. Cette largeur est nettement plus importante chez les autres Tselfatiiformes (obs. pers.).
4. Les arcs neuraux et hémaux se soudent partiellement ou complètement aux centres vertébraux correspondants (Fig. 7). Chez les autres Tselfatiiformes, les arcs sont appliqués contre les centres et les recouvrent même en partie (obs. pers.).
5. Les dernières vertèbres caudales sont souvent unies, de chaque côté, par une lame osseuse latérale (Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5) qui n'existe pas chez les autres genres de l'ordre (obs. pers.).

6. La neurépine préurale I est réduite (Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5 ; Bardack & Teller-Marshall 1980, fig. 3), tandis qu'elle est presque aussi longue que les précédentes chez les autres Tselfatiiformes (Fig. 2 ; Taverne 1999, fig. 5 ; obs. pers.).

7. Le plateau qui garnit le sommet des ptérygophores dorsaux et anaux acquiert un développement très important (Taverne 1975, fig. 1), alors que ce plateau garde des proportions plus modestes chez les autres genres (Taverne 1999, fig. 4C ; obs. pers.).

8. Les pseudo-fulcres du premier grand rayon dorsal et anal sont larges (Fig. 5 ; Taverne sous presse a, fig. 6D). Les pseudo-fulcres sont, au contraire, très étroits chez *Plethodus oblongus* (Taverne sous presse a, fig. 6A-C). Les autres genres de Tselfatiiformes sont dépourvus de pseudo-fulcres le long du premier grand rayon dorsal et anal (obs. pers.).

9. Le bord postérieur des écailles est pectiné (Arambourg 1954, pl. XV, fig. 4), ce qui n'est pas le cas chez les autres Tselfatiiformes (obs. pers.).

## POSITION SYSTÉMATIQUE DES TSELFATIIFORMES

Au XIX<sup>e</sup> siècle, les auteurs qui eurent à traiter des Tselfatiiformes firent peu d'efforts pour les situer de façon exacte dans la hiérarchie des téléostéens (Dixon 1850 ; Cope 1877, 1878 ; Woodward 1899 ; Loomis 1900 ; Stewart 1900).

Au XX<sup>e</sup> siècle, le problème des affinités des Tselfatiiformes a été maintes fois abordé mais guère résolu de façon satisfaisante jusqu'ici. Woodward (1901 : 71, 80) considère *Bananogmius* comme un Albulidae et *Plethodus* comme un possible Osteoglossidae ou Albulidae, avant de réunir ces deux genres dans la famille des Plethodidae qu'il juge voisine de celles des Osteoglossidae et Albulidae (Woodward 1902-1912 : 105-107). Jordan (1924 : 220) estime peu claires les affinités des Plethodidae qu'il considère néanmoins comme appartenant aux Clupeiformes (= Isospondyli), ce qui ne précise rien puisque, selon les conceptions de l'époque, les Clupeiformes renfermaient l'ensemble des

téléostéens primitifs. Weiler (1935 : 32) et Bardack (1965 : 1) partagent également cet avis. Arambourg (1954 : 140) rapporte *Tselfatia formosa* aux Synenthognathi (= Atheriniformes, Beloniformes), opinion à laquelle se range Patterson (1964 : 426). Quant à Le Danois & Le Danois (1963 : 159), ils intègrent *Tselfatia formosa* dans leur très hétéroclite ordre des scombres. Patterson (1967 : 233) et Bardack (1968 : 149) tiennent les Plethodidae pour des Osteoglossomorpha. Applegate (1970 : 413) élève les Plethodidae au rang de superfamille des Plethodoidea qu'il range dans le sous-ordre des Elopoidi. Nelson (1973b : 17-25) sépare les Plethodidae et les Tselfatiidae ; il traite les premiers comme de possibles Taenopaedia (= Elopomorpha + Clupeomorpha), tandis qu'il laisse les seconds en position *incertae sedis*. Taverner (1975 : 65) réunit à nouveau les Plethodidae et les Tselfatiidae et les tient pour des Elopiformes proches des Albuloidei. Taverner (1983 : 178-179) précise que, malgré de multiples traits ostéologiques spécialisés qui pourraient rapprocher les Tselfatiidae des Osteoglossidae ou des Albulidae, la famille fossile n'offre pas l'ensemble des apomorphies qui définissent les Osteoglossomorpha et les Elopomorpha et l'auteur laisse les Tselfatiidae en position *incertae sedis* au sein des Clupeocephala. Nelson (1994 : 90) considère les Tselfatiiformes comme des téléostéens *incertae sedis*.

Comme on le voit, la position systématique précise des Tselfatiiformes parmi les téléostéens reste encore à découvrir, ce que l'application du cladisme et la recherche des lignées sœurs plésiomorphe et apomorphe permettent de faire aujourd'hui.

Le prémaxillaire et le maxillaire qui bordent tous deux la bouche, l'absence de processus symphyseaux ascendant et maxillaire sur le prémaxillaire, l'absence de processus articulaire en cupule à l'extrémité antérieure du maxillaire, l'absence de plaque dentée fusionnée avec le troisième épi-branchial (Fig. 9), l'absence de fortes épines initiales impaires aux nageoires dorsale et anale, la position abdominale de la ceinture pelvienne, la présence d'épicentraux et les 19 rayons caudaux

principaux sont autant de caractères qui situent les Tselfatiiformes au sein des téléostéens primitifs et permettent d'éliminer toute idée de parenté avec un quelconque groupe d'Eurypterygii (Johnson 1992).

Les rapports que certains ont cru voir entre les Osteoglossomorpha et les Tselfatiiformes reposent essentiellement sur le crâne médio-pariétal, la dentition intrabuccale très développée, le septum interorbitaire osseux et la plaque hypurale. Les deux premiers caractères sont plésiomorphes chez les téléostéens et les os dentés des Osteoglossomorpha ne sont pas percés de petits puits comme chez les Tselfatiiformes. Un septum interorbitaire existe chez quelques Osteoglossomorpha mais pas chez tous et un tel septum se retrouve également dans d'autres lignées téléostéennes. La plaque hypurale, présente chez quelques Osteoglossomorpha, est formée par les troisième, quatrième et cinquième hypuraux soudés entre eux et au petit centre ural II (Taverner 1979 : 61-70), tandis qu'elle est composée des quatre premiers hypuraux fusionnés entre eux et avec une petite vertèbre composite urale I et II chez les Tselfatiiformes (Fig. 2). De plus, les Osteoglossomorpha sont définis par un certain nombre de caractères spécialisés (Patterson 1977 ; Patterson & Rosen 1977 ; Taverner 1979, 1998 ; Lauder & Liem 1983 ; Li & Wilson 1996 ; Li *et al.* 1997 ; Arratia 1997) que l'on ne retrouve pas chez les Tselfatiiformes. À l'inverse, beaucoup de traits évolués des Tselfatiiformes ne sont pas présents chez les Osteoglossomorpha et la morphologie si typique des premiers ne rappelle en rien celle des seconds. Il est donc clair que les Tselfatiiformes ne peuvent appartenir au super-ordre des Osteoglossomorpha ainsi que l'analyse des caractères faite par Taverner (1975 : 55-58) l'avait déjà montré.

Les Tselfatiiformes ont aussi été rapprochés à diverses reprises des Elopomorpha, notamment sur la base de la fusion entre l'angulaire et le rétroarticulaire, l'articulaire demeurant autogène (Nelson 1973a, b), un caractère qui se retrouve aussi chez les Gymnarchidae (Taverner 1972, fig. 105 ; Nelson 1973a, fig. 3E, F) et de grands spécimens d'Hiodontidae (Ridewood 1904, pl. 25, figs 18, 22 ; Nelson 1973a, fig. 3C, D). Il faut admettre que ce caractère évolué est homoplasique et non

pas synapomorphique puisque les Tselfatiiformes ne montrent pas, par ailleurs, les caractères spécialisés crâniens et caudaux qui définissent aujourd'hui les Elopomorpha (Forey 1973 ; Patterson 1977 ; Patterson & Rosen 1977 ; Lauder & Liem 1983 ; Forey *et al.* 1996 ; Arratia 1997). Ces derniers n'offrent pas davantage les traits ostéologiques évolués qui caractérisent les Tselfatiiformes. On ne peut donc pas intégrer cet ordre au super-ordre des Elopomorpha.

Sans entrer dans une discussion détaillée, il est tout aussi évident que les Tselfatiiformes n'exhibent pas les apomorphies des Ichthyodectiformes (Taverne 1977a, 1986 ; Patterson & Rosen 1977 ; Maisey 1991a) ni des Crossognathiformes (Forey 1977 ; Taverne 1987, 1989 ; Maisey 1991b, c), les deux autres grands ordres de téléostéens fossiles du Crétacé. Les caractères fondamentaux des Clupeocephala ont été maintes fois discutés ces dernières années (Nelson 1973a ; Patterson 1977 ; Patterson & Rosen 1977 ; Lauder & Liem 1983 ; Taverne 1989 ; Arratia 1997). Différentes apomorphies ostéologiques qui les caractérisent ont ainsi été mises en valeur :

1. La mandibule présente une fossette articulaire pour le carré uniquement formée par l'angulaire et l'articulaire. Le rétroarticulaire en est exclu.

Chez les Tselfatiiformes, le rétroarticulaire est généralement soudé à l'angulaire (Fig. 8 ; Nelson 1973b, figs 2D, 5A-D, 6B) mais un sillon persiste parfois au niveau de la ligne de soudure entre les deux os, sillon qui passe nettement en dessous de la fossette articulaire et qui montre que le rétroarticulaire ne joue aucun rôle dans la formation de cette dernière. Le fait que le rétroarticulaire des Tselfatiiformes ne participe pas à cette fossette est confirmé par les cas d'*Enischmorhynchus*, le seul genre où le rétroarticulaire demeure indépendant de l'angulaire (Bardack 1965, fig. 2), et de *Tselfatia* où la fusion du rétroarticulaire et de l'angulaire est incomplète (Fig. 4A, B).

2. L'articulaire et l'angulaire fusionnent.

Les Tselfatiiformes offrent encore un articulaire autogène (Figs 4B, 8 ; Nelson 1973b, figs 2D, 5A-D, 6B) et ne répondent donc pas à ce caractère.

Toutefois, Taverne (1989) a montré que ce trait s'était réalisé au moins à deux reprises et de façon

indépendante chez les Clupeocephala. En effet, les Crossognathiformes, qui sont les plus archaïques des Clupeocephala, offrent à cet égard les deux situations puisque les Notelopidae montrent encore l'état primitif de l'articulaire autogène (Forey 1977, fig. 5), que la fusion est complète (Nelson 1973b, fig. 2C ; Forey 1977, figs 11C, 19) ou incomplète (Taverne 1987, fig. 3) selon les cas chez les Pachyrhizodontidae et que l'état évolué de la fusion totale des deux os est réalisé chez les Crossognathidae (Patterson & Rosen 1977 : 133 ; Taverne 1989, fig. 5).

De plus, des exceptions sont connues au sein des Clupeocephala parmi les Clupeomorpha. C'est ainsi que les Denticipitoidei peuvent présenter les deux conditions selon les individus, avec soit l'articulaire autogène (Arratia 1997, fig. 85C), soit l'articulaire et l'angulaire fusionnés (Greenwood 1968, fig. 17B) et que de très rares Clupeoidei peuvent également exhiber un articulaire autogène à l'état adulte (Arratia 1997, fig. 85D).

3. L'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire est située sur la face externe de la mandibule.

Les Tselfatiiformes ont gardé la situation primitive d'un canal mandibulaire qui s'ouvre postérieurement sur la face interne de la mandibule (Fig. 8 ; Nelson 1973b, figs 2D, 5D, 6B) et sont donc moins évolués sur ce point que les Clupeocephala, sauf les plus archaïques d'entre eux, les Crossognathiformes, qui possèdent également l'ouverture postérieure du canal mandibulaire sur la face interne de l'angulaire (Nelson 1973b, fig. 2C ; Forey 1977, figs 5, 11C ; Taverne 1987, fig. 3).

Les Osteoglossomorpha posent problème à ce propos. Ils sont plus primitifs que les Clupeocephala, les Crossognathiformes ou les Tselfatiiformes mais ils montrent déjà l'ouverture postérieure du canal mandibulaire sur la face externe de la mandibule (Nelson 1973a, figs 2C, E, G, J, L, 3A, C, E, G). C'est d'ailleurs la raison majeure qui pousse Arratia (1997) à faire des Osteoglossomorpha un clade apomorphe par rapport aux Elopomorpha. Je pense que l'apparition de ce caractère s'est faite de façon indépendante chez les Osteoglossomorpha et chez les Clupeocephala. Le cas des Hiodontidae, les plus pri-

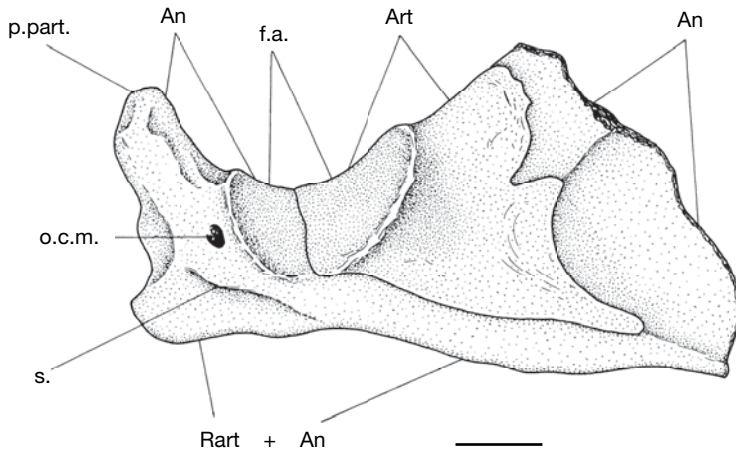


FIG. 8. — *Bananogmius evolutus* (Cope, 1877). Partie postérieure de l'hémi-mandibule gauche en vue interne (holotype AMNH 2101), montrant l'angulaire et le rétroarticulaire soudés, le sillon qui marque la ligne de cette soudure, l'articulaire autogène et la fossette articulaire pour le carré formé par l'angulaire et l'articulaire. Abréviations : **An**, angulaire (= angulo-splénial) ; **Art**, articulaire ; **f.a.**, fossette articulaire de la mandibule pour le carré ; **o.c.m.**, orifice postérieur du canal sensoriel mandibulaire ; **p.part.**, processus postartculaire de l'angulaire ; **Rart**, rétroarticulaire ; **s.**, sillon marquant la limite des angulaire et rétroarticulaire fusionnés. Echelle : 1 cm.

mitifs des Osteoglossomorpha actuels, éclaire ce problème. Chez ces poissons, l'ouverture postérieure du canal mandibulaire se situe à l'extrémité postérieure de la mandibule, pratiquement à la limite des deux faces de celle-ci (Nelson 1973, fig. 3C ; Taverner 1977b, fig. 2 ; Arratia 1997, fig. 86B) et il n'est pas rare de trouver des exemplaires où une seconde ouverture postérieure existe sur la face interne de l'angulaire, cette fois, juste en arrière du rétroarticulaire (Taverner 1977b : 40, fig. 15). Il est très vraisemblable que l'ouverture interne corresponde à l'ouverture primitive et que l'ouverture externe soit de néoformation.

4. Le supratemporal (= extrascapulaire) subit différents types de réduction (Taverner 1989 : 97-98). Les seuls Clupeocephala qui conservent un supratemporal complet sont les Crossognathi-formes, l'ordre le plus archaïque de ce clade et entièrement fossile (Taverner 1989).

Chez les Tselfatiiformes, le supratemporal est réduit, situé derrière le ptérotique et l'épiotique et il ne rejoint pas son homologue sur la ligne médiane du crâne (Fig. 10 ; Taverner 1983, fig. 2, 1999, fig. 2, sous presse a, fig. 3).

5. Lorsqu'ils sont présents, les dermopharyngobranchiaux dentés sont soudés aux trois premiers

pharyngobranchiaux (= infrapharyngobranchiaux) et le dermocératobranchial du cinquième arc au cinquième cératobranchial.

Chez les Crossognathiiformes, les deuxième et troisième pharyngobranchiaux ne sont connus que chez un seul individu et ils ne sont pas dentés (Forey 1977 : 156), soit que les dermopharyngobranchiaux correspondants manquent, soit qu'ils soient perdus. Des plaques dentées sont associées aux cinquièmes cératobranchiaux mais n'y sont pas soudées (Forey 1977 : 136, 155, fig. 18).

Chez les Tselfatiiformes, des dermopharyngobranchiaux dentés sont soudés aux deuxième et troisième pharyngobranchiaux, tandis que le cinquième cératobranchial ne porte pas de dents (Fig. 9). Le premier pharyngobranchial paraît avoir été édenté. Loomis (1900, pl. XXI, fig. 3) figure, en effet, un neurocrâne de *Thryptodus* en vue ventrale où le premier suprapharyngobranchial et le premier infrapharyngobranchial demeurent attachés à l'arrière du parasphénoïde et ces os ne portent pas de dents.

6. L'arc neural ural I est absent, réduit ou soudé aux uroneuraux ou à l'arc neural préural I.

L'arc neural ural I a complètement disparu chez les Tselfatiiformes (Fig. 2 ; Nelson 1973b, figs 6C,

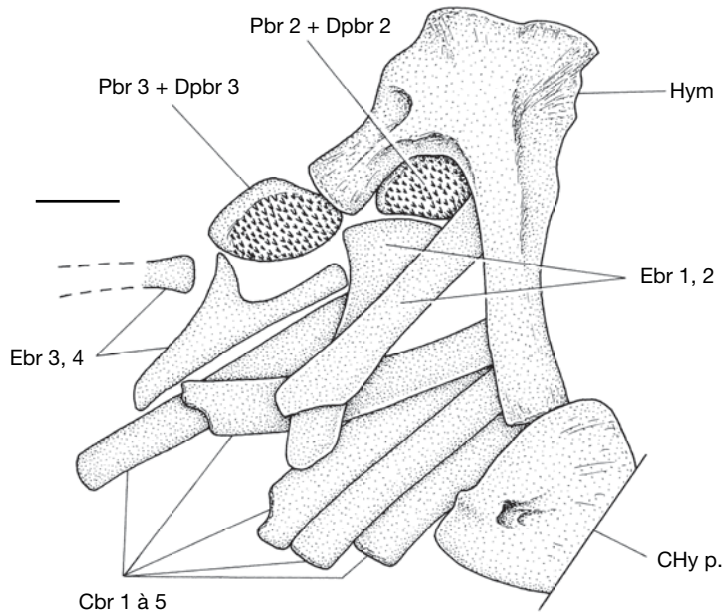


FIG. 9. — *Bananogmius evolutus* (Cope, 1877). Partie du squelette branchial (exemplaire BMNH P. 10159) qui montre les deuxième et troisième pharyngobranchiaux auxquels sont soudés les éléments dermiques dentés correspondants ainsi que le troisième épibranchial et le cinquième cératobranchial dépourvus de dents. Abréviations : **Cbr 1 à 5**, cératobranchiaux 1 à 5 ; **CHy p.**, cératohyal postérieur ; **Ebr 1, 2, 3, 4**, épibranchiaux 1, 2, 3, 4 ; **Hym**, hyomandibulaire ; **Pbr 2, 3 + Dpbr 2, 3**, deuxième et troisième pharyngobranchiaux et dermopharyngobranchiaux soudés deux à deux. Échelle : 2 cm.

8B, C ; Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5, 1999, fig. 5).

7. Le premier uroneural présente l'une ou l'autre forme de stégurie (Taverne 1989 : 97, note infra-paginale 16).

Les Tselfatiiformes ont perdu les uroneuraux (Fig. 2 ; Nelson 1973b, fig. 8B, C ; Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5, sous presse b, fig. 5 ; Bardack & Teller-Marshall 1980, figs 1, 3, 6). Toutefois, Chanet (1997, fig. 4) a signalé dans l'Albien inférieur du sud-est de la France un complexe urophore assez particulier qu'il attribue à un pléthodidé car les arcs neuraux et hémaux y sont autogènes, ce qui est un caractère de Tselfatiiformes. Les premiers hypuraux sont fusionnés en une plaque soudée à un minuscule centre terminal ural I et II. On n'observe pas de cinquième ni de sixième hypuraux autogènes mais cette perte pourrait être due à un artefact de fossilisation. La vertèbre préurale I est normalement développée et un arc hémal ainsi qu'un parhypu-

ral lui sont associés. Il y a un seul uroneural élargi en un vaste stégural qui ne dépasse pas vers l'avant le niveau de la vertèbre préurale I. Ce stégural cache les éventuels arcs neuraux et neurépine qui existaient peut-être au niveau de cette vertèbre. On n'observe pas d'épural. Ce squelette caudal diffère donc de celui des Tselfatiiformes mais pourrait appartenir à une forme plus primitive quoique située dans la lignée évolutive de l'ordre. Dans ce cas, les Tselfatiiformes seraient bien passés par un stade de stégurie avant que leurs uroneuraux disparaissent.

La stégurie existe déjà chez les Crossognathiformes. Elle se limite à un léger élargissement de la partie ventrale du premier uroneural chez les Crossognathidae (Patterson & Rosen 1977, fig. 21 ; Taverne 1989, fig. 6). Elle devient un très fort élargissement de la base de ce premier uroneural chez les Notelopidae (Taverne 1976, fig. 1 ; Forey 1977, fig. 10 ; Maisey 1991c, fig. p. 267) et chez les Pachyrhizodontidae qui peuvent également acquérir des expansions ventrales

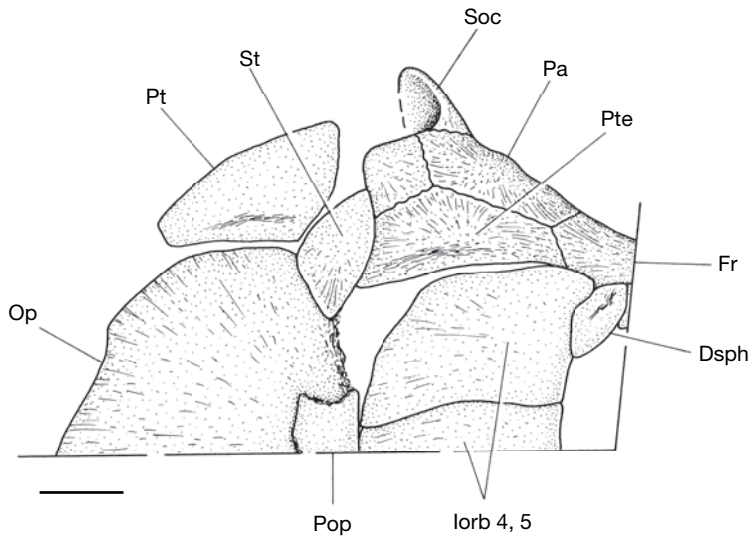


FIG. 10. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877). La partie dorso-postérieure du crâne en vue latérale droite (holotype AMNH 2403) montrant le supratemporal réduit. Abréviations : **Dsph**, dermosphénétique ; **Fr**, frontal ; **lorb 4, 5**, infraorbitaires 4, 5 ; **Op**, operculaire ; **Pa**, pariétal ; **Pop**, préoperculaire ; **Pt**, post-temporal ; **Pte**, ptérotique ; **Soc**, supraoccipital ; **St**, supratemporal (= extrascapulaire). Echelle : 2 cm.

sur cet uroneural (Forey 1977, figs 24A, B, 36 ; Taverne 1987, figs 4, 5, 1994, fig. 6, 1996, fig. 5 ; Maisey 1991b, fig. p. 255).

Remarquons encore que cette stégurie n'est pas rigoureusement limitée aux Clupeocephala. Arratia (1997 : 137, 138) a rappelé qu'une légère stégurie s'observe parfois chez des téléostéens archaïques non clupéocéphales du Jurassique et même exceptionnellement chez les Elopidae. À l'inverse, certains Clupeocephala primitifs fossiles paraissent dépourvus de stégurie dans le super-ordre des Clupeomorpha (Maisey 1993, fig. 6C, D ; Taverne 1997, figs 4, 6) et dans l'ordre des Gonorhynchiformes (Taverne 1974, fig. 3, 1981, fig. 8 ; Poyato-Ariza 1996, figs 16-18), ce qui est probablement dû à une réversion.

8. Le squelette caudal comporte six hypuraux au maximum.

Ce caractère paraît homoplasique au sein des Clupeocephala puisqu'il se réalise au moins deux fois de façon indépendante dans ce clade, une première fois chez les Crossognathiformes où les Crossognathidae comptent encore neuf hypuraux (Patterson & Rosen 1977, fig. 21 ; Taverne

1989, fig. 6) tandis que les Notelopidae et les Pachyrhizodontidae n'en comportent jamais plus de six (Forey 1977, figs 10, 24, 36 ; Taverne 1987, figs 4, 5, 1994, fig. 6, 1996, fig. 5 ; Maisey 1991b, fig. p. 255, 1991c, fig. p. 267) et une seconde fois chez les autres Clupeocephala. Ce caractère pourrait même s'être manifesté une troisième fois chez les autres Clupeocephala si les Orthogonikleithridae à sept hypuraux du Jurassique supérieur de l'Europe sont bien des Salmoniformes comme le pense Arratia (1997 : 60). Les Tselfatiiformes possèdent cinq ou six hypuraux selon les cas dont les quatre premiers sont fusionnés en une vaste plaque hypurale (Fig. 2 ; Taverne 1975, fig. 3, 1983, fig. 5, sous presse b, fig. 5 ; Bardack & Teller-Marshall 1980, figs 1, 3, 6).

La phylogénie des Clupeocephala s'établit donc comme le montre le cladogramme de la Figure 11. Les Crossognathiformes partagent avec les autres Clupeocephala les synapomorphies (1), (6) et (7). Les Tselfatiiformes, les Otocephala (Clupeomorpha + Ostariophysii) et les Euteleostei sont davantage évolués et présentent aussi les synapomorphies (4), (5) et (8). Les Otocephala et les

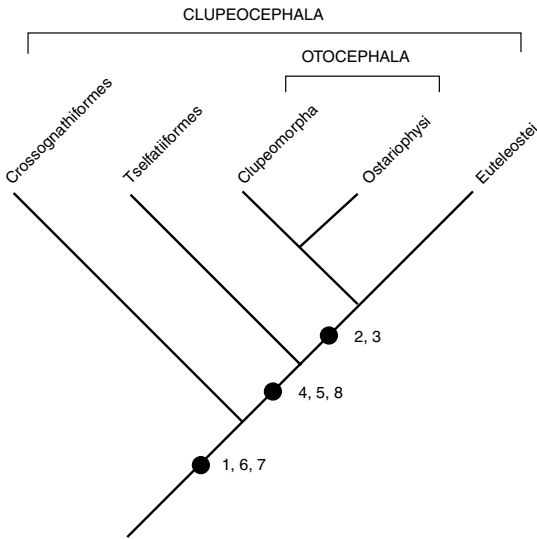


FIG. 11. — Cladogramme situant les Tselfatiiformes au sein des Clupeocephala. Les chiffres font référence aux caractères discutés dans le texte.

Euteleostei se distinguent des Clupeocephala primitifs par l'apparition des synapomorphies (2) et (3).

## CONCLUSION

*Tselfatia formosa* est un représentant évolué des Tselfatiiformes. Cet ordre appartient à la cohorte des Clupeocephala. Au sein de celle-ci, il est apomorphe par rapport aux Crossognathiformes et forme la lignée sœur plésiomorphe d'un clade qui réunit les Otocephala (Clupeomorpha + Ostariophysii) et les Euteleostei.

## Remerciements

Je remercie très vivement le Dr Sylvie Wenz, le Dr Daniel Goujet et M. Jean-Philippe Barrieu du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, feu le Dr Lorenzo Sorbini, ancien directeur du Museo Civico di Storia Naturale de Vérone, le Dr Peter Forey et feu le Dr Colin Patterson du Natural History Museum de Londres, le Dr John Maisey et Mlle Ivy Rutzky de l'American Museum of Natural History de New York ainsi que le Dr John Chorn, le Prof. Dr Larry Martin et le Dr Desui

Miao de la University of Kansas de Lawrence pour l'accueil chaleureux que j'ai reçu dans leurs laboratoires respectifs, pour l'accès qui m'a été donné aux collections de ces musées et la permission reçue d'étudier le matériel concerné.

Ma vive gratitude va également au Dr Gloria Arratia de la Humboldt-Universität de Berlin et au Dr Paulo Brito de l'Université d'État de Rio de Janeiro qui ont bien voulu lire et commenter le présent travail.

## RÉFÉRENCES

- Applegate S. P. 1970. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII. The fishes. *Fieldiana, Geology Memoirs* 3 (8) : 385-433.
- Arambourg C. 1943. — Note préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux. I. Les poissons du Djebel Tselfat (Maroc). *Bulletin de la Société géologique de France*, série 5, 13 : 281-288.
- 1954. — Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Protectorat de la République Française au Maroc, Direction de la Production Industrielle et des Mines, Division des Mines et de la Géologie, Service Géologique, Notes et Mémoires* 118, 188 p.
- Arratia G. 1997. — Basal teleosts and teleostean phylogeny. *PalaeoIchthyologica* 7 : 5-168.
- Bardack D. 1965. — New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. *The University of Kansas, Paleontological Contributions* 1 : 1-9.
- 1968. — Fossil vertebrates from the marine Cretaceous of Manitoba. *Canadian Journal of Earth Sciences* 5 : 145-153.
- Bardack D. & Teller-Marshall S. 1980. — *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists* 1980 : 1075-1083.
- Chanet B. 1997. — Plethodid remains (Osteichthyes : Teleostei *incertae sedis*) from the basal Albian of the Vocontian basin (S. E. France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatsheften* 1997 (11) : 696-702.
- Cope E. D. 1877. — Report on the geology of the region of the Judith River, Montana, and on vertebrate fossils obtained on or near the Missouri River. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 3 : 565-597.
- 1878. — Descriptions of fishes from the Cretaceous and Tertiary deposits West of the Mississippi River. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 4 : 67-77.
- Dixon F. 1850. — *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. Longman, Brown, Green & Longmans (eds), London, XVI + 422 p.



- Forey P. 1973. — Relationships of Elopomorpha, in Greenwood P. H., Miles R. S. & Patterson C. (eds), *Interrelationships of Fishes*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 53 (Suppl. 1) : 351-368.
- Forey P. 1977. — The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces : Teleostei). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology* 28 (2) : 125-204.
- Forey P., Littlewood D. T. J., Ritchie P. & Meyer A. 1996. — Interrelationships of Elopomorph Fishes: 175-191, in Stiassny M. L. J., Parenti L. R. & Johnson G. D. (eds), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego.
- Greenwood P. H. 1968. — The osteology and relationships of the Denticipitidae, a family of clupeomorph fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Zoology* 16 (6) : 213-273.
- Hay O. P. 1903. — On certain genera and species of North American Cretaceous actinopteroous fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 19 (1) : 1-95.
- Johnson G. D. 1992. — Monophyly of the Euteleostean Clades – Neoteleostei, Eurypterygii, and Ctenosquamata. *Copeia* 1992 (1) : 8-25.
- Jordan D. S. 1924. — A Collection of Fossil Fishes in the University of Kansas, from the Niobrara Formation of the Cretaceous. *The Kansas University, Science Bulletin* 15 (2) : 219-234.
- Lauder G. V. & Liem K. F. 1983. — The Evolution and Interrelationships of the Actinopterygian Fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 150 (3) : 95-197.
- Le Danois E. & Le Danois Y. 1963. — L'ordre des Scombres. *Mémoires de l'Institut fondamental d'Afrique Noire* 68 : 153-192.
- Li G.-Q. & Wilson M. V. H. 1996. — Phylogeny of Osteoglossomorpha : 163-174, in Stiassny M. L. J., Parenti L. R. & Johnson G. D. (eds), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego.
- Li G.-Q., Wilson M. V. H. & Grande L. 1997. — Review of *Eohiodon* (Teleostei, Osteoglossomorpha) from western North America, with a phylogenetic reassessment of Hiodontidae. *Journal of Paleontology* 71 (6) : 1109-1124.
- Loomis F. B. 1900. — Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica* 46 : 213-286.
- Maisey J. G. 1991a. — *Cladocycclus* Agassiz, 1841 : 190-207, in Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*, t. f. h. Publications, Neptune City.
- 1991b. — *Rhacolepis* Agassiz, 1841 : 248-257, in Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*, t. f. h. Publications, Neptune City.
- 1991c. — *Notelops* Woodward, 1901 : 258-271, in Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*, t. h. f. Publications, Neptune City.
- 1993. — A New Clupeomorph Fish from the Santana Formation (Albian) of NE Brazil. *American Museum Novitates* 3076 : 1-15.
- Nelson G. J. 1973a. — Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes, in Greenwood P. H., Miles R. S. & Patterson C. (eds), *Interrelationships of Fishes*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 53 (suppl. 1) : 333-349.
- 1973b. — Notes on the Structure and Relationships of certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *American Museum Novitates* 2524 : 1-31.
- Nelson J. 1994. — *Fishes of the World*. John Wiley & Sons Inc., New York, 600 p.
- Patterson C. 1964. — A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences* 739 (247) : 213-234.
- 1967. — A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatioidei. *Arkiv för Zoologi*, ser. 2, 19 (8) : 215-234.
- 1977. — The contribution of paleontology to teleostean phylogeny : 579-643, in Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. M. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Publications Corporation, New York.
- 1993. — Osteichthyes : Teleostei : 621-656, in Benton M. J. (ed.), *The Fossil Record* 2. Chapman & Hall, London.
- Patterson C. & Rosen D. E. 1977. — Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158 (2) : 81-172.
- Poyato-Ariza F. J. 1996. — A revision of the ostariophysan fish family Chanidae, with special reference to the Mesozoic forms. *Palaeoichthyologica* 6 : 1-52.
- Ridewood W. G. 1904. — On the Cranial Osteology of the Fishes of the Families Mormyridae, Notopteridae and Hiodontidae. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 29 (190) : 188-217.
- Sorbini L. 1976. — L'Ittiofauna Cretacea di Cinto-Euganeo (Padova-Nord Italia). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale*, Verona 3 : 469-567.
- Stewart A. 1900. — Teleosts of the Upper Cretaceous : 257-403, in Williston S. W. (ed.), *The University Geological Survey of Kansas, VI, Paleontology, II, Carboniferous and Cretaceous*. Morgan W. Y. State Printer, Topeka.
- Taverne L. 1972. — Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorbinus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriiformes. *Annales du Musée royal de l'Afrique centrale, Sciences zoologiques* 200 : 1-194.

- 1974. — *Parachanos* Arambourg et Schneegans (Pisces Gonorrhynchiformes) du Crétacé inférieur du Gabon et de Guinée équatoriale et l'origine des Téléostéens *Ostariophysis*. *Revue de Zoologie africaine* 88 (3) : 683-688.
- 1975. — À propos de *Tselfatia* Arambourg, C., 1943 (Cénomanien du Maroc), de *Protobrama* Woodward, A. S., 1942 (Cénomanien du Liban) et du rapport éventuel des Tselfatioïdes fossiles (Crétacé) et des Téléostéens du super-ordre des Ostéoglossomorphes. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* : 105 (1-2) : 53-72.
- 1976. — À propos du poisson fossile *Notelops brama* (Agassiz L., 1841) du Crétacé inférieur du Brésil et de sa position systématique au sein des téléostéens primitifs. *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 44 : 304-310.
- 1977a. — Ostéologie et position systématique du genre *Thrissops* Agassiz, 1833 (*sensu stricto*) (Jurassique supérieur de l'Europe occidentale) au sein des téléostéens primitifs. *Geobios* 10 (1) : 5-33.
- 1977b. — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycoptera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Académie royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, série 2, 42 (3) : 1-235.
- 1979. — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Troisième partie. Évolution des structures ostéologiques et conclusions générales relatives à la phylogénèse et à la systématique du super-ordre. Addendum. *Académie royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, série 2, 43 (3) : 1-168.
- 1981. — Ostéologie et position systématique d'*Aethalionopsis robustus* (Pisces, Teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considérations sur les affinités des Gonorrhynchiformes. *Académie royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences*, série 5, 67 (12) : 958-982.
- 1983. — Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafrique. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 113 (2) : 165-181.
- 1986. — Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafrique. Considérations sur la phylogénèse des Ichthyodectiformes, poissons téléostéens du Jurassique et du Crétacé. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 116 (1) : 33-54.
- 1987. — On the cranial and caudal osteology of the Cretaceous marine teleost *Pachyrhizodus* (Pachyrhizodontidae, Crossognathiformes). *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 55 (1) : 136-145.
- 1989. — *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paléozoogéographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Palaeontographica*, A, 207 : 79-105.
- 1994. — Ostéologie et affinités du téléostéen crétacique *Elopopsis microdon* (Pisces, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae). *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 61 : 172-192.
- 1996. — Révision de *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1954) nov. gen. (Teleostei, Pachyrhizodontoidei) du Crétacé supérieur marin du Maroc. *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 63 : 133-151.
- 1997. — Les clupéomorphes (Pisces, Teleostei) du Cénomanien (Crétacé) de Kipala (Kwango, Zaïre) : ostéologie et phylogénèse. *Belgian Journal of Zoology* 127 (1) : 75-97.
- 1998. — Les ostéoglossomorphes marins de l'Eocène du Monte Bolca (Italie) : *Monopteros* Volta, 1796, *Thrissopterus* Heckel, 1856 et *Foreyichthys* Taverne, 1979. Considérations sur la phylogénèse des téléostéens ostéoglossomorphes. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca*. VII : 67-158.
- 1999. — Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (États-Unis). *Belgian Journal of Zoology* 129 (2) : 421-438.
- sous presse a. — Ostéologie et relations phylogénétiques du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biologisch Jaarboek Dodonaea*.
- Weiler W. 1935. — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, Neue Folge 32 : 1-57.
- Woodward A. S. 1899. — On the Cretaceous Fish *Plethodus*. *The Annals and Magazine of Natural History*, serie 7, 3 (17, 50) : 353-361.
- 1901. — *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*. Part IV. Trustees of the British Museum (Natural History), London, xxxviii + 636 p.
- 1902-1912. — The fossil fishes of the English Chalk. *Palaeontographical Society*, London : 1-264.
- Zittel K. A. von 1932. — *Texte-Book of Paleontology*. Vol. II. *Vertebrates. Fishes to Birds*. Macmillan & Co (ed.), London, xvii + 464 p.

Soumis pour publication le 17 octobre 1997 ;  
 accepté le 7 janvier 1999.