

Ostéologie de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin des États-Unis. Remarques sur la systématique du genre *Pentanogmius* Taverne, 2000

Louis TAVERNE

Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences,
Département de Biologie animale et cellulaire, Unité de Morphologie fonctionnelle (C. P. 160/11),
50, avenue F. D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique)
Louis.Taverne@iph.fgov.be

Taverne L. 2004. — Ostéologie de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin des États-Unis. Remarques sur la systématique du genre *Pentanogmius* Taverne, 2000. *Geodiversitas* 26 (1) : 89-113.

RÉSUMÉ

L'étude de l'ostéologie de « *Bananogmius* » *evolutus* (Cope, 1877) a permis de déterminer que cette espèce ne possède pas les deux autapomorphies typiques du genre *Bananogmius* Whitley, 1940, qui sont le processus postero-ventral pointu de l'antorbitaire et l'ectoptérygoïde édenté, et qu'elle ne doit donc pas y être rattachée. Elle en diffère aussi par divers autres caractères : le neurocrâne peu élevé, le mésethmoïde allongé et pointu, l'ethmoïde latéral réduit, l'orbitosphénoïde de petite taille, le septum interorbitaire incomplet, le cinquième infraorbitaire réduit, le prémaxillaire beaucoup plus long que large, le préoperculaire à branche ventrale courte, la ceinture et les nageoires pelviennes réduites, le complexe hémaxanal de type 3, les processus latéraux très développés sur les ptérygophores dorsaux postérieurs, le nombre élevé de vertèbres, la perte de l'arc hémal préural 1, la perte du sixième hypural et la présence d'écussons dermiques sur le dos. Par son dermobasihyal en forme de pentagone, « *B.* » *evolutus* se rattache clairement au genre *Pentanogmius* Taverne, 2000, taxon jusqu'ici très imparfaitement connu mais dont la seule autapomorphie est précisément d'avoir le dermobasihyal de forme pentagonale. Au sein des Tselfatiiformes, *Pentanogmius* est un genre dérivé.

MOTS CLÉS

Teleostei,
Tselfatiiformes,
Pentanogmius evolutus n. comb.,
Crétacé supérieur marin,
États-Unis,
ostéologie,
relations phylogénétiques.

ABSTRACT

Osteology of Pentanogmius evolutus (Cope, 1877) n. comb. (Teleostei, Tselfatiiformes) from the marine Upper Cretaceous of the United States. Remarks on the systematics of the genus Pentanogmius Taverne, 2000.

The study of the osteology of "*Bananogmius*" *evolutus* (Cope, 1877) has showed that this species does not share the two typical autapomorphies of the genus *Bananogmius* Whitley, 1940 (i.e. the long sharp ventro-posterior process of the antorbital and the toothless ectopterygoid), and so it can not be referred to it. It appears also different from this genus by numerous other characters : the low neurocranium, the long and sharp mesethmoid, the reduced lateral ethmoid, the small orbitosphenoid, the incomplete inter-orbital septum, the reduced fifth infraorbital, the premaxilla much longer than broad, the preoperculum with a short ventral branch, the reduced pelvic girdle and fins, the hemaxanal complex of type 3, the large lateral processes on the posterior dorsal radials, the numerous vertebrae, the loss of the preural 1 hemal arch, the loss of the sixth hypural and the presence of dermal scutes on the back. By its dermobasihyal pentagon-shaped, "*B.*" *evolutus* clearly belongs to the genus *Pentanogmius* Taverne, 2000, a taxon still very imperfectly known but of which the only autapomorphy is precisely to have a pentagonal toothed dermobasihyal. Within the Tselfatiiformes, *Pentanogmius* is a derived genus.

KEY WORDS

Teleostei,
Tselfatiiformes,
Pentanogmius evolutus n. comb.,
marine Upper Cretaceous,
United States,
osteology,
phylogenetic relationships.

INTRODUCTION

Bananogmius Whitley, 1940 (qui a remplacé *Anogmius* Cope, 1877 [non Cope, 1871] pré-occupé) est le genre le plus fréquemment cité parmi les Tselfatiiformes (= *Bananogmiiformes*), un ordre de téléostéens marins du Crétacé représentant l'une des lignées les plus primitives de la cohorte des Clupeocephala (Taverne 2000a : fig. 11 ; Cavin 2001 : fig. 16). Ce genre, mal défini jusqu'ici, a fait l'objet d'une récente révision (Taverne 2001b) qui n'y reconnaît que quatre espèces valides. Trois d'entre elles proviennent du Crétacé supérieur du Kansas : *Bananogmius aratus* (Cope, 1877), l'espèce type, *B. favirostris* (Cope, 1877) et *B. ellisensis* Fielitz & Shimada, 1999, tandis que la quatrième est du Crétacé supérieur de l'Angleterre : *B. ornatus* (Woodward, 1923). Par contre, Taverne (2000c) rapporte l'espèce « *Bananogmius* » *crieleyi* Applegate, 1970 du Crétacé supérieur de l'Alabama au genre *Pentanogmius* Taverne, 2000. Taverne (2001b) exclut également du genre *Bananogmius* l'espèce « *Bananogmius* » *evolutus*

(Cope, 1877) (= « *Bananogmius* » *polymicrodus* (Stewart, 1898)) du Crétacé supérieur du Kansas et du Dakota du Sud mais sans préciser davantage les raisons de cet écartement. Taverne (2001c, 2003) a aussi montré que les genres *Thryptodus* Loomis, 1900, *Pseudothryptodus* Loomis, 1900 et *Syntegmodus* Loomis, 1900, tous trois provenant du Crétacé supérieur du Kansas, n'étaient pas synonymes de *Bananogmius* et représentaient des taxons génériques valides contrairement à l'avis de divers auteurs qui ont traité de ces poissons (Stewart 1900 : 391 ; Hay 1903 : 29 ; Applegate 1970 : 414).

Le présent article a pour but de compléter mon travail sur *Bananogmius* (Taverne 2001b). Il porte sur l'étude ostéologique de « *B.* » *evolutus* afin de vérifier son appartenance à l'ordre des Tselfatiiformes, de prouver que cette espèce n'appartient pas au genre *Bananogmius* et d'essayer de définir sa position systématique au sein de celui-ci. Cela conduira à établir (voir Discussion) que « *B.* » *evolutus* doit être rangé, tout comme « *B.* » *crieleyi*, dans le genre *Pentanogmius*. Cela permettra également une meilleure définition de ce

genre demeuré jusqu'ici très imparfaitement connu.

Cet article entre également dans la série des publications que Taverne consacre à la révision générale des Tselfatiiformes (Taverne 1975, 1983, 1999, 2000a-d, 2001a-c, 2002a, b, 2003). Le taxon spécifique *Anogmius evolutus* (devenu depuis « *Bananogmius* » *evolutus* et rangé ici dans le genre *Pentanogmius*) a été décrit par Cope (1877) sur base d'une hémi-mandibule gauche découverte dans les terrains de la Niobrara Formation du Kansas. Cette pièce holotype, aujourd'hui brisée en trois parties, fut plus tard redécrite et représentée par Hay (1903 : fig. 37), Nelson (1973 : fig. 2D) et Taverne (2000a : fig. 8). L'extrémité symphysaire de cette hémi-mandibule est abîmée et quelques petits éclats d'os y manquent, ce qui en modifie quelque peu le profil. De plus, l'aile osseuse horizontale, qui, chez cette espèce, surplombe vers l'extérieur le bord supérieur du dentaire et supporte une partie de la large plage denticulée mandibulaire, est ici rabattue contre la face externe de ce dentaire suite à un écrasement subi durant la fossilisation. Ces artefacts d'origine taphonomique ont été interprétés erronément par Hay (1903 : 46) comme des caractères propres à l'espèce.

Une vingtaine d'années après la publication de Cope (1877), Stewart (1898 : 195, 196) décrit sous les noms de *Beryx polymicrodus* Stewart, 1898 et de *Beryx multidentatus* Stewart, 1898 de nouveaux restes de téléostéens provenant également du Crétacé supérieur du Kansas. Cet auteur s'aperçut peu après (Stewart 1899, 1900) que cette identification était fautive, que son matériel ne se rapportait nullement aux Berycidae Gill, 1862 mais bien au genre *Anogmius* et il en fit donc l'espèce *A. polymicrodus*. Cependant, l'auteur ne donna qu'une description très superficielle des beaux crânes dont il disposait (Stewart 1899 : pl. XXXI, 1900 : pl. LXIV).

À la même époque, Loomis (1900 : 254-257, pl. XXVI, figs 1-6) décrit, mais encore une fois de façon peu détaillée, d'autres restes crâniens mis au jour dans le Crétacé supérieur du Kansas et qu'il attribuait à *A. polymicrodus* et à *A. evolutus*.

Il plaçait de plus le genre *Anogmius* en synonymie d'*Osmeroides* Agassiz, 1837. Malheureusement, cet intéressant matériel, conservé jadis au musée de Munich, a été détruit durant la Seconde Guerre mondiale (P. Wellnhofer *in litt.* 15.II.1974). L'examen des figures de Loomis (1900) montre néanmoins clairement que les pièces concernées n'appartiennent pas au genre crétacé *Osmeroides*, bien connu depuis l'étude de Forey (1973), mais se rapportent manifestement à l'espèce « *Bananogmius* » *evolutus*.

Malgré les travaux de Stewart (1898, 1899, 1900), Loomis (1900) et Hay (1903), l'ostéologie de « *B.* » *evolutus* reste encore aujourd'hui très mal connue. Cela explique sans doute le fait que jamais personne jusqu'ici n'ait contesté l'appartenance de cette espèce au genre *Bananogmius*, d'autant plus que les données comparatives faisaient presque totalement défaut.

Schultze *et al.* (1982 : 33) ont mis « *B.* » *polymicrodus* en synonymie de « *B.* » *evolutus* qui a la priorité. Mes propres observations confirment complètement cette manière de voir. La mandibule de « *B.* » *polymicrodus* est, en effet, rigoureusement semblable à celle de « *B.* » *evolutus* si ce ne sont les quelques petites altérations dues sur cette dernière à la fossilisation et déjà évoquées ci-dessus.

« *B.* » *evolutus* est l'un des plus grands Tselfatiiformes connus. Le spécimen NHM P. 10610 mesure 172 cm de longueur standard et 198 cm de longueur totale, tandis que le spécimen NHM P. 9202 mesure 118,5 cm du museau au début de la région caudale et devait donc mesurer lui aussi environ 2 m de longueur totale. Seul le gigantesque *Paranogmius* du Cénomaniens de l'Égypte le dépasse en taille avec ses 3 m de long (Taverne 2003). « *B.* » *evolutus* est également et de beaucoup le plus abondant des Tselfatiiformes nord-américains, si l'on en juge par le grand nombre de pièces qui se rapportent à ce poisson dans les collections des musées, comparée à la pauvreté de la représentation des autres espèces de l'ordre dans ces mêmes collections. L'abondance du matériel est telle qu'on peut aujourd'hui reconstituer le squelette de cette espèce de façon parfaite, ce qui en fait le représentant de

l'ordre des Tselfatiiformes de loin le mieux connu au point de vue de l'ostéologie.

Rappelons que les Tselfatiiformes sont de grands téléostéens, comptant une vingtaine de genres, qui ont vécu dans la Mésogée eurafricaine et ses dépendances, dans la mer intérieure nord-américaine et dans le Paléotlantique pendant le Crétacé, de l'Albien au Campanien (Patterson 1993 : 627). Selon les auteurs, ils comportent une seule famille, les Plethodidae Loomis, 1900 (Patterson 1993 : 627), ou, au contraire deux familles, les Plethodidae et les Tselfatiidae Arambourg, 1943 (Nelson 1994 : 90). Leur morphologie rappelle celle des Coryphaenidae Lowe, 1839 et des Scombridae Rafinesque, 1815. Leur crâne est primitif, à toit souvent large et assez plat, presque toujours de type médio-pariétal. Il y a un septum interorbitaire osseux formé par l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et l'aile médio-dorsale du parasphénoïde. Les dents des mâchoires, du palais et de la région linguale sont minuscules, souvent pointues, parfois globuleuses et toujours disposées en plages. Les os dentés sont perforés de tubules qui, une fois les dents perdues suite à l'usure ou la fossilisation, leur confèrent un aspect ponctué typique. Les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose et non pas soudés aux centres vertébraux. Leurs nageoires dorsale et anale sont longues et hautes, la dorsale s'étirant même sur toute la longueur du dos. Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs. La ceinture pelvienne occupe une position abdominale et est fréquemment atrophiée. La nageoire caudale est grande, bilobée et composée de 19 rayons principaux. L'hypurostégie est forte. Le complexe urophore comporte une large plaque hypurale qui résulte de la fusion des quatre premiers hypuraux. Cette plaque est elle-même soudée à une petite vertèbre urale I et II. Le parhypural a disparu (Taverne 2000d : fig. 3) sauf chez *Eoplethodus* Taverne, 2000 de l'Albien de France (Taverne 2000d : fig. 1), un genre primitif qui représente probablement une famille particulière au sein de l'ordre. La vertèbre préurale 1 porte une fausse neurépine qui dérive de la fusion et de l'atrophie d'une paire de stéguraux (Taverne 2000d : figs 1, 3). Pour davantage d'in-

formations anatomiques concernant les Tselfatiiformes et la discussion de leur position systématique au sein des Clupeocephala, se référer à Taverne (2000a).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les exemplaires qui ont servi de base à la présente étude proviennent des collections paléontologiques de l'American Museum of Natural History, New York (AMNH), de l'Université du Kansas, Lawrence (KUVVP) et du Natural History Museum, Londres (NHM).

PENTANOGMIVS EVOLUTUS N. COMB.

AMNH 2101 (holotype) : une héli-mandibule gauche (Niobrara Formation du Kansas).

AMNH 2137 : quatre plaques portant divers fragments de crâne et de ceinture scapulaire (Niobrara Formation, Kansas).

AMNH 3073 : divers os crâniens (Niobrara Formation, Gove County, Kansas).

AMNH 3074 : fragments de crâne et vertèbres (Niobrara Formation, Logan County, Kansas).

AMNH 7358 : fragments de crâne (Niobrara Formation, Kansas).

AMNH 8319 : une grande tête complète (Niobrara Formation, Kansas).

AMNH 8610 : partie postérieure d'un grand neurocrâne (pas de localité).

AMNH 19289 : partie postérieure d'un grand crâne, des vertèbres, un squelette caudal (Pierre Shale Formation, à 32 km au sud-ouest d'Edgemont, Dakota du Sud).

AMNH 19559 : grand neurocrâne (Pierre Shale Formation, à 40 km au sud d'Edgemont, Dakota du Sud).

KUVVP 164 : fragments de crâne (pas de localité).

KUVVP 12083 : partie postérieure d'un toit crâniens, quelques os crâniens et quelques vertèbres (Niobrara Formation, Smoky Hill Chalk Member, Indian Creek, Gove County, Kansas).

KUVVP 27815 : côté gauche d'une grande tête et début du corps (70 cm de long) (Pierre Shale Formation, Sharon Springs Member, Wallace Ranch, Dakota du Sud).

KUVVP 68991 : fragments de mandibule et dermobasi-hyal (pas de localité).

KUVVP 69016 (ancien 736) : partie d'un grand crâne (Niobrara Formation, 6,5 km au nord-est de Castle Rock, Kansas).

KUVVP 69372 (ancien 741) : partie d'un grand crâne (Niobrara Formation, 9,65 km au nord-ouest de Wa Keeney, Kansas).

NHM P. 9202 : tête, région abdominale et début de la région caudale d'un grand spécimen en vue latérale droite (Niobrara Formation, Logan County, près d'Elkander, Kansas).

NHM P. 9645 : morceaux de crâne (Niobrara Formation, Kansas).

NHM P. 9646 : un squelette caudal (Niobrara Formation, Kansas).

NHM P. 10158 : fragments de dermocrâne (Niobrara Formation, Kansas).

NHM P. 10159 : fragments de crâne, de squelette hyoïde-branchial et de ceinture scapulaire (Niobrara Formation, Kansas).

NHM P. 10610 : grand spécimen presque complet en vue latérale droite (Niobrara Formation, Kansas).

NHM P. 11147 : fragments de mâchoire supérieure, de mandibule et quelques os circumorbitaires (Niobrara Formation, Kansas).

forme de grande taille ; toit crânien presque plat ; crâne médio-pariétal à grands pariétaux quadrangulaires ; prémaxillaires séparés l'un de l'autre et du mésethmoïde ; plage dentée du dentaire formant un plateau horizontal qui dépasse vers l'extérieur le bord de l'os (*) ; zone dentée du parasphénoïde étroite à modérément large et légèrement concave ; supra-maxillaire articulé dans une encoche du maxillaire et présentant un processus antérieur pointu longeant le maxillaire en avant de l'encoche ; préoperculaire à branche ventrale très courte ; plaque dentée linguale formée de deux pièces, le dermobasihyal et les dermobasibranchiaux fusionnés des trois premiers arcs ; dermobasihyal de forme pentagonale, avec le bord antérieur plus ou moins creusé et une pointe postérieure qui s'encastre dans le dermobasibranchial (*) ; complexe hémamaxal de type 3 ; hypural 6 perdu.

PENTANOGMIOUS CRIELEYI (APPLEGATE, 1970)

KUVP 12048 : morceau d'une très grande (22 cm de long) mandibule (pas de localité).

Le matériel a été étudié à l'aide d'un stéréomicroscope Wild M 5 et les dessins réalisés par l'auteur grâce à une chambre claire. L'observation de certains détails ostéologiques a été améliorée par l'aspersion d'eau ou d'éthanol.

SYSTÉMATIQUE

Ordre TSELFATIIFORMES Nelson, 1994

Famille PLETHODIDAE Loomis, 1900

Genre *Pentanogmius* Taverne, 2000

Plethodus Dixon, 1850 (*partim*) : 366.

Anogmius Cope, 1877 (*non* Cope, 1871) (*partim*) : 179.

Osmeroides Agassiz, 1837 (*sensu* Loomis, 1900 : 254 où ce genre est employé erronément).

Ananogmius White & Moy-Thomas, 1940 (*partim*) : 502.

Bananogmius Whitley, 1940 (*partim*) : 242.

Pentanogmius Taverne, 2000c : 113.

ESPÈCE TYPE. — *Plethodus pentagon* Woodward, 1899, par désignation dans Taverne 2000c : 114.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (les caractères suivis du signe * sont autapomorphiques pour le genre). — Tselfatii-

REMARQUE

Il est possible que certaines apomorphies de *P. evolutus* n. comb., telles l'aplatissement du neurocrâne, le mésethmoïde pointu à l'avant, la présence d'une fontanelle mésethmo-frontale, l'atrophie de l'ethmoïde latéral et du cinquième infraorbitaire, le septum interoculaire osseux incomplet suite au faible développement de l'orbitosphénoïde, le nombre réduit de rayons branchiostèges, le coracoïde réduit, le grand nombre de vertèbres et les écussons dermiques du dos, soient des caractères génériques de *Pentanogmius*. Mais les os concernés ne sont pas conservés chez les autres espèces du genre. On ne peut donc en être sûr.

Pentanogmius evolutus (Cope, 1877) n. comb.

Anogmius evolutus Cope, 1877 : 179. — Woodward 1901 : 72. — Hay 1903 : 46.

Beryx polymicrodus Stewart, 1898 : 195.

Beryx multidentatus Stewart, 1898 : 196.

Anogmius polymicrodus – Stewart 1899 : 117 ; 1900 : 342. — Woodward 1901 : 72.

Osmeroides polymicrodus – Loomis 1900 : 256 (l'auteur a erronément remplacé par « d » le « t » terminal de Stewart).

Osmeroides evolutus – Loomis 1900 : 257.

Bananogmius evolutus – Nelson 1973 : 18. — Schultz *et al.* 1982 : 33.

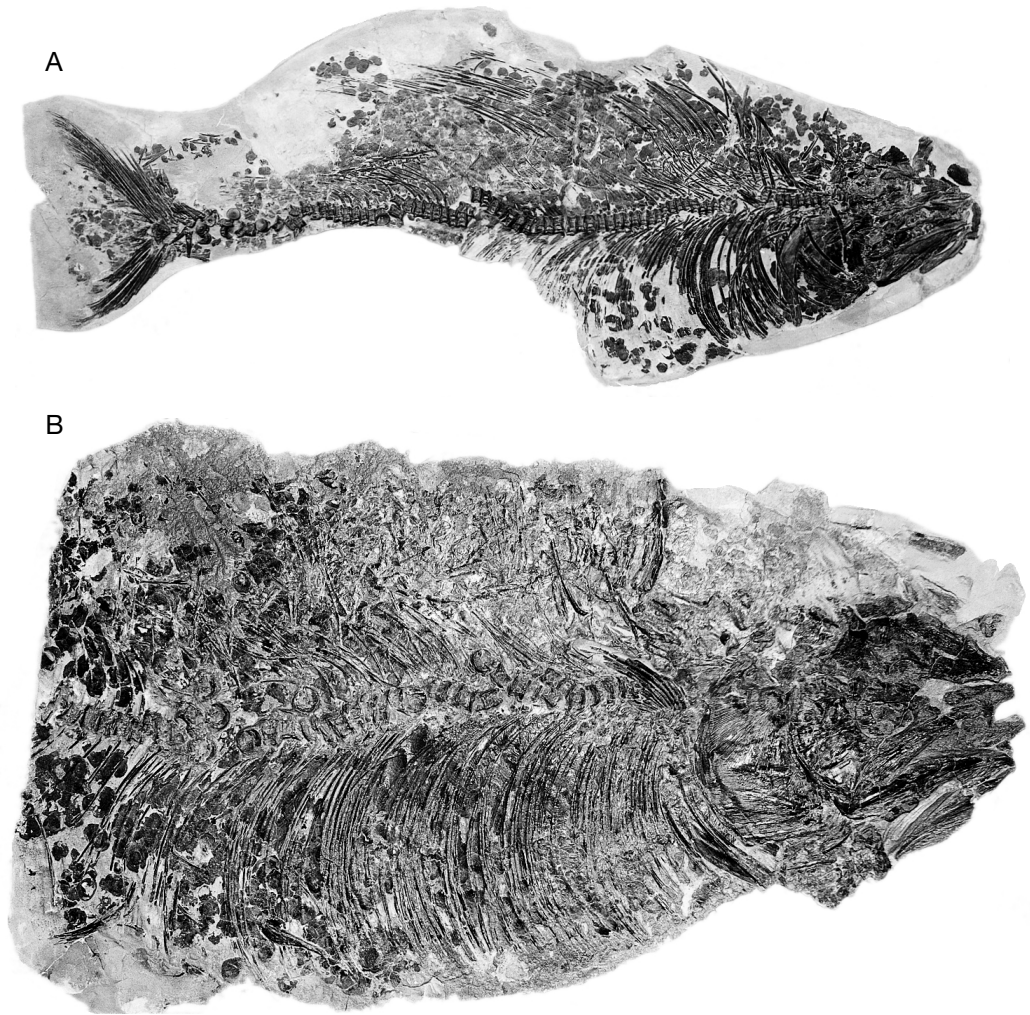


FIG. 1. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. ; **A**, exemplaire presque complet NHM P. 10610 de 198 cm de longueur totale ; **B**, exemplaire NHM P. 9202 comprenant la tête, la région abdominale et le début de la région caudale, ce spécimen incomplet est long de 118,5 cm et devait mesurer à peu près 2 m de longueur totale. Photos : Dr Peter Forey ; réalisation : M. Phil Crabb, photographe (Natural History Museum, Londres).

DIAGNOSE (les caractères suivis du signe * sont autapomorphiques pour l'espèce). — *Pentanogmius* au corps allongé et modérément élevé ; neurocrâne peu élevé ; méséthmoïde massif, long, large et pointu à son extrémité antérieure (*) ; petite fontanelle médiane entre le méséthmoïde et les frontaux (*) ; ethmoïde latéral réduit ; toit crânien large, de forme triangulaire et plus ou moins plat ; frontaux larges mais plus larges à l'arrière qu'à l'avant ; grands pariétaux quadrangulaires jointifs, encadrés latéralement par les ptérotiques ; dépression fronto-pariétale à peine ébauchée ; fosse temporale ouverte à l'arrière du crâne entre le

ptérotique, l'épiotique et l'intercalaire ; supratemporal petit ; antorbitaire, supraorbitaire et dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal ; troisième et quatrième infraorbitaires très vastes ; cinquième infraorbitaire réduit (*) ; orbitosphénoïde réduit (*) ; septum interorbitaire osseux incomplet du fait de l'absence d'articulation entre l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le parasphénoïde (*) ; basioccipital formant seul le condyle pour l'axe vertébral ; vomer long, large et denticulé ; parasphénoïde long, modérément large, denticulé sur toute sa surface et légèrement concave ; crête médio-dorsale du parasphénoïde peu

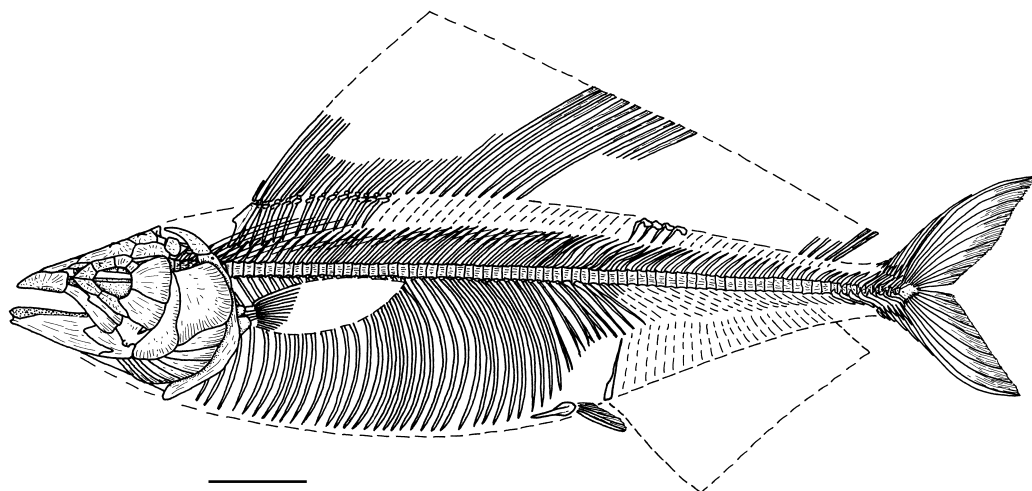


FIG. 2. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution d'après les exemplaires NHM P. 9202, NHM P. 10610 (auquel l'échelle se rapporte) et KUVV 27815. Échelle : 20 cm.

développée ; palatin petit et denticulé ; endoptérygoïde long, large et denticulé ; ectoptérygoïde long, étroit et denticulé ; carré bien développé et couvrant un large symplectique ; prémaxillaire allongé, plus long que haut, avec son bord oral garni d'une plage de denticules qui débordé largement sur la face interne de l'os et légèrement sur sa face externe ; maxillaire garni d'une plage de denticules ; un seul supramaxillaire articulé dans une encoche du bord dorsal du maxillaire et présentant une pointe antérieure qui dépasse vers l'avant le niveau de l'encoche du maxillaire ; mandibule allongée, modérément élevée, dépourvue de processus coronoïde différencié ; plage de denticules du dentaire portée par un large rebord osseux perpendiculaire au corps même de l'os ; angulaire et rétroarticulaire fusionnés ; articulaire autogène ; préoperculaire à branche dorsale longue et étroite et à branche ventrale courte et large ; operculaire et sous-operculaire bien développés ; sept à neuf rayons branchiostèges larges et contigus (*) ; ligaments ossifiés hyoïdeocleithraux présents ; plaque denticulée linguale composée de deux os articulés l'un à l'autre : un dermobasihyal et un dermobasibranchial des trois premiers arc ; dermobasihyal de forme pentagonale, plus étroit à l'avant qu'à l'arrière, à bord antérieur légèrement concave et dont la pointe postérieure forme un angle compris entre 90 et 110° (*) ; grand posttemporal de forme triangulaire ; hypercleithrum long et large, dépourvu d'expansion dorsale ; cleithrum à courte branche dorsale et longue branche ventrale ; coracoïde petit (*) ; nageoire pectorale implantée haut sur les flancs et comptant environ 14 rayons ; ceinture et nageoires pelviennes atrophiées et en position abdominale ; nageoire dorsale débutant juste en arrière

de la tête et s'étirant tout au long du dos ; nageoire anale longue ; têtes des axonostes des premiers ptérygophores dorsaux élargies en petits plateaux et portant des processus latéraux chez les derniers ; complexe hémamaxanal de type 3 ; environ 80 vertèbres (*) ; vertèbres plus hautes que larges, avec leurs faces latérales ornées de fines ridules horizontales ; arcs neurax et hémaux autogènes ; hémaphyses petites ; côtes fortes et longues ; épicaux et épineuraux présents ; épipleuraux absents ; pédoncule caudal court ; complexe urophore avec les neurépinnes et hémépines autogènes ; vertèbre préurale 1 réduite portant une neurépine complète mais dépourvue d'arc hémal et de parhypural ; vertèbres urales 1 et 2 fusionnées en un petit centre terminal soudé à une large plaque hypurale formée des quatre premiers hypuraux fusionnés ; cinquième hypural autogène ; perte du sixième hypural ; nageoire caudale bilobée comptant 19 rayons principaux ; grandes écailles cycloïdes ; quelques écussons dermiques sur le dos (*).

OSTÉOLOGIE

Morphologie générale (Figs 1 ; 2)

Aucun exemplaire n'est assez complet pour réellement permettre une bonne étude de la morphologie générale du poisson. Seul le spécimen NHM P. 10610, dont la longueur standard (l. st.) est de 172 cm, est suffisamment complet pour que quelques observations puissent se faire à ce sujet :

- longueur de la tête (région operculaire comprise) : 22,7 % l. st.

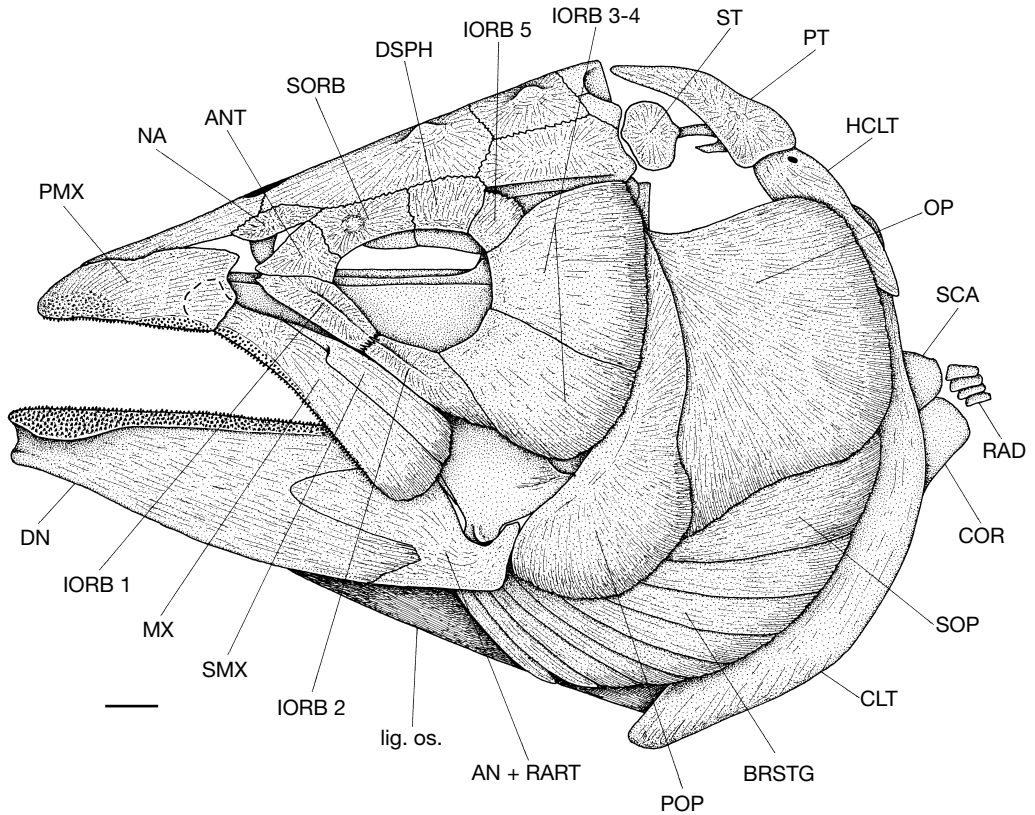


Fig. 3. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale gauche d'après les exemplaires NHM P. 9202, NHM P. 10158 (auquel se rapporte l'échelle), NHM P. 10159, AMNH 7358, AMNH 8319, KUVV 12048, KUVV 12083 et KUVV 27815. Abréviations : **AN**, angulaire (= angulo-splénial) ; **ANT**, antorbitaire ; **BRSTG**, rayons branchiostèges ; **CLT**, cleithrum ; **COR**, coracoïde (= hypocoracoïde) ; **DN**, dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial) ; **DSPH**, dermosphénotique ; **HCLT**, hypercleithrum (= supraclithrum) ; **IORB 1-5**, infraorbitaires 1 à 5 ; **lig. os.**, ligaments ossifiés ; **MX**, maxillaire ; **NA**, nasal ; **OP**, operculaire ; **PMX**, prémaxillaire ; **POP**, préoperculaire ; **PT**, posttemporal ; **RAD**, ptérygophores ; **RART**, rétroarticulaire ; **SCA**, scapula (= hypercoracoïde) ; **SMX**, supramaxillaire ; **SOP**, sous-operculaire ; **SORB**, supraorbitaire ; **ST**, supratemporal (= extrascapulaire). Les os crâniens figurés tels quels sur les Figures 5 et 8 ne sont pas repris dans la légende. Échelle : 2 cm.

- hauteur maximum du corps : 30,2 % l. st.
- longueur prédorsale : 26,7 % l. st.
- longueur de la base de la nageoire dorsale : 66,8 % l. st.

La comparaison proportionnelle des exemplaires NHM P. 10610 et NHM P. 9202, qui sont de taille identique, permet aussi d'estimer la distance entre le bout du museau et le début des nageoires pelviennes et de la nageoire anale en fonction de la longueur standard du premier :

- longueur prépelvienne : 71,7 % l. st.
- longueur préanale : 76,9 % l. st.

Le crâne (Figs 3-9)

Aucun spécimen ne montre un squelette crânien tout à fait complet mais le grand nombre d'exemplaires disponibles permet une compréhension très précise de ce crâne, plus détaillée que chez aucune autre espèce de Tsselfatiiformes.

Les os du dermocâne sont fortement ornementés. On y observe des ridules qui rayonnent souvent à partir d'un centre et plus rarement des petits tubercules. Les os d'origine enchondrale sont lisses. Le méséthmoïde est un os large, plus large à l'arrière qu'à l'avant, allongé et peu épais. Son extré-

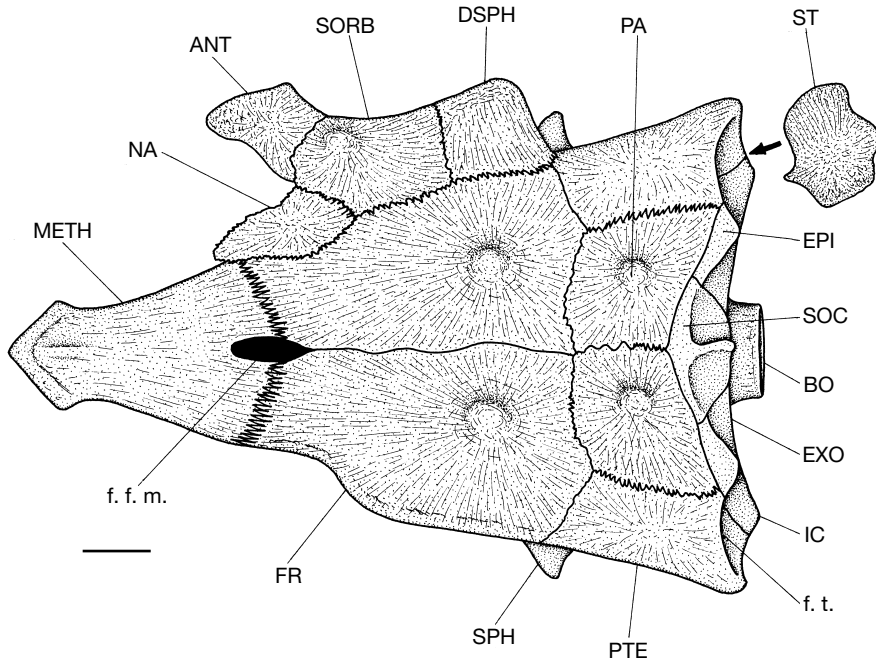


FIG. 4. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution du neurocrâne en vue dorsale d'après les exemplaires NHM P. 9202 (auquel se rapporte l'échelle), NHM P. 9645, AMNH 8610, AMNH 19559 et KUVP 12083. Abréviations : **ANT**, antorbitaire ; **BO**, basioccipital ; **DSPH**, dermosphénotique ; **EPI**, épéiotique (= épéiooccipital) ; **EXO**, exoccipital ; **f. f. m.**, fontanelle méséthmo-frontale ; **FR**, frontal ; **f. t.**, fosse temporale (= posttemporale) ; **IC**, intercalaire ; **METH**, méséthmoïde ; **NA**, nasal ; **PA**, pariétal ; **PTE**, ptérotique ; **SPH**, sphénotique (= autosphénotique) ; **SOC**, supraoccipital ; **SORB**, supraorbitaire ; **ST**, supratemporal (= extrascapulaire). Échelle : 2 cm.

mité antérieure prend la forme d'une pointe de flèche triangulaire. Entre le méséthmoïde et les frontaux, on observe une petite fontanelle ovale. Les ethmoïdes latéraux sont petits et accolés à l'arrière du méséthmoïde. Leur forme évoque un croc. Cela marque une nette différence par rapport à la plupart des autres Tsselfatiiformes qui possèdent de très grands ethmoïdes latéraux. Le vomer est large, aussi large que le parasphénoïde, allongé et sa surface ventrale est entièrement couverte de très petites dents et de minuscules trous, traces de dents perdues. Le nasal est large, plat et s'articule avec le méséthmoïde, le frontal et le supraorbitaire. On n'y distingue pas la trace du canal sensoriel supraorbitaire.

En arrière du massif ethmoïdien, le toit crânien, formé par les frontaux, les pariétaux, les ptérotiques, les épéiotiques et le supraoccipital, est large, plus large à l'arrière qu'à l'avant, relative-

ment plat et de forme plus ou moins triangulaire. Il n'y a pas de dépression fronto-pariétale clairement délimitée par un rebord mais la région médiane de ce toit, située entre les quatre petites protubérances qui forment les centres de rayonnement de l'ornementation des frontaux et des pariétaux, est très légèrement concave. Les frontaux sont vastes mais moins larges à l'avant qu'à l'arrière. Les pariétaux sont grands, de forme plus ou moins carrée et jointifs. Le crâne est donc médio-pariétal. Les ptérotiques sont longs, larges et bordent latéralement les pariétaux. Les épéiotiques sont petits et encadrent le supraoccipital qui porte une crête médiane bien marquée quoique peu développée. Les canaux sensoriels ne sont pas visibles sur le toit crânien.

La fosse temporale (= posttemporale) s'ouvre à l'arrière du crâne et de chaque côté entre le ptérotique, l'épéiotique et l'intercalaire. Un petit

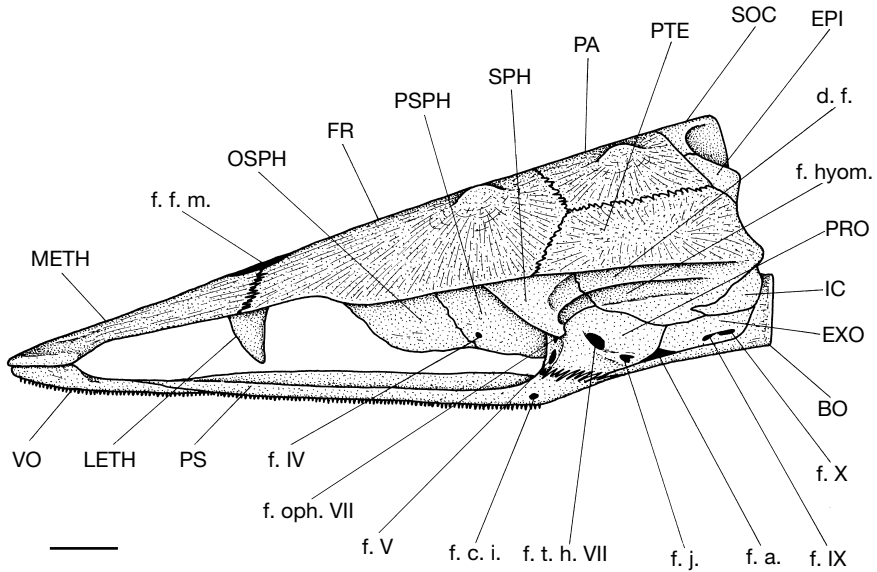


FIG. 5. — *Pentanogmus evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution du neurocrâne en vue latérale gauche d'après les exemplaires NHM P. 9645 (auquel se rapporte l'échelle), NHM P. 10159, AMNH 8610 et AMNH 19559. Même légende qu'à la Figure 4 et d. f., *dilatator fossa*; f. IV, foramen du nerf pathétique ou trochléaire; f. V, foramen du nerf trijumeau (V); f. IX, foramen du nerf glossopharyngien (IX); f. X, foramen du nerf vague (X); f. a., fenêtre auditive; f. c. i., foramen de la carotide interne; f. hyom., fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire; f. j., foramen postérieur de la *pars jugularis*; f. oph. VII, foramen du *ramus ophthalmicus* du nerf facial (VII); f. t. h. VII, foramen du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII); LETH, ethmoïde latéral; OSPH, orbitosphénoïde; PRO, prootique; PS, parasphénoïde; PSPH, pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde); VO, vomer (= prévomer). Échelle : 2 cm.

supratemporal situé en arrière du ptérotique masque l'entrée de la fosse temporale. Il n'y a pas de fosse subtemporale.

L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes sont moins développés que chez les autres Tselfatiiformes. Ils ne touchent pas le parasphénoïde et il n'y a donc pas de septum interorbitaire osseux complet comme chez les autres Tselfatiiformes. Cependant, comme le crâne est peu élevé, la distance entre le parasphénoïde, l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes n'est pas très importante. Il est possible qu'une petite zone cartilagineuse réunissait ces os chez le poisson vivant, fermant ainsi complètement le septum. Le pleurosphénoïde est percé d'un petit foramen pour le nerf pathétique ou trochléaire (IV). L'exemplaire NHM P. 9645, qui a perdu le parasphénoïde, montre un très petit basisphénoïde situé entre les pleurosphénoïdes et les prootiques et qui forme le début du plafond du myodome. Le parasphénoïde est allongé, modérément large, dépourvu de

processus basiptérygoides et denticulé sur toute sa surface palatale. Ses processus ascendants sont peu développés et, à ce niveau, le parasphénoïde est percé de chaque côté par un petit foramen pour la carotide interne.

Les sphénotiques forment un petit processus postorbitaire en ergot qui dépasse de chaque côté le bord du toit crânien. La face ventrale du sphénotique est percée d'un petit foramen pour le *ramus oticus* du nerf facial (VII). La *dilatator fossa* est étroite, allongée, creusée dans le sphénotique et le ptérotique et toute entière située sur la face ventrale du neurocrâne. Elle surplombe la longue fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire qui s'étire sur le sphénotique, le prootique et le ptérotique. Il n'y a pas de contact entre le sphénotique et le processus ascendant du parasphénoïde. Les prootiques se rejoignent au-dessus du parasphénoïde en un pont qui forme le plafond du myodome en arrière du basisphénoïde. Ce myodome n'a pas d'ouverture posté-

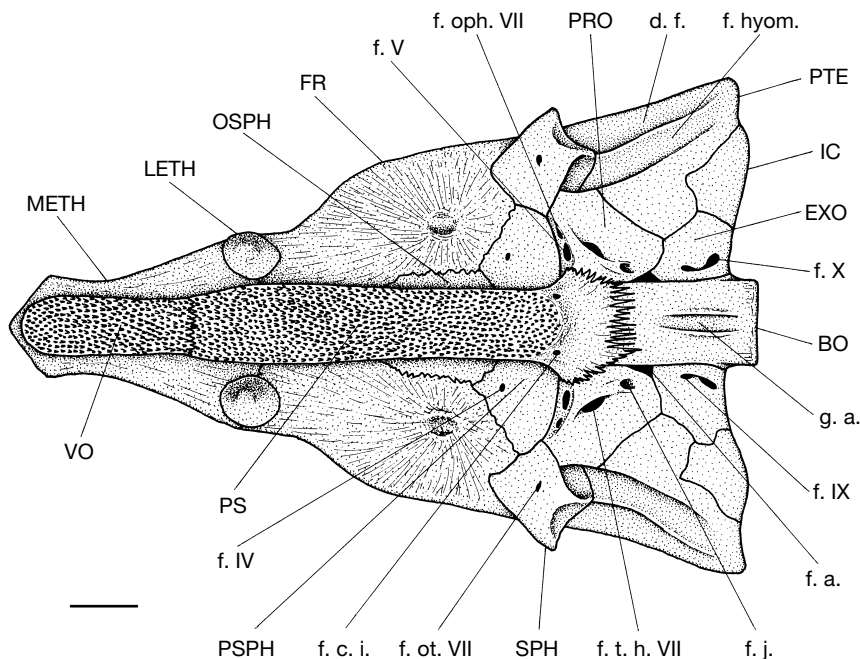


FIG. 6. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution du neurocrâne en vue ventrale d'après les exemplaires NHM P. 9202 (auquel se rapporte l'échelle), NHM P. 9645, NHM P. 10159, AMNH 3073, AMNH 8610, AMNH 19289 et AMNH 19559. Mêmes abréviations qu'aux Figures 4 et 5 et **f. ot. VII**, foramen du *ramus oticus* du nerf facial (VII) ; **g. a.**, gouttière aortique. Échelle : 2 cm.

rière car, à ce niveau, le parasphénoïde est accolé au basioccipital. La *pars jugularis*, qui se voit particulièrement bien sur le spécimen NHM P. 9645, s'étend sur presque toute la longueur du prootique. Antérieurement, la *pars* s'ouvre par un foramen assez vaste qui sert au passage du nerf trijumeau (V) et de la veine jugulaire. Plus dorsalement, on observe un foramen plus petit qu'emprunte le *ramus ophthalmicus* du nerf facial (VII). Vers la mi-longueur de la *pars*, sur la face latérale du prootique, on remarque le foramen du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII). Plus en arrière encore sur le prootique, on trouve l'ouverture postérieure de la *pars* par laquelle passe la veine jugulaire. Dans le plafond du myodome, le prootique est encore percé de trois petits foramina, l'un antérieur pour le *ramus palatinus* du nerf facial (VII), le deuxième pour le nerf oculomoteur commun (III) et le troisième postérieur pour le nerf oculomoteur externe (VI). Sur le prootique droit de l'exemplaire NHM P. 9645, la

paroi de la *pars jugularis* a été partiellement érodée et l'on y remarque bien les conduits osseux qui connectent au sein de cette *pars* les foramina du *truncus hyoideomandibularis*, du *ramus palatinus* et du nerf oculomoteur commun. Les exoccipitaux encadrent le *foramen magnum* et portent sur leur face ventrale les foramina des nerfs glossopharyngien (IX) et vague (X). Sur certains exemplaires, tel le AMNH 8610, on observe une petite fenêtre auditive ouverte au point de jonction du prootique, du basioccipital et de l'exoccipital. Les intercalaires sont bien développés. Le basioccipital forme seul le condyle articulaire pour l'axe vertébral. Il est creusé ventralement d'une gouttière aortique.

Les os de la série orbitaire forment un cercle osseux complet autour de l'orbite et sont au nombre de huit. L'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique sont articulés entre eux et avec le bord latéral du toit crânien comme chez presque tous les Tselfatiiformes. Le

supraorbitaire ne s'articule qu'avec le frontal ; il n'atteint pas le niveau du ptérotique. L'antorbitaire est bien développé mais dépourvu du processus postéro-ventral pointu qui caractérise le genre *Bananogmius* (Taverne 2001b : fig. 2). Les deux premiers infraorbitaires sont allongés, étroits et reposent sur le maxillaire et le supramaxillaire. Les troisième et quatrième infraorbitaires sont très vastes et atteignent le bord antérieur du préoperculaire. A l'inverse, le cinquième infraorbitaire est très petit, ce qui est exceptionnel chez les Tselfatiiformes où cet os est toujours de grande taille. Le dermosphénotique est également un os peu étendu.

Le palatin est petit et sa face interne est denticulée. L'endoptérygoïde est long et large. L'ectoptérygoïde est plus étroit. Ces deux os sont denticulés ou percés de petits puits, traces de denticules perdus, sur toute leur face interne. Leur face externe est ornée d'une crête osseuse. Le métaptérygoïde est triangulaire et coïncé entre l'endoptérygoïde, le carré et l'hyomandibulaire. Le carré est également triangulaire, porte un gros condyle d'articulation pour la mandibule et cache la plus grande partie du symplectique. Le processus quadrato-jugal est très court, pointu et situé totalement en arrière du corps du carré.

La mâchoire supérieure est constituée dans chacune de ses moitiés par le prémaxillaire, le maxillaire et un unique supramaxillaire. Les prémaxillaires sont bien individualisés l'un par rapport à l'autre et ils encadrent le mésethmoïde. Le prémaxillaire est nettement plus allongé que haut. Il n'y a pas de processus ascendant symphysaire mais, par contre, un petit processus pointu orne la partie postérieure de son bord dorsal. La plage denticulée du prémaxillaire couvre une partie importante de la face interne de l'os et débordé même sur sa face externe. Le maxillaire est allongé. Son extrémité antérieure se renfle en un gros condyle qui s'appuie dans un renforcement de la face interne du prémaxillaire et s'articule aussi avec le palatin. La plage denticulée du maxillaire occupe surtout la face interne de l'os mais débordé souvent sur la face externe. Le supramaxillaire est allongé et s'articule dans une encoche du bord dorsal du maxillaire. Le supra-

maxillaire se prolonge en avant de cette encoche par une petite pointe.

La mandibule est allongée, modérément élevée et dépourvue de processus coronoïde bien marqué. L'articulation mandibulo-quadratique se situe au niveau de l'arrière de l'orbite. Chaque hémi-mandibule comporte un dentaire, un articulaire autogène ainsi qu'un angulaire et un rétroarticulaire fusionnés l'un à l'autre. La plage denticulée du dentaire couvre la bordure de la face interne de l'os mais débordé aussi sur une plate-forme osseuse horizontale qui surplombe la face externe de l'os et qui est plus ou moins développée selon les exemplaires. Le bord symphysaire du dentaire est creusé d'une légère encoche qui ne se voit cependant pas sur la mandibule holotype (AMNH 2101) suite aux dégradations subies durant la fossilisation. L'angulaire possède un processus postarticulaire bien développé. L'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire est située sur la face interne de l'angulaire.

Le préoperculaire montre une branche dorsale allongée et une branche ventrale large et très courte. Le bord postérieur du préoperculaire est légèrement encoché. L'operculaire est vaste. Le sous-operculaire est long et à peine un peu plus large que le dernier rayon branchiostège. L'interoperculaire est entièrement caché par le préoperculaire. On compte sept à neuf rayons branchiostèges de longueur et de largeur croissantes. Ils sont accolés les uns aux autres et au sous-operculaire.

Le squelette hyoïde-branchial (Figs 8 ; 10)

Le squelette hyoïde-branchial est partiellement visible sur plusieurs spécimens et il s'observe spécialement bien sur l'exemplaire NHM P. 10159. L'hyomandibulaire est large dorsalement, là où il se renfle en un condyle articulaire allongé pour le neurocrâne, et s'étire en une longue branche ventrale épaisse et étroite. Le *processus opercularis* est très développé. Le symplectique, en grande partie caché derrière le carré, ressemble à un grand croc, assez pointu à l'avant, large à l'arrière et de forme légèrement arquée. La barre hyoïdienne comporte des hypophyaux dorsal et ventral bien développés

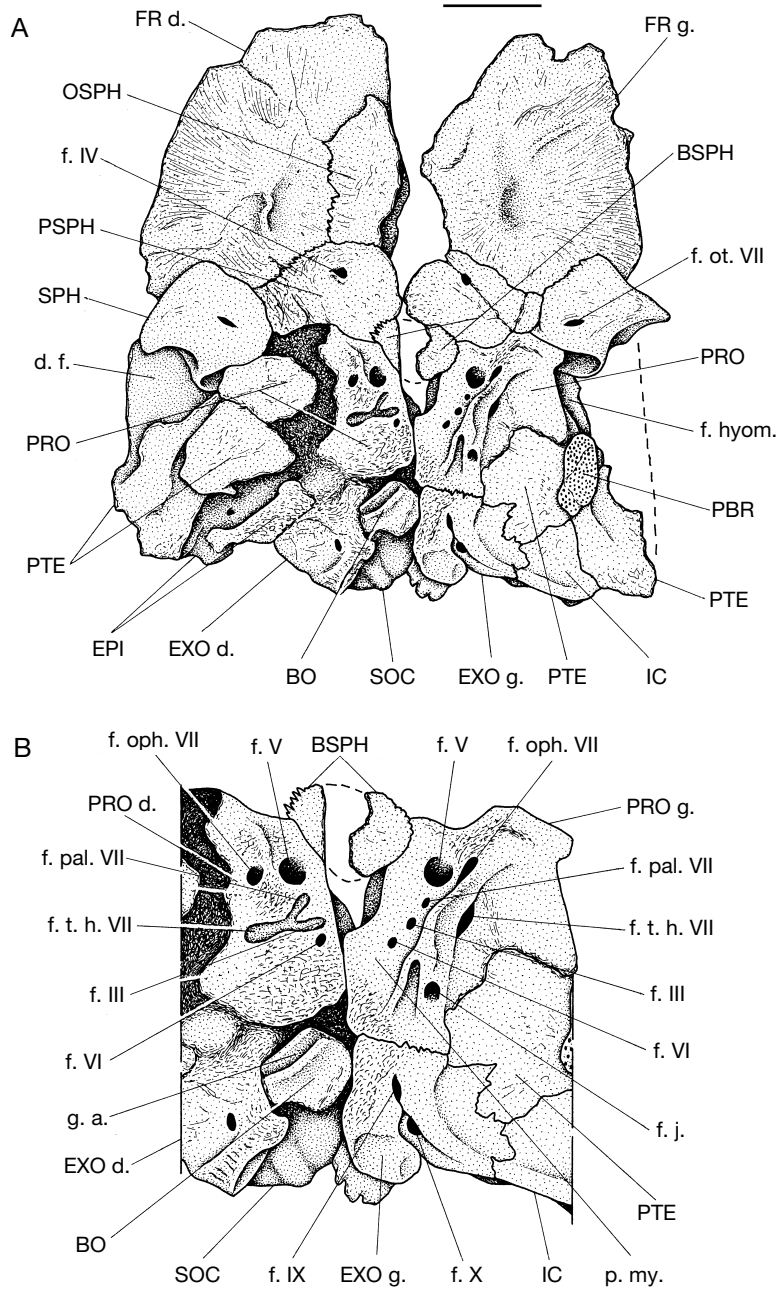


Fig. 7. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. ; **A**, neurocrâne partiel NHM P. 9645 en vue ventrale, le parasphénoïde est perdu, le prootique gauche montre le complexe de la *pars jugularis* avec tous ses foramens, le prootique droit est érodé, ce qui ouvre partiellement la *pars jugularis* et montre le rapport avec cette dernière de certains foramens s'ouvrant dans le plafond du myodome (= pont prootique), seul un petit fragment du basioccipital est conservé, du côté droit du crâne, l'intercalaire manque ainsi que des morceaux du ptérotique et de l'exoccipital, la fosse temporale se voit ainsi ouverte, son plancher étant perdu. Mêmes abréviations qu'aux Figures 4, 5 et 6 et **BSPH**, basisphénoïde ; **d.**, droit ; **g.**, gauche ; **B**, agrandissement du centre de la région postérieure du neurocrâne NHM P. 9645 (**A**). Même légende qu'aux Figures 4, 5, 6 et 7A et **f. III**, foramen du nerf oculomoteur commun (III) ; **f. VI**, foramen du nerf oculomoteur externe (VI) ; **f. pal. VII**, foramen du *ramus palatinus* du nerf facial (VII) ; **p. my.**, plafond du myodome (= pont prootique) ; **PBR**, pharyngobranchial. Échelles : 2 cm.

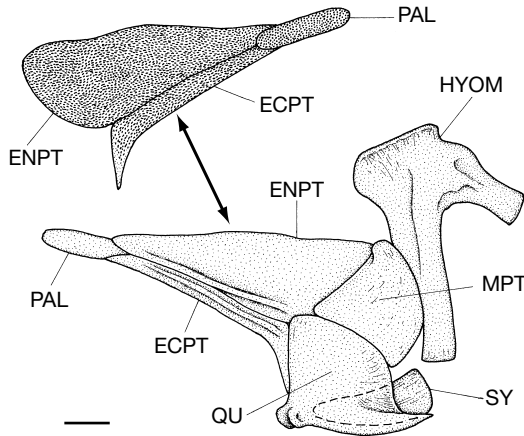


FIG. 8. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution d'une partie du suspensorium gauche en vue externe d'après les spécimens NHM P. 9202, NHM P. 10159 (auquel s'applique l'échelle), NHM P. 10610, AMNH 2137 et AMNH 7358, le palatin, l'ectoptérygoïde et l'endoptérygoïde sont également représentés en vue interne dans le dessus de la figure. Abréviations : **ECPT**, ectoptérygoïde ; **ENPT**, endoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde) ; **HYOM**, hyomandibulaire ; **MPT**, métaptérygoïde ; **PAL**, palatin (= autopalatin et dermopalatin fusionnés) ; **QU**, carré (= quadratique) ; **SY**, symplectique. Échelle : 2 cm.

et de grosseur égale, un cératohyal antérieur allongé et un cératohyal postérieur court. Il n'y a pas de foramen béryciforme. L'interhyal n'est pas connu.

La plaque dentée linguale est large et allongée. Elle est constituée de deux pièces de taille inégale articulées l'une à l'autre, un dermobasihyal et un grand dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux. Le dermobasihyal est de forme pentagonale. Le bord antérieur de l'os représente la base du pentagone et cette base est creusée en son centre. L'extrémité postérieure du dermobasihyal forme le sommet pointu de ce pentagone, lequel s'enfonce dans le bord antérieur creusé du dermobasibranchial. L'angle de ce sommet va de 90 à 110° selon les exemplaires.

Les hypobranchiaux ne sont pas connus. Les cinq cératobranchiaux sont allongés et en forme de gouttière à concavité dirigée vers le bas. Ils sont édentés. Les quatre épibranchiaux sont allongés quoique plus courts que les cératobranchiaux. Un composant dermique denticulé est soudé à chacun des deux derniers pharyngobranchiaux.

Les ceintures (Figs 2 ; 3)

La ceinture scapulaire se compose des os traditionnels mais est dépourvue de postcleithrum. Le posttemporal est triangulaire, très étiré, situé au-dessus de l'operculaire, juste en arrière du petit supratemporal, et sa pointe dorsale rejoint le supraoccipital. Il y a un court processus intercalaire qui prend naissance à la face interne du posttemporal. L'hypercleithrum est long et large. Le cleithrum est épais mais pas très large. Il possède une branche dorsale courte et une branche ventrale allongée. La scapula (= hypercoracoïde) est un petit os ovale. Le coracoïde (= hypocoracoïde) est lui aussi petit. Le canal sensoriel de la ligne latérale s'observe parfois sur l'hypercleithrum. Il y a quatre ptérygophores pectoraux principaux. La nageoire pectorale est insérée haut sur les flancs mais aucun spécimen ne la montre complète. Elle compte 14 rayons, le premier étant plus épais que les suivants.

Il y a des ligaments ossifiés qui relient la région intermandibulaire aux cleithra. On les voit notamment sur les spécimens NHM P. 9645 et P. 10159.

La ceinture pelvienne s'observe bien chez le spécimen NHM P. 9202. Elle est petite par rapport à la taille du poisson et située en position abdominale, juste en dessous des dernières côtes et devant l'origine de la nageoire anale. Aucun exemplaire ne possède les nageoires pelviennes complètes ni ne permet de faire le compte des rayons. Le spécimen NHM P. 9202 montre néanmoins que ces rayons étaient branchus mais non segmentés.

Le squelette axial (Figs 2 ; 11)

L'axe vertébral est conservé en entier sur l'exemplaire NHM P. 10610. On y compte 81 vertèbres, y compris le petit centre terminal ural 1 et 2, dont 41 abdominales et 40 caudales. L'exemplaire NHM P. 9202 comporte 43 vertèbres abdominales, si l'on tient compte des deux vertèbres dont l'empreinte se distingue sous l'operculaire et de la ceinture scapulaire qui recouvre une largeur correspondant aussi à deux vertèbres. Ce sont là des chiffres nettement supé-

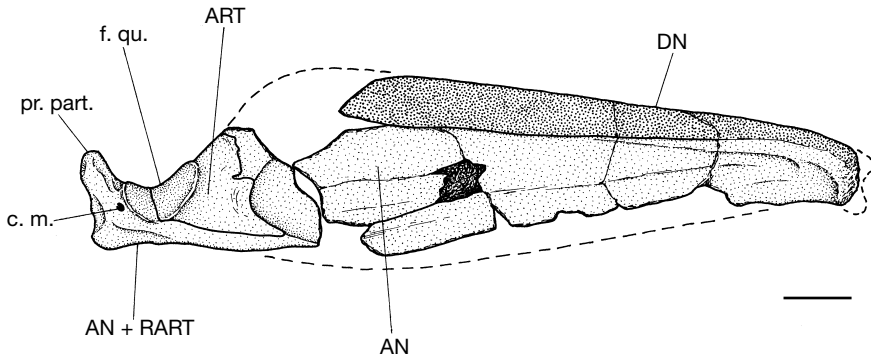


FIG. 9. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., hémi-mandibule gauche holotype AMNH 2101 en vue interne. Abréviations : AN, angulaire ; ART, articulaire ; c. m., orifice postérieur du canal sensoriel mandibulaire ; DN, dentaire ; f. qu., fossette articulaire pour le carré ; pr. part., processus postarticulaire de l'angulaire ; RART, rétroarticulaire. Échelle : 2 cm.

rieurs à la soixantaine de vertèbres de tous les autres Tselfatiiformes dont le squelette axial est connu. Les vertèbres sont plus hautes que longues et ce caractère s'accroît au niveau des vertèbres caudales. La première vertèbre est nettement plus étroite que les suivantes et elle supporte déjà un arc neural et une courte neurépine. Les faces latérales des vertèbres sont ornées de fines stries horizontales irrégulières et de minuscules alvéoles. Au niveau des vertèbres de la région caudale, les stries sont moins marquées mais la densité des alvéoles augmente.

Les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose dans une paire de fossettes dorsales et une paire de fossettes ventrales des centres vertébraux correspondants. Les neurépines sont bien développées tout au long du squelette axial. Les premières neurépines sont bifides mais les deux moitiés sont pressées l'une contre l'autre. Dans la région abdominale, l'arc hémal se réduit à une paire de petites hémaphyses sur lesquelles s'appliquent les longues côtes à tête articulaire légèrement élargie. Dans la région caudale, l'arc hémal se referme sur lui-même et se prolonge par une longue hémépine. Les neurépines et les hémépines sont longues et fines sur la plus grande partie du squelette axial mais elles se raccourcissent et s'épaississent dans la partie postérieure de la région caudale. Les côtes sont longues et épaisses, surtout les plus antérieures. L'exemplaire NHM P. 10159 montre que la pre-

mière paire de côtes est associée à la quatrième vertèbre abdominale. Il y a de très longs épiceutraux associés aux premiers centres vertébraux. Plus en arrière mais toujours au niveau des vertèbres abdominales, on observe des épineuraux beaucoup plus courts associés aux neurépines. Cette série des épineuraux se prolonge jusqu'au début de la région caudale ainsi qu'on peut le voir chez le spécimen NHM P. 10610. L'exemplaire NHM P. 9202 permet de constater l'absence d'épipleuraux.

Les nageoires dorsale et anale (Figs 2 ; 12)

La nageoire dorsale s'observe de façon presque complète sur le spécimen NHM P. 10610. Elle débute un peu en arrière de la tête. Elle est très haute, très allongée et s'étire sur presque toute la longueur du dos. L'état de conservation ne permet cependant pas d'en dénombrer les rayons et les ptérygophores. Le premier grand rayon de la nageoire dorsale est plus épais que les autres et ne porte pas de pseudo-fulcres à la manière de *Tselfatia* ou de *Dixonanogmius*. Le premier ptérygophore dorsal est long et très large mais composé d'une seule branche. Les ptérygophores suivants sont longs et étroits. Dès le deuxième ptérygophore, on observe que le sommet de l'axoste s'élargit en un petit plateau comme chez *Bananogmius*. Les ptérygophores dorsaux postérieurs sont moins longs mais le sommet de leur axoste s'orne de deux vastes processus latéraux.

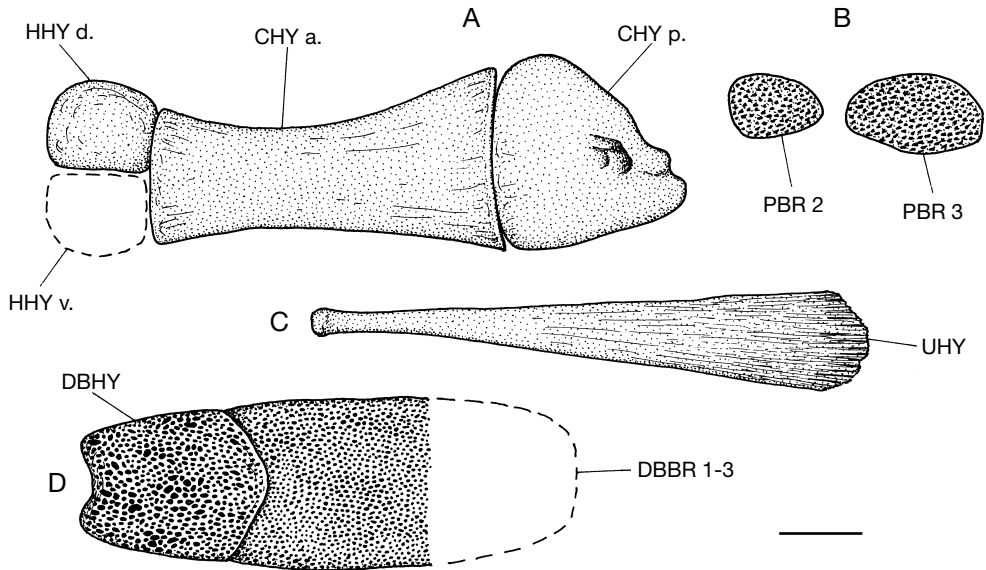


FIG. 10. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., reconstitution de parties du squelette hyoïde-branchial ; **A**, barre hyoïdienne d'après les exemplaires NHM P. 10159 (auquel se rapporte l'échelle) et AMNH 2137 ; **B**, deuxième et troisième pharyngobranchiaux d'après l'exemplaire NHM P. 10159 ; **C**, urohyal d'après l'exemplaire KUVV 27815 ; **D**, plaque denticulée linguale en vue dorsale d'après les exemplaires KUVV 164, KUVV 68991 et NHM P. 9202. Abréviations : **CHY a.**, cératohyal antérieur ; **CHY p.**, cératohyal postérieur (= épihyal) ; **DBBR 1-3**, dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux ; **DBHY**, dermobasihyal ; **HHY d.**, hypohyal dorsal ; **HHY v.**, hypohyal ventral ; **PBR 2, 3**, pharyngobranchiaux des deuxième et troisième arcs branchiaux ; **UHY**, urohyal (= parahyoïde). Échelle : 2 cm.

Les lépidotriches dorsaux sont branchus mais pas segmentés.

La nageoire anale est allongée mais elle n'est bien conservée chez aucun spécimen. Le spécimen NHM P. 9202 montre le premier ptérygophore anal. C'est un os long et mince, orienté obliquement d'avant vers l'arrière et dont la pointe vient se situer juste en dessous de l'extrémité de la première hémépine. Le complexe hémamaxal ressemble donc au type 3 (Blot 1968 : fig. 1 III) même s'il n'y a pas encore de contact entre l'axostome et l'hémépine.

Le squelette caudal (Figs 2 ; 13 ; 14)

L'exemplaire NHM P. 10610, qui est presque complet, montre le complexe urophore entier mais dont les pièces sont disjointes suite aux aléas de la fossilisation. L'exemplaire NHM P. 9646, réduit au seul squelette caudal, est de morphologie identique mais là toutes les pièces sont en connexion. Les dernières vertèbres sont nettement plus hautes que longues et elles

deviennent de plus en plus petites. Leurs faces latérales sont ornées de quelques très fines stries horizontales et de nombreuses petites alvéoles. La vertèbre préurale 1 est très réduite. Les vertèbres urales 1 et 2 fusionnent en un minuscule centre terminal. Les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose sur les corps vertébraux correspondants et en recouvrent partiellement les faces latérales. Les dernières neurépinnes et hémépinnes sont plus longues et plus épaisses que les précédentes. La vertèbre préurale 2 porte deux arcs neuraux et deux neurépinnes dans les deux exemplaires connus. Il s'agit très probablement de variations individuelles et non pas d'un caractère du genre ou de l'espèce. De tels doublements, voire triplements, des neurépinnes et des hémépinnes au niveau des dernières vertèbres ne sont pas rares chez les téléostéens (obs. pers.) mais ne touchent que des individus et presque jamais l'espèce dans sa totalité. Ce phénomène est d'ailleurs connu chez d'autres Tselfatiiformes, tel l'holotype de *Bananogmius aratus* où

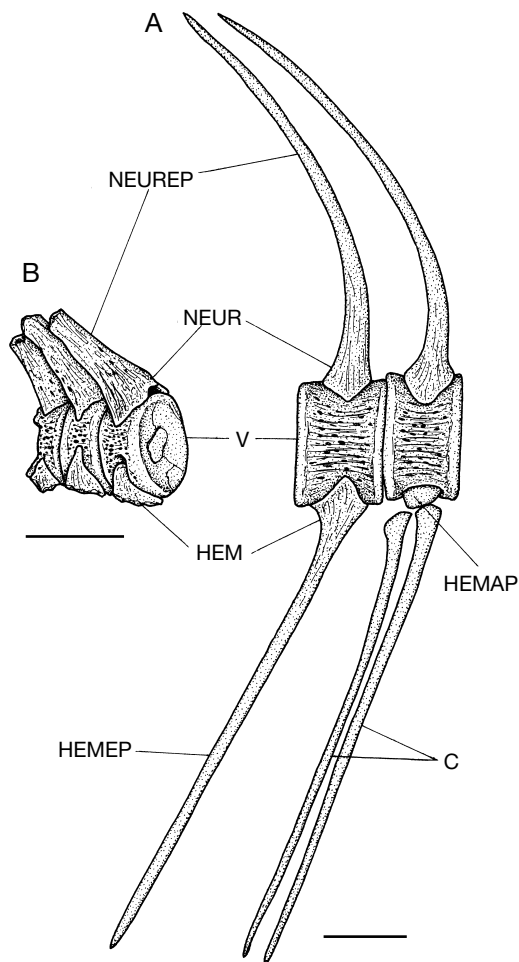


FIG. 11. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. ; **A**, dernière vertèbre abdominale et première vertèbre caudale de l'exemplaire NHM P. 9202 ; **B**, trois vertèbres caudales postérieures de l'exemplaire NHM P. 9645. Abréviations : **C**, côtes ; **HEM**, arc hémal (= hémarcual) ; **HEMAP**, hémaphyse ; **HEMEP**, hémépine (= hémacanthé) ; **NEUR**, arc neural (= neurarcual) ; **NEUREP**, neurépine (= neuracanthé) ; **V**, centre vertébral. Échelles : A, 2 cm ; B, 1 cm.

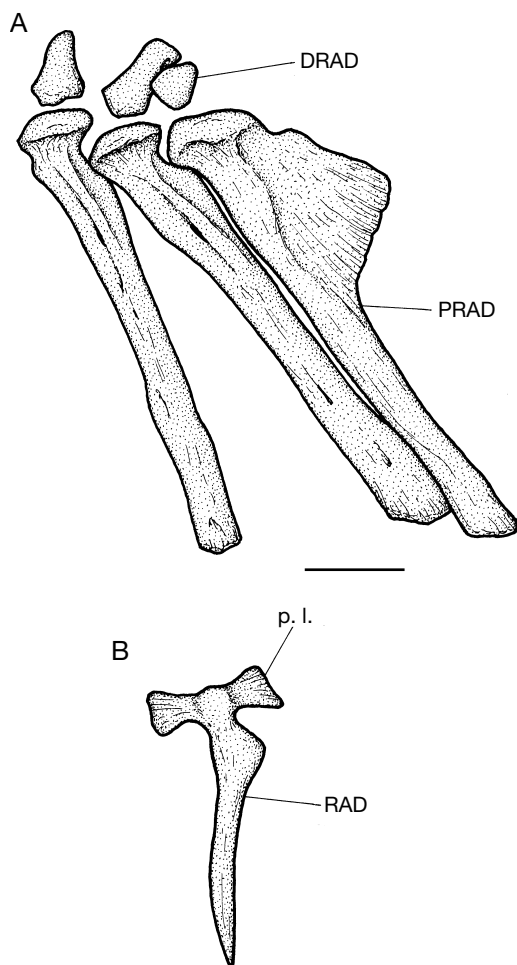


FIG. 12. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. ; **A**, les trois premiers ptérygophores dorsaux de l'exemplaire NHM P. 10610 ; **B**, un ptérygophore dorsal postérieur du même exemplaire. Abréviations : **DRAD**, pièce distale du ptérygophore (= baséoste) ; **p. l.** : processus latéral du plateau de l'axonoste ; **PRAD**, pièce proximale du ptérygophore (= axonoste) ; **RAD**, ptérygophore. Échelle : 2 cm.

il porte à la fois sur les vertèbres préurales 2 et 3 (Taverne 2001b : fig. 8). La dernière neurépine est supportée par la vertèbre préurale 1 à laquelle elle ne se soude pas. Cette ultime neurépine est très fine et un peu plus courte que les neurépines précédentes. On sait, par le cas d'*Eoplethodus chaneti* Taverne, 2000 de l'Albien français, qu'il s'agit là d'une fausse neurépine

qui résulte de la fusion et de la régression d'une paire de stéguraux (Taverne 2000d : fig. 1). La dernière hémépine est celle de la vertèbre préurale 2. La vertèbre préurale 1, très réduite, ne porte pas d'arc hémal ni de parhypural. C'est donc l'hémépine préurale 2 qui touche au premier hypural. Il n'y a ni épuraux, ni uroneuraux, ni urodermaux. Les quatre premiers

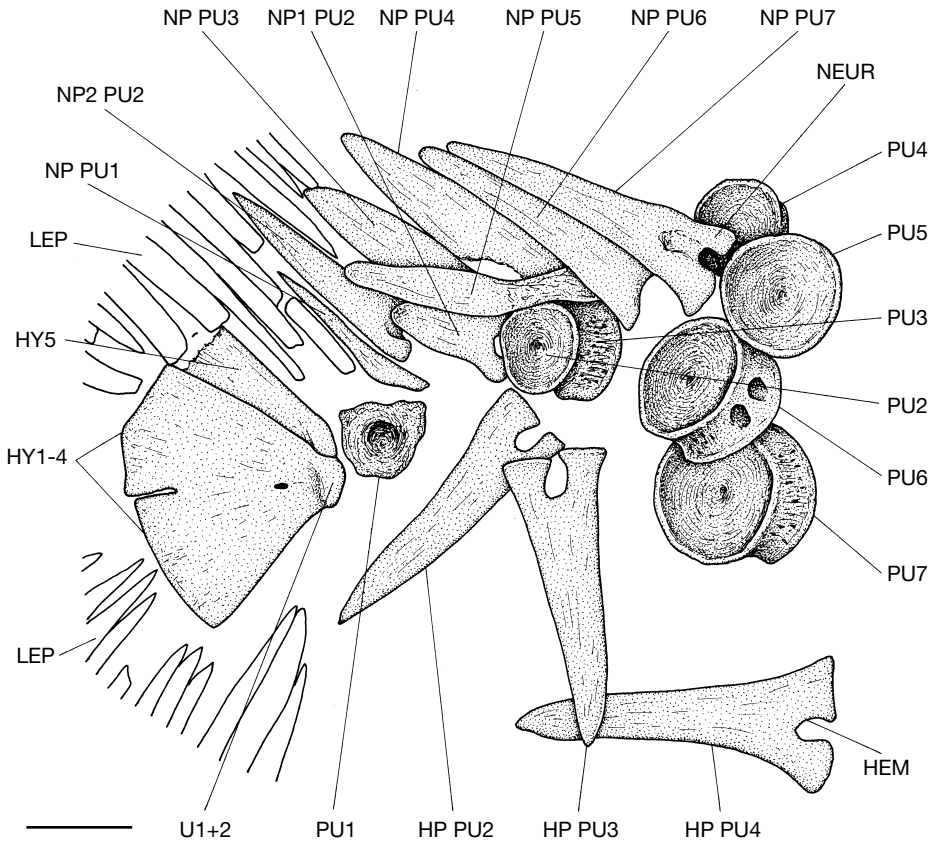


FIG. 13. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., squelette caudal de l'exemplaire complet NHM P. 10610, les pièces squelettiques sont éparpillées suite à la fossilisation mais toutes présentes. Abréviations : **HEM**, arc hémal (= hémarcual) ; **HP PU2-4**, hémépines des vertèbres préurales 2 à 4 ; **HY1-4**, plaque hypurale formée par la fusion des quatre premiers hypuraux ; **HY5**, hypural 5 autogène ; **LEP**, lépidotriches ; **NEUR**, arc neural ; **NP PU1**, neurépine de la vertèbre préurale 1 ; **NP1 PU2**, première neurépine de la vertèbre préurale 2 ; **NP2 PU2**, seconde neurépine de la vertèbre préurale 2 ; **NP PU3-7**, neurépines des vertèbres préurales 3 à 7 ; **PU1-7**, vertèbres préurales 1 à 7 ; **U1+2**, vertèbres urales 1 et 2 fusionnées en un petit centre terminal. Échelle : 2 cm.

hypuraux fusionnent en une large plaque soudée au petit centre vertébral terminal. Une encoche médiane dans le bord postérieur de cette plaque indique la limite entre les deux hypuraux ventraux et les deux dorsaux. Un cinquième hypural autogène bien développé s'observe encore au-dessus de la plaque hypurale. L'extrémité proximale de ce cinquième hypural s'épaissit en une tête articulaire qui s'appuie sur le dessus du centre terminal. Le sixième hypural autogène, qui existe chez les Tselfatiiformes primitifs, fait ici défaut.

La nageoire caudale est grande et bilobée. Elle compte 19 rayons principaux dont 17 branchus.

Aucun rayon n'est segmenté. En avant des rayons principaux de chaque lobe, on observe quelques rayons procurrents. L'hypurostégie est importante.

L'écaillure (Fig. 15)

Les écailles sont cycloïdes, rondes ou ovales. Leur diamètre va de 3 à 4 cm, ce qui est plutôt petit par rapport à la grande taille du poisson. Beaucoup de ces écailles ont perdu leur couche superficielle. On y remarque alors de fins anneaux de croissance à disposition concentrique. Quand la couche externe est conservée, on y voit de fins *circuli* à disposition rayon-

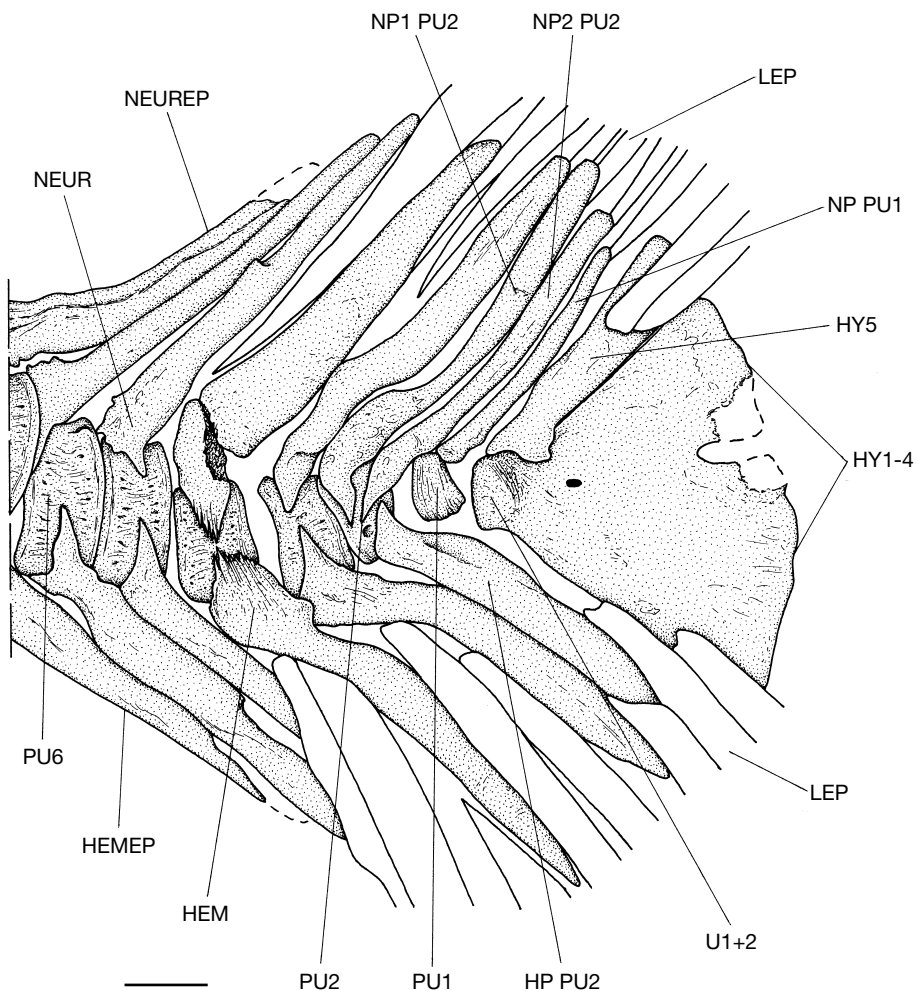


FIG. 14. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., squelette caudal NHM P. 9646. Même légende qu'à la Figure 13 et **HEMEP**, hémépine ; **NEUREP**, neurépine. Échelle : 1 cm.

nante qui partent du centre de l'écaïlle qui, lui, reste sans relief particulier. Il n'y a pas de *radii*.

L'exemplaire NHM P. 9202 montre en arrière de l'hypercleithrum une écaïlle particulière, plus grande que les écaïlles normales et dont le bord supérieur s'orne de deux longs et fins processus. L'exemplaire NHM P. 10610 exhibe au niveau du pédoncule caudal, en arrière de la nageoire dorsale, quelques écussons dermiques faitiers, plus petits que les écaïlles normales et hérissés de chaque côté d'une forte épine.

DISCUSSION

PENTANOGMIVS EVOLUTUS N. COMB. AU SEIN DES TÉLÉOSTÉENS

La morphologie du corps et des nageoires impaires, les dents des mâchoires, du palais et de la région linguale disposées en plages, les os dentés percés de canalicules, l'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal, les grands pariétaux jointifs, l'articulaire autogène, la fusion de l'angulaire et du rétroarticulaire, l'ouverture postérieure du canal

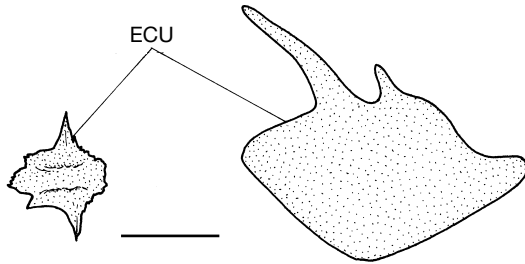


FIG. 15. — *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb., à gauche : petit écusson dermique dorsal faitier situé en arrière de la nageoire dorsale chez l'exemplaire NHM P. 10610 ; à droite : grand écusson dermique (ECU) dorsal situé en arrière de l'hypercleithrum chez l'exemplaire NHM P. 9202. Échelle : 2 cm.

sensoriel mandibulaire située sur la face interne de la mâchoire, l'articulation du supramaxillaire dans une encoche du maxillaire, la réduction du supratemporal, la forme du cleithrum, la position surélevée de la nageoire pectorale, la position abdominale de la ceinture pelvienne, les processus latéraux des axonostes dorsaux postérieurs, l'articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les corps vertébraux et l'anatomie très particulière du squelette caudal sont autant de caractères qui, groupés, attestent sans doute possible que *Pentanogmius evolutus* n. comb. appartient à l'ordre des Tselfatiiformes.

PENTANOGLMIUS EVOLUTUS N. COMB. ET LE GENRE *BANANOGLMIUS*

Depuis sa description, l'espèce *Pentanogmius evolutus* n. comb. a toujours été rapportée à *Bananogmius* (= *Anogmius*), le genre le plus cité parmi les Tselfatiiformes. Cette attribution n'a jusqu'à présent jamais été mise en doute. Aujourd'hui, l'étude de *Bananogmius ellisensis* découvert il y a peu dans le Crétacé supérieur du Kansas (Fielitz & Shimada 1999) et la révision de *Bananogmius* publiée récemment (Taverne 2001b) permettent une comparaison détaillée de *P. evolutus* n. comb. avec les espèces reconnues aujourd'hui dans ce genre.

Non seulement *P. evolutus* n. comb. ne présente pas les deux apomorphies typiques de *Bananogmius*, à savoir l'ectoptérygoïde édenté et le processus postéro-ventral effilé de l'antorbitaire, mais il diffère aussi de toutes les espèces actuellement reconnues dans ce genre par son neurocrâne très

peu élevé, son mésethmoïde long et pointu, sa petite fontanelle mésethmo-frontale, son ethmoïde latéral réduit et en forme de croc, son petit orbitosphénoïde, son septum interorbitaire osseux bas et incomplet, son cinquième infraorbitaire atrophié, son prémaxillaire allongé, son préoperculaire à branche ventrale courte, sa plaque denticulée linguale composée de deux pièces, son dermobasihyal de forme pentagonale, sa ceinture et ses nageoires pelviennes réduites, ses ptérygophores dorsaux postérieurs garnis de grands processus latéraux, son complexe hémamaxillaire de type 3, son grand nombre de vertèbres, la perte de l'arc hémal préural 1, la disparition du sixième hypural et la présence d'écussons dorsaux dans l'écaillure.

Il est donc clair que *P. evolutus* n. comb. n'appartient pas au genre *Bananogmius*.

LES AUTAPOMORPHIES DE *PENTANOGLMIUS EVOLUTUS* N. COMB.

Pentanogmius evolutus n. comb. se distingue par un certain nombre d'autapomorphies :

- (1) : le mésethmoïde long, large et pointu ;
- (2) : la petite fontanelle mésethmo-frontale ;
- (3) : l'ethmoïde latéral atrophié et prenant la forme d'un croc ;
- (4) : le prémaxillaire beaucoup plus long que haut ;
- (5) : la partie antérieure de la plage denticulée du dentaire qui forme un petit plateau perpendiculaire au corps de l'os ;
- (6) : l'orbitosphénoïde réduit ;
- (7) : le septum interorbitaire osseux incomplet du fait que l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïde ne sont pas articulés sur l'aile médio-dorsale du parasphénoïde ;
- (8) : le cinquième infraorbitaire très réduit ;
- (9) : la réduction du nombre des rayons branchiostèges de 7 à 9 ;
- (10) : le dermobasihyal en forme de pentagone ;
- (11) : le coracoïde réduit ;
- (12) : le grand nombre (81) de vertèbres ;
- (13) : les processus latéraux allongés sur les axonostes dorsaux postérieurs ;
- (14) : les écussons dorsaux dans l'écaillure.

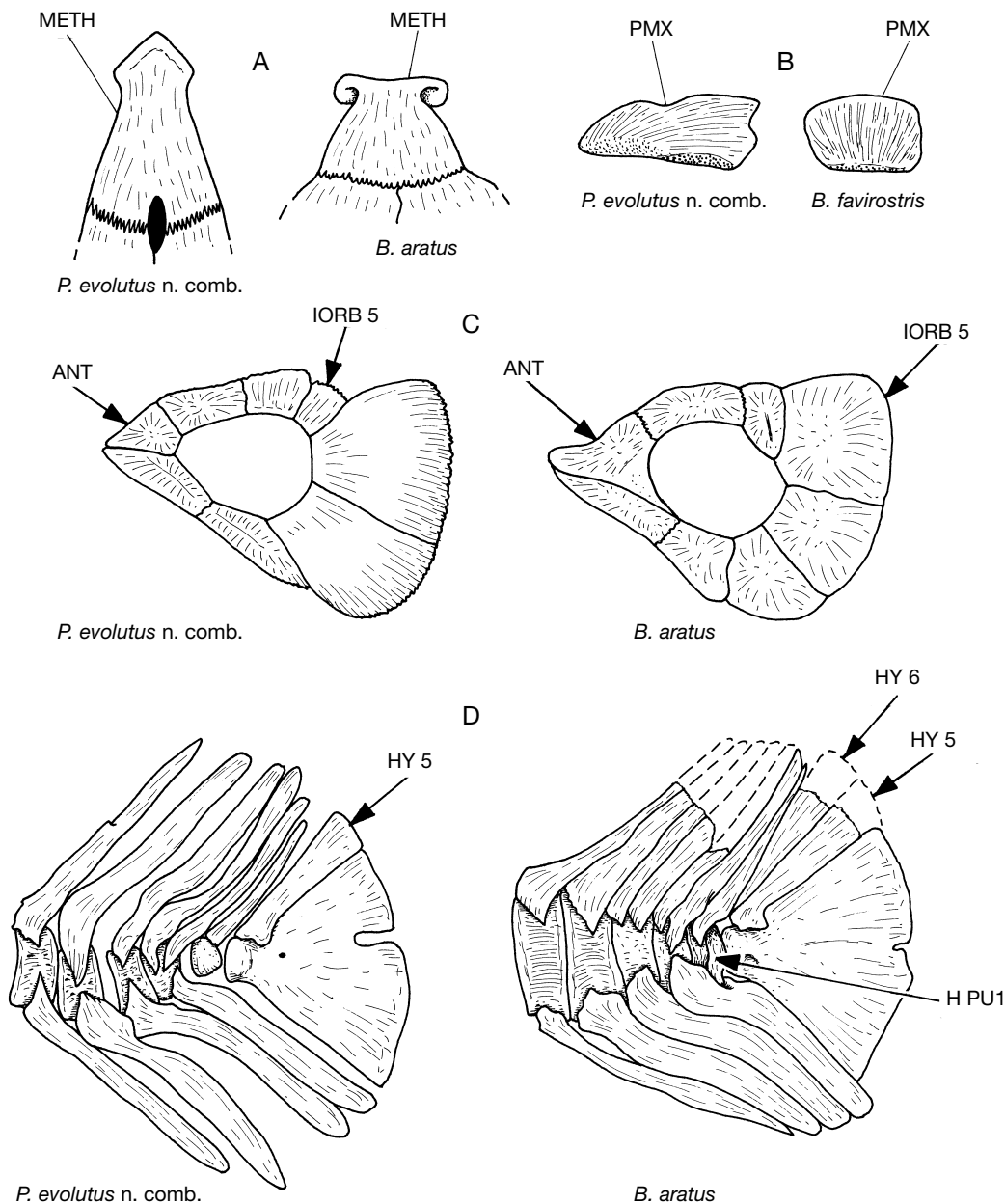


FIG. 16. — **A**, comparaison entre les méséthmoïdes de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. et de *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; **B**, comparaison entre les prémaxillaires gauches de *P. evolutus* n. comb. et de *B. favirostris* (Cope, 1877) ; **C**, comparaison entre les os circumorbitaires de *P. evolutus* n. comb. et de *B. aratus* ; **D**, comparaison entre les squelettes caudaux de *P. evolutus* n. comb. et de *B. aratus*. En C et D, les flèches attirent l'attention sur les principales différences qui opposent les téléostéens concernés. Mêmes abréviations qu'aux Figures 3, 4 et 13 et **H PU1**, arc hémal préural 1.

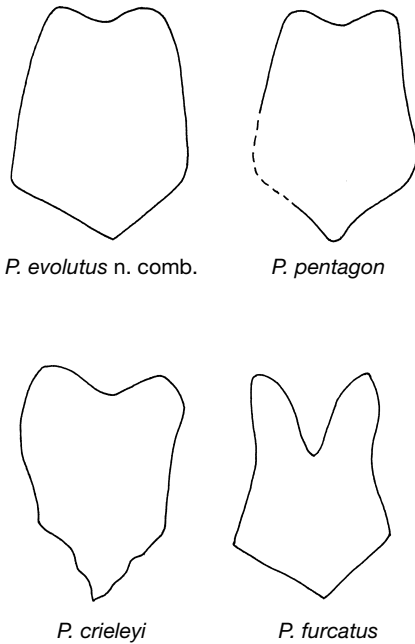


FIG. 17. — Comparaison de gauche à droite entre les dermobasihyaux de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. (spécimen KUVV 164), *P. pentagon* (Woodward, 1899) (holotype, NHM P. 41716a), *P. crieleyi* (Applegate, 1970) (d'après Applegate 1970 : fig. 196C) et *P. furcatus* (Fritsch, 1878) (d'après Fritsch 1878 : fig. 40). Pas à l'échelle.

P. evolutus n. comb. présente aussi le supramaxillaire qui, quoique articulé dans une encoche du maxillaire, envoie un petit prolongement pointu en avant de cette encoche. Ce caractère spécialisé se retrouve également chez *P. crieleyi* (Fig. 18) ainsi que chez *Bachea huilensis* Paramo-Fonseca, 1997 du Turonien de Colombie (Paramo-Fonseca 1997 : fig. 2).

Sans entrer dans une analyse très détaillée, il est clair que ces apomorphies distinguent *P. evolutus* n. comb. non seulement de *Bananogmius* mais aussi de la plupart des genres connus de Tselfatiiformes (Bardack 1965 ; Applegate 1970 ; Taverne 1983, 1999, 2000a-d, 2001a-c, 2002a, b, 2003 ; Paramo-Fonseca 1997).

Par contre, l'apomorphie (10) située sans doute possible *P. evolutus* n. comb. au sein de *Pentanogmius*, un genre jusqu'ici très mal connu, et dont la seule autapomorphie est d'avoir une plaque denticulée linguale pentagonale (Taverne 2000c).

Cependant, jusqu'à présent, ce dermobasihyal avait été mal interprété quant à son orientation dans la bouche du poisson. Le cas de *P. evolutus* n. comb. montre que l'extrémité pointue du pentagone n'est pas dirigée, comme on le pensait, vers l'avant (Woodward 1899 : pl. XIII, figs 5, 6 ; Taverne 2000c : fig. 2C) mais vers l'arrière pour s'encaster dans le dermobasibranchial dont le bord antérieur est creusé à cet effet. Taverne (2000c : fig. 2C) pensait également que cette plaque linguale pentagonale résultait de la fusion du dermobasihyal et du dermobasibranchial. On sait maintenant qu'elle n'est que l'unique dermobasihyal et que le dermobasibranchial constitue une seconde pièce formant la partie postérieure de la plaque linguale.

PENTANOGLMIUS EVOLUTUS N. COMB.

ET LES AUTRES ESPÈCES DE *PENTANOGLMIUS*

Jusqu'à aujourd'hui, le genre *Pentanogmius*, tel que définit par Taverne (2000c), comptait trois espèces, *P. pentagon* du Cénomaniens d'Angleterre qui en est l'espèce type, *P. furcatus* (Fritsch, 1878) du Turonien de Tchéquie et *P. crieleyi* (Applegate, 1970) du Campanien de l'Alabama (USA).

P. crieleyi est la mieux connue de ces trois espèces car on en possède divers fragments crâniens et quelques vertèbres (Applegate 1970 : fig. 196A-G). Elle diffère de *P. evolutus* n. comb. par son prémaxillaire beaucoup plus court mais dont le bord symphysaire est également courbe (contrairement à *Bananogmius* dont le prémaxillaire montre un bord symphysaire presque droit), par son parasphénoïde moins large et rétréci à l'avant ainsi que par la forme de son dermobasihyal plus pointu à l'arrière (angle de 80°) et dont les bords latéraux divergent vers l'avant, rendant cet os plus large antérieurement que postérieurement.

La pièce KUVV 12048 est constituée par les mâchoires d'un grand exemplaire de *P. crieleyi* aisément reconnaissable à la forme raccourcie de son prémaxillaire. Ces mâchoires sont proportionnellement un peu moins allongées que chez *P. evolutus* n. comb. mais le dentaire porte également un large rebord externe supportant la plaque denticulée ainsi qu'un bord symphysaire bifide,

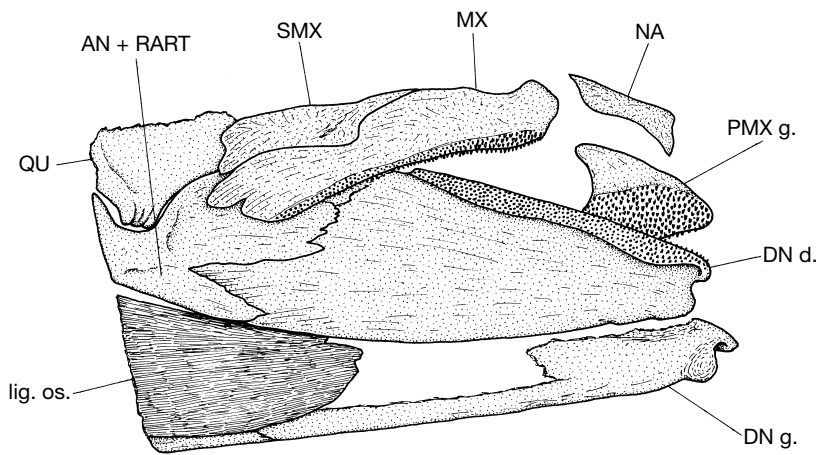


FIG. 18. — *Pentanogmius crieleyi* (Applegate, 1970), mâchoires du spécimen KUVV 12048. Mêmes abréviations qu'aux Figures 3, 8 et 9 et **d.**, droit ; **g.**, gauche. Échelle : 2 cm.

tandis que le supramaxillaire offre aussi un prolongement antérieur par rapport à l'encoche articulaire du maxillaire. On peut en déduire que ces trois caractères présents chez *P. evolutus* n. comb. et *P. crieleyi* sont très probablement d'ordre générique. Notons également que le prémaxillaire, le maxillaire et le dentaire du spécimen KUVV 12048 ont encore conservé une grande partie de leurs petits denticules pointus.

P. pentagon n'est connu que par des dermobasihyaux et un morceau de parasphénoïde (Woodward 1899 : pl. XIII, figs 5-7). Le parasphénoïde est moyennement large, comme chez *P. evolutus* n. comb. Son dermobasihyal ressemble beaucoup par sa forme à celui de *P. evolutus* n. comb. mais s'en distingue cependant par sa pointe postérieure un peu plus aiguë (angle de 92° chez NHM P. 41716a et de 87° chez NHM P. 47947).

P. furcatus a été décrit sur la base d'un seul dermobasihyal (Fritsch 1878 : fig. 40). Il diffère très nettement de celui de *P. evolutus* n. comb. et de celui des deux autres espèces par le gros processus allongé qui se détache de chaque coin du bord antérieur de l'os. Sa pointe postérieure est obtuse (angle de 105°).

PENTANOGMIOUS AU SEIN DES TSELFATIIFORMES

Les relations intergénériques au sein des Tselfatiiformes n'ont pas encore été étudiées. La discus-

sion relative à l'existence dans l'ordre d'une seule famille, les Plethodidae (Patterson 1993 : 627), ou de deux familles, les Plethodidae et les Tselfatiidae (Nelson 1994 : 90), demeure ouverte. Une fois terminée, cette révision générale de l'ordre apportera des réponses précises à ces différentes questions en suspens. Il n'est donc pas possible pour le moment de préciser de manière totalement satisfaisante les rapports de *Pentanogmius* avec les autres genres de Tselfatiiformes. Cependant, certaines constatations peuvent déjà être émises quant à la place de ce genre au sein de l'ordre.

Pentanogmius appartient manifestement au groupe majoritaire des Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat et non pas au petit groupe spécialisé à toit crânien très incurvé le long de la ligne médiane.

Dans le premier groupe, *Pentanogmius* se montre plus évolué qu'un clade qui réunit les genres *Bananogmius*, *Luxilites* Jordan, 1924, *Syntegmodus* et *Niobrara* Jordan, 1924 (Taverne 2001a-c, 2002a). Ce clade garde un certain nombre de plésiomorphies telles qu'un préoperculaire dont les deux branches sont bien développées et subégales, une plaque denticulée linguale en trois pièces, une ceinture et des nageoires pelviennes bien développées, un complexe hémamaxal de type 1, un petit arc hémal préural 1 et un sixième hypural

autogène, tous caractères par rapport auxquels *Pentanogmius* se montre plus spécialisé.

Ce genre paraît également plus évolué qu'un second clade qui renferme *Martinichthys* McClung, 1926, *Plethodus* Dixon, 1850, *Thryptodus* et *Pseudothryptodus* (Taverne 2000b, c, 2003) et qui possède déjà un préoperculaire à branche ventrale courte (Loomis 1900 : fig. 6 ; Taverne 2000b : figs 1, 9, 2003 : fig. 1) mais dont la condition primitive est d'avoir la plaque linguale encore composée de trois pièces (Taverne 2000b : fig. 10 C, D), là où *Pentanogmius* n'en offre plus que deux, et un squelette caudal qui conserve un sixième hypural autogène (obs. pers.) que *Pentanogmius* a déjà perdu.

Par contre, *Zanclites* Jordan, 1924, avec son cinquième hypural réduit et sa neurépine préurale 1 soudée au centre vertébral correspondant (Taverne 1999 : fig. 5), et *Moorevillia* Applegate, 1970, avec son crâne latéro-pariétal (Applegate 1970 : fig. 197 R), semblent plus évolués que *Pentanogmius*.

CONCLUSION

Le présent travail établit que « *Bananogmius* » *evolutus* appartient à l'ordre des Tselfatiiformes, qu'il diffère profondément de *Bananogmius* et de la plupart des autres genres de l'ordre mais qu'il se rapporte au contraire à *Pentanogmius*, genre jusqu'ici mal connu mais caractérisé par un dermobasihyal en forme de pentagone et qui comprend aussi les espèces *P. pentagon*, *P. furcatus* et *P. crieleyi*. Au sein des Tselfatiiformes à toit crânien assez plat, *Pentanogmius* se montre un genre évolué puisque la branche ventrale du préoperculaire y est courte, la ceinture pelvienne réduite, le complexe hémaxanal de type 3 et le sixième hypural perdu.

Remerciements

J'exprime ma vive gratitude à feu le Dr Colin Patterson et au Dr Peter Forey (NHM), au Dr John Maisey et à Melle Ivy Rutzky (AMNH) ainsi qu'au Dr John Chorn, au Prof. Dr Larry

Martin et au Dr Desui Miao (KUVV) pour l'accueil chaleureux reçu dans leurs laboratoires respectifs et l'autorisation qui m'a été donnée d'étudier le matériel concerné. J'adresse également mes remerciements à M. Phil Crabb, photographe au NHM, qui a réalisé les photographies de la Figure 1. Je remercie enfin le Prof. Dr. Mark V. H. Wilson de l'Université d'Alberta et le Prof. Dr. Paulo M. Brito de l'Université 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.
- BARDACK D. 1965. — New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. *The University of Kansas, Paleontological Contributions* 1: 1-9.
- BLOT J. 1968. — Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences*, D 266: 1943-1946.
- CAVIN L. 2001. — Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulimimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulimima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 94: 509-535.
- COPE E. D. 1877. — On some new or little known reptiles and fishes of the Cretaceous of Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society* 17: 176-181.
- DIXON F. 1850. — *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. Longman, Brown, Green & Longmans, London, XVI + 422 p.
- FIELITZ C. & SHIMADA K. 1999. — A new species of *Bananogmius* (Teleostei: Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *Journal of Paleontology* 73 (3): 504-511.
- FOREY P. L. 1973. — A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, suppl. 10: 1-222.
- FRIEBSCH A. 1878. — *Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation*. Verlag des Verfassers, In Commission bei Fr. Rivnac, Prague, 46 p.
- 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.
- LOOMIS F. B. 1900. — Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische

- aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica* 46: 213-286.
- NELSON G. J. 1973. — Notes on the structure and relationships of certain Cretaceous and Eocene teleostean fishes. *American Museum Novitates* 2524: 1-31.
- NELSON J. S. 1994. — *Fishes of the World*. 3rd ed. John Wiley & Sons Inc., New York, XVII + 600 p.
- PARAMO-FONSECA M. E. 1997. — *Bachea huilensis* nov. gen., nov. sp., premier Tselfatioidei (Teleostei) de Colombie. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences*, sér. IIB, *Sciences de la Terre et des Planètes*, 325: 147-150.
- PATTERSON C. 1993. — Osteichthyes: Teleostei, in BENTON M. J. (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London: 621-656.
- SCHULTZE H.-P., STEWART J. D., NEUNER A. M. & COLDIRON R. W. 1982. — Type and figured specimens of fossil vertebrates in the collection of the University of Kansas, Museum of Natural History. Part I. Fossil fishes. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* 73: 1-53.
- STEWART A. 1898. — A preliminary description of seven new species of fish from the Cretaceous of Kansas. *Kansas University Science Bulletin Quarterly* 7 A: 191-196.
- STEWART A. 1899. — Notes on the osteology of *Anogmius polymicrodus* Stewart. *Kansas University Science Bulletin Quarterly* 8 A: 117-121.
- STEWART A. 1900. — Teleosts of the Upper Cretaceous, in WILLISTON S. W. (ed.), *The University Geological Survey of Kansas*, VI, *Paleontology*, II, *Carboniferous and Cretaceous*. Morgan W. Y. State printer, Topeka: 257-403.
- TAVERNE L. 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.
- TAVERNE L. 1983. — Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 113 (2): 165-181.
- TAVERNE L. 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.
- TAVERNE L. 2000a. — *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas* 22 (1): 5-22.
- TAVERNE L. 2000b. — Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Geobios* 33 (2): 211-222.
- TAVERNE L. 2000c. — Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 67 (1): 94-123.
- TAVERNE L. 2000d. — *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov. de l'Albien (Crétacé) marin de Provence (France) et l'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiformes (Osteichthyes, Teleostei). *Cybium* 24 (4): 371-381.
- TAVERNE L. 2001a. — Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Osteichthyes, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (États-Unis). *Belgian Journal of Zoology* 131 (1): 3-16.
- TAVERNE L. 2001b. — Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et d'Europe. *Geodiversitas* 23 (1): 17-40.
- TAVERNE L. 2001c. — Révision de *Syntegmodus altus* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Cybium* 25 (3): 251-260.
- TAVERNE L. 2002a. — Révision de *Luxilites striolatus*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Belgian Journal of Zoology* 132 (1): 25-34.
- TAVERNE L. 2002b. — Étude de *Pseudanogmius maiseyi* gen. et sp. nov., poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Geobios* 35 (5): 605-614.
- TAVERNE L. 2003. — Redescription critique des genres *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* et *Paranogmius*, poissons marins (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur des États-Unis, d'Égypte et de Libye. *Belgian Journal of Zoology* 133 (2): 163-173.
- WHITE E. I. & MOY-THOMAS J. A. 1940. — Notes on the nomenclature of fossil fishes. Part I. Homonyms A-C. *The Annals and Magazine of Natural History* ser. 11, 5 (48): 502-507.
- WHITLEY G. 1940. — The Nomenclator Zoologicus and some new fish names. *The Australian Naturalist* 10 (7): 241-243.
- WOODWARD A. S. 1899. — On the Cretaceous fish *Plethodus*. *The Annals and Magazine of Natural History* ser. 7, 3 (17): 353-361.
- WOODWARD A. S. 1901. — *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*. Part IV. Trustees of the British Museum (Natural History), London: XVII + 636 p.

Soumis le 30 décembre 2002 ;
 accepté le 6 mai 2003.