

**RÉVISION DE *ZANCLITES XENURUS*,
TÉLÉOSTÉEN (PISCES, TSELFATIIFORMES) MARIN
DU SANTONNIEN (CRÉTACÉ SUPÉRIEUR)
DU KANSAS (ÉTATS-UNIS)**

LOUIS TAVERNE

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

Résumé. L'auteur étudie l'ostéologie de *Zanclites xenurus*, un téléostéen fossile du Crétacé supérieur marin du Kansas. Il redéfinit le genre, établit ses autapomorphies, confirme son appartenance aux Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes) et discute de ses affinités au sein de ce taxon.

Mots clefs : *Zanclites xenurus*, Teleostei, Tselfatiiformes, Santonien marin, Kansas, ostéologie.

Revision of *Zanclites xenurus*, marine teleost (Pisces, Tselfatiiformes) from the Santonian (Upper Cretaceous) of Kansas (United States)

Abstract. The author studies the osteology of *Zanclites xenurus*, a fossil teleost from the marine Upper Cretaceous of Kansas. He redefines the genus, shows its autapomorphies, confirms its belonging to the Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes) and discusses about its relationships within this taxon.

Key words : *Zanclites xenurus*, Teleostei, Tselfatiiformes, marine Santonian, Kansas, osteology.

INTRODUCTION

Zanclites xenurus Jordan, 1924 est un genre monospécifique provenant des gisements du Santonien (Crétacé supérieur) marin du Kansas, Etats-Unis (SCHULTZE *et al.*, 1982 : 35). Il a été décrit sur la base d'un seul exemplaire presque complet et relativement bien conservé (JORDAN, 1924 : 224-225). Il a été initialement rapporté à une nouvelle famille, les Niobrariidae, ainsi que quatre autres genres monospécifiques du Crétacé supérieur du Kansas, *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924, *Kansanus martini* JORDAN, 1924, *Luxilites striolatus* JORDAN, 1924 et *Ferrifrons rugosus* JORDAN, 1924. Aujourd'hui, les Niobrariidae sont considérés comme synonymes des Plethodidae, une famille de poissons téléostéens appartenant à l'ordre fossile des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes (PATTERSON, 1993 : 627; NELSON, 1994 : 90). Remarquons cependant que, si *Niobrara encarsia* et *Luxilites striolatus* sont bien des Plethodidae (obs. pers.; ils feront l'objet d'une révision ultérieure), *Kansanus martini* et *Ferrifrons rugosus* n'appartiennent pas à cette famille. Le premier est un représentant des Pachyrhizodontidae (SCHULTZE *et al.*, 1982 : 35; obs. pers.). Le second est en par-

tie faux. Seules la tête et la portion antérieure du corps sont de vrais éléments fossiles, alors que le reste du corps et la queue ont été sculptés dans le substrat (obs. pers.). ARRATIA & CHORN (1998) ont montré que *Ferrifrons rugosus* était un acanthomorphe archaïque.

Dans sa description originale, JORDAN (1924 : 225) écrit que « (the) head (is) so crushed that few separate bones can be traced », ce qui explique qu'il ne dit quasi rien du squelette céphalique du poisson. De plus, cet auteur identifie erronément les os ptérygoïdes comme les mâchoires de l'exemplaire concerné, les vrais mâchoires étant perdues. Or, ma propre observation a montré que les portions préservées de la tête en permettent, au contraire, une bonne compréhension, même si le museau et une grande part de la moitié droite du toit crânien ne sont pas conservés. JORDAN (1924) ne dit rien non plus du complexe urophore du fossile bien que celui-ci soit en parfait état.

Ces éléments rendent donc nécessaire la révision de *Zanclites xenurus* et la discussion de ses relations phylogénétiques. C'est là l'objet du présent article qui s'inscrit également dans la série de publications que je consacre à l'étude de l'ordre des Tselfatiiformes (TAVERNE, 1975, 1983, sous presse a, b, c et divers travaux en préparation).

Rappelons que les Tselfatiiformes 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 modernes. L'ordre renferme une douzaine de genres répartis en deux familles, les Plethodidae et les Tselfatiidae, pour les uns (NELSON, 1994) ou regroupés en une seule famille des Plethodidae pour les autres (PATTERSON, 1993). C'étaient des poissons de taille moyenne à grande, certains dépassant largement le mètre de longueur. Ils habitaient les eaux de la Mésogée eurafricaine, de la mer intérieure nord-américaine et du Paléootlantique.

Leur morphologie rappelle celle des Coryphaenidae et des Scombridae actuels et indique des formes à nage rapide. Leur corps est comprimé latéralement, allongé et plus ou moins élevé selon les cas. Les nageoires dorsale et anale sont hautes et longues, la dorsale s'étendant même sur toute la longueur du corps. Les nageoires pectorales sont longues et insérées haut sur les flancs. Les nageoires pelviennes sont en position abdominale et fréquemment réduites. La nageoire caudale est grande, bilobée et montre une forte hypurostégie. Le crâne est médio-pariétal, avec de grands pariétaux. La fosse temporale est couverte latéralement par le ptérotique. Le supratemporal est réduit. Le rétroarticulaire est soudé à l'angulaire mais l'articulaire demeure autogène. Des ligaments ossifiés relient la région symphysaire de la mandibule aux deux cleithra. Les dents sont très petites, pointues et regroupées en plages. Les os dentés des mâchoires et du palais sont traversés par de petits canalicules qui leur donnent un aspect ponctué tout à fait caractéristique. Les arcs neuraux et hémaux sont autogènes tout au long du squelette axial. Le sommet des ptérygophores dorsaux et anaux s'épanouit en un petit plateau. La dichotomie et la segmentation des lépidotriches sont inexistantes ou ne se marquent qu'à l'extrémité distale de ces derniers. Il n'y a ni épuraux ni uroneurax. Le parhypural est perdu. Les vertèbres urales I et II sont soudées. Les quatre premiers hypuraux fusionnent en une large plaque, elle-même soudée à la vertèbre terminale.

La position systématique des Tselfatiiformes a toujours posé problème. Ils ont tour à tour été rangés dans les Osteoglossiformes, les Albuliformes, les Clupeiformes, les Atheriniformes, les Scombriformes ou tenus en position *incertae sedis* (NELSON, 1994).

Récemment, TAVERNE (sous presse a) a montré par une analyse cladistique détaillée que les Tselfatiiformes étaient des Clupeocephala archaïques dont les caractères étaient apomorphes par rapport à ceux des Crossognathiformes et plésiomorphes par rapport à ceux d'un clade groupant les Otocephala (Clupeomorpha + Ostariophysi) et les Euteleostei.

Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes et leur position systématique, je renvoie le lecteur à TAVERNE (sous presse a).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'holotype et unique spécimen de *Zanclites xenurus* est conservé dans les collections paléontologiques de l'Université du Kansas à Lawrence (Kansas, U. S. A.) où il porte le N° KUVV 52. Il a été mis au jour à $\frac{1}{2}$ mille au nord-est de Gove City, dans le comté de Gove, au Kansas. Il provient du Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation et est d'âge santorien.

Le matériel a été examiné à l'aide d'un stéréomicroscope Wild M 5. L'observation de certains détails du crâne a été facilitée par une immersion dans l'éthanol. Les dessins ont été réalisés par l'auteur grâce à une chambre claire (camera lucida).

ÉTUDE DU MATÉRIEL

Généralités (Fig. 1)

L'unique spécimen de *Zanclites xenurus* mesure 45,5 cm de longueur standard et 58 cm de longueur totale. La hauteur maximale du corps est de 14 cm mais elle ne peut être estimée qu'approximativement car le sommet du dos manque dans la région antérieure du poisson. La tête seule, région operculaire comprise, est longue de 12 cm mais le museau n'est pas conservé. Le corps est allongé et modérément élevé. Le pédoncule caudal est court et mince. La forme générale elliptique du poisson rappelle beaucoup celle des Scombridae.

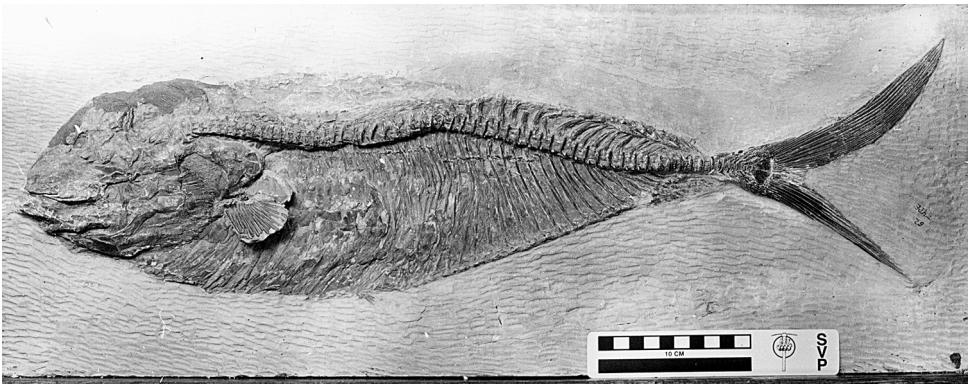


Fig. 1a. – *Zanclites xenurus* JORDAN, 1924. – Le spécimen holotype N° KUVV 52 (photographie due à la courtoisie de John CHORN de l'Université du Kansas à Lawrence).

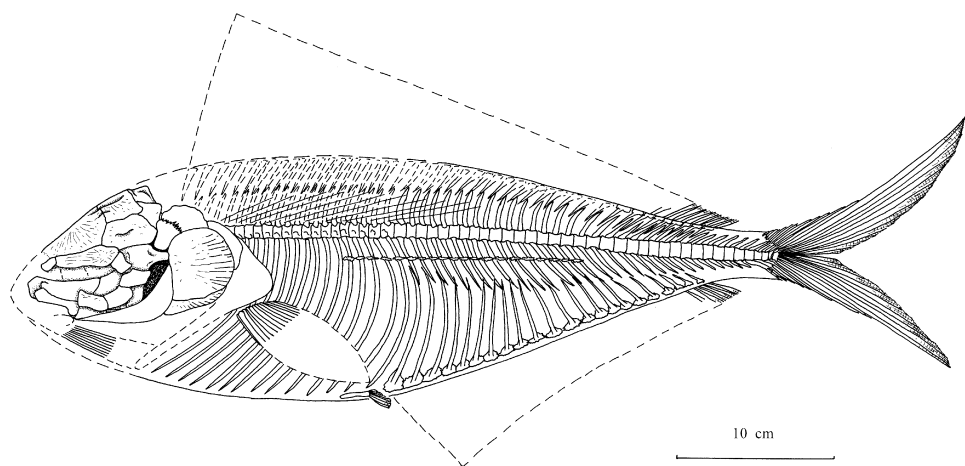


Fig. 1b. – Reconstitution du squelette complet.

Le crâne (Fig. 2)

La tête est écrasée. La région voméro-ethmoïdienne, les nasaux, l'extrémité antérieure du frontal gauche et la plus grande partie du frontal droit manquent. Toutefois, le substrat a été sculpté au-dessus des quelques restes de ce frontal droit pour donner l'illusion d'un profil crânien supérieur complet.

Le toit crânien est relativement plat et très large. Cette largeur est maximale dans la région postorbitaire. Les frontaux sont vastes, larges mais, vers l'arrière, ils ne dépassent pas le niveau de l'extrémité postérieure de l'orbite. Les pariétaux, à peu près quadrangulaires et de très grande taille, sont jointifs en arrière des frontaux, déterminant ainsi un crâne de type médio-pariétal. Près de son bord médian, chaque pariétal porte une forte crête parallèle à l'axe du poisson. Ces deux crêtes délimitent entre elles une dépression allongée qui, vers l'avant, se prolonge légèrement sur les frontaux et, vers l'arrière, atteint presque le niveau du supraoccipital. Plus latéralement, une autre crête, très courte, se remarque à la limite du frontal et du pariétal. Seul le ptérotique gauche est conservé. Il est très développé, plus long que large, plus large à l'arrière qu'à l'avant et porte en son milieu une forte protubérance qui surplombe une *dilatator fossa* très peu marquée. La surface des frontaux et des pariétaux est ornée de ridules. Les canaux sensoriels supraorbitaire et post-orbitaire (= otique) sont entièrement fermés et n'ont pas laissé de traces visibles à la surface du crâne. L'extrémité postérieure du toit crânien est formée par le supraoccipital et les épitiques (= épioccipitaux). Le supraoccipital est large, orné d'une petite crête médiane et d'un petit bourrelet transversal situé juste à la limite avec les pariétaux. L'épitiotique gauche est le seul préservé. Il est bien développé, à peu près aussi long que large et forme une sorte de gros ergot postérieur. La fosse temporale (= posttemporale) n'est pas visible à l'arrière de la face latérale du crâne car le ptérotique la recouvre entièrement. Le supra-temporal (= extrascapulaire) gauche est préservé. C'est un os de taille modérée, situé latéralement derrière le ptérotique et l'épitiotique auxquels il s'applique fermement. Son composant membranodermique est bien développé. Postérieurement, il est articulé par une

suture dentelée avec le posttemporal. Il ne rejoint pas son homologue sur la ligne médiane du crâne et ne représente, en fait, que la partie latérale d'un supratemporal primitif. La commissure sensorielle extrascapulaire n'a laissé aucune trace visible à la surface de l'os.

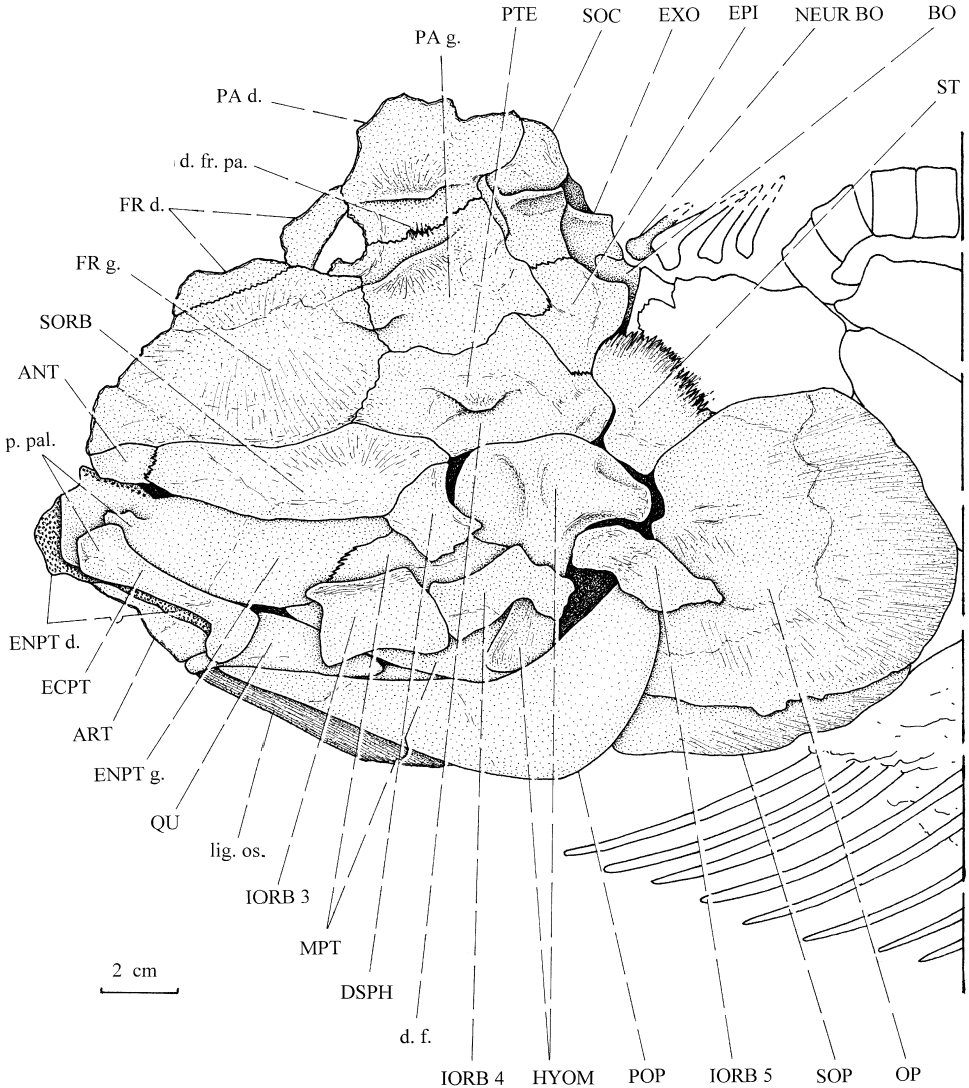


Fig. 2. – *Zanclites xenurus* JORDAN, 1924. La tête du spécimen holotype N° KUV 52 en vue latérale gauche. Le toit crânien a été rabattu sur le neurocrâne par la fossilisation. Les pièces du squelette axial et de la ceinture scapulaire reprises telles quelles sur la figure 3 ne sont pas ombrées ni légendées.

Le toit crânien, rabattu sur le substrat, couvre le neurocrâne dont quasi rien n'est connu. La faible hauteur de l'hyomandibulaire, du carré et de la branche dorsale du pré-

operculaire font penser que ce neurocrâne devait être peu élevé. Une partie de l'exoccipital droit et du basioccipital sont visibles derrière le supraoccipital et l'épiotique. Le basioccipital forme une légère saillie en arrière du neurocrâne et réalise seul le condyle articulaire pour la première vertèbre. Un petit arc neural surmonte le basioccipital.

De la série circumorbitaire gauche, six os sont conservés : l'antorbitaire, le supraorbitaire, les trois infraorbitaires postérieurs et le dermosphénotique. Le premier (= lacrymal) et le deuxième (= jugal) infraorbitaires manquent. L'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique sont des os épais, articulés entre eux, comme chez presque tous les Tselfatiiformes (obs. pers.). L'antorbitaire est petit et son bord antéro-dorsal est articulé avec le bord latéral du frontal. Le supraorbitaire est large, extrêmement allongé, orné de ridules et articulé avec le frontal et la partie antérieure du ptérotique. Le dermosphénotique est modérément développé et presque quadrangulaire. Contrairement au cas de nombreux Tselfatiiformes (obs. pers.), il ne s'articule pas avec le frontal et le ptérotique; cela est assurément dû à l'allongement très marqué du supraorbitaire dont la partie postérieure envahit la place normalement occupée par le dermosphénotique. Les troisième, quatrième et cinquième infraorbitaires ont été déplacés par la fossilisation et se présentent l'un derrière l'autre depuis le niveau du métaptérygoïde jusqu'au bord antérieur de l'operculaire. Ces trois os sont bien développés, avec un composant membranodermique important, mais ils n'atteignent cependant pas l'ampleur que les trois infraorbitaires postérieurs prennent chez de nombreux Tselfatiiformes (obs. pers.). Des traces du canal sensoriel infraorbitaire se voient le long du bord antérieur du troisième infraorbitaire. On n'observe pas d'anneau osseux sclérotique.

Les mâchoires ne sont pas conservées. Seul s'observe un fragment de l'articulaire gauche, au niveau de la jonction avec le carré. Les mâchoires signalées par JORDAN (1924 : 225) sont les os ptérygoïdes. La position avancée du condyle articulaire du carré et les longueurs importantes de l'entoptérygoïde, du métaptérygoïde et de la branche ventrale du préoperculaire amènent à penser que ces mâchoires étaient courtes, à la manière des *Gonorrhynchoidei* ou des *Argentinoidei*.

Le palatin n'est pas conservé. Les autres pièces de l'arc palato-carré sont visibles. L'entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde) est long et large, aussi large vers l'avant qu'à l'arrière. Sa face interne est criblée de minuscules puits, restes de l'implantation de denticules et typiques des Tselfatiiformes. Une série de ces alvéoles dentaires se remarque aussi sur la face externe de l'os, le long de la partie la plus antérieure de son bord dorsal. Près de son extrémité antérieure, la face externe de l'os porte un processus bien marqué. L'ectoptérygoïde est édenté, épaissi en une sorte de gros bâtonnet osseux assez court, quelque peu élargi au niveau son extrémité postérieure qui contacte le carré et renflé antérieurement en un gros nodule osseux qui touche le processus de la face externe de l'entoptérygoïde, formant ainsi une sorte de vaste contrefort osseux. Il est probable que ce contrefort servait de soutien à un gros palatin. Le métaptérygoïde est très étendu mais l'essentiel de sa surface est couvert par les troisième et quatrième infraorbitaires; vers l'avant, il touche l'entoptérygoïde et, vers l'arrière, l'hyomandibulaire. Le carré est très petit, en forme de triangle écrasé et situé sous l'entoptérygoïde et le métaptérygoïde. Son condyle articulaire effilé touche l'articulaire.

La série operculaire droite est bien conservée. Le préoperculaire offre une branche ventrale très allongée et une branche dorsale, au contraire, peu élevée et qui ne rejoint pas

le niveau du ptérotique. Juste en arrière du carré, le bord supérieur de la branche ventrale du préoperculaire se dédouble et forme une petite gouttière qui recevait probablement le symplectique, lequel n'est toutefois pas visible. Le canal sensoriel préoperculaire n'a pas laissé de trace à la surface de l'os. L'operculaire est arrondi et d'assez grande taille. Son bord supérieur remonte jusqu'au supratemporal et au posttemporal. Son coin antéro-dorsal est creusé d'une encoche pour le *processus opercularis* de l'hyomandibulaire. Le sous-operculaire est étroit et allongé. La surface du préoperculaire, de l'operculaire et du sous-operculaire est ornée de ridules. On n'observe ni l'interoperculaire ni les rayons branchiostéges.

Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 2)

L'hyomandibulaire est le seul os visible de l'arc hyoïdien. Sa partie dorsale est large, s'articule contre le bord latéral du ptérotique, juste en dessous de la très faible *dilatator fossa*, et surplombe partiellement le métaptérygoïde. La branche ventrale de l'hyomandibulaire est courte et épaisse. Le *processus opercularis* est long et large. Rien n'est connu des autres pièces hyoïdiennes ni du squelette branchial.

Sous le préoperculaire, on distingue les restes partiels d'un amas de ligaments ossifiés. Des ligaments de ce type sont connus chez *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, 1943 où ils relient la région symphysaire de la mandibule à la branche ventrale du cleithrum (ARAMBOURG, 1954 : fig. 66, pl. XV, fig. 3; TAVERNE, 1983 : fig. 2). J'en ai observé également chez la plupart des autres Tselfatiiformes.

Les ceintures (Figs 1, 3)

La ceinture scapulaire est très développée. Le posttemporal est vaste, aliforme, articulé antérieurement avec le supratemporal et il surplombe l'operculaire. L'hypercleithrum (=supracleithrum) est long et large. La surface du posttemporal et surtout celle de l'hypercleithrum sont ornées de ridules. Le cleithrum est de grande taille. Il a été légèrement déplacé vers le haut par la fossilisation, de telle sorte que la plus grande partie de sa branche ventrale se retrouve cachée sous l'operculaire et le sous-operculaire. La branche dorsale du cleithrum est très large, surtout vers le bas, et porte une grosse ride qui servait sans doute d'attache musculaire. On n'observe pas de postcleithrum. La scapula (= hypercoracoïde), le coracoïde (= hypocoracoïde), le mésocoracoïde et les ptérygophores pectoraux ne sont pas connus. Seule la base de la nageoire pectorale est conservée, ce qui a amené JORDAN (1924 : 224-225) à conclure erronément qu'elle était courte. On ignore en fait sa longueur réelle. Elle compte 13 rayons, le premier de la série étant le plus épais. JORDAN (1924 : 224) en mentionne seulement 12. On n'observe pas de petite épine impaire initiale sur cette nageoire.

La ceinture pelvienne et ses nageoires sont minuscules et occupent une position abdominale, juste en avant du premier ptérygophore anal. Les nageoires pelviennes comptent chacune 7 rayons. JORDAN (1924 : 224) en signale 6. L'origine des nageoires pelviennes est située au niveau de la jonction entre les vingt et unième et vingt-deuxième vertèbres.

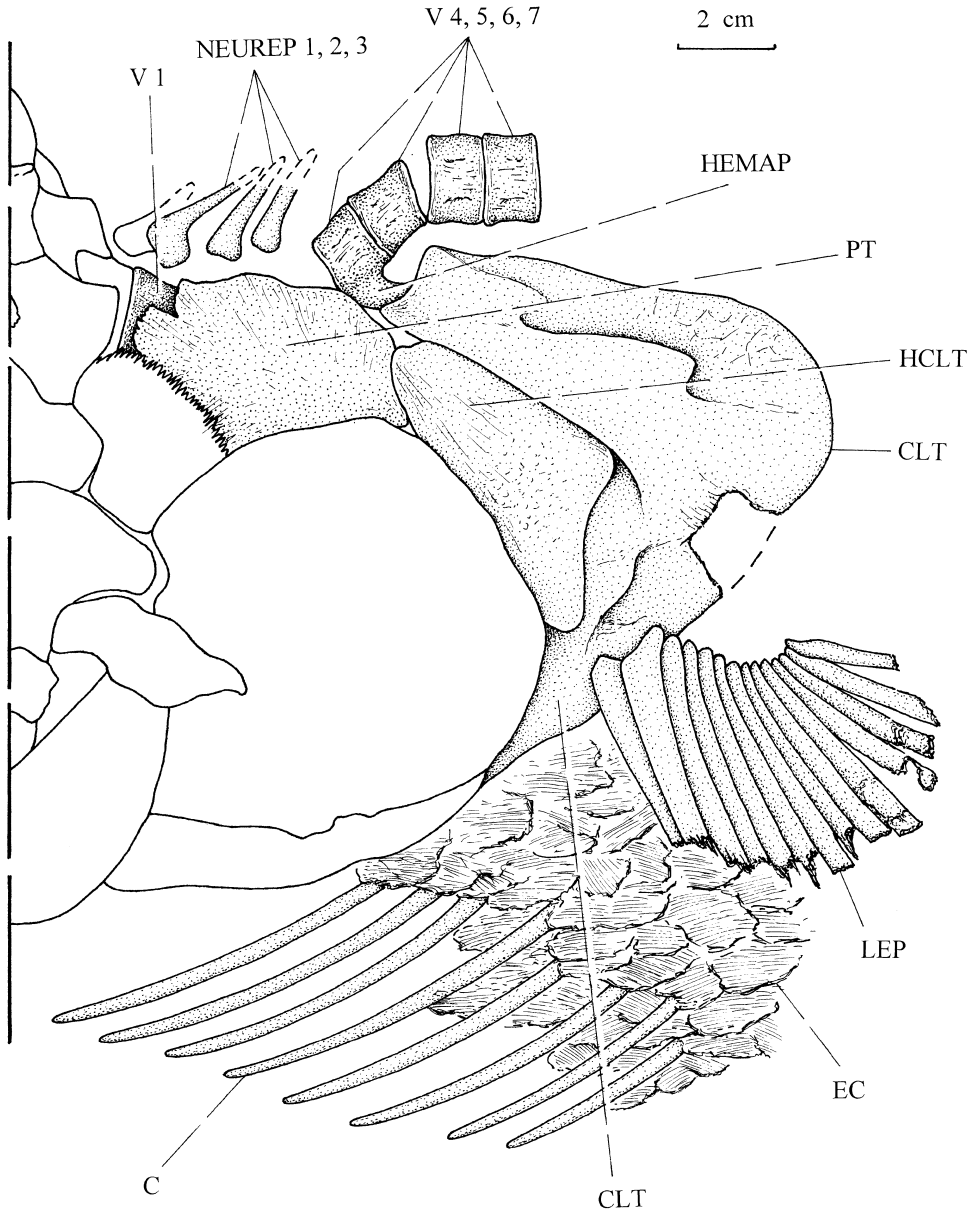


Fig. 3. – *Zanclites xenurus* JORDAN, 1924. La ceinture scapulaire et le début du squelette axial du spécimen holotype N° KUVF 52. Les pièces du crâne reprises telles quelles de la figure 2 ne sont pas ombrées ni légendées.

Le squelette axial (Fig. 1, 4)

Un fragment de la première vertèbre s'observe accolé au basioccipital et surmonté d'un petit arc neural et d'une courte neurépine. Les deux vertèbres suivantes sont recouvertes par le posttemporal et seuls sont visibles les arcs neuraux et les neurépines correspondantes. La quatrième vertèbre est la première qui se voit en entier. En tenant compte de ces faits, on relève un total de 62 vertèbres dont 26 abdominales et 36 caudales, y compris la vertèbre préurale I réduite et le petit centre terminal ural I et II. JORDAN (1924 : 225) compte 56 vertèbres dont 18 abdominales et 38 caudales. Il est vraisemblable que les premières vertèbres ainsi que le petit centre terminal ont échappé à son observation.

Les vertèbres sont fortes et plus hautes que longues. Celles de la région abdominale sont un peu plus hautes et un peu plus étroites que celles de la région caudale. Les vertèbres situées au niveau du court pédoncule caudal sont légèrement plus massives que les vertèbres caudales qui précèdent. Les faces latérales des vertèbres sont ornées de très fines rides horizontales et, parfois, de très petites alvéoles.

Les arcs neuraux (= neurarcuaux) sont autogènes sur toute la longueur du squelette axial. Les neurépines (= neuracanthes) sont courtes mais épaisses. Elles demeurent à peu près verticales jusqu'au niveau de la quarantième vertèbre. Au-delà, les neurépines s'allongent quelque peu et s'inclinent davantage vers l'arrière.

Dans la région abdominale, l'arc hémal (= hémarcual) se présente sous forme d'hémapophyses qui ne se referment pas sur elles-mêmes en une arche. L'arc hémal des trois premières vertèbres n'est pas connu. Celui de la quatrième vertèbre est bien développé et soudé au corps vertébral qu'il dépasse nettement vers le bas. Plus en arrière dans la région abdominale, l'arc hémal devient une sorte de gros processus (ce que JORDAN (1924 : 225) appelle « blunt process ») soudé à la région antéro-ventrale du corps vertébral. Cette soudure n'est cependant pas complète car une ligne de suture s'observe dorsalement, à la limite de l'hémapophyse et du corps vertébral. Dans la région caudale, l'arc hémal se referme sur lui-même en une arche et devient autogène puisqu'il s'appuie sur la vertèbre mais ne s'y soude pas. Dès la première vertèbre caudale, l'arc hémal se prolonge par une hémépine (= hémacanthé). Celles-ci sont longues et fortes. Leur longueur diminue au fur et à mesure que l'on s'approche de la queue, de même que s'accroît leur inclinaison vers l'arrière.

Les côtes sont longues, fortes, incurvées, souvent ornées d'un sillon médian, appliquées contre les hémapophyses correspondantes. Leur incurvation est très marquée au niveau des premières côtes mais elle diminue au niveau des côtes ultérieures. Ventralement, les côtes descendent jusqu'au bas du *situs viscerum*.

Des fragments d'épineuraux longs et fins s'observent dans la région abdominale où ils s'articulent sur les arcs neuraux mais sans s'y souder. On remarque aussi de petits épipleuraux courts, larges, à bords déchiquetés, plus ou moins articulés entre eux qui sont associés aux dernières côtes et aux premières hémépines.

Les nageoires dorsale et anale (Figs 1, 4B, C)

Le sommet du dos manque dans la première moitié du corps du poisson. On ignore donc où débutait la nageoire dorsale. On peut penser qu'elle était très longue et commençait un

peu en arrière de la tête, comme chez tous les autres Tselfatiiformes (obs. pers.), puisqu'on trouve quelques fragments de longs ptérygophores dorsaux dans cette région. Seuls les derniers ptérygophores dorsaux et quelques fragments des ultimes rayons sont bien conservés. Ces ptérygophores et les neurépinnes correspondantes sont dans un rapport 1/1 et, d'autre part, la nageoire dorsale se termine au niveau de la cinquante-quatrième vertèbre. On peut en déduire que la nageoire dorsale devait comporter une cinquantaine de rayons. Chaque ptérygophore est formé d'une tige osseuse (= axonoste) surmontée d'un plateau élargi,

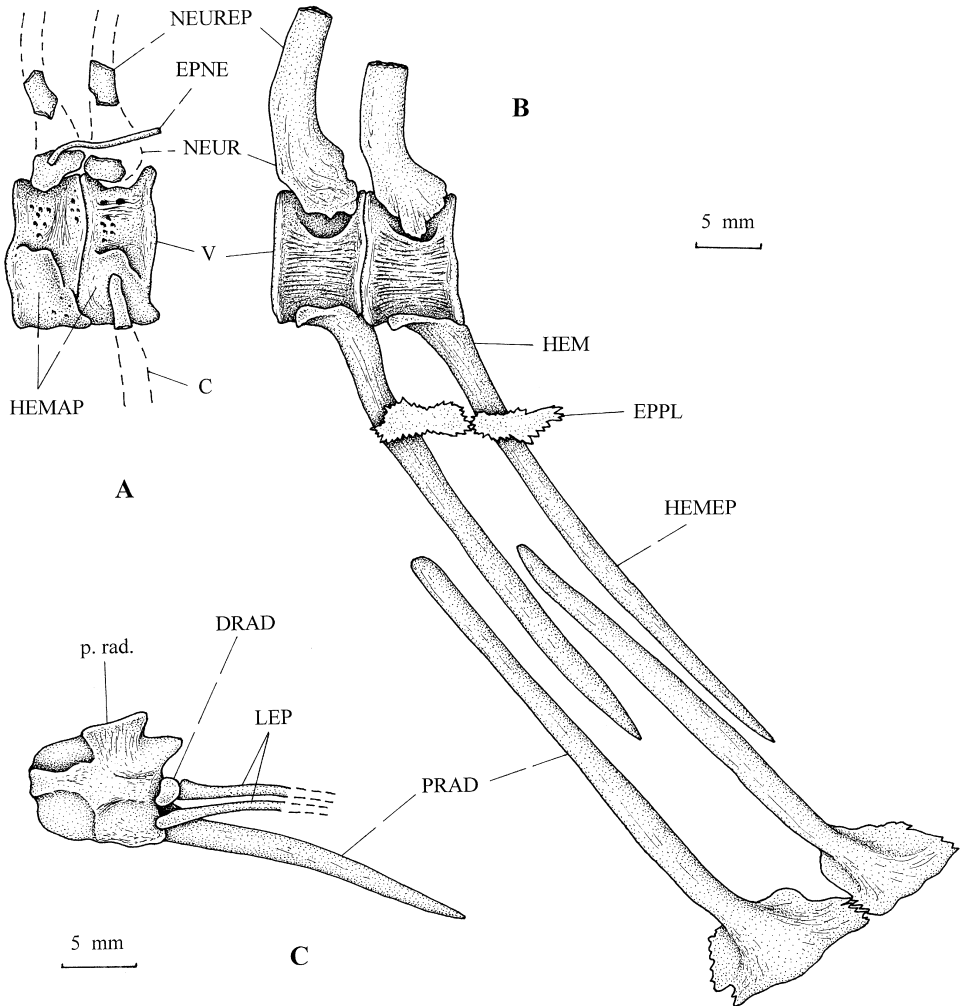


Fig. 4. — *Zanclites xenurus* JORDAN, 1924. Parties du squelette postcrânien du spécimen holotype N° KUVV 52. (A) les dix-neuvième et vingtième vertèbres, dans la région abdominale; (B) les trente-septième et trente-huitième vertèbres, dans la région caudale, et les ptérygophores anaux associés; (C) un ptérygophore dorsal postérieur en position oblique, avec son plateau supérieur aplati sur le substrat et en vue dorsale.

comme chez *Tselfatia formosa* (TAVERNE, 1975 : fig. 1). Il y a aussi une toute petite pièce distale (= baséoste) qui s'intercale entre les bases des deux hémi-lépidotriches de chaque rayon. Les plateaux des ptérygophores successifs s'articulent entre eux.

Seuls les derniers rayons de la nageoire anale sont préservés mais tous les ptérygophores anaux sont présents. On en compte 22. On peut donc estimer que la nageoire anale comportait 24 ou 25 rayons, y compris les petits rayons épineux initiaux. Le premier ptérygophore anal est le plus long et le plus épais de la série. Il longe le bord antérieur de la première hémépine tout en s'incurvant, de telle sorte que son extrémité ventrale se recourbe vers l'avant, déterminant ainsi ce que BLOT (1968 : fig. 1 III) a dénommé un complexe hémamaxal de type 3 et qui se retrouve chez la plupart des *Tselfatiiformes* (obs. pers.). Cette incurvation s'estompe très vite sur les ptérygophores suivants qui redeviennent alors rectilignes, acquièrent peu à peu une orientation qui les incline de l'avant vers l'arrière et dont la longueur diminue progressivement en s'approchant de la queue. Les extrémités ventrales des ptérygophores anaux forment des expansions osseuses aliformes qui s'imbriquent les unes dans les autres. La correspondance entre les ptérygophores anaux et les hémépines se fait dans un rapport 1/1.

Le squelette caudal (Fig. 5)

Les ultimes vertèbres caudales deviennent progressivement de plus en plus petites et montrent des faces latérales peu ornementées. La vertèbre préurale I est très réduite. Les vertèbres urales I et II sont fusionnées en un petit centre terminal soudé à une plaque hypurale. Les dernières neurépines et hémépines sont larges, épaisses et en contact les unes avec les autres. Les quatre dernières hémépines sont plus allongées que les précédentes. Les neurépines préurales I et II sont complètes, toutefois la neurépine préurale I est beaucoup plus fine que celles qui la précèdent. Les derniers arcs neuraux et hémaux sont articulés mais pas soudés aux vertèbres correspondantes dont ils recouvrent une partie importante des faces latérales. L'arc neural préural I fait exception; il est soudé au centre préural I. L'arc hémal préural I et son parhypural ont disparu comme chez la plupart des *Tselfatiiformes* (obs. pers.). Certains *Tselfatiiformes* primitifs possèdent encore un petit arc hémal préural I mais plus de parhypural (obs. pers.). Les deux hypuraux ventraux et les premiers hypuraux dorsaux sont fusionnés en une vaste plaque hypurale, elle-même soudée au petit centre terminal ural I et II. Le bord ventral de cette plaque est accolé à l'hémépine préurale II. Une légère rainure marque encore, au milieu de la plaque, la limite entre les hypuraux ventraux et dorsaux. Ce sont très probablement les troisième et quatrième hypuraux qui entrent dans la composition de la moitié dorsale de la plaque hypurale chez les *Tselfatiiformes*, à l'exclusion du cinquième et à l'inverse de ce que pensait TAVERNE (1983 : fig. 5), puisque BARDACK & TELLER-MARSHALL (1980 : fig. 3) figurent un exemplaire de *Tselfatia formosa* chez lequel la région distale de la moitié supérieure de la plaque hypurale se divise encore clairement en deux hypuraux distincts. Le cinquième hypural est autogène mais très réduit. Son extrémité antérieure effilée n'atteint pas le niveau du petit centre terminal. Il n'y a pas d'épural ni d'uroneuraux, ce qui est le cas chez tous les *Tselfatiiformes* que j'ai pu examiner. Les possibles uroneuraux signalés par NELSON (1973 : fig. 6C) chez un *Bananogmius* sp. sont respectivement une courte neurépine préurale I et le cinquième hypural autogène (obs. pers.).

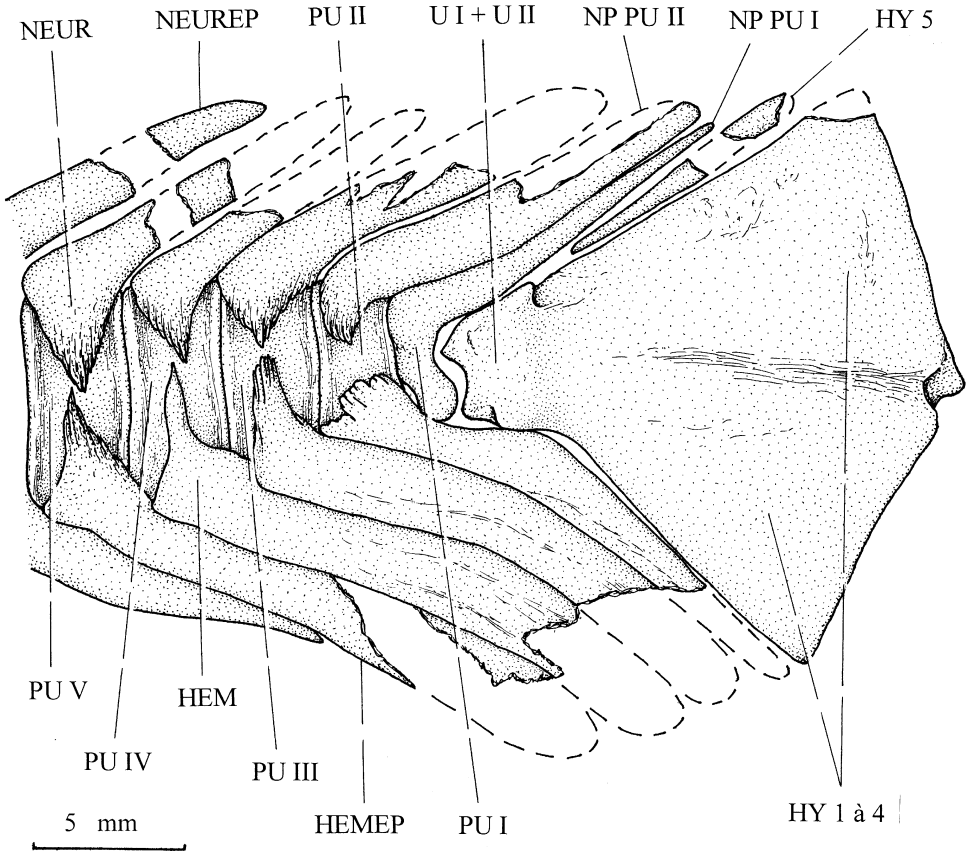


Fig. 5. – *Zanclites xenurus* JORDAN, 1924. Le squelette caudal du spécimen holotype N° KUVV 52.

Une autre interprétation du complexe urophore des Tselfatiiformes a été avancée par BARDACK & TELLER-MARSHALL (1980). Pour ces auteurs, 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 hypuraux auraient reculé jusqu'au niveau du centre ural II, la vertèbre préurale II serait la préurale I et la dernière hémépine serait le parhypural. Toutefois, l'existence d'un petit arc hémal appendu à la vertèbre préurale I (*sensu* TAVERNE, 1975, 1983; urale I *sensu* BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980) atrophiée chez certains Tselfatiiformes primitifs (TAVERNE, sous presse a: fig. 8) 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.

La nageoire caudale est grande et bilobée. Chacun des deux lobes est long et étroit, le lobe dorsal étant encore un peu plus long que le ventral. L'hypurostégie est marquée. On compte 19 rayons principaux segmentés dont 17 branchus, avec 9 rayons branchus dans le lobe dorsal et 8 dans le lobe ventral. La segmentation et la division en branches des rayons principaux ne se réalisent qu'aux extrémités distales de ces derniers. Sur la plus grande partie de leur longueur, les rayons principaux restent donc indivis. Dorsalement, en avant

du premier rayon principal, on relève encore 13 petits rayons insegmentés et non-bran- chus, tandis que ventralement, on en dénombre au moins 8.

La squamation

L'écaillure est très mal conservée. On observe des fragments d'écaillures au niveau de la nuque ainsi qu'en dessous et en arrière de la nageoire pectorale. Ces écaillures sont grandes, cycloïdes et portent des raies de croissance concentriques ainsi que, par endroits, de fins *circuli* serrés les uns contre les autres et à disposition à peu près horizontale. Je n'ai pas observé de *radii* mais c'est peut-être dû au mauvais état de préservation des écaillures.

DISCUSSION

Zanclites xenurus et les Tselfatiiformes

La morphologie générale, les proportions, le pédoncule caudal aminci, la grande nageoire caudale bilobée et la forte hypurostégie de *Zanclites xenurus* correspondent à ceux de la plupart des Tselfatiiformes (HAY, 1903 : pl. II; JORDAN, 1924 : pl. XIV, XV; obs. pers.).

Plusieurs caractères ostéologiques de *Zanclites xenurus* sont également typiques des Tselfatiiformes et attestent que ce poisson appartient bien à cet ordre :

- (1) le toit crânien est assez plat, avec de grands pariétaux médians et une dépression fronto-pariétale bien marquée. D'autres téléostéens primitifs du Crétacé montrent aussi une dépression frontale médiane, tels certains Pachyrhizodontidae ou le salmoniforme *Kermichthys daguini* (ARAMBOURG, 1954), mais ce sont toujours des formes à petits pariétaux latéraux (TAVERNE, 1991 : fig. 2, 1993 : fig. 2).
- (2) l'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique sont articulés entre eux et avec le frontal (LOOMIS, 1900 : pl. XXI, fig. 2; STEWART, 1900 : pl. LXIV; HAY, 1903 : fig. 23; obs. pers.).
- (3) des petits puits, restes de l'implantation de denticules, parsèment la face interne de l'entoptérygoïde (DIXON, 1850 : pl. XXXIII, fig. 2, 2a; LOOMIS, 1900 : pl. XXI, fig. 3-5, 7, 8, pl. XXII, fig. 1-7, 10, 11; STEWART, 1900 : pl. LXVII; HAY, 1903 : fig. 32, 34).
- (4) des ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux sont présents (TAVERNE, 1983 : fig. 2).
- (5) la vertèbre préurale I est réduite, dépourvue de parhypural mais supporte une neur-épine; il n'y a pas d'uroneuraux et ni d'épuraux; les vertèbres urales I et II sont fusionnées en un petit centre terminal; les quatre premiers hypuraux sont soudés en une large plaque, elle-même fusionnée à la vertèbre terminale; les derniers arcs neu- raux et hémaux autogènes. Certains de ces caractères caudaux spécialisés existent dans diverses lignées téléostéennes mais leur conjugaison ne se réalise qu'au sein des Tselfatiiformes, à l'exclusion de tout autre ordre (NELSON, 1973 : fig. 8B et C; TAVERNE, 1975 : fig. 3, 1983 : fig. 5; obs. pers.).

La fosse temporale couverte dorso-latéralement par le ptérotique, le supratemporal large mais réduit à sa portion latérale, le fort cleithrum, la position haute de la nageoire pectorale, l'atrophie de la ceinture et des nageoires pelviennes ainsi que les longues

Ces quelques caractères justifient amplement le statut générique particulier de notre poisson au sein de l'ordre des Tselfatiiformes.

La diagnose émandée de *Zanclites*

La présente étude permet également de proposer une diagnose de *Zanclites* beaucoup plus complète que celle donnée par JORDAN (1924 : 224) : tselfatiiforme de taille moyenne; corps allongé, modérément élevé et comprimé; toit crânien large et assez plat; grands pariétaux joints et presque quadrangulaires; forte dépression médiane fronto-pariétale bordée latéralement par une petite crête osseuse; petite crête supraoccipitale; vaste ptérotique orné d'un renflement qui surplombe une *dilatator fossa* estompée; fosse temporale couverte dorso-latéralement; antorbitaire, surpraorbitaire et dermosphénotique articulés entre eux; supraorbitaire très allongé, articulé avec le frontal et le ptérotique et séparant le dermosphénotique du ptérotique; les trois infraorbitaires postérieurs modérément développés; basioccipital formant seul le condyle articulaire pour la première vertèbre et surmonté d'un petit arc neural; supratemporal réduit à sa partie latérale mais gardant un composant membranodermique étendu; vastes entoptyrogoïde et métapterygoïde; entoptérygoïde denticulé sur toute sa surface interne; ectoptérygoïde court, épais, renflé aux deux extrémités et édenté; très petit carré; tête de l'ectoptérygoïde accolée à un processus de la surface externe de l'entoptérygoïde et formant avec ce dernier un gros contrefort; préoperculaire à longue branche ventrale et courte branche dorsale; operculaire et sous-operculaire bien développés; hyomandibulaire large dorsalement, à branche ventrale courte et à *processus opercularis* allongé; ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux présents; posttemporal, hypercleithrum et cleithrum très développés; nageoire pectorale insérée haut sur les flancs et comptant 13 rayons; ceinture et nageoires pelviennes très atrophiées et situées en position abdominale juste devant l'origine de la nageoire anale; nageoire pelvienne comptant 7 rayons; nageoire dorsale comptant une cinquantaine de rayons et s'étendant sur la plus grande partie du dos; ptérygophores dorsaux élargis en plateaux à leur sommet; nageoire anale comptant 24 ou 25 rayons; complexe hémamaxal de type 3; ptérygophores anaux élargis en palettes à leur base; 62 vertèbres dont 26 abdominales et 36 caudales; vertèbres plus hautes que larges; grandes côtes incurvées dans la région abdominale; arcs neuraux autogènes; arcs hémaux complètement ou partiellement soudés aux centres vertébraux dans la région abdominale mais autogènes dans la région caudale; épineuraux et épipleuraux présents; pédoncule caudal court, mince mais renforcé par des vertèbres un peu plus grosses que les autres; vertèbre préurale I réduite, soudée à son arc neural, portant une neurépine complète mais dépourvue d'arc hémal et de parhypural; vertèbres urales I et II fusionnées en un petit centre terminal; les quatre premiers hypuraux soudés en une vaste plaque, elle-même fusionnée au petit centre terminal; cinquième hypural réduit et n'atteignant pas le centre terminal; pas de sixième hypural; pas d'épural; pas d'uroneural; nageoire caudale grande, bilobée, à lobes longs et étroits, à forte hypurostégie et comptant 19 rayons principaux dont 17 segmentés et branchus; grandes écailles cycloïdes.

La position de *Zanclites* au sein des Tselfatiiformes

Aucune étude des relations phylogénétiques au sein de l'ordre n'a été publiée jusqu'ici. Le problème de l'existence d'une seule (les Plethodidae) ou de deux familles (les

Plethodidae et les Tselfatiidae) dans l'ordre reste toujours controversé (PATTERSON, 1993 : 627 ; NELSON, 1994 : 90). Ces deux questions pendantes ainsi que l'étude ostéologique de divers autres Tselfatiiformes font actuellement l'objet de mes recherches (TAVERNE, sous presse a, b, c et plusieurs travaux en préparation). Cette situation ne permet guère pour le moment de situer *Zanclites* de façon vraiment précise parmi les autres genres de l'ordre. Quelques constatations peuvent être émises néanmoins.

Il est clair que *Zanclites* appartient au groupe qui représente la majorité des Tselfatiiformes, ceux à toit crânien plus ou moins plat et à dépression médiane fronto-pariétale plus ou moins prononcée. A ce groupe s'opposent les quelques genres qui, comme *Enischnorhynchus* BARDACK, 1965, *Tselfatia* et les formes apparentées, possèdent un toit crânien très incurvé le long de la ligne médiane et sont dépourvus de dépression fronto-pariétale (ARAMBOURG, 1954; BARDACK, 1965; BARDACK et TELLER-MARSHALL, 1980; TAVERNE, 1983, sous presse a, b).

Parmi les représentants de son groupe, *Zanclites* paraît un genre très évolué. Il montre, en effet, un état apomorphe pour plusieurs caractères connus à l'état plésiomorphe chez d'autres espèces de ce groupe. La ceinture et les nageoires pelviennes de *Zanclites* sont atrophiées et son complexe hémaxanal est de type 3, alors que les formes les plus primitives de Tselfatiiformes, comme *Bananognomius aratus* (COPE, 1877), présentent une ceinture et des nageoires pelviennes normalement développées ainsi qu'un complexe hémaxanal de type 2 (HAY, 1903, pl. II; JORDAN, 1924 : pl. XIV, fig. 1; obs. pers.). De même, l'ectoptérygoïde de *Zanclites* est édenté, alors que la plupart des membres de l'ordre exhibent encore un ectoptérygoïde denticulé (obs. pers.). Le squelette caudal de *Zanclites* est, lui aussi, le plus évolué du groupe, avec un arc neural préural I soudé à sa vertèbre, pas d'arc hémal préural I et un cinquième hypural réduit, tandis que les espèces les plus archaïques offrent un arc neural préural I autogène, un petit reste d'arc hémal préural I, un cinquième hypural bien développé et même un sixième hypural (NELSON, 1973 : fig. 8B; TAVERNE, sous presse a : fig. 8) .

REMERCIEMENTS

J'exprime ma vive gratitude au Dr. J. Chorn, au Prof. Dr. L. Martin et au Dr. D. Miao du Département de Paléontologie des Vertébrés de l'Université du Kansas à Lawrence pour l'accueil chaleureux que j'ai reçu dans leur laboratoire et pour la permission qui m'a été accordée d'étudier le poisson fossile qui fait l'objet du présent article. Je remercie également le Prof. Dr. M. Chardon de l'Université de Liège et le Dr. M. Gayet de l'Université Claude-Bernard Lyon I qui ont bien voulu lire et commenter le présent article.

LISTE DES ABREVIATIONS DES FIGURES

ANT :	antorbitaire	NEUREP 1 à 3 :	les trois premières neurépines
ART	articulaire	NEUR BO :	arc neural associé au basioccipital
BO :	basioccipital	NP PU I et II :	neurépines préurales I et II
C :	côtes	OP :	operculaire
CLT :	cleithrum	PA (d., g.) :	pariétal (droit, gauche)
DRAD :	pièce distale du ptérygopore (= baséoste)	POP :	préoperculaire
DSPH :	dermosphénotique	PRAD :	pièce proximale du ptérygophore (= axonoste)
EC :	écailles	PT :	posttemporal
ECPT :	ectoptérygoïde	PTE :	ptérotique
ENPT (d., g.) :	entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde) (droit, gauche)	PU I à V :	vertèbres préurales I à V
EPI :	épiotique (= épioccipital)	QU :	carré (= quadratique)
EPNE :	épineurales (= arêtes dorsales)	SOC :	supraoccipital
EPPL :	épipléurales (= arêtes ventrales)	SOP :	sous-operculaire
EXO :	exoccipital	SORB :	supraorbitaire
FR (d., g.) :	frontal (droit, gauche)	ST :	supratemporal (= extrascapulaire)
HCLT :	hypercleithrum (= supracleithrum)	U I + U II :	petit centre vertébral terminal complexe ural I et II
HEM :	arc hémal (= hémarcual)	V :	corps vertébral
HEMAP :	hémaphyses	V 1, 4 à 7 :	la première et les quatrième à septième vertèbres
HEMEP :	hémépine (= hémacanthé)	f. :	<i>dilatator fossa</i>
HY 1 à 5 :	hypurales 1 à 5	d. fr. pa. :	dépression médiane fronto-pariétale
HYOM :	hyomandibulaire	lig. os. :	ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux
IORB 3 à 5 :	infraorbitaires 3 à 5	p. pal. :	processus palatin formé par l'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde
LEP :	lépidotriches		
MPT :	méptérygoïde		
NEUR :	arc neural (= neurarcual)		
NEUREP :	neurépine (= neuracanthé)		

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C. (1954) – Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Ed. Serv. Géol. Maroc, Notes et Mém.*, Rabat, **118**: 1-188.
- ARRATIA, G. & J. CHORN (1998) – A new primitive acanthomorph fish from the Greenhorn Formation (Late Cretaceous) of Nebraska. *Journ. Vertebr. Paleontol.*, Lawrence, **18** (2): 301-314.
- BARDACK, D. (1965) – New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. *Univ. Kansas, Paleont. Contrib.*, **1**: 1-9.
- BARDACK, D. & S. TELLER-MARSHALL (1980) – *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *Soc. Econ. Paleont. Mineralog.*, **1980**: 1075-10830.
- BLOT, J. (1968) – Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, **266**: 1943-1946.
- DIXON, F. (1850) – *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*.
- LONGMAN, BROWN, GREEN & LONGMANS (eds.), London: XVI + 422 pp.

- HAY, O. P. (1903) – On certain genera and species of North American Cretaceous actinopteroous fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **19** (1): 1-95.
- JORDAN, D. S. (1924) – A Collection of Fossil Fishes in the University of Kansas, from the Niobrara Formation of the Cretaceous. *Kansas Univ. Sci. Bull.*, **15** (2): 219-234.
- LOOMIS, F. B. (1900) – Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica*, Stuttgart, **46**: 213-286.
- NELSON, G. J. (1973) – Notes on the Structure and Relationships of Certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *Amer. Mus. Novit.*, New York, **2524**: 1-31.
- NELSON, J. S. (1994) – *Fishes of the World*. J. Wiley & Sons, Inc., New York, 3d edit., XVII + 600 pp.
- PATTERSON, C. (1993) – Osteichthyes: Teleostei. In: *The Fossil Record 2*. BENTON, M. J. (Ed.), Chapman & Hall, London: 621-656.
- SCHULTZE, H.-P., J.D. STEWART, A.M. NEUNER & R.W. COLDIRON (1982) – Type and Figured Specimens of Fossil Vertebrates in the Collection of the University of Kansas Museum of Natural History. Part I. Fossil Fishes. *Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., Miscell. Publ.*, Lawrence, **73**: 1-53.
- STEWART, A. (1900) – Teleosts of the Upper Cretaceous. *Univ. Geol. Surv. Kansas*, **6**, *Paleont.*, 2, *Carboniferous and Cretaceous*, S. W. WILLISTON (Ed.), W. Y. Morgan print., Topeka: 257-402.
- TAVERNE, L. (1975) – A propos de *Tselfatia* Arambourg, C., 1943 (Cénomaniens du Maroc), de *Protobrama* Woodward, A. S., 1942 (Cénomaniens du Liban) et du rapport éventuel des tselfatioides fossiles (Crétacé) et des téléostéens du super-ordre des ostéoglossomorphes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, Bruxelles, **105** (1-2): 53-72.
- TAVERNE, L. (1983) – Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, Bruxelles, **113** (2): 165-181.
- TAVERNE, L. (1991) – *Greenwoodella tockensis* Taverne and Ross, 1973 from the Marine Lower Aptian (Töck) of Helgoland (West Germany), the Oldest Known Pachyrhizodontid Fish (Teleostei, Crossognathiformes). *Geol. Jahrb.*, Hannover, A, **120**: 305-309.
- TAVERNE, L. (1993) – Révision de *Kermichthys daguini* (Arambourg, 1954) nov. gen., téléostéen salmoniforme du Crétacé de la Mésogée eurafricaine. *Biol. Jaarb. Dodonaea*, Gent, **60** (1992): 76-95.
- TAVERNE, L. (sous presse a) – Note complémentaire sur *Tselfatia formosa* et position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes, téléostéens marins du Crétacé (Pisces, Actinopterygii). *Geodiversitas*, Paris.
- TAVERNE, L. (sous presse b) – Ostéologie du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, Gent.
- TAVERNE, L. (sous presse c) – Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Geobios*, Lyon.