

# Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Osteichthyes, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (Etats-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 *Niobrara encarsia*, un genre monospécifique de téléostéen fossile du Crétacé supérieur marin du Kansas. Il redéfinit le genre et l'espèce, précise les plésiomorphies et apomorphies de ce poisson et confirme son appartenance aux Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes). *Niobrara* diffère de tous les autres Tselfatiiformes par l'architecture particulière de son toit crânien où les ptérotiques sont rejetés en arrière des pariétaux. Il est l'un des genres les plus primitifs de Tselfatiiformes et, au sein de l'ordre, s'apparente plus particulièrement au genre *Bananogmius*.

MOTS CLEFS: *Niobrara encarsia*, Teleostei, Tselfatiiformes, Crétacé supérieur marin, Kansas, ostéologie.

## Revision of *Niobrara encarsia*, teleost (Osteichthyes, Tselfatiiformes) from the marine Upper Cretaceous of Kansas (United States)

ABSTRACT. The author studies the osteology of *Niobrara encarsia*, a monospecific genus of fossil teleost from the marine Upper Cretaceous of Kansas. He redefines the genus and the species, emphasizes the plesiomorphies and apomorphies of this fish, and confirms its belonging to the Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes). *Niobrara* differs from all the other Tselfatiiformes by the peculiar pattern of its skull roof where the pterotics are rejected posterior to the parietals. It is one of the most primitive genus inside the Tselfatiiformes and, within the order, is more particularly related to the genus *Bananogmius*.

KEY WORDS: *Niobrara encarsia*, Teleostei, Tselfatiiformes, marine Upper Cretaceous, Kansas, osteology.

### INTRODUCTION

*Niobrara encarsia* JORDAN, 1924 est un genre monospécifique de téléostéen provenant du Coniacien ou du Santonien (Crétacé supérieur) marin du Kansas, Etats-Unis (SCHULTZE et al., 1982: 35). Il n'est connu que par le spécimen holotype, pratiquement complet et bien conservé. Seules quelques-unes des dernières neurépinnes et hémépinnes ainsi que les deux lobes de la nageoire caudale manquent mais ont été sculptés dans le substrat et colorés pour faire croire à leur présence.

JORDAN (1924) a rapporté ce fossile à une nouvelle famille, les Niobaridae, mise depuis en synonymie avec celle des Plethodidae, au sein de l'ordre des Tselfatiiformes (=Bananogmiiformes) (PATTERSON, 1993: 627; NELSON, 1994: 90). JORDAN (1924) attribue également aux Niobaridae quatre autres genres monospécifiques du Crétacé supérieur du Kansas, *Zanclites* Jordan, 1924, *Kansanus* Jordan, 1924, *Luxilites* Jordan, 1924 et *Ferrifrons* Jordan, 1924. *Zanclites xenurus* Jordan, 1924 a fait l'objet d'une révision récente qui a confirmé qu'il s'agissait bien d'un représentant des Tselfatiiformes (TAVERNE, 1999). SCHULTZE et al. (1982: 35) ont montré que *Kansanus martini* Jordan, 1924 n'appartenait pas aux Plethodidae mais aux Pachyrhizodontidae, ce que mes propres observations ont confirmé. *Luxilites striolatus* Jordan,

1924 est en cours de révision et doit également se ranger parmi les Tselfatiiformes (obs. pers., travail en cours). Quant à *Ferrifrons rugosus* Jordan, 1924, il s'agit d'un acanthomorpe archaïque (ARRATIA & CHORN, 1998).

JORDAN (1924: 223) n'a donné qu'une description très succincte de *Niobrara encarsia*. Il n'en décrit pas le crâne, expliquant que le spécimen est «well preserved, except for the disintegration of the bones of the head, which cannot be made out in detail». En fait, malgré de multiples brisures, la tête est bien conservée. Les deux faces en sont accessibles. Une immersion dans l'alcool permet de visualiser convenablement les sutures entre les os céphaliques, de les différencier des lignes de brisures et de reconstituer ce crâne de façon presque parfaite. L'auteur ne dit rien non plus du squelette caudal du poisson pourtant bien visible lui aussi. Ces éléments rendent nécessaire la révision de *N. encarsia* afin de le mieux faire connaître, de le définir de façon précise, de prouver ou de réfuter son appartenance aux Tselfatiiformes et, enfin, de préciser éventuellement sa position phylogénétique au sein de cet ordre. C'est là le but du présent article qui s'inscrit dans la série de travaux que je consacre à l'étude des Tselfatiiformes (TAVERNE, 1975, 1983, 1999, 2000a, 2000b, 2000c).

Rappelons encore une fois que les Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes forment un ordre de grands téléostéens marins appartenant au groupe des Clupeocephala dont ils forment l'un des clades les plus primitifs. Ils ont vécu durant le Crétacé dans la Mésogée eurafricaine, le Paléotlantique et la mer intérieure nord-américaine. Ils n'ont plus de descendants actuels. Comme beaucoup d'autres téléostéens marins de la fin du Secondaire, ils n'ont pas survécu aux événements qui ont marqué le passage du Crétacé au Tertiaire.

La morphologie des Tselfatiiformes est proche de celle des Scombridae et des Coryphaenidae, indiquant des poissons à nage rapide qui menaient probablement, au Crétacé, le même type de vie que ces deux familles mènent dans les océans d'aujourd'hui. Le crâne est presque toujours médio-pariétal. Le prémaxillaire et le maxillaire bordent la mâchoire supérieure. Il n'y a qu'un seul supramaxillaire. Les dents sont minuscules et groupées en plages. Les os dentés sont perforés de canalicules très étroits qui, lorsque les dents sont perdues par l'usure ou la fossilisation, donnent à la surface de ces os un aspect ponctué caractéristique. Les nageoires dorsale et anale sont longues et élevées, la dorsale s'étirant sur toute la longueur du dos. Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs. La ceinture et les nageoires pelviennes occupent une position abdominale et sont souvent réduites. Le squelette caudal comporte une large plaque hypurale soudée à une vertèbre urale I et II réduite. Le parhypural a disparu. La nageoire caudale est grande, bilobée et compte 19 rayons principaux. L'hypurostégie est prononcée. Les écailles sont cycloïdes.

Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes ainsi que la discussion de leur position

systématique au sein des téléostéens, je renvoie à TAVERNE (2000a).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'holotype et unique exemplaire de *Niobrara encarsia* est conservé dans les collections paléontologiques de l'Université du Kansas à Lawrence (Kansas, U.S.A.) sous le N° KUVV 179. Il a été découvert à 1/2 mille au sud de Banner, dans le comté de Trego, au Kansas. Il provient du Smoky Hill Member de la Niobrara Formation et est d'âge coniacien ou santonien (Crétacé supérieur) (SCHULTZE et al., 1982: 35).

Le matériel a été étudié à l'aide d'un stéréomicroscope Wild M5. L'observation de certains détails crâniens et des sutures entre les os a été facilitée par une immersion dans l'éthanol. Les dessins ont été réalisés par l'auteur au moyen d'une chambre claire (camera lucida).

## ÉTUDE DU MATÉRIEL

### Généralités (Fig. 1, 2)

Les principales proportions du poisson s'établissent comme suit:

En % de la longueur standard (62 cm)	
Longueur de la tête (région operculaire comprise).	25,0%
Hauteur maximum de la tête . . . . .	22,0%
Hauteur maximum du corps. . . . .	26,5%
Longueur prédorsale (augmentée par le léger recul de la nageoire dorsale) . . . . .	37,9%
Longueur de la nageoire dorsale . . . . .	60,6%
Longueur prépelvienne. . . . .	61,4%
Longueur de la nageoire pelvienne . . . . .	9,8%
Longueur préanale . . . . .	69,7%
Longueur de la nageoire anale. . . . .	30,3%
Longueur du pédoncule caudal . . . . .	2,3%
Hauteur du pédoncule caudal. . . . .	2,3%

### Le crâne (Fig. 3, 4, 5A, B)

Les os dermiques crâniens sont ornements de fines ridules. Cette ornementation n'est cependant pas très prononcée.

Le méséthmoïde est long, large et à peu près d'égale largeur sur toute sa longueur. Son bord antérieur est légèrement concave et laisse voir l'extrémité du vomer sous-jacent. L'épaisseur de ce méséthmoïde laisse penser qu'il résulte de la fusion d'un dermethmoïde (= rostral) et d'un supraéthmoïde. Les éthmoïdes latéraux et les nasaux ne sont pas conservés. Le vomer est petit, plus large que long et sa face orale est entièrement couverte de denticules et de minuscules puits, restes de l'implantation de denticules disparus. Une cassure dans le parasphénoïde qui sépare la partie antérieure du reste de l'os peut faire croire que le vomer est beaucoup plus allongé et que sa partie postérieure est éden-

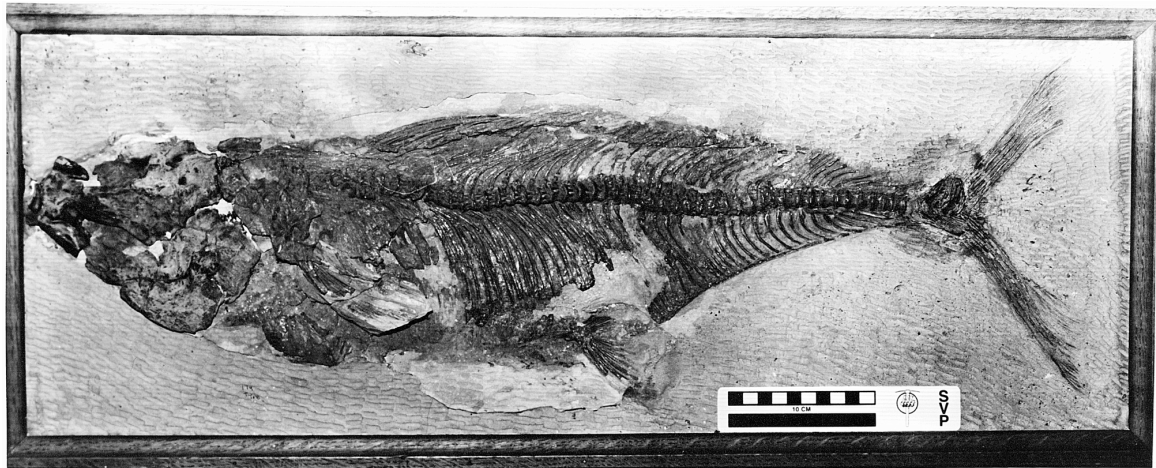


Fig. 1. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. Le spécimen holotype N° 179 (photographie due à la courtoisie du Dr. John CHORN de l'Université du Kansas à Lawrence).

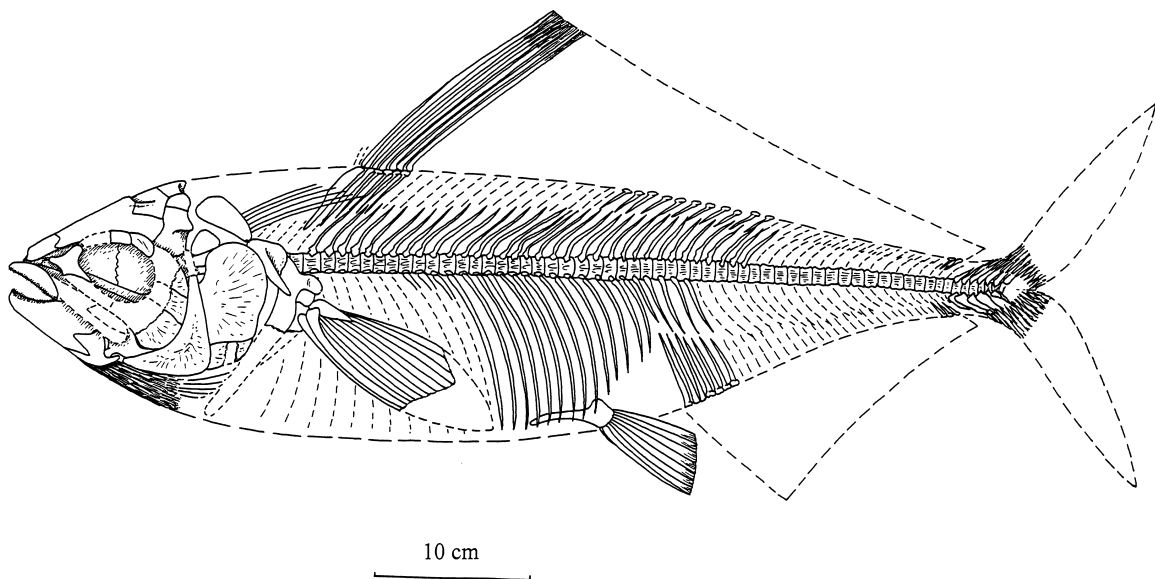


Fig. 2. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. Reconstitution du squelette complet d'après l'holotype N° KUV 179.

tée. Un examen minutieux montre néanmoins qu'il y a bien eu brisure d'os et que cette portion appartient au parasphénoïde et non au vomer (Fig. 4, au-dessus).

Le toit crânien est très large, surtout dans sa partie postérieure, et presque plat. Les frontaux sont vastes et forment l'essentiel de ce toit. Les pariétaux sont grands, anguleux et jointifs, déterminant un crâne de type médio-pariétal. C'est une vaste avancée postérieure du frontal qui borde latéralement le pariétal et non pas le ptérotique qui, lui, est rejeté en arrière du pariétal (Fig. 5A, B au-dessus). Cette architecture diffère de celle de tous les autres Tselfatiiformes à toit crânien plus ou moins plat où le frontal s'arrête à la limite du pariétal et où le ptérotique longe latéralement le pariétal (Fig. 5B, en dessous), ce qui est aussi le cas des téléostéens primitifs (RAYNER, 1937 :

fig. 2; FOREY, 1973: nombr. fig.; TAVERNE, 1977: nombr. fig.). La dépression fronto-pariétale, courte, large et de forme triangulaire, est délimitée par une crête osseuse bien marquée. Cette crête s'ébauche à la limite postérieure des frontaux et se continue sur les pariétaux qui supportent la dépression fronto-pariétale dans sa totalité. Les ptérotiques sont courts, hauts et traversés d'une crête horizontale qui détermine la limite supérieure de la *dilatator fossa*, elle aussi assez haute. Les sphénotiques sont volumineux, allongés et développent un large processus postorbitaire qui marque la limite antérieure de la *dilatator fossa*. En vue dorsale, le sphénotique est nettement mieux visible que chez la plupart des autres Tselfatiiformes car le bord du frontal subit un retrait à ce niveau et le recouvre moins (Fig. 5B). Le supraoccipital

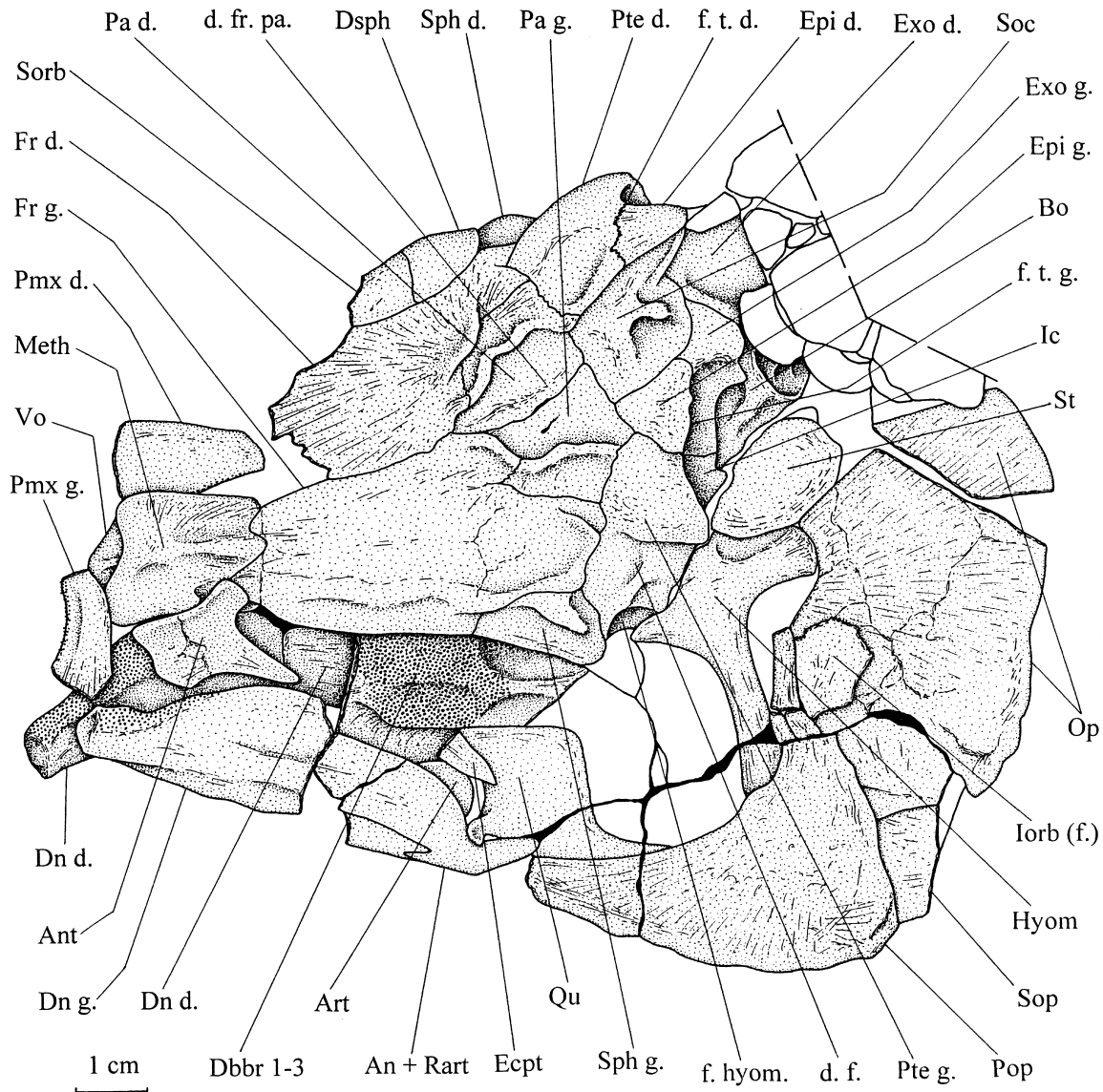


Fig. 3. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. La tête de l'holotype N° KUV 179 en vue latérale gauche. Le toit crânien a été rabattu sur le neurocrâne par la fossilisation. Le substrat est laissé en blanc. Les pièces du squelette axial et de la ceinture scapulaire reprises telles quelles sur la figure 6 ne sont pas ombrées ni légendées.

est bien développé mais sa crête médiane est petite. Les épitotiques sont petits et encadrent le supraoccipital.

La fosse temporale (= posttemporale) s'ouvre à l'arrière du crâne entre le ptérotique, l'épitotique, l'exoccipital et l'intercalaire, juste en dessous du supratemporal. Latéralement, la fosse est couverte par le ptérotique. Seul le supratemporal gauche est conservé. Il est réduit à sa partie latérale et ne rejoint donc pas son homologue sur la ligne médiane du crâne. Toutefois, le développement de son composant membranodermique reste important et donne à cet os un aspect à peu près ovale.

Le septum interorbitaire osseux est complet et formé par un immense orbitosphénoïde, une paire de pleu-

rosphénoïdes bien développés et la crête médio-dorsale du parasphénoïde, elle aussi très développée. La région trabéculaire du parasphénoïde est longue et large, avec une courte partie antérieure édentée et une longue partie postérieure creusée de puits minuscules, restes de l'implantation de denticules. Le *processus ascendens* existe mais est peu développé.

Le prootique droit est le seul visible. C'est un os plus haut que long. Son bord antérieur est brisé. Le complexe de la chambre trigémino-faciale et de la *pars jugularis* ne peut donc être décrit. Les exoccipitaux sont très vastes. A la face arrière du neurocrâne, ils délimitent le *foramen magnum*. La fossette articulaire pour l'hyomandibulaire

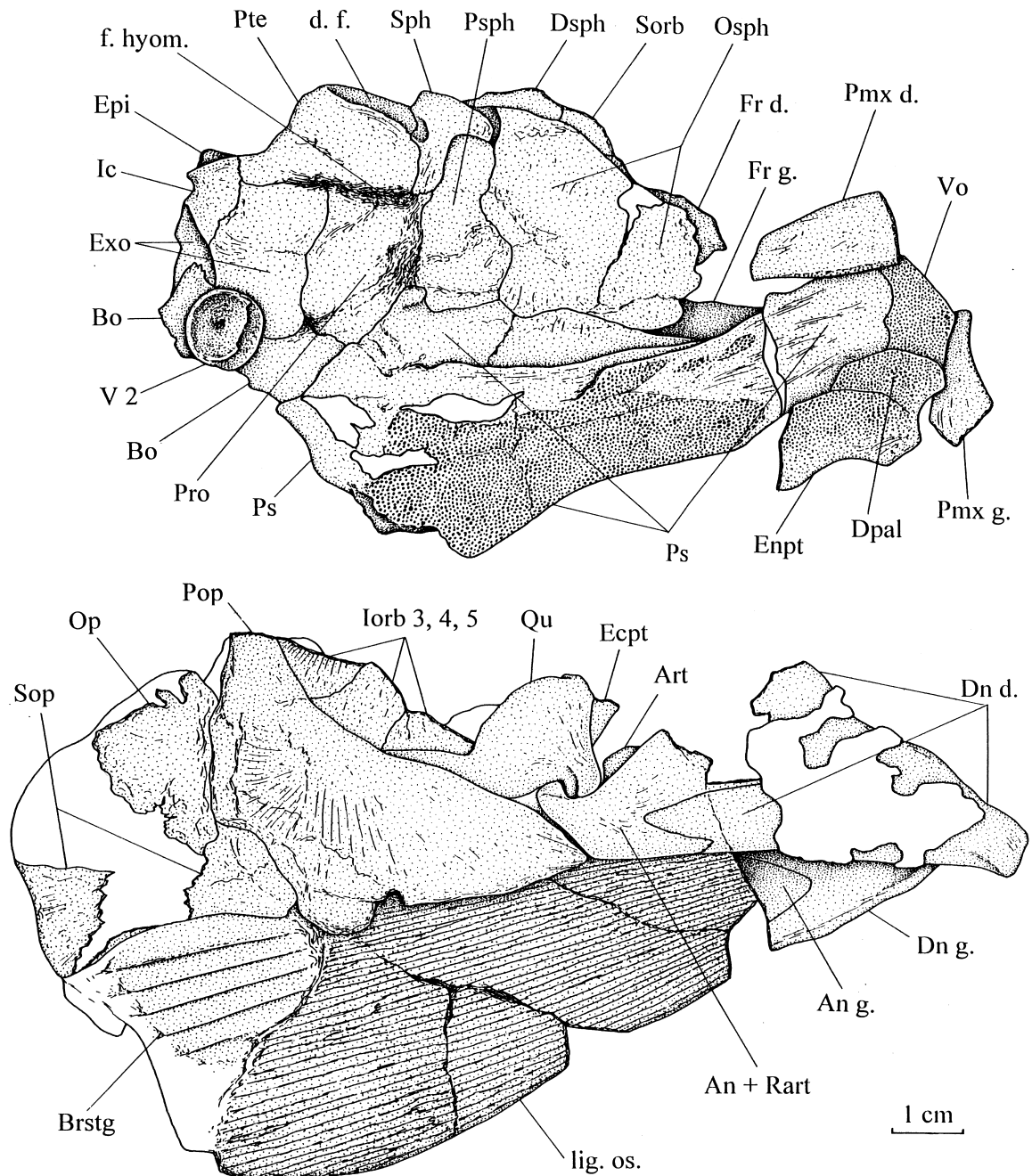


Fig. 4. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. Le neurocrâne (au-dessus) et le suspensorium (en dessous) de l'holotype N° KUV 179 en vue latérale droite. Le substrat est laissé en blanc.

est creusée à la limite du ptérotique, de l'exoccipital et du prootique et touche le sphénotique. Le basioccipital est court et massif, formant à lui seul le condyle articulaire pour l'axe vertébral. Les intercalaires sont bien développés.

Les os circumorbitaires sont incomplètement conservés. L'antorbitaire droit est visible; c'est un grand os, haut

et long, qui porte un très long processus postéro-ventral pointu. Les premier et deuxième infraorbitaires (= lacrymal et jugal) sont perdus. Du côté gauche du crâne, on remarque un fragment d'un vaste infraorbitaire postérieur qui chevauche l'operculaire. Du côté droit de la tête, on observe des morceaux des trois grands infraorbitaires postérieurs. Du côté droit, également, on trouve le dermosphénotique et la partie postérieure du supraorbitaire.

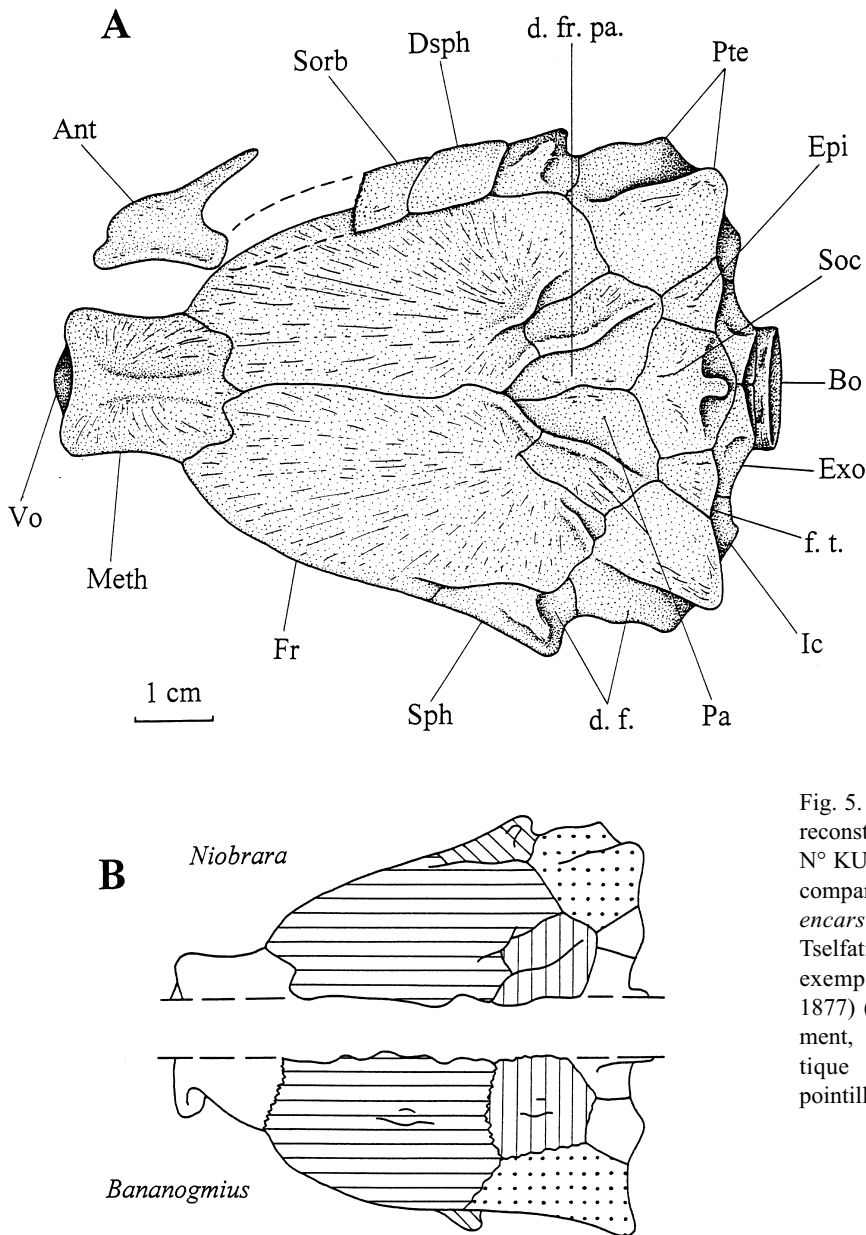


Fig. 5. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. (A): reconstitution du toit crânien d'après l'holotype N° KUVV 179. (B): représentation schématique comparée entre le toit crânien de *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924 et celui des autres Tselfatiiformes à toit crânien plus ou moins plat exemplifié par *Bananogmius aratus* (COPS, 1877) (obs. pers.). Frontal hachuré horizontalement, pariétal hachuré verticalement, sphénotique hachuré obliquement et ptérotique pointillé.

Ces deux os sont articulés entre eux et avec le bord du frontal; ils n'atteignent pas le niveau du ptérotique.

Le prémaxillaire gauche a perdu sa partie postérieure et le prémaxillaire droit sa partie antérieure. Des deux fragments conservés, on peut déduire que cet os est allongé, assez élevé mais sans qu'un véritable processus dorsal ne s'individualise. Le bord oral de l'os porte une étroite bande de denticules. Le maxillaire et le supramaxillaire sont perdus. La mandibule est longue, moyennement haute et dépourvue de processus coronoïde clairement marqué. Le bord oral du dentaire porte une large plage denticulée qui déborde nettement sur la face interne de l'os. Vers la symphyse, cette plage déborde aussi quelque

peu sur la face externe de l'os. L'angulaire et le rétroarticulaire sont fusionnés et l'os ainsi composé montre un processus postarticulaire bien développé. L'articulaire est volumineux et autogène. On ne distingue pas l'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire sur la face externe de la mandibule, cette ouverture se situant sur la face interne, comme chez tous les Tselfatiiformes (NELSON, 1973 : fig. 2D, 5D, 6B; TAVERNE, 2000a : fig. 8).

Le dermopalatin gauche est visible par sa face orale. C'est un petit os, coincé entre le vomer, le parasphénoïde et l'endoptérygoïde. Il est entièrement denticulé. L'extrémité antérieure de l'endoptérygoïde gauche est préservée. C'est un os large, probablement long et à sur-

face orale denticulée. Seules les extrémités postérieures édentées des deux ectoptérygoïdes sont conservées. La couverture complète par des denticules, y compris sur l'extrémité arrière de l'os, est la condition primitive de l'ectoptérygoïde des Tselfatiiformes (LOOMIS, 1900: pl. XXII, fig. 6, erronément appelé quatrième cératobranchial; APPLIGATE, 1970: fig. 196E, G; TAVERNE, 2000b: fig. 8C). La partie antérieure de l'ectoptérygoïde de *Niobrara encarsia*, n'étant pas connue, il est donc possible que cet os soit édenté ou incomplètement denté. Le métaptérygoïde n'est pas conservé. Le carré est grand, garni d'un fort condyle articulaire pour la mandibule et son processus quadrato-jugal est situé en arrière du corps de l'os et non pas parallèlement à ce dernier.

La série operculaire est presque complète. Le préoperculaire est vaste, très large dans sa partie basale. Ses deux branches sont longues et de longueur à peu près égale. L'operculaire est grand et de forme vaguement ovale. Le sous-operculaire est long et large. L'interoperculaire n'est pas visible. Seuls les six derniers rayons branchiostèges ont laissé des traces. Ils sont larges, contigus et en contact étroit avec le sous-operculaire.

#### Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 3)

L'hyomandibulaire gauche est presque entièrement conservé. Il est élargi dorsalement dans sa zone articulaire

avec le neurocrâne et se rétrécit ventralement en une épaisse tige osseuse. Le *processus opercularis* est très allongé. Le symplectique et les autres pièces de l'arc hyoïdien ne sont pas connus.

Du squelette branchial, seul s'observe un grand fragment du dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux. C'est un os long et large dont la région denticulée occupe la portion centrale légèrement convexe et surélevée. En fait, les denticules ont disparu et seuls subsistent les petits orifices des canalicules qui traversent l'os, donnant à la surface de ce dernier un aspect ponctué caractéristique. Vers l'arrière, la zone denticulée surélevée de l'os se prolonge par une petite crête médiane.

La condition primitive chez les Tselfatiiformes est d'avoir trois plaques denticulées linguales: le dermobasihyal (= dermentoglosse), le dermobasibranchial des trois premiers arcs et le dermobasibranchial du quatrième arc (HAY, 1903: fig. 21; NELSON, 1973: fig. 6D; TAVERNE, 2000b: fig. 10 C, D). Compte tenu des autres traits ostéologiques archaïques conservés par *Niobrara* (voir discussion), il est possible que son squelette branchial comportait également les trois plaques denticulées en question.

#### Les ceintures (Fig. 1, 2, 6)

La ceinture scapulaire est complète mais il n'y a pas de postcleithrum. Le posttemporal est une vaste plaque

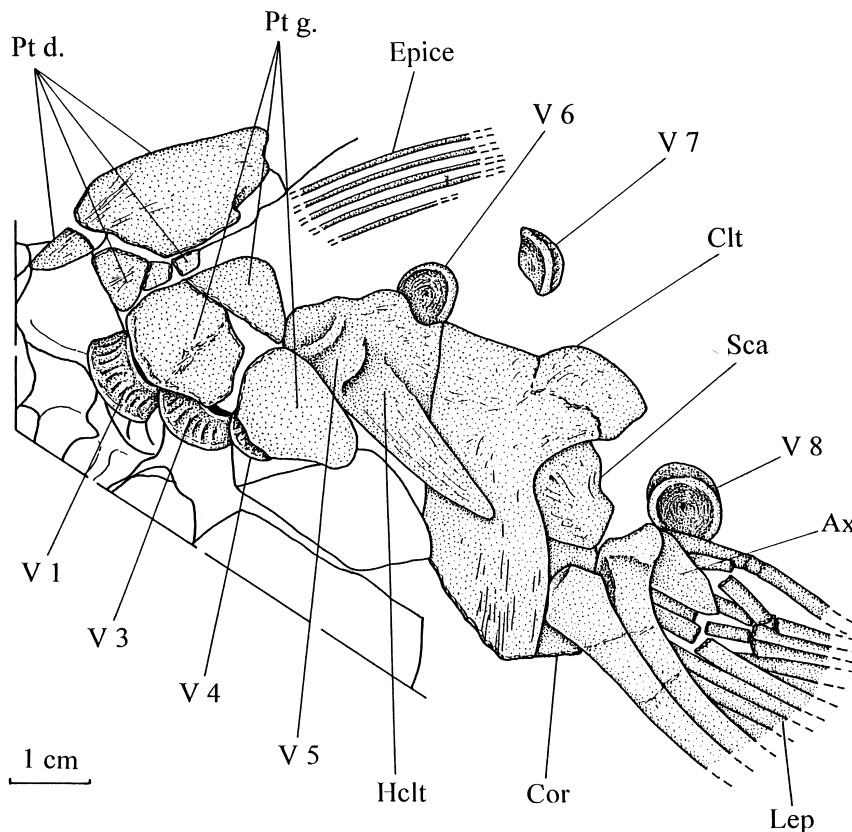


Fig. 6. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. La ceinture scapulaire en vue latérale gauche et les premières vertèbres de l'holotype N° KUVP 179. Les os de l'arrière du crâne repris tels quels de la figure 3 ne sont pas ombrés ni légendés.

osseuse triangulaire. L'hypercleithrum (= supracleithrum), très large dorsalement, se rétrécit ventralement en une longue pointe. Seule la région dorso-postérieure du cleithrum est conservée. Le long bras ventral de l'os est brisé. La branche dorsale est quasi inexistante. La partie préservée est large, épaisse et montre un vaste processus arrière qui se recourbe au-dessus de la scapula (= hypercoracoïde). Celle-ci est un petit os massif et globuleux. La région postéro-dorsale du coracoïde (= hypocoracoïde) est présente mais la région antéro-ventrale de l'os est brisée et perdue. La nageoire pectorale est longue, large et insérée haut sur le flanc. Elle s'étire presque jusqu'à la mi-longueur du *situs viscerum* malgré que son extrémité distale soit brisée et manquante. Elle comporte 11 rayons. Il n'y a pas de petite épine initiale impaire. Le premier rayon de la série est de beaucoup le plus épais et l'extrémité proximale articulaire de ses deux hémilépidotriches est très renflée. JORDAN (1924: 223) mentionne 12 rayons pectoraux. Il semble avoir confondu chaque hémilépidotriche du premier rayon avec un rayon complet. Les ptérygophores pectoraux ne sont pas visibles. Une écaille axillaire triangulaire est associée avec la nageoire pectorale.

On observe une masse très importante de ligaments ossifiés qui font la jonction entre la région antéro-ventrale de la mandibule et la ceinture scapulaire. FIELTZ & SHIMADA (1999) pensent que ces ligaments dérivent de l'ossification des muscles protracteurs hyoïdiens et que leur attache antérieure se situent à l'extrémité antérieure des barres hyoïdiennes et non pas à la symphyse mandibulaire.

La ceinture et les nageoires pelviennes sont de grande taille et situées en position abdominale sous la partie postérieure du *situs viscerum*. Les os pelviens sont longs, épais et élargis à la base. L'origine des nageoires pelviennes se situe au niveau de la vingt-septième vertèbre abdominale. Chaque nageoire compte 8 rayons. Ceux-ci sont abondamment branchus, sauf le premier.

#### Le squelette axial (Fig. 1, 2, 4, 6, 7)

JORDAN (1924: 222) signale 52 vertèbres chez *Niobrara*. Ce chiffre est erroné car l'auteur ne paraît pas avoir remarqué les premières vertèbres abdominales détachées du reste de l'axe vertébral et éparpillées juste derrière la tête et au-dessus et sous la ceinture scapulaire (Fig. 3, 4), ni la petite vertèbre préurale 1 et la minuscule vertèbre terminale. En fait, on compte 63 vertèbres dont 29 abdominales et 34 caudales, y compris le petit centre terminal ural 1 + 2.

Toutes ces vertèbres sont plus hautes que longues. Les vertèbres abdominales, sauf les premières, sont cependant plus longues mais aussi moins hautes que les vertèbres caudales. Les faces latérales des premières vertèbres abdominales sont ornées de nombreuses crêtes horizontales qui séparent autant de petites fossettes. Les faces latérales des vertèbres abdominales suivantes ne montrent plus que deux fortes crêtes séparant trois fossettes plus vastes. Les faces latérales des dernières vertèbres abdominales ne s'ornent plus que d'une seule crête qui sépare deux fossettes. Ces reliefs s'estompent au niveau des faces latérales des vertèbres caudales où l'on observe parfois pourtant de fines striations horizontales.

Tout au long du squelette axial, les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose avec les corps vertébraux correspondants. Ces arcs demeurent étroits sauf dans la région du pédoncule caudal et du complexe urophore. Les neurépinnes qui prolongent les arcs neuraux sont longues, fines et recourbées vers l'arrière. Les dernières neurépinnes se raccourcissent mais deviennent aussi beaucoup plus robustes. Dans la région abdominale, les

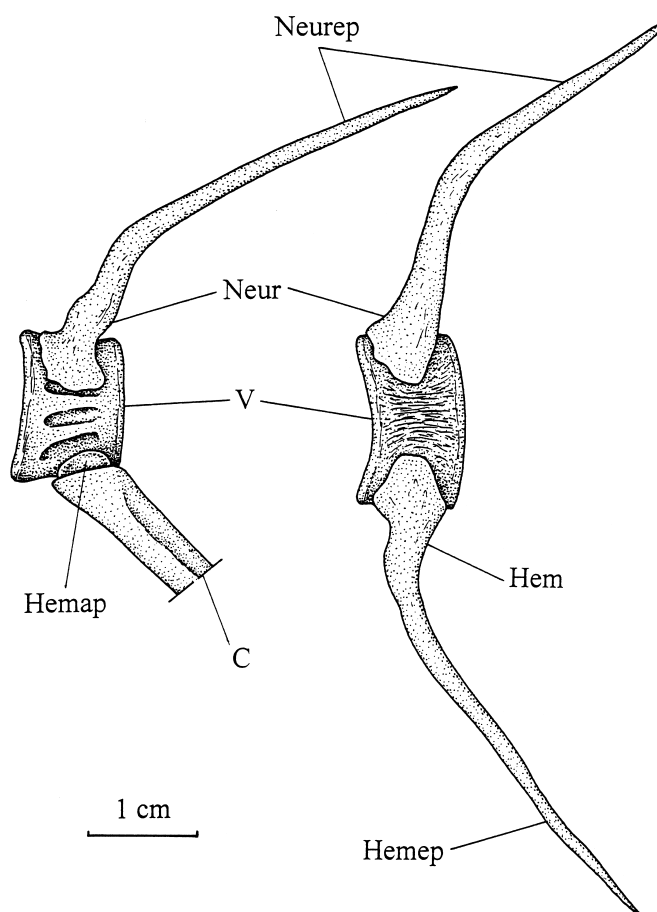


Fig. 7. – *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. Reconstitution d'une vertèbre abdominale (à gauche) et d'une vertèbre caudale (à droite).



arcs hémaux sont réduits à des paires d'hémapophyses en forme de petits nodules osseux. Bon nombre de ces petites hémapophyses ont disparu suite aux aléas de la fossilisation. Dans la région caudale, l'arc hémal se referme sur lui-même et se prolonge par une longue et fine hémépine également recourbée vers l'arrière. La première hémépine est notablement plus courte que les suivantes. Les dernières hémépines sont plus courtes et deviennent très épaisses.

Les côtes associées à la région abdominale du squelette axial sont longues, fortes, creusées dans leur région proximale d'un petit sillon vertical et articulées sur les petites hémapophyses. Elles descendent presque jusqu'au bord ventral du *situs viscerum* sauf les dernières qui se raccourcissent quelque peu.

On remarque des restes fragmentaires d'arêtes dans quelques endroits de la partie dorsale de la région abdominale. Les premières sont très longues, très fines et situées juste en arrière de la tête. Ce sont des épicontraux. J'ai pu observer, en effet, chez d'autres *Tselfatiiformes*, que ces premières et très longues arêtes s'articulent sur les centres vertébraux correspondants et non pas sur les arcs neuraux (PATERSON & JOHNSON, 1995). De courts morceaux d'arêtes s'observent également plus en arrière sur l'axe vertébral associés à quelques neurépines. Il s'agit cette fois d'épineuraux. On n'observe ni épineuraux ni épipleuraux dans la région caudale. Cela s'explique sans doute par le mauvais état de conservation de cette région où quelques neurépines et beaucoup d'hémépines manquent et ont été sculptées dans le substrat et colorées pour imiter la réalité.

### Les nageoires dorsale et anale (Fig. 1, 2)

La nageoire dorsale est très incomplètement conservée et il n'est guère possible d'en dénombrer ni les rayons ni les ptérygophores. Elle s'étire sur presque toute la longueur du dos et est haute dans sa partie antérieure. Tel que le spécimen se présente, la nageoire dorsale paraît débiter au niveau de la mi-longueur de la nageoire pectorale et de la onzième vertèbre abdominale. En fait, l'origine de la nageoire dorsale devait être antérieure à ce point et se situer plus près de l'arrière de la tête, mais la fossilisation a rabattu le début de cette nageoire dorsale dans une direction postéro-ventrale, ce qui amène la base des premiers lépidotriches à recouvrir le sommet des neurépines et ce qui donne une orientation presque horizontale aux premiers ptérygophores. Les premiers rayons, seuls bien visibles, demeurent insegmentés. Le premier de la série est moitié moins long que le suivant. Ces deux premiers rayons ne sont pas dichotomisés. Les rayons suivants sont légèrement branchus à leurs extrémités distales. Il y avait probablement deux ou trois très petits rayons épineux au début de la nageoire, comme chez *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, 1943 (TAVERNE, 1983: fig. 1) mais ils ne sont pas conservés. Le premier ptérygophore est plus large et un peu plus long que les suivants. On remarque

aussi quelques débris de ptérygophores situés juste en avant du pédoncule caudal. Au niveau des premiers ptérygophores et à partir du deuxième de la série, on remarque que l'extrémité supérieure de l'axonoste est élargie, formant une sorte de petit plateau nettement moins étendu, toutefois, que chez *Tselfatia formosa* ou chez *Zanclites xenurus* (TAVERNE, 1975: fig. 1, 1999: fig. 4C).

De la nageoire anale, seuls quelques fragments de ptérygophores sont conservés. Tous les rayons ont disparus. Cette nageoire s'étire tout le long du bord ventral de la partie caudale du poisson, depuis le niveau de la trente-quatrième vertèbre jusqu'au début du pédoncule caudal. Le premier ptérygophore anal est le plus long de la série. Il est incliné vers l'avant et se dirige vers l'arrière de l'hémépine de la trentième vertèbre, qui est aussi la première vertèbre caudale, mais sans qu'il y ait un contact intime entre ce ptérygophore et cette hémépine. Cela correspond donc à ce que BLOT (1968: fig. 1 I) appelle un complexe hémaxanal de type I, c'est-à-dire le type le plus primitif rencontré chez les téléostéens. L'extrémité ventrale des axonostes est légèrement élargie en un petit plateau.

### Le squelette caudal (Fig. 8)

Quoique le complexe urophore soit en partie recouvert par les lépidotriches caudaux, sa région médiane demeure parfaitement visible et permet d'en comprendre la structure. Les dernières vertèbres deviennent de plus en plus petites et de plus en plus étroites. Jusque et y compris la vertèbre préurale 2, le corps vertébral garde cependant une forme classique. La vertèbre préurale 1, par contre, est déformée en un petit bloc osseux irrégulier. Les vertèbres urales 1 et 2 sont fusionnées en un petit centre terminal de forme irrégulière également. Tous les arcs neuraux et hémaux associés aux dernières vertèbres sont articulés sur ces dernières par gomphose et non pas soudés aux corps vertébraux correspondants. Ces arcs couvrent une portion importante des faces latérales des vertèbres concernées. Les ultimes neurépines et hémépines sont épaisses et les hémépines plus encore que les neurépines. La dernière neurépine complète est portée par la vertèbre préurale 1. La dernière hémépine est associée à la vertèbre préurale 2. La vertèbre préurale 1 supporte un arc hémal réduit mais le parhypural manque.

Ce petit arc hémal préural 1 s'articule dans une encoche creusée dans la partie proximale du bord postérieur de l'hémépine préurale 2. Les quatre premiers hypuraux sont fusionnés en une plaque, elle-même soudée à la petite vertèbre terminale urale 1 + 2. Au-dessus de cette plaque, on observe un cinquième hypural bien développé, autogène et dont l'extrémité proximale élargie vient s'articuler sur le sommet de la vertèbre terminale. La région qui surplombe le cinquième hypural est entièrement cachée par les lépidotriches caudaux, ce qui ne permet pas de voir s'il y avait un éventuel sixième hypural autogène. Cependant, *Niobrara encarsia* étant une espèce particulièrement primitive au sein de l'ordre (voir discussion), il est permis de

penser qu'un sixième hypural y existait bien, puisque telle est la condition plésiomorphe chez les Tselfatiiformes (NELSON, 1973: fig. 8B; TAVERNE, 2000a: fig. 2). Un autre fait renforce cette manière de voir. Le dernier hypural des Tselfatiiformes, qu'il soit le cinquième ou le sixième, entre en contact avec la neurépine qui le précède (NELSON, 1973: fig. 8B, C; TAVERNE, 1999: fig. 5, 2000a: fig. 2). Or, chez *N. encarsia*, un large espace subsiste entre la dernière neurépine et le cinquième hypural (Fig. 8), laissant ainsi toute la place voulue pour un sixième hypural. Il n'y a pas d'uroneuraux. La région épurale est couverte par les lépidotriches caudaux, mais on peut penser que les épuraux étaient perdus, comme c'est le cas chez les autres Tselfatiiformes (NELSON, 1973: fig. 8B, C; TAVERNE, 1999: fig. 5, 2000a: fig. 2).

La nageoire caudale n'est que très partiellement conservée. Seules les bases de ses deux lobes sont visibles et montrent une hypurostégie importante. Les rayons caudaux principaux des deux lobes sont précédés de plusieurs petits rayons pointus. Les parties médianes et distales des grands lépidotriches caudaux, telles que le fossile les montre, sont fausses. Elles ont été sculptées dans le substrat et colorées pour leur donner un aspect de réalité. Cette

nageoire comptait vraisemblablement 19 rayons principaux dont 17 branchus comme chez les autres Tselfatiiformes où elle est connue dans sa totalité (TAVERNE, 1983: 175, 1999: 432). Les chiffres de 20 rayons principaux dont 18 branchus cités par BARDACK & TELLER-MARSHALL (1980: 1076) chez *Tselfatia* ARAMBOURG, 1943 sont probablement dus à un artefact de fossilisation, à un cas individuel ou à une erreur d'interprétation; ils ne correspondent pas à mes propres observations sur de nombreux spécimens de ce genre (TAVERNE, 1975, 1983).

### L'écaillage

L'écaillage est en très grande partie perdue. Seuls des fragments d'écailles subsistent au-dessus et en dessous de la nageoire pectorale. Ces écailles sont grandes, cycloïdes et à surface lisse. On distingue par endroits de fins *circuli* à disposition concentrique et serrés les uns contre les autres. On n'observe guère de *radii* mais c'est peut-être dû au très mauvais état de conservation des morceaux d'écailles présents.

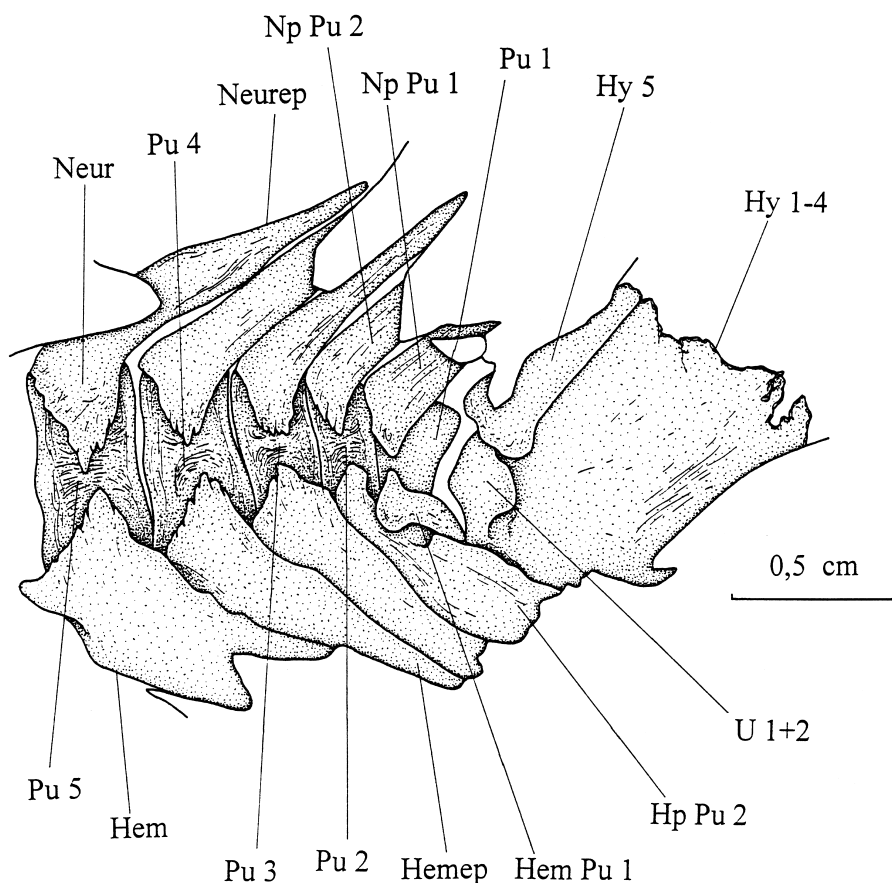


Fig. 8. — *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924. Le squelette caudal de l'holotype N° KUV 179.

## DISCUSSION

### *Niobrara encarsia* et les Tselfatiiformes

La forme générale et les proportions du poisson, les dimensions et la position de ses nageoires, son très large toit crânien assez plat, ses grands pariétaux jointifs, sa dépression médiane fronto-pariétale, son supraorbitaire et son dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal, son septum interorbitaire osseux, ses dents minuscules et disposées en plages, l'aspect ponctué de la surface des os dentés, la fusion de l'angulaire et du rétroarticulaire, l'articulaire autogène, la forme du supratemporal, la présence de ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux, les arcs neuraux et hémaux articulés par gomphose sur les centres vertébraux et l'anatomie si particulière du squelette caudal sont autant d'éléments qui, associés, attestent sans doute possible que *Niobrara encarsia* appartient bien à l'ordre des Tselfatiiformes.

### *Niobrara encarsia* au sein des Tselfatiiformes

On remarque que ce poisson appartient au groupe des Tselfatiiformes à toit crânien plus ou moins plat et non pas à celui des formes spécialisées où le toit crânien s'incurve fortement le long de la ligne médiane (TAVERNE, 1983, 2000a). On note aussi que *Niobrara* est l'un des Tselfatiiformes les plus primitifs, puisqu'il conserve à l'état plésiomorphe quatre caractères qui existent à l'état apomorphe chez la plupart des autres genres :

- (1) Les deux branches du préoperculaire sont bien développées et de longueurs subégales. Chez beaucoup de Tselfatiiformes, la branche ventrale du préoperculaire est devenue nettement plus courte que la branche dorsale (LOOMIS, 1900: fig. 6; BARDACK, 1965: fig. 2; BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980: fig. 4; TAVERNE, 1983: fig. 2, 2000b: fig. 1, 9, 2000c: fig. 3). Dans un seul cas, celui de *Zanclites xenurus* Jordan, 1924, la branche ventrale du préoperculaire s'est, au contraire, considérablement allongée (TAVERNE, 1999: fig. 2).
  - (2) La ceinture et les nageoires pelviennes sont de grande taille. Chez la plupart des autres formes de l'ordre, elles sont atrophiées (BARDACK, 1965: fig. 1; PATTERSON, 1967: fig. 6; BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980: fig. 4, 5; TAVERNE, 1983: fig. 1, 1999: fig. 1a, b).
  - (3) Le complexe hémaxanal (BLOT, 1968) est de type 1, alors qu'il est presque toujours de type 3 chez les autres Tselfatiiformes (ARAMBOURG, 1954: pl. XIV, fig. 1, 2, pl. XV, fig. 1; PATTERSON, 1967: fig. 6; BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980: fig. 2, 4, 5; TAVERNE, 1983: fig. 1, 1999: fig. 1a, b). Les caractères (2) et (3) sont probablement en partie liés. C'est vraisemblablement l'atrophie de la ceinture et des nageoires pelviennes qui favorise l'inversion de l'orientation des ptérygophores anaux, assurant ainsi un meilleur soutien de la région postéro-ventrale du *situs viscerum* et provoquant par la même occasion le passage du complexe hémaxanal du type 1 vers le type 3.
  - (4) La vertèbre préurale I réduite porte encore un arc petit hémal qui a complètement disparu chez presque tous les autres membres de l'ordre (TAVERNE, 1975: fig. 3, 1983: fig. 5, 1999: fig. 5; 2000a: fig. 2).
- Quant aux apomorphies de *Niobrara encarsia*, elles sont au nombre de huit :
- (1) Le coin postéro-ventral de l'antorbitaire s'étire en un très long processus pointu. Ce processus manque ou est très peu développé chez la plupart des autres Tselfatiiformes dont les os circumorbitaires ont été figurés (LOOMIS, 1900: pl. XXI, fig. 2; STEWART, 1900: pl. LXIV; BARDACK, 1965: fig. 2; TAVERNE, 1983: fig. 2, 2000b: fig. 1, 4, 9).
  - (2) La dépression fronto-pariétale est courte et large, en forme de triangle à pointe dirigée vers l'avant, limitée antéro-latéralement par une forte crête osseuse qui forme la limite entre les frontaux et les pariétaux et qui se prolonge sur les pariétaux. Chez les autres Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat, cette dépression est soit presque inexistante (LOOMIS, 1900: pl. XXI, fig. 1; STEWART, 1900: pl. LXV, fig. 1; HAY, 1903: fig. 23; APPLGATE, 1970: fig. 197R), soit étroite et allongée (HAY, 1903: fig. 27; TAVERNE, 1999: fig. 2, 2000b: fig. 2, 4).
  - (3) Le ptérotique est étroit mais aussi très haut et marqué d'une courte mais forte crête délimitant dorsalement la *dilatator fossa*, elle aussi très haute. Chez les autres Tselfatiiformes, le ptérotique est plus allongé et moins élevé (LOOMIS, 1900: fig. 6; TAVERNE, 1983: fig. 2, 3, 1999: fig. 2, 2000a: fig. 10, 2000b: fig. 1, 2, 4, 9, 2000c: fig. 3, 4). *Enischnorhynchus* BARDACK, 1965 du Crétacé supérieur marin du Texas est le seul autre représentant de l'ordre à montrer un ptérotique haut et court (BARDACK, 1965: fig. 2). Toutefois, ce genre est apparenté au groupe des Tselfatiiformes à toit crânien incurvé (TAVERNE, 2000c) et diffère donc nettement de *Niobrara*.
  - (4) Les ptérotiques sont situés postérieurement par rapport aux pariétaux et non pas latéralement. C'est, au contraire, la partie postéro-latérale du frontal qui encadre latéralement le pariétal. Cela différencie *Niobrara encarsia* de tous les autres Tselfatiiformes à toit crânien plus ou moins plat où le frontal reste totalement antérieur au pariétal, lequel est bordé latéralement par le ptérotique (Fig. 5B; LOOMIS, 1900: pl. XXI, fig. 1; STEWART, 1900: pl. LXV, fig. 1; HAY, 1903: fig. 23, 27; TAVERNE, 1999: fig. 2, 2000a: fig. 10, 2000b: fig. 1, 2, 4, 9; FIELITZ & SHIMADA, 1999: fig. 2). Les caractères évolués (3) et (4) sont vraisemblablement liés.
  - (5) L'ectoptérygoïde paraît édenté ou incomplètement denté. Chez les Tselfatiiformes, la condition primitive

est d'avoir l'ectoptérygoïde complètement couvert de dents, y compris dans la partie arrière de l'os (LOOMIS, 1900: pl. XXII, fig. 6, erronément appelé quatrième cératobranchial; APPLGATE, 1970: fig. 196E, G; TAVERNE, 2000b: fig. 8C). Chez *Zanclites xenurus*, l'ectoptérygoïde est édenté mais c'est suite à sa transformation en une épaisse tige osseuse destinée à soutenir un gros palatin (TAVERNE, 1999: fig. 2).

- (6) L'hypercleithrum est fortement élargi dans sa partie dorsale et s'étire en une longue pointe ventrale. Chez les autres Tselfatiiformes où cet os est connu, l'hypercleithrum est de grande taille mais ne montre pas d'élargissement très important dans sa portion supérieure (HAY, 1903: pl. II; TAVERNE, 1983: fig. 2, 1999: fig. 3).
- (7) La branche dorsale du cleithrum est presque inexistante et l'os forme un gros processus postérieur qui surplombe l'hypercoracoïde. Chez les autres Tselfatiiformes, un tel processus n'existe pas (HAY, 1903: pl. II; TAVERNE, 1983: fig. 2, 1999: fig. 3).
- (8) Les faces latérales des vertèbres abdominales sont ornées de deux ou trois crêtes qui encadrent une ou deux fossettes. Primitivement, les faces latérales des vertèbres abdominales sont décorées de fines ridules horizontales (obs. pers.).

Les quatre caractères primitifs évoqués plus haut, déjà perdus chez presque tous les autres Tselfatiiformes et qui attestent que *Niobrara* est l'un des membres les plus primitifs de l'ordre, se retrouvent également chez *Bananogmius* WHITLEY, 1940. Ce genre partage aussi avec *Niobrara* les apomorphies (1) et (5) (HAY, 1903: pl. II; WOODWARD, 1923, fig. p. 299; obs. pers.), inconnues chez les autres Tselfatiiformes. Cela indique assurément un lien de parenté étroit entre les deux genres. Toutefois, *Niobrara* se distingue clairement de *Bananogmius* par ses apomorphies (2), (3), (4), (6), (7) et (8). Ces six caractères évolués et surtout le (4), unique au sein des Tselfatiiformes, justifient amplement l'érection d'un genre particulier pour *Niobrara encarsia*.

### La diagnose amendée de *Niobrara*

Le présent travail permet de définir *Niobrara* d'une manière beaucoup plus précise que ne l'avait fait JORDAN (1924: 222). La nouvelle diagnose du genre devient donc: tselfatiiforme de taille moyenne; corps allongé, modérément élevé et comprimé; mésethmoïde long, large et d'égale largeur sur toute sa longueur; toit crânien large et presque plat; grands pariétaux jointifs, encadrés latéralement par les frontaux; ptérotiques hauts et courts, situés en arrière des pariétaux; dépression fronto-pariétale courte, large, de forme triangulaire, cernée par une crête osseuse, limitée antérieurement par les frontaux et supportée par les pariétaux; crête du supraoccipital peu marquée; *dilatator fossa* haute et bien délimitée par une crête du ptérotique; fosse temporale ouverte à l'arrière du neurocrâne et couverte latéralement par le ptérotique; antorbitaire très déve-

loppé et muni d'un long processus postéro-ventral pointu; supraorbitaire et dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal; les trois infraorbitaires postérieurs bien développés; basioccipital formant seul le condyle pour l'axe vertébral; septum interorbitaire osseux complet formé par l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le parasphénoïde; vomer court et large, entièrement denticulé; région denticulée du parasphénoïde large, très légèrement concave et perte des denticules dans la partie antérieure de l'os; supratemporal réduit à sa partie latérale mais conservant un vaste composant membranodermique; dermopalatin petit et entièrement denticulé; endoptérygoïde denticulé sur toute sa surface; ectoptérygoïde édenté ou partiellement denticulé; carré bien développé avec le processus quadrato-jugal situé en arrière du corps de l'os; préoperculaire à branches bien développées et de longueur presque égale; prémaxillaire long et haut, sans processus dorsal différencié et portant une étroite bande de denticule le long de son bord oral; mandibule allongée et modérément élevée, dépourvue de processus coronoïde individualisé; dentaire garni d'une plage de denticules qui déborde sur les deux faces de l'os; angulaire et rétroarticulaire fusionnés; articulaire autogène; operculaire et sous-operculaire bien développés; rayons branchiostèges de grande taille et accolés les uns aux autres; dermobasibranchial denticulé; hyomandibulaire large dorsalement, prolongé par une forte tige ventrale et garni d'un *processus opercularis* allongé; ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux présents; posttemporal grand et de forme triangulaire; hypercleithrum très large dorsalement, étiré en une longue pointe ventrale; cleithrum à longue branche ventrale et branche dorsale très courte mais montrant un vaste processus postérieur; nageoire pectorale insérée haut sur les flancs et comptant 11 rayons; ceinture et nageoires pelviennes de grande taille et en position abdominale; nageoire pelvienne comportant 8 rayons; nageoire dorsale allongée sur tout le dos et débutant un peu en arrière de la tête; nageoire anale longue; têtes des axonostes des ptérygophores dorsaux et anaux élargies en petits plateaux; complexe hémaxanal de type I; 63 vertèbres dont 29 abdominales et 34 caudales; vertèbres plus hautes que larges, ornées d'une ou deux fortes crêtes dans la région abdominale et de fines stries dans la région caudale; arcs neuraux et hémaux autogènes; hémapophysés petites; côtes fortes et longues; épicontraux et épineuraux présents; pédoncule caudal court; complexe urophore avec de fortes neurépinnes et hémépinnes autogènes; vertèbre préurale 1 réduite portant une neurépine complète autogène et un arc hémal réduit autogène; vertèbres urales 1 et 2 fusionnées en un petit centre terminal soudé à une large plaque hypurale formée des quatre premiers hypuraux; un cinquième hypural autogène (un sixième hypural autogène est possible, voir le paragraphe sur le squelette caudal); nageoire caudale bilobée; grandes écailles cycloïdes à surface lisse.

Le genre étant monospécifique, la nouvelle diagnose du genre *Niobrara* vaut également pour l'espèce *Niobrara encarsia*.

## REMERCIEMENTS

J'exprime ma vive reconnaissance 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 la chaleur de leur accueil au sein de leur laboratoire et pour

m'avoir permis d'étudier le poisson fossile qui fait l'objet du présent travail. 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 ABRÉVIATIONS DES FIGURES

An (g.):	angulaire (= angulo-splénial) (gauche)	Lep:	lépidotriche
Ant:	antorbitaire	Meth:	méséthmoïde
Art:	articulaire	Neur:	arc neural (= neurarcual)
Ax:	écaille axillaire pectorale	Neurep:	neurépine (= neuracanthé)
Bo:	basioccipital	Np Pu 1:	neurépine de la vertèbre préurale 1
Brstg:	rayons branchiostèges	Np Pu 2:	neurépine de la vertèbre préurale 2
C:	côte	Op:	operculaire
Clf:	cleithrum	Osph:	orbitosphénoïde
Cor:	coracoïde (= hypocoracoïde)	Pa (d., g.):	pariétal (droit, gauche)
Dbb 1-3:	dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux	Pmx (d., g.):	prémaxillaire (droit, gauche)
Dn (d., g.):	dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial) (droit, gauche)	Pop:	préoperculaire
Dpal:	dermopalatin	Pro:	prootique
Dsph:	dermosphénotique	Ps:	parasphénoïde
Ecpt:	ectoptérygoïde	Psph:	pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
Enpt:	entoptérygoïde	Pt (d., g.):	posttemporal (droit, gauche)
Epi (d., g.):	épiotique (= épioccipital) (droit, gauche)	Pte (d., g.):	ptérotique (droit, gauche)
Epice:	épicaux	Pu 1, 2, 3, 4, 5:	vertèbres préurales 1, 2, 3, 4, 5
Exo (d., g.):	exoccipital (droit, gauche)	Qu:	carré (= quadratique)
Fr (d., g.):	frontal (droit, gauche)	Rart:	rétroarticulaire
Hclt:	hypercleithrum (= supracleithrum)	Sca:	scapula (= hypercoracoïde)
Hem:	arc hémal (= hémarcual)	Soc:	supraoccipital
Hemap:	hémaphyse	Sop:	sous-operculaire
Hemep:	hémépine (= hémacanthé)	Sorb:	supraorbitaire
Hem Pu 1:	arc hémal de la vertèbre préurale 1	Sph (d., g.):	sphénotique (= autosphénotique) (droit, gauche)
Hp Pu 2:	hémépine de la vertèbre préurale 2	St:	supratemporal (= extrascapulaire)
Hy 1-4:	plaque hypurale formée des quatre premiers hypurales soudés	U 1 + 2:	centre vertébral terminal ural 1 et 2
Hy 5:	cinquième hypural	V:	corps vertébral
Hyom:	hyomandibulaire	V 1 à 8:	les huit premières vertèbres abdominales
Ic:	intercalaire	Vomer:	vomer (= prévomer)
Iorb 3, 4, 5:	infraorbitaires 3, 4, 5	d.f.:	<i>dilatator fossa</i>
Iorb (f.):	fragment d'un infraorbitaire postérieur	d. fr. pa.:	dépression fronto-pariétale
		f. hyom.:	fossette articulaire pour l'hyomandibulaire
		f. t. (d., g.):	fosse temporale (= posttemporale) (droite, gauche)
		lig. os.:	ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux

## BIBLIOGRAPHIE

- APPLEGATE, S.P. (1970). The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII. The fishes. *Fieldiana, Geol. Mem.*, 3 (8): 383-433.
- 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: 1075-1083.
- 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.
- FIELTIZ, C. & K. SHIMADA (1999). A new species of *Bananogmius* (Teleostei: Tselfatiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *Journ. Paleontol.*, 73 (3): 504-511.
- FOREY, P.L. (1973). A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, London, Suppl. 10: 1-222.
- 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.*, Lawrence, 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. (1967). A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatioidei. *Ark. f. Zool.*, ser. 2, 19 (8): 215-234.
- PATTERSON, C. (1993). Osteichthyes: Teleostei. In: *The Fossil Record 2*. BENTON, M.J. (Ed.), Chapman & Hall, London: 621-656.
- PATTERSON, C. & G.D. JOHNSON (1995). The intermuscular Bones and Ligaments of Teleostean Fishes. *Smithson. Contrib. Zool.*, Washington, 559: 1-85.
- RAYNER, D.H. (1937). On *Leptolepis bronni* Agassiz. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, ser. 7, 19 (2): 46-74.
- 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 tselfatioïdes fossiles (Crétacé) et des téléostéens du super-ordre des ostéoglossomorphes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, Bruxelles, 105 (1-2): 53-72.
- TAVERNE, L. (1977). Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycoptera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci.*, in-8°, 2<sup>e</sup> sér., 42 (3): 1-235.
- 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. (1999). Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (Etats-Unis). *Belg. Journ. Zool.*, Bruxelles, 129 (2): 421-438.
- TAVERNE, L. (2000a). *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas*, Paris, 22 (1): 5-22.
- TAVERNE, L. (2000b). Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Geobios*, Lyon, 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). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 67: 94-123, Gent.
- WOODWARD, A.S. (1923). On a new fossil fish (*Anogmius ornatus*, sp. nov.) from the Lower Chalk of South Ferriby, Lincolnshire. *The Naturalist*, London, 800: 297-300.

Received: March 16, 2000

Accepted: May 12, 2000