

Révision de *Luxilites striolatus*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur 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. Le crâne de *Luxilites striolatus*, une espèce d'un genre monospécifique téléostéen fossile du Crétacé supérieur marin du Kansas, est étudié. L'ostéologie montre que *Luxilites* est un genre valable de l'ordre des Tselfatiiformes, proche de *Bananogmius*, et qu'il appartient à un sous-groupe de Plethodidae qui, outre *Bananogmius*, comprend aussi *Syntegmodus* et *Niobrara*.

MOTS CLEFS: *Luxilites striolatus*, Teleostei, Tselfatiiformes, Crétacé supérieur marin, Kansas, ostéologie.

Revision of *Luxilites striolatus*, marine fish (Teleostei, Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous of Kansas (United States)

ABSTRACT. The skull of *Luxilites striolatus*, a species of a monospecific genus of fossil teleosts from the marine Upper Cretaceous of Kansas, is studied. The osteology shows that *Luxilites* is a valid genus of the order Tselfatiiformes, close to *Bananogmius*, and that it belongs to a subgroup of Plethodidae comprising, besides *Bananogmius*, also *Syntegmodus* and *Niobrara*.

KEY WORDS: *Luxilites striolatus*, Teleostei, Tselfatiiformes, marine Upper Cretaceous, Kansas, osteology.

INTRODUCTION

JORDAN (1924) a décrit une série de téléostéens marins provenant de la Niobrara Formation (Coniacien à Sénonien) du Kansas et, parmi ceux-ci, cinq nouveaux genres monospécifiques, *Zanclites xenurus*, *Niobrara encarsia*, *Kansanus martini*, *Luxilites striolatus* et *Ferrifrons rugosus*, qu'il a rapportés à une nouvelle famille, les Niobraridae. Cette famille a été mise depuis en synonymie avec celle des Plethodidae, au sein de l'ordre des Tselfatiiformes (=Bananogmiiformes) (PATTERSON, 1993: 627; NELSON, 1994: 90).

Zanclites xenurus et *Niobrara encarsia* ont fait l'objet d'une récente révision (TAVERNE, 1999, 2001a) qui a

prouvé leur appartenance aux Tselfatiiformes ainsi que leur validité générique et spécifique. SCHULTZE et al. (1982: 35) ont indiqué que *Kansanus martini* ne se rapportait pas aux Plethodidae mais aux Pachyrhizodontidae, ce que mes propres observations ont confirmé. Quant à *Ferrifrons rugosus*, il a été réétudié par ARRATIA & CHORN, 1998 et s'est révélé être un acanthomorphe archaïque. Seul *Luxilites striolatus* n'a pas encore fait l'objet d'un réexamen depuis sa description originale.

Luxilites striolatus n'est connu que par sa tête et le début de sa région abdominale. Le reste du corps est perdu. JORDAN (1924: 226-227) a donné une description très succincte, incomplète et partiellement erronée de l'ostéologie de ce poisson qui ne permet guère d'émettre un avis quant à sa position systématique au sein des téléostéens. Cet auteur était d'ailleurs conscient de la chose

puisqu'il écrit (ibid. : 227) que «the relations of this genus are obscure». Il faut encore ajouter que certaines parties de la tête (la portion antérieure de la mandibule, la partie antérieure de l'entoptérygoïde droit) de *L. striolatus* ont échappé à l'investigation de ce chercheur car ils n'étaient pas rangés avec le reste du matériel provenant de ce poisson. Précisons encore que d'après les dimensions de sa tête, on peut estimer que *L. striolatus* atteignait un peu moins d'un mètre de longueur totale.

Le but du présent travail est donc d'approfondir les connaissances ostéologiques relatives à *L. striolatus*, de prouver ou de réfuter son appartenance aux Tselfatiiformes et, enfin, de préciser éventuellement sa position phylogénétique au sein de cet ordre. Le présent article s'inscrit également dans la série de travaux que je consacre à la révision générale des Tselfatiiformes (TAVERNE, 1975, 1983, 1999, 2000a-d, 2001a, b, sous presse a, b).

Rappelons une fois encore que les Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes sont un ordre de grands téléostéens marins appartenant au groupe des Clupeccephala dont ils forment l'un des clades les plus primitifs. Ils ont vécu durant le Crétacé dans la Mésogée eurafricaine et ses dépendances, le Paléotlantique et la mer intérieure nord-américaine. Ils n'ont plus de descendants dans les mers et les océans d'aujourd'hui.

La morphologie des Tselfatiiformes rappelle celle des Scombridae et des Coryphaenidae, ce qui indique des poissons à nage rapide qui menaient probablement, dans les mers du Crétacé, le genre de vie mené par ces deux familles dans les océans actuels. Le crâne est presque toujours médio-pariétal. La mâchoire supérieure est bordée par le prémaxillaire et le maxillaire, ce dernier surmonté d'un seul supramaxillaire. Les dents des mâchoires, du palais et de la langue sont minuscules et groupées en plages. Les os den-

tés 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 couvrant 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 atrophiées. Le complexe urophore comporte une large plaque hypurale faite des quatre premiers hypuraux soudés et elle-même fusionnée à une très petite vertèbre urale I et II. Le parhypural et souvent aussi l'arc hémal préural l'ont disparu. La nageoire caudale est grande, bilobée et compte 19 rayons principaux. L'hypurostégie est importante. Les écailles sont grandes et cycloïdes.

Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes ainsi que la discussion de leur position systématique au sein des téléostéens, voir TAVERNE (2000a).

MATERIEL ET METHODES

L'holotype et unique exemplaire de *Luxilites striolatus* est conservé dans les collections paléontologiques de l'Université du Kansas à Lawrence (Kansas, U.S.A.) sous le N° KUV 295. Il a été récolté par E.H. TAYLOR en 1910 dans le canyon de la ligne de chemin de fer Gove-Trego, dans le comté de Gove, au Kansas. Il provient du Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation et est d'âge coniacien (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).

LISTE DES ABREVIATIONS DES FIGURES

An:	angulaire (= angulo-splénial)
Art:	articulaire
Bo:	fragment du basioccipital
Brstg:	rayons branchiostèges
Cbr 1:	cératobranchial du premier arc branchial
Chy a.:	cératohyal antérieur
Cl:	cleithrum
Cor:	coracoïde (= hypocoracoïde)
Dbb 1-3:	dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux
Dbhy:	dermobasihyal (= dermentoglosse)
Dn:	dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial)
Dsph:	dermosphénétique
Ec:	écaille
Ecpt:	ectoptérygoïde
Enpt:	entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde)
Epi:	épiotique (= épioccipital)
Exo:	fragment de l'exoccipital
Fr:	frontal

Hbr 1:	fragment de l'hypobranchial du premier arc
Hclt:	hypercleithrum (= supracleithrum)
Hhy d.:	hypohyal dorsal
Hhy v.:	hypohyal ventral
Hyom:	hyomandibulaire
Iorb 2, 3, 4, 5:	infraorbitaires 2, 3, 4, 5
Meth:	méséthmoïde
Mpt:	métaptérygoïde
Na:	nasal
Op:	operculaire
Osph:	orbitosphénoïde
Pa:	pariétal
Pop:	préoperculaire
Ps:	parasphénoïde
Psph:	pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
Pt:	posttemporal
Pte:	ptérotique
Qu:	carré (= quadratique)
Rad:	ptérygophores pectoraux
Rart:	rétroarticulaire
Sc:	scapula (= hypercoracoïde)
Soc:	supraoccipital

Sop:	sous-operculaire	d.:	droit
Sph:	sphénotique (= autosphénotique)	d. fr. pa.:	dépression médiane fronto-pariétale
St:	supratemporal (= extrascapulaire)	f. t.:	fosse temporale (= posttemporale)
Sy:	symplectique	g.:	gauche
Uhy:	urohyal (= parahyoïde)	lig. os.:	ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux
V:	fragment de la première vertèbre	p. op.:	processus opercularis de l'hyomandibulaire

ÉTUDE DU MATERIEL

Le crâne (Fig. 1-4)

Les os dermiques crâniens sont ornementés de fines ridules et parfois de petits tubercules. Cette ornementation est particulièrement prononcée sur les infrorbitaires postérieurs, le supratemporal, les os de la série operculaire et les rayons branchiostèges.

Le museau n'est pas conservé. Rien n'est donc connu du méséthmoïde, des nasaux, des ethmoïdes latéraux et du vomer.

Le toit crânien est large, presque plat et de forme à peu près triangulaire, la largeur étant nettement moins importante au niveau des frontaux qu'à celui des ptérotiques. Les frontaux sont vastes et forment la portion antérieure de ce toit. Les pariétaux sont grands, à peu près quadran-

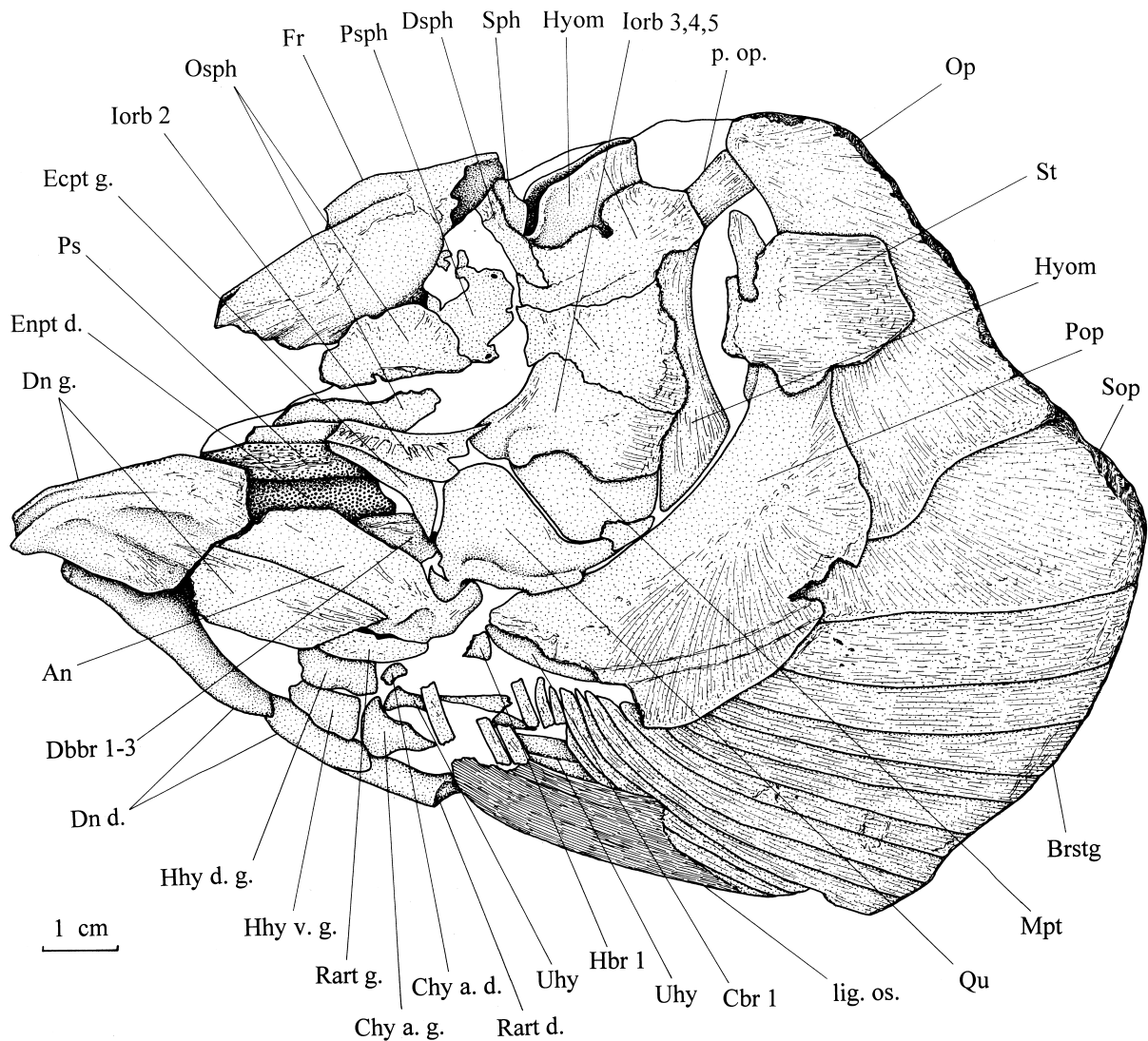


Fig. 1. — *Luxilites striolatus* JORDAN, 1924. Le crâne de l'holotype N° KUV 295 en vue latérale gauche. Le museau et la mâchoire supérieure manquent. Le substrat est laissé en blanc. Le rétroarticulaire, normalement soudé à l'angulaire, a été brisé et séparé de ce dernier os suite aux aléas de la fossilisation.

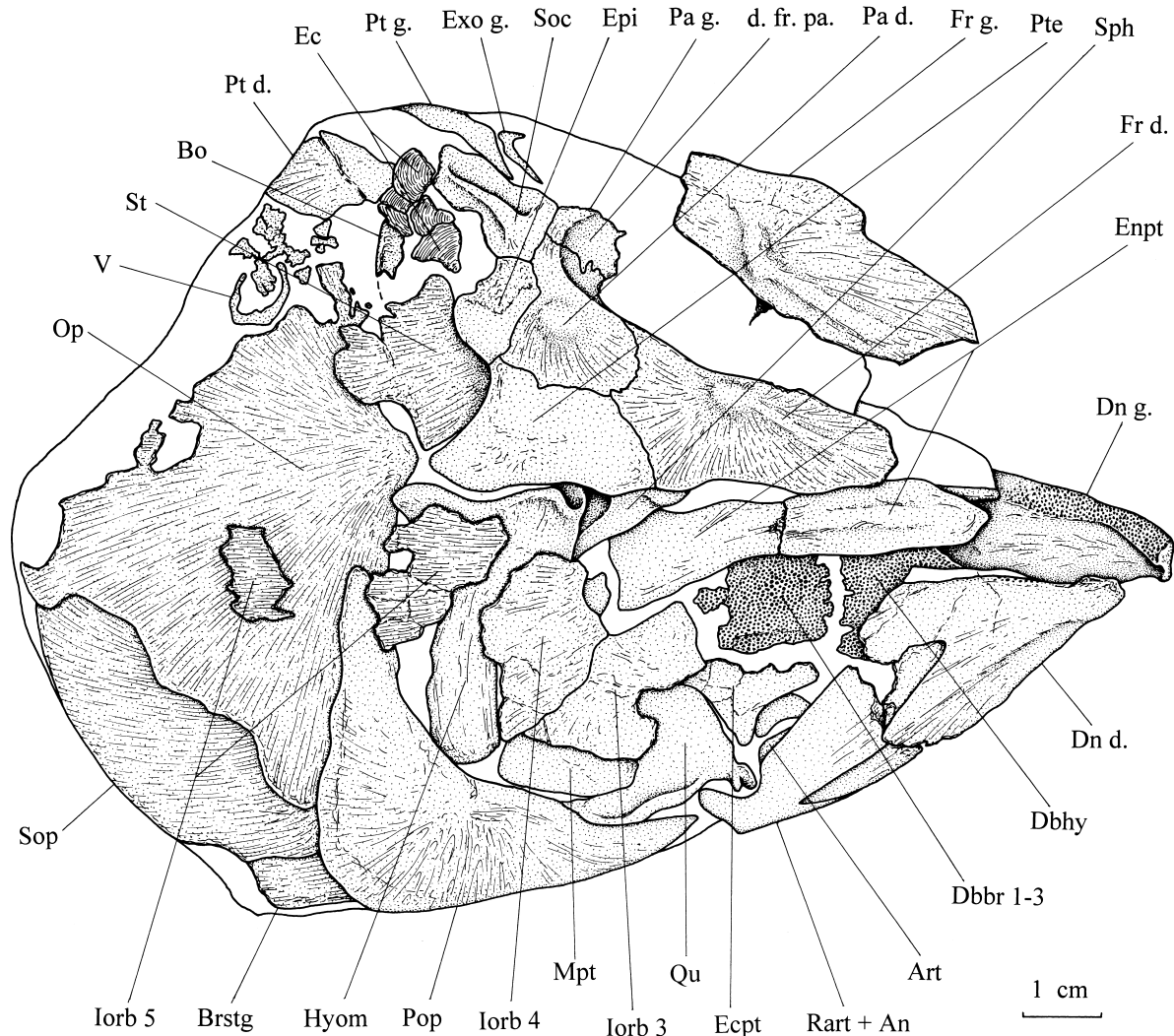


Fig. 2. – *Luxilites striolatus* JORDAN, 1924. Le crâne de l'holotype N° KUV 295 en vue latérale droite. Le museau et la mâchoire supérieure manquent. Le substrat est laissé en blanc.

gulaires et jointifs, déterminant un crâne de type médio-pariétal. Le frontal et le pariétal portent en leur milieu une petite protubérance d'où irradient les très fines crêtes qui ornent la surface externe de ces deux os. Le pariétal est bordé antérieurement par le frontal et latéralement par le ptérotique. La dépression fronto-pariétale médiane est allongée, étroite et délimitée par un bord bien marqué. Les ptérotiques sont bien développés et leur aile dorsale (= dermo-ptérotique) est très vaste. Les sphénotiques développent chacun un large processus postorbitaire qui, en vue dorsale, dépasse le bord latéral du frontal et du ptérotique. Le supraoccipital est assez petit, garni d'une crête médiane peu importante et encadré par les épitotiques.

La fosse temporale est située sur l'arrière du crâne et fermée dorsalement. Le supratemporal droit couvre la fosse correspondante. La fossilisation a, par contre, fait glisser le supratemporal gauche sur l'operculaire et le préoperculaire. JORDAN (1924: 226) a cru voir là le reste d'un morceau de peau garni de tubercules et recouvrant ces deux os et en a fait l'un des caractères distinctifs de son genre *Luxilites*. Les deux supratemporaux possèdent de

vastes composants membranodermiques mais ne s'étendent cependant pas jusqu'à la ligne médiane du crâne. La dilatator fossa n'est pas visible car toute entière située sur la face ventrale du neurocrâne. L'extrémité antérieure de la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire est visible du côté droit du crâne; elle est creusée dans le sphénotique.

L'orbitosphénoïde est grand et rejoint ventralement la crête médio-dorsale du parasphénoïde, formant ainsi un septum interorbitaire osseux complet auquel participent aussi les pleurosphénoïdes de taille plus réduite. La région trabéculaire du parasphénoïde est longue, large, de forme rectangulaire, presque plate et creusée sur toute sa longueur de puits minuscules, restes de l'implantation de denticules. Sur le fossile, cette région denticulée paraît un peu moins large qu'elle ne l'est en réalité car la partie latérale gauche de l'os est perdue. La région postérieure du parasphénoïde n'est pas visible.

Rien n'est connu des prootiques, de la *pars jugularis*, de l'éventuel basisphénoïde et des intercalaires. Un très petit fragment de l'exoccipital gauche est visible au som-

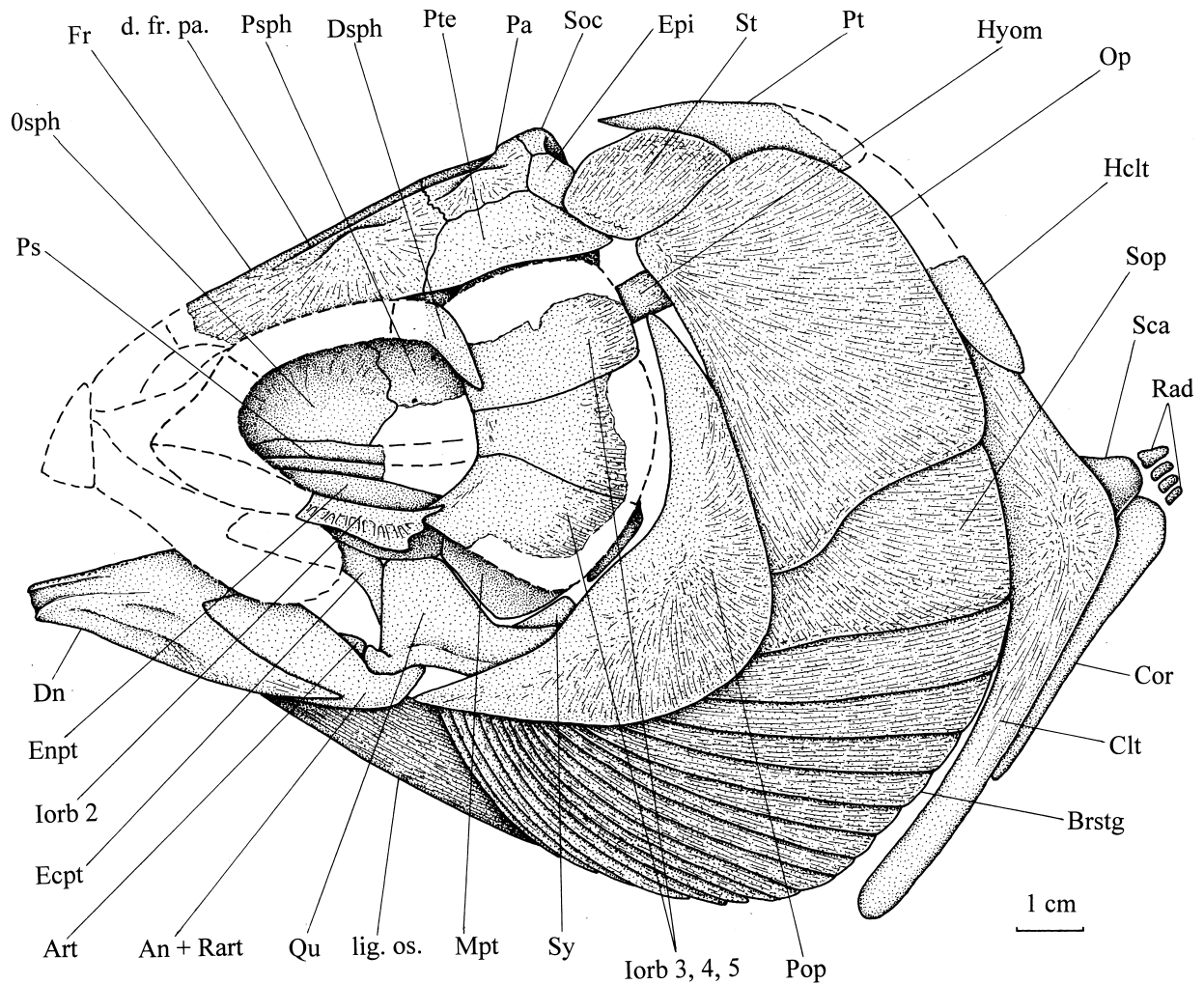


Fig. 3. – *Luxilites striolatus* JORDAN, 1924. Reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale gauche d'après l'holotype N° KUV 295.

met de la tête, juste à côté du supraoccipital. Un petit morceau de la partie condylaire du basioccipital s'observe du côté droit du crâne, en dessous de quelques restes d'écaillés.

Les os circumorbitaires sont incomplètement conservés. L'antorbitaire, le premier infraorbitaire et le supraorbitaire sont perdus. Le deuxième infraorbitaire est conservé du côté gauche de la tête. C'est un os étroit et allongé sur lequel on observe le canal sensoriel infraorbitaire qui émet plusieurs courts canalicules ventraux. Les trois infraorbitaires postérieurs, très vastes, sont présents des deux côtés du crâne. Du côté droit de la tête, le cinquième infraorbitaire est brisé en deux gros fragments dont le postérieur est venu chevaucher l'operculaire. La partie ventrale d'un petit dermosphénétique étroit est présente du côté gauche de la tête.

La mâchoire supérieure manque. Le maxillaire que JORDAN (1924: 227) décrit est, en fait, l'entoptérygoïde droit. La mandibule est longue, moyennement haute et dépourvue de processus coronoïde clairement marqué. Le

bord oral du dentaire porte une large plage denticulée qui ne se voit pratiquement pas en vue externe mais qui débord largement sur la face interne de l'os. Au niveau de l'hémi-mandibule droite, l'angulaire et le rétroarticulaire sont fusionnés et l'os ainsi composé montre un processus postarticulaire bien développé. Sur l'hémi-mandibule gauche, au contraire, la région du rétroarticulaire a été brisée et séparée de l'angulaire suite aux aléas de la fossilisation, donnant ainsi l'impression que ces deux os sont distincts. Il n'en est rien. L'observation de la pièce montre clairement qu'il s'agit d'une brisure et non pas d'une suture entre deux os. 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 palatin n'est pas conservé. L'entoptérygoïde gauche est long, large et sa face interne est complètement couverte de petits puits, restes de l'implantation des denticu-

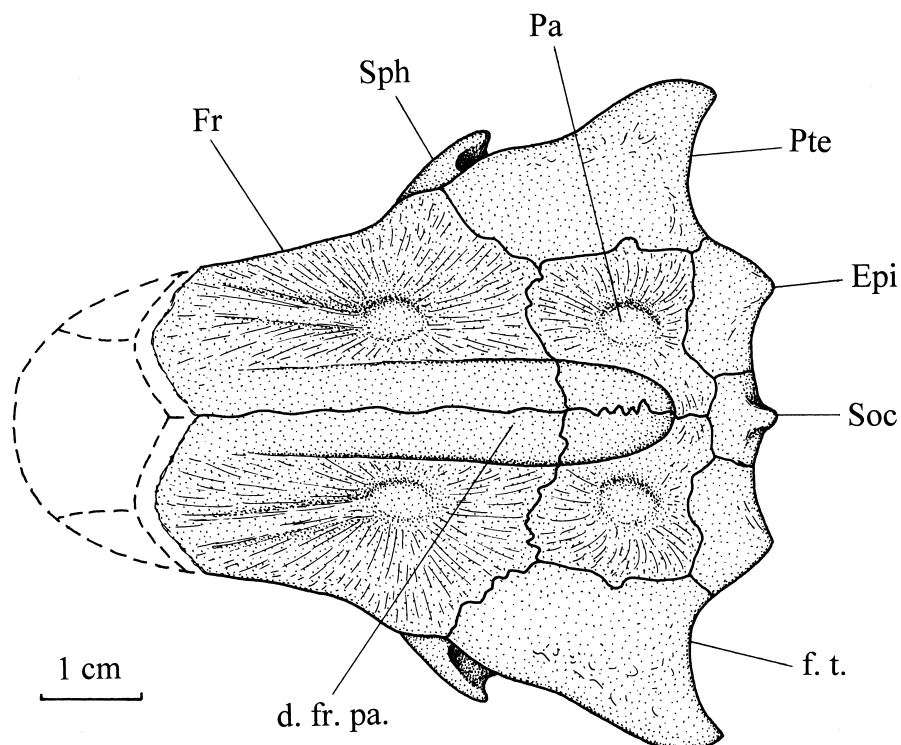


Fig. 4. – *Luxilites striolatus* JORDAN, 1924. Reconstitution du neurocrâne en vue dorsale d'après l'holotype N° KUVV 295.

les perdus suite à la fossilisation. L'ectoptérygoïde est plus étroit et complètement édenté. Seule la partie la plus ventrale du métaptérygoïde est visible; le sommet de l'os est couvert par le troisième infraorbitaire. Le carré est triangulaire, 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. Les onze derniers rayons branchiostèges sont bien conservés et l'on observe encore des petits débris de cinq rayons antérieurs. Il y avait donc seize rayons branchiostèges au total. Les premiers rayons sont étroits mais ils s'élargissent progressivement et la largeur du dernier de la série vaut presque la moitié de celle du sous-operculaire. Tous ces rayons sont contigus et forment ainsi un volet branchiostège complet.

Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 1, 2)

L'hyomandibulaire est élargi dorsalement dans sa zone articulaire avec le neurocrâne et se rétrécit ventralement en une forte tige osseuse. Le *processus opercularis* est large et très allongé. Le symplectique est petit. Les hypohyaux dorsal et ventral gauches sont gros. On observe aussi de tout petit débris des cératohyaux antérieurs gau-

che et droit ainsi que de l'urohyal long et étroit. Les autres pièces de l'arc hyoïdien ne sont pas connues.

Le dermobasihyal et la partie antérieure du dermobasibranchial des trois premiers arcs sont visibles du côté droit du crâne. Ce sont des pièces larges et de forme plus ou moins rectangulaire. La surface supérieure de ces deux os est couverte de petits puits, traces de l'implantation de denticules aujourd'hui perdus. Cette surface est à peu près plate au niveau du dermobasihyal et devient très légèrement convexe sur le dermobasibranchial. On se rappelle que la condition primitive chez les Tselfatiiformes est d'avoir la plaque denticulée linguale composée de trois pièces: 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 *Luxilites* (voir discussion), il est possible que son squelette branchial comportait également les trois plaques denticulées en question. Du côté gauche du crâne, on remarque encore un petit fragment de l'hypobranchial et presque tout le cératobranchial du premier arc allongé, fin et partiellement couvert par le préoperculaire. Rien d'autre n'est connu du squelette branchial.

Les ceintures (Fig. 3)

La ceinture scapulaire est complète mais il n'y a pas de postcleithrum. Le posttemporal est une vaste plaque osseuse triangulaire. L'hypercleithrum (= supracleithrum)

est long et large. Le cleithrum est bien développé, avec une courte branche dorsale et une branche ventrale longue et orientée obliquement. La surface externe du cleithrum est ornementée. La scapula (= hypercoracoïde) est petite. Le coracoïde (= hypocoracoïde) est long et étroit, moins long cependant que la branche ventrale du cleithrum. Il y a quatre petits ptérygophores pectoraux ossifiés. Seule la base de la nageoire pectorale est conservée. Cette nageoire est insérée haut sur le flanc et comporte 14 rayons et non pas 10 comme le signale JORDAN (1924: 227). En fait, dix rayons sont en effet visibles à l'attache des ptérygophores mais les débris de quatre autres s'observent un peu plus bas. Le premier rayon de la série est plus épais que les suivants. Il n'y a pas de petite épine initiale impaire..

On observe une masse très importante de ligaments ossifiés entre l'arrière de la mandibule et les rayons branchiostèges. FIELITZ & SHIMADA (1999) pensent que ces ligaments, présents chez presque tous les Tselfatiiformes mais inconnus chez les autres téléostéens, relient les barres hyoïdiennes aux cleithra et dérivent de l'ossification des muscles protracteurs hyoïdiens.

La ceinture et les nageoires pelviennes ne sont pas conservées.

Le squelette axial

Quelques restes des premières vertèbres subsistent mais elles sont très mal conservées. Ces vertèbres sont plus hautes que longues, peu resserrées en leur milieu et plutôt petites par rapport à la taille de la tête du poisson

Les huit premières paires de côtes sont présentes. Elles sont longues, fortes et descendent jusqu'au bord ventral du *situs viscerum*.

L'écaillage

Seuls des fragments d'écailles subsistent. Elles sont grandes, cycloïdes et couvertes de fins *circuli* à disposition plus ou moins horizontale. On y observe des anneaux de croissance concentriques mais pas de *radii*.

DISCUSSION

Luxilites striolatus au sein des téléostéens

Le large toit crânien assez plat, les grands pariétaux jointifs, le septum interorbitaire osseux, les 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 forme du cleithrum, l'insertion haute de la nageoire pectorale, la présence de ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux sont autant de caractères qui, associés, attestent sans doute possible que *Luxilites striolatus* est un membre de l'ordre des Tselfatiiformes.

La diagnose amendée de *Luxilites striolatus*

La présente étude permet de définir *Luxilites striolatus* d'une manière nettement plus précise que ne l'avait fait JORDAN (1924: 226-227). La nouvelle diagnose de l'espèce devient donc: tselfatiiforme de taille moyenne; toit crânien triangulaire, large, nettement plus large au niveau des ptérotiques que des frontaux et presque plat; grands pariétaux jointifs, encadrés latéralement par les ptérotiques; dépression fronto-pariétale longue, étroite et cernée par un petit rebord osseux; portion dorsale du ptérotique vaste; supraoccipital petit et garni d'une crête peu marquée; fosse temporale ouverte à l'arrière du neurocrâne et couverte latéralement par le ptérotique; deuxième infraorbitaire étroit et allongé; les trois infraorbitaires postérieurs très développés; dermosphénotique petit; septum interorbitaire osseux complet formé par l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le parasphénoïde; région denticulée du parasphénoïde large, plate et de forme rectangulaire; supratemporal réduit à sa partie latérale mais conservant un vaste composant membranodermique; entoptérygoïde denticulé sur toute sa surface; ectoptérygide édenté; 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; mandibule allongée et modérément élevée, dépourvue de processus coronoïde individualisé; dentaire garni d'une plage de denticules orientée vers l'intérieur de la bouche; angulaire et rétroarticulaire fusionnés; articulaire autogène; operculaire et sous-operculaire bien développés; une quinzaine de rayons branchiostèges de grande taille et accolés les uns aux autres; dermobasibranchial et dermobasibranchial des trois premiers arcs denticulés et formant une plaque linguale vaguement rectangulaire; hyomandibulaire large dorsalement, prolongé par une forte tige ventrale et garni d'un fort *processus opercularis*; ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux présents; posttemporal grand et de forme triangulaire; hypercleithrum large et allongé; cleithrum à longue branche ventrale; nageoire pectorale insérée haut sur les flancs et comptant 14 rayons; vertèbres plus hautes que larges; grandes écailles cycloïdes couvertes de fins *circuli* à disposition horizontale et d'anneaux de croissance concentriques.

Luxilites étant monospécifique, la nouvelle diagnose de l'espèce *L. striolatus* vaut également pour le genre.

Luxilites au sein des Tselfatiiformes

Luxilites appartient manifestement au groupe majoritaire des Tselfatiiformes à toit crânien plus ou moins plat et non pas à celui minoritaire des formes spécialisées où le toit crânien s'incurve fortement le long de la ligne médiane comme *Tselfatia* ou *Dixonanogmius* (TAVERNE, 1983, 2000a, c).

Dans ce premier groupe, *Luxilites* se montre particulièrement primitif puisqu'il conserve un préoperculaire dont les deux branches sont bien développées et de longueurs

presque égales comme chez *Bananogmius* (WOODWARD, 1923: fig. A; FIELTZ & SHIMADA, 1999: fig. 2; TAVERNE, 2001b: fig. 2) et *Niobrara* (TAVERNE, 2001a: fig. 3, 4). Chez les autres Tselfatiiformes, la branche ventrale du préoperculaire est devenue beaucoup plus courte que la branche dorsale (LOOMIS, 1900: fig. 6; ARAMBOURG, 1954: fig. 66; BARDACK, 1965: fig. 2; BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980: fig. 4; TAVERNE, 1983: fig. 2, 2000b: fig. 1, 9, 2000c: fig. 3, sous presse a: fig. 1). Dans un seul cas, celui de *Zanclites xenurus*, la branche ventrale du préoperculaire s'est, au contraire, considérablement allongée, tandis que la dorsale se raccourcit (TAVERNE, 1999: fig. 2).

L. striolatus offre un autre trait qui le rapproche de *Bananogmius* et *Niobrara*, l'ectoptérygoïde édenté. C'est là l'une des deux synapomorphies qui lient ces deux derniers genres (TAVERNE, 2001b: fig. 5, 10, 11) et les distinguent des autres Tselfatiiformes qui possèdent un ectoptérygoïde denticulé (LOOMIS, 1900: pl. XXII, fig. 6, où l'ectoptérygoïde est erronément appelé quatrième cératobranchial; APPLIGATE, 1970: fig. 196E, G; TAVERNE, 1983: fig. 4, 2000b: fig. 8C, 2000c: fig. 5, sous presse a: fig. 4). Chez *Zanclites xenurus*, l'ectoptérygoïde est également édenté mais c'est suite à sa transformation en une épaisse tige osseuse destinée à soutenir un gros palatin (TAVERNE, 1999: fig. 2), ce qui est différent des cas de *Luxilites*, *Bananogmius* et *Niobrara*.

Il paraît donc logique de considérer qu'au sein des Tselfatiiformes, *Luxilites* est plus particulièrement apparenté à *Bananogmius* et *Niobrara*, petit groupe de Plethodidae primitifs auquel s'ajoute encore le genre *Syntegmodus* ainsi que TAVERNE (sous presse b) l'a montré.

Dans ce groupe, *Luxilites* semble plus proche de *Bananogmius* que de *Niobrara* ou de *Syntegmodus*. Il ne présente, en effet, aucune des autapomorphies de *Niobrara*, c'est-à-dire l'avancée du frontal le long du bord latéral du pariétal et le rejet concomitant des ptérotiques en arrière des pariétaux, la dépression fronto-pariétale courte, large et triangulaire, le processus aliforme de l'hypercleithrum ainsi que l'excroissance postérieure du cleithrum. Il n'offre pas non plus les autapomorphies de *Syntegmodus*, à savoir le contact réduit du ptérotique et du pariétal, la hauteur très importante du septum interorbitaire et le grand développement de l'aile médio-dorsale du parasphénoïde. En revanche, il ne diffère de *Bananogmius* que par le net élargissement du toit crânien au niveau des ptérotiques et par la forme triangulaire de ce toit qui en résulte. Ce n'est pas une différence énorme mais elle est suffisante pour justifier le statut générique particulier de *Luxilites*.

En fait, par la forme de son toit crânien, *Luxilites* s'intercale dans une série évolutive continue qui va de *Bananogmius* à *Niobrara* en passant par *Syntegmodus* (Fig. 5). Chez *Bananogmius*, le toit crânien est aussi large

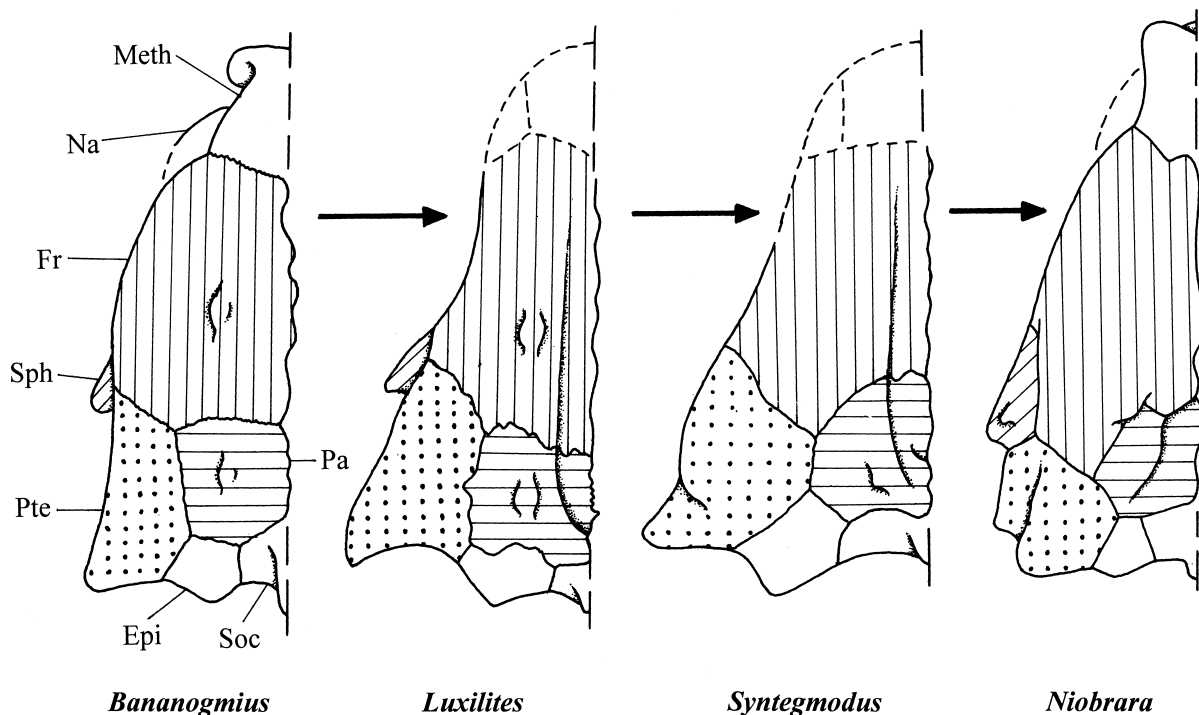


Fig. 5. – Représentation semi-schématique de l'évolution du toit crânien qui va de *Bananogmius aratus* (COPE, 1877) à *Niobrara encarsia* JORDAN, 1924 en passant par *Luxilites striolatus* JORDAN, 1924 et *Syntegmodus altus* LOOMIS, 1900. On y remarque la forme triangulaire acquise par le toit crânien suite à l'élargissement du ptérotique à partir de *L. striolatus*, puis la diminution du contact entre le ptérotique et le pariétal ainsi que la légère avancée postérieure concomitante du frontal chez *S. altus* et enfin le retrait du ptérotique en arrière du pariétal dont le bord latéral est longé par le frontal qui s'avance fortement vers l'arrière chez *N. encarsia*. Frontal hachuré verticalement, pariétal hachuré horizontalement, sphénoïde hachuré obliquement et ptérotique pointillé.

au niveau des frontaux que des ptérotiques et le ptérotique borde latéralement le pariétal. Chez *Luxilites*, la partie dorsale (= dermoptérotique) du ptérotique s'élargit considérablement, rendant le toit crânien nettement plus large à ce niveau qu'à celui des frontaux et lui donnant une forme triangulaire. Le ptérotique, dans ce cas, borde toujours latéralement le pariétal. Chez *Syntegmodus*, la forme générale du toit crânien est également triangulaire car l'élargissement des ptérotiques demeure. Mais la ligne de suture entre le ptérotique et le pariétal se réduit et n'intéresse plus que l'arrière du bord latéral du pariétal, tandis qu'une avancée postérieure du frontal vient longer la partie antérieure du bord latéral du frontal. Chez *Niobrara*, enfin, cette avancée du frontal se poursuit le long du bord latéral du pariétal et le ptérotique est presque entièrement rejeté en arrière du pariétal.

L'intégration de *Luxilites* dans ce groupe de quatre genres encadré par *Bananogmius* et *Niobrara* implique probablement que ce poisson montrait aussi, outre la plésiomorphie du préoperculaire à branches longues et subégales et l'apomorphie de l'ectoptérygoïde édenté, les trois autres plésiomorphies et l'autre apomorphie qui caractérisent les deux genres précités quoique la fossilisation n'ait pas permis la conservation des os et des structures concernées chez notre fossile. Ces trois autres plésiomorphies sont la conservation d'une ceinture et de nageoires pelviennes bien développées, d'un complexe hémaxanal de type I (BLOT, 1968) et d'un arc hémal préural 1 rudimentaire. Rappelons que, chez les autres Tselfatiiformes où elle est connue, la ceinture pelvienne est atrophiée (BARDACK, 1965: fig. 1; PATTERSON, 1967: fig. 6; BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980: fig. 4, 5; TAVERNE, 1983: fig. 1, 1999: fig. 1a, b), que le complexe hémaxanal est de type 3 (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) et que l'arc hémal préural 1 a disparu (TAVERNE, 1975: fig. 3, 1983: fig. 5, 1999: fig. 5, 2000a: fig. 2). Quant à l'autre apomorphie, il s'agit du coin postéro-ventral de l'antorbitaire qui 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).

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 l'accueil chaleureux reçu dans 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.

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). *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). *J. Vert. Paleontol.*, Lawrence, 18 (2): 301-314.
- BARDACK, D. (1965). New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. *Univ. Kansas, Paleontol. Contrib.*, 1: 1-9.
- BARDACK, D. & S. TELLER-MARSHALL (1980). *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *J. Paleontol.*, 54 (5): 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: Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *J. Paleontol.*, 73 (3): 504-511.
- HAY, O.P. (1903). On certain genera and species of North American Cretaceous actinopterosus 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.
- 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. (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, Tselfatiiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (Etats-Unis). *Belg. J. Zool.*, Bruxelles, 129 (2): 421-438.
- TAVERNE, L. (2000a). *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas*, Paris, 22 (1): 5-22.
- TAVERNE, L. (2000b). Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiiformes) 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, Tselfatiiiformes). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, Gent, 67 (1): 94-123.
- TAVERNE, L. (2000d). *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov. de l'Albien (Crétacé) marin de Provence (France) et l'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiiformes (Osteichthyes: Teleostei). *Cybium*, Paris, 24 (4): 371-381.
- TAVERNE, L. (2001a). Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Osteichthyes, Tselfatiiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (Etats-Unis). *Belg. J. Zool.*, Bruxelles, 131 (1): 3-16.
- TAVERNE, L. (2001b). Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur de l'Amérique du Nord et de l'Europe. *Geodiversitas*, Paris, 23 (1): 17-40.
- TAVERNE, L. (sous presse a). Révision des genres *Thryptodus* et *Pseudothryptodus*, poissons marins (Teleostei, Tselfatiiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, Gent.
- TAVERNE, L. (sous presse b). Révision de *Syntegmodus altus*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Cybium*, Paris.
- 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: April 5, 2001

Accepted: July 19, 2001