

Redescription critique des genres *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* et *Paranogmius*, poissons marins (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur des Etats-Unis, d’Egypte et de Libye

Louis Taverne

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

Corresponding author : Louis Taverne, e-mail : louis.taverne@iph.fgov.be

RÉSUMÉ. L’ostéologie de trois téléostéens marins du Crétacé, *Thryptodus* et *Pseudothryptodus* des Etats-Unis et *Paranogmius* d’Egypte et de Libye, est étudiée. Ces trois genres appartiennent à l’ordre des Tselfatiiformes. *Thryptodus* et *Pseudothryptodus* sont des genres valides très différents de *Bananogmius*, un autre tselfatiiforme avec lequel ils ont souvent été mis en synonymie. Au sein des Tselfatiiformes, *Thryptodus* est plus particulièrement proche de *Plethodus* et à un degré moindre de *Martinichthys*. *Pseudothryptodus* est également apparenté à *Thryptodus* mais en diffère par l’architecture moins spécialisée de son museau. *Paranogmius* est un autre genre valable, caractérisé notamment par la présence sur le neurocrâne d’une fosse subtemporale, une structure primitive déjà disparue chez les autres Tselfatiiformes, et d’un vomer très élargi antérieurement.

MOTS CLEFS : *Thryptodus*, *Pseudothryptodus*, *Paranogmius*, Tselfatiiformes, Teleostei, Crétacé supérieur marin, Etats-Unis, Egypte, Libye, ostéologie.

On the genera *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* and *Paranogmius*, marine fishes (Teleostei, Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous of the United States, Egypt and Libya

ABSTRACT. The osteology of three marine Upper Cretaceous teleosts, *Thryptodus* and *Pseudothryptodus*, from the U.S.A., and *Paranogmius*, from Egypt and Libya, is studied. These genera belong to the order Tselfatiiformes. *Thryptodus* and *Pseudothryptodus* are valid genera quite different from *Bananogmius*, another tselfatiiform fish with which they are often synonymized. Within the Tselfatiiformes, *Thryptodus* appears more specially related to *Plethodus* and less closely to *Martinichthys*. *Pseudothryptodus* is also related to *Thryptodus* but differs from this genus by its snout architecture less specialized. *Paranogmius* is another valid genus, characterized more particularly by the presence of a subtemporal fossa on the neurocranium, a primitive structure already lost by all other Tselfatiiformes, and of an anteriorly enlarged vomer.

KEY WORDS : *Thryptodus*, *Pseudothryptodus*, *Paranogmius*, Tselfatiiformes, Teleostei, marine Upper Cretaceous, U. S. A., Egypt, Libya, osteology.

INTRODUCTION

Les Tselfatiiformes sont, avec les Ichthyodectiformes et les Pachyrhizodontoidei, l’un des trois grands groupes de téléostéens qui ont dominé les mers durant le Crétacé et qui n’ont plus de descendants dans les ichthyofaunes marines actuelles. Ce sont des poissons de taille moyenne à grande, dont la forme du corps évoque celle des Scombridae et des Coryphaenidae. Le crâne est presque toujours médio-pariétal. Les dents des mâchoires et du palais

sont minuscules et groupées en plages. Les os dentés sont perforés de fins canalicules très caractéristiques de l’ordre. Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs. Les nageoires pelviennes, en position abdominale, sont souvent réduites. Les nageoires dorsale et anale sont longues et hautes. La nageoire caudale compte 19 rayons principaux et l’hypurostégie est prononcée. Les rayons des nageoires sont branchus mais rarement segmentés. Le complexe urophore comporte une plaque hypurale résultant de la fusion des quatre premiers hypuraux, plaque

elle-même soudée à un petit centre terminal ural 1-2. Pour davantage d'informations anatomiques concernant les Tselfatiiformes, je renvoie à TAVERNE, 2000a.

L'ordre compte près de vingt genres. Certains les regroupent en une unique famille des Plethodidae (PATTERSON, 1993 : 627), tandis que d'autres les répartissent en deux familles, les Plethodidae et les Tselfatiidae (NELSON, 1994 : 90). La révision de tous ces genres n'étant pas encore achevée, il n'est guère possible aujourd'hui de trancher la question.

Les Tselfatiiformes ont vécu dans la Mésogée eurafricaine, le Paléotlantique et la mer intérieure nord-américaine. On trouve leurs restes fossiles dans les gisements de l'Aptien au Campanien en Europe, dans le nord de l'Afrique, en Amérique du Nord et dans le nord de l'Amérique du Sud.

TAVERNE (2000a : 14-20) a montré que les Tselfatiiformes étaient des Clupeocephala archaïques, plus primitifs qu'un clade qui réunit les Clupeomorpha, les Ostariophysii et les Euteleostei, soit tous les autres Clupeocephala ayant encore des représentants dans la nature actuelle. Cette position systématique des Tselfatiiformes a été confirmée par l'analyse cladistique de CAVIN (2001 : fig. 16).

TAVERNE (1975, 1983, 1999, 2000a, b, c, d, 2001a, b, c, 2002a, b, sous presse) a entrepris la révision des Tselfatiiformes ainsi que l'étude de leurs relations phylogénétiques et intergénériques. Le présent article s'inscrit dans cette série de travaux. Il porte sur trois genres de cet ordre : *Thryptodus* et *Pseudothryptodus*, créés par LOOMIS (1900 : 229, 235) pour des téléostéens du Crétacé supérieur marin du Kansas (Etats-Unis), et *Paranogmius*, innové par WEILER (1935 : 32) pour un poisson du Cénomaniens inférieur de l'Égypte. Deux de ces genres, *Thryptodus* et *Pseudothryptodus*, ont souvent été tenus par la suite pour de simples synonymes de *Bananogmius* (qui a remplacé *Anogmius* préoccupé, cf. TAVERNE, 2001b), un autre représentant des Tselfatiiformes (STEWART, 1900 : 391; HAY, 1903 : 29; APPLGATE, 1970 : 414, 416).

La description originale de *Thryptodus* se basait sur un crâne à peu près complet pour l'espèce-type *Thryptodus zitteli*, crâne long d'environ 20 cm (LOOMIS, 1900 : fig. 6, pl. XXI). En comparant les longueurs respectives de la tête et du corps chez les quelques Tselfatiiformes connus en entier (ARAMBOURG, 1943, 1954; BARDACK & TELLER-MARSHALL, 1980; TAVERNE, 1983, 1999, 2001a, 2001b), on peut estimer que le poisson complet devait approcher le mètre de longueur totale. En ce qui concerne la seconde espèce, *Thryptodus rotundus*, ainsi que pour *Pseudothryptodus intermedius*, l'unique espèce de ce genre, seuls quelques os sont connus (LOOMIS, 1900 : pl. XXII, fig. 1-8). Malheureusement, le matériel type de ces deux genres *Thryptodus* et *Pseudothryptodus*, conservé au Musée de Munich, a été détruit durant la Seconde Guerre Mondiale (P. WELLNHOFER, in litt. 15/02/1974). Les planches de LOOMIS (1900) sont cependant très précises et elles permettent de comprendre les données ostéologiques relatives à ces poissons. On peut ainsi aujourd'hui rectifier les diverses erreurs d'interprétation de LOOMIS (1900) grâce aux connaissances qui ont été acquises sur le crâne des Tselfatiiformes ces dernières années. De plus, certains fragments de museau de *Thryptodus zitteli* ont été découverts depuis dans le Campanien inférieur de l'Alabama, dans le Cénomaniens du Texas ainsi que dans le Cénomaniens et le

Coniacien du Kansas (APPLGATE, 1970 : 416; TAVERNE, 2000c : fig. 1E, F, G; SHIMADA & SCHUMACHER, sous presse) qui autorisent aujourd'hui une meilleure compréhension de cette structure que ne l'avait LOOMIS (1900).

Rappelons encore que JORDAN (1905 : 44) avait créé une famille des Thryptodontidae pour les deux genres *Plethodus* et *Thryptodus*, famille qu'il considérait comme proche parente des Albulidae. Ce taxon familial n'a plus été utilisé par la suite jusqu'à ce que PATTERSON (1993 : 627) le place en synonymie des Plethodidae.

Quant à *Paranogmius* et son unique espèce, *Paranogmius doederleini*, le matériel de la description originale comportait deux neurocrânes incomplets, quelques os crâniens, des vertèbres et une partie de squelette caudal (WEILER, 1935 : fig. 4-6, pl. III, fig. 8, 16, 26). Tous ces restes étaient de très grande taille. L'un des deux neurocrânes, quoique dépourvu du méséthmoïde, mesurait 45 cm de long. La comparaison avec les quelques Tselfatiiformes entiers connus, indique un poisson qui dépassait 3 mètres de longueur totale. Cela en fait le plus grand de tous les Tselfatiiformes et l'un des plus grands téléostéens de tous les temps. D'autres restes d'un tselfatiiforme géant ont été découverts dans les terrains cénomaniens de la région et appartiennent certainement au même genre, aucun autre représentant de l'ordre n'atteignant cette taille. Il s'agit d'un fragment de mâchoire supérieure à laquelle est fixé un morceau de dermopalatin et d'une partie d'un os denté provenant de Libye (QUAAS, 1902 : pl. XXVIII, fig. 16, 17) ainsi que d'un morceau de cleithrum, d'un bout de dentaire et d'un vomer trouvés en Égypte (STROMER, 1936 : fig. 3, pl. I, fig. 9, 10). Le matériel relatif à *Paranogmius* a également été détruit durant la Seconde Guerre Mondiale (SCHAAL, 1984 : 4). Seules les descriptions et les figures de ces auteurs nous permettent encore d'interpréter ce poisson géant. Néanmoins, les connaissances acquises actuellement sur le squelette des Tselfatiiformes autorisent dans ce cas-ci aussi à tirer d'intéressantes conclusions qui ne pouvaient guère apparaître aux auteurs anciens.

Le but du présent travail est donc de revoir l'ostéologie de *Thryptodus zitteli*, *Pseudothryptodus intermedius* et *Paranogmius doederleini* et de préciser leurs rapports avec les autres genres et espèces de l'ordre.

Quant à *Thryptodus rotundus*, TAVERNE (2000c : 116) a montré qu'il n'appartenait pas au genre *Thryptodus* mais devait s'intégrer au genre *Plethodus*. Je ne traiterai donc pas de cette espèce dans les pages qui suivent.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié ci-après provient de l'American Museum of Natural History de New York (AMNH) et du Musée de Paléontologie des Vertébrés de l'Université du Kansas à Lawrence (KUVV). Toutes ces pièces se rapportent à l'espèce *Thryptodus zitteli* et proviennent des terrains de la Niobrara Formation (Coniacien à Campanien) du Kansas (Etats-Unis).

AMNH 19557 : un museau isolé (désigné ici comme néotype, l'holotype étant détruit; figuré dans TAVERNE, 2000c : fig. 1E, F, G).

KUVV 456, 457 et 459 : trois museaux isolés.

KUVP 25899 : la moitié gauche d'un très gros museau isolé.

Le matériel a été examiné à l'aide d'une loupe et d'un stéréomicroscope WILD M5 muni d'une chambre claire. Les dessins ont été réalisés par l'auteur.

ABRÉVIATIONS SUR LES FIGURES

AN :	angulaire (= angulo-splénial)
ANT :	antorbitaire
ART :	articulaire
BO :	basioccipital
BRSTG :	rayons branchiostèges
CHY a. :	cératohyal antérieur
CHY p. :	cératohyal postérieur (= épiphyal)
DBHY :	dermobasihyal (= dermentoglosse)
DBBR 1-3 :	dermobasibranchial unique des trois premiers arcs branchiaux
DBBR 4 :	dermobasibranchial du quatrième arc branchial
DETH :	dermethmoïde (= rostral)
DN :	dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial)
DPAL :	dermopalatin
DSPH :	dermosphénotique
ECPT :	ectoptérygoïde
ENPT :	entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde)
EP :	épiotique (= épioccipital)
EXO :	exoccipital
FR :	frontal
HHY d. :	hypohyal dorsal
HHY v. :	hypohyal ventral
IC :	intercalaire
IOP :	interoperculaire
IORB 2 :	deuxième infraorbitaire
LETH :	ethmoïde latéral
METH :	mésethmoïde
MX :	maxillaire
NA :	nasal
OP :	operculaire
OSPH :	orbitosphénoïde
PA :	pariétal
PMX :	prémaxillaire
POP :	préoperculaire
PRO :	prootique
PS :	parasphénoïde
PSPH :	pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
PTE :	ptérotique
QU :	carré (= quadratique)
RART :	rétroarticulaire
SETH :	supraethmoïde
SMX :	supramaxillaire
SOC :	supraoccipital
SORB :	supraorbitaire
SPH :	sphénotique (= autosphénotique)
V1 :	première vertèbre
VO :	vomer (= prévomer)
d. f. :	<i>dilatator fossa</i>
f. a. :	fenêtre auditive
f. hyom. :	fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire
f. st. :	fosse subtemporale
f. t. :	fosse temporale (= fosse posttemporale)
f. V :	ouverture antérieure de la <i>pars jugularis</i> par laquelle passent le nerf trijumeau (V) et la veine jugulaire
f. t. h. VII :	ouverture postérieure de la <i>pars jugularis</i> par laquelle passent le <i>truncus hyoideomandibularis</i> du nerf facial (VII) et la veine jugulaire
f. X :	foramen du nerf vague (X)
p. j. :	<i>pars jugularis</i>

OSTÉOLOGIE DE *THRYPTODUS ZITTELI* LOOMIS, 1900 (Fig. 1-3)

Les os crâniens dermiques sont très ornementés, comme c'est d'ailleurs le cas chez la plupart des Tselfatii-formes.

Le museau est extrêmement massif. Il est formé des prémaxillaires, du mésethmoïde et du vomer. Le mésethmoïde est un os allongé, large, surtout dans sa région postérieure, et plat. Son bord antérieur forme un épais bourrelet ventral de forme irrégulière. Cette zone épaisse représente la partie endochondrale de l'os, c'est-à-dire le supraethmoïde, tandis la large pellicule osseuse dorsale en est la partie dermique, c'est-à-dire le dermethmoïde ou rostral (TAVERNE, 2000c : fig. 1G). Le mésethmoïde est complètement recouvert par les prémaxillaires qui deviennent énormes et dont les processus dorsaux rejoignent les frontaux avec lesquels ils s'articulent. Selon les exemplaires, les deux prémaxillaires sont fusionnés en une pièce unique (AMNH 19557 et LOOMIS, 1900 : pl. XXI, fig. 1) ou simplement ankylosés de façon ferme l'un à l'autre avec leur suture qui demeure visible (KUVP 456, 457, 459). Le bord ventral des prémaxillaires ou du prémaxillaire unique porte une large plage denticulée et se recourbe sous le vomer dont il recouvre le bord antérieur. Les ethmoïdes latéraux sont très développés et en contact avec le mésethmoïde. Le vomer est court, extrêmement large et édenté. Les nasaux sont énormes, parfaitement intégrés au reste du toit crânien et articulés avec les prémaxillaires et les frontaux.

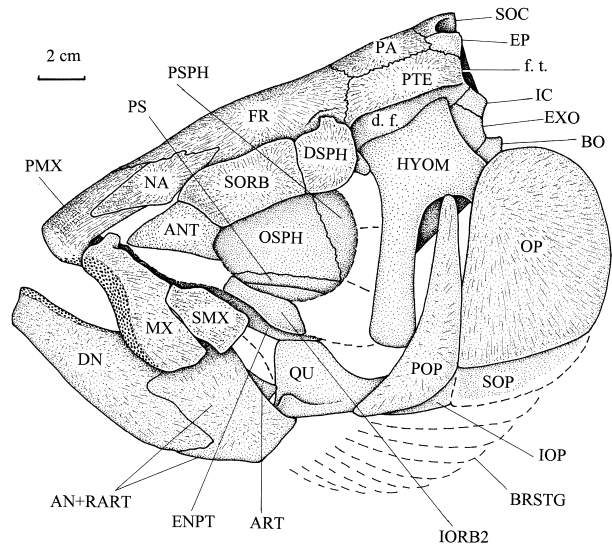


Fig. 1. – *Thryptodus zitteli* LOOMIS, 1900. Crâne en vue latérale gauche (modifié d'après LOOMIS, 1900 : fig. 6 et pl. XXI, fig. 1, 2, 5, 7).

Le toit crânien est large, quasi aussi large à l'avant qu'à l'arrière, relativement plat et dépourvu de dépression médiane clairement marquée. Les frontaux sont vastes, ainsi que les pariétaux plus ou moins quadrangulaires et en contact médian, formant ainsi un crâne de type médio-pariétal. Les ptérotiques sont allongés et bordent latéralement les pariétaux. Le supraoccipital est court, large et porte une petite crête médiane. Les épiotiques touchent le supraoccipital et forment une sorte de protubérance à l'arrière du crâne. Les sphénotiques possèdent un proces-

sur postorbitaire en forme d'ergot qui dépasse latéralement le bord du frontal.

La *dilatator fossa* est allongée, peu élevée, située sur la face ventrale du crâne et portée par le sphénotique et le ptérotique. La fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire est longue et nettement plus large à l'avant qu'à l'arrière. Elle est creusée dans le sphénotique, le prootique et le ptérotique. La fosse temporale (= posttemporale) est située à l'arrière du neurocrâne et s'ouvre entre le ptérotique, l'épiotique et l'intercalaire. Il n'y a pas de fosse subtemporale.

L'orbitosphénoïde très développé et les pleurosphénoïdes, nettement plus petits, s'articulent avec le parasphénoïde, formant ainsi un septum interoculaire osseux complet. Le parasphénoïde est très large et sa vaste plaque denticulée est pyriforme et légèrement concave. La largeur maximale de cette plaque représente les 65 % de sa longueur. L'éventuel basisphénoïde n'est pas visible.

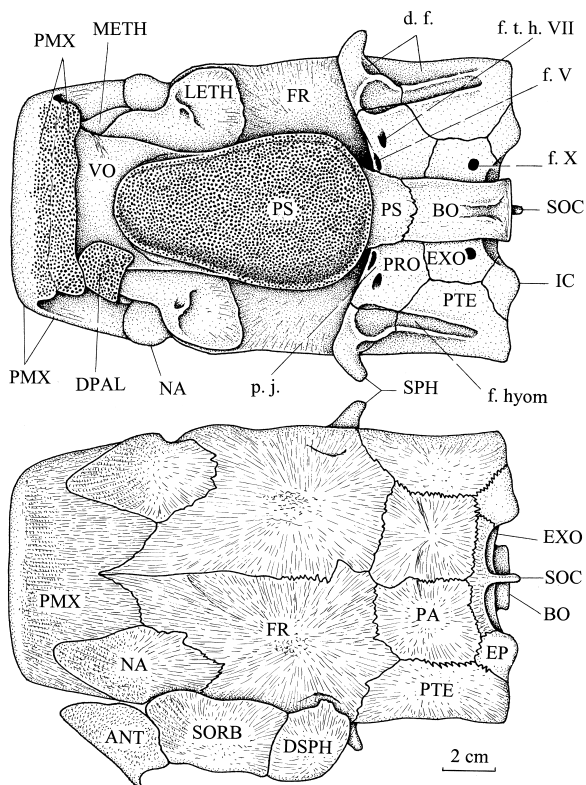


Fig. 2. – *Thryptodus zitteli* LOOMIS, 1900. Neurocrâne en vue ventrale (au-dessus) et en vue dorsale (en dessous) (modifié d'après LOOMIS, 1900 : pl. XXI, fig. 1-3). Le basioccipital est ajouté d'après mes observations sur d'autres crânes de Tselfatiiformes.

Les prootiques, la portion ventrale des ptérotiques, les exoccipitaux, les intercalaires forment l'arrière du plancher neurocrânien. Le basioccipital n'est pas conservé. La *pars jugularis*, percée dans le prootique et par où transite la veine jugulaire, est courte; son ouverture antérieure sert au passage du nerf trijumeau (V) et la postérieure à l'émergence du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII). Le foramen du nerf vague (X) perce l'exoccipital.

Du cercle des os circumorbitaires, seuls sont connus le deuxième infraorbitaire, étroit et allongé, ainsi que

l'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique, trois os de grande taille, articulés entre eux et avec le bord latéral du nasal et du frontal. Le coin ventro-postérieur de l'antorbitaire forme une petite pointe. Le dermosphénotique couvre le sphénotique mais ne débord pas sur le ptérotique.

Outre le prémaxillaire que nous avons déjà évoqué, chaque hémimâchoire supérieure comprend le maxillaire et un seul supramaxillaire. Le maxillaire est assez court et s'articule sur le prémaxillaire. Son bord buccal porte une large plage denticulée qui débord à la fois sur les faces internes et externes de l'os. Le supramaxillaire se loge dans une encoche du bord dorsal du maxillaire. Chaque hémimandibule comporte le dentaire, l'articulaire autogène, l'angulaire et le rétroarticulaire soudés l'un à l'autre ainsi que le coronoméckelien. Le bord oral du dentaire porte une plage denticulée qui débord fortement sur la face interne de l'os, surtout vers l'arrière (LOOMIS, 1900 : pl. XXI, fig. 5). L'articulation mandibulo-quadratique se situe au niveau du milieu de l'orbite.

Le palatin est court, large et denticulé. L'entoptérygoïde est long, large et sa face interne est complètement denticulée. LOOMIS (1900 : pl. XXI, fig. 8) a erronément identifié l'entoptérygoïde comme le cinquième cératobranchial. L'ectoptérygoïde n'est pas connu. Le carré est triangulaire, renflé au niveau de son condyle articulaire pour la mandibule et son processus quadratique est tout entier situé postérieurement au corps-même de l'os.

Les os de la série operculaire comprennent le préoperculaire, l'interoperculaire et l'operculaire. Le sous-operculaire est incomplet. Ces os sont relativement petits par rapport à la taille du crâne. Le préoperculaire montre une branche dorsale longue et une branche ventrale très courte

L'arc hyoïdien est connu presque complètement. L'hyomandibulaire est large dorsalement et s'étire ventralement en une forte tige osseuse. Son *processus opercularis* est court mais très épais. Le symplectique est une petite baguette osseuse. La barre hyoïdienne se compose d'un hypohyal dorsal et d'un hypohyal ventral, tous deux très développés, d'un cératohyal antérieur large et dépourvu de foramen béryciforme ainsi que d'un très court cératohyal postérieur. L'interhyal n'est pas connu. La plaque denticulée linguale est vaguement ovale et légèrement convexe. Sa largeur maximale vaut les 65 % de sa longueur. Cette plaque se compose de deux pièces articulées entre elles et de développement à peu près égal. La première pièce est le dermobasihyal (= dermen-toglosse) et la seconde représente les dermobasibranchiaux des trois premiers arcs branchiaux soudés entre eux. Il n'y a pas de dermobasibranchial du quatrième arc, à l'encontre du cas des Tselfatiiformes primitifs (TAVERNE, 2000b : fig. 10, 2001b : fig. 13). Le premier pharyngobranchial est petit et édenté (LOOMIS, 1900 : pl. XXI, fig. 3 où l'on distingue ce petit os articulé à l'arrière du parasphénoïde). L'urohyal est étroit et allongé. En coupe, il montre une forme en « T » renversé. Le reste du squelette branchial est inconnu.

On ne connaît rien non plus du squelette postcrânien si ce ne sont les huit premières vertèbres. Elles sont creusées de quatre petits puits, deux dorsaux et deux ventraux dans lesquels s'articulent par gomphose respectivement les arcs neuraux et hémaux.

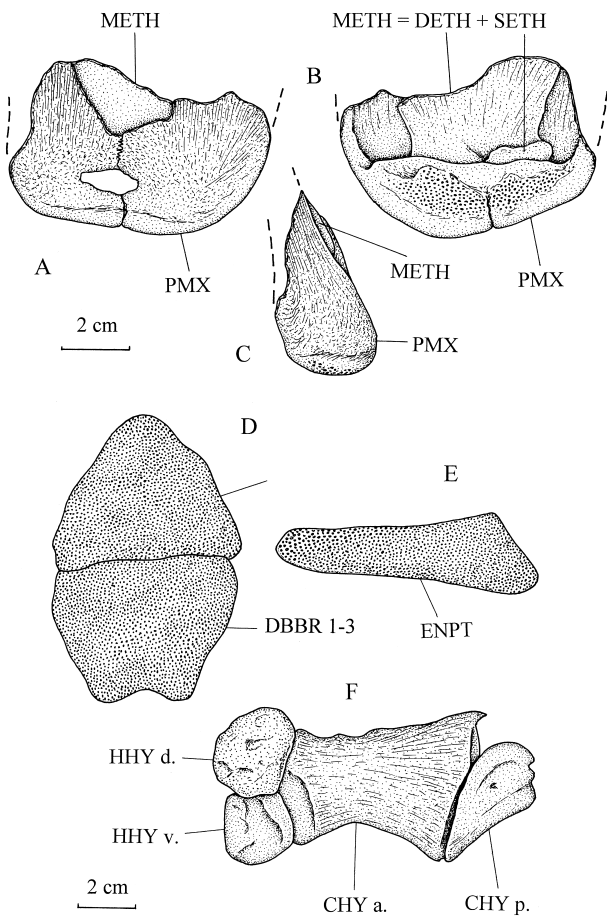


Fig. 3. – *Thryptodus zitteli* Loomis, 1900. Museau de l'exemplaire KUV 459 en vue dorsale (A), ventrale (B) et latérale droite (C); cet exemplaire illustre le cas où les deux prémaxillaires sont fermement ankylosés mais pas encore fusionnés. Plaque denticulée linguale (D). Entoptérygoïde droit en vue interne (E). Barre hyoïdienne gauche en vue externe (F). (D, E, F modifiés d'après Loomis, 1900 : pl. XXI, fig. 4, 6, 8).

OSTÉOLOGIE DE PSEUDOTHRYPTODUS INTERMEDIUS Loomis, 1900 (Fig. 4)

Les prémaxillaires sont libres l'un par rapport à l'autre, de forme trapézoïde, aussi hauts que larges, avec un processus ascendant très développé et de même largeur que le corps de l'os proprement dit. La surface externe de l'os est très ornementée. Les très hauts processus ascendants des deux prémaxillaires devaient forcément recouvrir une grande partie du mésethmoïde sous-jacent mais qui, lui, n'est pas connu. Le bord oral de l'os se replie en une courte aile ventrale qui porte une large plage denticulée et qui devait chevaucher le bord antérieur du vomer, lequel n'est pas non plus connu, à la manière des prémaxillaires de *Thryptodus*.

Les os que Loomis (1900 : pl. XXII, fig. 5, 6, 7) interprète comme les troisième, quatrième et cinquième cératobranchiaux ne ressemblent guère aux cératobranchiaux des Tselfatiiformes. Ceux-ci sont nettement moins larges, en forme de gouttière et jamais denticulés (obs. pers.). Il semble clair que ces trois os erronément interprétés par Loomis (1900) sont respectivement un grand fragment du

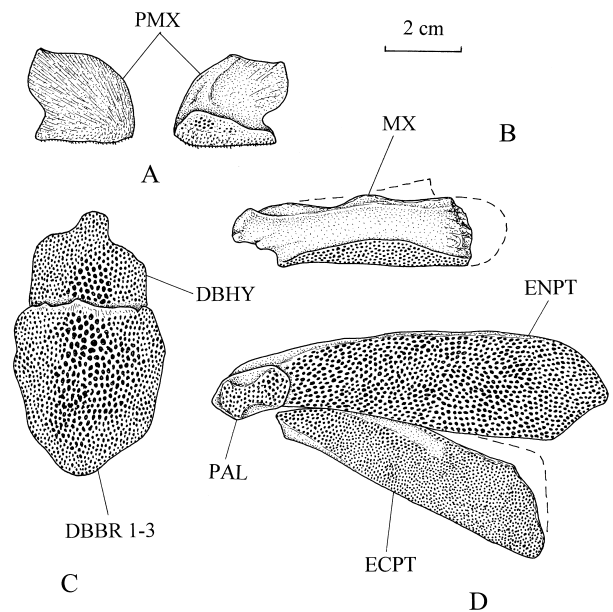


Fig. 4. – *Pseudothryptodus intermedius* Loomis, 1900. Prémaxillaire droit en vue externe et interne (A). Maxillaire gauche en vue externe (B). Plaque denticulée linguale (C). Palatin, entoptérygoïde et ectoptérygoïde droits en vue interne (D). (A, B, C et D modifiés d'après Loomis, 1900 : pl. XXII, fig. 3-7).

maxillaire, l'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde accompagné du dermopalatin.

Le maxillaire est relativement court. Son extrémité antérieure se renfle en un condyle articulaire pour le prémaxillaire et pour le palatin. Le bord oral de l'os porte une large plage denticulée.

L'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde sont des os larges et allongés, le premier l'étant encore plus que le second. Le dermopalatin est petit et articulé à l'extrémité antérieure de l'entoptérygoïde. Les trois os sont denticulés sur toute leur surface.

La plaque denticulée linguale est large, vaguement ovale, moins large toutefois que chez *Thryptodus zitteli* puisque sa largeur maximale ne représente que les 56 % de sa longueur. Cette plaque comporte deux pièces articulées l'une à l'autre et d'inégale grandeur : un dermobasihyal plutôt court suivi d'un dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux, nettement plus allongé. Le dermobasibranchial du quatrième arc, primitivement présent chez les Tselfatiiformes (Taverne, 2000b : fig. 10, 2001b : fig. 13), fait ici défaut comme chez *Thryptodus*.

Quelques fragments d'os circumorbitaires, le carré et quelques vertèbres ont été découverts. Loomis (1900 : 235) précise que ces pièces ressemblent à leurs homologues chez *Thryptodus* mais il ne les illustre pas.

Rien d'autre n'est connu du squelette de ce poisson.

OSTÉOLOGIE DE PARANOGLMIUS DOEDERLEINI Weiler, 1935 (Fig. 5)

Les os dermiques sont ornés de petits trous et de fines crêtes qui rayonnent parfois à partir d'un centre. Cependant cette ornementation n'est pas très prononcée sur le toit crânien, à l'encontre d'autres Tselfatiiformes.

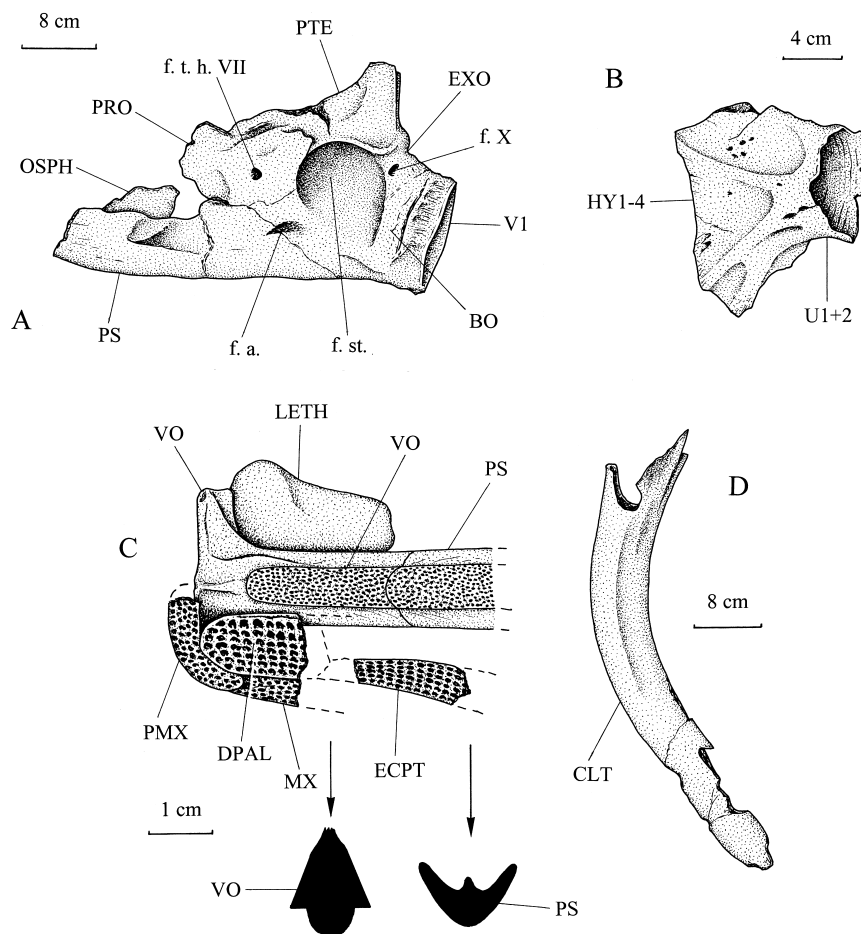


Fig. 5. – *Paranogmus doederleini* WEILER, 1935. (A) partie postérieure du neurocrâne en vue latérale gauche (modifié d'après WEILER, 1935 : fig. 4). (B) partie du squelette caudal (modifié d'après WEILER, 1935 : fig. 6). (C) reconstitution du palais, avec (en bas) une coupe schématique du vomer et du parasphénoïde (modifié d'après QUAAS, 1902 : pl. XXVIII, fig. 16a, 17, WEILER, 1935 : fig. 4a et STROMER, 1936 : pl. I, fig. 9a, b). (D) partie du cleithrum (modifié d'après STROMER, 1936 : fig. 3).

Le méséthmoïde n'est pas connu mais devait être large compte tenu de la position quasi à angle droit du prémaxillaire par rapport au maxillaire (QUAAS, 1902 : pl. XXVIII, fig. 16) et de l'exceptionnelle largeur de l'extrémité antérieure du vomer. Un os épais et massif situé à côté du vomer et figuré par WEILER (1935 : pl. III, fig. 8, 16) ne peut être qu'un très gros ethmoïde latéral. Le vomer est abîmé et tordu sur le seul neurocrâne qui possède encore cet os mais on peut néanmoins observer que sa partie antérieure est extrêmement large (ibid. : pl. III, fig. 8, 16). Le vomer isolé montré par STROMER (1936 : pl. I, fig. 9a, b) est mieux conservé. Il a la forme d'un « T », tant son extrémité antérieure est élargie par rapport au reste de l'os. Il porte en son milieu une longue plage denticulée, guère large mais à surface très convexe, ce qui est exceptionnel chez les Tselfatiiformes.

Le toit crânien est relativement plat, formé essentiellement par les vastes frontaux et les pariétaux. Ceux-ci sont grands, plus ou moins quadrangulaires et jointifs, déterminant ainsi un crâne de type médio-pariétal. Le supraoccipital paraît petit, pointu à l'arrière et dépourvu de crête médiane (WEILER, 1935 : pl. III, fig. 8) mais il s'agit peut-être d'un artefact de fossilisation, l'os n'étant que partiellement conservé. Il n'y a pas de dépression fronto-par-

iétale. Seuls une petite partie des ptérotiques est préservée. Les sphénotiques et les épérotiques sont inconnus.

La surface denticulée du parasphénoïde n'est pas très large mais elle montre un relief très convexe (ibid. : fig. 4a), unique chez les Tselfatiiformes. Cela correspond donc bien à la forme de la zone denticulée du vomer et permet la parfaite articulation des plages denticulées de ces deux os. Le parasphénoïde est dépourvu de processus basiptérygoïde mais porte une petite crête médio-dorsale que rejoint l'orbitosphénoïde, délimitant de la sorte un septum osseux interorbitaire complet, comme chez les autres Tselfatiiformes. Les pleurosphénoïdes et l'éventuel basisphénoïde ne sont pas connus.

Le foramen du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) s'ouvre au milieu de la face latérale du prootique. Il ne semble pas y avoir d'ouverture postérieure particulière sur le prootique pour la veine jugulaire qui passait donc probablement aussi par ce foramen facial. Il y a une petite fenêtrure auditive à la limite du parasphénoïde, du prootique et du basioccipital. Une vaste fosse subtemporale se creuse dans la face ventrale du neurocrâne, dans la région du prootique et de l'exoccipital, juste sous le ptérotique. La conservation de cette structure téléostéenne

primitive est exceptionnelle chez les Tselfatiiformes. L'exoccipital, percé par le foramen du nerf vague (X), ne participe pas à la formation du condyle articulaire pour le squelette axial, condyle formé tout entier par le grand basioccipital. La première vertèbre est soudée au basioccipital mais la ligne de suture demeure encore visible.

Le supraorbitaire et le dermosphénotique (= deuxième supraorbitaire de WEILER, 1935 : 33) sont articulés entre eux et avec le frontal. Les autres os orbitaires ne sont pas connus.

Une grande partie de l'arc palatin est perdue. On connaît cependant le dermopalatin, accolé au prémaxillaire et au maxillaire (QUAAS, 1902 : pl. XXVIII, fig. 16a). C'est un os plat, assez large et couvert de petits puits, restes de l'implantation d'une plage de petites dents. Un autre os de cet arc, en forme de plaque allongée, assez étroit et également porteur sur toute sa surface de traces d'implantation de petites dents est également connu (ibid. : pl. XXVIII, fig. 17). Il est nettement plus étroit que le dermopalatin. Il s'agit donc de l'ectoptérygoïde, puisque l'entoptérygoïde, lui, aurait été aussi large, voire plus large que le dermopalatin. Le carré est triangulaire et garni d'un gros condyle articulaire (WEILER, 1935 : fig. 5).

Les mâchoires ne sont que très partiellement conservées (QUAAS, 1902 : pl. XXVIII, fig. 16a, b; STROMER, 1936 : pl. I, fig. 10). Le prémaxillaire et le maxillaire portent chacun sur leur bord oral une large plage couverte de petits puits qui servaient à l'implantations des dents. Le bord oral du dentaire est garni d'une plage de denticules. Le bord symphysaire de l'os est élevé et porte une sorte de petit ergot à son extrémité dorsale, juste en avant de la zone denticulée.

Le préoperculaire ressemble à celui de *Bananogmius* (WEILER, 1935 : 37), large, avec des branches dorsale et ventrale bien développées et de longueur subégale.

Le cleithrum est grand, étroit sur toute sa longueur, avec une branche dorsale courte et une branche ventrale longue (STROMER, 1936 : fig. 3), ce qui est typique des Tselfatiiformes.

Les premières vertèbres sont hautes, étroites, avec des faces latérales ornées de fines stries horizontales et des hémaphyses autogènes réduites à de petits nodules osseux et articulées dans des petites fossettes de la face ventrale des corps vertébraux correspondants (WEILER, 1935 : fig. 5).

Le squelette caudal comporte une héli-vertèbre terminale résultant de la fusion des centres uraux 1 et 2. Les quatre premiers hypuraux sont soudés en une large plaque hypurale, elle-même fusionnée à la petite vertèbre terminale (ibid. : fig. 6). On ne distingue pas de gouttière marquant sur cette plaque la séparation des hypuraux dorsaux et ventraux.

DISCUSSION

Thryptodus, *Pseudothryptodus* et *Paranogmius* au sein des téléostéens

La morphologie générale du crâne, les grands pariétaux quadrangulaires et jointifs, la dentition buccale et intrabuccale faite de plages de denticules, l'aspect

ponctué des os à dents lorsque ces dernières sont perdues, l'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique articulés entre eux et avec le bord du frontal, le septum interoculaire osseux, l'articulation du supramaxillaire dans une encoche du bord supérieur du maxillaire, l'angulaire et le rétroarticulaire soudés, l'articulaire autogène sont autant de caractères qui, alliés, témoignent que *Thryptodus* appartient à l'ordre des Tselfatiiformes.

Les mêmes plages denticulées sur les mâchoires, les os ptérygoïdes et la plaque linguale, l'aspect ponctué de ces os à dents et la forme particulière des prémaxillaires permettent de ranger également *Pseudothryptodus* dans cet ordre.

La dentition des mâchoires et du palais formée de plages de denticules, l'aspect ponctué des os dentés lorsque les dents sont perdues, le crâne médio-pariétal, le septum interoculaire osseux, le supraorbitaire et le dermosphénotique articulés entre eux et au frontal, l'aspect du cleithrum et la partie connue du squelette caudal sont autant d'éléments qui attestent que *Paranogmius* est, lui aussi, un membre des Tselfatiiformes.

Thryptodus, *Pseudothryptodus* et *Bananogmius*

FIELTIZ & SHIMADA (1999) ont décrit il y a peu l'ostéologie d'une nouvelle espèce de *Bananogmius* et TAVERNE (2001b) vient d'effectuer la révision de ce genre. Ces deux travaux autorisent aujourd'hui la comparaison détaillée avec *Thryptodus* et *Pseudothryptodus*. On peut ainsi vérifier si ces deux genres sont ou non synonymes du premier.

Chez *Bananogmius*, les prémaxillaires ne sont ni hypertrophiés, ni soudés ou ankylosés l'un à l'autre et ils ne recouvrent pas non plus la totalité du mésethmoïde et l'extrémité antérieure du vomer. Le vomer n'est pas élargi et il est denticulé. La plaque denticulée parasphénoïdienne est allongée, modérément élargie et de forme rectangulaire. La plaque linguale est large mais sans aucune tendance à s'arrondir et, de plus, composée de trois pièces puisque le dermobasibranchial du quatrième arc est conservé. La branche ventrale du préoperculaire est allongée. Les os de la série operculaire sont de grande taille par rapport au reste du crâne. L'antorbitaire porte un processus ventro-postérieur pointu très développé. Le supraorbitaire est modérément élargi. Ce sont là autant de traits qui différencient clairement *Bananogmius* de *Thryptodus*.

Quant à *Pseudothryptodus*, le seul fait de posséder un ectoptérygoïde bien développé et denticulé sur toute sa face interne suffit à le distinguer de *Bananogmius* dont l'une des apomorphies est justement d'avoir l'ectoptérygoïde réduit et édenté. Le prémaxillaire de *Bananogmius* ne montre pas le repli ventral qui existe chez *Pseudothryptodus*. La forme et la composition de la plaque linguale diffère aussi dans ces deux genres.

Thryptodus et *Pseudothryptodus* ne sont donc pas, à l'encontre de ce que beaucoup ont pensé (STEWART, 1900 : 391; HAY, 1903 : 29; APPLGATE, 1970 : 414, 416), des synonymes de *Bananogmius*.

Ils méritent par contre chacun un statut générique particulier car certains de leurs caractères les distinguent de tous les autres genres connus dans l'ordre.

La diagnose amendée de *Thryptodus*

La diagnose amendée de *Thryptodus* devient : tselfatiiforme de taille moyenne; museau très large et très massif; prémaxillaires extrêmement développés, soudés ou ankylosés fermement l'un à l'autre, recouvrant complètement le mésethmoïde, articulés avec les frontaux et repliés ventralement en une aile osseuse qui porte la plage denticulée et qui chevauche l'extrémité antérieure du vomer; nasaux hypertrophiés et articulés avec les prémaxillaires et les frontaux; vomer très élargi et édenté; toit crânien très large, assez plat et dépourvu de dépression médiane fronto-pariétale clairement marquée; crâne médiopariétal avec de grands pariétaux quadrangulaires; supraoccipital court, large et orné d'une crête médiane; plaque denticulée du parasphénoïde très large et pyriforme; processus postorbitaire du sphénotique en forme d'ergot; *dilatator fossa* longue, étroite et creusée sur le sphénotique et le ptérotique; fossette articulaire pour l'hyomandibulaire allongée, large à l'avant, étroite à l'arrière et creusée sur le sphénotique, le prootique et le ptérotique; *pars jugularis* étroite; antorbitaire, supraorbitaire et dermosphénotique très larges, articulés les uns aux autres et avec le frontal; coin postéro-ventral de l'antorbitaire formant une petite pointe; septum interoculaire osseux complet; mâchoire supérieure courte; plage denticulée du maxillaire débordant sur les deux faces de l'os; supramaxillaire articulé dans une encoche du bord dorsal du maxillaire; palatin denticulé; entoptérygoïde denticulé; mandibule modérément allongée; dentaire à bord oral garni d'une plage denticulée; angulaire et rétroarticulaire fusionnés; articulaire autogène; articulation mandibulo-quadratique située au niveau du milieu de l'orbite; os de la série operculaire petits par rapport à la taille du crâne; plaque denticulée linguale ovale, constituée de deux pièces de surface à peu près égale, le dermobasihyal et le dermobasibranchial des trois premiers arcs; dermobasibranchial du quatrième arc absent; hypohyaux très développés; cératohyal postérieur très court; arcs neuraux et hémaux articulés par gomphose sur les centre vertébraux.

La diagnose amendée de *Pseudothryptodus*

La diagnose amendée de *Pseudothryptodus* devient : tselfatiiforme de taille moyenne; prémaxillaires séparés l'un de l'autre, à processus ascendant très large et très haut, recouvrant partiellement le massif mésethmoïdien, à bord ventral recourbé qui porte une plage denticulée et qui recouvre l'extrémité antérieure du vomer; maxillaire court portant une large plage denticulée; palatin, entoptérygoïde et ectoptérygoïde bien développés et complètement denticulés; plaque denticulée linguale plus ou moins ovale, composée de deux pièces, un petit dermobasihyal et un grand dermobasibranchial des trois premiers arcs.

Les affinités de *Thryptodus* au sein des Tselfatiiformes (Fig. 6, 7)

Les relations intergénériques au sein des Tselfatiiformes n'ont pas encore fait l'objet d'une étude détaillée puisque la révision des différents genres de l'ordre n'est pas encore achevée. On peut néanmoins déjà faire quelques constatations intéressantes.

Thryptodus appartient au groupe majoritaire des Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat et non pas à celui des formes spécialisées à toit crânien courbe en section transversale. Son préoperculaire à branche ventrale raccourcie le situe en position apomorphe par rapport à des genres tels *Bananogmius*, *Luxilites* et *Niobrara* qui possèdent encore un préoperculaire aux branches dorsale et ventrale bien développées et de longueur subégale (TAVERNE, 2001a : fig. 3-4, 2001b : fig. 2, 2002 : fig. 1-3).

D'autre part, l'architecture si particulière du museau de *Thryptodus* se retrouve chez un autre tselfatiiforme, le genre *Plethodus* malgré de légères différences de forme. Chez ce dernier également, les prémaxillaires hypertrophiés et soudés l'un à l'autre recouvrent le mésethmoïde, tandis qu'un large rebord ventral de l'os porte la plage denticulée et devait chevaucher l'extrémité antérieure du vomer (TAVERNE, 2000c : fig. 1A, B, C, D). De plus, *Plethodus* montre, comme *Thryptodus*, des plaques denticulées parasphénoïdienne et linguale très développées et devenues ovales (WOODWARD, 1899 : pl. XIII, fig. 1-4). Il est donc clair qu'au sein des Tselfatiiformes *Thryptodus* et *Plethodus* sont des genres très proches parents. On ne peut cependant pas les confondre puisque *Thryptodus* possède encore une plaque denticulée linguale composée du dermobasihyal et du dermobasibranchial articulés mais distincts l'un de l'autre, tandis que ces deux pièces sont complètement fusionnées chez *Plethodus*.

Parmi les Tselfatiiformes, le genre *Martinichthys*, remarquable par son rostre, présente aussi des affinités particulières avec *Thryptodus* et *Plethodus*. Les prémaxillaires y sont également hypertrophiés, plus ou moins soudés l'un à l'autre, recouvrant non seulement le mésethmoïde mais aussi le vomer, formant ainsi une sorte de faux palais (TAVERNE, 2000b : fig. 1-6, 9). C'est donc là une spécialisation encore plus avancée des prémaxillaires. *Martinichthys* montre aussi un élargissement considérable de la plaque denticulée linguale mais il diffère cependant de *Thryptodus* et *Plethodus* par la conservation d'un dermobasibranchial du quatrième arc (TAVERNE, 2000b : fig. 10C, D) déjà perdu chez ces deux genres. *Martinichthys* ne montre cependant pas d'élargissement de la plaque denticulée parasphénoïdienne (ibid. : fig. 5, 6) à l'encontre de *Thryptodus* et *Plethodus*.

Cette parenté entre *Martinichthys* et *Thryptodus* semble confirmée par la découverte encore inédite dans le Crétacé supérieur du Kansas d'un nouveau tselfatiiforme à long museau qui paraît intermédiaire entre ces deux genres (K. SHIMADA, *in lit.* 27/9/2002, 2/10/2002, 11/12/2002 et 20/12/2002).

Les affinités de *Pseudothryptodus* au sein des Tselfatiiformes (Fig. 6)

Quoique très imparfaitement connu, *Pseudothryptodus* paraît proche parent de *Thryptodus* et de *Plethodus* bien que moins spécialisé que ces derniers. Ses deux prémaxillaires demeurent indépendants l'un de l'autre mais le processus d'hypertrophie qui va permettre à ces deux os de recouvrir le mésethmoïde et l'extrémité antérieure du vomer est déjà en place. A ce niveau, *Pseudothryptodus* se montre intermédiaire entre les Tselfatiiformes classiques, tels *Bananogmius*, où les prémaxillaires laissent

apparaître le mésethmoïde et le bout du vomer et les genres *Thryptodus*, *Plethodus* et *Martinichthys*. Le net élargissement et la forme vaguement ovale de sa plaque denticulée linguale est un autre trait anatomique qui

apparente *Pseudothryptodus* à *Thryptodus* et *Plethodus*, et plus spécialement au premier puisque cette plaque demeure composée de deux pièces.

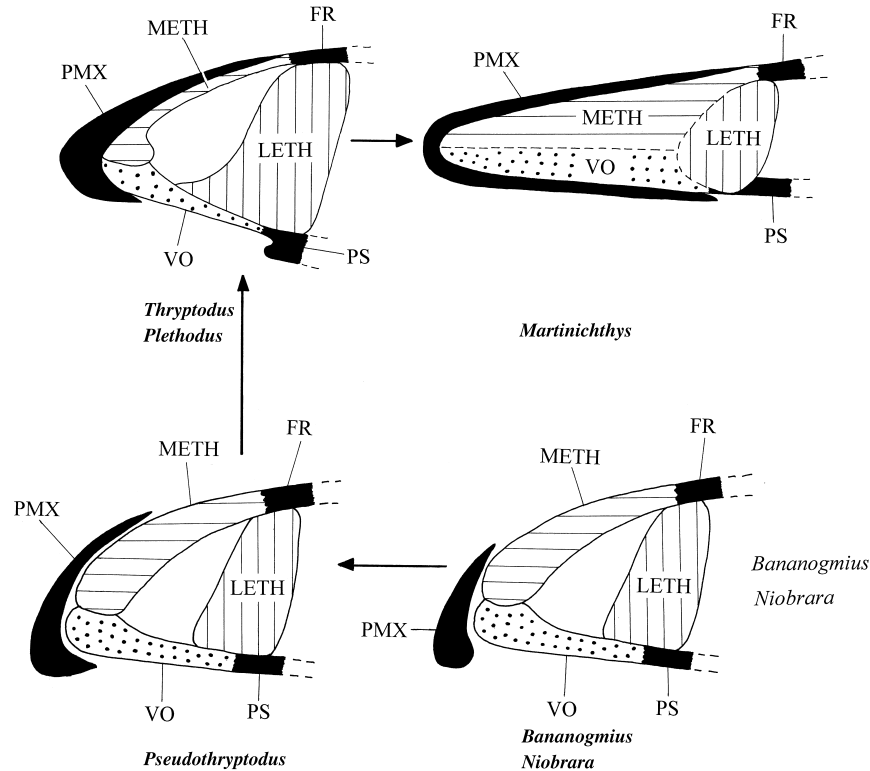


Fig. 6. – L'évolution du museau et de l'encapuchonnement progressif du mésethmoïde et du vomer chez les Tselfatiiformes, à partir de genres primitifs, tels *Bananogmius* et *Niobrara*, en passant par *Pseudothryptodus*, puis par *Thryptodus* et *Plethodus* pour aboutir enfin à *Martinichthys*.

La validité du genre *Paranogmius*

Outre sa taille gigantesque, *Paranogmius* se distingue des autres Tselfatiiformes par une plésiomorphie, la conservation d'une fosse subtemporale, et deux apomorphies, la forme en « T » du vomer et la surface convexe des régions denticulées du vomer et du parasphénoïde. Chez tous les Tselfatiiformes dont la face ventrale du neurocrâne est connue, la fosse subtemporale, cette structure téléostéenne archaïque, est perdue. Aucun autre tselfatiiforme ne possède non plus le curieux vomer en forme de « T » de *Paranogmius*. Quant aux plages denticulées du vomer et du parasphénoïde des autres Tselfatiiformes, elles sont toujours plates ou concaves, jamais convexes. *Paranogmius* est donc un genre valable.

La diagnose amendée de *Paranogmius*

La diagnose amendée de *Paranogmius* devient : tselfatiiforme géant atteignant 3 mètres de long; museau large; toit crânien assez plat; grands pariétaux jointifs; supraoccipital peu développé; dents des mâchoires disposées en plages; bord symphysaire du dentaire élevé et garni d'un petit ergot dorsal; dermopalatin vaste, plat et denticulé; ectoptérygoïde denticulé; grand vomer en forme de « T » suite à l'élargissement considérable de l'extrémité antérieure; zones denticulées du vomer et du

parasphénoïde à surface convexe; fosse subtemporale présente; supraorbitaire et dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal; orbistosphénoïde rejoignant le parasphénoïde et déterminant un septum interoculaire osseux complet; préoperculaire à branches dorsale et ventrale bien développées et subégales; cleithrum étroit, à branches dorsale courte et ventrale longue; centres uraux 1 et 2 fusionnés en une héli-vertèbre terminale à laquelle se soude une plaque hypurale résultant de la fusion des quatre premiers hypuraux.

Les affinités de *Paranogmius* au sein des Tselfatiiformes

Paranogmius appartient lui aussi au groupe majoritaire des Tselfatiiformes à toit crânien plus ou moins plat. Son préoperculaire est du type le plus primitif au sein de l'ordre, avec des branches dorsale et ventrale bien développées et de longueur subégale, comme chez *Bananogmius*, *Luxilites* et *Niobrara*. Son ethmoïde latéral de grande taille est un autre trait primitif dans l'ordre. De plus, *Paranogmius* est le seul tselfatiiforme qui possède encore une fosse subtemporale, cette structure téléostéenne archaïque que l'on trouve chez les Elopomorpha et les Osteoglossomorpha. Même les genres généralement considérés comme les plus primitifs des

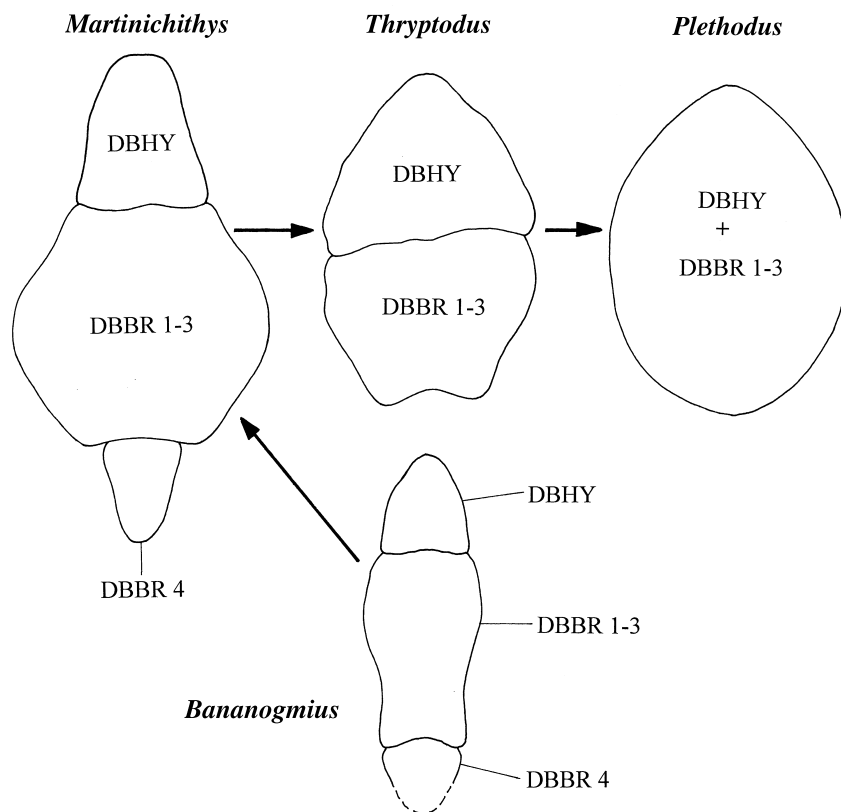


Fig. 7. – L'évolution de la plaque denticulée linguale chez les Tselfatiiformes, à partir de genre primitifs, tels *Bananogmius*, en passant par *Martinichthys*, puis par *Thryptodus* et enfin par *Plethodus*. On y note l'élargissement progressif de la plaque qui s'ovalise dans ces trois derniers genres, la perte du dermobasibranchial du quatrième arc chez *Thryptodus* et *Plethodus* ainsi que la fusion entre le dermobasihyal et le dermobasibranchial des trois premiers arcs chez *Plethodus*.

Tselfatiiformes, tels *Bananogmius* ou *Niobrara* (TAVERNE, 2001a : fig. 4, 2001b : fig. 10) ont déjà perdu la fosse subtemporale. On peut donc en conclure que *Paranogmius* est moins évolué encore que ces deux genres-là, ce qui en fait assurément l'un des représentants les plus primitifs de l'ordre. Par contre, la disparition chez *Paranogmius* de la gouttière qui marque sur la plaque hypurale la séparation entre les hypuraux dorsaux et ventraux paraît situer ce poisson en position apomorphe par rapport à *Eoplethodus* qui est le genre possédant le squelette caudal le plus primitif de tous les Tselfatiiformes (TAVERNE, 2000d : fig. 1).

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement le Dr. J. MAISEY et Mademoiselle I. RUTZKY de l'American Museum of Natural History de New York ainsi que le Dr. J. CHORN, le Prof. Dr. L. MARTIN et le Dr. D. MIAO de l'Université du Kansas à Lawrence pour l'accueil chaleureux reçu dans leurs laboratoires respectifs et la permission qui m'a été offerte d'étudier le matériel sur lequel porte le présent article.

Ma gratitude va également au Prof. Dr. W. VERRAES de la Universiteit Gent et au réviseur anonyme qui ont bien voulu lire et commenter ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- APPLEGATE, S. P. (1970). The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII. The fishes. *Fieldiana, Geol. Mem.*, 3 (8) : 385-433.
- ARAMBOURG, C. (1943). Note préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux. I. Les poissons du Djebel Tselfat (Maroc). *Bull. Soc. Géol. France*, 5^e sér., 13 : 281-288.
- ARAMBOURG, C. (1954). Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Prot. Rép. Fr. Maroc, Dir. Prod. Ind. Min., Div. Min. Géol., Serv. Géol., Notes et Mém.*, 118 : 1-188.
- BARDACK, D. & S. TELLER-MARSHALL (1980). *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *J. Paleontol.*, 54 (5) : 1075-1083.
- CAVIN, L. (2001). Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulimima, Morocco. *Eclog. Geol. Helv.*, 94 : 509-535.
- FIELTIZ, C. & K. SHIMADA (1999). A new species of *Bananogmius* (Teleostei : Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *Journ. Paleontol.*, 73 (3) : 504-511.
- HAY, O. P. (1903). On certain genera and species of North American Cretaceous actinopteroous fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 19 (1) : 1-95.
- JORDAN, D. S. (1905). *A guide to the study of fishes. Vol. II. A.* Constable & Co Ltd, Westminster, xxii+599 p.
- LOOMIS, F. B. (1900). Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide Formation von Kansas. *Palaeontographica*, 46 : 213-286.

- NELSON, J. S. (1994). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons (eds.), New York, 3d edit., XIII + 600 p.
- PATTERSON, C. (1993). Osteichthyes : Teleostei. In : *The Fossil Record 2*, M. J. BENTON (ed.), Chapman & Hall, London : 621-656.
- QUAAS, A. (1902). Die Fauna der Overwegischichten und der Blätterthone der libyschen Wüste. *Palaeontographica*, 30 (2) : 153-336.
- SCHAAL, S. (1984). Oberkretazische Osteichthyes (Knochenfische) aus dem Bereich von Bahariya und Kharga, Ägypten, und ihre Aussagen zur Palökologie und Stratigraphie. *Berlin. Geowiss. Abh.*, A, 53 : 1-79.
- SHIMADA, K. & B. A. SCHUMACHER (sous presse). The Earliest Record of the Late Cretaceous Plethodid Fish, *Thryptodus* (Teleostei : Tselfatiiformes), from Central Kansas. *Trans. Kansas Acad. Sci.*
- STEWART, A. (1900). Teleosts of the Upper Cretaceous. *Univ. Geol. Surv. Kansas, VI, Paleont., II, Carboniferous and Cretaceous*, S. W. WILLISTON (ed.), W. Y. Morgan print., Topeka : 257-402.
- STROMER, E. (1936). Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. VII. Baharije-Kessel und -Stufe mit deren Fauna und Flora. Eine ergänzende Zusammenfassung. *Abhandl. Bayer. Akad. Wissensch., Math.-naturwissensch. Abt.*, N. F., 33 : 1-102.
- 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 superordre des Ostéoglossomorphes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 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.*, 113 (2) : 165-181.
- TAVERNE, L. (1999). Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (Etats-Unis). *Belg. J. Zool.*, 129 (2) : 421-438.
- TAVERNE, L. (2000a). *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas*, 22 (1) : 5-22.
- TAVERNE, L. (2000b). Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Geobios*, 33 (2) : 211-222.
- TAVERNE, L. (2000c). Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 67 (1) : 94-123.
- TAVERNE, L. (2000d). *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov. de l'Albien (Crétacé) marin de Provence (France) et l'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiformes (Osteichthyes, Teleostei). *Cybium*, 24 (4) : 371-381.
- TAVERNE, L. (2001a). Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Osteichthyes, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (Etats-Unis). *Belg. J. Zool.*, 131 (1) : 3-16.
- TAVERNE, L. (2001b). Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur de l'Amérique du Nord et de l'Europe. *Geodiversitas*, 23 (1) : 17-40.
- TAVERNE, L. (2001c). Révision de *Syntegmodus altus*, téléostéen (Actinopterygii, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (Etats-Unis). *Cybium*, 25 (3) : 251-260.
- TAVERNE, L. (2002a). Révision de *Luxilites striolatus*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Belg. J. Zool.*, 132 (1) : 25-34.
- TAVERNE, L. (2002b). Etude de *Pseudanogmius maiseyi* gen. et sp. nov., poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Geobios*, 35 (5) : 605-614.
- TAVERNE, L. (sous presse). Ostéologie de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877), poisson marin du Crétacé supérieur des Etats-Unis. Considérations sur le genre *Pentanogmius* Taverne, 2000 (Teleostei, Tselfatiiformes). *Geodiversitas*.
- WEILER, W. (1935). Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. *Abhandl. Bayer. Akad. Wissensch., Math.-naturwissensch. Abteil.*, N. F., 32 : 1-57.
- WOODWARD, A. S. (1899). On the Cretaceous Fish *Plethodus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7th ser., 3 (17, 50) : 353-361.

Received: December 23, 2002

Accepted: April 3, 2003