

(Manuscrit reçu le 13 septembre 1982)

OSTÉOLOGIE ET AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES
DE *TSELFATIA FORMOSA*,
TÉLÉOSTÉEN FOSSILE DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR
DE LA MÉSOGÉE EURAFRICaine

par

LOUIS TAVERNE

Université du Burundi,

Faculté des Sciences

Département de Biologie

B.P. 2700, Bujumbura, Burundi

RÉSUMÉ

L'auteur étudie l'ostéologie de *Tselfatia formosa* et les affinités systématiques de ce poisson avec les Bananomiidae. La position des Tselfatiidae au sein des Téléostéens primitifs est également discutée.

Osteology and relationships of *Tselfatia formosa*,
a fossil Teleost from the upper Cretaceous eurafrican Tethys

SUMMARY

The author studies the osteology of *Tselfatia formosa* and the relationships of that fish with the Bananomiids. The position of the Tselfatiidae within primitive Teleosts is also discussed.

INTRODUCTION

La famille téléostéenne fossile des Tselfatiidae n'est représentée que par un genre et une espèce, *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943, connue de deux gisements cénomano-turoniens (1) des régions méditerranéennes, le Djebel Tselfat au Maroc et Cinto Euganeo en Italie.

Il s'agit d'un poisson de taille petite à moyenne. Les plus petits exemplaires ne mesurent qu'une dizaine de centimètres de longueur totale, alors que les plus grands,

(1) ARAMBOURG (1943, 1954) attribue un âge cénomanien inférieur à la faune paléochthyologique du Djebel Tselfat. Les arguments invoqués par cet auteur pour justifier cet âge ne me paraissent pas convaincants, compte tenu de mes propres observations sur les Téléostéens du Tselfat et quoique GAUDANT (1978) se range à l'avis d'ARAMBOURG dans sa récente révision des Acanthoptérygiens du Tselfat. Si un doute sérieux subsiste donc quant à l'âge du Tselfat, à Cinto Euganeo (où la faune ichthyologique est presque identique à celle du Tselfat bien qu'appauvrie), les faunes invertébrées associées aux poissons ont permis de situer l'âge de ce gisement à la limite du Cénomanien et du Turonien et même de le dater de 92.000.000 d'années (cfr. SORBINI, 1976, p. 330).

malheureusement incomplets, devaient approcher le mètre. La tête est presqu'aussi haute que longue. La hauteur de la tête (de la base de la mandibule au sommet du supraoccipital) vaut à peu près les 85 % de sa longueur et cette longueur représente de 22 à 25 % de la longueur standard. Le corps est fusiforme quoiqu'assez élevé. La hauteur maximale du corps vaut de 33 à 40 % de la longueur standard. Le *situs viscerum* est très vaste. Les nageoires impaires et surtout la dorsale sont hypertrophiées. Les nageoires pelviennes sont atrophiées et rejetées près de l'extrémité postérieure de la cavité abdominale. Les nageoires pectorales sont insérées très haut sur le corps.

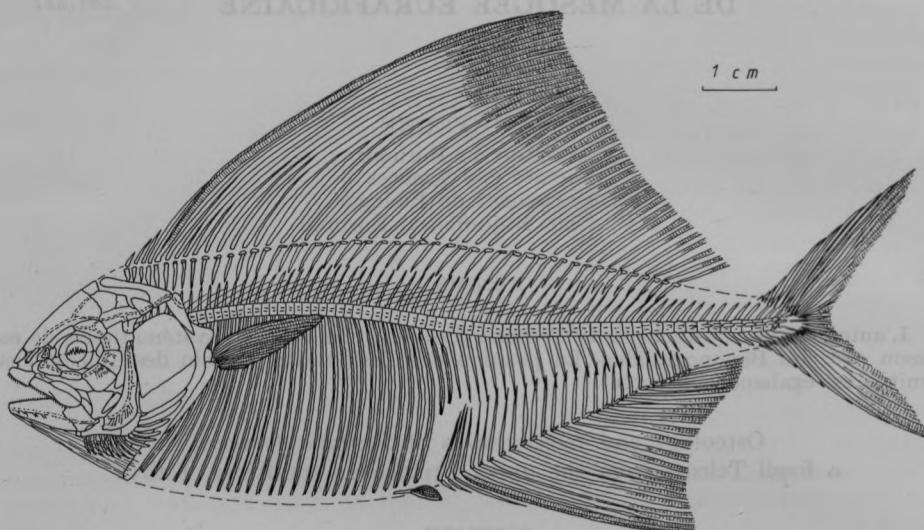


Fig. 1. — *Tsselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943.

Reconstitution d'après les spécimens T. 25, T. 50 et T. 56. L'échelle s'applique au spécimen T. 25 (holotype, Djebel Tsselfat).

Le squelette de *Tsselfatia* est encore très mal connu. La seule description qu'on en ait est celle d'ARAMBOURG (1954) qui demeure très peu détaillée et entachée d'erreurs. PATTERSON (1967) et moi-même (TAVERNE, 1975) avons figuré le squelette caudal. SORBINI (1976) a donné, lui aussi, quelques renseignements ostéologiques.

J'ai eu l'occasion d'étudier par deux fois les spécimens du Tsselfat. Mon premier examen réalisé avec des moyens optiques assez pauvres m'avait permis de comprendre le complexe urophore de *Tsselfatia* (cfr. TAVERNE, 1975) mais guère d'aller plus loin qu'ARAMBOURG (1954) dans la compréhension du crâne. Mon deuxième examen mené au moyen d'un excellent stéréomicroscope m'a permis de reconstituer de manière assez détaillée le complexe crânien de ce poisson et de compléter et corriger la description originale (cfr. ARAMBOURG, 1954). J'ai pu encore enrichir ultérieurement cette connaissance au niveau de certains détails par l'étude des exemplaires de Cinto Euganeo.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié représente l'ensemble des spécimens du Djebel Tsselfat conservés dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris dont la

liste complète a été publiée dans ARAMBOURG (1954) et les quelques exemplaires de Cinto Euganeo conservés au Museo Civico di Storia Naturale de Vérone dont la liste est donnée dans SORBINI (1976).

Ces poissons fossiles ont été étudiés avec un stéréomicroscope Wild M 5 muni d'une chambre claire (camera lucida), sans préparation particulière puisque les spécimens conservés ne sont pas recouverts par de la gangue. Certains détails anatomiques ont été observés sous immersion dans l'eau.

RÉSULTATS

Ostéologie de Tselfatia

Le crâne

La tête est massive, aussi large que haute, si l'on compte dans cette hauteur les rayons branchiostèges. Le front est haut et très incliné. Le museau est court et abrupt. Une ornementation faite surtout de fines crénélures s'observe sur plusieurs os dermiques, le dermethmoïde, le frontal, le prémaxillaire, le supramaxillaire, le ptéroïque, le préoperculaire, l'operculaire, le sous-operculaire et les derniers rayons branchiostèges. Cette ornementation existait peut-être aussi sur d'autres os dermiques mais l'état de conservation des divers spécimens ne permet pas de l'affirmer.

Le frontal est vaste, très large, surtout dans sa partie postérieure et forme l'essentiel de la voûte crânienne. Il porte le canal sensoriel supraorbitaire duquel se détache une commissure pariétale qui s'arrête à la limite du frontal, du pariétal et du supraoccipital.

Le supraoccipital est un petit os massif, touchant aux frontaux et séparant les pariétaux. Il est situé au même niveau que l'orbite, alors que le pariétal, l'épiotique et surtout le ptéroïque forment, de chaque côté du crâne, une vaste avancée qui dépasse considérablement vers l'arrière le niveau du supraoccipital. Il n'y a pas de crête médiane mais le supraoccipital prend l'aspect d'un petit ergot à pointe mousse.

Le pariétal est grand, plus large que long et fort étroit à l'endroit de sa limite avec le supraoccipital. La partie supérieure de la commissure sensorielle extrascapulaire suit le bord postérieur du pariétal. Les deux pariétaux sont séparés par le supraoccipital. Le crâne est donc latéro-pariéctal et non pas médio-pariéctal comme l'écrivit SORBINI (1976, p. 519) (1).

Le nasal est un petit tube neurodermique accolé au frontal et au dermethmoïde. Il contient la partie antérieure du canal sensoriel supraorbitaire.

Du complexe méséthmoïdien seul est connu le dermethmoïde (rostral) de forme ovale. La partie d'origine enchondrale (supraethmoïde et hypoethmoïde) n'a pas laissé de trace, pas plus d'ailleurs que le vomer. L'éthmoïde latéral est grand, plus haut que large et percé d'un gros foramen pour le nerf olfactif (I).

L'autosphénétique est une ossification massive située entre le frontal et le ptéroïque et cachée derrière le dermosphénétique.

L'épiotique forme une sorte de petit ergot crânien en arrière du pariétal et au-dessus du ptéroïque.

(1) Le supraoccipital n'est pas bien visible chez les exemplaires de Cinto Euganeo, ce qui a fait croire à SORBINI (1976) que le crâne était médio-pariéctal. Ce supraoccipital apparaît clairement chez plusieurs spécimens du Djebel Tselfat.

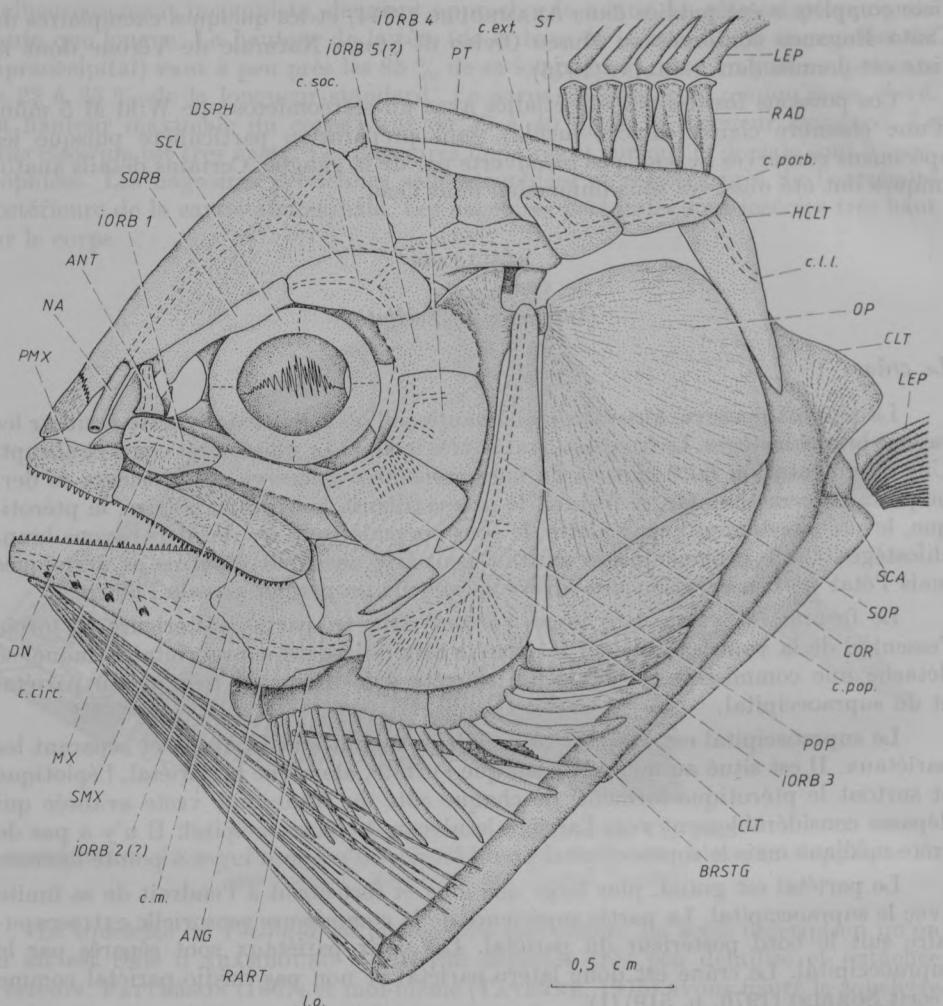


Fig. 2. — *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943.
Crâne, ceinture scapulaire et début de la nageoire dorsale d'après les spécimens T. 25 D et G (holotype), T. 50 D, T. 52 D et G, T. 53 D, T. 54, T. 55 D, T. 56 D et G et T. 240 du Djebel Tselfat et le spécimen IG 37538-37 de Santo Euganeo. L'échelle s'applique au spécimen T. 50 D.

Le ptérotique est allongé, touche au frontal et marque l'extrémité postérieure du neurocrâne puisqu'il dépasse nettement vers l'arrière le niveau de l'épiotique. Il est traversé par le canal sensoriel postorbitaire qui poursuit le canal supraorbitaire. Dans sa partie postérieure, il reçoit aussi le canal préoperculaire.

Sous le ptérotique, on observe un petit intercalaire.

Le supratemporal est petit, triangulaire, accolé à l'épiotique et au ptérotique et traversé par le canal postorbitaire et par la base de la commissure extrascapulaire.

La fossette neurocrânienne pour l'hyomandibulaire se creuse sur l'autosphénétique, le ptérotique et probablement aussi le proptique.

Rien n'est connu du basisphénoïde, ni du myodome postérieur.

Le septum interoculaire est ossifié. Cette ossification paraît rejoindre dorsalement l'orbitosphénoïde et le pleuroosphénoïde. La limite entre ces deux os n'est pas discernable.

Le parasphénoïde est grand, garni de petites dents et porte dorsalement une grande aile osseuse médiane qui rejoint le septum interorbitaire. Le processus basiptérygoïde est présent mais se limite à un léger renflement. Le *processus ascendens* est bien marqué.

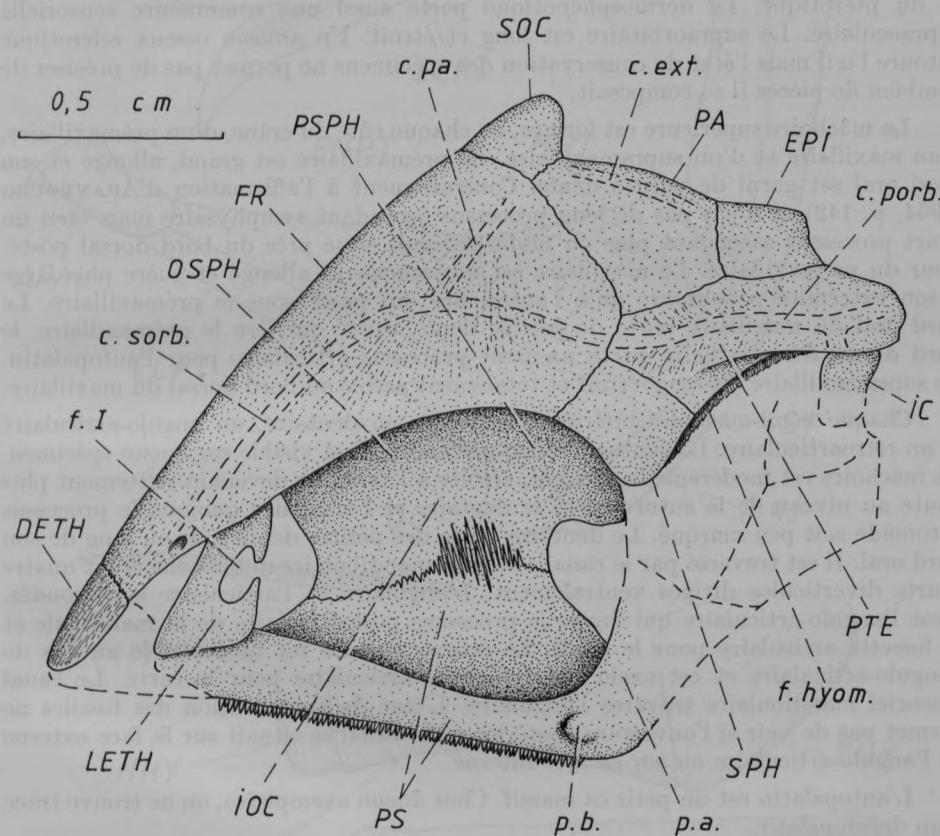


Fig. 3. — *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943.

Neurocrâne d'après les mêmes exemplaires qu'à la figure 2 et à la même échelle.

Le prootique, l'exoccipital et le basioccipital n'ont laissé aucune trace. Cependant, l'axe vertébral se situe beaucoup plus haut que le niveau de la partie dentée du parasphénoïde. Il est donc certain que la partie postérieure du parasphénoïde et le basioccipital formaient un angle très accentué avec la partie antérieure du parasphénoïde.

Les os circumorbitaires sont au nombre de huit et forment un cercle complet autour de l'orbite. L'antorbitaire est petit et réduit à son composant neurodermique. Il porte la commissure sensorielle antorbitaire. Le premier infraorbitaire montre

un composant membranordermique bien développé. Il est traversé par le canal sensoriel circumorbitaire et la base de la commissure antorbitaire. Le deuxième infraorbitaire n'est pas conservé mais la place qui lui est laissée montre que son composant membranordermique était plutôt petit. Le troisième intraorbitaire est le plus vaste de la série. Le canal circumorbitaire s'y orne de plusieurs diverticules. Le quatrième infraorbitaire est grand, lui aussi, et le canal circumorbitaire y porte deux diverticules. Le cinquième infraorbitaire n'est pas conservé. Le dermosphénétique est vaste et remonte au-dessus de l'orbite. C'est à son niveau que le canal circumorbitaire rejoint le canal supraorbito-postorbitaire, juste à la limite du frontal et du ptéroïque. Le dermosphénétique porte aussi une commissure sensorielle supraoculaire. Le supraorbitaire est long et étroit. Un anneau osseux sclérotique entoure l'œil mais l'état de conservation des spécimens ne permet pas de préciser de combien de pièces il se composait.

La mâchoire supérieure est formée, de chaque côté du crâne, d'un prémaxillaire, d'un maxillaire et d'un supramaxillaire. Le prémaxillaire est grand, allongé et son bord oral est garni de petites dents. Contrairement à l'affirmation d'ARAMBOURG (1954, p. 142), il n'y a pas de long processus ascendant symphysaire mais bien un court processus ascendant plus ou moins arrondi situé près du bord dorsal postérieur du prémaxillaire. Le maxillaire est moyennement allongé et guère plus large à son extrémité postérieure qu'à l'antérieure qui passe sous le prémaxillaire. Le bord oral du maxillaire porte de petites dents. Juste derrière le prémaxillaire, le bord dorsal du maxillaire porte un petit processus articulaire pour l'autopalatin. Le supramaxillaire est long, étroit et totalement accolé au bord dorsal du maxillaire.

Chaque hémimâchoire inférieure renferme un dentaire, un angulo-articulaire et un rétroarticulaire. L'éventuel corono-meckélien n'est visible sur aucun spécimen. La mâchoire est modérément allongée, étroite à l'avant et devenant nettement plus haute au niveau de la suture entre le dentaire et l'angulaire quoique le processus coronoïde soit peu marqué. Le dentaire porte des petites dents tout au long de son bord oral. Il est traversé par le canal sensoriel mandibulaire duquel émergent quatre courts diverticules dirigés ventralement. L'angulaire et l'articulaire sont soudés. C'est l'angulo-articulaire qui forme le processus postarticulaire de la mandibule et la fossette articulaire pour le carré. Le rétroarticulaire est bien visible au bas de l'angulo-articulaire et est exclu de la fossette articulaire pour le carré. Le canal sensoriel mandibulaire traverse l'angulaire. L'état de conservation des fossiles ne permet pas de voir si l'ouverture postérieure du canal se situait sur la face externe de l'angulo-articulaire ou sur sa face interne.

L'autopalatin est un petit os massif. Chez aucun exemplaire, on ne trouve trace d'un dermopalatin.

L'euctoptérygoïde et l'entoctoptérygoïde sont bien développés et portent tous deux de petits denticules sur une partie de leur face interne. L'euctoptérygoïde est le plus étroit des deux et vient se terminer contre le bord antérieur du carré. La partie postérieure de l'entoctoptérygoïde surplombe le carré et est recouverte par un grand métaptérygoïde de forme classique.

Le carré est triangulaire, garni d'un gros condyle articulaire et son processus quadrato-jugal lui est parallèle et ne dépasse pratiquement pas le niveau postérieur du corps même du carré.

De chaque côté du crâne, la série des os operculaires comprend un operculaire, un sous-operculaire, un préoperculaire et les rayons branchiostèges. L'interoperculaire n'est visible sur aucun spécimen, soit que cet os ait disparu chez *Tselfatia*,

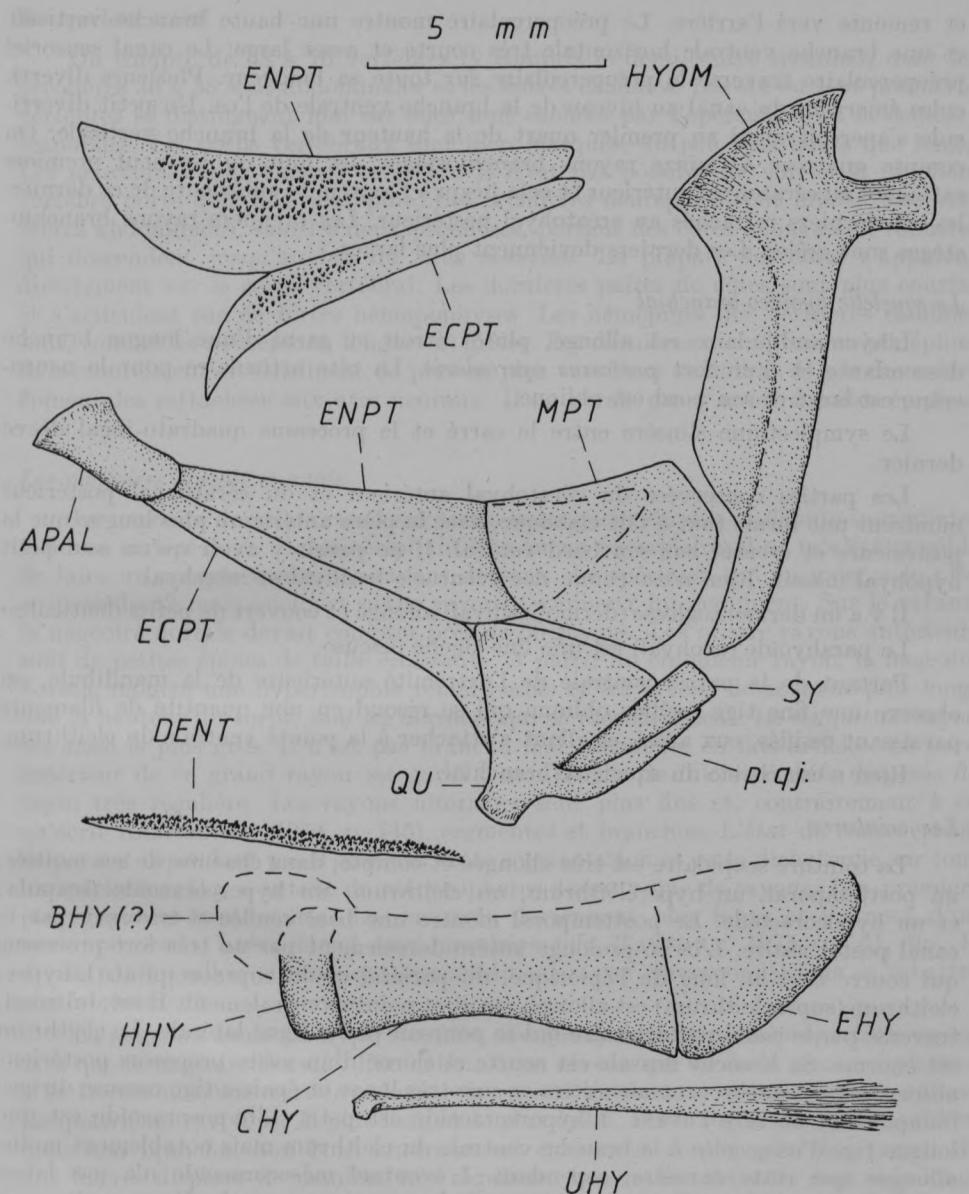


Fig. 4. — *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943.
Partie du splanchnocrâne d'après les mêmes exemplaires que la figure 2 et à la même échelle.

soit qu'il soit petit et entièrement caché par le préoperculaire. L'operculaire est grand, arrondi dorsalement et postérieurement et pointu à son extrémité antéro-ventrale. Le sous-operculaire est étroit et allongé et porte un processus remontant pointu à son extrémité antéro-dorsale, lequel processus s'insère entre le préoperculaire et l'operculaire. La suture entre l'operculaire et le sous-operculaire est oblique

et remonte vers l'arrière. Le préoperculaire montre une haute branche verticale et une branche ventrale horizontale très courte et assez large. Le canal sensoriel préoperculaire traverse le préoperculaire sur toute sa longueur. Plusieurs diverticules émergent du canal au niveau de la branche ventrale de l'os. Un petit diverticule s'aperçoit aussi au premier quart de la hauteur de la branche verticale. On compte quatorze à quinze rayons branchiostèges, les huit ou les neuf premiers rattachés au cérvathyal antérieur et cela jusqu'à l'extrémité antérieure de ce dernier, les six derniers rattachés au crévathyal postérieur. Les premiers rayons branchiostèges sont grêles. Les derniers deviennent plus larges.

Le squelette hyoïdeo-brachial

L'hyomandibulaire est allongé, plutôt étroit et garni d'une longue branche descendante et d'un fort *processus opercularis*. La tête articulaire pour le neurocrâne est large et son bord est oblique.

Le symplectique s'insère entre le carré et le processus quadrato-jugal de ce dernier.

Les parties conservées du cérvathyal antérieur et du cérvathyal postérieur montrent une forme tout à fait classique, avec la pièce antérieure plus longue que la postérieure et creusée sur son bord ventral. Il ne paraît y avoir qu'un seul petit hypohyal massif. Rien n'est connu des éventuels basihyal et interhyal.

Il y a un dermentoglosse (dermobasihyal) allongé et couvert de petits denticules.

Le parahyoïde (urohyal) est une fine tigelle osseuse.

Partant de la partie ventrale de l'extrémité antérieure de la mandibule, on observe une fine tige ossifiée oblique qui se résoud en une quantité de filaments paraissant ossifiés, eux aussi, et allant s'attacher à la pointe ventrale du cleithrum.

Rien n'est visible du squelette branchial.

Les ceintures

La ceinture scapulaire est très allongée et compte, dans chacune de ses moitiés, un posttemporal, un hypercleithrum, un cleithrum, un hypercoracoïde (scapula) et un hypocoracoïde. Le posttemporal montre une base renflée et traversée par le canal postorbitaire. L'os se prolonge antéro-dorsalement par un très fort processus qui courre tout au long de l'épiotique, du pariétal et du supraoccipital. L'hypercleithrum (supracleithrum) est allongé, étroit et pointu ventralement. Il est, lui aussi, traversé par le canal postorbitaire qui se poursuit par la ligne latérale. Le cleithrum est énorme. Sa branche dorsale est courte et s'orne d'un vaste processus postérieur aliforme. La branche ventrale s'étire en une très longe et épaisse tige osseuse dirigée obliquement et vers l'avant. L'hypercoracoïde est petit. L'hypocoracoïde est une longue tige d'os accolée à la branche ventrale du cleithrum mais notablement moins allongée que cette dernière, cependant. L'éventuel mésocoracoïde n'a pas laissé de traces, pas plus que les ptérygophores de la nageoire pectorale. Il ne paraît pas y avoir de postcleithra.

La nageoire pectorale est petite et insérée très haut sur le corps, près de l'axe vertébral. Elle compte quatorze rayons segmentés et branchus, précédés d'une épine initiale impaire. Le premier rayon pectoral est un plus gros que les rayons suivants.

La ceinture pelvienne est réduite et occupe une position reculée, très proche de la nageoire anale. Elle se compose d'une paire de petits os pelviens soutenant deux courtes nageoires pelviennes composées chacune de six à sept rayons.

Le squelette axial

On compte de 68 à 70 vertèbres (y compris le demi-centre terminal) dont les premières 36 à 38 sont abdominales et les autres caudales. Les six ou sept premières vertèbres se distinguent mal car elles sont cachées par l'operculaire et la ceinture scapulaire. Les corps vertébraux sont bien marqués, un peu plus hauts que longs. Les neurépines sont longues et grêles. Il n'est pas possible de voir si la première vertèbre porte déjà une neurépine. Les premières neurépines sont bifides. Les vertèbres abdominales, sauf les deux premières, portent des côtes allongées et robustes qui descendent jusqu'au bas du *situs viscerum*. La plupart des côtes s'appuient directement sur le corps vertébral. Les dernières paires de côtes sont plus courtes et s'articulent sur de fortes hémapophyses. Les hémépines des vertèbres caudales sont, comme les neurépines, longues et grêles. Les dernières neurépines et hémépines se raccourcissent et s'inclinent de plus en plus vers l'axe vertébral. Il y a des arêtes épineurales rattachées aux arcs neuraux. Il ne paraît pas y avoir d'arêtes éipleurales.

Les nageoires dorsale et anale

La nageoire dorsale s'étend sur toute la longueur du dos et débute immédiatement en arrière de la région occipitale. Sur aucun exemplaire, il ne m'a été possible de faire un compte exact des rayons dorsaux. Le spécimen qui en montre le plus en possède 43 mais quelques petits rayons terminaux lui manquent. Sur le vivant, la nageoire dorsale devait compter près de 50 rayons. Les quatre rayons antérieurs sont de petites épines de taille croissante. A partir du cinquième rayon, la nageoire dorsale montre une hypertrophie remarquable et les rayons deviennent plus longs que la hauteur du corps, sauf les derniers qui se raccourcissent. Le cinquième rayon est aussi le plus gros. Il n'est pas branchu mais segmenté en fins articles. Le bord antérieur de ce grand rayon est garni d'une rangée de fulcres étroits disposés de façon très régulière. Les rayons ultérieurs sont plus fins et, contrairement à ce qu'écrivit ARAMBOURG (1954, p. 145), segmentés et branchus. L'état de conservation ne permet cependant pas d'observer cette segmentation et cette dichotomie sur tous les spécimens. Il y a autant de ptérygophores dorsaux que de rayons. Les premiers ptérygophores sont courts. Les suivants deviennent plus longs et s'ornent d'un vaste processus latéro-dorsal semi-circulaire (cfr. TAVERNE, 1975, p. 61, fig. 1) divisé par un sillon médian qui permettait au rayon correspondant de se rabattre postérieurement.

La nageoire anale est hypertrophiée, elle aussi, mais dans des proportions moindres que la nageoire dorsale. Elle débute à un niveau qui va de la trente-cinquième à la trente-huitième vertèbre. Les trois rayons antérieurs sont de courtes épines. Le quatrième rayon est le plus long et le plus épais. Il est segmenté en fins articles mais non branchu. Son bord antérieur est également doublé par une rangée de fins fulcres disposés de manière très régulière. Les rayons suivants sont très longs mais leur taille va en décroissant vers l'arrière du corps. Ils sont segmentés et branchus mais, ici aussi, la segmentation et la dichotomie ne peuvent s'observer sur tous les exemplaires. Au total, la nageoire anale compte 28 ou 29 rayons. Il y a autant de ptérygophores anaux que de rayons ou parfois un ptérygophage en moins quand deux des trois épines initiales se rattachent au même ptérygophage. Les ptérygophores anaux sont notablement plus long que les dorsaux, surtout les premiers. Les premiers ptérygophores anaux sont inclinés vers l'arrière. Comme les ptérygophores dorsaux, les ptérygophores anaux, sauf les premiers, portent des processus latéro-postérieurs qui sont toutefois moins développés que dorsalement.

Le squelette caudal

La vertèbre préurale II porte encore une neurépine complète et une hémépine longue et large. Il en va de même des vertèbres préurales précédentes. La vertèbre préurale I est réduite à un petit nodule osseux vaguement triangulaire qui soutient encore une neurépine courte et étroite. Par contre, l'arc hémal et le parhypural ont disparu. Les vertèbres urales I et II sont fusionnées en un demi-centre terminal auquel se soudent deux larges plaques hypurales. La plaque hypurale ventrale soutient le lobe inférieur de la nageoire caudale et résulte de la fusion des deux premiers hypuraux. La plaque hypurale dorsale représente, vu sa largeur, la fusion de trois hypuraux dorsaux, les troisième, quatrième et cinquième. Quelquefois, les deux plaques hypurales peuvent partiellement se souder. Au-dessus de la plaque hypurale dorsale, on trouve encore un sixième hypural libre, long et mince. Il n'y a ni uroneuraux ni urodermaux. On ne distingue pas non plus d'épuraux mais il se peut qu'ils soient cachés suite à l'hypurostégie très prononcée. Les dernières vertèbres

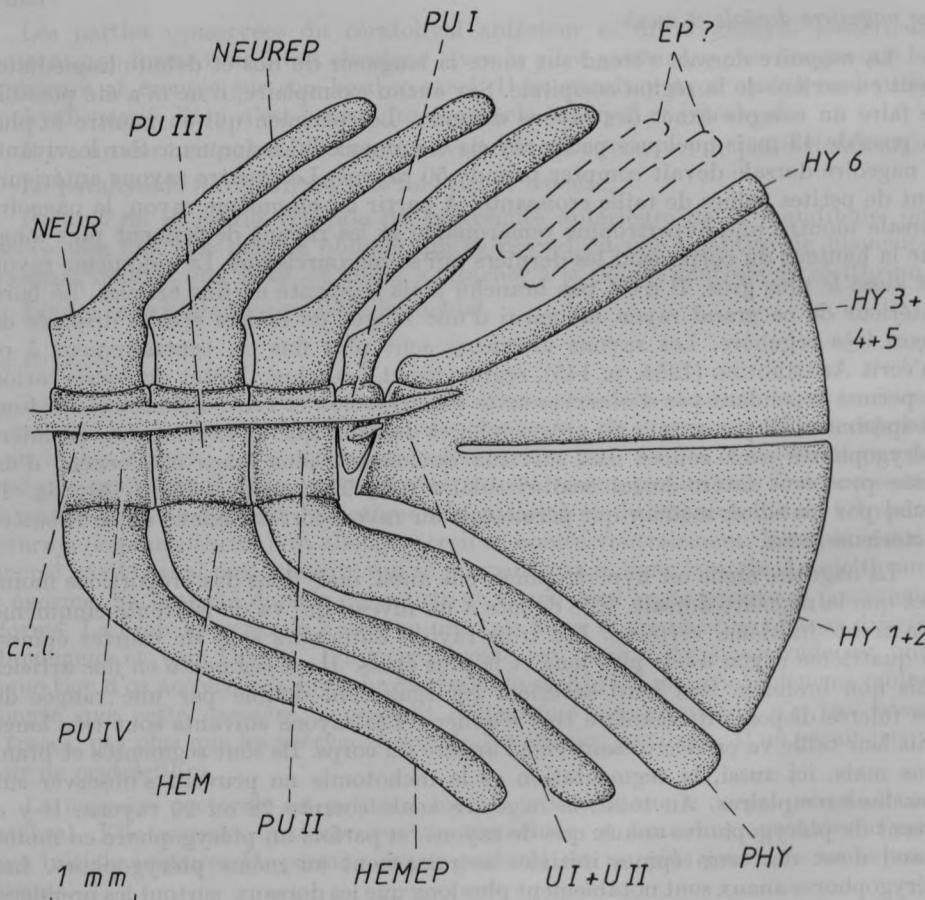


Fig. 5. — *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943.
Squelette caudal d'après plusieurs exemplaires dont principalement le T. 52 G
(Djebel Tselfat) auquel l'échelle s'applique.

portent des apophyses transverses qui forment de vastes lames osseuses latérales. Sur les petits exemplaires, ces apophyses restent indépendantes quoique contiguës. Sur les grands spécimens, il y a confluence de ces apophyses en une longue et large crête latérale comme chez certains *Seombroïdes*. Cette crête se prolonge jusqu'au niveau du demi-centre terminal.

La nageoire caudale est assez petite par rapport aux proportions de la tête et du corps. Elle est divisée en deux lobes bien différenciés. Elle compte 19 rayons principaux segmentés dont 17 branchus. La segmentation des rayons branchus n'est pas visible sur tous les spécimens. A chaque lobe, en avant du grand rayon segmenté non branchu, on trouve plusieurs petits rayons non segmentés et non branchus. Il n'y a ni plaque précaudale ni fulcres frangeants.

Les écailles

Le corps est recouvert de grandes écailles plus ou moins circulaires. On compte de 65 à 70 écailles en ligne latérale et à peu près 18 écailles en ligne transversale au niveau de la hauteur maximale du corps. Le bord postérieur de l'écaille est très finement pectiné (cfr. ARAMBOURG, 1954, pl. XV, fig. 4). On observe de vagues traces de *radii* qui aboutissent aux pectinations du bord postérieure et de fins *circuli* à disposition concentrique et dont la concentration se situe entre 60 et 70 au millimètre (cfr. TAVERNE, 1975, p. 62, fig. 2).

CONCLUSIONS

Les affinités systématiques de *Tselfatia formosa* ont déjà fait l'objet de plusieurs publications mais, aujourd'hui encore, elles sont loin d'être claires et de faire l'unanimité au sein des spécialistes.

Dans sa description originale, ARAMBOURG (1954) considère *Tselfatia* comme un représentant de l'ordre des Syngnathiformes (= Athériniformes, Béléniformes) avec rang familial particulier, les *Tselfatiidae*. BERTIN et ARAMBOURG (1958) élèvent la famille au niveau du sous-ordre, les *Tselfatioïdes*. PATTERSON (1964) y place *Protobrama*, puis (1967) les *Bananogmiidae* (= Plethodidae, Plethodontidae), et range le sous-ordre au sein des Osteoglossomorphes. LE DANOIS et LE DANOIS (1963) incluent les *Tselfatiidae* dans le sous-ordre des *Protoscombroidea* de l'ordre des Scombres, aux côtés des *Pachycormidae*, des *Acrotidae* et des *Icosteidae*. NELSON (1973) exclut les *Bananogmiidae* des *Tselfatioïdes*, range les premiers dans les *Taeniopédians* (Elopomorphes et Clupéomorphes) et laisse les seconds *incertae sedis*. TAVERNE (1975) réunit à nouveau les *Bananogmiidae* et les *Tselfatiidae*. Il range les *Tselfatioïdes* dans les Elopomorphes et non plus dans les Osteoglossomorphes. Il exclut les *Protobramidae* des *Tselfatioïdes*. TAVERNE (1976) rapproche également les *Pachyrhizodontidae* des *Tselfatioïdes* et fait dériver les deux groupes d'ancêtres proto-albuloides. SORBINI (1976) se range à ce dernier avis.

Réétudions donc ces affinités systématiques à la lumière nouvelle que nous avons maintenant de l'ostéologie de *Tselfatia formosa*. On peut définir ce poisson en établissant la liste de ses principaux caractères. Cette liste est la suivante : (1) dermethmoïde (rostral) présent et de forme ovale, (2) frontal grand et large, (3) ethmoïde latéral présent, (4) nasal tubulaire, (5) crâne latéro-pariébral, (6) connexion entre les canaux sensoriels supraorbitaire et postorbitaire, (7) petit supraoccipital sans crête médiane, (8) région pariéto-épiotico-ptérotique du crâne dépassant largement le niveau postérieur du supraoccipital, (9) niveau du basioccipital nettement au-dessus

de celui du parasphénoïde, (10) petit supratemporal portant la base de la commissure sensorielle extrascapulaire, (11) sommet de la commissure extrascapulaire porté par le pariétal, (12) intercalaire présent, (13) cercle circumorbitaire complet de huit pièces, un antorbitaire, cinq infraorbitaires, un dermosphénétique et un supraorbitaire, (14) dermosphénétique grand et portant une commissure sensorielle supra-oculaire, (15) anneau osseux sclérotique présent, (16) grand prémaxillaire denté, garni d'un processus descendant postérieur, (17) maxillaire denté, bordant la mâchoire, (18) un seul supramaxillaire, (19) dentaire à bord oral denté et plus ou moins rectiligne, (20) angulaire et articulaire soudés et formant la fossette articulaire pour le carré et le processus postarticulaire, (21) rétroarticulaire indépendant et exclut de la fossette articulaire pour le carré, (22) parasphénoïde denté, (23) processus basiptérygoïde du parasphénoïde présent mais peu développé, (24) septum inter-orbitaire ossifié et aile dorsale du parasphénoïde, (25) autoplatin présent, (26) dermoplatin disparu (?), (27) ectoptérygoïde et entoptérygoïde de forme classique et denticulés, (28) carré triangulaire avec processus quadrate-jugal parallèle au bord ventral de l'os, (29) hyomandibulaire étroit et allongé, avec un condyle articulaire unique et oblique et un fort *processus opercularis*, (30) symplectique présent, (31) grand dermentoglosse denticulé, (32) nombreux rayons branchiostèges, (33) pré-operculaire avec branche ventrale courte et large, (34) interoperculaire disparu (?), (35) grand operculaire pointu à son extrémité antéro-ventrale, (36) grand sous-operculaire avec processus remontant à son extrémité antéro-dorsale, (37) suture oblique entre l'operculaire et le sous-operculaire, (38) long processus dorsal au posttemporal, (39) hypertrophie de la branche ventrale du cleithrum, (40) absence de postcleithra, (41) hypertrophie du coracoïde, (42) faisceau de ligaments ossifiés entre le dentaire et le cleithrum, (43) nageoires pectorales insérées très hauts, (44) nageoires pelviennes atrophiées et en position abdominale, (45) hypertrophie des nageoires dorsale et anale, (46) nageoire dorsale commençant au niveau de l'occiput et courant tout le long du dos, (47) ptérygophores dorsaux et anaux garnis de processus latéro-postérieures, (48) absence des arêtes épipleurales, (49) vertèbre préurale II portant une neurépine et une hémépine complètes, (50) vertèbre préurale I très réduite, avec neurépine courte et étroite et disparition de l'arc hémal et du parhypural, (51) vertèbres urales I et II soudées en un demi-centre terminal, (52) deux plaques hypurales soudées au demi-centre terminal, l'une ventrale (hypuraux 1 et 2), l'autre dorsale (hypuraux 3, 4 et 5), (53) un sixième hypural libre, (54) disparition des uroneuraux et des urodermaux, (55) disparition (?) des épuraux, (56) ni plaque précaudale ni fulcres frangeants, (57) nageoire caudale bifide, avec dix-neuf rayons principaux dont dix-sept segmentés et branchus, (58) grandes écailles circulaires et peignées postérieurement.

De toute cette liste de caractères, les numéros 1, 2, 3, 7, 12, 13, 14, 15, 17, 22, 23, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 48, 49, 53 et 57 représentent les traits ostéologiques primitifs. Ils sont donc peu utiles dans la recherche d'éventuelles affinités. Les caractères numéros 5, 6, 10, 11 et 58 sont évolués mais si répandus au sein des Téléostéens que leur valeur est presque nulle dans la quête des relations systématiques. Les caractères 8, 9, 18, 20, 21, 24, 26, 34, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 50, 51, 52, 54, 55 et 56 sont, eux aussi, évolués et peuvent donc nous révéler l'une ou l'autre parenté. Quant aux caractères numéros 4, 16 et 19, ils sont quelque peu ambigus et peuvent s'interpréter différemment (1).

(1) Un nasal tubulaire (4) est primitif si l'on s'en réfère à la situation chez les Leptolépidés. Toutefois, les Pholidophorides possèdent de vastes nasaux que l'on retrouve aussi chez certains Téléostéens (Ostéoglossiformes, Bananoglossidae, etc.). C'est peut-

Rien dans l'ostéologie de *Tselfatia* ne justifie un quelconque rapport avec les Synentognathes (ARAMBOURG, 1954) ou avec les Scombres (LE DANOIS et LE DANOIS, 1963). Par contre, plusieurs caractères paraissent au premier abord militer pour l'hypothèse du rapprochement avec les Bananogmiidae (1) (PATTERSON, 1967; TAVERNE, 1975). En effet, l'aspect général de ces poissons (cfr. HAY, 1903, pl. II), la forme du crâne, plusieurs de leurs traits ostéologiques spécialisés (caractères 24, 31, 34 (?), 39, 41, 43, 44, 45 et 46) (cfr. LOOMIS, 1900, pp. 229-236, pl. XXI et XXII; HAY, 1903, pp. 26-47, fig. 15 à 37) et surtout le squelette caudal (caractères 50, 51, 52 et 55) (cfr. HAY, 1903, p. 27, fig. 15; NELSON, 1973, p. 19, fig. 6 C, p. 23, fig. 8 B et C) rappellent de fort près ce que l'on observe chez *Tselfatia*. Cependant, bon nombre de ces caractères communs sont primitifs, se retrouvent dans plusieurs lignées télostéennes archaïques et sont donc peu révélateurs de possibles parentés. En outre, plusieurs des caractères spécialisés communs à *Tselfatia* et aux Bananogmiidae apparaissent également chez d'autres Téléostéens. C'est ainsi qu'un septum osseux interorbitaire est connu aussi chez des Albuloïdes (cfr. FOREY, 1973, p. 100, fig. 48, p. 157, fig. 77), des Ostéoglossiformes (cfr. TAVERNE, 1977, p. 165, fig. 103; 1978, p. 9, fig. 3, p. 12, fig. 6, p. 35, fig. 21) et plusieurs Téléostéens évolués. L'allongement de la nageoire dorsale qui vient débuter derrière ou même au-dessus de la tête est fréquent chez les Téléostéens et se retrouve dans de nombreuses familles (Coryphaenidae, Regalecidae, Caristiidae, Anarhichadidae, Cepolidae, etc.). L'hypertrophie de la branche ventrale du cleithrum et de l'hypocoracoïde est également répandue chez les Téléostéens dont les nageoires pectorales s'insèrent haut sur les flancs. Quant à la fusion des vertèbres urales I et II et des hypuraux en une vertèbre complexe portant une double plaque hypurale, il s'agit là encore d'un caractère qui apparaît à de multiples reprises chez les Téléostéens, tant primitifs qu'évolués. En fait, la seule synapomorphie vraiment indiscutable que présentent *Tselfatia* et les Bananogmiidae se situe au niveau de la queue et concerne l'extrême réduction de la vertèbre préurale I alors que le centre terminal ural I — ural II reste bien développé et soudé à une double plaque hypurale (caractères 50 et 51) (cfr. NELSON, 1973, p. 23, fig. 8 B et C). Par contre, différents traits ostéologiques de *Tselfatia* éloignent ce poisson des Bananogmiidae. Chez ces derniers, le crâne est très massif et formé d'os très épais, les pariétaux sont jointifs (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXI, fig. 1; HAY, 1903, p. 37, fig. 23) et séparent largement le supraoccipital des frontaux, les nasaux sont énormes, intégrés au crâne et articulés au mésethmoïde et aux frontaux (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXI, fig. 1) ou même soudés au mésethmoïde (cfr. HAY, 1903, p. 37, fig. 23), les dents du prémaxillaire, du maxillaire, du vomer, du palatin, des ptérygoïdes, du paraspheïnoïde et du dermentoglosse sont petites et forment de vastes plages denticulées (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXI, fig. 3, 4a et b, 5, 7a et b; HAY, 1903, p. 31, fig. 18, p. 32, fig. 20, p. 33, fig. 21, p. 39, fig. 24, p. 40,

être cela la condition télostéenne primitive et le nasal tubulaire la condition évoluée. Un prémaxillaire orné d'un processus ascendant postérieur (16) peut aussi être tenu pour évolué si on le compare au processus ascendant symphysaire plus ou moins développé des Leptolépidés et de bon nombre de Téléostéens. Mais le raisonnement inverse peut être tenu, quand on sait que souvent les Pholidophoridés montrent un processus ascendant médian ou postérieur sur le prémaxillaire. La même chose vaut pour la forme du dentaire (19) où un bord oral rectiligne peut être considéré comme évolué par rapport au dentaire leptolépide quoiqu'un tel bord plus ou moins rectiligne existe chez de nombreux Holostéens et pourrait aussi représenter l'état télostéen primitif.

(1) Aucune révision des Bananogmiidae (= Plethodidae, Plethodontidae) n'a vu le jour jusqu'ici. Aussi, à côté de formes relativement bien connues comme *Bananogmus* WHITLEY, G., 1940, la famille renferme-t-elle plusieurs genres et espèces d'attribution douteuse.

fig. 25, p. 43, fig. 29, p. 44, fig. 33, p. 46, fig. 37), le rétroarticulaire est soudé à l'angulaire et participe à la fossette articulaire pour le carré tandis que l'articulaire reste indépendant de l'angulaire (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXI, fig. 5; NELSON, 1973, p. 8, fig. 2D, p. 18, fig. 5). Il en va de toute autre manière chez *Tselfatia* (caractères 4, 5, 8, 20, 21, etc.). Ces différences assez fondamentales interdisent évidemment d'intégrer *Tselfatia* aux Bananomiidae. Quant à la réduction commune aux deux groupes de la vertèbre préurale I et la disparition du parhypural, il faut bien conclure qu'il ne s'agit que de convergence.

Il est possible cependant que *Tselfatia* soit apparenté à certaines formes rapportées aux Bananomiidae mais dont l'attribution à cette famille me paraît douteuse.

C'est ainsi que les deux crânes décrits par WOODWARD (1907, pl. XXII, fig. 9, 9a, 10 et 10a) comme appartenant à *Plethodus oblongus* DIXON, F., 1850 et provenant du Crétacé supérieur d'Angleterre montrent une très grande ressemblance générale de forme avec celui de *Tselfatia* ainsi qu'une similitude frappante dans la forme particulière de certains os (dermophyse, frontal, maxillaire, dentaire, pariétal, hyomandibulaire, paraphysaire, préoperculaire). Les nasaux ne sont pas conservés mais la forme du dermophyse indique que ces derniers ne lui étaient pas articulés ou soudés comme chez les vrais Bananomiidae. Le dentaire porte une seule ligne de dents et non pas une plage denticulée. WOODWARD (1907, p. 110) écrit que ces crânes sont médiopariétaux mais le fragment osseux postérieur au pariétal qu'il interprète comme un supraoccipital me paraît plutôt être l'épiptique ou un morceau de supratemporal. Le véritable supraoccipital ne semble pas conservé. Il occupait peut-être la même position que chez *Tselfatia* puisque ces deux crânes montrent aussi la région pariéto-ptérotique qui forme un vaste processus latéral qui dépasse largement le niveau arrière médio-crânien. Malheureusement, rien d'autre n'est connu du squelette de ces deux exemplaires anglais. Les chances sont grandes, cependant, pour qu'il s'agisse d'une forme apparentée à *Tselfatia*.

BARDACK (1965) a décrit du Crétacé supérieur du Texas un spécimen incomplet, baptisé *Enischnorhynchus dallasiensis* BARDACK, D., 1965, qu'il rapporte aux Bananomiidae quoique plusieurs caractères crâniens de ce Téléostéen divergent de ceux des Bananomiidae classiques. Ici aussi, il s'agit peut-être d'une espèce apparentée à *Tselfatia*. En effet, l'aspect général du crâne est voisin. De plus, il n'y a pas de vastes nasaux soudés au mésophyse et aux frontaux. Le rétroarticulaire est présent et ne se soude pas à l'angulaire. Le supraorbitaire reste étroit. Par contre, BARDACK (1965) décrit ce crâne comme médiopariétal, ce qui l'éloignerait de *Tselfatia*. Cependant la partie pariéto-occipitale du poisson est très dégradée (cfr. BARDACK, 1965, p. 3, fig. 1 B) et, dès lors, il se peut que l'interprétation de BARDACK (1965) ne soit pas exacte et qu'il se soit laissé guider dans sa reconstitution (p. 5, fig. 2) par les affinités bananomiennes qu'il prétait à *Enischnorhynchus*.

Si l'on s'efforce maintenant de préciser la position des Tselfatiidae au sein des Téléostéens primitifs, on peut d'emblée exclure toute relation avec les Ostéoglossomorphes et les Elopomorphes puisque *Tselfatia* ne possède aucune des synapomorphies caractéristiques de ces deux super-ordres (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977; FOREY, 1973; TAVERNE, 1979; etc.). Deux caractères de *Tselfatia*, la présence d'un rétroarticulaire indépendant de l'angulo-articulaire et exclu de la fossette articulaire pour le carré ainsi que l'absence de tout élément neural associé au centre ural I — ural II, permettent néanmoins d'affirmer que les Tselfatiidae ont émergé de l'arbre évolutif des Téléostéens après les Ostéoglossomorphes et les Elopomorphes et que cette famille doit être inclue dans les Clupécéphales *sensu* PATTERSON et ROSEN (1977) (= Clupéomorphes et Eutéléostéens). D'autre part, *Tselfatia* a perdu

les uroneuraux et ne montre donc aucune tendance à la stégurie ou au développement d'expansion osseuse aliforme sur le bord antérieur du premier uroneural. Cela semble donc situer *Tselfatia* plus bas sur l'arbre généalogique des Téléostéens que les Clupéomorphes et les Eutéléostéens. Cette position assez primitive de *Tselfatia* est d'ailleurs confirmée par la conservation chez ce poisson de multiples caractères archaïques (dentition intrabuccale bien développée, conservation d'un processus basiptérygoïde, cercle circumorbitaire complet, nombreux rayons branchiostèges, fulcres dorsaux et anaux, etc.) alliés à la présence d'un grand nombre de traits anatomiques spécialisés. Il n'est malheureusement pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser d'avantage les affinités de ce poisson car ses nombreux caractères spécialisés se retrouvent de-ci de-là dans de nombreuses familles téléostéennes évoluées, tant fossiles qu'actuelles.

Liste des abréviations des figures du texte

ANG :	angulaire (= angulo-splénial)
ANT :	antorbitaire
APAL :	autopalatin
BRSTG :	rayons branchiostèges
CHY :	cératohyal antérieur
CLT :	cleithrum
COR :	hypocoracoïde (= coracoïde)
DENT :	dermentoglosse (= dermobasihyal, glossohyal)
DETH :	dermethmoïde (= rostral)
DN :	dentaire (= dento-splénial)
DSPH :	dermosphénétique
ECPT :	ectoptérygoïde
EHY :	cératohyal postérieur (= épiphyal)
ENPT :	entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde)
EP :	épural
EPI :	épiotique (= épioccipital)
FR :	frontal
HCLT :	hypercleithrum (= supracleithrum)
HEM :	arc hémal
HEMEP :	hémépine (= hémacanthe)
HHY :	hypohyal
HY 1, 2, 3, 4, 5 et 6 :	hypuraux
HYOM :	hyomandibulaire
IC :	intercalaire
IOC :	septum osseux interorbitaire
IORB 1, 2, 3, 4 et 5 :	infraorbitaux
LEP :	lépidotrichie
LETH :	ethmoïde latéral
MPT :	métaptérygoïde
MX :	maxillaire
NA :	nasal
NEUR :	are neural
NEUREP :	neurépine (= neuracanthe)
OP :	operculaire
OSPH :	orbitosphénoidé
PA :	pariéral
PMX :	prémaxillaire
POP :	préoperculaire
PS :	paraphénoidé
PSPH :	pleurospénoïde (= ptérosphénoidé)
PT :	posttemporal
PTE :	ptérotique
PU I, II, III et IV :	vertèbres préurales I, II, III et IV
QU :	carré (= quadratique)

RAD :	ptérygophore
RART :	rétroarticulaire
SCA :	hypercoracoïde (= scapula)
SCL :	anneau osseux sclérotique
SMX :	supramaxillaire
SOC :	supraoccipital
SOP :	sous-orbitaire
SORB :	supraorbitaire
SPH :	autosphénétique
ST :	supratemporal (= extrascapulaire)
SY :	symplectique
U I + U II :	demi-centre terminal ural I et II
UHY :	parahyoïde (= urohyal)
c. ext. :	commissure sensorielle extrascapulaire
c. l. l. :	canal sensoriel de la ligne latérale
c. m. :	canal sensoriel mandibulaire
c. pa. :	commissure sensorielle pariétale
c. pop. :	canal sensoriel préoperculaire
c. porb. :	canal sensoriel postorbitaire
c. soc. :	commissure sensorielle supraoculaire
c. sorb. :	canal sensoriel supraorbitaire
cr. l. :	crête latérale osseuse des dernières vertèbres
f. I :	foramen du nerf olfactif (I)
f. hyom. :	fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire
l. o. :	ligament ossifié dento-cleithral
p. a. :	<i>processus ascendens</i> du paraspheñoïde
p. b. :	processus basiptérygoïde du paraspheñoïde
p. qj. :	processus quadrato-jugal du carré

REMERCIEMENTS

Je tiens à dire ma vive reconnaissance à mes collègues, le Dr. S. WENZ et le Dr. J. BLOT de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et le Dr. L. SORBINI du Museo Civico di Storia Naturale de Vérone, pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont réservé au sein de leurs laboratoires et pour m'avoir permis d'étudier les spécimens qui ont fait l'objet de la présente note. Ma gratitude va également à Mme N. VAN NOPPEN, dessinatrice au Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren, pour le talent avec lequel elle s'est attachée à la mise au net de mes dessins originaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C. (1943) — Note préliminaire sur quelques Poissons fossiles nouveaux. *Bull. Soc. Géol. France*, 5^e sér., 281-288, 2 pl.
- ARAMBOURG, C. (1954) — Les Poissons crétacés du Jebel Tsselfat (Maroc). *Éd. Serv. Géol. Maroc*, Rabat, Notes et Mém., n° 118, 188 pp., 68 fig., 20 pl.
- BARDACK, D. (1965) — New Upper Cretaceous Teleost fish from Texas. *Univ. Kansas, Paleont. Contrib.*, Pap. 1, 9 pp., 2 fig.
- BERTIN, L. et C. ARAMBOURG (1958) — Super-ordre des Téléostéens (*Teleostei*). In : P. P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 13 (3), 2204-2500, 228 fig.
- FOREY, P. L. (1973) — A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, Suppl. 10, 222 pp., 92 fig.
- GAUDANT, M. (1978) — Contribution à une révision des poissons crétacés du Jbel Tsselfat (Rides prérifaines, Maroc). *Notes Serv. Géol. Maroc*, 39, n° 272, 79-124, 21 fig., 4 pl.
- HAY, O. P. (1903) — On certain genera and species of North American Cretaceous Actinopterous fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 19, Art. I, 1-95, 72 fig., 5 pl.

- LE DANOIS, E. et Y. LE DANOIS (1963) — L'ordre des Scombres. Mém. I.F.A.N., **68**, 153-192, 19 fig.
- LOOMIS, F. B. (1900) — Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. U.S.A. *Palaeontographica*, **46**, 213-286, 14 fig., 9 pl.
- NELSON, G. J. (1973) — Notes on the Structure and Relationships of Certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *Amer. Mus. Novit.*, 2524, 31 pp., 9 fig.
- PATTERSON, C. (1964) — A review of Mesozoic Acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B, *Biol. Sc.*, n° 739, **247**, 213-482, 103 fig., 4 pl.
- PATTERSON, C. (1967) — A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatioidei. *Ark. f. Zool.*, Kungl. Svenska Vetenskaps-akad., Ser. 2, B. 19, nr 8, 215-234, 8 fig.
- PATTERSON, C. et D. E. ROSEN (1977) — Review of Ichthyodectiform and other mesozoic Teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **158**, Art. 2, 81-172, 54 fig.
- SORBINI, L. (1976) — L'ittiofauna cretacea di Cinto Euganeo (Padova — Nord Italia). *Boll. Mus. Civ. Stor. Nat.*, **3**, 479-567, 23 fig., 31 pl.
- TAVERNE, L. (1975) — A propos de *Tselfatia* ARAMBOURG, C., 1943 (Cénomanien du Maroc), de *Protobrama* WOODWARD, A. S., 1942 (Cénomanien du Liban) et du rapport éventuel des Tselfatioïdes fossiles (Crétacé) et des Téléostéens du super-ordre des Osteoglossomorphes. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, **105** (1-2), 53-72, 4 fig.
- TAVERNE, L. (1976) — A propos d'*Elopopsis microdon* HECKEL, J. J., 1856, du Crétacé moyen d'Afrique et d'Europe et des affinités systématiques de la famille fossile des *Pachyrhizodontidae* au sein des Téléostéens primitifs. *Rev. Zool. Afr.*, **90** (2), 463-469, 3 fig.
- TAVERNE, L. (1977) — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Osteoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycoptera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc.*, Coll. in-8°, 2^e sér., **42** (3), 235 pp., 146 fig.
- TAVERNE, L. (1978) — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Osteoglossomorphes. Deuxième partie. Ostéologie des genres *Phareodus*, *Phareoides*, *Brychaetus*, *Musperia*, *Pantodon*, *Singida*, *Notopterus*, *Xenomystus* et *Papyrocranus*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc.*, Coll. in-8°, 2^e sér., **42**, (6), 213 pp., 131 fig.
- TAVERNE, L. (1979) — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Osteoglossomorphes. Troisième partie. Évolution des structures ostéologiques et conclusions générales relatives à la phylogénèse et à la systématique du super-ordre. Addendum. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc.*, Coll. in-8°, 2^e sér., **43** (3), 168 pp., 18 fig.
- WOODWARD, A. S. (1907) — The fossil fishes of the English Chalk. Part III. *Palaeontograph. Soc.*, London, 97-128, 15 fig., 6 pl.