

(Manuscrit reçu le 21 février 1985)

**OSTÉOLOGIE ET AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES  
DE *CHIROCENTRITES VEXILLIFER*  
DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DE LA MÉSOGÉE EURAFRICAIN.  
CONSIDÉRATIONS SUR LA PHYLOGÉNIE  
DES ICHTHYODECTIFORMES, POISSONS TÉLÉOSTÉENS  
DU JURASSIQUE ET DU CRÉTACÉ**

par

LOUIS TAVERNE

Université du Burundi, Faculté des Sciences  
Département de Biologie, B.P. 2700, Bujumbura (Burundi)

**RÉSUMÉ**

L'auteur étudie le squelette de *Chirocentrites vexillifer*, un poisson Ichthyodectidae du Cénomanien de la Mésogée eurafrique. Il discute des affinités de cette espèce au sein de l'ordre des Ichthyodectiformes ainsi que de la phylogénie de cet ordre fossile du Jurassique et du Crétacé.

Osteology and relationships of *Chirocentrites vexillifer*  
from the upper Cretaceous of the eurafrican Tethys.

Considerations about the phylogeny within the Ichthyodectiforms,  
teleostean fishes from the jurassic and the cretaceous

**SUMMARY**

The author studies the skeleton of *Chirocentrites vexillifer*, an Ichthyodectid fish from the Cenomanian of the eurafrican Tethys. He debates about the relationships of that species within the order Ichthyodectiforms and about the phylogeny of that jurassic and cretaceous fossil order.

**INTRODUCTION**

*Chirocentrites vexillifer* HECKEL, J. J., 1856 est un Ichthyodectidae connu du Cénomanien de Comen en Yougoslavie (cfr. HECKEL, 1856, p. 245) et du Cénomanien (1) du Djebel Tselfat au Maroc (cfr. ARAMBOURG, 1954, p. 46).

Il s'agit d'un poisson de petite taille (2), au corps comprimé et très allongé (Fig. 1). La hauteur maximale du corps vaut aux environs de 15 % de la longueur

(1) Le gisement du Djebel Tselfat est classiquement considéré comme d'âge céno-manien. Il se pourrait cependant qu'il corresponde plutôt à la limite entre le Cénomanien et le Turonien (cfr. TAVERNE, 1983, p. 165, note infrapaginale 1).

(2) Quoiqu'ils soient tous incomplets, on peut estimer qu'aucun spécimen du Djebel Tselfat ne dépasse une quinzaine de centimètres de longueur totale.

standard. La tête est petite proportionnellement au corps. La longueur de la tête, région operculaire comprise, représente approximativement de 15 à 17 % de la longueur standard. Les nageoires impaires occupent une position fort reculée sur le corps. La nageoire anale est plus allongée que la nageoire dorsale mais cette dernière est beaucoup plus élevée. La nageoire dorsale débute un peu en arrière de la nageoire anale. Les nageoires pelviennes sont petites et beaucoup plus proches de la nageoire anale que des nageoires pectorales. La nageoire caudale est bilobée et les deux lobes sont allongés et pointus.

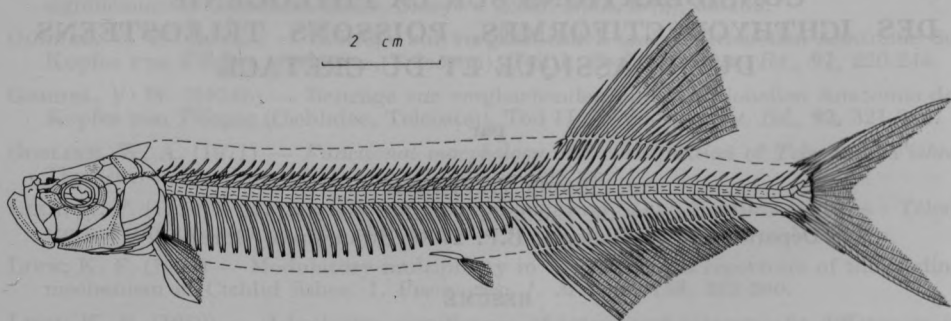


Fig. 1. — Reconstitution de *Chirocentrites vexillifer* HECKEL, 1856. Modifié d'après ARAMBOURG, 1954, p. 52, fig. 26. L'échelle s'applique au spécimen T. 213 qui est incomplet.

Le squelette de *Chirocentrites vexillifer* demeure encore très mal connu. Les études qu'on en a faites (cfr. HECKEL, 1856; D'ÉRASMO, 1922; ARAMBOURG, 1954) sont totalement insuffisantes du point de vue anatomique et entachées d'erreurs. Cela explique probablement que tous les auteurs qui ont traité de ce fossile, à l'exception de HECKEL (1856), l'aient rapporté erronément au genre *Thrissops* AGASSIZ, 1833 (cfr. BASSANI, 1882, p. 257; GORJANOVIC-KRAMBERGER, 1895, p. 36; D'ÉRASMO, 1922, p. 66 et 1946, p. 52; ARAMBOURG, 1954, p. 46; BARDACK, 1965, p. 33) (1).

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié représente l'ensemble des spécimens du Djebel Tselfat (T. 213, T. 214 A et B, T. 215 de Sigda; T. 99 et T. 216 A et B de l'Aïn el Kerma) examinés jadis par ARAMBOURG (1954).

Ces poissons fossiles ont été étudiés et dessinés à l'aide d'un stéréomicroscope WILD M 5 muni d'une chambre claire (camera lucida). Certains détails anatomiques ont été observés sous immersion dans l'eau.

#### Ostéologie de *Chirocentrites vexillifer*

##### Le crâne

La tête est massive, très ossifiée (Fig. 2). La hauteur du crâne vaut de 75 à

(1) Il est vrai également que l'ostéologie de *Thrissops* n'est valablement connue que depuis peu (cfr. L. TAVERNE, 1977).

85 % (1) de sa longueur. Le prognathisme mentonnier est très accentué et la bouche occupe une position supère. Le museau est assez court. Le profil frontal est déclive et presque rectiligne. L'orbite est grande et reculée.

Le complexe ethmoïdien est bien conservé chez le spécimen T. 213. Le mésethmoïde est une ossification impaire, courte et large, articulée à l'arrière avec les frontaux. Il montre une extrémité antérieure vaste et arrondie, garnie de chaque côté d'un gros processus latéral qui vient se rabattre sur l'ethmoïde latéro-basal. Ce mésethmoïde résulte de la soudure d'un dermethmoïde (rostral) dermique et superficiel et d'un supraethmoïde d'origine enchondrale (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 97, fig. 6) qui forme également le fond de la fosse nasale. Les ethmoïdes latéraux sont très développés et très massifs. De chaque côté du crâne, en avant de l'ethmoïde latéral, on trouve un ethmoïde latéro-basal (ethmo-palatin) plus grêle, très allongé, qui remonte jusqu'au frontal vers l'arrière et qui s'étire vers l'avant en une longue avancée osseuse qui touche au processus latéral du mésethmoïde et qui s'articule à l'avant avec le maxillaire et ventralement avec l'autopalatin. Le vomer et l'hypoethmoïde ne sont pas clairement visibles. Les nasaux ne sont pas conservés.

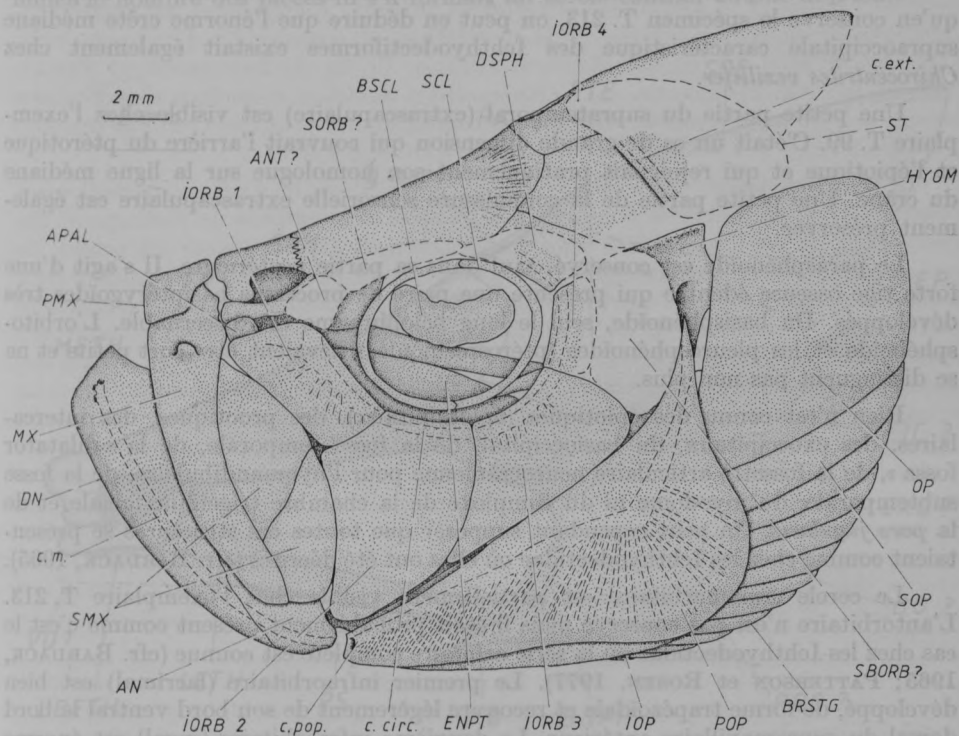


Fig. 2. — Crâne de *Chirocentrites vexillifer* HECKEL, 1856, d'après les spécimens T. 213 et T. 99. L'échelle s'applique au spécimen T. 213.

(1) Ces chiffres sont approximatifs car une certaine distorsion due à la fossilisation se manifeste au niveau des crânes examinés et, de plus, la région du supraoccipital n'est jamais complète.

La voûte crânienne est formée par les frontaux (Fig. 3), le pariétal et les ptérotiques. Les frontaux sont longs et larges et vont en s'élargissant régulièrement de l'avant vers l'arrière. Près de son bord postérieur, à la limite pariéto-ptérotique, le frontal s'orne de petites rides irrégulières. Contrairement à ce qu'en écrit ARAMBOURG (1954, p. 47), le crâne n'est pas latéropariétal. On observe chez l'exemplaire T. 99 que les pariétaux sont fusionnés en un seul os médian, assez large, qui porte en son milieu une étroite dépression sagittale comme celle que BARDACK (1965, p. 38, fig. 5) a décrite chez *Xiphactinus audax* LEIDY, 1870, un autre Ichthyodectidae crétacé de l'Amérique du Nord. L'extrémité postérieure du pariétal n'est pas conservée mais on peut penser qu'elle formait, comme chez tous les Ichthyodectidae où cette région est connue, une forte crête se prolongeant sur l'épiotique. Les ptérotiques sont également incomplets. Seule la partie antérieure de l'os est visible. Dans l'ensemble, il s'agit d'une pièce assez large en grande partie recouverte par un vaste supratemporal, qui s'attachait à l'avant au frontal et médianement au pariétal.

Plus latéralement, de chaque côté du crâne, entre le frontal et le ptérotique, on découvre un gros autosphénotique (sphénotique) en bonne partie caché par le dermosphénotique.

Du supraoccipital, seule subsiste la partie antérieure. Toutefois, de l'empreinte qu'en conserve le spécimen T. 213, on peut en déduire que l'énorme crête médiane supraoccipitale caractéristique des Ichthyodectiformes existait également chez *Chirocentrites vexillifer*.

Une petite partie du supratemporal (extrascapulaire) est visible chez l'exemplaire T. 99. C'était un os de grande dimension qui couvrait l'arrière du ptérotique et l'épiotique et qui rejoignait pratiquement son homologue sur la ligne médiane du crâne. Une petite partie de la commissure sensorielle extrascapulaire est également préservée.

Le parasphénoïde est conservé, sauf dans sa partie postérieure. Il s'agit d'une forte tige osseuse édentée qui présente une paire de processus basiptyrgoïdes très développés. Du basisphénoïde, seul le long bélophragme est discernable. L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes (ptérosphénoïdes) devaient être fort petits et ne se distinguent pas non plus.

Rien n'est connu des épiotiques (épioccipitaux), des prootiques, des intercalaires, des exoccipitaux, du basioccipital, de la fosse temporale, de la « dilatator fossa », de la fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire, de la fosse subtemporale, du myodome ni du complexe de la chambre trigémino-faciale et de la *pars jugularis*. On peut cependant supposer que toutes ces structures se présentaient comme chez les Ichthyodectidae où elles ont été décrites (cfr. BARDACK, 1965).

Le cercle circumorbitaire est partiellement visible chez l'exemplaire T. 213. L'antorbitaire n'est pas conservé mais il était probablement présent comme c'est le cas chez les Ichthyodectidae où la série orbitaire complète est connue (cfr. BARDACK, 1965; PATTERSON et ROSEN, 1977). Le premier infraorbitaire (lacrimal) est bien développé, de forme trapézoïdale et recouvre légèrement de son bord ventral le bord dorsal du supramaxillaire antérieur. Le deuxième infraorbitaire (jugal) est énorme et prend la forme d'un vaste soc de charrue. Il longe le bord dorsal du supramaxillaire postérieur et la partie antérieure du bord dorsal de la branche ventrale du préoperculaire. Le troisième infraorbitaire est très grand également mais moins, toutefois, que le deuxième. Il longe également le bord dorsal de la branche ventrale du préoperculaire et son extrémité antéro-ventrale forme une sorte de large ergot pointu qui vient épouser la courbure du bord postérieur du deuxième infraorbitaire. Seule une

partie du quatrième infraorbitaire est conservée. Il s'agit d'un fragment étroit et allongé dorso-ventralement. Il s'étendait peut-être jusqu'au niveau de la branche montante du préoperculaire comme c'est le cas chez certains spécimens d'Ichthyodectidae (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 93, fig. 3) ou bien, au contraire, demeurait-il étroit et était-il suivi d'un vaste sous-orbitaire (suborbitaire, postorbitaire) comme c'est le cas chez d'autres spécimens d'Ichthyodectidae (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 91, fig. 1 et p. 92, fig. 2). Il n'y a pas de cinquième infraorbitaire, soit que le dernier de la série représente un quatrième et un cinquième infraorbitaires soudés, soit que le quatrième soit soudé au troisième et que celui décrit ici comme quatrième soit, en fait, le cinquième. Un petit fragment du dermosphénotique est également conservé. Il y avait fort probablement un supraorbitaire, comme chez les autres Ichthyodectidae, mais il n'est pas préservé. Le canal sensoriel s'observe sur les quatre infraorbitaires dont il suit le bord oculaire et sur le dermosphénotique. Il présente six diverticules ventraux au niveau du premier infraorbitaire et encore cinq très courts diverticules ventraux au niveau du troisième infraorbitaire. On distingue au fond de l'orbite une grande plaque sclérotique basale, allongée en forme de banane et aux contours irréguliers. Quelques restes très fragmentaires indiquent la présence d'un fin anneau osseux sclérotique. Mais il n'est pas possible d'en déterminer le nombre des pièces ni s'il formait un cercle continu autour de l'œil.

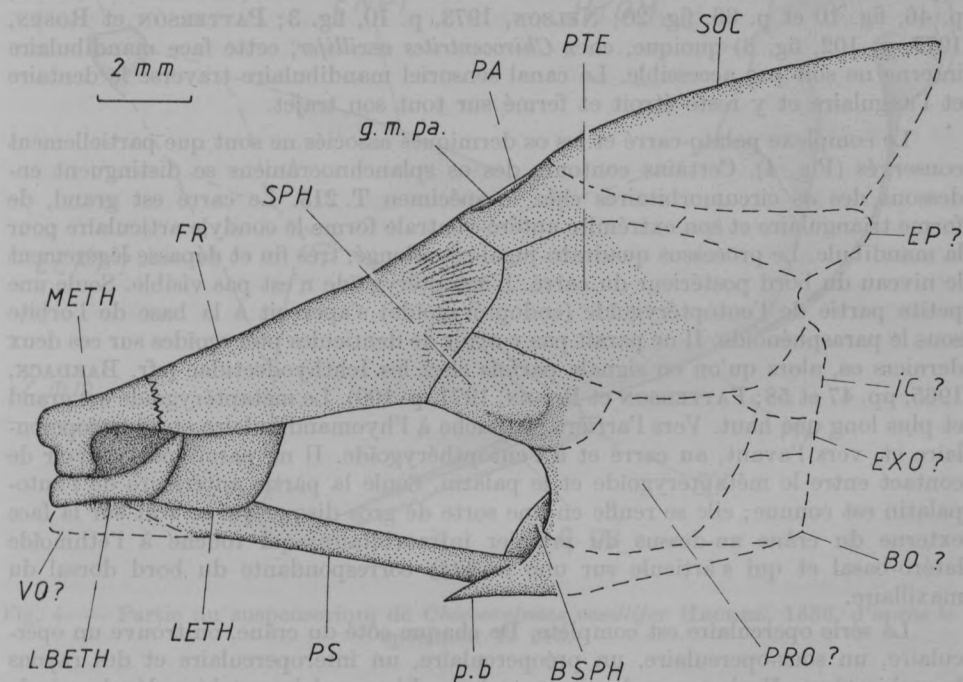


Fig. 3. — Neurocrâne de *Chirocentrites vexillifer* HECKEL, 1856, d'après les spécimens T. 213 et T. 99. L'échelle se rapporte au spécimen T. 213.

Chaque hémimâchoire supérieure est bordée par un prémaxillaire et un maxillaire, lesquels sont totalement édentés et s'orientent presque verticalement du fait de la position supère de la bouche et de l'importance du prognathisme mentonnier.



Le prémaxillaire est haut et étroit, quelque peu rétréci à sa partie supérieure en un petit processus ascendant et il s'articule de façon très ferme avec le maxillaire. Ce dernier os est allongé et nettement plus large dans sa partie antérieure que dans sa partie postérieure. Son extrémité antérieure s'articule avec le prémaxillaire et passe derrière ce dernier. A ce niveau, le bord dorsal du maxillaire présente deux petites fossettes articulaires qui se suivent, la première pour l'ethmoïde latéro-basal et la seconde pour l'autopalatin. A ce niveau également mais vers le milieu de la face externe du maxillaire, on distingue sur le corps de l'os un petit nodule qui servait probablement d'attache à un ligament. Le bord dorsal du maxillaire supporte deux gigantesques supramaxillaires dont le premier est encore légèrement plus vaste que le second. L'articulation entre ces deux supramaxillaires est oblique.

La mandibule est courte, élevée, même dans la région symphysaire, et entièrement édentée. L'articulation de la mandibule et du carré se situe au niveau de l'extrémité antérieure de l'orbite. Le processus coronoïde est petit et situé à l'arrière de la branche dorsale du dentaire. En vue externe, chaque hémimandibule montre un dentaire (dento-splénial) et un angulaire (angulo-splénial) inséré entre les deux branches postérieures du dentaire. L'extrémité postérieure de l'angulaire forme un processus postarticulaire court et épais. On peut présumer que l'articulaire, le coronomeckélien et le rétroarticulaire étaient présents comme chez les autres Ichthyodectidae où la face interne de la mandibule est connue (cfr. BARDACK, 1975, p. 46, fig. 10 et p. 66, fig. 20; NELSON, 1973, p. 10, fig. 3; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 102, fig. 8) quoique, chez *Chirocentrites vexillifer*, cette face mandibulaire interne ne soit pas accessible. Le canal sensoriel mandibulaire traverse le dentaire et l'angulaire et y reste étroit et fermé sur tout son trajet.

Le complexe palato-carré et les os dermiques associés ne sont que partiellement conservés (Fig. 4). Certains contours des os splanchnocrâniens se distinguent en-dessous des os circumorbitaires chez le spécimen T. 213. Le carré est grand, de forme triangulaire et son extrémité antéro-ventrale forme le condyle articulaire pour la mandibule. Le processus quadrato-jugal est allongé, très fin et dépasse légèrement le niveau du bord postérieur du carré. L'ectoptérygoïde n'est pas visible. Seule une petite partie de l'entoptérygoïde (endoptérygoïde) s'aperçoit à la base de l'orbite sous le parasphénoïde. Il ne paraît pas y avoir de denticules ptérygoïdes sur ces deux derniers os, alors qu'on en signale parfois chez les Ichthyodectidae (cfr. BARDACK, 1965, pp. 47 et 58; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 100). Le métaptérygoïde est grand et plus long que haut. Vers l'arrière, il touche à l'hyomandibulaire et au préoperculaire et, vers l'avant, au carré et à l'entophtérygoïde. Il ne paraît pas y avoir de contact entre le métaptérygoïde et le palatin. Seule la partie antérieure de l'autopalatin est connue; elle se renfle en une sorte de gros disque qui se voit sur la face externe du crâne au-dessus du premier infraorbitaire, qui touche à l'ethmoïde latéro-basal et qui s'articule sur une fossette correspondante du bord dorsal du maxillaire.

La série operculaire est complète. De chaque côté du crâne, on trouve un operculaire, un sous-operculaire, un préoperculaire, un interoperculaire et des rayons branchiostèges. Il n'y a pas de plaque gulaire. L'operculaire est bien développé, de forme rhombique, avec un bord antérieur à peu près rectiligne et un bord postérieur légèrement arrondi. Cet operculaire est, cependant, beaucoup moins vaste qu'il ne l'est chez bon nombre d'Ichthyodectidae (cfr. BARDACK, 1965; TAVERNE, 1977; PATTERSON et ROSEN, 1977; etc.). L'extrémité antéro-ventrale de l'operculaire forme une pointe. Le sous-operculaire est une étroite bande osseuse allongée, à peine plus large que le dernier rayon branchiostège. La limite de l'operculaire et du sous-

operculaire est orientée obliquement. Le préoperculaire est de grande dimension. Il se compose d'une branche dorsale courte et étroite qui n'atteint pas le ptérotique ni même le niveau du condyle articulaire de l'hyomandibulaire, et d'une énorme branche ventrale, à la fois très longue et très large. La petite branche dorsale applique son bord antérieur dans une gouttière ménagée dans le bord postérieur de la branche descendante de l'hyomandibulaire. Le bord postérieur du préoperculaire se renfle ventralement de façon assez considérable et vient ainsi recouvrir l'extrémité antéro-ventrale de l'operculaire et les extrémités antérieures du sous-operculaire et des rayons branchiostèges. Le canal sensoriel préoperculaire traverse l'os sur toute sa longueur et émet une vingtaine (vingt-trois chez le spécimen T. 213) de longs diverticules quelquefois ramifiés tout au long de la branche ventrale du préoperculaire et dans la partie basale de la courte branche montante. L'interoperculaire est grand mais presque entièrement caché derrière la branche ventrale du préoperculaire. Il paraît y avoir une dizaine de rayons branchiostèges (1) dont la longueur et la largeur décroissent au fur et à mesure que l'on s'éloigne du sous-operculaire et qu'on se rapproche de la gorge du poisson.

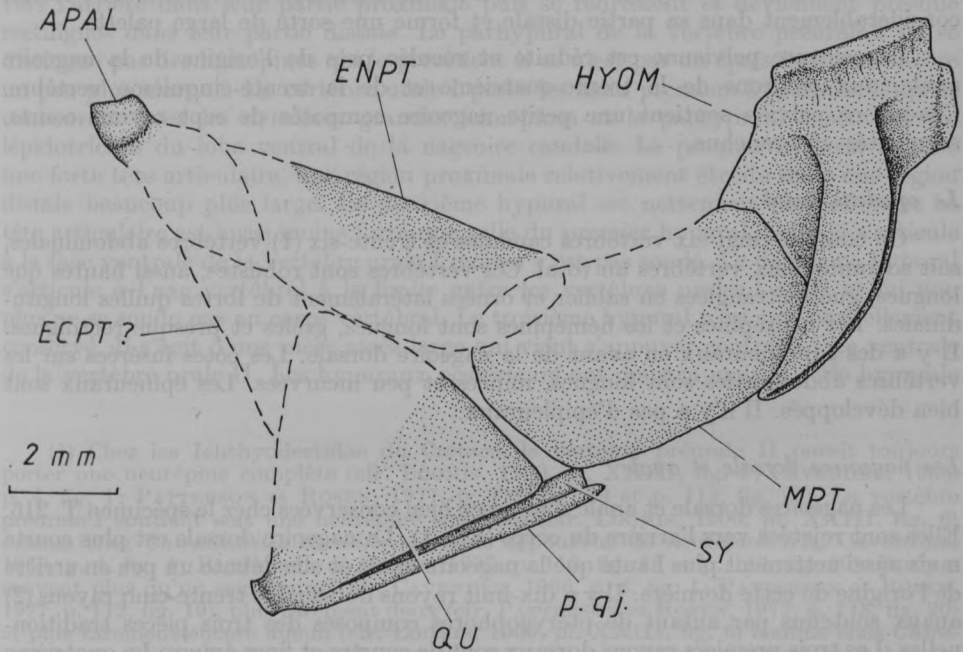


Fig. 4. — Partie du suspensorium de *Chirocentrites vexillifer* HECKEL, 1856, d'après le spécimen T. 213.

#### Le squelette hyoïdeo-branchial

L'hyomandibulaire est petit mais massif. Le condyle d'articulation avec le neurocrâne est épais, long et fait d'une seule partie. Le *processus opercularis* est très

(1) Il y a probablement encore quelques tout petits rayons branchiostèges antérieurs cachés sous le préoperculaire.

court mais fort large. La branche descendante de l'hyomandibulaire est moyennement longue, recourbée en crochet, amincie à son extrémité ventrale et garnie, le long de son bord postérieur, d'une gouttière dans laquelle vient s'appuyer la petite branche montante du préoperculaire. En avant de son condyle articulaire et de sa branche descendante, l'hyomandibulaire se prolonge par une courte expansion aliforme. L'extrémité ventrale de l'hyomandibulaire reste éloignée du carré.

Le symplectique est une étroite baguette osseuse coincée entre le carré et son processus quadrato-jugal. Il est peu discernable.

Rien d'autre n'est connu de l'arc hyoïdien ni des arcs branchiaux.

### *Les ceintures*

Le cleithrum est la seule pièce de la ceinture scapulaire qui soit clairement visible (Fig. 1). Toutefois, ces contours sont peu précis. Il se compose de deux branches d'à peu près égales longueurs, l'une dorsale, l'autre ventrale. L'hypercoracoïde (scapula) et l'hypocoracoïde sont à peine discernables. La nageoire pectorale est courte et composée de dix rayons. Le premier de ces rayons est très épais et, contrairement aux rayons suivants, n'est ni segmenté ni branchu. Il s'élargit considérablement dans sa partie distale et forme une sorte de large palette.

La ceinture pelvienne est réduite et reculée près de l'origine de la nageoire anale, aux environs de la trente-quatrième et de la trente-cinquième vertèbre. Chaque os pelvien soutient une petite nageoire composée de sept rayons courts, segmentés et branchus.

### *Le squelette axial*

On compte vingt-six vertèbres caudales et trente-six (1) vertèbres abdominales, soit soixante-deux vertèbres au total. Ces vertèbres sont robustes, aussi hautes que longues, guère étranglées en sablier et ornées latéralement de fortes quilles longitudinales. Les neurépine et les hémépine sont longues, grêles et presque rectilignes. Il y a des supraneuraux en avant de la nageoire dorsale. Les côtes insérées sur les vertèbres abdominales sont longues, minces et peu incurvées. Les épineuraux sont bien développés. Il n'y a pas d'épineuraux.

### *Les nageoires dorsale et anale*

Les nageoires dorsale et anale sont assez bien conservées chez le spécimen T. 216. Elles sont rejetées vers l'arrière du corps (Fig. 1). La nageoire dorsale est plus courte mais aussi nettement plus haute que la nageoire anale et elle débute un peu en arrière de l'origine de cette dernière. Il y a dix-huit rayons dorsaux et trente-cinq rayons (2) anaux soutenus par autant de ptérygophores composés des trois pièces traditionnelles. Les trois premiers rayons dorsaux sont de courtes et fines épines. Le quatrième rayon est déjà plus long, segmenté mais reste pointu. Le cinquième rayon est le plus développé de tous; il est segmenté et branchu. A la nageoire anale, on compte au moins deux épines initiales courtes avant de passer aux rayons segmentés et branchus.

(1) La série des vertèbres abdominales n'apparaît complète sur aucun spécimen du Djebel Tselfat. Ce sont HECKEL (1856) et D'ERASMO (1922) qui précisent ce chiffre de trente-six à partir des exemplaires de Comen.

(2) HECKEL (1856) renseigne 33 rayons anaux chez les spécimens de Comen et D'ERASMO (1922) de 35 à 36.



*Le squelette caudal*

Le complexe urophore est de type archaïque (Fig. 5). Les dernières vertèbres remontent fortement vers le lobe dorsal de la queue. Les vertèbres préurale I, urale I et urale II demeurent indépendantes les unes des autres. Les deux vertèbres urales sont cependant plus petites mais aussi un peu plus longues que les deux dernières vertèbres préurales. Les dernières neurépines sont grêles et allongées. Les vertèbres préurales II et I portent chacune une neurépine complète. Il n'y a aucune pièce neurale associée aux vertèbres urales I et II. On ne distingue pas non plus d'épuraux (1). Le dernier épural subsistant s'est fait capturer par l'arc neural de la vertèbre préurale I et c'est lui qui y forme la neurépine complète. Les uroneuraux et les éventuels urodermaux ne sont pas conservés. On peut penser qu'il y avait probablement cinq ou six paires d'uroneuraux comme chez les Ichthyodectidae où ces pièces sont connues (cfr. CAVENDER, 1966; TAVERNE, 1977; PATTERSON et ROSEN, 1977; etc.) et que la base des premiers uroneuraux venait recouvrir les parois latérales des ultimes vertèbres. Les dernières hémépines sont courtes et fines mais, à partir de la vertèbre préurale IV incluse, elles s'allongent à nouveau fortement et s'épaississent considérablement. Elles deviennent ainsi contiguës. Elles s'incurvent vers l'arrière dans leur partie proximale puis se redressent et deviennent presque rectilignes dans leur partie distale. Le parhypural de la vertèbre préurale I ne se distingue pas des hémépines qui le précèdent si ce n'est par un épaississement encore un peu plus marqué. La vertèbre urale I porte les deux premiers hypuraux, lesquels concourent avec les dernières grandes hémépines et le parhypural à soutenir les lépidotriches du lobe ventral de la nageoire caudale. Le premier hypural montre une forte tête articulaire, une région proximale relativement étroite mais une région distale beaucoup plus large. Le deuxième hypural est nettement plus étroit et sa tête articulaire est aussi moins forte que celle du premier hypural. Celui-ci s'articule à la face ventrale de la vertèbre urale I mais n'y est pas soudé. Le deuxième hypural s'articule à l'axe vertébral à la limite entre les vertèbres urales I et II et lui non plus ne se soude pas au corps vertébral. Le troisième hypural n'est que partiellement conservé. Il s'agit d'une pièce assez large qui vient s'appuyer contre la face ventrale de la vertèbre urale II. Les hypuraux postérieurs ont disparu mais la série hypurale

(1) Chez les Ichthyodectidae du Crétacé, la vertèbre préurale II paraît toujours porter une neurépine complète (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXIII, fig. 6; CAVENDER, 1966, p. 4, fig. 1; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 112, fig. 19 et p. 113, fig. 20). La vertèbre préurale I soutient soit une neurépine complète (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXIII, fig. 6) comme chez *Chirocentrites vexillifer*, soit est dépourvue de neurépine (cfr. CAVENDER, 1966, p. 4, fig. 1; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 112, fig. 19 et p. 113, fig. 20). Il n'y a souvent plus qu'un seul épural (cfr. CAVENDER, 1966, p. 4, fig. 1; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 112, fig. 19), plus rarement deux (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 113, fig. 20) et plus rarement encore aucun (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXIII, fig. 6) comme chez *Chirocentrites vexillifer*. En fait, les épuraux disparaissent (il y en a normalement trois chez les Téléostéens archaïques) sont capturés par l'arc neural de la vertèbre préurale II et éventuellement par celui de la vertèbre préurale I pour former ces neurépines complètes supplémentaires. Le genre jurassique *Thrissops* se montre plus primitif à ce point de vue puisque la vertèbre préurale II peut porter soit une neurépine complète, soit une neurépine raccourcie, soit encore être dépourvue de neurépine, que la vertèbre préurale I est toujours dépourvue de neurépine et qu'on y compte encore trois épuraux bien développés (cfr. TAVERNE, 1977, p. 12, fig. 12, p. 24, fig. 14 et p. 25, fig. 15; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 108, fig. 14). Rappelons que cette tendance à capturer des épuraux pour en faire des neurépines supplémentaires portées par les ultimes vertèbres est l'une des raisons sur lesquelles TAVERNE (1979) se base pour inclure les Ichthyodectiformes au sein du super-ordre des Ostéoglossomorphes où ce caractère si particulier est devenu la règle générale.

complète comptait probablement sept ou huit pièces comme chez les Ichthyodectidae où le complexe urophore est totalement connu.

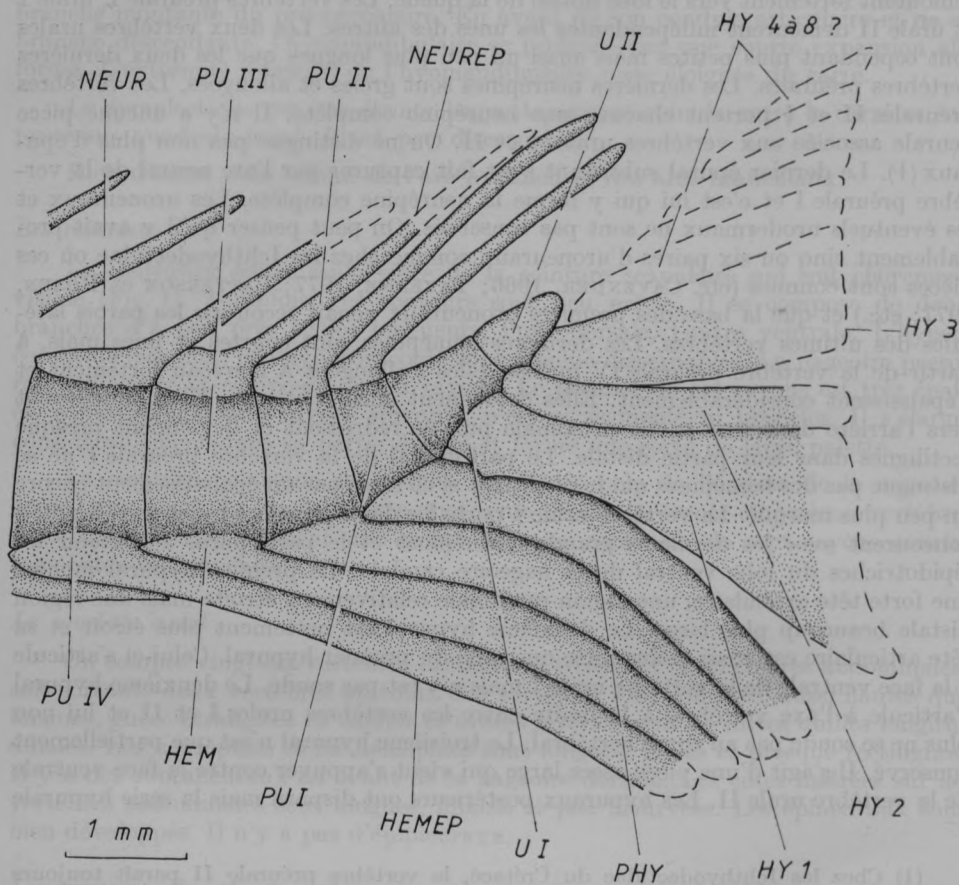


Fig. 5. — Squelette caudal de *Chirocentrites vexillifer* HECKEL, 1856, d'après le spécimen T. 216 D. Le fragment squelettique concerné est légèrement distordu; aussi, sur le dessin, l'axe vertébral a été quelque peu redressé et les dernières neurépines un peu relevées.

La nageoire caudale est bien développée et divisée en deux lobes étroits, allongés et pointus. L'état de conservation ne permet pas de déterminer le nombre des rayons principaux segmentés et branchus, mais il y avait probablement dix-neuf rayons principaux, dix dans le lobe supérieur ( $I + 9$ ) et neuf dans le lobe inférieur ( $I + 8$ ).

#### La squamation

Le corps du poisson est recouvert de grandes écailles ovales. On en compte une soixantaine le long de la ligne latérale et une dizaine en ligne transversale. Les écailles portent de fins *circuli* à disposition concentrique et quelques rares *radii*. C'est d'ailleurs ce même type d'écailles primitives que l'on trouve chez tous les Ichthyodectidae (cfr. TAVERNE, 1977, p. 27, fig. 16; etc.).

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

*La position générique de l'espèce « Chirocentrites vexillifer »*

TAVERNE (1977, pp. 28 et 29) a montré que le genre jurassique *Thrissops* (*sensu stricto*) était incontestablement un Ichthyodectidae mais, toutefois, plus primitif que ceux du Crétacé dont il se distingue par plusieurs caractères anatomiques moins évolués. C'est ainsi que, chez *Thrissops*, le prémaxillaire, le maxillaire et les supra-maxillaires montrent un développement et des relations normales, alors que, chez les Ichthyodectidae du Crétacé, ces os sont hypertrophiés et quelquefois même de façon considérable, tandis que le prémaxillaire s'articule fermement par son bord postérieur sur le maxillaire. *Thrissops* montre encore deux pariétaux contigus et ornés de « pit lines » bien marquées, alors que les Ichthyodectidae crétaciques ont les pariétaux fusionnés en un seul os et que les « pit lines » y sont réduites et même très souvent disparues. *Thrissops* possède encore un squelette caudal archaïque avec une neurépine complète, réduite ou absente sur la vertèbre préurale II, une vertèbre préurale I dépourvue de neurépine complète et trois épuraux de forme classique. Chez les Ichthyodectidae du Crétacé, la neurépine de la vertèbre préurale II est toujours complète et quelquefois même double, celle de la vertèbre préurale I peut parfois être complète et les épuraux se réduisent à une ou deux unités et peuvent même entièrement disparaître. On voit donc que *Chirocentrites vexillifer* se range résolument par tous ces caractères dans les Ichthyodectidae crétaciques et se différencie considérablement du genre *Thrissops* (*sensu stricto*). *Chirocentrites vexillifer*, comme d'ailleurs tous les autres Ichthyodectidae crétaciques qui, à un moment ou à un autre, ont été rangés au sein du genre *Thrissops*, doit donc être exclu de ce genre, réservé dorénavant à quelques espèces primitives du Jurassique.

Par ailleurs, la morphologie crânienne de *Chirocentrites vexillifer* milite totalement en faveur de l'intégration de cette espèce au genre *Chirocentrites* HECKEL, J. J., 2849, comme l'avait fait le créateur de ce taxon spécifique (cfr. HECKEL, 1856). *Chirocentrites vexillifer* montre les mêmes proportions céphaliques que *Chirocentrites coroninii* HECKEL, J. J., 1849, l'espèce-type du genre, et notamment cette remarquable hypertrophie de la branche ventrale du préoperculaire associée à une atrophie de sa branche dorsale, alors que, chez la plupart des Ichthyodectidae crétaciques, on constate une évolution inverse de cet os, à savoir une branche ventrale qui régresse plus ou moins fortement et une branche dorsale qui demeure convenablement développée. De même, les proportions corporelles et la formule vertébrale des deux espèces sont fort proches également. On ne peut cependant pas les confondre puisque *Chirocentrites coroninii* porte des dents aux mâchoires, alors que *Chirocentrites vexillifer* est édenté. De plus, la nageoire dorsale de *Chirocentrites coroninii* débute aussi plus en arrière par rapport à l'origine de la nageoire anale que chez *Chirocentrites vexillifer*. On a donc bien affaire à deux espèces différentes mais qui appartiennent assurément au même genre.

*« Chirocentrites » et les autres Ichthyodectidae crétaciques*

Si l'on cherche à préciser les affinités de *Chirocentrites* au sein de la famille des Ichthyodectidae, il apparaît d'emblée qu'il se rapproche beaucoup de *Spathodactylus* PICTET, F. J., 1858. Ce genre, représenté par l'unique espèce *Spathodactylus neo-comiensis* PICTET, F. J., 1858 du Néocomien de Voirons (Suisse), possède aussi un préoperculaire à branche ventrale hypertrophiée et à branche dorsale atrophiée. C'est là un caractère synapomorphe qui lie ces deux genres et les sépare nettement de tous les autres Ichthyodectidae. En fait, les différences sur lesquelles repose la

séparation de *Spathodactylus* et de *Chirocentrites* (cfr. PICTET, 1858, pp. 2-4; WOODWARD, 1901, pp. 98-99; BARDACK, 1965, pp. 34-35; etc.) sont peu probantes, guère plus importantes en tous cas que celles qui peuvent survenir entre espèces d'un même genre. Il paraît donc indiqué de mettre *Spathodactylus* en synonymie de *Chirocentrites* puisque ce dernier a la priorité. De la sorte, *Chirocentrites* devient le plus ancien Ichthyodectidae après *Thrissops* (*sensu stricto*) du Jurassique, puisque son étendue géologique va du début du Crétacé jusqu'à la limite du Cénomanién et du Turonien, alors que les autres genres de la famille ne se développent qu'à l'Aptien et à l'Albien et sont surtout florissants au Crétacé supérieur.

Quant au rapprochement de *Chirocentrites* et de *Xiphactinus* LEIDY, J., 1870 suggéré par PATTERSON et ROSEN (1977, p. 90), il ne résiste pas à l'analyse. *Xiphactinus* montre, en effet, un préoperculaire à branche dorsale bien développée et à branche ventrale atrophiée, en même temps qu'un operculaire énorme (cfr. BARDACK, 1965, p. 45, fig. 9), autant de caractères pour lesquels *Chirocentrites* présente une évolution opposée. Chez *Xiphactinus*, c'est le troisième infraorbitaire qui s'hypertrophie et qui forme le coin ventro-postérieur du cercle circumorbitaire (cfr. BARDACK, 1965, p. 45, fig. 9), tandis que c'est le deuxième infraorbitaire qui joue ce rôle chez *Chirocentrites*. L'ethmoïde latéro-basal de *Xiphactinus* est situé en arrière du processus latéral du mésethmoïde (cfr. BARDACK, 1965, p. 39, fig. 6), alors que cet os dépasse le processus chez *Chirocentrites*. De même, au niveau du splanchnocrâne, *Xiphactinus* possède un hyomandibulaire qui rejoint ventralement le carré, un endoptérygoïde fort réduit et un métaptérygoïde haut et étroit (cfr. BARDACK, 1965, p. 47, fig. 11), tandis que la forme et les connexions de ces os sont bien différents chez *Chirocentrites*. Au niveau du squelette caudal, le premier hypural de *Xiphactinus* est déjà plus évolué que celui de *Chirocentrites*. La tête articulaire en est étroite et étirée dans le premier cas (cfr. CAVENDER, 1966, p. 6), alors qu'elle conserve une forme primitive plus trappue dans le second cas qui rappelle ce qu'on observe chez *Thrissops* (*sensu stricto*) (cfr. TAVERNE, 1977, p. 24, fig. 14 et p. 25, fig. 15; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 108, fig. 14).

Trois autres genres d'Ichthyodectidae crétaciques sont suffisamment bien connus du point de vue ostéologique pour être comparés valablement à *Chirocentrites*. Il s'agit de *Cladocyclus* AGASSIZ, L., 1841 (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977), de *Ichthyodectes* COPE, E. D., 1870 et de *Gillicus* HAY, O. P., 1898 (cfr. BARDACK, 1965; CAVENDER, 1966).

*Cladocyclus* se distingue aisément de *Chirocentrites* par son crâne beaucoup plus élevé, par son operculaire considérablement hypertrophié, par son préoperculaire à branches dorsale et ventrale normales, par son ethmoïde latéro-basal situé en arrière du processus latéral du mésethmoïde et par le coin ventro-postérieur du cercle circumorbitaire formé par le troisième ou le quatrième infraorbitaire (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 91, fig. 1, p. 92, fig. 2, p. 93, fig. 3, p. 97, fig. 6). Au niveau du complexe urophore, *Cladocyclus* possède encore un épural et ne montre pas de neurépine complète à la vertèbre préurale I (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 112, fig. 19) mais, par contre, la tête articulaire du premier hypural est courte et large comme chez *Chirocentrites*.

*Ichthyodectes* s'éloigne lui aussi de *Chirocentrites* par son crâne plus élevé, son operculaire fort hypertrophié, son préoperculaire à branche dorsale bien développée et à branche ventrale atrophiée et son ethmoïde latéro-basal situé postérieurement au processus latéral du mésethmoïde (cfr. BARDACK, 1965, p. 58, fig. 16). Le squelette caudal d'*Ichthyodectes* montre un épural et pas de neurépine complète à la vertèbre préurale ou pas d'épural et une neurépine complète à cette vertèbre et la tête arti-



culaire du premier hypural est nettement étirée et amincie (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXIII, fig. 6; CAVENDER, 1966, p. 4, fig. 1).

Chez *Gillicus* également le crâne est élevé, l'operculaire est énorme, le préoperculaire montre des branches bien développées et le maxillaire est recourbé (cfr. BARDACK, 1965, p. 2). L'éthmoïde latéro-basal y est aussi placé en arrière du processus latéral du méséthmoïde (cfr. BARDACK, 1965, p. 63, fig. 17). Le premier hypural possède une tête articulaire étroite et allongée (cfr. CAVENDER, 1966, p. 5, fig. 2).

Dans l'état actuel de nos connaissances, deux autres genres sont à ranger parmi les Ichthyodectidae, *Eubiodes* HAY, O. P., 1903 et *Proportheus* JAEKEL, O., 1909. Leur anatomie est toutefois trop mal connue pour qu'il soit utile de les comparer à *Chirocentrites*. Un examen superficiel auquel je me suis livré d'un exemplaire de *Proportheus kameruni* JAEKEL, O., 1909 de l'Aptien de Guinée Équatoriale (collections du département de Géologie du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique) me fait penser, comme PATTERSON et ROSEN (1977, p. 90), que le genre *Proportheus* est synonyme de *Cladocyclus*. Quant à *Eubiodes*, PATTERSON et ROSEN (1977, p. 90) pensent qu'il n'est pas distinct d'*Ichthyodectes*. Je suis d'un avis tout différent car le squelette caudal d'*Eubiodes* (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 113, fig. 20) est bien différent de celui d'*Ichthyodectes* (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXIII, fig. 6; CAVENDER, 1966, p. 4, fig. 1). Chez le premier, en effet, il y a encore deux courts épuraux là où il n'y a au plus au maximum qu'un seul épural allongé chez le second. Les dernières hémépines ne sont pas jointives chez le premier mais bien chez le second. La tête articulaire du premier hypural est moins allongée chez le premier que chez le second. Par ailleurs, *Eubiodes* possède soixante-cinq vertèbres et une nageoire anale de trente-cinq rayons là où *Ichthyodectes* montre de soixante-huit à septante-deux vertèbres et une nageoire anale courte de dix à onze rayons. Enfin, l'élargissement distal du premier rayon pectoral d'*Eubiodes* (cfr. HAY, 1903) indique peut-être un rapprochement avec *Chirocentrites vexillifer*.

*Prymnetes* COPE, E. D., 1871 est un autre candidat à l'inclusion au sein des Ichthyodectidae. Mais la description originale est anatomiquement beaucoup trop vague pour que l'on puisse trancher. Un réexamen de l'holotype s'impose avant de statuer sur ce genre.

De nombreux autres genres fossiles ont été rapportés à l'un ou l'autre moment aux Ichthyodectidae mais, à chaque fois, le rapprochement n'a pas résisté à l'analyse anatomique (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977; TAVERNE, 1977; etc.).

### *La phylogénie des Ichthyodectidae*

Établir de façon précise la phylogénie des Ichthyodectidae n'est pas aisé car on ne dispose de données anatomiques suffisantes que sur un petit nombre des espèces décrites et même pour ces dernières les renseignements ne sont que partiels. Quant aux arbres phylogénétiques proposés par DE SAINT-SEINE (1949) et BARDACK (1965), ils sont totalement dépassés. En effet, ces deux auteurs incluent dans les Ichthyodectidae divers genres qui n'appartiennent pas à cette famille. Ils ont une conception erronée du genre *Thrissops* et, enfin, ils intègrent tout le groupe à la famille clupéoïde des Chirocentridae dont on a montré depuis (cfr. CAVENDER, 1966; etc.) qu'elle n'avait aucun lien de parenté avec les vrais Ichthyodectidae malgré une indéniable ressemblance de la morphologie externe.

Si l'on examine l'évolution de quelques caractères significatifs chez les genres les mieux connus (cfr. BARDACK, 1965; CAVENDER, 1966; NELSON, 1973; PATTERSON et ROSEN, 1977; etc.), on peut néanmoins proposer le phylogramme représenté à



la figure 6, qui débute avec le genre jurassique *Thrissops* (*sensu stricto*). Les numéros indiqués dans ce schéma se réfèrent aux caractères anatomiques acquis entre les différentes étapes évolutives qui conduisent de *Thrissops* aux autres membres de la famille des Ichthyodectidae. A chaque fois, le caractère concerné est valable pour toutes les formes placées dans le prolongement de la ligne à laquelle il se rapporte, sauf modification ultérieure marquée alors d'un nouveau chiffre. La liste qui suit explique les caractères en question :

(1) Le maxillaire et les supramaxillaires s'élargissent considérablement, tandis que le prémaxillaire se raccourcit, s'élève et s'articule fermement par son bord postérieur avec le maxillaire.

(2) La hauteur du bord symphysaire du dentaire s'accroît, donnant à la mandibule un aspect plus trappu.

(3) Les pariétaux fusionnent en un seul os médian situé en avant du supra-occipital et qui se prolonge, de chaque côté, le long de ce dernier, tout en ébauchant la crête de l'épiotique.

(4) Les épuraux se réduisent à deux unités mais restent courts.

(5a) *Eubiodectes* ne compte plus que cinq paires d'uroneuraux; une telle réduction paraît s'être faite au moins deux fois et peut-être davantage dans la famille (voir 5b).

(6) Les dernières hémépines d'*Eubiodectes* s'amincissent et ne sont plus jointives comme chez les autres Ichthyodectidae.

(7) Chez *Eubiodectes*, l'hypurostégie s'accroît au lobe caudal inférieur, ce qui amène pratiquement les extrémités antérieures des lépidotriches caudaux ventraux en contact avec le cinquième uroneural.

(8) Il y a réduction des épuraux à une unité, laquelle s'allonge fortement. Quelquefois, ce dernier épural est capturé par l'arc neural de la vertèbre préurale I et y forme alors une neurépine complète supplémentaire.

(9) *Chirocentrites* montre une hypertrophie de la branche ventrale du préoperculaire et une atrophie de sa branche dorsale.

(10) Chez *Chirocentrites*, il y a perte du contact entre le carré et l'hyomandibulaire, suite à l'allongement du métaptérygoïde.

(11) L'operculaire de *Chirocentrites* est réduit.

(12) Le coin ventro-postérieur du cercle circumorbitaire est formé par le deuxième infraorbitaire chez *Chirocentrites*, plutôt que par le troisième (rarement le quatrième) comme chez les autres Ichthyodectidae.

(13) Une encoche plus ou moins développée apparaît au sommet de la branche dorsale du préoperculaire, vers la limite postérieure de l'os.

(14) L'operculaire devient énorme.

(15) Chez *Cladocyclus*, le nombre des vertèbres diminue fortement et tombe entre quarante et cinquante.

(5b) Il y a réduction à cinq paires du nombre des uroneuraux.

(16) La partie supérieure postérieure du dentaire qui forme le processus coroné s'élargit considérablement.

(17) Le rétroarticulaire est exclu de la fossette articulaire pour le carré, formée uniquement par l'angulaire et l'articulaire.

(18) Le nombre des vertèbres augmente; il n'y en a jamais moins de soixante-huit dont au moins quarante et une vertèbres abdominales.

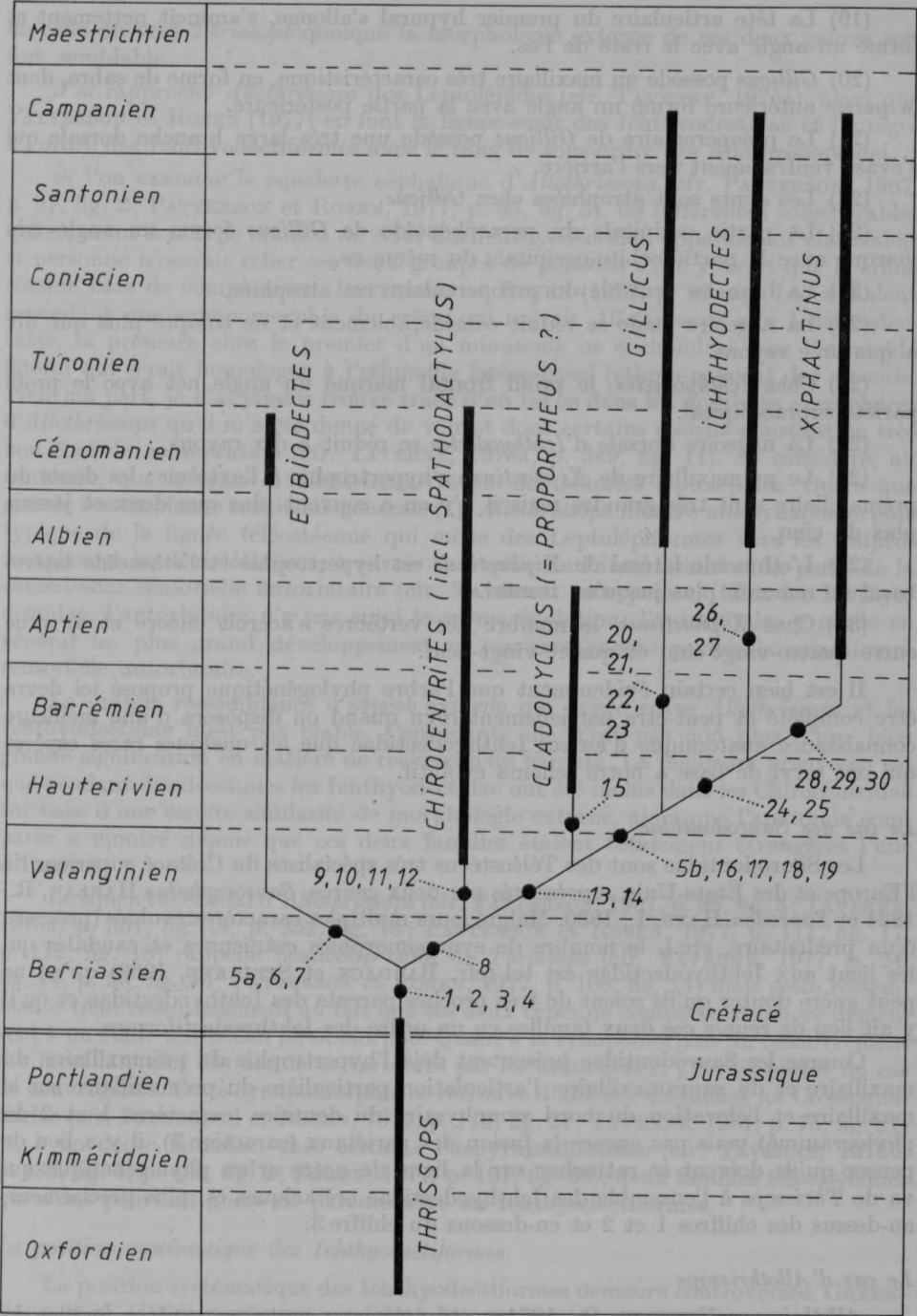


Fig. 6. — Arbre phylogénétique des Ichthyodectidae depuis le Jurassique supérieur jusqu'au Crétacé supérieur. Les chiffres inscrits sur le phylogramme font référence à des caractères expliqués dans le texte.

(19) La tête articulaire du premier hypural s'allonge, s'amincit nettement et forme un angle avec le reste de l'os.

(20) *Gillicus* possède un maxillaire très caractéristique, en forme de sabre, dont la partie antérieure forme un angle avec la partie postérieure.

(21) Le préoperculaire de *Gillicus* possède une très large branche dorsale qui s'évase ventralement vers l'arrière.

(22) Les dents sont atrophiées chez *Gillicus*.

(23) La partie occipitale du parasphénoïde de *Gillicus* forme un angle très marqué avec la partie orbito-occipitale du même os.

(24) La branche ventrale du préoperculaire est atrophiée.

(25) La nageoire anale se réduit considérablement et ne compte plus que dix à quatorze rayons.

(26) Chez *Ichthyodectes*, le profil frontal marque un angle net avec le profil pariéto-supraoccipital.

(27) La nageoire dorsale d'*Ichthyodectes* se réduit à dix rayons.

(28) Le prémaxillaire de *Xiphactinus* s'hypertrophie à l'extrême; les dents du prémaxillaire sont très grandes mais il n'y en a souvent plus que deux et jamais plus de cinq.

(29) L'ethmoïde latéral de *Xiphactinus* est hypertrophié et l'ethmoïde latéro-basal ne remonte plus jusqu'au frontal.

(30) Chez *Xiphactinus*, le nombre des vertèbres s'accroît encore et se situe entre quatre-vingt-cinq et quatre-vingt-neuf.

Il est bien certain évidemment que l'arbre phylogénétique proposé ici devra être complété et peut-être partiellement revu quand on disposera d'une meilleure connaissance anatomique d'autres Ichthyodectidae que les quelques rares espèces qui ont servi de base à notre schéma évolutif.

#### *Le cas des Saurodontidae*

Les Saurodontidae sont des Téléostéens très spécialisés du Crétacé supérieur de l'Europe et des États-Unis, représentés par deux genres, *Saurocephalus* HARLAN, R., 1824 et *Saurodon* HAYS, I., 1830. Malgré leurs multiples caractères évolués (présence d'un prédentaire, etc.), le nombre de synapomorphies crâniennes et caudales qui les lient aux Ichthyodectidae est tel (cfr. BARDACK et SPRINKLE, 1969) qu'on ne peut guère douter qu'ils soient de très proches parents des Ichthyodectidae et qu'il y ait lieu de réunir ces deux familles en un ordre des Ichthyodectiformes.

Comme les Saurodontidae présentent déjà l'hypertrophie du prémaxillaire, du maxillaire et du supramaxillaire, l'articulation particulière du prémaxillaire sur le maxillaire et l'élévation du bord symphysaire du dentaire (caractères 1 et 2 du phylogramme) mais pas encore la fusion des pariétaux (caractère 3), il y a lieu de penser qu'ils doivent se rattacher sur la ligne de notre arbre phylogénétique qui va de *Thrissops* à l'ensemble des Ichthyodectidae crétaciques et, plus précisément, au-dessus des chiffres 1 et 2 et en-dessous du chiffre 3.

#### *Le cas d'Allothrissops*

*Allothrissops* NYBELIN, O., 1964 a été créé pour certaines espèces fossiles du Jurassique supérieur de l'Europe précédemment rangées dans le genre *Thrissops* mais dont on s'était rendu compte que l'ostéologie céphalique était fort différente

de celle du vrai *Thrissops* quoique la morphologie externe de ces deux genres soit fort semblable.

J'ai rapproché *Allothrissops* des Leptolépides (cfr. TAVERNE, 1975a), alors que PATTERSON et ROSEN (1977) en font la lignée-sœur des Ichthyodectidae et l'intègre à l'ordre des Ichthyodectiformes avec le rang de sous-ordre des Allothrissopoidei.

Si l'on examine le squelette céphalique d'*Allothrissops* (cfr. PATTERSON, 1967, p. 97, fig. 2; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 95, fig. 5), les différences considérables qui séparent son type crânien de celui des Ichthyodectidae apparaissent clairement et personne n'oserait relier ces deux groupes de poissons s'il n'y avait que le crâne comme base de comparaison. PATTERSON et ROSEN (1977, p. 99, fig. 7A) signalent cependant une synapomorphie du crâne qui unirait *Allothrissops* aux Ichthyodectidae, la présence chez le premier d'un minuscule os enchondral sous l'ethmoïde latéral qui serait homologue à l'ethmoïde latéro-basal (ethmo-palatin) des seconds. Pour ma part, je n'ai jamais trouvé trace d'un tel os dans les multiples exemplaires d'*Allothrissops* qu'il m'a été donné de voir et dont certains étaient pourtant en très bon état de conservation (cfr. TAVERNE, 1975a, p. 349, fig. 11). Je considère, au contraire, que le crâne d'*Allothrissops* révèle des affinités leptolépides. Outre une grande ressemblance crânienne générale (1), *Allothrissops* montre une synapomorphie typique de la lignée téléostéenne qui mène des Leptolépiformes vers les Clupéomorphes et les Eutélostéens, à savoir l'atrophie de l'antorbitaire et la perte de la commissure sensorielle antorbitaire (cfr. TAVERNE, sous presse). Chez les Ichthyodectidae, l'antorbitaire n'a pas suivi la même évolution; l'antorbitaire y garde en général un plus grand développement et conserve encore parfois la commissure sensorielle antorbitaire.

La grande ressemblance d'aspect externe qui existe entre *Allothrissops* et les Ichthyodectidae n'est pas niable. Cependant, elle n'est pas non plus d'une bien grande signification en matière de recherche de parenté. La meilleure preuve en est que pendant des décennies les Ichthyodectidae ont été inclus dans les Chirocentridae sur base d'une étroite similarité de morphologie externe, alors que l'anatomie comparée a montré depuis que ces deux familles étaient totalement étrangères l'une à l'autre.

Le squelette caudal d'*Allothrissops* (cfr. PATTERSON, 1967, p. 98, fig. 3; TAVERNE, 1975a, p. 351, fig. 14, p. 352, fig. 15; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 111, fig. 17, p. 112, fig. 18) rappelle beaucoup celui de *Thrissops* (cfr. TAVERNE, 1977, p. 24, fig. 14, p. 25, fig. 15; PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 108, fig. 14) mais cette ressemblance tient essentiellement au fait que ces deux types de complexe urophore demeurent à un stade téléostéen plésiomorphe. Quant à la synapomorphie du recouvrement des faces latérales des dernières vertèbres par les uroneaux, j'y vois plutôt un cas de convergence. Cette synapomorphie se retrouve d'ailleurs aussi chez les Crossognathidae (cfr. PATTERSON et ROSEN, 1977, p. 114, fig. 21; TAVERNE, 1981, p. 75, fig. 21) et, à un degré moindre, chez certains Pachyrhizodontidae (cfr. TAVERNE, 1976b, p. 488, fig. 1, p. 489, fig. 2; FOREY, 1977, p. 187, fig. 36), deux familles téléostéennes qui n'ont pourtant guère de parenté avec les Ichthyodectiformes.

#### *La position systématique des Ichthyodectiformes*

La position systématique des Ichthyodectiformes demeure controversée. GREENWOOD *et al.* (1966) paraissent avoir été les premiers à suggérer un rapprochement

(1) Cette similitude est due à l'état plésiomorphe de ces crânes et ne révèle donc pas de parenté particulière.

des Ichthyodectiformes et des Ostéoglossomorphes. J'ai également exposé à plusieurs reprises les raisons qui me semblent justifier l'inclusion des Ichthyodectiformes au sein de ce super-ordre (cfr. TAVERNE, 1973, 1974, 1975b, 1979). PATTERSON et ROSEN (1977) sont d'un avis différent. Pour eux, les Ichthyodectiformes émergent du stock téléostéen archaïque à un stade plus primitif que les Ostéoglossomorphes et, du point de vue ostéologique, *Tharsis dubius* (DE BLAINVILLE, H. D., 1818), un Leptolépide évolué du Jurassique supérieur de l'Europe, s'intercale entre les premiers et les seconds. Les deux auteurs précisent quatre caractères acquis par *Tharsis dubius* que les Ostéoglossomorphes possèdent également mais point encore les Ichthyodectiformes. PATTERSON (1977) reprend le même cladogramme évolutif où *Tharsis dubius* sépare toujours les Ichthyodectiformes des Ostéoglossomorphes mais où il n'y a plus qu'un seul caractère supplémentaire acquis au stade de *Tharsis dubius*. J'ai déjà eu l'occasion ailleurs (cfr. TAVERNE, 1979, pp. 133-134) de faire la critique des caractères invoqués par ces deux auteurs; je n'y reviendrai donc pas.

D'autre part, j'ai pu montrer également que l'antorbitaire atrophié de *Tharsis dubius* intègre ce poisson dans la lignée évolutive qui va des Leptolépiformes aux Clupéomorphes et aux Eutélostéens, alors que les Ichthyodectiformes et les Ostéoglossomorphes s'inscrivent résolument dans une autre lignée téléostéenne (cfr. TAVERNE, sous presse).

Quant à l'inclusion des Ichthyodectiformes au sein des Ostéoglossomorphes telle que je la propose, l'existence d'une synapomorphie très particulière, unique au sein des Téléostéens et commune aux deux groupes me paraît la justifier pleinement. Il s'agit de la présence d'un ethmoïde latéro-basal (ethmo-palatin). Cet os est typique des Ichthyodectiformes mais il se retrouve aussi quoique modifié chez les Mormyriiformes (cfr. TAVERNE, 1974, 1976a), chez les Notoptériiformes (cfr. TAVERNE, 1975c, 1978) et chez les Ostéoglossiformes (cfr. TAVERNE, 1979), trois ordres d'Ostéoglossomorphes. Chez beaucoup de ces poissons, l'os en question se modifie profondément ou s'atrophie et se soude au vomer et à l'hypoethmoïde, ce qui lui fait perdre sa ressemblance avec son homologue chez les Ichthyodectiformes. Toutefois, chez *Notopterus chitala* (HAMILTON, F., 1822), l'os n'est pratiquement pas transformé et certains exemplaires le montrent encore clairement dans sa forme primitive (cfr. TAVERNE, 1975c). C'est un os qui, comme chez les Ichthyodectiformes, s'articule avec le mésethmoïde et l'ethmoïde latéral, forme une partie du plancher de la fosse nasale et présente des facettes articulaires pour l'autopalatin et le maxillaire. La ressemblance est telle que l'identité de cet os chez les Ichthyodectiformes et *Notopterus chitala* (et par voie de conséquence les autres Ostéoglossomorphes qui le possèdent même transformé) ne me paraît pas discutable. Quant au préethmoïde des Ésocidae et des Cyprinoïdes, sa morphologie et sa position (cfr. JOLLIE, 1975; FINK et FINK, 1981) me semblent interdire toute idée d'un rapprochement avec l'ethmoïde latéro-basal des Ichthyodectiformes et des Ostéoglossomorphes, comme le pensent d'ailleurs aussi PATTERSON et ROSEN (1977, p. 98).

Un autre caractère milite peut-être aussi en faveur du rapprochement des Ichthyodectiformes et des Ostéoglossomorphes. L'un des traits ostéologiques caractéristiques de ces derniers est la capture des épuraux par les arcs neuraux des dernières vertèbres pour former des neurépine complètes complémentaires sur les vertèbres préurale I et urale I (cfr. TAVERNE, 1979; etc.). Chez certains Ichthyodectidae du Crétacé, on observe parfois le même phénomène de capture au niveau de la vertèbre préurale I et même exceptionnellement à celui de la vertèbre urale I (cfr. LOOMIS, 1900, pl. XXIII, fig. 6). Cette spécialisation s'est acquise en parallèle dans les deux groupes, puisque l'Ichthyodectide jurassique *Thrissops* possède encore



trois épuraux et guère de neurépine aux vertèbres préurales I et urale I mais cela indique néanmoins des potentialités génétiques en commun.

## LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES DU TEXTE

AN	: angulaire (angulo-splénial)
ANT	: antorbitaire
APAL	: autopalatin
BO	: basioccipital
BRSTG	: rayons branchiostèges
BSCL	: os sclérotique basal
BSPH	: basisphénoïde
DN	: dentaire (dento-splénial)
DSPH	: dermosphénotique
ECPT	: ectoptérygoïde
ENPT	: entoptérygoïde (endoptérygoïde)
EP	: épiotique (épioccipital)
EXO	: exoccipital (occipital latéral)
FR	: frontal
HEM	: arc hémal (hémarcual)
HEMEP	: hémépine (hémacanthe)
HY 1 à 8	: hypuraux
HYOM	: hyomandibulaire (épihyal)
IC	: intercalaire
IOP	: interoperculaire
IORB 1, 2, 3, 4	: infraorbitaires
LBETH	: ethmoïde latéro-basal (ethmo-palatin)
LETH	: ethmoïde latéral
METH	: mésethmoïde (rostral + supraethmoïde)
MPT	: métaptérygoïde
MX	: maxillaire
NEUR	: arc neural (neurarcual)
NEUREP	: neurépine (neuracanthé)
OP	: operculaire
PA	: pariétal
PHY	: parhypural
PMX	: prémaxillaire
POP	: préoperculaire
PRO	: prootique
PS	: parasphénoïde
PTE	: ptérotique
PU I, II, III, IV	: vertèbres préurales I, II, III, IV
QU	: carré (quadratique)
SBORB	: suborbitaire (sous-orbitaire)
SCL	: anneau osseux sclérotique
SMX	: supramaxillaire
SOC	: supraoccipital
SOP	: sous-operculaire
SORB	: supraorbitaire
SPH	: sphénotique (autosphénotique)

ST	: supratemporal (extrascapulaire)
SY	: symplectique
UI, II	: vertèbres urales I, II
VO	: vomer (prévomer)
c. circ.	: canal sensoriel céphalique circumorbitaire
c. ext.	: commissure sensorielle céphalique extrascapulaire
c. m.	: canal sensoriel céphalique mandibulaire
c. pop.	: canal sensoriel céphalique préoperculaire
g. m. pa.	: gouttière médiopariétale
p. b.	: processus basiptérygoïde du parasphénoïde
p. qj.	: processus quadrato-jugal du carré

## REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude au Dr. S. WENZ et au Dr. J. BLOT de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris qui m'ont reçu en leurs laboratoires et m'ont permis d'étudier le matériel sur lequel porte le présent article.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C. (1954) — Les Poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Ed. Serv. Géol. Maroc*, Rabat, Notes et Mém., n° 118, 188 pp., 68 fig., 20 pl.
- BARDACK, D. (1965) — Anatomy and evolution of Chirocentrid fishes. *Paleont. Contrib. Univ. Kansas, Vertebr.*, art. 10, 88 pp., 27 fig., 2 pl.
- BARDACK, D. et SPRINKLE, G. (1969) — Morphology and Relationships of Saurocephalid Fishes. *Fieldiana, Geol.*, Vol. 16, n° 11, pp. 297-340, 8 fig.
- BASSANI, F. (1882) — Descrizione dei Pesci fossili di Lesina, accompagnata da appunti u alcune altre ittiofauna Cretace. *Akad. Wissensch. Wien, Denkschr.*, B. 65, Abt. 2, pp. 195-288, 16 pl.
- CAVENDER, T. (1966) — The caudal skeleton of the Cretaceous Teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes* and *Gillicus*, and its bearing on their relationships with *Chirocentrus*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michig.*, n° 650, 14 pp., 4 fig., 1 pl.
- D'ERASMO, G. (1922) — Catalogo dei pesci fossili della Tre Venezi. *Istit. Geol. R. Univ.*, Mem., Vol. 6, 181 pp., 6 pl.
- D'ERASMO, G. (1946) — L'ittiofauna cretacea dei dintorni di Comeno nel Carso Triestino. *Acad. Sci. Fis. Mat. Napoli, Atti*, ser. 3a, Vol. 2, n° 8, 134 pp., 34 fig., 1 pl.
- DE SAINT-SEINE, P. (1949) — Les Poissons des Calcaires Lithographiques de Cerin (Ain). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, F. II, 357 pp., 120 fig., 26 pl.
- FINK, S. V. et W. L. FINK (1981) — Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. Journ. Linn. Soc.*, Vol. 72, pp. 297-354, 23 fig.
- FOREY, P. L. (1977) — The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodis* Dixon (Pisces : Teleostei). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, Vol. 28, n° 2, pp. 123-204, 39 fig.
- GORJANOVIC-KRAMBERGER, C. (1895) — De Piscibus Fossilibus Comeni, Mrzleci, Lesinae et M. Libanoni. *Djel. Jugosl. Akad.*, Vol. 16, pp. 1-67.
- GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN et G. S. MYERS (1966) — Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 131, art. 4, pp. 339-455, 9 fig., 32 c.
- JOLLIE, M. (1975) — Development of the head skeleton and pectoral girdle in *Esox*. *Journ. Morphol.*, Vol. 147, n° 1, pp. 61-88, 11 fig.

- HAY, O. P. (1903) — On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with descriptions of four new genera and nineteen new species. *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, Vol. **19**, pp. 395-451, 14 pl.
- HECKEL, J. J. (1856) — Neue Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Oesterreiches. *Akad. Wissensch. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr.*, Vol. **11**, pp. 187-274, 15 pl.
- LOOMIS, F. B. (1900) — Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen Fische aus der Kreide Formation von Kansas. *Palaeontographica*, Stuttgart, B. XLVI, pp. 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.*, n° 2524, 31 pp., 9 fig.
- PATTERSON, C. (1967) — Are the Teleosts a polyphyletic group? *Coll. Intern. C.N.R.S.*, n° 163, Problèmes Actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés), pp. 93-109, 11 fig.
- PATTERSON, C. (1977) — The contribution of Paleontology to Teleostean phylogeny. In : « Major patterns in Vertebrate evolution », M. K. HECHT, P. C. GOODY et B. M. HECHT édit., *Plen. Publ. Comp.*, pp. 579-643, 19 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.*, Vol. **158**, Art. 2, pp. 81, 172-54 fig.
- PICET, F. J. (1858) — Descriptions des fossiles contenus dans le terrain Néocomien des Voirons. Pt 3, Description des poissons fossiles du terrain Néocomien des Voirons. *Matér. Paléont. Suisse*, ser. 2, n° 1, 54 pp., 7 pl.
- TAVERNE, L. (1973) — Les affinités systématiques des Téléostéens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., Sc. Terre*, T. **49** (6), 11 pp., 3 fig.
- TAVERNE, L. (1974) — Sur le « Vomer » des Mormyridae et l'ethmoïde latéro-basal des Ichthyodectiformes (Pisces Ostéoglossomorphes). *Rev. Zool. Afr.*, T. **88**, n° 4, pp. 837-842, 3 fig.
- TAVERNE, L. (1975a) — Considérations sur la position des genres *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyphylétisme des Poissons Téléostéens. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, 5<sup>e</sup> sér., T. LXI, F. 3, pp. 336-371, 17 fig.
- TAVERNE, L. (1975b) — Deuxième note sur la position systématique des Téléostéens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. *Bull. Soc. Belge Géol.*, T. **83** (1974), F. 1, pp. 49-53, 1 fig.
- TAVERNE, L. (1975c) — Deuxième note sur l'ethmoïde latéro-basal des Ostéoglossomorphes et son homologie avec le rhinal des Holostéens à la lumière du cas des Notopteridae. *Rev. Zool. Afr.*, T. **89**, n° 3, pp. 629-634, 2 fig.
- TAVERNE, L. (1976a) — Le Rhinal (Ethmoïde latéro-basal) chez l'Ostéoglossomorphe africain *Gymnarchus niloticus* (Pisces, Mormyriiformes). *Rev. Zool. Afr.*, T. **90**, F. 1, pp. 14-16, 1 fig.
- TAVERNE, L. (1976b) — 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.*, T. **90**, F. 2, pp. 463-469, 3 fig.
- TAVERNE, L. (1977) — Ostéologie et position systématique du genre *Thrissops* Agassiz, 1833 (*sensu stricto*) (Jurassique supérieur de l'Europe occidentale) au sein des Téléostéens primitifs. *Geobios*, N° 10, F. 1, pp. 5-33, 16 fig.
- TAVERNE, L. (1978) — Ostéologie, phylogenèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Deuxième partie. Ostéologie des genres *Phareodus*, *Phareoides*, *Brychaetus*, *Musperia*, *Pantodon*, *Singida*, *Notopterus*, *Xenomystus* et *Papyrocranus*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci.*, Coll. in-8°, 2<sup>e</sup> sér., T. XLII, F. 6, 213 pp., 131 fig.
- TAVERNE, L. (1979) — Ostéologie, phylogenèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Troisième partie. Évolution des

structures ostéologiques et conclusions générales relative à la phylogénèse et à la systématique du super-ordre. Addendum. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci., Coll. in-8°, 2<sup>e</sup> sér., T. XLIII, F. 3, 168 pp., 18 fig.*

TAVERNE, L. (1981) — Les Actinoptérygiens de l'Aptien Inférieur (Töck) d'Helgoland. *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, H. 51, pp. 43-82, 22 fig., 4 pl.*

TAVERNE, L. (1983) — Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, Téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., T. 113, F. 2, pp. 165-181, 5 fig.*

TAVERNE, L. (sous presse) — L'évolution de l'antorbitaire et son incidence sur la phylogénie des Téléostéens primitifs. *Biol. Jaarb. Dodonaeca.*

WOODWARD, A. S. (1901) — Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part IV. *Ed. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 636 pp., 22 fig., 19 pl.*