

Révision d'*Ichthyotringa africana*, poisson marin (Teleostei, Aulopiformes) du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. Considérations sur les relations phylogénétiques du genre *Ichthyotringa*

Louis Taverne

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

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

RÉSUMÉ. L'ostéologie d'*Ichthyotringa africana* du Cénomano-Turonien marin de la Mésogée eurafricaine est étudiée et la position systématique d'*Ichthyotringa* discutée. Quatre apomorphies attestent que ce genre appartient aux Aulopiformes : la présence de processus postéro-médians sur les os pelviens, la série épipleurale qui commence dès la première vertèbre, les premiers épipleuraux implantés au niveau du septum horizontal et la neurépine préurale 1 raccourcie et spatulée. L'allongement du museau, l'importance de l'ouverture buccale, le développement de la dentition palatine et ptérygoïdienne et la bouche bordée par le prémaxillaire et le maxillaire sont quatre caractères qui rapportent *Ichthyotringa* aux Enchodontoidei. Le grand nombre de plésiomorphies conservées par ce poisson et ses rares apomorphies indiquent qu'il est l'un des genres les plus primitifs du sous-ordre.

MOTS CLEFS : *Ichthyotringa*, Aulopiformes, Enchodontoidei, Teleostei, Crétacé supérieur marin, Mésogée eurafricaine, ostéologie, relations.

Revision of *Ichthyotringa africana*, marine fish (Teleostei, Aulopiformes) from the Upper Cretaceous of the Eurafrian Mesogea. Considerations on the phylogenetic relationships of the genus *Ichthyotringa*

ABSTRACT. The osteology of *Ichthyotringa africana* from the marine Upper Cretaceous of the Eurafrian Mesogea is studied and the systematic position of *Ichthyotringa* discussed. Four apomorphies prove that this genus belongs to the Aulopiformes : the presence of postero-medial processes on the pelvic bones, the epipleural series beginning from the first vertebra, the first epipleurals located at the level of the horizontal septum, and the preural neural spine 1 reduced and spatulate. The lengthening of the snout, the very large buccal cavity, the development of the palatine and pterygoid dentition, and the premaxilla and maxilla bordering the gape are four characters which refer *Ichthyotringa* to the Enchodontoidei. The numerous plesiomorphies kept by this fish and its rare apomorphies show that it is one of the most primitive genera within the suborder.

KEY WORDS : *Ichthyotringa*, Aulopiformes, Enchodontoidei, Teleostei, marine Upper Cretaceous, Eurafrian Mesogea, osteology, relationships.

INTRODUCTION

Le genre *Ichthyotringa* Cope, 1878 a remplacé *Rhinellus* Agassiz, 1844 préoccupé. Il regroupe plusieurs espèces d'un petit téléostéen marin du Crétacé supérieur dont les plus grands exemplaires n'excèdent pas une trentaine de cm de longueur, la taille des plus petits ne dépassant pas quelques cm. La tête s'allonge en un rostre très proéminent où les deux mâchoires sont de longueur égale. Le

corps peu élevé reste court par rapport à la tête, le nombre des vertèbres n'excédant jamais la quarantaine.

L'espèce-type *I. tenuirostris* Cope, 1878, du Crétacé supérieur du Dakota et du Nebraska, est le seul représentant nord-américain du genre (COPE, 1878; HAY, 1903a). Les autres espèces appartiennent aux pays du pourtour de la Mésogée eurafricaine. On trouve ainsi *Ichthyotringa furcata* (Agassiz, 1844) dans le Santonien du Liban et d'Allemagne, *I. ferox* (Davis, 1887) et *I. damoni* (Davis,

1887) dans le Santonien du Liban, *I. delicata* (Hay, 1903) dans le Cénomaniens du Liban et *I. africana* (Arambourg, 1954) dans le Cénomano-Turonien du Maroc et d'Italie (AGASSIZ, 1844; PICTET, 1850; PICTET & HUMBERT, 1866; VON DER MARCK, 1873; DAVIS, 1887; HAY, 1903b; ARAMBOURG, 1954; LEONARDI, 1966; SORBINI, 1976; KRIWET & GLOY, 1995).

Malgré les descriptions d'ARAMBOURG (1954 : 121-124) et de GOODY (1969 : 7-17), l'anatomie d'*Ichthyotringa* demeure imparfaitement connue. Le présent article a pour but de préciser l'ostéologie de l'espèce *I. africana* et de définir sur de meilleures bases anatomiques la position phylogénétique du genre. Mon travail s'inscrit également dans la révision générale des téléostéens non-acanthoptérygiens du Cénomaniens du Djebel Tselfat (Maroc) que je poursuis depuis de nombreuses années (TAVERNE, 1976, 1977, 1983, 1985, 1986, 1987, 1992, 1993, 1994, 1995ab, 1996), les Acanthomorpha, quant à eux, ayant été revus par GAUDANT (1978).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié ci-après provient des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN), du Museo Civico di Storia Naturale de Vérone (MCSN) et du Natural History Museum de Londres (NHM).

Ichthyotringa africana

MNHN T. 225 (holotype), T. 226 (paratype), T. 227 D et G (paratype), T. 18 (dans la cavité digestive d'un autre poisson) et T. 228 D et G [ce matériel provient du Cénomaniens du Djebel Tselfat, Maroc].

MCSN IG 37470, 37515, 37516, 37517/18, 37519, 37520, 37521, 37522, 37547 [ce matériel provient du Cénomano-Turonien de Cinto Euganeo, Italie].

Ichthyotringa furcata

NHM P. 48081, 48089a et b, 48091, 48092, 48096, 48144, 48155 et 49544 [ce matériel provient du Santonien de Sahel Alma, Liban].

Le matériel a été examiné à l'aide d'un stéréomicroscope Wild M 5 et les dessins exécutés par l'auteur grâce à une chambre claire. L'observation de certains détails ostéologiques a été facilitée par une immersion dans l'éthanol.

J'ai pu étudier le matériel du Djebel Tselfat au Muséum de Paris à deux reprises, une première fois à la fin des années 1960 et durant les années 1970 lorsqu'il était entreposé dans l'ancien conservatoire et une seconde fois après son transfert dans de nouvelles armoires de rangement à la fin des années 1980 et pendant les années 1990. Durant la période qui a précédé ce déménagement, les pièces concernées ont été mises en réserve dans des boîtes et elles ont souffert de ce traitement. J'ai constaté que des détails ostéologiques autrefois clairement visibles sur plusieurs de ces poissons fossiles étaient aujourd'hui en partie estompés. Les spécimens d'*I. africana* sont malheureusement dans ce cas.

SORBINI (1976) a décrit le matériel de Cinto Euganeo sous le nom de *Rhinellus* sp. Pour ma part, je n'ai pas observé de différences ostéologiques entre les fossiles du

Maroc et ceux d'Italie. Je range donc ces derniers également dans l'espèce *Ichthyotringa africana*.

ABRÉVIATIONS SUR LES FIGURES

AN : angulaire (= angulo-splénial)
 ART : articulaire
 BO : basioccipital
 BSPH : basisphénoïde
 C : côte
 DN : dentaire (= dento-splénial)
 ECPT : ectoptérygoïde
 ENPT : entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde)
 EPI-2 : épuraux 1 et 2
 EPI : épitiotique (= épicoïccipital)
 EPINE : épineuraux
 EPIPL : épipleuraux
 FR : frontal
 HEM : arc hémal (= hémarcual)
 HEMAP : hémaphyse (= parapophyse)
 HEMEP : hémépine (= hémacanthé)
 HY1-6 : hypuraux 1 à 6
 HYOM : hyomandibulaire
 METH : mésethmoïde
 MPT : métaptérygoïde
 MX : maxillaire
 NEUR : arc neural (= neurarcual)
 NEUREP : neurépine (= neuracanthé)
 NP PU1 : neurépine de la vertèbre préurale 1
 NP PU2 : neurépine de la vertèbre préurale 2
 OP : operculaire
 OSPH : orbitosphénoïde
 PA : pariétal
 PAL : palatin
 PHY : parhypural
 PMX : prémaxillaire
 POP : préoperculaire
 PS : parasphénoïde
 PTE : ptérotique
 PU1-4 : vertèbres préurales 1 à 4
 RART : rétroarticulaire
 QU : carré (= quadratique)
 SOC : supraoccipital
 SOP : sous-operculaire
 SPH : sphénotique (= autosphénotique)
 ST : supratemporal (= extrascapulaire)
 SY : symplectique
 U1-2 : vertèbres urales 1 et 2
 V : corps vertébral
 VO : vomer (= prévomer)
 c. ext. : commissure sensorielle extrascapulaire
 c. l. l. : canal sensoriel de la ligne latérale
 c. ot. : canal sensoriel otique (= postorbitaire)
 c. p. : commissure sensorielle pariétale
 c. sorb. : canal sensoriel supraorbitaire
 d. : droit
 g. : gauche

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Classe **TELEOSTEI**
 Cohorte **CLUPEOCEPHALA**
 Sous-cohorte **EUTELEOSTEI**
 Ordre **AULOPIFORMES**
 Sous-ordre **ENCHODONTOIDEI**
 Famille **Ichthyotringidae**
 Genre *Ichthyotringa* Cope, 1878
 Espèce *Ichthyotringa africana* Arambourg, 1954

Morphologie (Fig. 1)

La tête est très allongée, suite à la présence d'un très long rostre. Le corps est modérément allongé et peu élevé. Le spécimen MNHN T. 228 D et G est presque complet. Il mesure environ 97 mm de longueur totale dont 22 mm pour la tête mais il lui manque le bout du museau, la mandibule et la plus grande partie de la nageoire caudale. On peut penser qu'il mesurait aux environs de 120 mm quand il n'était pas amputé de ses deux extrémités. La tête seule, quand le rostre était complet, devait repré-

senter près du tiers de la longueur du poisson. Le crâne isolé MCSN IG 37522, qui est le plus grand mais auquel manque l'extrémité de la région occipitale, est long de 47 mm. Toutes proportions gardées, on peut donc estimer que les plus grands spécimens d'*Ichthyotringa africana* pouvaient approcher une trentaine de cm de longueur totale. Aucun exemplaire n'est suffisamment complet ni bien conservé pour permettre une description morphométrique détaillée.

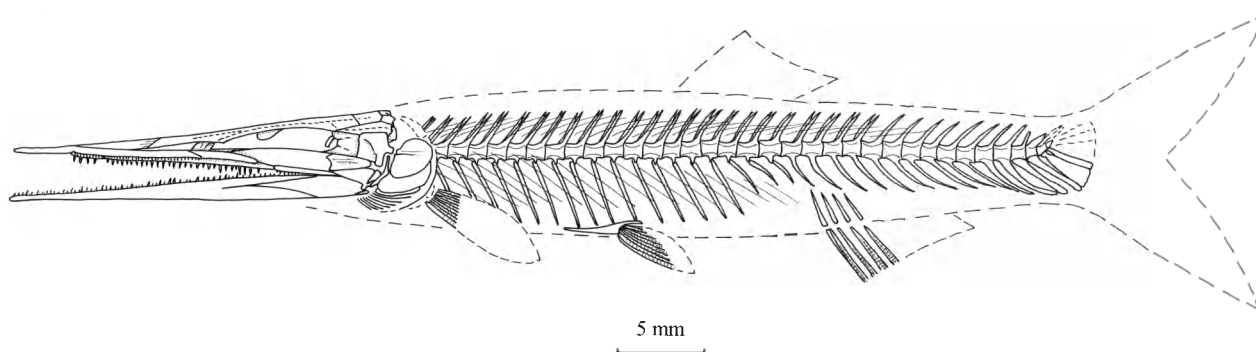


Fig. 1. — *Ichthyotringa africana* (Arambourg, 1954). Reconstitution générale d'après l'holotype MNHN T. 225 (auquel se rapporte l'échelle), les paratypes MNHN T. 226, T. 227 D et G et les spécimens MNHN T. 228 D et G, MCSN IG 37517/37518, IG 37522 et IG 37547.

Le crâne (Figs 2-4)

Plusieurs os participent au très long rostre du poisson : les frontaux, le méséthmoïde, les prémaxillaires, le vomer, le parasphénoïde, les palatins et les dentaires. Les parties maxillaire et mandibulaire du rostre sont d'égale longueur.

Le méséthmoïde est allongé, fin et pointu vers l'avant, un peu plus large à l'arrière et taillé en un coin triangulaire qui s'insère entre les deux frontaux. Les ethmoïdes latéraux sont massifs, situés très en avant de l'orbite, entre les frontaux et le parasphénoïde. Ils ne présentent pas de contact direct avec le méséthmoïde. Un massif ethmoïdien cartilagineux réunissait probablement ces trois os sur le poisson vivant. Le vomer, bien visible sur le paratype MNHN T. 227 D, est une très longue et très fine baguette osseuse qui porte quatre grandes dents (dont seules les vastes alvéoles d'implantation sont préservées) vers son extrémité antérieure. Je n'ai pas observé les nasaux que signale ARAMBOURG (1954 : 122).

Les frontaux forment la plus grande partie du toit crânien. Ils sont très allongés mais demeurent assez étroits, y compris dans leur partie postérieure. Les pariétaux sont grands et en contact l'un avec l'autre, déterminant un crâne de type médio-pariétal. Les sphénotiques forment de chaque côté un petit nodule osseux qui dépasse légèrement du frontal en vue dorsale. Les ptérotiques sont longs et fins. Ils encadrent les pariétaux ainsi que l'extrémité postérieure des frontaux depuis le niveau des sphénotiques. Le ptérotique couvre et ferme dorsalement la fosse temporale (= posttemporale). C'est sur lui aussi que se creuse la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire. En revanche, on n'observe pas de *dilatator fossa* sur le ptéro-

tique. Le supraoccipital est petit et porte une crête médiane peu marquée. Sur le paratype MNHN T. 227 D et G, on observe que le supraoccipital émet un long et fin processus antéro-médian qui passe sous les pariétaux et rejoint les frontaux. Les épitotiques sont bien développés et encadrent le supraoccipital. Le canal sensoriel supraorbitaire s'étire tout au long du frontal et s'élargit considérablement vers l'avant. Vers l'arrière, il se poursuit par une longue commissure pariétale qui se prolonge jusque sur le pariétal ainsi qu'on peut le voir sur le paratype MNHN T. 227 D et G. A hauteur du sphénotique, le canal supraorbitaire émet une branche latérale qui se poursuit sur le ptérotique pour y former le canal otique (= postorbitaire). Le spécimen MNHN T. 228 D et G montre le supratemporal gauche. C'est un os assez grand mais qui ne rejoint pas son homologue sur la ligne médiane du crâne. On y distingue le début du canal sensoriel de la ligne latérale ainsi qu'une courte commissure extrascapulaire.

Le paratype MNHN T. 227 D montre juste en avant de l'orbite l'empreinte d'un os assez massif qui doit être l'orbitosphénoïde car il occupe une situation trop postérieure pour être un ethmoïde latéral. Les pleurosphénoïdes ne sont clairement visibles chez aucun exemplaire. L'empreinte du bélophragme du basisphénoïde est profondément imprimée dans le substrat juste en dessous du sphénotique et devant le prootique chez le spécimen MNHN T. 226. Le parasphénoïde est une longue et épaisse tige osseuse, édentée, dépourvue de processus basiptérygoïde mais creusée vers l'avant d'une longue gouttière où se loge le vomer.

Les prootiques, partiellement visibles sur quelques exemplaires, ne sont jamais suffisamment bien conservés pour que l'on puisse observer la chambre trigémino-faciale et la *pars jugularis*. Les exoccipitaux ne sont pas connus ni les éventuels intercalaires. Le contour du basioccipital se voit sur l'holotype MNHN T. 225. Il semble qu'il forme seul le condyle articulaire pour le squelette axial.

Aucun exemplaire ne montre de restes clairement identifiables des os de la série orbitaire. Soit ils sont absents chez *Ichthyotringa africana*, soit ils sont trop minces ou trop fragiles pour se conserver. Les os orbitaires existent chez *I. furcata* ainsi que chez *I. delicata* et, chez cette dernière espèce, les trois infraorbitaires postérieurs sont même de grande taille (obs. pers.; GOODY, 1969 : 16-17).

Le palatin est un os très allongé, élevé, qui s'étire sur une grande partie du rostre depuis le niveau du vomer et du mésethmoïde jusqu'à celui du début de l'orbite. Le bord ventral du palatin porte une série de grandes dents très fines et très pointues. En arrière du palatin, on observe un ectoptérygoïde assez court, étroit et qui porte une rangée de petites dents pointues. L'entoptérygoïde est long, large et édenté. Le métaptérygoïde, plus long que haut, surplombe le carré. Celui-ci est triangulaire, se renfle ventralement en un condyle articulaire pour la mandibulaire et porte un processus quadratojugal le long de son bord postérieur.

La mâchoire supérieure est constituée dans chacune de ses moitiés d'un prémaxillaire et d'un maxillaire. Il n'y a pas de supramaxillaire. Les prémaxillaires sont étroits, extrêmement allongés et dentés. Ils encadrent le mésethmoïde et la partie la plus antérieure des frontaux. Leurs

dents pointues sont plus petites que celles du palatin. En avant du mésethmoïde, les deux prémaxillaires fusionnent en une fine pointe osseuse qui forme l'extrémité antérieure de la moitié dorsale du rostre. Le maxillaire est édenté, peu allongé, nettement plus court que le palatin, mais il participe complètement à la formation du bord buccal. Chaque héli-mandibule comporte un dentaire, un angulo-articulaire et un rétroarticulaire. La présence d'un éventuel corono-meckélien n'a pu être décelée. L'articulation de la mandibule avec le carré est située en arrière de l'orbite. Le dentaire est très allongé et il forme avec son homologue la moitié ventrale du rostre, laquelle est aussi longue que la moitié dorsale. Le bord oral du dentaire est orné de dents pointues petites et grandes. Le rétroarticulaire est exclu de la formation de la fossette articulaire pour le carré, toute entière creusée dans l'angulo-articulaire. Le canal sensoriel mandibulaire n'est clairement visible chez aucun exemplaire.

Les os de la série operculaire sont petits par rapport à la taille de la tête. Le préoperculaire est minuscule, avec une branche dorsale courte et très étroite et une branche ventrale un peu plus large et orientée obliquement vers l'avant. Un fin canal sensoriel préoperculaire s'observe sur la branche ventrale de l'os. Il n'y a pas d'interoperculaire. L'operculaire est arrondi. Le sous-operculaire est proportionnellement plus développé que les autres os de la série. Il est plus allongé que l'operculaire mais moins élevé et son extrémité antérieure glisse sous le préoperculaire, occupant ainsi en partie la place laissée vacante suite à l'absence d'interoperculaire. Il y a au moins huit fins rayons branchiostèges.

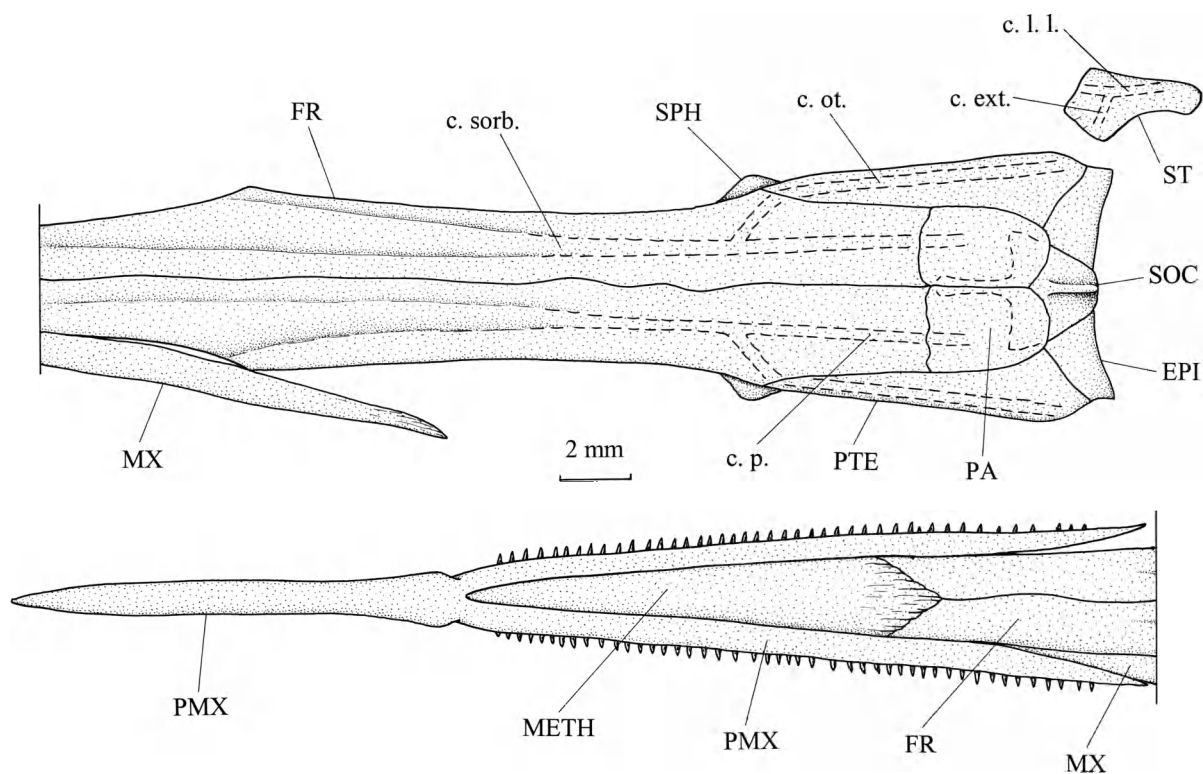


Fig. 2. — *Ichthyotringa africana* (Arambourg, 1954). Reconstitution du crâne en vue dorsale d'après l'holotype MNHN T. 225, les paratypes MNHN T. 226, T. 227 D et G (auquel se rapporte l'échelle) et les spécimens MNHN T. 228 D et G, MCSN IG 37522 et IG 37547.

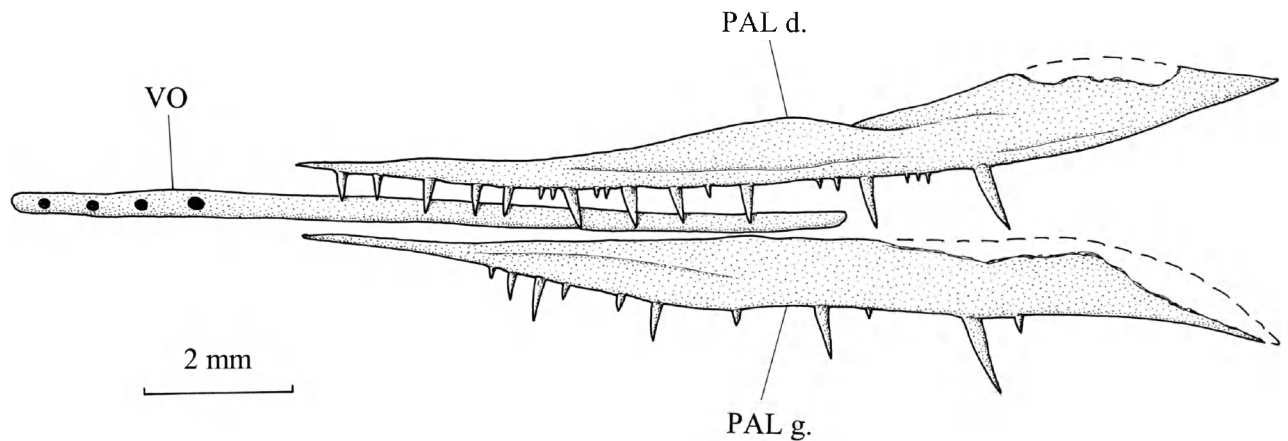


Fig. 4. – *Ichthyotringa africana* (Arambourg, 1954). La région voméro-palatine du paratype MNHN T. 227 D. Le vomer est conservé en vue ventrale, tandis que les deux palatins sont vus par leur face latérale suite aux aléas de la fossilisation.

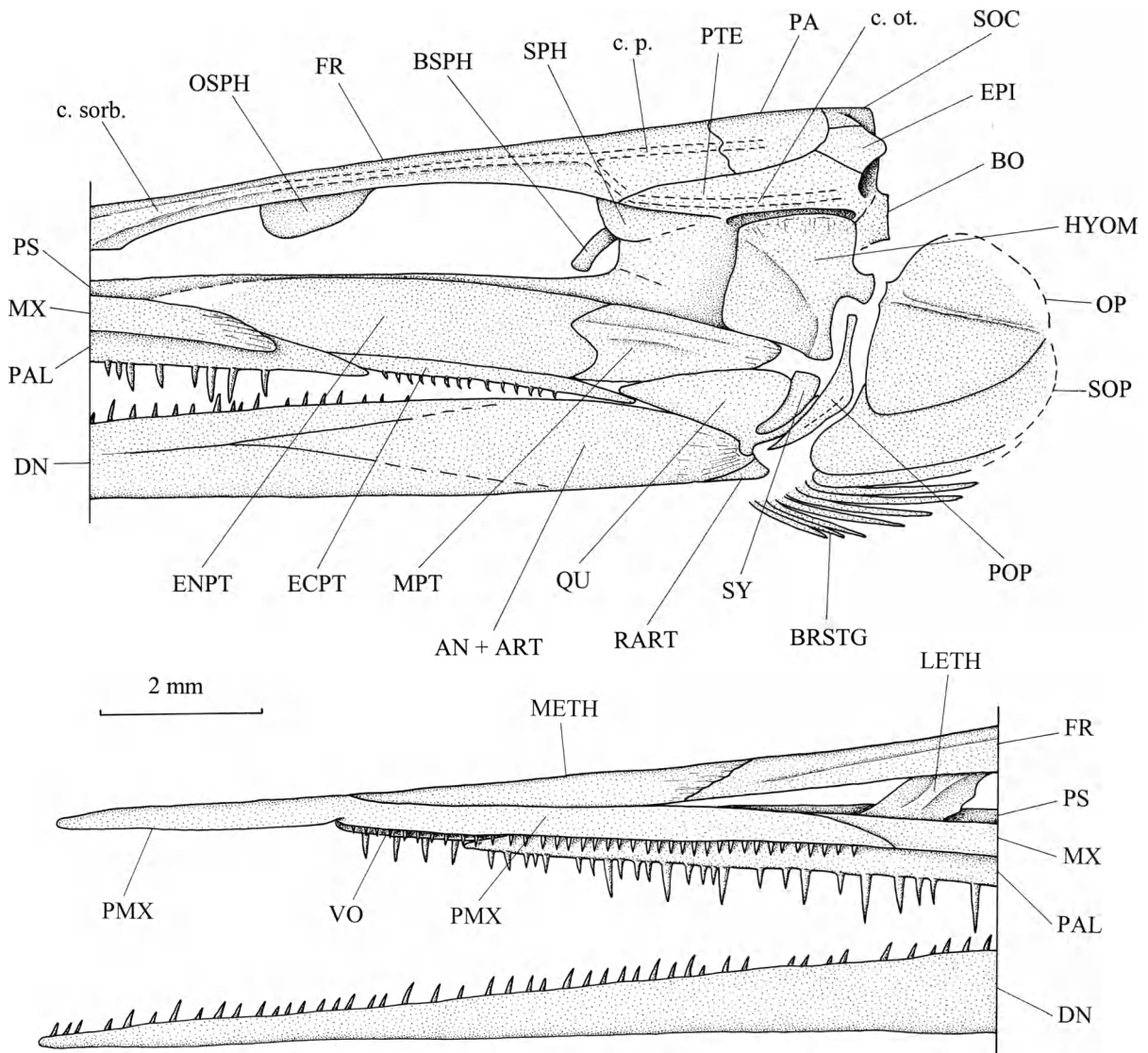


Fig. 3. – *Ichthyotringa africana* (Arambourg, 1954). Reconstitution du crâne en vue latérale gauche d'après l'holotype MNHN T. 225 (auquel se rapporte l'échelle), les paratypes MNHN T. 226, T. 227 D et G et les spécimens MNHN T. 228 D et G, MCSN IG 37522 et IG 37547.

Le squelette hyoideo-branchial (Fig. 3)

L'hyomandibulaire, visible sur l'holotype MNHN T. 225, est court et large. Sa tête articulaire est allongée et composée d'un seul long condyle. Le *processus opercularis*, bien développé mais court, émerge à mi-hauteur du bord postérieur de l'os. La branche ventrale est courte et étroite. Une grande aile osseuse occupe la partie antérieure de l'os et surplombe l'arrière du métaptérygoïde. Le symplectique est bien développé, coincé entre le carré et son processus quadratojugal. Le spécimen MNHN T. 226 et le paratype MNHN T. 227 D et G montrent dans la région operculaire les traces de plusieurs os fins et allongés qu'ARAMBOURG (1954 : 123) interprète comme des branchiospines. Cependant, ces os ne paraissent trop longs et trop clairsemés pour être des branchiospines. J'y vois plutôt des restes des cératobranchiaux et épibranchiaux.

Les ceintures (Fig. 1)

La ceinture scapulaire est très mal conservée. Quelques spécimens montrent des restes d'un cleithrum très étroit. La nageoire pectorale est courte, insérée bas sur les flancs, mais trop mal préservée pour qu'on puisse en dénombrer les rayons.

L'exemplaire MCSN IG 37517/37518 est le seul à montrer la ceinture pelvienne mais, là aussi, l'état de conservation est pauvre. Les nageoires ventrales, qui comptent près d'une quinzaine de rayons, sont insérées au niveau de la douzième vertèbre. On remarque que les os pelviens, accolés l'un à l'autre, se prolongent quelque peu en arrière du niveau de la base des nageoires ventrales, ce qui indique la présence d'une paire de processus médio-postérieurs.

Le squelette axial (Fig. 1, 5)

Le squelette axial comporte 36 vertèbres, y compris le centre ural 2, dont 20 abdominales et 16 caudales chez l'exemplaire MNHN T. 228 D et G et approche les 40 vertèbres chez l'exemplaire MCSN IG 37517/37518 où le compte précis est plus difficile à établir. Les vertèbres abdominales sont plus longues que hautes, en forme de sablier, mais les vertèbres caudales se raccourcissent quelque peu. Là où l'état de conservation est suffisant, on observe que les faces latérales des vertèbres sont ornées de fines stries. Les arcs neuraux s'allongent sur les corps vertébraux auxquels ils sont soudés. Ils portent des neurépine étroites, dirigées vers l'arrière et modérément allongées. Jusque et y compris la vingt-quatrième vertèbre, les neurépines sont bifides. Au-delà, elles sont simples. Les hémaphyses de la région abdominale sont réduites à de courtes expansions osseuses pointues soudées latéralement au milieu du bord ventral des corps vertébraux. Dans la région caudale, l'arc hémal, soudé à la vertèbre à l'exception de ceux des vertèbres préurales 1 et 2 qui demeurent autogènes, se referme sur lui-même et porte une fine hémépine dirigée vers l'arrière. On n'observe pas de supraneurax. Chez l'exemplaire MNHN T. 228 D et G, il y a 18 paires de côtes insérées depuis la troisième jusqu'à la vingtième vertèbre.

Les épineuraux sont présents dès le début du squelette axial et leur série se prolonge jusqu'aux premières vertè-

bres caudales. Ils sont situés au-dessus des centra, au niveau des neurépines. Il y a de longs épipleuraux dans la région abdominale. Le premier de ceux-ci est situé au niveau de la première vertèbre. Les huit premiers épipleuraux ont leurs extrémités supérieures qui remontent jusqu'au niveau des faces latérales des vertèbres, ce qui indique que ces fines arêtes étaient insérées dans le septum horizontal.

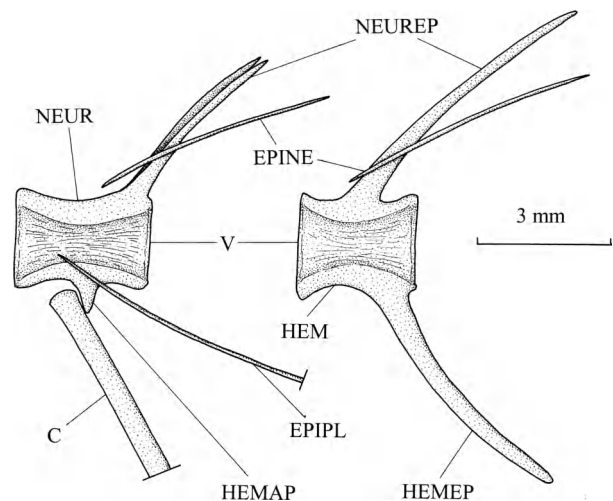


Fig. 5. — *Ichthyotringa africana* (Arambourg, 1954). Reconstitution d'une des premières vertèbres abdominales (à gauche) et d'une des premières vertèbres caudales (à droite) d'après l'holotype MNHN T. 225 et le spécimen MNHN T. 228 D et G (auquel s'applique l'échelle).

Les nageoires dorsale et anale (Fig. 1)

Aucun spécimen ne montre la nageoire dorsale. La nageoire anale est visible sur l'exemplaire MCSN IG 37517/37518 mais l'état de conservation est mauvais et ne permet pas d'en compter les rayons ni même d'en estimer l'étendue complète. L'origine de cette nageoire anale se situe au niveau de la dix-neuvième vertèbre, ce qui paraît être le début de la région caudale chez ce spécimen.

Le squelette caudal (Figs 6, 7)

L'exemplaire MNHN T. 228 D et G est le seul qui montre un complexe urophore suffisamment bien conservé pour être interprété. Les dernières vertèbres caudales deviennent de plus en plus petites mais les centres préural 1, ural 1 et ural 2 sont bien individualisés et indépendants les uns des autres. La neurépine préurale 2 est un peu plus courte que les précédentes mais elle reste fine. La neurépine préurale 1 est raccourcie et élargie en forme de spatule. Les dernières hémépines sont allongées. Le parhypural est étroit; sa tête est articulée et non pas soudée à la vertèbre préurale 1. Il semble que l'hémépine préurale 2 soit, elle aussi, articulée à la vertèbre correspondante mais le mauvais état de conservation rend cette observation incertaine. Seuls les deux hypuraux ventraux sont préservés. Ils sont accolés mais demeurent indépendants l'un de l'autre. Tous deux sont articulés avec la vertèbre urale 1. Le premier hypural est large, tandis que le deuxième reste étroit. Un petit morceau du premier uroneural est visible à

côté de la neurépine préurale 1. Les hypuraux dorsaux manquent.

Les parties préservées de ce squelette caudal correspondent parfaitement avec celui mieux connu d'*Ichthyotringa furcata* (Fig. 7). Chez cette espèce, on observe que les vertèbres préurale 1, urale 1 et urale 2 demeurent indépendantes et qu'il y a deux épuraux et six hypuraux auto-gènes. Aucun diastème ne sépare le deuxième hypural du troisième et ce troisième est très large, faisant ainsi le pendant dorsal du premier hypural. La neurépine préurale 1 est réduite et spatulée. La neurépine préurale 2 est légèrement raccourcie par rapport à celles qui la précèdent. Dans un cas (NHM P. 48089a, b), la neurépine préurale 2 est également raccourcie et spatulée. Le parhypural peut, selon les cas, être articulé (NHM P. 49544) ou soudé (NHM P. 48092) à la vertèbre préurale 1. Il en va de même des deux hémépines précédentes qui peuvent se souder à leurs vertèbres respectives ou s'y articuler. Il y a deux uroneuraux allongés. Le premier uroneural peut rester autogène (NHM P. 48081, 48092, 48144) mais il peut

aussi se souder à la face latérale de la vertèbre préurale 1 et former alors une sorte de pleurostyle (NHM P. 48089a, b, 49544).

GOODY (1969 : fig. 4) signale chez *I. furcata* un arc neural ural 1 sous forme d'une aile osseuse accolée au premier uroneural. Cette observation est erronée. Un tel arc n'existe pas. Je pense que l'auteur a été induit en erreur par l'exemplaire NHM P. 48092. La partie basse de la neurépine préurale 1 spatulée y est en grande partie perdue suite aux aléas de la fossilisation. Seule sa partie haute est bien conservée et elle peut donner la fausse impression d'être un arc neural ural 1 jouxtant le premier uroneural (Fig. 7A).

La nageoire caudale n'est pas connue chez *Ichthyotringa africana*. Chez *I. furcata*, il y a 19 rayons caudaux principaux segmentés dont 17 branchus ainsi qu'un écusson dorsal et ventral en avant de la nageoire (obs. pers.; GOODY, 1969 : 13).

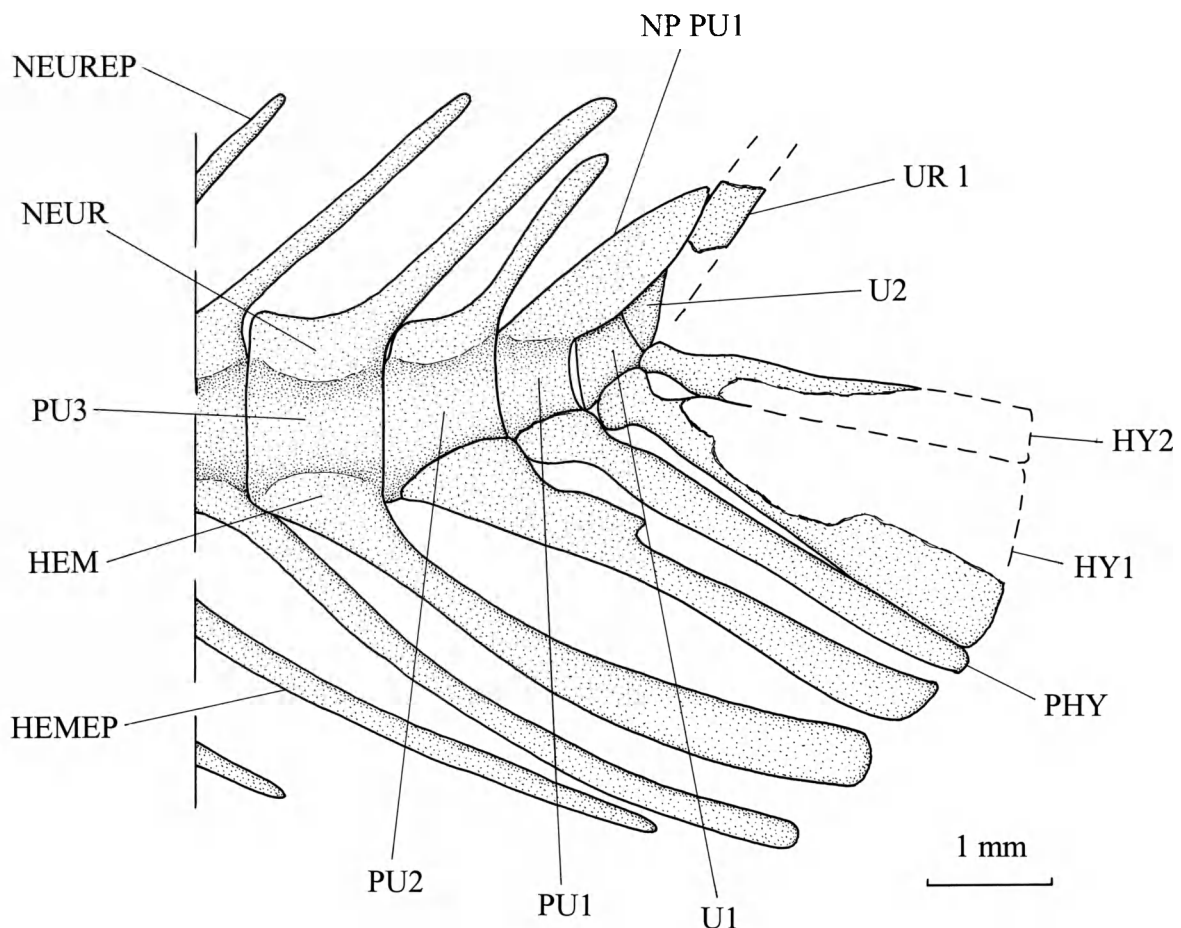


Fig. 6. – *Ichthyotringa africana* (Arambourg, 1954). Le squelette caudal du spécimen MNHN T. 228 D.

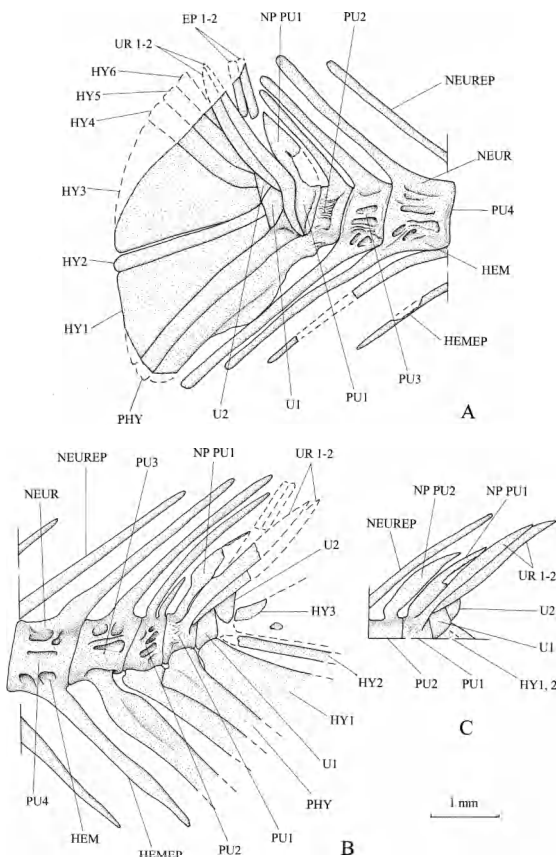


Fig. 7. – *Ichthyotringa furcata* (Agassiz, 1844). Les squelettes caudaux des exemplaires MNH P. 48092 (A), P. 48089a (B) et P. 49544 (C).

L'écaillure

Les écailles ne sont pas conservées. Chez les espèces où l'écaillure est connue, comme *Ichthyotringa furcata*, les écailles sont petites, fines, cycloïdes et elles couvrent tout le corps du poisson, tandis que celles de la ligne latérale deviennent losangiques et s'ornent d'une fine carène horizontale (obs. pers.; GOODY, 1969 : 13).

DISCUSSION

Ichthyotringa au sein des téléostéens

Les rares auteurs du 19^{ème} siècle qui ont essayé de situer *Ichthyotringa* au sein des téléostéens (PICTET & HUMBERT, 1866; DAVIS, 1887) ont placé ce genre dans un groupe des Halecoidei sensé inclure les Clupeidae et les Salmonidae mais dans lequel on rangeait également des formes aussi variées que l'albuliforme *Osmeroides* Agassiz, 1844, l'ichthyodectidé *Chirocentrites* Heckel, 1849 ou l'osméroïde *Spaniodon* Pictet, 1850.

WOODWARD (1901) est le premier, au 20^{ème} siècle, à avoir placé *Ichthyotringa* dans la famille des Scopelidae (= Myctophidae) et son avis fut suivi par ARAMBOURG (1954), LEONARDI (1966) et SORBINI (1976). En revanche, GOODY (1969), considéra *Ichthyotringa* comme un salmoniforme et non pas comme un myctophiforme. ROSEN (1973) classa *Ichthyotringa* et les divers enchodontoïdes

parmi les Aulopiformes et plus particulièrement dans le sous-groupe qu'il appela «the Cretaceous alepisauroïdes», soulignant les affinités qui liaient ces formes fossiles aux Alepisauroidei modernes. Cet auteur ne traita cependant pas de façon détaillée le cas d'*Ichthyotringa*. NELSON (1994) entérina les idées de ROSEN (1973) et rapporta lui aussi ces poissons crétacés aux Aulopiformes, tout en les rangeant dans un sous-ordre particulier des Enchodontoïdes, pour bien marquer que les Alepisauroidei récents se démarquent d'eux par plusieurs caractères spécialisés.

La plupart des apomorphies par lesquelles on définit aujourd'hui l'ordre des Aulopiformes (REGAN, 1911; GOSLINE et al., 1966; ROSEN, 1973; SULAK, 1977; STIASSNY, 1986; HARTEL & STIASSNY, 1986; JOHNSON et al., 1996; BALDWIN & JOHNSON, 1996) concernent principalement les tissus mous et certains détails ostéologiques qui ne sont guère accessibles chez *Ichthyotringa*. Néanmoins, quatre caractères spécialisés de ce genre confirment qu'il appartient effectivement aux Aulopiformes :

(1) Les os pelviens présentent des processus postéro-médians articulés entre eux et qui dépassent vers l'arrière le niveau d'insertion des nageoires ventrales (REGAN, 1911 : 11; PARR, 1929 : fig. 3D; STIASSNY & MOORE, 1992 : fig. 2A; JOHNSON et al., 1996 : fig. 19; BALDWIN & JOHNSON, 1996 : fig. 4, 5).

(2) La série épipleurale débute dès le niveau de la première vertèbre (PATTERSON & JOHNSON, 1995 : 28).

(3) Les premiers épipleuraux sont situés au niveau du septum horizontal (ibid. : 29-30).

(4) La neurépine préurale I est réduite et spatulée (GOODY, 1969 : fig. 4, 42, 48, 64, 69; ROSEN, 1973 : fig. 44, 47-53; etc.).

Parmi les Aulopiformes, l'allongement du museau, l'importance de l'ouverture buccale et le grand développement des dents sur l'arcade palatine rapprochent davantage *Ichthyotringa* des Alepisauroidei que des Aulopoidéi. Toutefois, *Ichthyotringa*, comme tous les enchodontoïdes du Crétacé, présente deux caractères plésiomorphes déjà disparus chez les Alepisauroidei, la pleine participation du maxillaire au bord buccal et la conservation de dents sur l'ectoptérygoïde. Cela détermine pour eux l'appartenance à un sous-ordre particulier des Enchodontoïdes. Les Aulopiformes récents, quant à eux, montrent un maxillaire rejeté du bord buccal au profit du prémaxillaire et les Alepisauroidei modernes possèdent une dentition palatine limitée au seul palatin et n'intéressant donc pas l'ectoptérygoïde (REGAN, 1911 : fig. 2, 6; PARR, 1929 : fig. 2, 5C, 6, 10, 11, 14; GOODY, 1969 : fig. 78, 79, 90; SULAK, 1977 : fig. 3, 5, 7, 11, 13, 20; STIASSNY, 1986 : 5; HARTEL & STIASSNY, 1986 : fig. 2; JOHNSON et al., 1996 : fig. 6).

Ichthyotringa et les *Ichthyotringoidei*

GOODY (1969) crée une famille des Apteopholidae pour l'unique genre *Apteopholis* Woodward, 1891 du Cénomaniens du Liban. Il place cette famille aux côtés des Ichthyotringidae dans un nouveau sous-ordre des Ichthyotringoidei qu'il range parmi les Salmoniformes.

Pourtant, les caractères sur lesquels l'auteur fonde ce sous-ordre sont plésiomorphes chez les Enchodontoïdes (corps court, rayons branchiostèges nombreux, post-

cleithra présents, deux vertèbres urales indépendantes, etc.). Par contre, les différences entre *Ichthyotringa* et *Apateopholis* sont très nombreuses au niveau des caractères spécialisés. *Apateopholis* a perdu l'orbitosphénoïde, le basisphénoïde et le supratemporal. Ses os dermiques sont ornés de tubercules. Son crâne est latéro-pariétal. Sa fosse temporale est ouverte dorsalement. Son préoperculaire porte une forte épine. Le condyle articulaire de son hyomandibulaire est dédoublé. Les écailles sont perdues sauf celles de la ligne latérale.

Le seul réel caractère apomorphe commun à ces deux genres est l'existence d'un très long rostre mais ce caractère est extrêmement homoplasique chez les Aulopiformes enchodontoïdes et se manifeste dans diverses familles du groupe.

Il ne paraît donc pas y avoir de raison valable de maintenir un sous-ordre des Ichthyotringoïdei qui grouperait les Ichthyotringidae et les Apateopholidae, alors que le rapprochement de ces deux taxons n'est pas soutenu.

Ichthyotringa et Apateodus

GOODY (1969) range, mais avec doute, *Apateodus* Woodward, 1901, un genre du Turonien d'Angleterre connu uniquement par des restes crâniens, aux côtés d'*Ichthyotringa* dans la famille des Ichthyotringidae.

Il est clair cependant que les caractères anatomiques que GOODY (1969) invoque sont tous plésiomorphes chez les Enchodontoïdei (os dermiques peu ou pas ornés, crâne médio-pariétal, fosse temporale couverte dorsalement, orbitosphénoïde et basisphénoïde conservés, vastes infraorbitaires postérieurs, absence d'épines sur le préoperculaire, etc.). Quant aux caractères spécialisés d'*Apateodus* (hypertrophie du sphénotique, développement d'énormes crocs sur le palatin et le dentaire, perte de la branche ventrale du préoperculaire, etc.), elles ne se retrouvent pas chez *Ichthyotringa*. De plus, *Apateodus* conserve encore l'interoperculaire et des dents sur l'entoptérygoïde mais ne possède pas de dents sur le vomer. En revanche, *Ichthyotringa* a déjà perdu l'interoperculaire et les dents de l'entoptérygoïde mais conserve celles du vomer. Aucun caractère spécialisé ne semble donc militer pour unir ces deux genres au sein d'une même famille.

Dans ces conditions, il est préférable d'exclure *Apateodus* des Ichthyotringidae.

Ichthyotringa et les Dercetidae

Tout récemment, FIGUEIREDO & GALLO (sous presse) ont associé *Ichthyotringa* aux Dercetidae, une autre famille d'Aulopiformes enchodontoïdes à long rostre.

Toutefois, à part l'existence d'un rostre et de quelques caractères primitifs en commun, l'ostéologie comparée montre qu'*Ichthyotringa* ne partage pas les principaux traits spécialisés qui caractérisent les Dercetidae (GOODY, 1969; TAVERNE, 1987, 1991), à savoir l'allongement très important du corps, l'augmentation concomitante du nombre des vertèbres, la perte des écailles, le gain d'écussons dermiques qui couvrent partiellement ou totalement le corps, la perte de l'orbitosphénoïde, l'hypertrophie des hémaphyses, la diminution du nombre des hypuraux et la soudure du petit centre ural 2 avec l'un ou l'autre des

hypuraux dorsaux, ces deux dernières apomorphies étant déjà réalisées chez les formes les plus primitives de la famille, comme *Dercetis triquetter* Pictet, 1850 du Santonien du Liban (obs. pers.).

Il n'y a donc pas lieu d'intégrer *Ichthyotringa* aux Dercetidae.

Ichthyotringa au sein des Enchodontoïdei

Ichthyotringa ne présente pas les caractères par lesquels GOODY (1969) définit les principales familles d'Aulopiformes enchodontoïdes : les Enchodontidae, les Eurypholidae, les Cimolichthyidae, les Halcedidae et les Prionolepididae. Il n'offre pas non plus les apomorphies de *Rharbichthys* Arambourg, 1954, de *Yabrudichthys* Chalifa, 1989, de *Nardorex* Taverne, 2004, ni des Serrilepididae, quelques Enchodontoïdei dont GOODY (1969) n'a pas traité (ARAMBOURG, 1954; TAVERNE, 1985, 2004; CHALIFA, 1989; FIGUEIREDO et al., 2001). Nous avons déjà vu qu'*Ichthyotringa* diffère également d'*Apateodus*, des Apateopholidae et des Dercetidae.

Les caractères spécialisés d'*Ichthyotringa* sont peu nombreux et concernent presque tous son long rostre. Il y a l'allongement des os qui participent à ce rostre, le méséthmoïde qui acquiert une extrémité antérieure pointue ainsi que les prémaxillaires qui se soudent en avant du méséthmoïde pour former la pointe dorsale de ce rostre. On peut encore ajouter la perte du supramaxillaire et de l'interoperculaire. Or, ces apomorphies sont homoplasiques chez les Aulopiformes enchodontoïdes et ne permettent guère de situer un genre au sein du groupe.

D'autre part, *Ichthyotringa* a conservé plus de plésiomorphies qu'aucun autre genre du sous-ordre. Son corps est court et couvert d'écailles cycloïdes. Les vertèbres sont peu nombreuses. Les os dermiques sont peu ou pas ornés. Le crâne est médio-pariétal. La fosse temporale est couverte dorsalement. La commissure sensorielle pariétale est longue et se poursuit jusque sur le pariétal. Il y a conservation des dents vomériennes, de l'orbitosphénoïde, du basisphénoïde, des grands infraorbitaires postérieurs, du supratemporal, de la branche ventrale du préoperculaire, de nombreux rayons branchiostèges, de deux postcleithra, de deux uroneuraux et de six hypuraux autogènes. Les vertèbres préurale 1, urale 1 et urale 2 sont autogènes.

Ce grand nombre de plésiomorphies et ces rares apomorphies présentes chez *Ichthyotringa*, incitent à penser que ce genre est l'un des plus primitifs, si ce n'est le plus primitif du groupe, ce qui était d'ailleurs déjà l'avis de GOODY (1969).

REMERCIEMENTS

J'exprime ma vive reconnaissance à feu le Dr. J. BLOT, au Dr. S. WENZ et au Dr. D. GOUJET du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, à feu le Dr. L. SORBINI, au Dr. A. ASPES et au Dr. R. ZORZIN du Museo Civico di Storia Naturale de Vérone, ainsi qu'à feu le Dr. C. PATTERSON et au Dr. P. FOREY du Natural History Museum à Londres pour l'accueil chaleureux que j'ai reçu dans leurs laboratoires respectifs et pour la permission qui m'a été donnée d'étudier le matériel qui fait l'objet du présent article. Je remercie également les trois collègues anonymes qui ont lu et commenté le texte du présent article.

BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ, L. (1844). *Recherches sur les poissons fossiles. Tome 5*. Impr. de Petitpierre, Neuchâtel, XII + 160 p., Atlas Tome 5 : 91 pl.
- ARAMBOURG, C. (1954). Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Serv. Géol. Maroc, Not. Mém.*, 118 : 1-188.
- BALDWIN, C.C. & G.D. JOHNSON (1996). Interrelationships of Aulopiformes. In : STIASSNY, M.L. J., L.R. PARENTI & G.D. JOHNSON (eds), *Interrelationships of fishes*, Acad. Press, San Diego : 355-404.
- CHALIFA, Y. (1989). *Yabrudichthys* and *Serrilepis*, two new genera of Enchodontoids (Teleostei) from Lower Cenomanian beds of Ein-Yabrud, Israel. *Israel J. Zool.*, 36 : 11-38.
- COPE, E.D. (1878). Descriptions of fishes from the Cretaceous and Tertiary deposits West of the Mississippi river. *Bull. U. S. Geol. Geogr. Surv. Terr.*, 4 (1) 2 : 67-77.
- DAVIS, J.W. (1887). The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon, in Syria. *Sci. Trans. Roy. Dublin Soc.*, ser. 2, 3 (12) : 457-636.
- FIGUEIREDO, F.J. (DE) & V. GALLO (sous presse). A new dercetid fish (Neoteleostei : Cimolichthyoidei) from the Turonian of Pelotas Basin, southern Brazil. *Palaeontology*.
- FIGUEIREDO, F.J. (DE), V. GALLO & P.M. COELHO (2001). First occurrence of *Rharbichthys* (Teleostei : Enchodontidae) in the Upper Cretaceous of Pelotas Basin (Atlântida Formation), southern Brazil. *Bol. Mus. Nac., Geol.*, 61 : 1-8.
- GAUDANT, M. (1978). Contribution à une révision des poissons crétacés du Jbel Tselfat (Rides prérimaires, Maroc). *Not. Serv. Géol. Maroc*, 39 (272) : 79-124.
- GOODY, P.C. (1969). The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the myctophoids. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Suppl.* 7 : 1-255.
- GOSLINE, W.A., N.B. MARSHALL & G.W. MEAD (1966). Order Iniomi. Characters and synopsis of families. In : MEAD, G.W. et al. (eds), *Fishes of the western North Atlantic*, Mem. Sears Found. Mar. Res., 1 (5) : 1-18.
- HARTEL, K.E. & M.L.J. STIASSNY (1986). The identification of larval *Parasudis* (Teleostei, Chlorophthalmidae); with notes on the anatomy and relationships of aulopiform fishes. *Breviora*, 487 : 1-23.
- HAY, O.P. (1903a). On certain genera and species of North American Cretaceous actinopteroous fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 19 (1) : 1-95.
- HAY, O.P. (1903b). On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with descriptions of four new genera and nineteen new species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 19 (10) : 395-452.
- JOHNSON, G.D., C.C. BALDWIN, M. OKIYAMA & Y. TOMINAGA (1996). Osteology and relationships of *Pseudotrichonotus altivelis* (Teleostei : Aulopiformes : Pseudotrichonotidae). *Ichthyol. Res.*, 43 : 17-45.
- KRIWET, J. & U. GLOY (1995). Zwei mesopelagische Raubfische (Actinopterygii : Euteleostei) aus dem Unterturon der Kronsberg-Mulde bei Hannover/Misburg (NW- Deutschland. *Berlin. Geowissensch. Abhandl.*, R. E, 16(1) : 335-355.
- LEONARDI, A. (1966). L'Ittiofauna cenomaniana di Floresta - Messina. *Paleontogr. Ital.*, 60 (nouv. ser. 30) : 31-67.
- NELSON, J. (1994). *Fishes of the World (3rd ed)*, JOHN WILEY & SONS, New York : 600 p.
- PARR, A.E. (1929). A contribution to the osteology and classification of the orders Iniomi and Xenoberyces. *Bingh. Ocean. Coll.*, 61 : 1-45.
- PATTERSON, C. & G.D. JOHNSON (1995). The intermuscular bones and ligaments of Teleostean fishes. *Smithson. Contrib. Zool.*, 559 : 1-85.
- PICTET, F.J. (1850). *Description de quelques poissons fossiles du Mont Liban*. Impr. J.-G. Fick, Genève, 59 p.
- PICTET, F.J. & A. HUMBERT (1866). *Nouvelles recherches sur les poissons fossiles du Mont Liban*. GEORG (ed), Genève, J. B. BAILLIÈRE et FILS - F. SAVY (eds.), Paris, 115 p.
- REGAN, C.T. (1911). The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomi. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 8, 7 (13) : 120-133.
- ROSEN, D.E. (1973). Interrelationships of higher euteleostean fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 53 (Suppl. 1) : 397-513.
- SORBINI, L. (1976). L'ittiofauna cretacea di Cinto Euganeo (Padova - Nord Italia). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 3 : 479-567.
- STIASSNY, M.L.J. (1986). The limits and relationships of acanthomorph teleosts. *J. Zool.*, ser. B, 1986 (1) : 411-460.
- STIASSNY, M.L.J. & J.A. MOORE (1992). A review of the pelvic girdle of acanthomorph fishes, with comments on hypotheses of acanthomorph intrarelationships. *Zool. J. Linn. Soc.*, 104 : 209-242.
- SULAK, K.J. (1977). The systematics and biology of *Bathypetrois* (Pisces, Chlorophthalmidae) with a revised classification of benthic myctophiform fishes. *Galathea Rep.*, 14 : 49-108.
- 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) : 487-496.
- TAVERNE, L. (1977). Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des Clupavidae au sein de l'ordre des Clupéiformes *sensu stricto* (Pisces, Teleostei). *Géobios*, 10 (5) : 695-720.
- TAVERNE, L. (1983). Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 113 (2) : 165-181.
- TAVERNE, L. (1985). Les Aulopiformes (Pisces, Teleostei) du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. I. Ostéologie et affinités systématiques de *Rharbichthys* Arambourg, C., 1954. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, 5e sér., 71 (1-2) : 26-46.
- TAVERNE, L. (1986). Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* de la Mésogée eurafricaine. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons téléostéens du Jurassique et du Crétacé. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 116 (1) : 33-54.
- TAVERNE, L. (1987). Ostéologie de *Cyranichthys ornattissimus* nov. gen. du Cénomaniens du Zaïre et de *Rhynchodercetis yovanovitchi* du Cénomaniens de l'Afrique du Nord. Les relations intergénériques et la position systématique de la famille néocrétacique marine des Dercetidae (Pisces, Teleostei). *Mus. Roy. Afr. Centr., Dép. Géol. Min., Rapp. Ann. 1985-1986* : 93-112.
- TAVERNE, L. (1991). New considerations on the osteology and the phylogeny of the Cretaceous marine teleost family Dercetidae. *Biol. Jb. Dodonaea*, 58 : 94-112.
- TAVERNE, L. (1992). Révision du genre *Protostomias*, téléostéen stomiiforme crétacique de la Mésogée eurafricaine. *Biol. Jb. Dodonaea*, 59 : 57-76.
- TAVERNE, L. (1993). Révision de *Kermichthys daguini* (Arambourg, 1954) nov. gen., téléostéen salmoniforme du Crétacé de la Mésogée eurafricaine. *Biol. Jb. Dodonaea*, 60 : 76-95.
- TAVERNE, L. (1994). Ostéologie et affinités du téléostéen crétacique *Elopopsis microdon* (Pisces, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae). *Biol. Jb. Dodonaea*, 61 : 172-192.
- TAVERNE, L. (1995a). Révision de *Paravinciguerreria praecursor* Arambourg, 1954, téléostéen salmoniforme de la Mésogée eurafricaine. *Biol. Jb. Dodonaea*, 62 : 56-69.

- TAVERNE, L. (1995b). Description de l'appareil de Weber du téléostéen crétacé marin *Chupavus maroccanus* et ses implications phylogénétiques. *Belg. J. Zool.*, 125 (2) : 267-285.
- TAVERNE, L. (1996). Révision de *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1954) nov. gen., téléostéen (Pisces, Pachyrhizodontidae) crétacé de la Mésogée africaine. *Biol. Jb. Dodonaea*, 63 : 133-151.
- TAVERNE, L. (2004). Les poissons crétacés de Nardo. 19°. *Nardorex zorzini* gen. et sp. nov. (Teleostei, Aulopiformes, Alepisauroidi). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona, Geol. Paleont. Preist.*, 28.
- VON DER MARCK, W. (1873). Neue Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische und anderer Thierreste aus der jüngsten Kreide, Wesfalens, sowie Aufzählung sämtlicher seither in der westfälischen Kreide aufgefundenen Fischreste. *Palaeontogr.*, 22 (1) : 55-74.
- WOODWARD, A. S. (1901). *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part IV.* Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, XVII + 636 p.

Received : March 19, 2004

Accepted : May 9, 2005