

Libanechelys bultyncki gen. et sp. nov., une nouvelle anguille primitive (Teleostei, Anguilliformes) du Cénomanien marin du Liban

Libanechelys bultyncki gen. et sp. nov., a new primitive eel (Teleostei, Anguilliformes) from the marine Cenomanian of Lebanon

par Louis TAVERNE

TAVERNE, L., 2004. – *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov., une nouvelle anguille primitive (Teleostei, Anguilliformes) du Cénomanien marin du Liban - *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov., a new primitive eel (Teleostei, Anguilliformes) from the marine Cenomanian of Lebanon. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 74: 73-87, 9 figs., Bruxelles-Brussel, March 31, 2004. – ISSN 0374-6291.

Résumé

L'ostéologie de *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov., une petite anguille du Cénomanien marin du Liban, est étudiée de façon détaillée. Ce poisson, qui a déjà perdu la ceinture pelvienne, retient de nombreuses plésiomorphies qui le rapprochent des anguilles archaïques du Cénomano-Turonien, telle la présence d'un ethmoïde latéral autogène, d'un ectoptérygoïde, d'un entoptérygoïde et d'un métaptérygoïde individualisés, d'un posttemporal, de deux épuraux, de neurépines préurales 1 et 2 et d'un arc neural ural 1 bien développés et d'une nageoire dorsale séparée de la caudale, cette dernière comptant encore 20 rayons. En revanche, *L. bultyncki* partage avec les anguilles modernes plusieurs apomorphies, par exemple l'articulation rigide entre le symplectique et l'hyomandibulaire, la fusion (seulement partielle dans ce cas-ci) des prémaxillaires et du vomer, la neurépine préurale 2 notablement plus courte que la neurépine préurale 3, la fusion partielle des deux premiers hypuraux, la disparition des cinquième et sixième hypuraux ainsi que le contact entre la nageoire anale et la caudale. *L. bultyncki* montre aussi la soudure du symplectique avec le carré et une vertèbre urale 2 réduite et soudée au troisième hypural. *L. bultyncki* se démarque des autres anguilles par son grand autopalatin autogène, son vomer édenté et l'extrême petitesse de son exoccipital. Cela justifie l'érection d'une nouvelle famille, les Libanechelyidae.

Mots-clefs: *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov., Anguilliformes, Cénomanien, Liban, ostéologie, phylogénie.

Abstract

The osteology of *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov., a small eel from the marine Cenomanian of Lebanon, is studied in detail. This fish, which has already lost the pelvic girdle, retains numerous plesiomorphies linking it to the archaic eels from the Cenomanian-Turonian, such as the presence of an autogenous lateral ethmoid, of individualized ectopterygoid, entopterygoid and metapterygoid, of a posttemporal, of two epurals, of well developed preural neural spines 1 and 2 and ural neural arch 1, and of a dorsal fin separated from the caudal one which is still consisting of 20 rays. On the other hand, *L. bultyncki* shares with the modern eels some apomorphies, for instance the rigid articulation between the symplectic and the hyomandibular, the fusion (only partial here) between the premaxillae and the vomer, the preural neural spine 2 notably shorter than the preural neural spine 3, the partial fusion of the two first hypurals, the loss of the fifth and sixth hypurals and the contact between the anal fin and the caudal one. *L. bultyncki* exhibits also the fusion of the symplectic with the quadrate and a

reduced ural centrum 2 fused with the third hypural. *L. bultyncki* differs from the other eels by its large autogenous autopalatine, its toothless vomer and the extreme smallness of its exoccipital. That justifies the erection of a new family, the Libanechelyidae.

Key-words: *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov., Anguilliformes, Cenomanian, Lebanon, osteology, phylogeny.

Introduction

Les Anguilliformes constituent l'un des ordres les plus spécialisés du super-ordre des Elopomorpha qui représentent eux-mêmes l'un des groupes de téléostéens les plus primitifs. Cet ordre regroupe des poissons de toute taille, au corps très allongé, dépourvus de ceinture pelvienne et aux nageoires dorsale, anale et caudale confluentes. On y compte 14 familles, près de 50 genres et environ 750 espèces (NELSON, 1994).

Les plus vieilles anguilles connues datent du Cénomanien inférieur (PATTERSON, 1993). Ces formes anciennes possèdent une anatomie plus primitive à beaucoup de points de vue que celle des anguilles actuelles. Il n'y a pas encore de fusion entre les os du museau. La ceinture pelvienne subsiste parfois. La nageoire caudale est bien développée et plus ou moins séparée des nageoires dorsale et anale.

Les anguilles de type anatomique moderne apparaissent plus tardivement. Elles sont connues par des otolithes dans le Campanien et le Maastrichtien des Etats-Unis (HUDDLESTON & SAVOIE, 1983; NOLF & DOCKERY, 1990). Une anguille de la famille des Ophichthidae a été décrite dans l'ichthyofaune campano-maastrichtienne de Nardo, dans le Sud de l'Italie (TAVERNE, 2002). Un spécimen très incomplet et indéterminable d'anguille a aussi été signalé dans le Santonien de Polazzo, près de Trieste, en Italie (BELOUZE, 2002: 229-230).

Les collections paléontologiques de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles) renferment justement un spécimen d'une petite anguille, de 20 cm de longueur totale, provenant du Cénomanien du Liban. Elle n'avait pas encore fait l'objet jusqu'ici d'une étude détaillée faute d'éléments de comparaison valables dans la littérature scientifique existante.

En effet, l'anatomie des anguilles archaïques du Crétacé est restée très mal connue jusqu'il y a peu. Les divers travaux anciens qui traitent de ces poissons (DAVIS, 1887;

WOODWARD, 1900, 1901; HAY, 1903; WILEY & STEWART, 1981) ne donnent guère d'informations ostéologiques détaillées, à tel point que ROBINS (1989) a même pu mettre en doute l'appartenance de ces différentes espèces fossiles à l'ordre des Anguilliformes. Aujourd'hui, la situation est différente. L'étude exhaustive de ces anguilles crétacées primitives a enfin été menée (BELOUZE, 2002; BELOUZE *et al.*, 2003a, b). Leur anatomie est désormais bien connue et leurs relations avec les Anguilliformes ne peuvent plus guère être contestées.

Ces derniers auteurs reconnaissent dans le groupe des anguilles primitives cinq genres provenant tous du Céno-manien, du Turonien et du Santonien du Liban. Ce sont *Urenchelys* WOODWARD, 1900 avec *U. avus* WOODWARD, 1901, *Anguillavus* HAY, 1903 avec *A. quadripinnis* HAY, 1903 et *A. mazenii* BELOUZE, GAYET & ATALLAH, 2003, *Luenchelys* BELOUZE, GAYET & ATALLAH, 2003 avec *L. minimus* BELOUZE, GAYET & ATALLAH, 2003, *Abisadia* BELOUZE, GAYET & ATALLAH, 2003 avec *A. hakelensis* (DAVIS, 1887) et *Hayenchelys* BELOUZE, GAYET & ATALLAH, 2003 avec *H. germanus* (HAY, 1903) Ils estiment que les rares spécimens connus d'*Urenchelys anglicus* WOODWARD, 1900 du Turonien d'Angleterre et d'*Urenchelys abditus* WILEY et STEWART, 1981 du Santonien du Kansas sont trop mal conservés ou trop pauvrement connus pour permettre une détermination générique certaine, tout en reconnaissant leur attribution aux Anguilliformes. Ils excluent du groupe des anguilles primitives les genres *Enchelurus* VON DER MARCK, 1863 du Turonien d'Angleterre et du Liban et du Sénonien d'Allemagne et *Enchelon* HAY, 1903 du Céno-manien du Liban qu'ils rapportent respectivement aux Notacanthiformes et aux Saccopharyngiformes.

Ces nouvelles données maintenant disponibles à propos des anguilles archaïques m'ont amené à examiner le spécimen de l'Institut. Son complexe urophore aux vertèbres caudales très allongées diffère très nettement de celui des cinq genres précités d'anguilles libanaises crétacées dont les vertèbres caudales restent courtes. Divers autres caractères ostéologiques particuliers confirment cette différence et indiquent clairement que ce spécimen représente un nouveau genre déjà un peu plus évolué que les cinq autres genres reconnus par BELOUZE (2002) et BELOUZE *et al.* (2003a, b), tout en demeurant plus primitif que l'ensemble des anguilles de type moderne.

Le présent article a donc pour but d'étudier de cette nouvelle anguille et de préciser sa position au sein des Anguilliformes.

Etude anatomique et systématique

Division TELEOSTEI
Super-ordre ELOPOMORPHA
Ordre ANGUILLIFORMES
Famille LIBANECHELYIDAE nov.

DIAGNOSE

Même diagnose que le genre (famille monogénérique).

Genre *Libanechelys* gen. nov.

DIAGNOSE

Même diagnose que l'espèce (genre monospécifique)

ESPECE-TYPE

Libanechelys bultyncki sp. nov., ici désignée.

DERIVATIO NOMINIS

Le nom du genre dérive de Liban, le pays d'origine du fossile, et du mot grec «*egchelys*» qui signifie anguille.

Espèce *Libanechelys bultyncki* sp. nov.

DIAGNOSE

Petite anguille primitive à museau peu allongé. Pré-maxillaire, maxillaire et dentaire dentés. Petits prémaxillaires partiellement soudés au vomer par la région symphysaire mais libres latéralement. Vomer et mésethmoïde fermement unis. Vomer édenté. Petit ethmoïde latéral autogène. Nasal réduit au composant neurodermique. Frontaux étroits, non soudés entre eux. Ptérotique s'avancant jusqu'au-dessus de l'orbite. Grand palatin autogène. Ectoptérygoïde, entoptérygoïde et métaptérygoïde individualisés. Série orbitaire réduite au premier infraorbitaire. Symplectique soudé au carré. Hyomandibulaire orné d'un très long processus antéro-dorsal surplombant le métaptérygoïde et l'entoptérygoïde. Articulation rigide entre le quadrato-symplectique et l'hyomandibulaire. Bulle sacculo-lagénnaire bien développée. Présence d'une petite fosse subtemporale. Exoccipital très petit. Intercalaire absent. Foramen du nerf vague (X) percé entre l'exoccipital et le basioccipital. Articulation mandibulo-quadratique située au niveau de la partie antérieure de l'orbite. Très petit préoperculaire triangulaire. Operculaire ovale. Processus antéro-dorsal du sous-operculaire très long, remontant jusqu'au niveau de l'articulation entre l'operculaire et l'hyomandibulaire. Parasphénoïde terminé par une unique pointe postérieure. Rayons branchiostèges longs, grêles, dépourvus d'élargissement distal et ne dépassant pas le niveau du bord postérieur de l'operculaire. Corbeille branchiale située en arrière du neurocrâne. Posttemporal présent. Nageoire pectorale petite. Ceinture et nageoires pelviennes absentes. Une centaine de vertèbres dont les dernières caudales allongées. Arcs neuraux autogènes sauf les derniers. Première neurépine à la cinquantième vertèbre. Neurépines préurales 1 et 2 présentes mais plus courtes que les précédentes. Arcs hémaux soudés aux centres. Première hémépine à la trente-huitième vertèbre. Epineuraux et épipleuraux présents. Les premiers épineuraux courts et soudés aux arcs neuraux. Nageoire dorsale très longue (environ 270 rayons), débutant vers la quatorzième vertèbre et séparée de la caudale. Nageoire anale longue (environ 165 rayons), débutant au niveau de la verticale entre les quarante-cinquième et quarante-sixième vertèbres et touchant la caudale. Nageoire caudale bien développée, monolobée et comptant 20 rayons. Rayons des nageoires segmentés et branchus. Vertèbres préurale 1, urale 1 et urale 2

indépendantes les unes des autres. Vertèbre urale 2 réduite et soudée au troisième hypural. Parhypural bien développé. Quatre hypuraux présents, les cinquième et sixième perdus. Les deux hypuraux ventraux partiellement soudés en une plaque. Deux épuraux. Arc neural ural 1 présent. Une paire d'uroneuraux. Pas d'écailles.

MATERIEL ET METHODE

Holotype IRSNB N° P. 6933, un spécimen complet long de 200 mm. Il faut ajouter 4 ou 5 mm à cette longueur car l'extrémité postérieure de la nageoire caudale est repliée sur elle-même. Aucun autre spécimen connu.

L'étude a été faite au moyen d'un stéréomicroscope Wild M5 et les dessins réalisés par l'auteur à la chambre claire.

HORIZON ET LOCALITE

Cénomanién inférieur marin de Hgula, Liban.

Rappelons que quatre gisements d'une extrême richesse paléoichthyologique existent au Liban dans la région Jbail, l'ancienne Byblos des Phéniciens, Hgula et Haqil qui sont du Cénomanién inférieur, En Nammura daté du Cénomanién moyen et Sahel Alma du Santonien (ROGER, 1946; DUBERTRET, 1963; EJEL & DUBERTRET, 1966; HÜCKEL, 1970; SAINT-MARC, 1974).

DERIVATIO NOMINIS

Le nom de l'espèce est dédié à Pierre BULTYNCK, ancien chef du Département de Paléontologie de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles).

OSTEOLOGIE

Crâne (Fig. 2, 3)

Le crâne se présente en vue ventrale et est presque complet. Il mesure 26 mm de long depuis l'extrémité antérieure des mâchoires jusqu'au bord postérieur de l'operculaire. Les os ne sont que partiellement conservés mais les parties manquantes sont souvent préservées sous forme d'empreintes très nettes sur le substrat. Le neurocrâne seul mesure 18,5 mm de long depuis la limite antérieure du vomer jusqu'au bord postérieur du basioccipital. Les deux moitiés du splanchnocrâne sont rejetées de chaque côté du neurocrâne mais lui restent articulées. Le museau est peu allongé. Le mésethmoïde est long, étroit et terminé en une pointe postérieure unique. L'extrémité antérieure du mésethmoïde est cachée sous la partie antérieure légèrement élargie du vomer, seule conservée. On ne peut donc pas être assuré qu'il y ait soudure du mésethmoïde et du vomer en un mésethmo-vomer, comme chez les autres anguilles. Cette soudure est néanmoins très probable puisque la fossilisation a brisé la partie postérieure du vomer tout en maintenant en place sa partie antérieure, comme si cette dernière était fermement rattachée au mésethmoïde sous-jacent. Le vomer est édenté, ce qui est un caractère assez rare chez les anguilles. Une paire de petits ethmoïdes latéraux autogènes encadre le mésethmoïde dans sa partie postérieure, presque à la limite avec les frontaux. Les prémaxillaires sont très petits. Ils se soudent au vomer dans la



Fig. 1 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Holotype IRSNB N° P. 6933, vue générale du spécimen.

Fig. 1 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. Holotype IRSNB N° P. 6933, general view of the specimen.

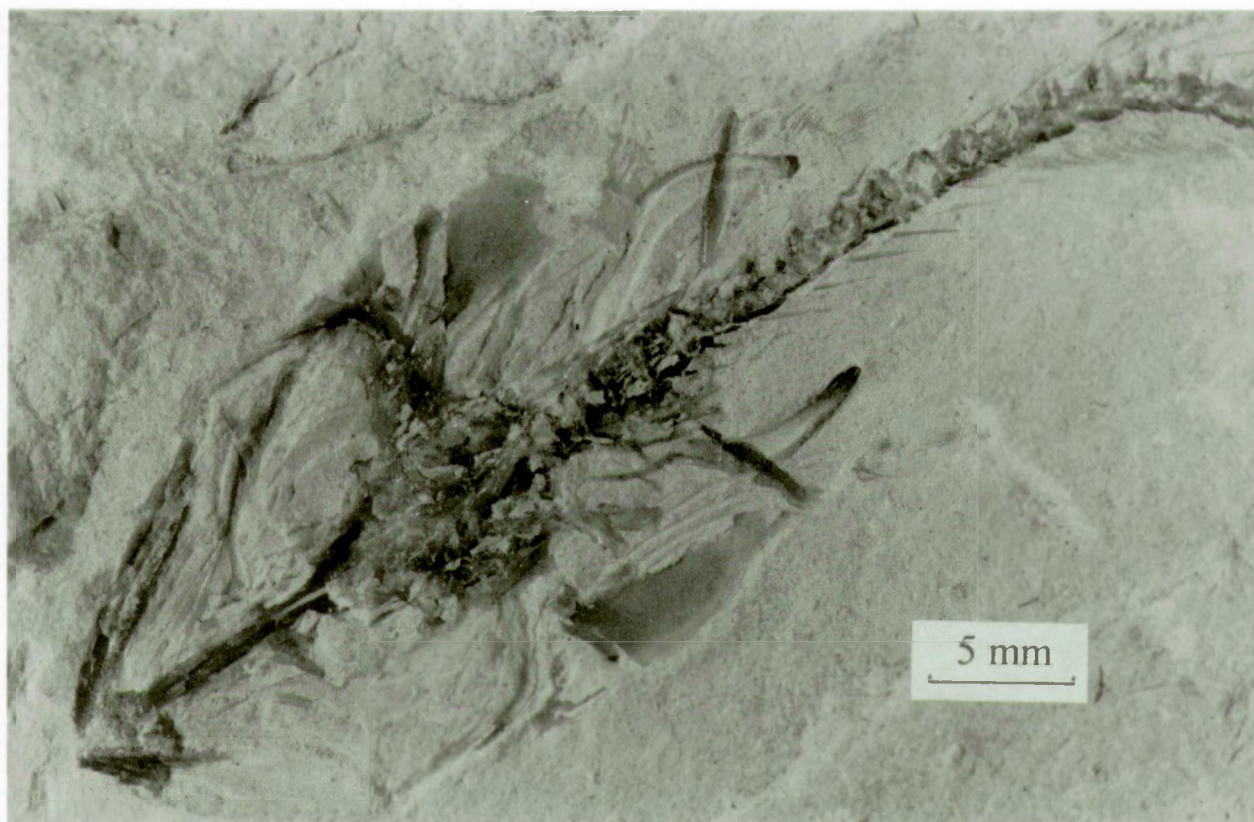


Fig. 2 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Holotype IRSNB N° P. 6933, la région céphalique en vue ventrale.

Fig. 2 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. Holotype IRSNB N° P. 6933, the cephalic region in ventral view.

région symphysaire mais demeurent libres au niveau de leur bord latéral. Il s'agit donc d'un cas intermédiaire entre les anguilles archaïques qui présentent une paire de petits prémaxillaires autogènes (BELOUZE, 2002; BELOUZE *et al.*, 2003a, b) et les anguilles modernes dont les prémaxillaires sont en règle générale complètement intégrés au mésethmo-vomer. Une unique rangée de petites dents pointues court tout le long des prémaxillaires mais ne sont pas implantées dans le corps de l'os. Les nasaux, situés de part et d'autre du mésethmoïde à côté des premiers infraorbitaires, sont allongés et très étroits.

Le toit crânien n'est que très partiellement accessible. Les frontaux ne se soudent pas. Ils sont très étroits dans leur partie antérieure, à l'approche de la jonction avec le mésethmoïde, et s'élargissent légèrement au niveau des orbites. Les pariétaux, les épitiques et le supraoccipital ne sont pas connus. Des petits fragments des ptérotiques s'observent le long des frontaux, indiquant que ces os étaient très allongés et s'étiraient antérieurement jusqu'au niveau des orbites, comme il est de règle chez les anguilles. Les sphénotiques sont petits mais font une nette saillie latérale par rapport aux frontaux et aux ptérotiques, déterminant ainsi un processus postorbitaire marqué qui limite postérieurement l'orbite. La fossette articulaire neurocrânienne pour l'hyomandibulaire s'étire sur le sphénotique, le prootique et le ptérotique.

Seul le pleurosphénoïde droit est conservé. C'est un os assez vaste. Le basisphénoïde manque, de même que la plus grande partie du parasphénoïde dont il n'y a que l'extrémité postérieure pointue qui soit préservée. Celle-ci s'enfonce comme un coin dans le basioccipital, séparant ainsi l'une de l'autre les deux bulles sacculo-lagénaires.

Les prootiques encadrent l'extrémité postérieure du parasphénoïde. L'état de conservation ne permet pas de voir la *pars jugularis* et les forams nerveux qui lui sont liés. Le basioccipital est bien développé et forme seul le condyle articulaire pour la première vertèbre. Les exoccipitaux sont très petits. Le foramen du nerf vague (X) s'ouvre à la limite du basioccipital et de l'exoccipital. La bulle sacculo-lagénnaire forme, de chaque côté du neurocrâne, un renflement bien marqué à la limite du prootique, du ptérotique et du basioccipital. Latéralement par rapport à la bulle sacculo-lagénnaire, on observe une petite fosse subtemporale peu profonde qui se marque sur le basioccipital, le ptérotique et touche le bord antérieur de l'exoccipital. Il n'y a pas d'intercalaire.

Chaque arc palato-carré est complet et comporte un autopalatin, ce qui est exceptionnel chez une anguille, un entoptérygoïde et un ectoptérygoïde, tous deux édentés, un métaptérygoïde ainsi qu'un carré. L'autopalatin est très développé. Sa base est étroite mais son sommet

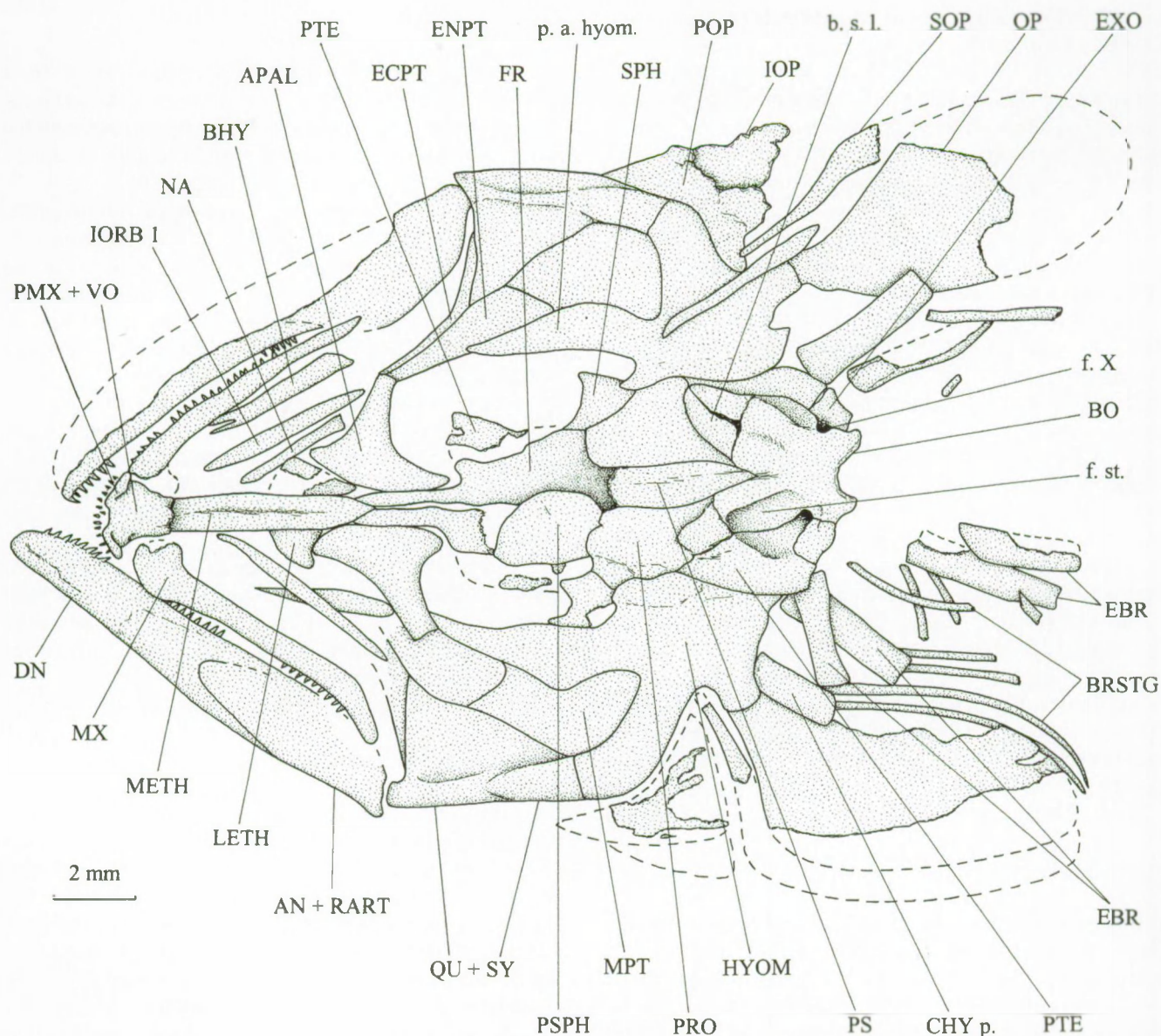


Fig. 3 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Le crâne de l'holotype IRSNB N° P. 6933 en vue ventrale. Les parties conservées en os et en empreintes sont ombrées. Les lignes hachurées sont hypothétiques.

Fig. 3 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. The skull of the holotype IRSNB N° P. 6933 in ventral view. The parts preserved as bones and prints are shaded. The hatched lines are hypothetical.

s'évase considérablement et vient s'articuler contre le neurocrâne au niveau de l'ethmoïde latéral, du mésethmoïde et du frontal. L'ectoptérygoïde reste étroit et longe antérieurement le carré puis l'entoptérygoïde qui demeure plus large. Le métaptérygoïde est plus long que haut et entièrement enclavé entre le carré, l'entoptérygoïde, la branche ventrale de l'hyomandibulaire et le processus antérieur aliforme du même. Le carré est triangulaire, plus long que haut et muni d'un condyle articulaire pour la mandibule bien marqué. Le bord postéro-ventral du carré est soudé à un symplectique, court et large, dont la forme se distingue encore et qui s'articule

de façon ferme avec l'extrémité inférieure de la branche ventrale de l'hyomandibulaire.

En arrière des prémaxillaires, le bord buccal supérieur est formé dans chacune de ses moitiés par un maxillaire allongé, modérément large, presque rectiligne et renflé dans sa partie antérieure qui s'articule au vomer. Le bord oral de l'os porte une rangée de petites dents coniques, dents néanmoins un peu plus grandes que celles des prémaxillaires. Il n'y a pas de supramaxillaire.

La mandibule est plus longue que le maxillaire et paraît avoir été quelque peu prognathe puisque son extrémité antérieure fait saillie par rapport au niveau du vomer et du

méséthmoïde quoique les os soient restés en connexion. L'articulation mandibulo-quadratique se situe au niveau de la partie antérieure de l'orbite et donc très en avant des sphénotiques. Le bord oral du dentaire porte des dents du même type que celles du maxillaire. Le rétroarticulaire est soudé à l'angulaire. On ne voit pas de trace d'un éventuel articulaire qui aurait été séparé de l'angulaire mais la région est mal conservée.

Le premier infraorbitaire, très étroit, jouxte le nasal mais est un peu plus long que ce dernier. Les autres os de la série orbitaire manquent.

Le préoperculaire est très petit, de forme triangulaire, avec des branches dorsale et ventrale larges, très courtes et d'égale longueur. Il couvre partiellement le petit interoperculaire. L'operculaire est ovale, plus long que haut et appendu par sa fossette articulaire au *processus opercularis* de l'hyomandibulaire, à la manière habituelle des anguilles. Seule la branche antéro-dorsale du sous-operculaire est conservée. Elle remonte jusqu'au niveau de l'articulation de l'operculaire et de l'hyomandibulaire. Les rayons branchiostèges sont longs, grêles, ne dépassent pas le niveau du bord postérieur de l'operculaire et ne présentent pas d'élargissement en spatule au niveau des extrémités distales des rayons les plus postérieurs ainsi qu'on peut le voir au niveau des deux rayons supérieurs droits qui sont le mieux conservés. On distingue les débris de sept de ces rayons du côté droit du crâne. Il sont moins nombreux et plus partiellement conservés du côté gauche.

Le système sensoriel céphalique n'a pas laissé de traces.

Squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 3)

L'hyomandibulaire s'élargit dorsalement et forme un très large condyle articulaire pour le neurocrâne. Le processus antéro-dorsal est très long, bien démarqué du corps de l'os, pointu, atteignant le niveau de la partie antérieure de l'orbite et il surplombe le métaptérygoïde et l'entoptérygoïde, deux os dont il épouse parfaitement le bord supérieur. La branche ventrale est assez courte, épaisse et présente une articulation rigide avec le symplectique soudé au carré. Le *processus opercularis* est court, épais et orienté obliquement vers le bas. Le basihyal s'observe du côté gauche du crâne, à côté du premier infraorbitaire. Il a la forme d'une petite baguette osseuse, étroite et à extrémité antérieure bifide. Un petit os, visible à côté de l'operculaire droit et situé en avant des épibranchiaux, représente probablement l'extrémité distale du cératohyal postérieur droit. Rien d'autre n'est connu de l'arc hyoïdien.

Les épibranchiaux sont courts, larges, assez plats et sont situés en arrière du neurocrâne. Les épibranchiaux du premier arc touchent, de chaque côté, l'arrière du neurocrâne, au niveau de la limite entre le ptérotique et l'exoccipital. Cela indique peut-être qu'une liaison ligamentaire existait à cet endroit entre les structures branchiales et le neurocrâne. Les pharyngobranchiaux et la partie ventrale de la corbeille branchiale ne sont pas conservés. Il n'y a pas de branchiospines.

Ceintures (Fig. 4)

La ceinture scapulaire est complète et située en position assez reculée par rapport au crâne. Comme chez les autres Anguilliformes, les os qui la composent sont assez grêles en comparaison de ceux qui forment la ceinture pectorale chez les Elopomorpha primitifs (FOREY, 1973: fig. 9, 27, 67, 82; TAVERNE, 1974: fig. 23), tout en restant néanmoins plus massifs que chez beaucoup d'anguilles actuelles. Le posttemporal gauche est le seul visible. C'est une longue et fine baguette osseuse qui s'étire le long des cinq premières vertèbres et dont la base est légèrement élargie. L'hypercleithrum est allongé, assez étroit et plus rétréci à chaque extrémité. Le cleithrum forme un long croissant osseux presque d'égale épaisseur sur toute sa longueur. L'hypercoracoïde (= scapula) a la forme d'un petit bâton osseux plus épais à son extrémité postérieure qu'à l'antérieure. L'hypocoracoïde (= coracoïde) est petit et de forme ovale. Il n'y a pas de mésocoracoïde ni de postcleithrum.

La nageoire pectorale est très petite, à peine la longueur de trois vertèbres. Elle compte 17 rayons dont le premier est une petite épine impaire. Les seize autres rayons sont segmentés, le premier restant pointu, les suivants devenant branchus.

Il n'y a ni ceinture et ni nageoires pelviennes.

Nageoires impaires (Fig. 5, 6, 8)

La nageoire dorsale est extrêmement longue. Le tout début de la nageoire dorsale n'est pas visible car le fossile se présente en vue ventrale à ce niveau. On distingue néanmoins déjà quelques rayons dorsaux rejetés du côté droit du squelette axial dès le niveau de la quatorzième vertèbre. Plus loin, compte tenu de la torsion du fossile, les rayons dorsaux redeviennent observables depuis le niveau de la quarantième vertèbre jusqu'au bout du corps. Tous les rayons visibles sont segmentés et branchus. On trouve trois, parfois quatre ptérygophores dorsaux entre deux neurépines successives. Ce nombre tombe à deux au niveau des dernières neurépines. L'ultime ptérygophore se situe de la prolongement de la neurépine préurale 3 et l'insertion du dernier rayon se fait à la verticale du centre ural 2. Les ptérygophores visibles se composent de l'axonoste et du mésonoste, sauf les derniers qui paraissent dépourvus de mésonoste. La présence d'un baséoste n'est pas avérée mais il se peut cependant que ces très petits os soient présents mais dissimulés entre les bases des deux moitiés de chaque lépidotriche. Si l'on tient compte du fait que la nageoire dorsale commence près de la quatorzième vertèbre et qu'il y a en moyenne trois ptérygophores intercalés entre deux neurépines, on peut estimer que cette nageoire comportait aux environs de 270 rayons. La nageoire dorsale n'est pas confluyente avec la caudale mais reste, au contraire, nettement séparée de cette dernière par un petit espace.

La nageoire anale est très longue également mais moins, toutefois, que la dorsale puisqu'elle débute à la verticale de l'articulation entre les quarante-cinquième et

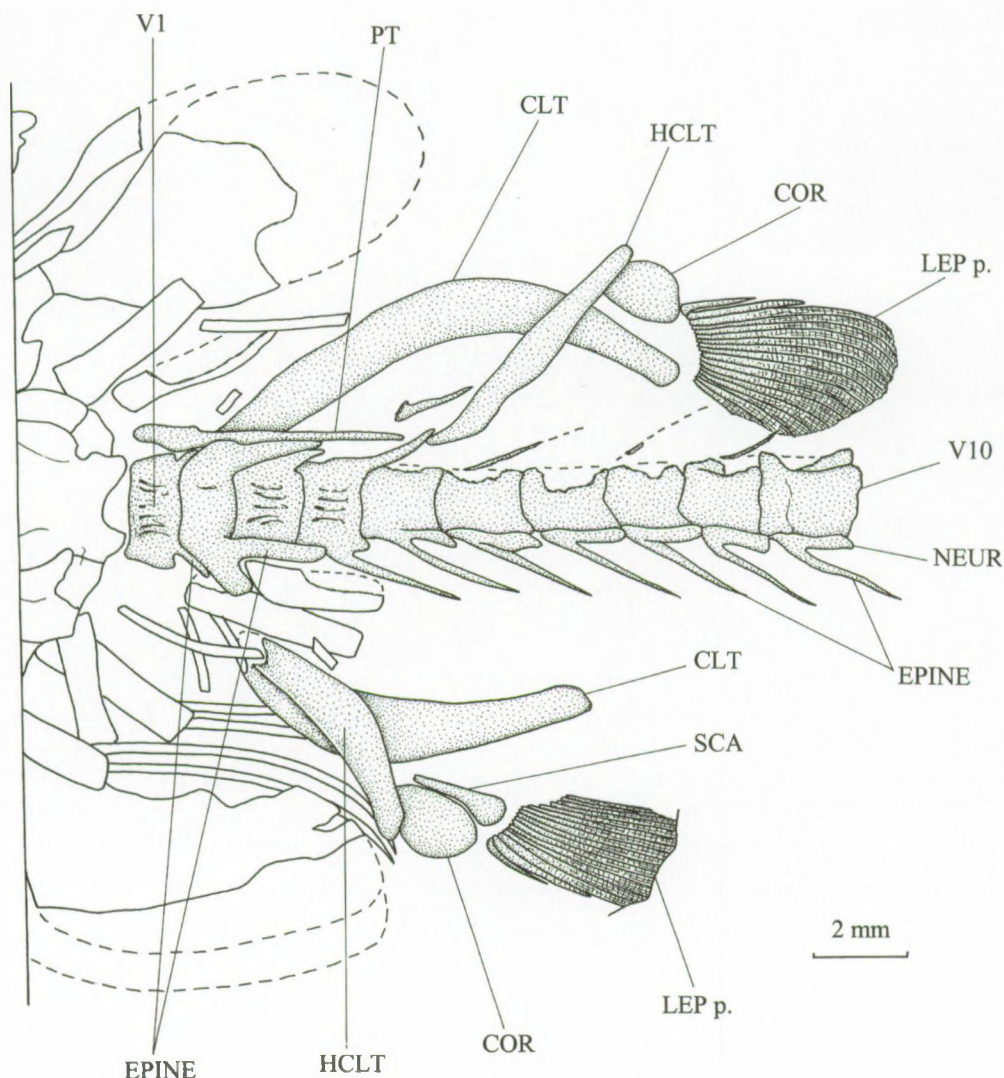


Fig. 4 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. La ceinture scapulaire et le début du squelette axial de l'holotype IRSNB N° P. 6933 en vue ventrale. Les parties conservées en os et en empreintes sont ombrées. Les lignes hachurées sont hypothétiques. Les os du crâne redessinés tels quels de la Fig. 3 ne sont ni ombrés ni légendés.

Fig. 4 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. The pectoral girdle and the beginning of the axial skeleton of the holotype IRSNB N° P. 6933 in ventral view. The parts preserved as bones and prints are shaded. The hatched lines are hypothetical. The skull bones redrawn just as they are in Fig. 3 are neither shaded nor captioned.

quarante-sixième vertèbres. Elle compte 164 ou 165 rayons, soutenus par au moins 161 ptérygophores. Il est possible qu'un ou deux très petits ptérygophores manquent tout à l'arrière de la nageoire suite à une légère altération du substrat à cet endroit. Le premier rayon anal est petit, non segmenté et pointu. Les extrémités distales des rayons suivants manquent. Plus loin, les rayons sont à peu près complets et l'on peut voir qu'ils se segmentent et se dichotomisent.

Le premier ptérygophore est composé de trois branches, une antérieure très courte, une intermédiaire un peu plus longue et une postérieure plus longue encore mais

qui demeure néanmoins plus courte que les ptérygophores ultérieurs. Tous les ptérygophores, sauf les derniers, possèdent un axonoste et un mésonoste. Ici non plus, la présence d'un baséoste n'est pas certaine. Au début de la nageoire anale, on compte jusqu'à cinq ptérygophores dans l'espace compris entre deux hémépines. Plus loin, ce nombre tombe à trois ou quatre, pour terminer à deux au niveau des dernières vertèbres. La nageoire anale touche à la caudale mais la différenciation entre les deux peut pourtant se faire car les derniers rayons anaux sont très grêles, alors que les rayons caudaux qui les suivent directement sont plus massifs.



Fig. 5 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Partie du corps et début de la nageoire anale de l'holotype IRSNB N° P. 6933.

Fig. 5 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. Part of the body and beginning of the anal fin of the holotype IRSNB N° P. 6933.

Squelette axial (Fig. 4, 5, 7)

Le squelette axial compte 104 vertèbres, y compris le petit centre ural 2. Cet axe vertébral est exposé en vue ventrale jusqu'à la trente-sixième vertèbre, puis subit une torsion qui le montre par sa face latérale gauche. Les corps vertébraux sont un peu plus longs que hauts, sauf les quatre premiers qui restent courts, mais ils s'allongent progressivement et les dernières vertèbres caudales deviennent beaucoup plus longues que hautes.

Les arcs neuraux sont aussi longs ou presque aussi longs que les centres vertébraux correspondants. Ils sont auto-gènes sauf au niveau des quatre premières vertèbres abdominales et des dernières vertèbres caudales. Jusqu'à la quarante-neuvième vertèbre, l'arc neural est simplement composé d'une paire de larges plaques osseuses. La première neurépine apparaît à la cinquantième vertèbre sous forme d'une courte lame osseuse large et pointue. Les neurépines suivantes s'allongent progressivement mais les deux dernières redeviennent un peu plus courtes. La dernière neurépine est associée à la vertèbre préurale 1.

Les arcs hémaux sont fusionnés à leurs centres respectifs. Les hémaphyses des premières vertèbres ne sont pas conservées. C'est au niveau de la trente-huitième

vertèbre que l'on observe le premier arc hémal portant une hémépine très courte, large et pointue. Les hémépines suivantes s'allongent progressivement. Les dernières hémépines sont longues et un peu plus étroites que le parhypural.

Les côtes ne sont pas conservées.

Les épineuraux sont présents dès la première vertèbre et le dernier s'observe au niveau de la soixante-dix-huitième vertèbre. Les premiers épineuraux sont courts, assez épais et soudés aux arcs neuraux correspondants. Plus loin, ils deviennent libres, très fins et s'allongent fortement. Il n'est pas possible, vu l'état de conservation du squelette axial, de déterminer l'endroit exact où ces épineuraux perdent la soudure avec l'arc neural. Le premier épineural est très court. Le deuxième s'allonge quelque peu, devient très épais et porte un processus osseux aliforme à sa base, là où il s'attache au neurarcual. Les quelques épineuraux suivants sont moins épais mais ils s'allongent progressivement et deviennent pointu. Les épipleuraux sont libres, longs et fins. Les premiers se sont vraisemblablement perdus à la fossilisation. Les plus antérieurs à être conservés sont situés en avant de la nageoire anale. Le dernier épipleural s'observe au niveau de la quatre-vingt-dixième vertèbre.

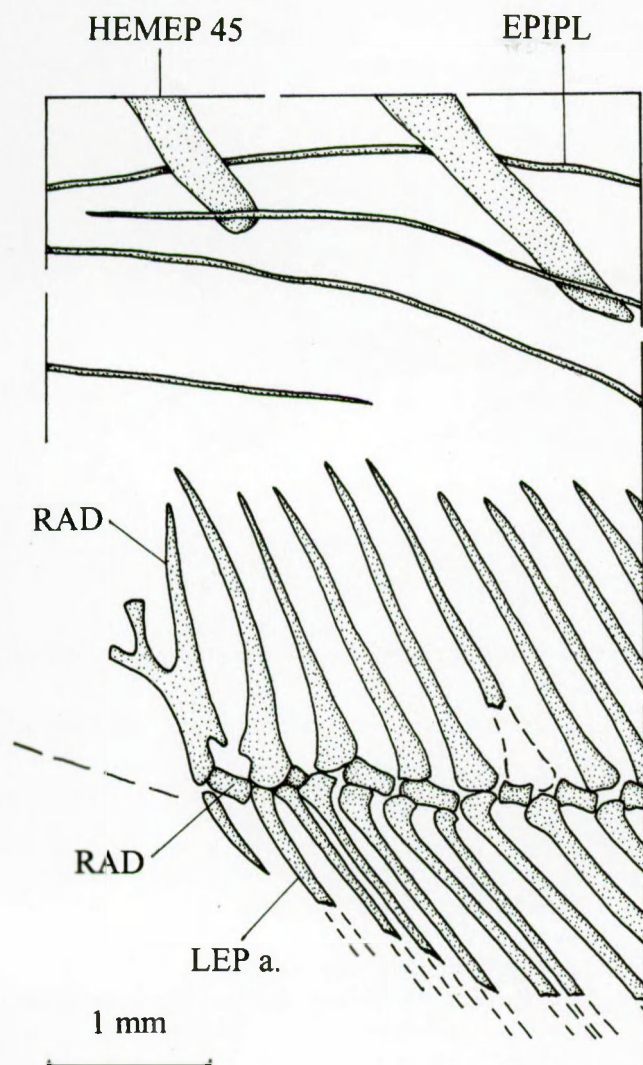


Fig. 6 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Le début de la nageoire anale de l'holotype IRSNB N° P. 6933.

Fig. 6 — *Libanichthys bultyncki* gen. and sp. nov. The beginning of the anal fin of the holotype IRSNB N° P. 6933.

Squelette caudal (Fig. 8)

Le complexe urophore est bien conservé, en partie sous forme osseuse, en partie sous forme d'empreintes. Les dernières vertèbres caudales sont allongées et les arcs neuraux et hémaux y sont soudés aux centres correspondants. Les vertèbres préurales 1 et 2 ainsi que la vertèbre urale 1 sont cependant légèrement plus courtes que les vertèbres préurales qui les précèdent directement. Les vertèbres préurale 1 et urale 1 sont bien individualisées. La vertèbre urale 2 est réduite et soudée au troisième hypural. Les dernières neurépine et hémépine ainsi que le parhypural sont allongés et grêles. La neurépine préurale 3 est de même longueur que les neurépines précédentes. La neurépine préurale 2 reste longue mais est néanmoins nettement plus courte que la neurépine pré-

urale 3. La neurépine préurale 1 est encore un peu plus courte. La vertèbre urale 1 porte un arc neural dépourvu de neurépine; son empreinte est légère mais néanmoins visible au-dessus de l'uroneural dont elle se démarque clairement. Il y a deux épuraux longs et fins, le deuxième n'ayant laissé pratiquement que son empreinte. On ne compte que quatre hypuraux. Les deux premiers hypuraux sont soudés à la vertèbre urale 1 par leurs têtes articulaires. Ils demeurent séparés l'un de l'autre dans leur région proximale par une large fenêtre hypurale mais sont, au contraire, soudés l'un à l'autre en une large plaque hypurale ventrale dans leur région distale, même si une fine ligne témoigne encore de cette soudure. Les deux hypuraux dorsaux sont assez larges et indépendants l'un de l'autre. On ne compte qu'une seule paire d'uroneuraux, larges et arrondis dans leur partie antérieure, pointus à l'arrière. L'état de conservation ne permet pas de voir si cet uroneural est partiellement soudé ou non à la vertèbre urale 1 qu'il ne dépasse pas vers l'avant.

La nageoire caudale est bien développée, monolobée et comporte 20 rayons, 11 dans la région ventrale et 10 dans la région dorsale. La plupart de ces rayons sont segmentés et branchus. Il n'est toutefois pas possible de déterminer exactement le nombre de ces rayons dichotomisés et segmentés car l'extrémité postérieure de la nageoire est repliée sous son extrémité antérieure suite à un artefact taphonomique.

Ecaillure

Aucune écaille ou trace d'écaille n'est visible. Il est vraisemblable que *Libanechelys bultyncki* était dépourvu d'écaillure comme beaucoup d'autres anguilles.

Discussion

Dans la discussion qui suit, seuls les caractères squelettiques accessibles chez *Libanechelys bultyncki* sont pris en compte. Ceux qui ne sont pas connus chez ce poisson sont volontairement ignorés puisqu'ils ne peuvent servir à le situer dans la phylogénie des Anguilliformes. Les données ostéologiques qui concernent *Anguillavus*, *Urenchelys*, *Luenchelys*, *Hayenchelys* et *Abisaadia* proviennent des travaux de BELOUZE (2002) et de BELOUZE *et al.* (2003a, b) et celles qui se rapportent aux anguilles modernes de REGAN (1912), TREWAVAS (1932), ROBINS & ROBINS (1971), ROBINS (1989), FOREY *et al.* (1996) et BELOUZE (2002).

Au sein des téléostéens et plus particulièrement des Elopomorpha, on peut définir les Anguilliformes, qu'ils soient fossiles ou actuels, y compris *Libanechelys*, par la coexistence d'une série de traits évolués.

- (1) Le corps est très allongé et d'une hauteur à peu près égale sur la plus grande partie de sa longueur.
- (2) Les vertèbres sont très nombreuses.
- (3) Les écailles sont absentes ou vestigiales.
- (4) Les nageoires dorsale et anale sont très longues. Elles se terminent très près de la nageoire caudale.

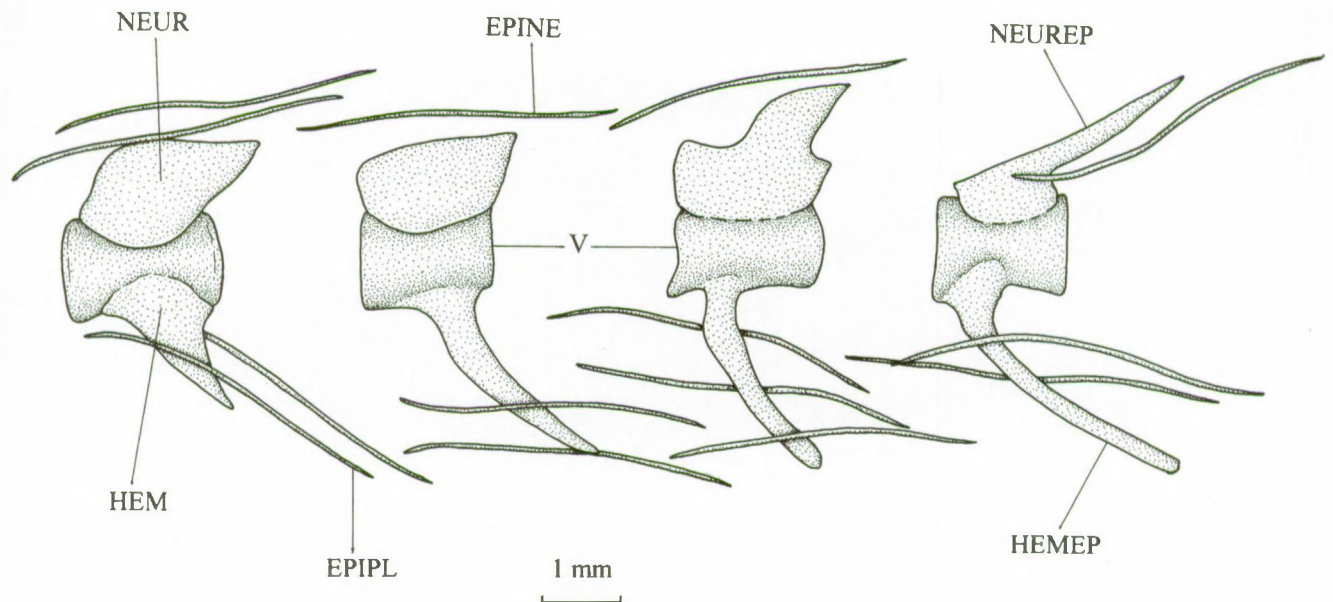


Fig. 7 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Les quarantième, quarante-sixième, cinquantième et soixante-huitième vertèbres de l'holotype IRSNB N° P. 6933 en vue latérale gauche.

Fig. 7 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. The fortieth, forty-sixth, fiftieth and sixty-eighth vertebrae of the holotype IRSNB N° P. 6933 in left lateral view.

- (5) Il y a polymérie des rayons et des ptérygophores dorsaux et anaux par rapport aux neurépines et aux hémépines du squelette axial.
 - (6) Les nageoires pectorales sont petites.
 - (7) La ceinture et les nageoires pelviennes sont réduites (chez le seul) *Anguillavus* ou perdues chez toutes les autres anguilles. Chez *Abisaadia*, la ceinture pelvienne est généralement absente mais peut exceptionnellement subsister (BELOUZE, 2002: pl. 5, fig. 3; BELOUZE *et al.*, 2003b: 372).
 - (8) Les prémaxillaires, quand ils existent en tant qu'ossifications distinctes, sont très petits.
 - (9) Les maxillaires forment l'essentiel du bord buccal supérieur et ne sont antérieurement séparés l'un de l'autre que par un espace qui correspond à la largeur du mésethmoïde et du vomer.
 - (10) Il n'y a pas de supramaxillaire.
 - (11) Le vomer et le mésethmoïde sont ankylosés l'un à l'autre et très souvent soudés.
 - (12) L'orbitosphénoïde est absent. L'os interprété comme un orbitosphénoïde dans les ouvrages anciens qui traitent d'anguilles est un basisphénoïde situé plus en avant sur le neurocrâne qu'il n'est habituel chez les téléostéens (ROBINS, 1989: 11). Un éventuel orbitosphénoïde a été signalé chez *Anguillavus* et *Luenchelys* mais il se pourrait qu'il ne s'agisse là que d'un processus descendant du frontal (BELOUZE *et al.*, 2003a: fig. 9, 17, 23, 24, 26). Le doute subsiste donc.
 - (13) Le ptérotique est très allongé et s'avance jusqu'au niveau de l'orbite.
 - (14) L'intercalaire manque.
 - (15) L'operculaire est réduit, rejeté en arrière du neurocrâne et appendu au *processus opercularis* de l'hyomandibulaire.
 - (16) Les rayons branchiostèges sont longs et grêles.
 - (17) La corbeille branchiale est plus ou moins reculée par rapport au neurocrâne.
 - (18) Il n'y a pas de branchiospines.
 - (19) Le mésocoracoïde manque.
- Libanechelys* est intermédiaire entre *Anguillavus*, *Urenchelys*, *Luenchelys*, *Hayenchelys* et *Abisaadia*, d'une part, et les anguilles de type moderne, d'autre part, par au moins un caractère.
- (20) Les petits prémaxillaires se soudent partiellement au vomer, alors qu'ils sont encore autogènes chez les cinq genres primitifs.
- Libanechelys* partage aussi avec les anguilles évoluées plusieurs nouvelles apomorphies que les anguilles archaïques ne possèdent pas encore.
- (21) Le symplectique fusionne avec le carré. *Anguillavus* et *Luenchelys* possèdent un symplectique distinct du carré. La situation du symplectique est inconnue chez *Abisaadia*, *Urenchelys* et *Hayenchelys*.
 - (22) Le quadrato-symplectique acquiert une suture rigide avec la branche ventrale de l'hyomandibulaire.
 - (23) La nageoire anale touche la nageoire caudale. Chez *Anguillavus*, *Luenchelys* et *Abisaadia*, ces deux nageoires sont discontinues. La situation chez *Urenchelys* et *Hayenchelys* est proche de celle de *Libanechelys*.
 - (24) La neurépine préurale 2, quoique bien développée, est notablement plus courte que la neurépine préurale 3. Ces deux neurépines sont de taille analogue dans les cinq autres genres primitifs, tandis qu'elles

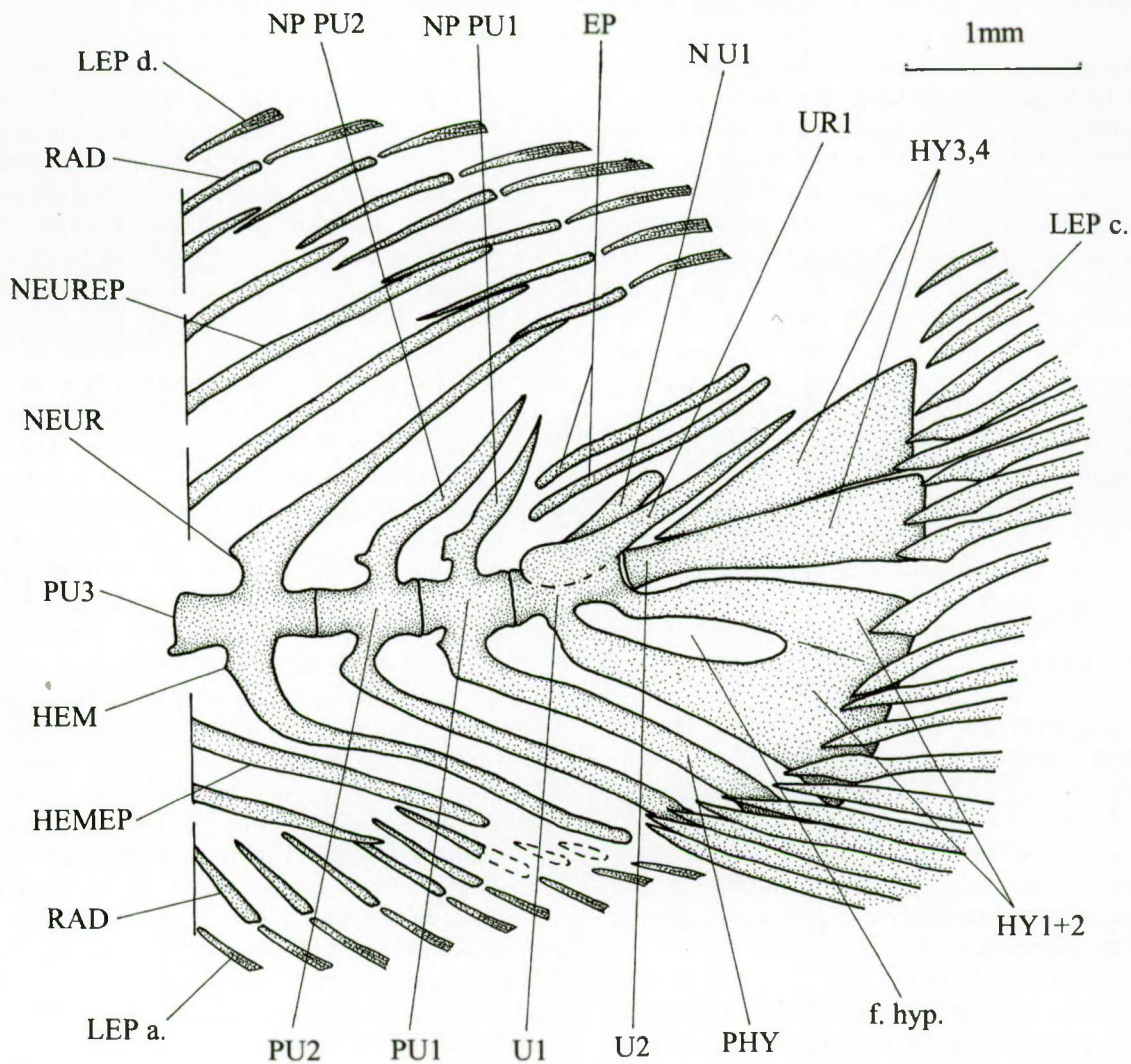


Fig. 8 — *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. Le squelette caudal de l'holotype IRSNB N° P. 6933. Les parties préservées en os et en empreintes sont ombrées. Les lignes hachurées sont hypothétiques.

Fig. 8 — *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. The caudal skeleton of the holotype IRSNB N° 6933. The parts preserved as bones and prints are shaded. The hatched lines are hypothetical.

disparaissent plus ou moins complètement chez diverses anguilles modernes.

- (25) Les dernières vertèbres caudales sont allongées. Elles demeurent assez courtes dans les cinq autres genres d'anguilles archaïques du Crétacé supérieur libanais.
- (26) Le centre urale 2 est réduit et soudé au troisième hypural. Chez les anguilles modernes, le centre urale 2 est soit soudé au troisième hypural, soit soudé à la vertèbre urale 1, soit disparu. *Anguillavus*, *Hayenchelys* et *Luenchelys* possèdent encore un petit centre urale 2 autogène. Une vertèbre urale 2 autogène n'est pas connue chez *Abisaadia*. Selon M. GAYET (com. pers.), la vertèbre urale 2 serait également soudée au troisième hypural chez *Urenchelys avus*. Toutefois, BELOUZE *et al.* (2003b: 367) évoquent

plutôt chez cette espèce la fusion entre elles des vertèbres urales 1 et 2 et non pas la soudure de la vertèbre urale 2 au troisième hypural.

- (27) les deux premiers hypuraux se soudent au moins en partie. C'est généralement le cas chez les anguilles modernes quoiqu'il y ait des exceptions. Les deux premiers hypuraux d'*Anguillavus*, *Urenchelys*, *Luenchelys*, *Hayenchelys* et *Abisaadia* ne sont pas fusionnés entre eux.
- (28) Les cinquième et sixième hypuraux ont disparu. Les cinq autres genres primitifs gardent encore le cinquième hypural et même parfois le sixième.

Les anguilles modernes diffèrent de *Libanechelys* et des cinq autres genres primitifs par plusieurs apomorphies nouvelles.

- (29) Les prémaxillaires se soudent complètement au mésethmo-vomer. Dans de rares familles, telles les Derichthyidae et les Simenchelidae, le prémaxillaire unique, quoique ankylosé avec le vomer et le mésethmoïde, reste démarqué de ces deux os par une suture (GOSLINE, 1952: fig. 1). Certaines anguilles modernes très spécialisées, comme les Nemichthyidae, présentent parfois un museau faiblement ossifié où les deux très petits prémaxillaires demeurent autogènes (BERTIN, 1942: fig. 1).
- (30) Les ethmoïdes latéraux disparaissent ou fusionnent avec le mésethmoïde. Cet os est petit mais autogène chez *Libanechelys*, *Anguillavus* et *Luenchelys*. La présence d'un ethmoïde latéral est incertaine chez *Abisaadia* et cet os semble manquer chez *Urenchelys* et *Hayenchelys*.
- (31) Le basisphénoïde est situé très en avant sur le neurocrâne et perd le contact avec les prootiques. Le basisphénoïde d'*Abisaadia*, d'*Hayenchelys*, d'*Urenchelys* et de *Libanechelys* n'étant pas connu, il se peut que ce caractère se soit réalisé plus tôt dans l'évolution des anguilles.
- (32) Le métaptérygoïde disparaît (interprétation de FOREY *et al.*, 1996) ou se soude à l'hyomandibulaire (interprétation de BELOUZE, 2002). Chez *Libanechelys* et les cinq autres genres primitifs, le métaptérygoïde demeure bien individualisé.
- (33) L'entoptérygoïde et l'ectoptérygoïde se soudent en une tigelle osseuse ptérygoïdienne unique, alors que ces deux os demeurent séparés chez *Libanechelys* et les autres anguilles archaïques.
- (34) Le posttemporal a disparu et la liaison de la ceinture scapulaire se fait non plus avec le neurocrâne mais avec le squelette axial via un ligament qui le relie à l'hypercleithrum. Le posttemporal est conservé chez *Libanechelys* et les cinq autres genres primitifs.
- (35) La branche antéro-dorsale du sous-operculaire devient un peu moins longue et n'atteint plus le niveau de l'articulation de l'operculaire et de l'hyomandibulaire.
- (36) Les nageoires dorsale et caudale communiquent.
- (37) Les hypuraux supérieurs sont partiellement ou complètement fusionnés en une plaquette hypurale dorsale.
- (38) La nageoire caudale est réduite et le nombre des rayons caudaux est inférieur à 16.
- Libanechelys bultincki* diffère des cinq autres genres archaïques et des anguilles modernes par un caractère tout à fait remarquable.
- (39) De grands palatins autogènes sont présents. Les autres anguilles tant fossiles qu'actuelles ont perdu le palatin, quoique quelques auteurs (ROBINS & ROBINS, 1971: 145-146; ROBINS, 1989: 12) considèrent le petit processus latéral qui orne le vomer de certaines anguilles comme un reste du palatin. Il n'y a qu'une seule exception, les Serrivomeridae. Dans cette famille d'anguilles à très long museau, la *pars palatina* s'ossifie, prend des proportions

importantes, acquiert une forme similaire au palatin de *Libanechelys* et soit reste soudé au ptérygoïde (TIGHE, 1989: fig. 661), soit s'individualise complètement (TREWAVAS, 1932: pl. IIIB; BERTIN, 1941: fig. 2). Ce caractère présent chez *Libanechelys* et les Serrivomeridae semble être une apomorphie réversible qui les caractérise au sein des anguilles. En effet, les Notacanthiformes, qui représentent parmi les Elopomorpha la lignée-sœur immédiatement plésiomorphe des Anguilliformes, montre déjà une *pars palatina* qui reste cartilagineuse chez l'adulte et ne s'ossifie pas en un autopalatin, quoiqu'un dermopalatin denté ou non soit présent (MCDOWELL, 1973: 16; GREENWOOD, 1977: fig. 17-21). Il faut noter aussi que, contrairement aux autres anguilles de type moderne, le ptérygoïde des Serrivomeridae conserve encore une bifurcation postérieure plus ou moins profonde, reste de la séparation primitive entre l'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde (TREWAVAS, 1932: pl. IIIB; BERTIN, 1941: fig. 2; TIGHE, 1989: fig. 661). Malgré ces traits anatomiques si particuliers concernant l'arc palato-carré, il n'est pas possible d'imaginer un lien de parenté étroit entre *Libanechelys* et les Serrivomeridae puisque cette famille est l'une des plus évoluées au sein des anguilles modernes et qu'elle partage avec ces dernières un grand nombre d'apomorphies absentes chez le genre fossile (BELOUZE, 2002: fig. 182, 184). Il doit donc s'agir là d'un cas assez remarquable d'homoplasie.

Parmi les autres apomorphies de *Libanechelys*, on peut citer plusieurs caractères dont certains ne sont pas toujours l'apanage exclusif de ce genre et qui peuvent donc éventuellement se retrouver chez d'autres anguilles suite à une évolution homoplasique.

- (40) Le vomer est édenté. C'est exceptionnel chez les anguilles. Le cas se rencontre néanmoins chez des anguilles très spécialisées, au museau peu ossifié et au vomer réduit, comme notamment chez certains Nemichthyidae (BERTIN, 1942: fig. 1).
- (41) Les exoccipitaux sont réduits. L'exoccipital garde en général un développement normal chez les anguilles.
- (42) Le processus antéro-dorsal de l'hyomandibulaire est particulièrement allongé et nettement différencié du corps de l'os. Il surplombe non seulement le métaptérygoïde mais aussi l'entoptérygoïde et s'étend jusqu'à l'avant de l'orbite. Chez la plupart des autres anguilles, quand ce processus existe, il est souvent plus court et moins bien démarqué du corps de l'hyomandibulaire. Un tel processus allongé existe aussi chez *Anguillavus quadripinnis* (BELOUZE *et al.*, 2003a: fig. 10).
- (43) L'articulation mandibulo-quadratique est située très en avant, au niveau de l'extrémité antérieure de l'orbite. Elle se situe généralement au niveau de la partie postérieure de l'orbite et même souvent très en arrière de l'orbite chez les autres anguilles.

ANGUILLIFORMES

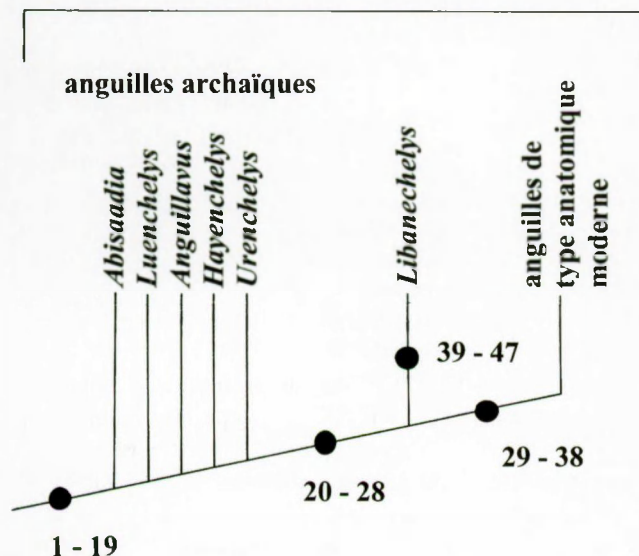


Fig. 9 — Schéma montrant la position systématique de *Libanechelys bultyncki* gen. et sp. nov. au sein des anguilles. Les chiffres font référence aux caractères discutés dans le texte. Pour les apomorphies justifiant les positions respectives des cinq autres genres d'anguilles archaïques du Liban dans la phylogénie de l'ordre, voir BELOUZE *et al.*, 2003b: fig. 23.

Fig. 9 — Scheme showing the systematic position of *Libanechelys bultyncki* gen. and sp. nov. within the eels. The numbers refer to the characters discussed in the text. For the apomorphies justifying the respective positions of the five other genera of archaic eels from Lebanon within the order, see BELOUZE *et al.*, 2003b: fig. 23.

porte souvent sur la branche ventrale de l'os mais peut aussi intéresser l'os en entier. D'autres anguilles présentent ainsi un petit préoperculaire triangulaire comme celui de *Libanechelys*, par exemple certains membres de la famille des Ophichthidae (McCOSKER, 1977: fig. 14).

- (46) le foramen du nerf vague (X) s'ouvre entre l'exoccipital et le basioccipital et non pas dans l'exoccipital uniquement comme chez la plupart des autres anguilles. On connaît cependant d'autres cas rares chez les Anguilliformes où ce foramen se creuse à la limite entre l'exoccipital et le basioccipital, comme par exemple chez *Echelus myrus* (LINNÉ, 1758), une anguille de la famille des Ophichthidae (YOUNG, 1993: fig. 7b).
- (47) Les rayons branchiostèges demeurent modérément allongés puisqu'ils ne dépassent pas le niveau du bord postérieur de l'operculaire. Chez la plupart des anguilles, y compris les cinq genres archaïques, les rayons branchiostèges terminaux montrent une extrémité distale souvent élargie en palette, dépassent vers l'arrière le niveau de l'operculaire et se recourbent fréquemment derrière celui-ci.

Conclusion

Libanechelys bultyncki est une anguille primitive dont l'ostéologie est intermédiaire entre celle des cinq genres reconnus d'anguilles archaïques, *Urenchelys*, *Anguillavus*, *Luenchelys*, *Hayenchelys* et *Abisaadia*, d'une part, et celle des anguilles de type moderne, d'autre part. Les nombreux caractères anatomiques particuliers de ce poisson justifient la création au sein des Anguilliformes d'une famille particulière, les Libanechelyidae, pour le genre *Libanechelys*.

Remerciements

Je remercie vivement D. NOLF de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique pour l'accueil chaleureux qu'il m'a réservé dans son laboratoire de Paléontologie. Ma gratitude va également à M. GAYET de l'Université Claude Bernard-Lyon 1 et à M. V. H. WILSON de l'Université d'Alberta à Edmonton qui ont bien voulu lire et commenter le présent article.

- (44) L'antorbitaire, les infraorbitaires postérieurs, le dermosphénotique et le supraorbitaire manquent. Les os de la série orbitaire sont fréquemment réduits en taille et en nombre chez les anguilles.
- (45) Le préoperculaire est très réduit et de forme triangulaire. Cette réduction est un caractère fréquent et très homoplasique chez les Anguilliformes. Elle

Liste des abréviations des figures

AN:	angulaire (= angulo-spénial)	NA:	nasal
APAL:	autopalatin	NEUR:	arc neural (= neurarcual)
BHY:	basihyal	NEUREP:	neurépine (= neuracanthé)
BO:	basioccipital	NP PU1:	neurépine préurale 1
BRSTG:	rayons branchiostèges	NP PU2:	neurépine préurale 2
CHY p.:	cératohyal postérieur (= épihyal)	N U1:	arc neural ural 1
CLT:	cleithrum	OP:	operculaire
COR:	hypocoracoïde (= coracoïde)	PHY:	parhypural
DN:	dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial)	PMX:	prémaxillaire
EBR:	épibranchial	POP:	préoperculaire
ECPT:	ectoptérygoïde	PRO:	prootique
ENPT:	entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésop- térygoïde)	PS:	parasphénoïde
EP:	épurale	PSPH:	pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
EPINE:	épineuraux	PT:	posttemporal
EPIPL:	épipleuraux	PTE:	ptérotique
EXO:	exoccipital	PU1, 2, 3:	vertèbres préurales 1, 2, 3
FR:	frontal	QU:	carré (= quadratique)
HEM:	arc hémal (= hémarcual)	RAD:	ptérygophore
HEMEP:	hémépine (= hémacanthé)	RART:	rétroarticulaire
HEMEP 45:	hémépine de la quarante-cinquième vertèbre	SCA:	hypercoracoïde (= scapula)
HY 1-4:	hypuraux 1 à 4	SOP:	sous-operculaire
HYOM:	hyomandibulaire	SPH:	sphénotique (= autosphénotique)
IOP:	interoperculaire	SY:	symplectique
IORB 1:	premier infraorbitaire (= lacrymal)	U1, 2:	vertèbres urales 1, 2
HCLT:	hypercleithrum (= supracleithrum)	URI:	uroneural
HY 1-4:	hypuraux 1 à 4	V, VI-10:	vertèbre, vertèbres 1 à 10
LEP a., c., d., p.:	lépidotriches anaux, caudaux, dorsaux, pectoraux	VO:	vomer (= prévomer)
LETH:	ethmoïde latéral	b. s. l.:	bulle sacculo-lagénnaire
METH:	méséthmoïde	f. X:	foramen du nerf vague (X)
MPT:	métaptérygoïde	f. hyp.:	fenêtre hypurale
MX:	maxillaire	f. st.:	fosse subtemporale
		p. a. hyom.:	processus antéro-dorsal de l'hyomandi- bulaire

Index bibliographique

- BELOUZE A., 2002. Compréhension morphologique et phylogénétique des taxons actuels et fossiles rapportés aux Anguilliformes («poissons», téléostéens). *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, **158**: 1-401.
- BELOUZE A., GAYET M. & C. ATALLAH, 2003a. Les premiers Anguilliformes: I. Révision des genres cénomaniens *Anguillavus* Hay, 1903 et *Luenchelys* nov. gen.. *Geobios*, **36**: 241-273.
- BELOUZE A., GAYET M. & C. ATALLAH, 2003b. Les premiers Anguilliformes: II. Paraphylie du genre *Urenchelys* Woodward, 1900 et relations phylogénétiques. *Geobios*, **36**: 351-378.
- BERTIN L., 1941. Description anatomique du genre *Stemodius*, type peu connu de Serrivomeridés, et définition de cette famille de poissons apodes. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 2^{ème} sér., **13** (6): 524-531.
- BERTIN L., 1942. Ostéologie du genre *Avocettinops* (apode abyssal) et révision du sous-ordre des Nemichthyiformes dont il fait partie. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **67**: 101-111.
- DAVIS J. W., 1887. The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon, in Syria. *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society*, **2** (3): 457-636.
- DUBERTRET L., 1963. Liban, Syrie: Chaîne des grands massifs côtiers et confins à l'Est. *Lexique Stratigraphique International*, **3**: 7-155.
- EJEL F. & L. DUBERTRET, 1966. Sur l'âge précis du gisement de poissons et de crustacés crétacés de Sahel Alma (Liban). *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, **6**: 353.
- FOREY P. L., 1973. A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, suppl. **10**: 1-222.
- FOREY P. L., LITTLEWOOD D. T. J., RITCHIE P. & A. MEYER, 1996. Interrelationships of Elopomorph Fishes. In: M. L. J. STIASNY, L. R. PARENTI & G. D. JOHNSON (eds.): *Interrelationships of Fishes*, Academic Press, San Diego, London: 175-191.
- GOSLINE W. A., 1952. Notes on the systematic status of four eel families. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **42** (4): 130-135.
- GREENWOOD P. H., 1977. Notes on the anatomy and classification of elopiform fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Zoology series*, **32** (4): 65-102.
- 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. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **19** (10): 395-452.
- HÜCKEL U., 1970. Die Fischschiefer von Haqel und Hjoula in der Oberkreide des Libanons. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **135** (2): 113-149.

- HUDDLESTON R. W. & K. M. SAVOIE, 1983. Teleostean otoliths from the Late Cretaceous (Maestrichtian) Severn Formation of Maryland. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **96**: 658-663.
- MCCOSKER J. E., 1977. The osteology, classification, and relationships of the eel family Ophichthidae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, ser. 4, **41** (1): 1-123.
- MCDOWELL S. B., 1973. Order Heteromi (Notacanthiformes). In: D. M. COHEN (ed.): *Fishes of the Western North Atlantic, Memoir Sears Foundation for Marine Research*, **1** (6): 1-228.
- NELSON J., 1994. *Fishes of the World* (3rd ed.). 600 p. New York: John Wiley & Sons.
- NOLF D. & D. T. DOCKERY, 1990. Fish otoliths from the Coffee Sand (Campanian) of northeastern Mississippi. *Mississippi Geology*, **10** (3): 1-14.
- PATTERSON C., 1993. Osteichthyes: Teleostei. In: M. J. BENTON (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, London: 621-656.
- REGAN C. T., 1912. The Osteology and Classification of the Teleostean Fishes of the Order Apodes. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 8, **10**: 377-387.
- ROBINS C. R., 1989. The Phylogenetic Relationships of the Anguilliform Fishes. In: E. B. BÖHLKE (ed.): *Fishes of the Western North Atlantic. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes. Memoir Sears Foundation for Marine Research*, **9** (1): 9-23.
- ROBINS C. H. & C. R. ROBINS, 1971. Osteology and relationships of the eel family Macrocephenchelyidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **123** (6): 127-150.
- ROGER J., 1946. Les invertébrés des couches à poissons du Crétacé supérieur du Liban. Etude paléobiogéographique des gisements. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **51**: 1-92.
- SAINT-MARC P., 1974. Etude stratigraphique et micropaléontologique de l'Albien, du Cénomanién et du Turonien du Liban. *Notes et Mémoires du Moyen Orient*, **13** : 1-288.
- TAVERNE L., 1974. L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces, Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe des Sciences*, coll. In-8°, 2^e sér., **41** (2): 1-96.
- TAVERNE L., 2002. Les poissons crétacés de Nardo. 13°. *Nardoechelys robinsi* gen. et sp. nov., la plus ancienne anguille de type moderne connue par des éléments squelettiques (Teleostei, Anguilliformes, Ophichthidae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria*, **26**: 25-31.
- TIGHE K. A., 1989. Family Serrivomeridae. In: E. B. BÖHLKE (ed.): *Fishes of the Western North Atlantic. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes. Memoir Sears Foundation for Marine Research*, **9** (1): 613-627.
- TREWAVAS E., 1932. A Contribution to the Classification of the Fishes of the Order Apodes, based on the Osteology of some rare Eels. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1932** (3): 639-659.
- WILEY E. O. & J. D. STEWART, 1981. *Urenchelys abditus*, new species, the first undoubted eel (Teleostei: Anguilliformes) from the Cretaceous of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **1** (1): 43-47.
- WOODWARD A. S., 1900. Evidence of an Extinct Eel (*Urenchelys anglicus* n. sp.) from the English Chalk. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 7, **5**: 321-323.
- WOODWARD A. S., 1901. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part IV. XVII + 636 p. London: Trustees of the British Museum (Natural History).
- YOUNG, S. V. T., 1993. A Neurocranium of the Eel Genus *Echelus* Rafinesque, (Ophichthidae, Anguilliformes) from the Eocene of the Hampshire and London Basins, and a Review of the Genera *Echelus* Rafinesque, + *Rhynchorhinus* Woodward, + *Eomyrus* Storms and + *Goslinophis* Blot. *Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, **2**: 163-194.

L. TAVERNE
 Université Libre de Bruxelles
 Faculté des Sciences
 Département de Biologie animale et végétale
 Unité de Morphologie fonctionnelle
 (C.P. 160/11)
 Avenue F. D. Roosevelt, 50
 B-1050 Bruxelles
 Belgique
 E-mail: Louis.Taverne@iph.fgov.be

Typescript submitted: 12.7.2003
 Revised typescript received: 23.11.2003

