

(Communication reçue le 5 décembre 1974.)

**A PROPOS DE *TSELFATIA* ARAMBOURG, C., 1943
(CÉNOMANIEN DU MAROC),
DE *PROTOBRAMA* WOODWARD, A. S., 1942
(CÉNOMANIEN DU LIBAN)
ET DU RAPPORT ÉVENTUEL DES TSELFATIOÏDES
FOSSILES (CRÉTACÉ) ET DES TÉLÉOSTÉENS DU
SUPER-ORDRE DES OSTÉOGLOSSOMORPHES**

par Louis TAVERNE Dr. Sc.
Agrégré de l'Enseignement Supérieur

RÉSUMÉ

L'auteur montre que *Tselfatia* est apparenté aux *Bananogmiidae* mais possède suffisamment de caractères particuliers pour mériter un statut familial spécial, les *Tselfatiidae*. Les Tselfatioïdes (= Plethodoïdes) ne sont pas des Ostéoglossomorphes mais bien des Élopomorphes. *Protobrama* n'appartient ni aux Tselfatioïdes ni aux Ostéoglossomorphes mais représente sans doute une famille très spécialisée de Salmoniformes Esocoides.

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES DU TEXTE

| | |
|-----------------------|---|
| HEM | : arc hémal |
| HEMEP | : hémépine |
| HY 1, 2, 3, 4, 5 et 6 | : hypuraux |
| LEP | : lépidotriche |
| NEUR | : arc neural |
| NEUREP | : neurépine |
| PHY | : parhypural |
| PU I, II, III et IV | : vertèbres préurales I, II, III et IV |
| RAD | : ptérygophore |
| U I et II | : vertèbres urales I et II |
| U I + II | : vertèbre urale I — urale II |
| UR | : uroneuraux |
| cr. tr. | : crête horizontale osseuse unissant les vertèbres caudales chez <i>Tselfatia</i> |
| p. d. p. | : processus dorso-postérieur en bouclier des ptérygophores de la nageoire dorsale de <i>Tselfatia</i> |

REMERCIEMENTS

Je tiens à dire ma reconnaissance au Professeur J.-P. LEHMAN et au Dr. S. WENZ de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris qui m'ont permis l'examen des spécimens de *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, C., 1943 ainsi qu'au Dr. C. PATTERSON du British Museum (Natural History) de Londres à qui je dois d'avoir pu étudier le holotype de *Protobrama avus* WOODWARD, A. S., 1942.

Le sous-ordre des Tselfatioïdes fut créé par L. BERTIN et C. ARAMBOURG (1958) pour le genre fossile *Tselfatia* ARAMBOURG, C., 1943 du Cénomanien inférieur du Maroc, genre ne renfermant que l'unique espèce *Tselfatia formosa*. C. ARAMBOURG (1943, 1954) avait innové la famille des *Tselfatiidae* pour ce poisson qu'il plaçait dans l'ordre des Synentognathes (= Atheriniformes, = Beloniformes), aux côtés des *Belonidae*, des *Hemirhamphidae* et des *Exocoetidae*.

Plus tard, C. PATTERSON (1964) rapporta le genre *Protobrama* WOODWARD, A. S., 1942 à la famille des *Tselfatiidae*. Ce genre du Cénomanien supérieur du Liban que A. S. WOODWARD (1942) attribuait à la famille des *Bramidae* n'est connu que par la seule espèce *Protobrama avus* pour laquelle E. LE DANOIS et Y. LE DANOIS (1963) créèrent la famille des *Protobramidae* qu'ils incluaient dans leur ordre des Scombres. A l'époque, C. PATTERSON (1964) acceptait la position proposée par C. ARAMBOURG (1943, 1954) pour les Tselfatioïdes au sein des Synentognathes.

C. PATTERSON (1967) reprend la famille des *Protobramidae*, la considère comme valable et voisine de celle des *Tselfatiidae* et les range toutes deux au sein des Tselfatioïdes qu'il étend considérablement et dont il modifie la signification. Il y inclut, en effet, les *Bananogmiidae* (= *Ananogmiidae*, *Anogmiidae*, *Trypodontidae*) et les *Plethodidae*, deux familles fossiles du Crétacé d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Afrique généralement groupées en un sous-ordre des Plethodoïdes. C. PATTERSON (1967) considère dès lors les Tselfatioïdes comme un sous-ordre d'Ostéoglossomorphes, suivant en cela les idées anciennes et habituelle-

ment admises qui faisaient des *Plethodidae* et de leurs alliés des Ostéoglossoides (cfr. A. S. WOODWARD, 1901 ; L. S. BERG, 1940, etc.).

Plus récemment, G. J. NELSON (1973) a émis des doutes sur l'homogénéité du groupe des Tselfatioïdes et considère, essentiellement sur des caractères mandibulaires, les *Bananogmiidae* comme des Taeniopédiens (= Elopomorphes + Clupéomorphes, *sensu* P. H. GREENWOOD et al., 1966).

Bien que les poissons fossiles appartenant aux familles des *Bananogmiidae* et des *Plethodidae* n'aient pas encore fait l'objet d'une révision générale approfondie, on peut, néanmoins, en alliant les données des deux ouvrages fondamentaux pour le groupe, ceux de F. B. LOOMIS (1900) et de O. P. HAY (1903) et les quelques renseignements des travaux de W. WEILER (1935), S. P. APPLGATE (1970) et G. J. NELSON (1973), se faire une idée assez précise de l'ostéologie de ces poissons et de leurs éventuelles affinités avec les Ostéoglossomorphes ou avec les Elopomorphes.

Le crâne des *Bananogmiidae* et des *Plethodidae* est très massif et garni de grands et épais os circumorbitaires ce qui rappelle plus les Ostéoglossiformes que les Elopiformes. Toutefois, la présence d'un grand supraorbitaire chez les fossiles marque plutôt un rapprochement avec les seconds plutôt qu'avec les premiers où un tel os est exceptionnel. Le nasal fermement soudé au neurocrâne évoque les Ostéoglossoides. Les prémaxillaires sont très forts, assez hauts et parfois soudés entre eux ce qui fait penser aux cas des *Pantodontidae* et des *Mormyridae*. Le crâne médiopariétal se retrouve chez la plupart des Téléostéens primitifs. Le vomer, le parasphénoïde, l'ectoptérygoïde, l'entoptérygoïde, le dermopalatin, le dermentoglosse et le basibranchial sont couverts de nombreuses petites dents, ce qui évoque à la fois les Elopomorphes et les Ostéoglossomorphes. Toutefois, chez les Ostéoglossomorphes où l'entoptérygoïde est couvert de dents, on remarque une rangée supérieure dont les dents postérieures sont notablement plus grandes que les autres, ce qui n'est pas le cas chez les fossiles. En fait, la forme des zones dentées et le nombre des dents de ces os des *Bananogmiidae* et des *Plethodidae* rappellent de très près le cas de la plupart des Albuloïdes fos-

siles et actuels. Les dents des mâchoires sont petites, nombreuses et forment des plages dentées très semblables à celles des Elopomorphes mais bien différentes de chez les Ostéoglossomorphes. Le processus basiptérygoïde du parasphénoïde est absent chez les fossiles, comme chez les Elopomorphes, alors qu'il est l'un des traits ostéologiques marquants du crâne des Ostéoglossomorphes. Le très haut septum interorbitaire osseux qui, chez nos fossiles, sépare les deux yeux et va du parasphénoïde (quelquefois il s'y soude) à l'orbitosphénoïde et au ptérosphénoïde est un caractère exceptionnel au sein des Téléostéens, inconnu chez les Ostéoglossomorphes mais qui existe chez *Albula* SCOPOLI, G. A., 1777 et l'Albulide fossile *Osmeroides lewesiensis* MANTELL, G. A., 1822 (cfr. P. L. FOREY, 1973). Une fosse subtemporale s'étendant dans la région ptérotico-prootico-exoccipitale apparaît chez certains des fossiles. Une telle fosse existe chez les Elopiformes et est connue aussi chez quelques Ostéoglossomorphes. Toutefois, chez nos fossiles, cette fosse n'est pas enjambée par un pont prootico-intercalaire, ce qui les éloigne des Ostéoglossomorphes et des Elopiformes Elopoides mais les rapproche, par contre, des Elopiformes Albuloïdes. Le rétroarticulaire des fossiles est soit fusionné à l'angulaire, soit disparu, ce qui est le cas aussi chez les Elopiformes mais est, par contre, exceptionnel chez les Ostéoglossomorphes où seul le Mormyre très spécialisé *Gymnarchus* répond à ce type. La chambre trigémino-faciale et la *pars jugularis* des *Bananogmiidae* et des *Plethodidae* sont du type classique, avec une ouverture postérieure pour la veine jugulaire, une ouverture antérieure pour le nerf trijumeau (V) et la veine jugulaire et une ouverture moyenne pour le *truncus hyoïdeomandibularis* du nerf facial (VII), c'est-à-dire d'un type qui se retrouve chez les Elopiformes et certains Ostéoglossomorphes. La nageoire dorsale très allongée de nos fossiles se retrouve chez certains Albuloïdes ainsi que chez certains Ostéoglossomorphes. Les apophyses transverses des vertèbres des fossiles existent aussi chez les Elopiformes mais sont inconnues chez les Ostéoglossomorphes (ce qu'on a parfois décrit comme apophyses transverses chez les Ostéoglossomorphes sont, en fait, des hémaphyses très développées et à disposition très latérale mais pas de véritables apophyses transversales).

Ces quelques traits ostéologiques brièvement évoqués paraissent donc déjà rapprocher d'avantage les *Bananogmiidae* et le *Plethodidae* des Elopiformes, et plus particulièrement des Albuloides, que des Ostéoglossomorphes. Le squelette caudal de ces fossiles et particulièrement celui des *Bananogmiidae* qui est mieux connu (cfr. G. J. NELSON, 1973) renforce singulièrement, comme nous allons le montrer, cette façon de voir.

Chez ces poissons, les dernières vertèbres se raccourcissent de façon assez marquée. La vertèbre préurale II porte encore un arc neural et un arc hémal, l'un prolongé par une forte neurépine complète, l'autre par une grosse hémépine. La vertèbre préurale I est très réduite et peut même entièrement disparaître. Quand elle existe, elle porte encore un arc neural prolongé par une fine et courte neurépine. Le parhypural a généralement disparu ou ne subsiste que sous forme d'un tout petit prolongement hémal de cette vertèbre préurale I réduite. Les vertèbres urale I et urale II sont fusionnées et forment un demi-centre terminal auquel se soudent les hypuraux réunis en une vaste plaque hypurale. La trace des hypuraux primitifs ne se distingue plus. On observe cependant une rainure médiane aboutissant entre les deux lobes de la queue et séparant la plaque hypurale en deux parties, la partie ventrale résultant de la soudure des deux premiers hypuraux, la partie dorsale résultant de celle des deux ou trois premiers hypuraux dorsaux. Un hypural supplémentaire (le cinquième ou le sixième), long, étroit et indépendant de la plaque hypurale s'observe juste au-dessus de cette dernière. La présence d'une paire d'uroneuraux est possible mais non certaine. Il ne paraît pas y avoir d'épuraux. L'hypurostégie est très forte.

Un tel type de squelette caudal est très éloigné de tout ce que l'on connaît chez les Ostéoglossomorphes. On comprend, cependant, qu'un examen peu approfondi a pu faire croire aux anciens auteurs à un rapprochement entre les deux groupes, puisque, chez les Ostéoglossomorphes aussi, on trouve, dans certains cas, un demi-centre vertébral terminal soudé à une plaque hypurale. Mais, chez ces derniers, il s'agit de la vertèbre urale II et des hypuraux dorsaux uniquement.

Par contre, le complexe urophore des *Bananogmiidae* peut

aisément être dérivé d'un squelette caudal du type *Albula*. Chez ce poisson (cfr. Th. MONOD, 1968 ; P. L. FOREY, 1973 ; O. NYBELIN, 1973), on remarque l'extrême réduction de la vertèbre urale II, l'aplatissement très accentué de la vertèbre urale I, la position des deux hypuraux ventraux dont les têtes articulaires viennent s'appliquer derrière la vertèbre urale I aplatie et non plus dessous, la réduction à deux épuraux, la perte de la neurépine de la vertèbre préurale I, le grand développement des dernières neurépines et hémépines et, enfin, la réduction à deux paires d'uroneuraux (*). Pour passer de ce squelette caudal à celui des *Bananogmiidae*, il suffit de poursuivre l'évolution entamée au niveau du complexe caudal d'*Albula*, c'est-à-dire qu'il y ait fusion des cinq premiers hypuraux en une plaquette hypurale, elle-même fusionnée à la vertèbre urale I aplatie, que la vertèbre urale II réduite disparaisse complètement ou s'intègre au demi-centre terminal formé par la vertèbre urale I, que les épuraux disparaissent de même qu'une ou les deux paires d'uroneuraux, que la vertèbre préurale I se mette à son tour à régresser et à perdre son parhypural et que l'hypurostégie gagne en importance. Comme on le voit, la dérivation du type caudal *Bananogmiidae* à partir de celui d'*Albula* est tout à fait plausible bien qu'une distance importante sépare, en fait, ces deux modes d'organisation de la queue. Cependant, le cas des complexes urophores des fossiles *Elopopsis* HECKEL, J. J., 1856 (cfr. L. TAVERNE, sous presse) et *Pachyrhizodus* DIXON, F., 1850 (cfr. G. J. NELSON, 1973) du Crétacé moyen et supérieur renforce considérablement la valeur de cette hypothèse car eux-mêmes sont, au niveau du squelette caudal, de parfaites étapes intermédiaires sur la voie qui va du type caudal *Albula* à celui des *Bananogmiidae* et probablement des *Plethodidae*.

Il va sans dire que je ne considère pas pour autant *Albula* comme le type ancestral de ces deux familles fossiles, le museau de ce poisson est, en effet, bien trop spécialisé pour qu'il puisse être l'ancêtre en question. Il est plus vraisemblable de penser qu'au sein des Elopiformes fossiles, un protoalbuloïde présen-

(*) Il existe parfois un troisième uroneural impair recouvert par les deux autres (cfr. O. NYBELIN, 1973).

tant déjà le type caudal *Albula*, tout en conservant encore un museau plus archaïque, a donné naissance aux *Bananogmiidae* et aux *Plethodidae*.

Examinons maintenant plus particulièrement le cas de *Tselfatia*. Il s'agit d'un poisson qui pouvait atteindre le demi-mètre de longueur, au crâne court et haut, au corps moyennement allongé et assez élevé, garni d'une très longue et très haute nageoire dorsale et d'une nageoire anale un peu plus courte mais aussi fort haute, aux nageoires pectorales insérées très haut sur les flancs et aux nageoires pelviennes réduites et à position reculée. L'examen que j'ai fait de ces poissons ne me permet pas d'améliorer notablement la description qu'en a donnée C. ARAMBOURG (1954) si ce n'est au niveau du squelette urophore que ni C. ARAMBOURG (1954), ni C. PATTERSON (1967) n'ont étudié de façon convenable. Je me bornerai donc à préciser certains points de détails passés sous silence ou maigrement évoqués par C. ARAMBOURG (1954) et développerai, par contre, la description de la queue de ce poisson. Pour le reste, je renvoie le lecteur à l'ouvrage de C. ARAMBOURG (1954).

L'ethmoïde latéral se voit bien sur les deux faces de l'exemplaire T 56 (G et D). Il est plus petit que ne le représente C. ARAMBOURG (1954), quoique parfaitement développé, et occupe une position un peu plus avancée. Il se creuse en son centre d'un foramen pour le passage du nerf olfactif. Les os circumorbitaires ne sont pas convenablement conservés; certains restes indiquent, cependant, que les os circumorbitaires postoculaires étaient de grande taille. Les deux faces de l'exemplaire T 240 (D et G) montrent la trace d'un anneau sclérotique complet. L'antorbitaire semble assez grand. En plus de la dentition du parasphénoïde, du vomer, du dermopalatin et de l'entoptérygoïde, certains exemplaires laissent voir quelques petites dents sur la partie postérieure de l'ectoptérygoïde. L'orbitosphénoïde occupe une position très avancée, juste derrière l'ethmoïde latéral; il est plutôt petit et n'atteint pas le parasphénoïde. Le caractère latéropariétal du crâne est moins sûr que C. ARAMBOURG (1954) ne l'indique. L'état assez mauvais de conservation des spécimens rend douteux le supraoccipital que montre cet auteur; il pourrait ne s'agir que d'un fragment du pariétal. Le

long processus ascendant que C. ARAMBOURG (1954) décrit sur le prémaxillaire n'est pas absolument sûr non plus ; il n'est peut-être que le mésethmoïde. Sur certains spécimens, on compte jusqu'à quatorze rayons branchiostèges ; les premiers sont grêles, les derniers sont quelque peu élargis. L'exemplaire T 50 D montre une partie de l'arc hyoïde. On n'y voit qu'un seul hypohyal. Le cératohyal est allongé, assez épais, un peu rétréci médianement et aussi haut antérieurement que postérieurement. Le cératohyal postérieur (épihyal) a la même hauteur que le cératohyal antérieur mais est moitié plus court. L'insertion des rayons branchiostèges sur le cératohyal commence tout au début du bord ventral de l'os en question. La nageoire pectorale débute par une petite épine initiale impaire ; le premier rayon complet est un peu plus long et plus large que les suivants. Les spécimens T 58 D et G et T 240 montrent la ceinture pelvienne réduite et à position très reculée près de la nageoire anale où l'os pelvien est plus allongé que la nageoire pelvienne. L'exemplaire T 50 D et G permet de voir que, contrairement à l'assertion de C. ARAMBOURG (1954), les rayons qui suivent le premier grand rayon dorsal sont branchus. Les pièces proximales des ptérygophores dorsaux se prolongent par une sorte de petit bouclier dermique dorso-postérieur affectant vaguement la forme d'un large croissant. Le croissant est parcouru par une profonde rainure longitudinale qui permettait au lépidotriche correspondant de s'y rabattre quand la nageoire dorsale se rabaisait sur le dos du poisson. A l'avant de la rainure, se remarque un petit processus pointu qui devait s'insérer légèrement entre les bases des deux moitiés du lépidotriche quand celui-ci se rabattait. Des prolongements en bouclier du même type mais de format nettement plus réduit existent aussi aux ptérygophores anaux. Les vertèbres postérieures s'ornent latéralement d'une apophyse aliforme assez épaisse. Cette apophyse apparaît d'abord à l'arrière de la vertèbre et empiète sur la vertèbre suivante. Ces apophyses grandissent très vite et deviennent jointives. Sur les petits exemplaires, elles demeurent libres les unes des autres ; sur les grands spécimens, elles se soudent en une lame osseuse horizontale continue qui encadre, de chaque côté, la chaîne des vertèbres. Ces apophyses aliformes latérales représentent très

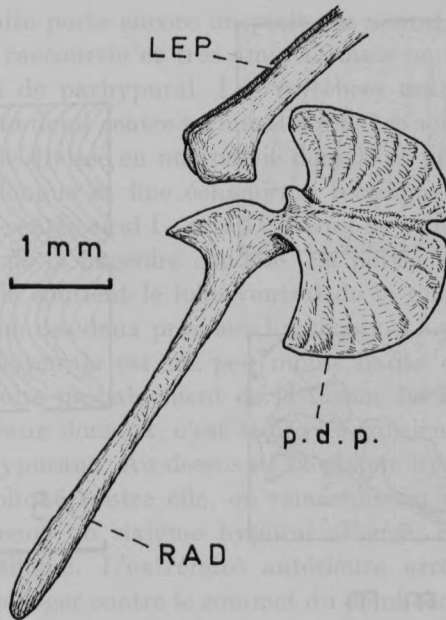


Fig. 1. — Reconstitution d'un ptérygophore dorsal et de son lépidotriche chez *Tselfatia formosa* (d'après le spécimen T 50 D).

certainement des apophyses transverses transformées. Les écailles sont très grandes, montrent un bord postérieur très nettement pectiné et sont couvertes de très fins *circuli* très serrés et à disposition concentrique. La densité circulienne est de 60 à 70 au mm. On trouve, chez certains individus, des traces probablement causées par des lignes de croissance de la face interne des écailles et qui forment des séries de crêtes disposées de façon beaucoup moins serrée que les *circuli*. On trouve une douzaine de ces crêtes par mm.

Un certain nombre de caractères de *Tselfatia* évoquent indiscutablement les *Bananogmiidae*, l'existence d'un septum osseux interorbitaire, les dents des mâchoires très petites et disposées en plages dentées et non en rangées, la taille très réduite des dents du vomer, du dermopalatin, du parasphénoïde, de l'entoptérygoïde et de l'ectoptérygoïde, l'absence de processus basi-ptérygoïde au parasphénoïde, l'absence de rétroarticulaire indépendant, l'hypertrophie de la branche ventrale du cleithrum, la

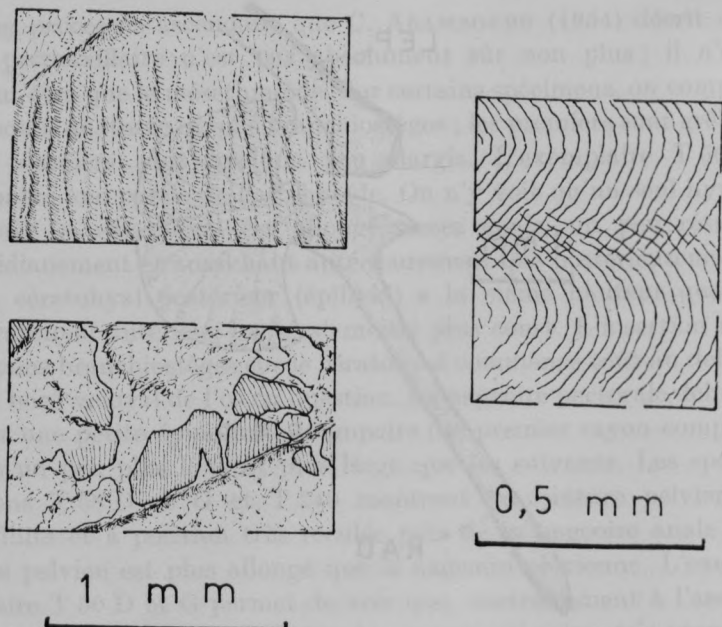


Fig. 2. — A droite et au-dessus : traces laissées par les lignes de croissance (?) de la face interne des écailles chez *Tselfatia formosa* (d'après le spécimen T 187 D); à droite et en dessous : fragments d'écailles montrant les *circuli* chez *Tselfatia formosa* (d'après le spécimen T 187 D); à gauche : écailles de *Protobrama avus* montrant les *circuli* d'après la face gauche du holotype (Brit. Mus. Nat. Hist. N° P. 108891).

disposition du cleithrum, l'insertion très haute des nageoires pectorales, la réduction et la position très reculée de la ceinture pelvienne et la forme de la nageoire dorsale.

Abordons maintenant le squelette caudal. Les hémépinés des dernières vertèbres caudales s'allongent et s'épaississent fortement. La vertèbre préurale II porte encore une neurépine complète et assez forte et son hémépine est encore un peu plus large que les hémépinés immédiatement antérieures. La vertèbre préurale I est considérablement réduite et ne représente plus qu'une grosse lentille osseuse, plus large dorsalement que ventralement. La base du centre préural I n'atteint généralement plus le niveau inférieur ventral des vertèbres précédentes. La vertèbre

préurale I réduite porte encore un petit arc neural prolongé par une neurépine raccourcie et très amincie mais ne présente plus d'arc hémal ni de parhypural. Les vertèbres urales I et II se fusionnent en un demi-centre terminal auquel se soude une vaste plaque hypurale divisée en une partie dorsale et une partie ventrale par une longue et fine échancrure rectiligne qui remonte jusqu'au demi-centre ural I - ural II et qui se situe juste entre les deux lobes de la nageoire caudale. La partie ventrale de la plaque hypurale soutient le lobe ventral de la queue et résulte donc de la fusion des deux premiers hypuraux. La partie dorsale de la plaque hypurale est un peu moins haute que la partie ventrale et résulte probablement de la fusion des deux ou trois premiers hypuraux dorsaux, c'est-à-dire les troisième, quatrième et cinquième hypuraux. Au-dessus de la plaque hypurale et très fermement appliqué contre elle, on remarque un cinquième ou plus probablement un sixième hypural allongé, étroit et pratiquement rectiligne. L'extrémité antérieure arrondie de cet hypural vient se loger contre le sommet du demi-centre terminal. Il n'y a pas trace d'épuraux ni d'uroneuraux. La crête latérale aliforme résultant de la soudure des apophyses transverses aplaties des vertèbres existe aussi au niveau des vertèbres de la queue. Sur plusieurs individus, on voit que la crête en question qui est donc d'origine vertébrale se prolonge jusqu'au début de la partie dorsale de la plaque hypurale. Cela tend à indiquer que le centre vertébral correspondant aux premiers hypuraux dorsaux, c'est-à-dire le centre ural II est conservé au sein du demi-centre terminal qui paraît donc bien résulter de la fusion des vertèbres urales I et II et non pas représenter uniquement la vertèbre urale I. Sur le spécimen T 52 D, on aperçoit même, sous la crête principale prolongée jusque sur le demi-centre terminal, une petite apophyse latérale aliforme qui appartient à la seule vertèbre préurale I réduite. Le recouvrement des pièces squelettiques caudales par les lépidotriches caudaux (hypurostégie) est très important. La nageoire caudale compte 20 grands rayons dont 18 branchus répartis pour moitié dans chaque lobe.

Il apparaît immédiatement que le squelette caudal de *Tselfatia* est pratiquement identique à celui des *Bananogmiidae* (cfr. G. J. NELSON, 1973) que j'ai rappelé plus haut. Ce com-

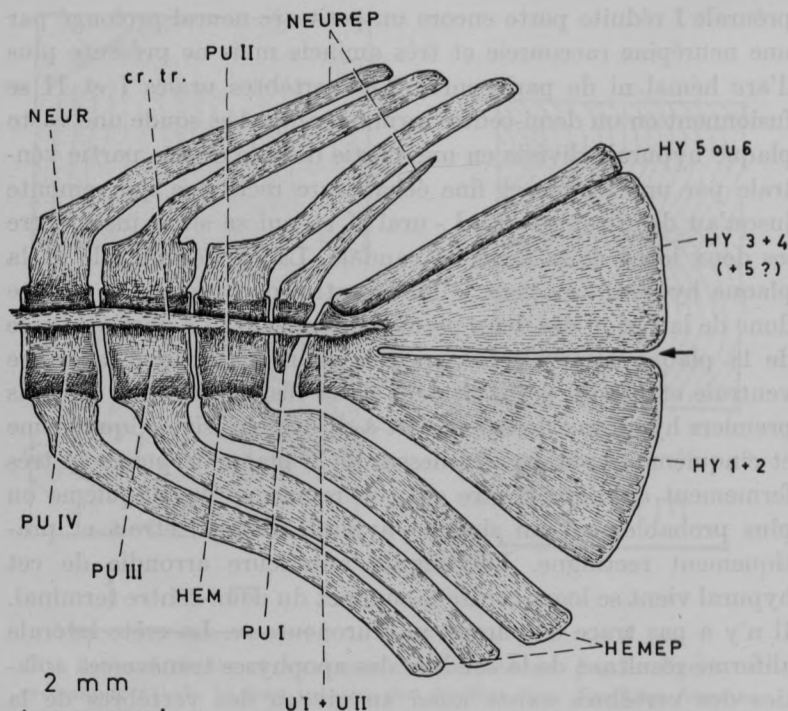


Fig. 3. — Reconstitution du squelette caudal de *Tselfatia formosa* d'après plusieurs exemplaires dont principalement le T 52 G. Pour plus de clarté et vu l'hypurostégie très importante, les rayons caudaux ne sont pas représentés. La petite flèche noire indique la limite des lobes dorsal et ventral de la nageoire caudale.

plexe urophore allié aux quelques autres traits bananogmiides de *Tselfatia* achève de prouver que ce poisson est bien un proche parent des *Bananogmiidae*. Un statut familial particulier, les *Tselfatiidae*, est, cependant, entièrement mérité pour *Tselfatia*. Il se distingue, en effet, des *Bananogmiidae* par l'existence de ligaments mento-cleithraux ossifiés, la présence possible de longs processus ascendants aux prémaxillaires, la forme grêle du prémaxillaire, la possible latéro-pariétalité du crâne, le très grand développement du sphénotique, l'étroitesse du maxillaire, le raccourcissement de la branche ventrale du préoperculaire, l'hypertrophie considérable du posttemporal, la forme très parti-

culière du premier grand rayon des nageoires dorsale et anale, etc.

Comme C. PATTERSON (1967), je propose donc de considérer les *Tselfatiidae*, les *Bananogmiidae* et probablement les *Plethodidae* comme des familles du sous-ordre des Tselfatioïdes (= Plethodoïdes). Toutefois, contrairement à C. PATTERSON (1967) et à la plupart des anciens auteurs (A. S. WOODWARD, 1901 ; L. S. BERG, 1940 ; etc.), je ne considère pas les Tselfatioïdes comme des Ostéoglossomorphes, mais bien comme des Elopiformes, proches des Albuloïdes.

Abordons maintenant le cas de *Protobrama*. Ce poisson n'est connu que par deux exemplaires en très mauvais état. L'allongement de la branche ventrale du cleithrum, la position de cet os, la longue nageoire dorsale, l'insertion très haute des nageoires pectorales et le complexe urophore se terminant par un demi-centre soudé à une plaque hypurale bifide ont amené C. PATTERSON (1964, 1967) à rapprocher la famille monotypique des *Protobramidae* de celle des *Tselfatiidae* et à la placer également dans les Tselfatioïdes.

Il ne m'est guère possible d'ajouter l'un ou l'autre détail nouveau à la description que C. PATTERSON (1964, 1967) donne de ce poisson, si ce n'est pour les écailles et le squelette caudal. Je renvoie donc le lecteur aux ouvrages de C. PATTERSON (1964, 1967) pour la connaissance détaillée des autres parties du squelette.

On voit d'emblée que *Protobrama* est un Téléostéen très spécialisé, comme le montrent la forme raccourcie du maxillaire, la perte des supramaxillaires, la forme de la mandibule, la fragmentation de la chaîne des os circumorbitaires, l'allongement de la branche ventrale du préoperculaire, la position de l'entoptérygoïde qui devient postérieur au carré, la forme et la position du cleithrum, la perte de la ceinture pelvienne, l'allongement des nageoires dorsale et anale, la situation de la nageoire anale par rapport à la cavité costale, la forme et la position du premier ptérygophore anal ainsi que la forme des neurépinés et des hémépinés. Ces diverses spécialisations apparaissent indépendamment les unes des autres dans de nombreuses familles téléostéennes et ne permettent pas dès lors, en se basant sur elles, de préciser de façon sérieuse les affinités de *Protobrama*.

Les écailles de *Protobrama* sont ovales et de taille minuscule. Elles sont dépourvues de *radii* et couvertes de fins *circuli* concentriques. La densité circulienne va de 36 à 40 au mm. Ces écailles sont donc bien différentes par la taille et la densité circulienne de celles de *Tselfatia*.

Dans le cas d'un Téléostéen comme *Protobrama* dont les relations systématiques sont difficiles à découvrir, le squelette caudal est souvent un excellent révélateur de ces dernières. Chez *Protobrama*, on remarque que les vertèbres préurale I, urale I ainsi que urale II sont libres les unes par rapport aux autres. Les neurépines et les hémépines des vertèbres de la queue marquent un net allongement. La neurépine de la vertèbre préurale II est complète. La vertèbre préurale I ne montre plus qu'une neurépine raccourcie et amincie. Cette vertèbre porte le parhypural qui devient un peu plus large que les hémépines antérieures. La vertèbre urale I est moins haute postérieurement qu'antérieurement. Elle porte encore un arc neural prolongé par une très courte neurépine, plus courte encore que celle de la vertèbre préurale I. Les deux premiers hypuraux prennent appui sur la face ventrale de la vertèbre urale I. Ils demeurent assez étroits, quoique le premier soit un petit peu plus large que le deuxième. Les têtes articulaires des deux premiers hypuraux sont d'un développement à peu près identique. La vertèbre urale II est moins haute que les précédentes. Elle forme un demi-centre terminal auquel se soudent les troisième et quatrième hypuraux. Ces deux hypuraux sont d'égale largeur et aussi larges que le premier hypural. Il n'y a pas trace d'épural. La pièce que C. PATTERSON (1967) désigne sous ce nom se prolonge nettement en arrière des hypuraux et nettement au-dessus du niveau des plus grandes neurépines caudales. Il ne s'agit donc certainement pas d'un épural mais bien d'une paire d'uroneuraux. La partie antérieure de cette paire d'uroneuraux n'étant pas conservée, il n'est pas possible de savoir jusqu'à quelle vertèbre elle s'avancait vers l'avant. Ici aussi, le recouvrement des pièces squelettiques caudales par les rayons caudaux (hypurostégie) est très important. La nageoire caudale compte 29 rayons branchus.

Il est clair que les complexes urophores de *Protobrama*, d'une part, et de *Tselfatia* et des *Bananogmiidae*, d'autre part, sont

complètement différents et que la ressemblance qu'on pourrait y voir ne résiste pas à l'analyse, puisque le demi-centre terminal des Tselfatioïdes est composé des vertèbres urales I et II et que la plaquette hypurale y est formée par la fusion des quatre ou cinq premiers hypuraux, alors que le centre terminal de *Protobrama* se réduit à la seule vertèbre urale II et que ce ne sont que les troisième et quatrième hypuraux qui s'y soudent. De plus, *Protobrama* possède encore une vertèbre préurale I et un parhypural bien développés, tandis que cette vertèbre est très réduite ou même disparue chez les Tselfatioïdes et que ces derniers ne montrent plus de parhypural. La vertèbre urale I libre

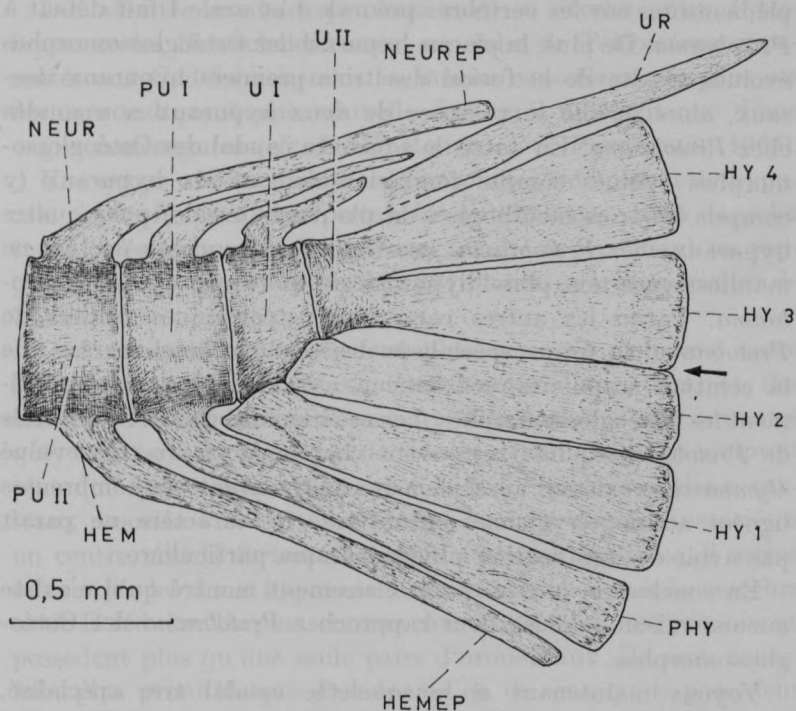


Fig. 4. — Reconstitution du squelette caudal de *Protobrama avus* d'après les deux faces du holotype (Brit. Mus. Nat. Hist. N° P. 108890 et P. 108891). Pour plus de clarté et vu l'hypurostégie très importante, les rayons caudaux ne sont pas représentés. La petite flèche noire indique la limite des lobes dorsal et ventral de la nageoire caudale.

et les hypuraux ventraux indépendants de *Protobrama* n'ont pas non plus leur équivalent chez les Tselfatioïdes.

Les différences fondamentales au niveau de l'écaillure et du squelette caudal qui séparent *Protobrama* de *Tselfatia* et des *Bananogmiidae* suffisent amplement à montrer que *Protobrama* n'a rien à voir avec les Tselfatioïdes.

Le rapport des complexes urophores de *Protobrama* et des Ostéoglossomorphes évolués peut, à première vue, paraître étroit. Un examen attentif montre qu'il n'en est rien et que des différences de première importance s'observent entre les deux types caudaux. La caractéristique fondamentale du squelette caudal d'Ostéoglossomorphes, la soudure des épuraux en neurépines supplémentaires sur les vertèbres préurale I et urale I fait défaut à *Protobrama*. De plus, la plaque hypurale des Ostéoglossomorphes évolués résulte de la fusion des trois premiers hypuraux dorsaux, alors qu'elle se compose de deux hypuraux non soudés chez *Protobrama*. En outre, le squelette caudal des Ostéoglossomorphes évolués compte fondamentalement six hypuraux (y compris les trois incorporés à la plaque hypurale) pour quatre hypuraux chez *Protobrama*. Les Ostéoglossomorphes évolués ne manifeste pas non plus l'hypurostégie qui apparaît chez *Protobrama*. Parmi les autres caractères ostéologiques connus de *Protobrama*, la forme spécialisée des os du splanchnocrâne, de la ceinture scapulaire, etc., aucun n'évoque plus particulièrement les Ostéoglossomorphes. Les os circumorbitaires fragmentés de *Protobrama* qui se retrouvent chez le Mormyre très évolué *Gymnarchus* existent aussi chez des représentants de nombreuses lignées actinoptérygiennes primitives. Ce caractère ne paraît pas avoir de signification phylogénétique particulière.

En conclusion, je crois avoir clairement montré qu'il n'existe aucune raison sérieuse pour rapprocher *Protobrama* des Ostéoglossomorphes.

Voyons maintenant si le squelette caudal très spécialisé, alliant des caractères très primitifs (vertèbres préurale I, urale I et urale II indépendantes) et des caractères très évolués (perte des épuraux, réduction à une paire d'uroneuraux, réduction à quatre hypuraux et soudure de deux de ceux-ci au centre ural II), de *Protobrama* peut nous éclairer d'une quelconque manière sur le problème des relations de ce curieux poisson.

Une certaine ressemblance existe entre le complexe urophore de *Protobrama* et celui de certains Gadiformes où le demi-centre ural II se prolonge aussi par une plaque hypurale. Toutefois, une analyse détaillée montre qu'ici également il ne s'agit guère plus qu'une vague convergence. Ces Gadiformes sont, en effet, encore plus primitifs que *Protobrama* par la conservation de deux épuraux et le fait que leur plaque hypurale résulte de la soudure de trois hypuraux dorsaux, tandis qu'ils sont plus évolués que *Protobrama* par la soudure des vertèbres préurale I et urale I, la fusion des deux hypuraux ventraux et l'éventuelle apparition d'os surnuméraires (cfr. D. E. ROSEN et C. PATTERSON, 1969).

Des affinités caudales peuvent aussi se déceler entre *Protobrama* et les Batrachoidiformes, un ordre de Téléostéens apparentés aux Gadiformes, mais les mêmes caractères que pour ces derniers indiquent une nouvelle fois qu'il ne s'agit que d'une vague convergence (cfr. D. E. ROSEN et C. PATTERSON, 1969).

Une queue où le centre ural II se soude à une plaquette hypurale apparaît aussi chez certains Anguilliformes. Rien dans les traits ostéologiques de *Protobrama* n'indique cependant un rapprochement avec cet ordre très particulier et très spécialisé de Téléostéens.

Une ressemblance nettement plus marquée s'observe entre les complexes urophores de *Protobrama*, d'une part, et des *Dalliidæ* et *Umbridæ*, d'autre part. Th. MONOD (1968) a montré que, chez certains individus de ces deux familles, on ne comptait plus que quatre hypuraux comme chez *Protobrama*, deux ventraux associés à la vertèbre urale I et deux dorsaux associés à un centre ural II fortement réduit. Chez les *Dalliidæ*, il arrive même que les deux hypuraux dorsaux se soudent à la vertèbre urale II réduite. De plus, comme chez *Protobrama*, ces poissons ne possèdent plus qu'une seule paire d'uroneuraux. Ils sont, toutefois, plus primitifs que *Protobrama* en ce sens qu'ils possèdent encore deux épuraux (dont le premier se soude souvent en une neurépine complète à la vertèbre préurale I chez les *Dalliidæ*). Il est donc aisé de faire dériver le squelette caudal de *Protobrama* de celui que Th. MONOD (1968) a illustré chez ces deux familles voisines de Salmoniformes. Nous remarquons aussi que

chez certains représentants de ces deux familles apparaissent des traits ostéologiques que nous retrouvons chez *Protobrama*, comme la mandibule de forme triangulaire, le raccourcissement du maxillaire, la perte du supramaxillaire, le grand développement de la branche ventrale du préoperculaire, la position de l'entoptérygoïde qui vient surplomber le carré, l'hypertrophie et l'orientation très oblique de la branche ventrale du cleithrum, etc. (cfr. E. C. STARKS, 1905 ; W. Mc L. CHAPMAN, 1934 ; C. F. DINEEN et P. S. STOKELY, 1954 et T. CAVENDER, 1969). Au niveau du corps et des nageoires impaires, *Protobrama* se montre, cependant, beaucoup plus spécialisé que les *Dalliidae* et les *Umbridae* qui gardent un schéma corporel encore assez primitif. Toutefois, l'importante spécialisation corporelle de *Protobrama* n'empêche nullement de penser que ce poisson a pu prendre naissance à partir de formes fossiles proches des actuels *Dalliidae* et *Umbridae*, d'autant plus que la forme très évoluée des neurépines et des hémépines de *Protobrama* se retrouve chez d'autres Salmoniformes très spécialisés, notamment chez le Sternoptychide *Argyropelecus* Cocco, A., 1829 (cfr. S. WEITZMAN, 1974).

Je propose donc de ranger les *Protobramidae* au sein des Salmoniformes du sous-ordre des Esocoïdes, aux côtés des *Esocidae*, des *Dalliidae* et des *Umbridae*. Cette position systématique demeure malgré tout sujette à un certain doute que seule pourra lever la découverte de nouveau matériel qui permettrait de mieux connaître anatomiquement le poisson en question.

SUMMARY

The author shows that *Tselfatia* is related to the *Bananogmiidae* but that the peculiar characters of that fish justify a special familial status, the *Tselfatiidae*. The Tselfatioids (= Plethodoids) are not Osteoglossomorphs but well Elopomorphs. *Protobrama* does not belong to the Tselfatioids nor the Osteoglossomorphs but represents probably a highly specialized family of Esocoid Salmoniforms.

BIBLIOGRAPHIE

- APPLEGATE, S. P. (1970). — The Vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII. The Fishes. *Field., Geol. Mem.*, Vol. 3, Nr 8, pp. 385-433, 31 fig.

- ARAMBOURG, C. (1943). — Note préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux. I. Les poissons du Djebel Tselfat (Maroc). *Bull. Soc. Géol. France*, 5^e sér., T. XIII, pp. 281-288, 2 pl.
- ARAMBOURG, C. (1954). — Les Poissons Crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Prot. Rép. Fr. Maroc, Dir. Prod. Ind. Min., Div. Min. Géol., Serv. Géol., Notes et Mém.*, N° 118, 188 pp., 68 fig. 20 pl.
- BERG, L. S. (1940). — Classification of Fishes, both recent and fossil. *Traz. Inst. Zool. Acad. Sc. U.R.S.S.*, Vol. 20, 286 pp., 263 fig., (trad. Angl. 1955).
- CAVENDER, T. (1969). — An Oligocene Mudminnow (family Umbridae) from Oregon with remarks on relationships within the Esocidae. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, Nr 660, 29 pp., 6 fig., 2 pl.
- CHAPMAN, W. Mc L. (1934). — The osteology of the Haplomous fish *Novumbra hubbsi* SCHULTZ with comparative notes on related species. *Journ. Morphol.*, Vol. 56, N° 2, pp. 371-405, 8 fig.
- DINEEN, C. F. et STOKELY, P. S. (1954). — Osteology of the central mudminnow, *Umbra limi*. *Copeia*, 1954, N° 3, pp. 169-170, 8 fig.
- FOREY, P. L. (1973). — A revision of the Elopiform Fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Geol., Suppl. 10, 222 pp., 92 fig.
- HAY, O. P. (1903). — On certain genera and species of North American Cretaceous Actinopteros Fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. XIX Art. 1, pp. 1-95, 72 fig., 5 pl.
- LE DANOIS, E. et LE DANOIS, Y. (1963). — L'ordre des Scombres. *Mém. I.F.A.N.*, N° 68, pp. 153-192, 19 fig.
- LOOMIS, F. B. (1900). — Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide Formation von Kansas. *U.S.A. Palaeontogr.*, B. XLVI, pp. 213-286, 13 fig. 9 pl.
- MONOD, Th. (1968). — Le complexe urophore des Poissons Téléostéens. *Mém. I.F.A.N.*, N° 81, 705 pp., 989 fig., 3 t.
- NELSON, G. J. (1973). — Notes on the Structure and Relationships of certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *Amer. Mus. Nov.*, Nr 2524, 31 pp., 9 fig.
- NYBELIN, O. (1973). — On the Caudal Skeleton of *Albula vulpes* (L.) (Pisces, Teleostei). *Zool. Script.*, Vol. 2, pp. 251-256, 3 fig.
- PATTERSON, C. (1964). — A review of Mesozoic Acanthopterygian Fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B, Biol. Sc., N° 739, Vol. 247, pp. 213-482, 103 fig., 4 pl.

- PATTERSON, C. (1967). — A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatiodei. *Ark. f. Zool.*, Ser. 2, B. 19, nr 8, pp. 215-234, 8 fig.
- ROSEN, D. E. et PATTERSON, C. (1969). — The structure and relationships of the Paracanthopterygian fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 141, Art. 3, pp. 357-474, 74 fig., 27 pl., 8 t.
- STARKS, E. C. (1905). — The osteology of *Dallia pectoralis*. *Zool. Jahrb.*, B. XXI, 3, pp. 249-262, 2 fig.
- TAVERNE, L. (sous presse). — 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.*, Vol. 90, 1976.
- WEILER, W. (1935). — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. STROMERS in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. *Abhandl. Bayer. Akad. Wissensch., Math.-naturwiss. Abt.*, N. F., H. 32, 57 pp., 6 fig., 3 pl.
- WEITZMAN, S. H. (1974). — Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of Stomiatoide families. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 153, Art. 3, pp. 327-478, 113 fig., 1 t.
- WOODWARD, A. S. (1901). — Catalogue of the fossil fishes of the British Museum (Natural History). Part IV. *Ed. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 636 pp., 22 fig., 19 pl.
- WOODWARD, A. S. (1942). — Some new and little-known Upper Cretaceous Fishes from Mount Lebanon. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 11, Vol. IX, XLV, pp. 537-568, 4 fig., 5 pl.

Université Libre de Bruxelles
Faculté des Sciences
Laboratoire de Zoologie Systématique

Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren)
Département de Zoologie
Section des Vertébrés

Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique
Département de Paléontologie
Section des Vertébrés Fossiles