



# RÉVISION DU GENRE *MARTINICHTHYS*, POISSON MARIN (TELEOSTEI, TSELFATIIFORMES) DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU KANSAS (ÉTATS-UNIS)

LOUIS TAVERNE

TAVERNE L. 2000. Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Téléostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). [Revision of the genus *Martinichthys*, marine fish (Teleostei, Tselfatiiformes) from the Late Cretaceous of Kansas (United States)]. *GEOBIOS*, **33**, 2: 211-222. Villeurbanne, le 31.04.2000.

Manuscrit déposé le 03.02.1999; accepté définitivement le 28.04.1999.

**RÉSUMÉ** - Le genre *Martinichthys* appartient à l'ordre des Tselfatiiformes et comprend deux espèces valables, *M. brevis* avec un rostre court et *M. ziphioides* avec un rostre long. Les espèces *M. acutus*, *M. alternatus*, *M. gracilis*, *M. intermedius* et *M. latus* sont des synonymes-juniors de *M. ziphioides*. Le genre se caractérise par cinq autapomorphies: un museau étiré en un rostre, un toit crânien étroit, les prémaxillaires qui forment un faux palais et qui cachent le vomer, l'absence de processus antérieur sur le maxillaire et le supraoccipital dépourvu de crête médiane. Malgré ses caractères spécialisés, *Martinichthys* conserve aussi des traits primitifs pour l'ordre, tels que la présence d'un basisphénoïde autogène et de trois plaques dentées linguales. Au sein des Tselfatiiformes, *Martinichthys* se rapproche plus particulièrement des genres *Plethodus* et *Thryptodus*.

**MOTS-CLÉS:** TELEOSTEI, TSELFATIIFORMES, *MARTINICHTHYS*, CRÉTACÉ SUPÉRIEUR MARIN, KANSAS, OSTÉOLOGIE.

**ABSTRACT** - The genus *Martinichthys* belongs to the order Tselfatiiformes and contains two valid species, *M. brevis* with a short rostrum and *M. ziphioides* with a long rostrum. The species *M. acutus*, *M. alternatus*, *M. gracilis*, *M. intermedius* and *M. latus* are junior synonyms of *M. ziphioides*. The genus is characterized by five autapomorphies: a snout lengthened in a rostrum, a narrow cranial roof, the premaxillae forming a secondary palate and hiding the vomer, the lack of an anterior process on the maxilla, and the supraoccipital without a median crest. Despite its specialized characters, *Martinichthys* also keeps some primitive features for the order, such as the presence of an auto-genous basisphenoid and of three lingual toothed plates. Within the Tselfatiiformes, *Martinichthys* appears especially close to the genera *Plethodus* and *Thryptodus*.

**KEYWORDS:** TELEOSTEI, TSELFATIIFORMES, *MARTINICHTHYS*, MARINE LATE CRETACEOUS, KANSAS, OSTEOLOGY.

## INTRODUCTION

Le genre *Martinichthys* McCLUNG, 1926 a été créé pour de grands téléostéens de la famille des Plethodidae, caractérisés par un museau étiré en un rostre (McClung 1926). La forte usure que présente le bout et la partie antéro-ventrale de ce rostre, chez tous les exemplaires connus, indique très probablement que ce poisson s'en servait pour fouiller la vase du fond marin à la recherche de proies. *Martinichthys* hantait les eaux de la mer intérieure nord-américaine au Crétacé supérieur. Ses restes ont été exhumés dans la Niobrara Formation du Kansas (États-Unis) et sont donc d'un âge géologique qui va du Coniacien jusqu'au début du Campanien (Schultze et al. 1982). Seuls des crânes, des rostres et quelques vertèbres ont été retrouvés. Presque rien n'est donc connu du squelette postcrânien. D'après la taille des pièces concernées, on peut estimer que les poissons complets approchaient ou même dépassaient légèrement le mètre de longueur.

L'espèce-type du genre est *Martinichthys brevis* McCLUNG, 1926 dont le rostre demeure modérément allongé. McClung (1926) décrit également une série d'autres espèces où le rostre s'allonge de façon net-

tement plus marquée: *Martinichthys ziphioides* (COPE, 1877), *M. acutus* McCLUNG, 1926, *M. alternatus* McCLUNG, 1926, *M. gracilis* McCLUNG, 1926, *M. intermedius* McCLUNG, 1926 et *M. latus* McCLUNG, 1926. Ces six dernières espèces ne diffèrent les unes des autres que par des changements mineurs de la forme de leurs rostres respectifs (McClung 1926: pl. 1). J'ai étudié le matériel en question. Ces légères différences morphologiques ne sont dues, à mon avis, qu'aux variations individuelles, sexuelles, d'âge ou à l'usure et ne justifient nullement la création d'espèces particulières. Je propose dès lors de considérer les cinq espèces à longs rostres innovées par McClung (1926) comme des synonymes-juniors de *Martinichthys ziphioides*, espèce quant à elle valable car différente de *M. brevis*.

La description ostéologique de McClung (1926) demeure très superficielle et ne permet guère une connaissance valable du crâne de *Martinichthys* ni d'envisager les rapports de ce poisson avec les autres genres de Plethodidae. Une révision de *Martinichthys* s'impose donc. C'est là le but du présent travail qui s'inscrit également dans la série des publications que je consacre à l'étude des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes (Taverne 1975, 1983,

1999 sous presse a, b), un ordre de grands téléostéens marins du Crétacé auquel appartient la famille des Plethodidae (Patterson 1993: 627; Nelson 1994: 90) et dont la forme rappelle celle des Scombridae et des Coryphaenidae actuels.

Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes ainsi que pour la discussion de leur position systématique au sein des Clupeocephala, je renvoie le lecteur à Taverne (sous presse a).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provient des collections des Départements de Paléontologie de l'Université du Kansas à Lawrence (KUVV) et de l'American Museum of Natural History à New York (AMNH).

### *Martinichthys brevis*:

N° KUVV 497 (holotype; crâne de 14 cm de longueur et quelques vertèbres; Sénonien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; côté sud de la Smoky Hill, Gove County, Kansas).

N° KUVV 40015 (neurocrâne de 16 cm de long et auquel manque le bout du rostre, quelques vertèbres et quelques fragments osseux; Sénonien; Niobrara Formation; Gove County, Kansas).

### *Martinichthys ziphioides*:

N° AMNH 2131 (holotype; rostre de 10 cm de long; Sénonien; Niobrara Formation; Gove County, Kansas).

N° KUVV 498 (neurocrâne presque complet de 20 cm de long et vingt-trois vertèbres; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; à ¼ de mille du ranch Neuenschwander, Trego County, Kansas).

N° KUVV 499 (rostre de 7,3 cm de long; holotype de *M. latus*; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; Martin's Canyon, Gove County, Kansas).

N° KUVV 500 (rostre de 4,2 cm de long; holotype de *M. alternatus*; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; 1 ½ mille au sud de Banner, Trego County, Kansas).

N° KUVV 501 (rostre de 5,2 cm de long; holotype de *M. intermedius*; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; 1 ½ mille au sud de Banner, Trego County, Kansas).

N° KUVV 502 (rostre de 2,7 cm de long; holotype de *M. acutus*; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; Martin's Canyon, Gove County, Kansas).

N° KUVV 503 (rostre de 2,9 cm de long; paratype de *M. acutus*; Sénonien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; escarpements du côté ouest du Secteur 3, Trego County, Kansas).

N° KUVV 504 (rostre de 5,5 cm de long; holotype de *M. gracilis*; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; Martin's Canyon, Gove County, Kansas).

N° KUVV 506 (rostre de 10 cm de long; Sénonien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; ouest du Kansas).

N° KUVV 507 (rostre de 9,5 cm de long; Coniacien; Smoky Hill Chalk Member de la Niobrara Formation; 1 ½ mille au sud de Banner, Trego County, Kansas).

Ce matériel a été étudié au moyen d'un stéréomi-

croscopie Wild M5 et les dessins réalisés par l'auteur grâce à une chambre claire (camera lucida).

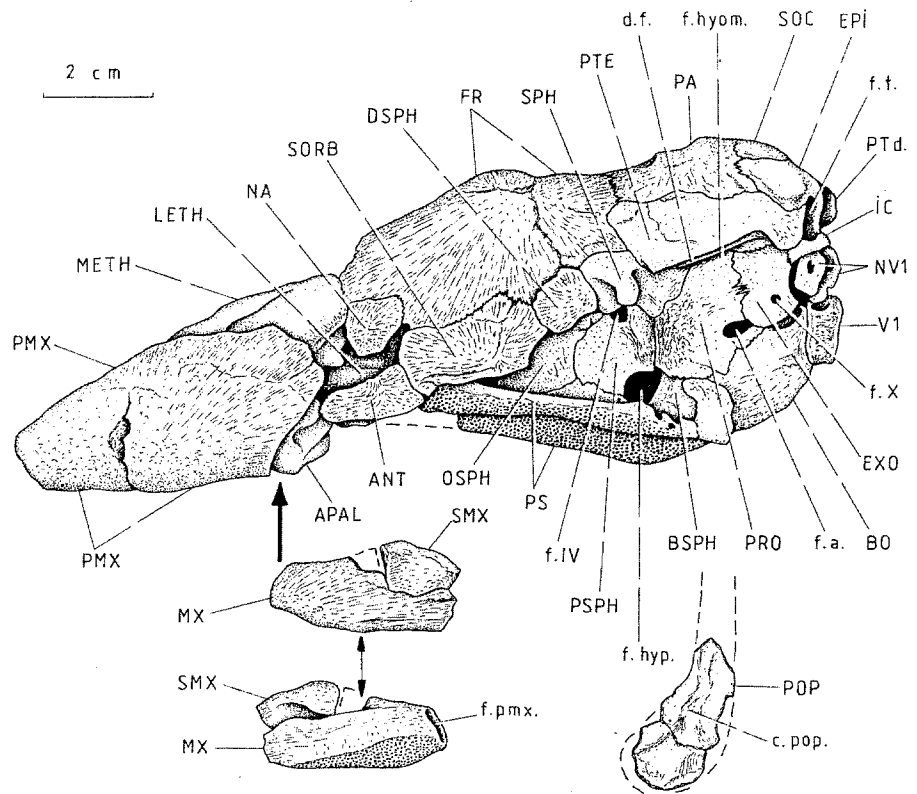
## ÉTUDE DU MATÉRIEL

### LE CRÂNE (Fig. 1-9)

Le neurocrâne est allongé chez *Martinichthys brevis* et très allongé chez *M. ziphioides*. Chez le premier, la hauteur maximale de ce neurocrâne représente 42 % de sa longueur, tandis qu'elle n'en vaut qu'à peu près 25 % chez le second. Ce neurocrâne est aussi comprimé latéralement. Cette compression est d'ailleurs fortement renforcée par l'écrasement latéral que les trois crânes retrouvés ont subi durant la fossilisation.

Le rostre, arrondi à son extrémité antérieure, est formé par la région voméro-ethmoïdienne et par les très vastes prémaxillaires qui la recouvrent d'un véritable capuchon osseux. Ce rostre est nettement plus long et plus fin chez *M. ziphioides* que chez *M. brevis*. La longueur du rostre (mesurée jusqu'à l'extrémité postérieure du mésethmoïde) vaut 158 % de sa hauteur maximale chez *M. brevis* (crâne N° KUVV 497), alors qu'elle en fait 327 % chez *M. ziphioides* (crâne N° KUVV 498). Le mésethmoïde est allongé, épais, très massif et fait d'une seule pièce, sans qu'on puisse y différencier un dermethmoïde et un supraethmoïde. Il s'encapsule littéralement dans les prémaxillaires qui en laissent cependant voir une partie dorsalement et latéralement mais qui le recouvrent et le cachent ventralement. Latéralement, près du bord postérieur du mésethmoïde, on observe une gouttière courte et étroite qui servait à l'articulation du bord antéro-médian du nasal. Le mésethmoïde et les prémaxillaires se soudent les uns aux autres. Cette fusion est moins prononcée chez *M. brevis* que chez *M. ziphioides*. On voit encore très clairement les sutures entre les deux prémaxillaires et entre ceux-ci et le mésethmoïde sur le crâne KUVV N° 497 de *M. brevis*, tandis que la fusion entre les trois os est déjà plus avancée sur le crâne KUVV N° 40015 de la même espèce. Chez *M. ziphioides*, au contraire, les deux prémaxillaires sont intimement soudés l'un à l'autre, sans qu'aucune suture ne persiste entre eux, et la suture avec le mésethmoïde est nettement plus estompée quoique toujours visible dorsalement sous forme d'une trace en forme de bourrelet. Ventralement et chez les deux espèces, les deux prémaxillaires se rejoignent complètement sur la ligne médiane du crâne, formant ainsi une sorte de faux palais qui recouvre et qui masque entièrement la région du vomer. Plus en arrière sur ce faux palais, les deux prémaxillaires restent séparés l'un de l'autre par une profonde échancrure. Chez *M. ziphioides*, la suture entre les deux prémaxillaires au niveau du palais a totalement disparu, alors qu'elle persiste chez *M. brevis*. Chez les deux espèces, la face ventrale des prémaxillaires est criblée de petites alvéoles, traces de l'implantation de denticules. Ces alvéoles sont estompées par l'usure dans la partie antérieure du rostre chez *M. ziphioides*. Sur le crâne KUVV N° 497 de *M. brevis*

FIGURE 1 - *Martinichthys brevis*. Crâne (holotype, KUVV N° 497) en vue latérale gauche. Le ptérotique est rabattu vers le prootique suite à la fossilisation et il masque en grande partie la *dilatator fossa* et la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire. Le bord antérieur du prootique et le processus ascendant du parasphénoïde manquent. Le maxillaire est montré séparé du prémaxillaire pour plus de clarté et représenté par ses faces externe (au-dessus) et interne (en dessous). Le préoperculaire est également représenté mais déplacé ventralement. ANT: antorbitaire, APAL: autopalatin, BO: basioccipital, BSPH: basisphénoïde, DSPH: dermosphénotique, EPI: épitotique (= épioccipital), EXO: exoccipital, FR: frontal, IC: intercalaire, LETH: ethmoïde latéral, METH: méséthmoïde, MX: maxillaire, NA: nasal, NV1: arc neural de la première vertèbre, OSPH: orbitosphénoïde, PA: pariétal, PMX: prémaxillaire, POP: préoperculaire, PRO: prootique, PS: parasphénoïde, PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde), PT d.: posttemporal droit, PTE: ptérotique, SMX: supramaxillaire, SOC: supraoccipital, SORB: supraorbitaire, SPH: sphénotique (= autosphénotique), VI: première vertèbre, c. pop.: canal sensoriel préoperculaire, d.f.: dilatator fossa, f.IV: foramen du nerf pathétique ou trochléaire (IV), f.X: foramen du nerf vague



(x), fa: fenêtre auditive, f.hyom.: fossette articulaire pour l'hyomandibulaire, fhyp: fenêtre hypophysaire, f.pmx.: fossette articulaire du maxillaire pour le prémaxillaire, f.t.: fosse temporale (= posttemporale). Skull (holotype, KUVV N° 497) in left lateral view. The pterotic is pressed down against the prootic by fossilisation and hides partially the dilatator fossa and the articular facet for the hyomandibular. The anterior border of the prootic and the processus ascendens of the parasphenoid are missing. The maxilla is shown disjoined from the premaxilla for a better view and is drawn on its outer (above) and inner (below) faces. The preoperculum is also figured but ventrally displaced. ANT: antorbital, APAL: autopalatine, BO: basioccipital, BSPH: basisphenoid, DSPH: dermosphenotic, EPI: epiotic (= epioccipital), EXO: exoccipital, FR: frontal, IC: intercalar, LETH: lateral ethmoid, METH: mesethmoid, MX: maxilla, NA: nasal, NV1: neural arch of the first vertebra, OSPH: orbitosphenoid, PA: parietal, PMX: premaxilla, POP: preoperculum, PRO: prootic, PS: parasphenoid, PSPH: pleurosphenoid (= pterosphenoid), PTd.: right posttemporal, SMX: supramaxilla, SOC: supraoccipital, SORB: supraorbital, SPH: sphenotic (= autosphenotic), VI: first vertebra, c.pop.: preopercular sensory canal, d.f.: dilatator fossa, f.IV: foramen for the trochlear or pathetic nerve (IV), f.X: foramen for the vagus nerve (X), f.a.: auditory fenestra, f.hyom.: articular facet for the hyomandibular, f.hyp.: hypophysial fossa, f.pmx.: maxillar articular facet for the premaxilla, f.t.: temporal (= posttemporal) fossa.

quelques rares denticules subsistent sur la face orale des prémaxillaires. La surface externe des prémaxillaires est ornée de minuscules fossettes et de ridules. Cette ornementation est beaucoup plus prononcée chez *M. brevis* que chez *M. ziphioides*. Chez *M. brevis*, on observe une paire de gros ethmoïdes latéraux, juste en arrière du méséthmoïde et coincés entre les frontaux et le parasphénoïde. Chez les spécimens de *M. ziphioides*, la région des ethmoïdes latéraux n'est pas conservée.

Une grande partie du nasal gauche est présente sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*. C'est un petit os, large mais peu allongé, plat et qui est articulé avec le bord latéral du frontal, dans une encoche située juste au-dessus de l'ethmoïde latéral. Le nasal n'est conservé chez aucun exemplaire de *M. ziphioides*.

Le toit crânien est formé des frontaux, des pariétaux, des ptérotiques, des épitotiques et du supraoccipital. Il n'est bien conservé que chez *M. brevis*, alors que seules des parties des frontaux sont visibles chez *M. ziphioides*. Ce toit crânien est allongé, étroit même dans la région pariéto-occipita-

le et paraît avoir été relativement plat. Toutefois, l'écrasement latéral subi lors de la fossilisation a marqué un angle entre les deux frontaux et entre les deux pariétaux qui, sur le crâne N° KUVV 497, sont rabattus de chaque côté dans un plan assez oblique. Chez *M. brevis*, les frontaux sont longs, modérément larges mais guère plus larges à l'arrière qu'à l'avant. L'extrémité postérieure du frontal se situe au niveau du bord arrière de l'orbite, juste au-dessus du sphénotique. On observe une petite gouttière le long de la portion médiane du bord latéral du frontal; elle sert à l'articulation avec le supraorbitaire. Les pariétaux sont grands, presque quadrangulaires, un peu plus longs que larges et en contact médian, déterminant ainsi un crâne de type médio-pariétal. Au milieu du toit crânien, les deux pariétaux se creusent en une longue dépression centrale, limitée de chaque côté par une crête peu marquée. Les ptérotiques sont allongés mais peu élevés. Au niveau de la jonction entre le ptérotique et le frontal, on observe, de chaque côté du crâne, un sphénotique massif et qui forme un gros processus postorbitaire latéral. Le sphénotique est proportionnellement plus vaste chez *M. ziphioides* que chez *M.*

FIGURE 2 - *Martinichthys brevis*. Crâne (holotype, KUVV N° 497) en vue latérale droite. Le bord antérieur du prootique et le processus ascendant du parasphénoïde manquent. Les troisième et quatrième infraorbitaires sont représentés déplacés sous le crâne pour plus de clarté. Même légende qu'à la Figure 1 et **FRd.,g.**: frontal droit, gauche, **HEMAP**: hémapophyse, **IORB3,4**: infraorbitaires 3,4, **PAd.,g.**: pariétal droit, gauche, **PMXd.,g.**: prémaxillaire droit, gauche, **d.p.**: dépression pariétale médiane, **f.c.i.**: foramen de la carotide interne. *Skull (holotype, KUVV N° 497) in right lateral view. The anterior border of the prootic and the processus ascendens of the parasphenoid are missing. The third and fourth infraorbitals are figured ventrally displaced for a better view. Same legend as in Figure 1 and **FRd.,g.**: right, left frontal, **HEMAP**: hemapophysis, **IORB3,4**: third and fourth infraorbitals, **PAd.,g.**: right, left parietal, **PMXd.,g.**: right, left premaxilla, **d.p.**: median parietal hollow, **f.c.i.**: foramen for the internal carotid.*

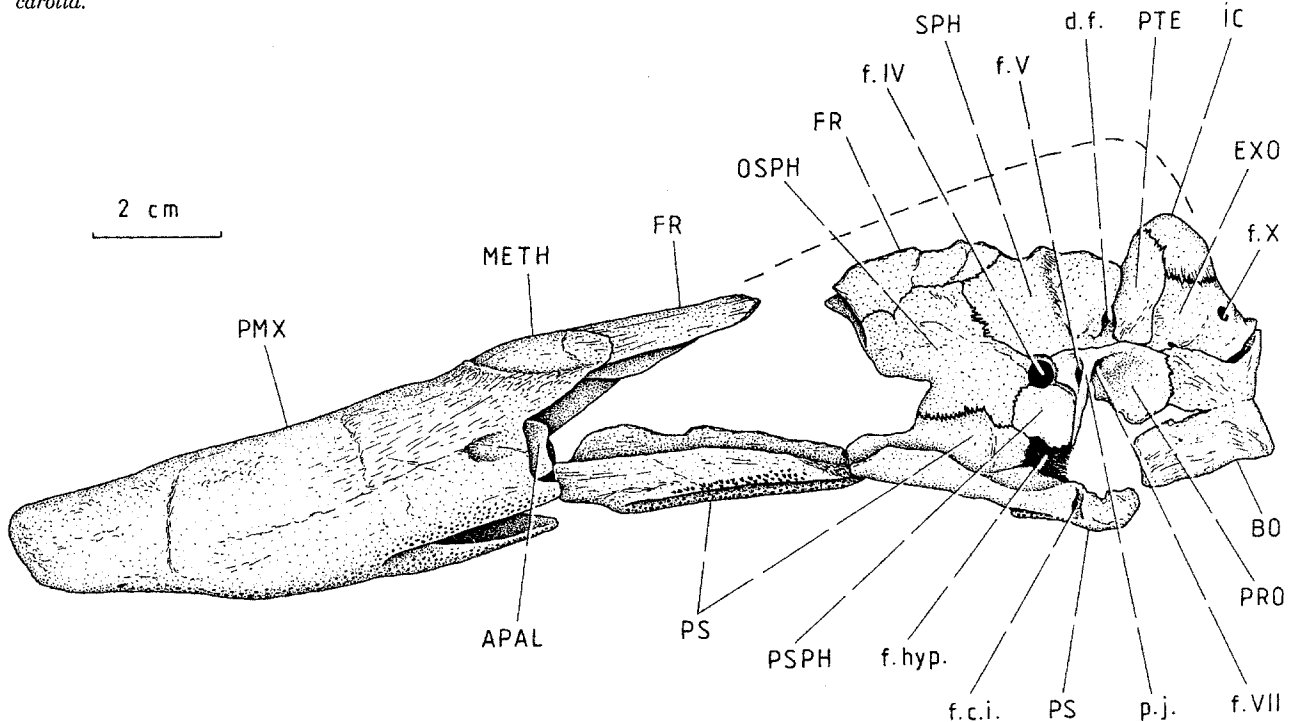
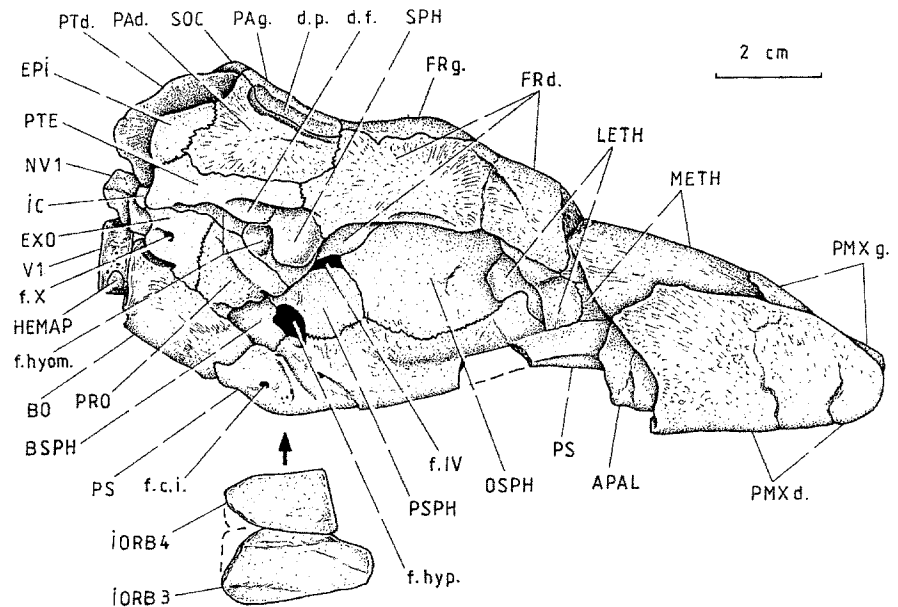
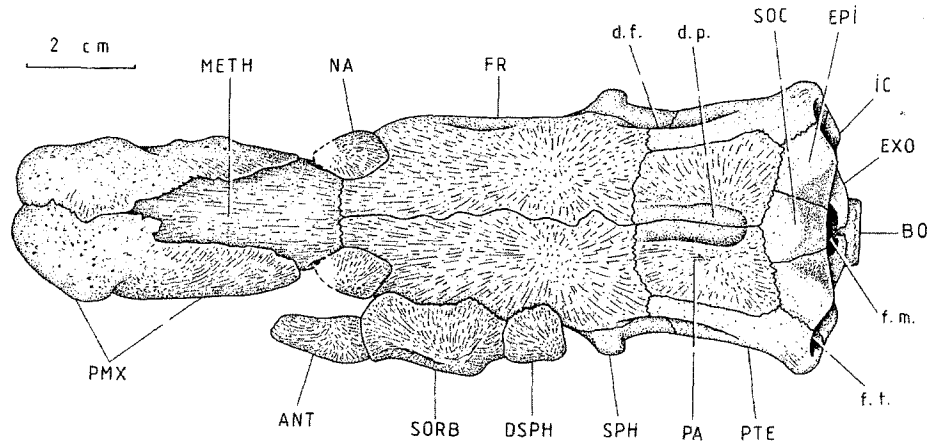


FIGURE 3 - *Martinichthys ziphioides*. Crâne (exemplaire KUVV N° 498) en vue latérale gauche. Le toit crânien l'ethmoïde latéral, le bas du prootique, le basisphénoïde et le processus ascendant du parasphénoïde manquent. Le ptérotique n'est que partiellement conservé et a été déplacé durant la fossilisation, cachant une grande partie de la *dilatator fossa* et la totalité de la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire. Même légende qu'aux Figures 1, 2 et **f.V.**: foramen du nerf trijumeau (V), **f.VII.**: foramen du tronc hyoïdeomandibulaire du nerf facial (VII), **p.j.**: pars jugularis. *Skull (specimen KUVV N° 498) in left lateral view. The cranial roof, the lateral ethmoid, the lower part of the prootic, the basisphenoid and the processus ascendens of the parasphenoid are missing. The pterotic is only partially preserved and displaced during fossilisation, hiding a great part of the dilatator fossa and completely the articular facet for the hyomandibular. Same legend as in Figures 1, 2 and **f.V.**: foramen for the trigeminal nerve (V), **f.VII.**: foramen for the truncus hyoideomandibularis of the facial nerve (VII), **p.j.**: pars jugularis.*

*brevis*. Le supraoccipital est petit et dépourvu de crête médiane. Les épitotiques sont bien développés et forment une légère protubérance à l'arrière du neurocrâne. Une petite *dilatator fossa* se dessine à cheval sur le sphénotique et le ptérotique. Elle se voit clairement du côté droit du crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*, tandis que la fossilisation l'a écrasée

sous le ptérotique du côté gauche. Une longue fossette articulaire pour l'hyomandibulaire se marque juste en dessous de la *dilatator fossa*, le long de la suture entre le ptérotique, le prootique et l'exoccipital ainsi que sur le sphénotique au niveau duquel elle s'élargit très nettement. Sur le crâne N° KUVV 498 de *M. ziphioides*, la fossilisation a rabattu le

FIGURE 4 - *Martinichthys brevis*. Reconstitution du crâne en vue dorsale d'après l'holotype KUVV N° 497 et l'exemplaire KUVV N° 40015. Même légende qu'aux Figures 1, 2 et f.m.: foramen magnum. Restoration of the skull in dorsal view based on the holotype KUVV N° 497 and the specimen KUVV N° 40015. Same legend as in Figures 1, 2 and f.m.: foramen magnum.



ptérotique vers le sphénotique, masquant ainsi la partie postérieure de la *dilatator fossa* et la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire.

Les os sphénoïdes sont vastes et l'orbitosphénoïde est encore nettement plus grand que le pleurosphénoïde. L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes rejoignent ventralement une aile dorso-médiane du parasphénoïde, formant ainsi un septum interorbitaire osseux complet. Chez *M. brevis*, l'orbitosphénoïde touche les ethmoïdes latéraux. Cela ne semble pas être le cas chez *M. ziphioides*. Quoique, chez ce dernier, les ethmoïdes latéraux ne soient pas connus, l'orbitosphénoïde se situe très loin en arrière du méséthmoïde, ce qui devait interdire tout contact avec les éventuels ethmoïdes latéraux. Un vaste foramen, situé entre le pleurosphénoïde, l'orbitosphénoïde, le sphénotique et le frontal chez *M. brevis* et entre le pleurosphénoïde, l'orbitosphénoïde et le sphénotique chez *M. ziphioides*, servait de passage pour le nerf trochléaire (IV). Les bords antérieurs des deux prootiques ainsi que les deux processus ascendants du parasphénoïde sont brisés sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*. Cela permet d'y distinguer un petit basisphénoïde massif, articulé avec l'aile dorso-médiane du parasphénoïde, juste en arrière des pleurosphénoïdes, et situé à l'entrée du myodome postérieur. Les processus ascendants du parasphénoïde et le bord antérieur des prootiques sont conservés sur l'autre crâne (KUVV N° 40015) de *M. brevis*, ce qui masque le basisphénoïde. Entre les pleurosphénoïdes, les prootiques et le basisphénoïde s'ouvre une vaste fenêtre hypophysaire qu'empruntaient probablement les deux nerfs optiques (II) pour émerger du neurocrâne. La région du basisphénoïde manque sur le crâne N° KUVV 498 de *M. ziphioides*. Le parasphénoïde est long et large, proportionnellement encore plus long chez *M. ziphioides* que chez *M. brevis*. Il porte une paire de courts processus ascendants qui s'articulent avec les prootiques mais ne remontent pas dorsalement jusqu'aux sphénotiques. Il est garni d'une aile médio-dorsale qui participe au septum interorbitaire. Sa large face ventrale est couverte, depuis l'extrémité antérieure de l'os jusqu'au niveau des processus ascendants, de petites alvéoles et de petits puits, traces d'implantation de denticules dont seuls quelques uns subsistent. Cette région denticulée est légèrement concave, la concavité s'accroissant vers

l'arrière. La largeur maximale de la plage denticulée représente 28 % de sa longueur chez *M. brevis* (crâne N° KUVV 497) et 19 % chez *M. ziphioides* (crâne N° KUVV 498). On observe également le foramen de la carotide interne percé dans le parasphénoïde, à la base du processus ascendant. Vers l'arrière, le parasphénoïde s'applique fermement contre le basioccipital, ne laissant nulle ouverture pour une éventuelle sortie du myodome. On n'observe pas de processus basiptérygoïdes. L'angle formé par les parties denticulée et postérieure du parasphénoïde est peu important.

Le bord antérieur du prootique est bien conservé sur le crâne N° KUVV 40015 de *M. brevis*, ce qui permet d'observer le complexe de la chambre trigémino-faciale et de la *pars jugularis*. Le foramen du nerf trijumeau (V) s'ouvre entre le prootique et le pleurosphénoïde. Le foramen du *truncus hyoideo-mandibularis* du nerf facial (VII) est situé nettement plus en arrière sur le prootique, déterminant ainsi une *pars jugularis* assez longue. Chez *M. ziphioides* (crâne N° KUVV 498), au contraire, le foramen du nerf trijumeau (V) est tout entier percé dans le prootique et ne touche pas au pleurosphénoïde. Le foramen du *truncus hyoideo-mandibularis* du nerf facial (VII) s'ouvre juste un peu en arrière du foramen précédent. La *pars jugularis* est donc ici très courte. On observe sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*, mais uniquement du côté gauche, une ouverture aux bords réguliers qui se creuse dans le prootique, à la limite de l'exoccipital et près de celle du basioccipital. Il s'agit probablement d'une fenêtre auditive. Une telle fenêtre existe parfois sur certains crânes de Tselfatiiformes (obs. pers.) et apparaît chez divers autres téléostéens. Les exoccipitaux encadrent le foramen magnum et sont percés ventralement par le foramen du nerf vague (X). Les intercalaires sont bien développés. Le basioccipital est massif, creusé ventro-médianement d'une gouttière aortique étroite et peu profonde. Il forme seul le condyle articulaire neurocrânien pour la première vertèbre. Ce condyle est ovale, nettement plus haut que large.

Les fosses temporales (= posttemporales) s'ouvrent sur la face arrière du neurocrâne, entre l'épitémique, le ptérotique et l'intercalaire. Ces fosses ne sont pas visibles sur la face latérale du crâne car elles sont couvertes dorso-latéralement par le ptérotique. Le

FIGURE 5 - *Martinichthys brevis*. Crâne (holotype, KUVV N° 497) en vue ventrale (au-dessus) et en vue dorsale partielle (en dessous). L'arrière de ce crâne a subi une forte compression latérale durant la fossilisation. Même légende qu'aux Figures 1, 2, 3 et ENPTg.(f.): entoptérygoïde gauche (fragment), g.a.: gouttière aortique du basioccipital. Skull (holotype, KUVV N° 497) in ventral view (above) and in partial dorsal view (below). The rear of this skull has undergone a strong lateral compression during fossilisation. Same legend as in the Figures 1, 2, 3 and ENPTg.(f.): left entopterygoid (fragment), g.a.: aortic groove of the basioccipital.

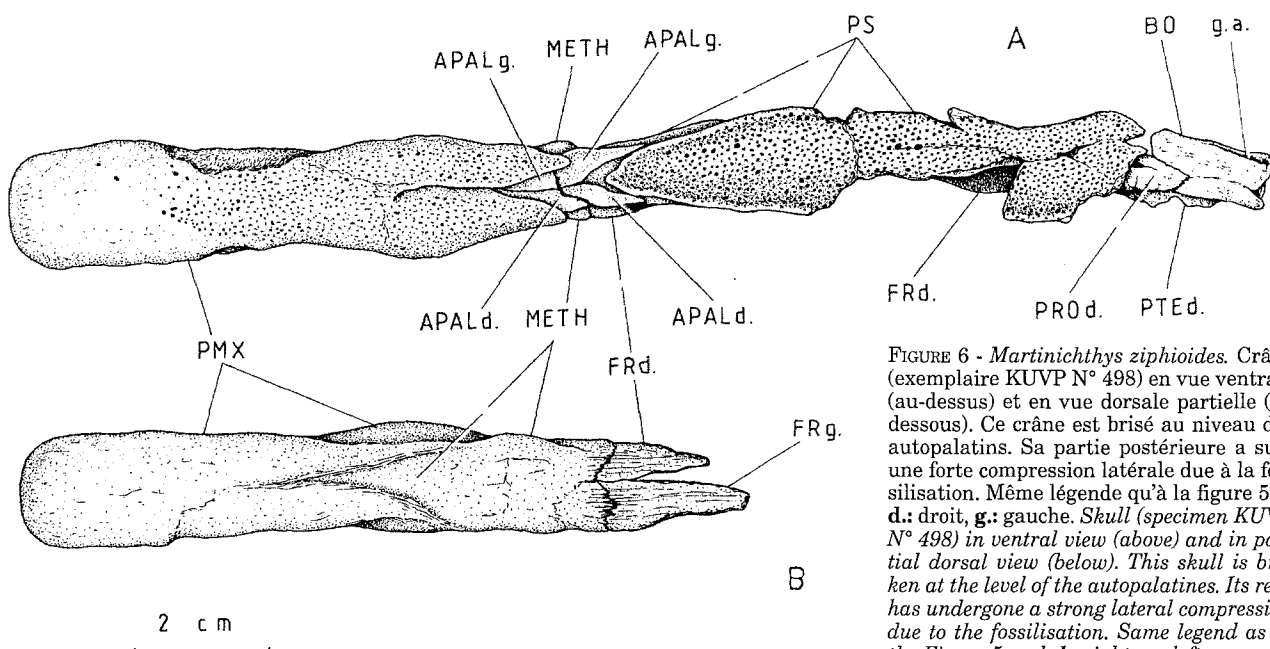
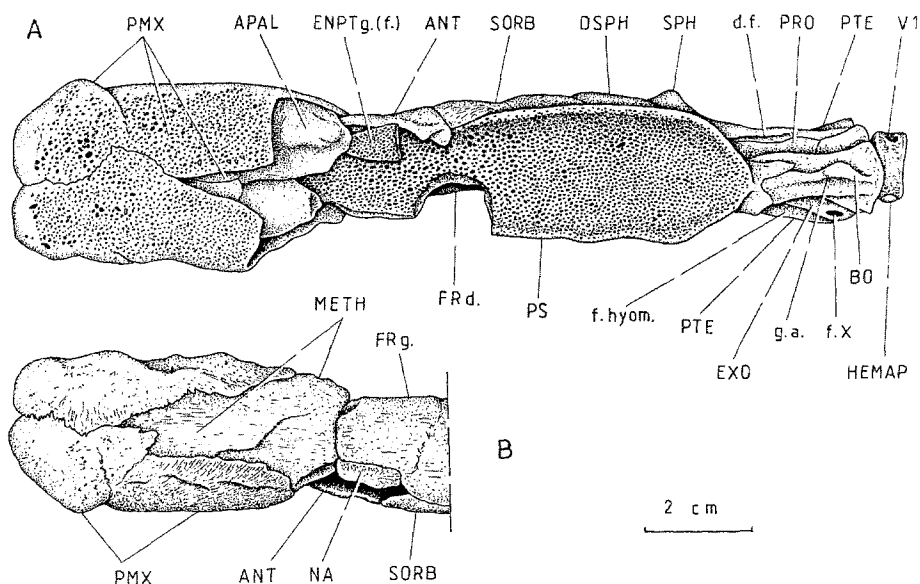


FIGURE 6 - *Martinichthys ziphioides*. Crâne (exemplaire KUVV N° 498) en vue ventrale (au-dessus) et en vue dorsale partielle (en dessous). Ce crâne est brisé au niveau des autopalatin. Sa partie postérieure a subi une forte compression latérale due à la fossilisation. Même légende qu'à la figure 5 et d.: droit, g.: gauche. Skull (specimen KUVV N° 498) in ventral view (above) and in partial dorsal view (below). This skull is broken at the level of the autopalatin. Its rear has undergone a strong lateral compression due to the fossilisation. Same legend as in the Figure 5 and d.: right, g.: left.

supratemporal (= extrascapulaire) n'est pas conservé. Il n'y a pas de fosse subtemporale.

Quelques os de la série circumorbitaire droite sont préservés sur le crâne N° KUVV N° 497 de *M. brevis*: l'antorbitaire, le supraorbitaire, le dermosphénotique et deux des trois infraorbitaires postérieurs. L'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique sont articulés entre eux. L'antorbitaire est plus allongé que haut. Le supraorbitaire est large et articulé avec le frontal. Le dermosphénotique est petit et articulé, lui aussi, avec le frontal. Par contre, ce dermosphénotique ne chevauche pas le ptérotique, contrairement à d'autres Tselfatiiformes (obs. pers.). Les troisième et quatrième infraorbitaires sont vastes et plus longs que hauts. Le troisième est encore un peu plus grand que le quatrième.

L'arc palato-carré droit est presque entièrement conservé sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*. Seul le métaptérygoïde manque. Chez *M. ziphioides*,

il n'y a que les autopalatin qui soient connus. L'autopalatin est un os volumineux qui s'accôle latéralement à l'arrière du méséthmoïde et qui glisse en grande partie sous le prémaxillaire. Le dermopalatin est petit, denticulé, situé devant l'ectoptérygoïde et sous la partie la plus antérieure de l'entoptérygoïde. Ce dermopalatin n'est pas soudé à l'autopalatin. L'ectoptérygoïde est allongé, pointu à l'avant, élargi à l'arrière, tandis que l'entoptérygoïde, encore un peu plus long, reste large sur toute son étendue. Les faces internes de l'ectoptérygoïde et de l'entoptérygoïde sont presque complètement couvertes de petites alvéoles et de petits puits, traces des denticules qui s'y plantaient. Le carré est bien développé, en forme de triangle équilatéral, garni d'un gros condyle articulaire pour la mandibule et dépourvu de processus quadratojugal différencié. Le bord ventral de l'os porte une étroite rainure qui servait à l'articulation avec le préoperculaire.

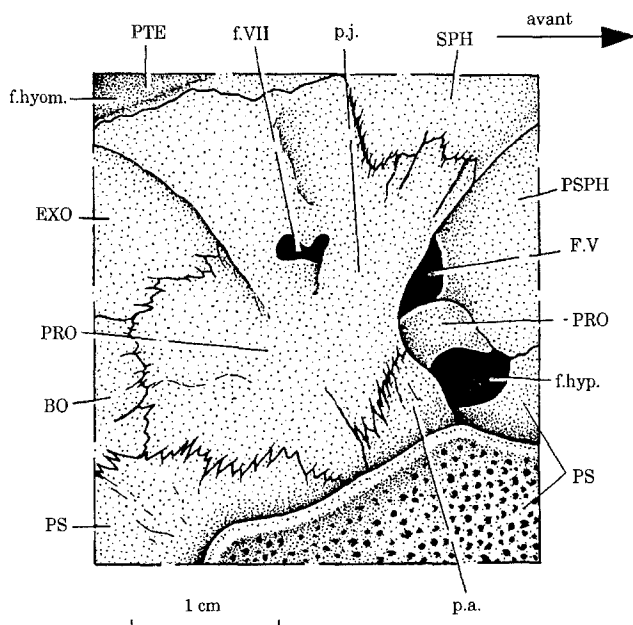


FIGURE 7 - *Martinichthys brevis*. Le prootique droit de l'exemplaire KUVV N° 40015 en vue ventro-oblique pour montrer le complexe de la *pars jugularis* et de la chambre trigémino-faciale. Même légende qu'aux Figures 2, 3 et p.a.: processus ascendant du parasphénoïde. The right prootic of the specimen N° 40015 in ventro-oblique view to show the *pars jugularis* and trigemino-facial chamber complex. Same legend as in the Figures 2, 3 and p.a.: processus ascendens of the parasphenoid.

La mâchoire supérieure ainsi que la mandibule sont en grande partie conservées sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*. Outre le prémaxillaire, chaque hémimâchoire supérieure comporte aussi un maxillaire qui borde la bouche en arrière du prémaxillaire et un seul supramaxillaire. La surface externe de ces deux os est ornée de ridules. Le maxillaire est court, plus court que le prémaxillaire, et large. Il porte une plage de denticules sur sa face interne, le long de son bord ventral. Son bord antérieur n'est pas renflé en un condyle articulaire; il demeure, au contraire, large et plat mais il se creuse d'une étroite gouttière verticale qui permet l'articulation avec la partie ventrale du bord postérieur du prémaxillaire. Le bord supérieur du maxillaire se creuse d'une encoche dans laquelle s'articule la partie antérieure du petit supramaxillaire, ce qui est le cas chez de nombreux Tselfatiiformes (obs. pers.). La mandibule est allongée, paraît modérément élevée et quand on l'articule sur le neurocrâne via le carré et l'hyomandibulaire, on observe que son extrémité antérieure demeure un peu en retrait par rapport à celle du rostre. Le bord supérieur du dentaire est garni d'une large plage de denticules qui, vers l'avant, déborde largement à la fois sur les faces interne et externe de l'os. Dans la région symphysaire, le dentaire montre, sur sa face interne, en dessous de la plage denticulée, une grande crête oblique qui sert à l'articulation avec l'os homologue de l'autre hémimandibule. L'angulaire et le rétroarticulaire sont complètement soudés, sans qu'aucune suture ne subsiste entre les deux os. L'articulaire est grand, massif et autogène. Son bord supérieur dépasse celui de l'angulaire et se voit même sur la

face externe de la mandibule. La fossette articulaire pour le carré est creusée dans l'angulo-rétroarticulaire et dans l'articulaire. Le cas d'un autre tselfatiiforme, *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, 1943, montre néanmoins que le rétroarticulaire ne participe pas à la formation de cette fossette chez les poissons de cet ordre (Taverne sous presse a: fig. 4B). L'angulaire se prolonge au-delà de la fossette en un fort processus postarticulaire remontant. Quelques traces du canal sensoriel mandibulaire s'observent sur les faces externes du dentaire et de l'angulaire. L'ouverture postérieure du canal est située sur la face interne de l'angulaire, à la base du processus postarticulaire.

Les os de la série operculaire sont mal connus. Des parties du préoperculaire gauche, de l'operculaire droit, du sous-operculaire droit et de quatre rayons branchiostèges droits subsistent sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*. Le préoperculaire montre une branche ventrale très courte et une branche dorsale étroite et plus longue. Des traces du canal sensoriel préoperculaire se remarquent à la surface de l'os. La partie conservée de l'operculaire est trop réduite pour que l'on puisse estimer sa forme et son étendue. Le sous-operculaire et les rayons branchiostèges sont larges. La surface externe des os de la série operculaire est ornée de ridules.

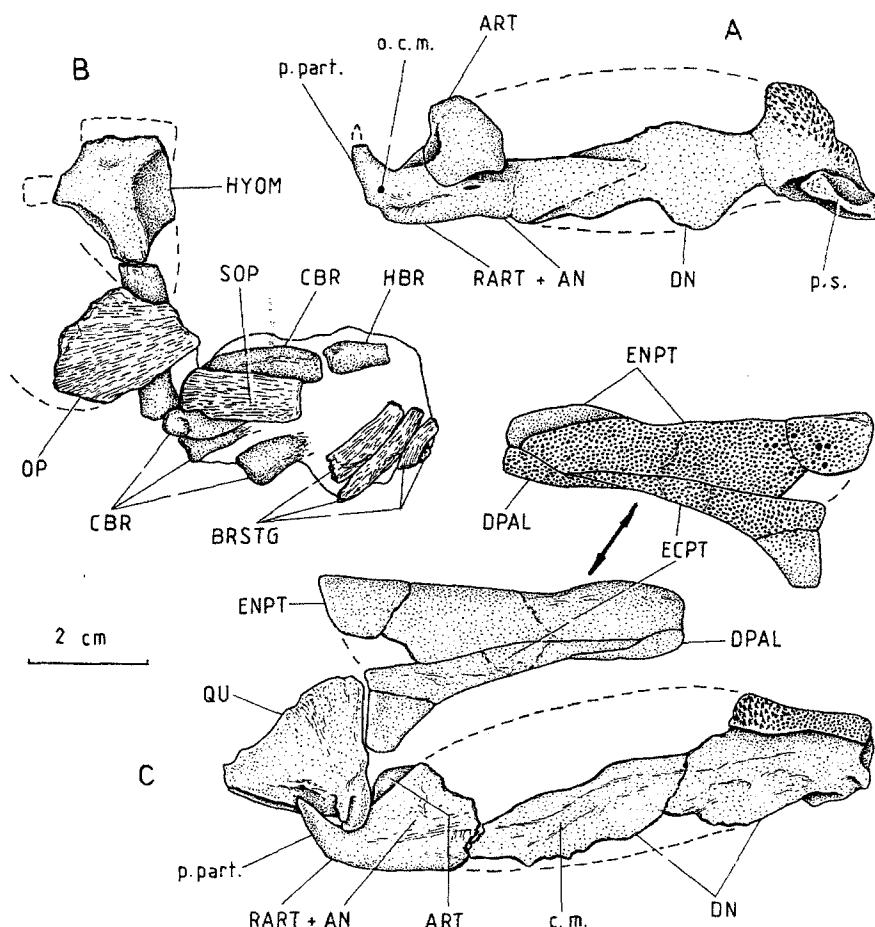
#### LE SQUELETTE HYOIDEO-BRANCHIAL (Fig. 8B, 10)

Des portions importantes de l'arc hyoïdien et du squelette branchial sont conservées sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*.

Deux grands morceaux de l'hyomandibulaire droit permettent d'en restituer approximativement la forme. Il est large dorsalement et s'étire ventralement en une tige osseuse longue et épaisse. Le *processus opercularis* est présent mais brisé et l'on ne peut donc guère estimer sa longueur. Ni le symplectique ni le cératohyal postérieur ne sont connus. Le cératohyal antérieur est massif, deux et demi fois aussi long que large et dépourvu de foramen béryciforme. Les hypohyaux dorsal et ventral sont très développés. Le basihyal est épais, allongé et recouvert sur toute sa longueur d'un large dermobasihyal denticulé et à surface convexe.

Les trois premiers basibranchiaux sont ossifiés et recouverts par un très long et très large dermobasibranchial denticulé, à surface convexe et que la fossilisation a brisé en trois fragments. Un dermobasibranchial postérieur, correspondant au quatrième arc branchial, existe également. Il est plus petit, denticulé, à surface convexe et n'est pas associé à un basibranchial osseux, la région basibranchiale des quatrième et cinquième arcs demeurant cartilagineuse chez les téléostéens. L'existence d'un dermobasibranchial du quatrième arc est rare chez les téléostéens et semble correspondre à l'état primitif du squelette branchial chez ces poissons puisqu'un tel os est connu chez quelques Elopomorpha, de très rares Osteoglossomorpha ainsi que chez les Esociformes (Nelson 1968: fig. 5, 8, 1969: fig. 7A, pl. 1, fig. 3, , pl. 2, fig. 1, 2, pl. 7, fig. 2). La couverture osseuse dermique denticulée de la région basihyo-basibranchiale est

FIGURE 8 - *Martinichthys brevis*. Holotype KUVV N° 497: (A) l'hémi-mandibule gauche en vue interne; (B) l'hyomandibulaire, des fragments de la série operculaire et quelques os branchiaux; (C) l'hémi-mandibule et l'arc palatin droits en vue externe, avec les os ptérygo-palatins représentés également en vue interne (au-dessus). AN: angulaire (= angulo-splénial), ART: artulaire, BRSTG: rayons branchiostèges, CBR: cératobranchiaux, DN: dentaire (= dento-splénial, dentalo-splénial), DPAL: dermopalatin, ECPT: ectoptérygoïde, ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde, mésoptérygoïde), HBR: hypobranchial, HYOM: hyomandibulaire, OP: operculaire, QU: carré (= quadratique), RART: rétroarticulaire, SOP: sous-operculaire, c.m.: canal sensoriel mandibulaire, o.c.m.: ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire, p.part.: processus postarticulaire de l'angulaire, p.s.: processus symphysaire interne du dentaire. Holotype KUVV N° 497: (A) left hemimandible in inner view; (B) the hyomandibular, fragments of the opercular bones serie, and a few branchial bones; (C) right hemimandible and palatine arch in outer view, with the pterygo-palatine bones also figured in inner view (above). AN: angular (= angulo-splénial), ART: articular, BRSTG: branchiostegal rays, CBR: ceratobranchials, DN: dentary (= dento-splénial, dentalo-splénial), DPAL: dermopalatine, ECPT: ectopterygoid, ENPT: entopterygoid (= endopterygoid, mesopterygoid), HBR: hypobranchial, HYOM: hyomandibular, OP: operculum, QU: quadrate, RART: retroarticular, SOP: suboperculum, c.m.: mandibular sensory canal, o.c.m.: posterior opening of the mandibular sensory canal, p.part.: postarticular process of the angular, p.s.: inner symphyseal process of the dentary.



donc réalisée ici par trois plaques distinctes et articulées entre elles. Des fragments de quatre cératobranchiaux et d'un hypobranchial droits sont également visibles dans la partie du crâne qui comporte quelques morceaux d'os de la série operculaire. Deux autres petits os isolés appartiennent aussi au complexe branchial. Il s'agit d'un épibranchial gauche et d'un pharyngobranchial. L'épibranchial est court, renflé à l'une de ses extrémités, aplati à l'autre et porte une petite expansion osseuse dorsale aliforme. Le pharyngobranchial est étroit, allongé, assez plat et garni d'une carène qui traverse toute sa face dorsale, tandis que sa face pharyngienne est entièrement couverte de petites dents coniques et pointues. Cela indique que cet os résulte de la fusion d'un pharyngobranchial et d'un dermopharyngobranchial. Compte tenu de la taille de cet os et de son allongement, il s'agit très probablement du pharyngobranchial du troisième arc.

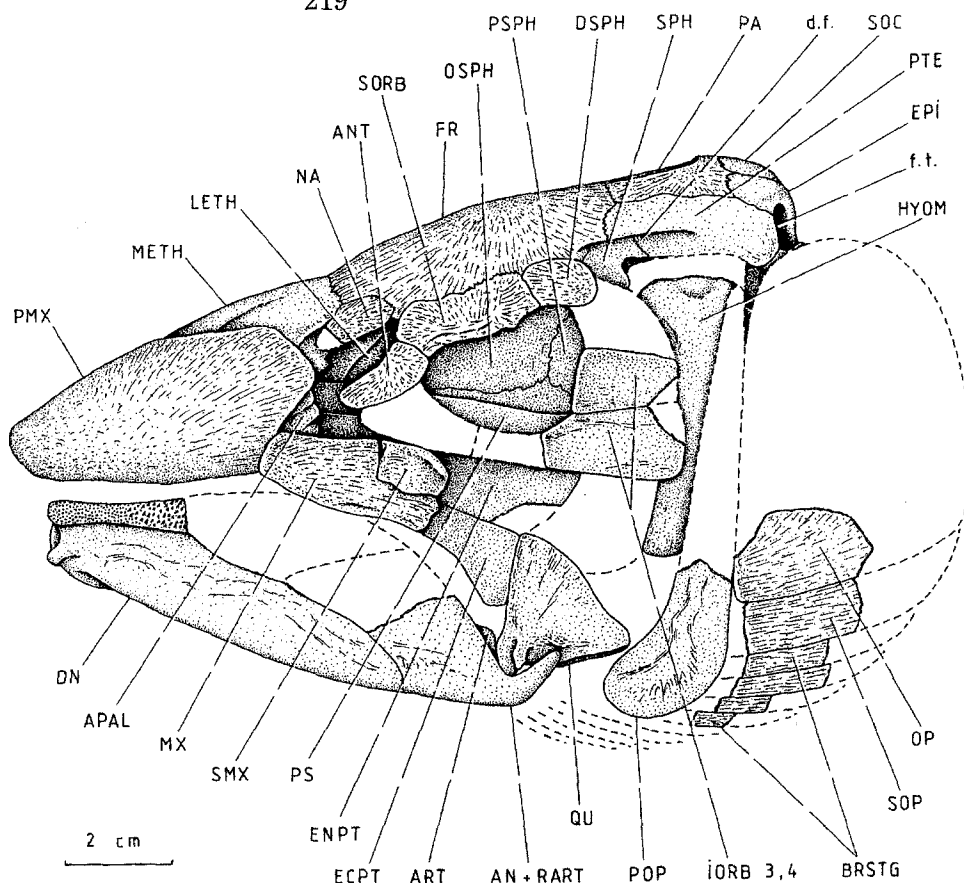
#### LES CEINTURES (Fig. 2)

Le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis* a conservé son posttemporal droit. C'est un grand os, long, large et plat que la fossilisation a enfoncé entre le supraoccipital et l'épiotique. Rien d'autre n'est connu de la ceinture scapulaire ni de la ceinture pelvienne.

#### LE SQUELETTE AXIAL (Fig. 1, 2)

Quelques vertèbres abdominales sont connues chez les deux espèces de *Martinichthys*. Ces vertèbres sont plus hautes que larges, avec des faces latérales ornées de fines stries horizontales et de quelques très petites alvéoles. La première vertèbre est encore plus étroite que les suivantes. Les premières vertèbres ont une section ovale et sont beaucoup plus hautes que larges. Les vertèbres ultérieures acquièrent une section plus arrondie. Dorsalement, les vertèbres sont creusées de deux petites fossettes dans lesquelles s'articulent les arcs neuraux autogènes. Ventro-latéralement, on observe deux autres fossettes qui reçoivent les arcs hémaux autogènes. Au niveau abdominal, l'arc hémal est représenté par une paire d'hémapophysés réduites à de petits osselets globuleux. Sur le crâne N° KUVV 497 de *M. brevis*, la première vertèbre est restée fixée au basioccipital et elle porte encore son arc neural autogène. Celui-ci est composé d'une paire de petites plaques osseuses accolées aux exoccipitaux, de part et d'autre du *foramen magnum*. Ce premier arc neural ne porte pas de neurépine. Les vertèbres caudales, les côtes, les arêtes, les neurépines, les hémépines, le complexe urophore et les nageoires impaires ne sont pas connus.

FIGURE 9 - *Martinichthys brevis*. Reconstitution du crâne en vue latérale gauche d'après l'holotype KUVV 497 et l'exemplaire KUVV N° 40015. Même légende qu'aux Figures 1, 2, 4, 5 et 8. Restoration of the skull in left lateral view from the holotype KUVV N° 497 and the specimen KUVV N° 40015. Same legend as in the Figures 1, 2, 4, 5 and 8.



## DISCUSSION

### MARTINICHTHYS ET LES TSELFATIIFORMES

Les divers os crâniens à plages denticulées, criblées de petites alvéoles et de petits puits que nous retrouvons chez *Martinichthys* sont typiques des Tselfatiiformes (Hay 1903: fig. 32, 34, par exemple; obs. pers.). Il en va de même des antorbitaire, supra-orbitaire et dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal et le ptérotique (Loomis 1900: pl. 21, fig. 2; Stewart 1900: pl. 64; Hay 1903: fig. 23; Taverner 1999c: fig. 2). Les grands pariétaux quadrangulaires jointifs et creusés d'une dépression médiane sont également un caractère qui se retrouve chez la plupart des Tselfatiiformes (Loomis 1900: pl. 21, fig. 1; Hay 1903: fig. 27; Taverner 1999c: fig. 2; obs. pers.). Le septum interorbitaire osseux complet est un autre trait typique de cet ordre (Loomis 1900: pl. 22, fig. 9; Hay 1903: fig. 28, 30; Taverner 1983: fig. 3, sous presse b: fig. 4A) même s'il peut se retrouver dans quelques autres familles téléostéennes. Considérés ensemble, ces quelques caractères ne laissent subsister aucun doute quant à l'appartenance de *Martinichthys* à l'ordre des Tselfatiiformes.

Par ailleurs, *Martinichthys* représente un genre valable puisqu'il se différencie de tous les autres genres de Tselfatiiformes par au moins cinq caractères uniques:

- (1) le toit crânien est étroit. Chez les autres Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat, celui-ci est très large sur toute l'étendue de sa longueur (Loomis 1900: pl. 21, fig. 1; Hay 1903: fig. 23, 27; Taverner 1999c: fig. 2).
- (2) le museau qui s'allonge en un rostre formé par le massif voméro-méséthmoïdien que recouvrent partiellement les très vastes prémaxillaires qui s'y

soudent plus ou moins complètement. Aucun autre représentant des Tselfatiiformes n'offre un museau étiré en rostre.

(3) les bords oraux des prémaxillaires s'étirent en deux ailes osseuses ventrales denticulées qui se rejoignent sur la ligne médiane du crâne, formant ainsi une sorte de faux palais qui cache entièrement le vomer. Un tel faux palais n'est connu chez aucun autre genre de Tselfatiiformes.

(4) Le maxillaire perd son condyle antérieur. Son bord antérieur reste plat mais se creuse d'une étroite gouttière qui sert à l'articulation avec le bord postéro-ventral du prémaxillaire. Chez la plupart des Tselfatiiformes, le prémaxillaire est renflé antérieurement en un gros condyle (Loomis 1900: pl. 21, fig. 7a, b; obs. pers.). Chez quelques formes évoluées, telles que *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, 1943, le maxillaire perd également son condyle et l'articulation avec le prémaxillaire devait alors se réaliser par simple contact entre les deux os via une attache ligamentaire (Taverner 1983: fig. 2).

(5) le supraoccipital a perdu sa crête médiane, laquelle est petite mais présente chez les autres genres de l'ordre.

### LES DIAGNOSES DU GENRE *MARTINICHTHYS* ET DE SES DEUX ESPÈCES

La présente étude permet de proposer pour *Martinichthys* une nouvelle diagnose plus complète que celle donnée par McClung (1926): tselfatiiforme de grande taille; tête allongée et avec un toit crânien étroit et assez plat; museau étiré en un rostre plus ou moins long, à bout arrondi, où les prémaxillaires de très grande taille enveloppent presque complètement le massif voméro-méséth-

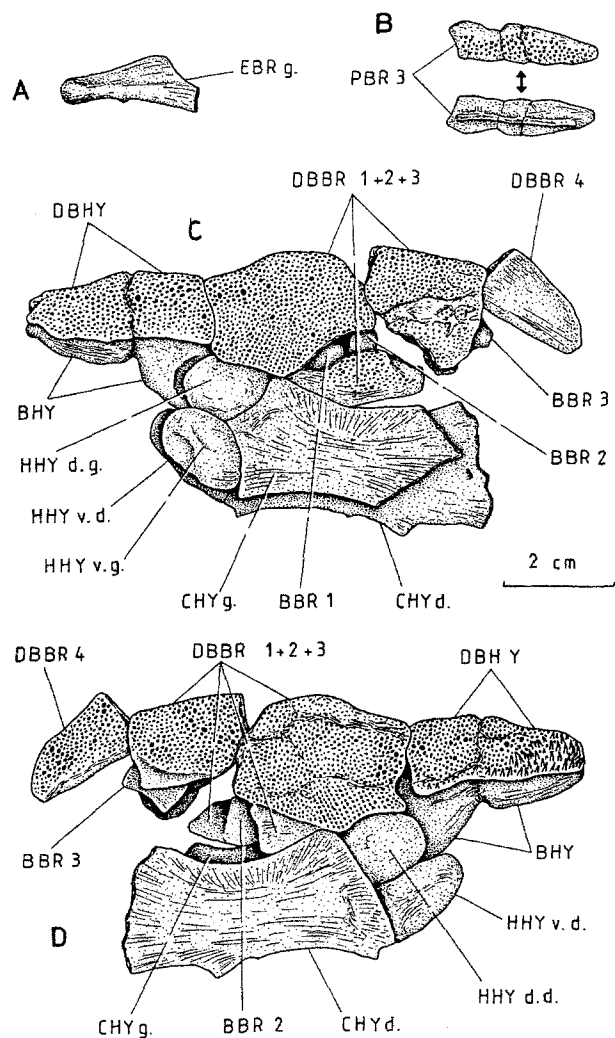


FIGURE 10 - *Martinichthys brevis*. Holotype KUVN N° 497: (A) un épibranchial gauche; (B) le troisième pharyngobranchial vu par ses faces ventrale (au-dessus) et dorsale (en dessous); (C) le squelette hyoïdeobranchial en vue latérale gauche; (D) le squelette hyoïdeobranchial en vue latérale droite. **BBR1,2,3**: basibranchiaux des trois premiers arcs, **BHY**: basihyal (= entoglosse), **CHYd.,g.**: céra-tohyal antérieur droit, gauche, **DBBR1+2+3**: dermobasibranchial unique des trois premiers arcs, **DBBR4**: dermobasibranchial du quatrième arc, **DBHY**: dermobasihyal (= dermentoglosse), **EBRg.**: épibranchial gauche, **HHYd.d.,g.**: hypohyal dorsal droit, gauche, **HHYv.d.,g.**: hypohyal ventral droit, gauche, **PBR3**: troisième pharyngobranchial. Holotype KUVN N° 497: (A) one left epibranchial; (B) the third pharyngobranchial seen from its ventral (above) and dorsal (below) faces; (C) the hyoideo-branchial skeleton in left lateral view; (D) the hyoideo-branchial skeleton in right lateral view. **BBR1,2,3**: basibranchials of the three first arches, **BHY**: basihyal (= entoglossum), **CHYd.,g.**: right, left anterior ceratohyal, **DBBR1+2+3**: single dermobasibranchial of the three first arches, **DBBR4**: dermobasibranchial of the fourth arch, **DBHY**: dermobasihyal (= dermentoglossum), **EBRg.**: left epibranchial, **HHYd.d.,l.**: right, left dorsal hypohyal, **HHYv.d.,g.**: right, left ventral hypohyal, **PBR3**: third pharyngobranchial.

moïdien et s'y soudent plus ou moins intimement; faces ventrales des prémaxillaires denticulées, jointives et formant un faux palais qui cache la région du vomer; maxillaire court et large, portant une plage denticulée sur sa face interne, le long de son bord ventral, et articulé au prémaxillaire par une étroite gouttière verticale de son bord antérieur; un seul petit supramaxillaire articulé anté-

rieurement dans une encoche du bord dorsal du maxillaire; ethmoïdes latéraux de grande taille; nasaux courts, larges et articulés aux frontaux; grands pariétaux quadrangulaires jointifs et creusés d'une dépression médiane; parasphénoïde long, large et à face ventrale concave et denticulée sur toute sa longueur; orbitosphénoïde, pleurosphénoïdes et aile dorso-médiane du parasphénoïde formant un septum interorbitaire osseux complet; orbitosphénoïde beaucoup plus vaste que le pleurosphénoïde; basisphénoïde autogène; fosse temporale ouverte postérieurement entre le ptérotique, l'épiotique et l'intercalaire et couverte dorso-latéralement par le ptérotique; *dilatator fossa* de petite taille, creusée sur le sphénotique et le ptérotique; fossette articulaire pour l'hyomandibulaire étirée à la limite du sphénotique, du ptérotique, du prootique et de l'exoccipital et très large à l'avant, sur le sphénotique; supraoccipital dépourvu de crête médiane; basioccipital formant seul le condyle neurocrânien pour la première vertèbre; antorbitaire, supraorbitaire et dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal; autopalatin autogène, très massif et partiellement encapuchonné par le prémaxillaire; petit dermopalatin denticulé; entoptérygoïde et ectoptérygoïde bien développés, plats et denticulés sur toute leur surface interne; carré en forme de triangle équilatéral; mandibule allongée mais moins longue que le rostre; dentaire portant une vaste plage denticulée qui débord largement sur les faces externe et interne de l'os; gros articulaire autogène; rétroarticulaire et angulaire soudés; fossette articulaire pour le carré creusée dans l'angulo-rétroarticulaire et l'articulaire; ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire située sur la face interne de l'angulaire; préoperculaire à branche ventrale courte et large; hyomandibulaire large dorsalement, garni d'un *processus opercularis* et étiré ventralement en une longue tige épaisse; revêtement denticulé osseux dermique de la région basihyo-basibranchiale formé par trois grandes et larges plaques articulées entre elles et à surface convexe, le dermobasihyal, le dermobasibranchial des trois premiers arcs et le dermobasibranchial du quatrième arc; barre hyoïdienne très massive; troisième pharyngobranchial allongé, étroit et denticulé sur toute sa surface ventrale; vertèbres plus hautes que larges, finement striées sur leurs faces latérales et creusées dorsalement et ventro-latéralement d'une paire de petites alvéoles pour l'articulation des arcs neuraux et hémaux autogènes; première vertèbre plus courte que les suivantes; premières vertèbres à section ovale, plus haute que large et vertèbres ultérieures à section arrondie; premier arc neural pair, dépourvu de neurépine, accolé au crâne de part et d'autre du *foramen magnum*; premiers arcs hémaux réduits à des hémaphyses en forme de petits nodules osseux.

La nouvelle diagnose de *M. brevis* devient: *Martinichthys* à crâne long; hauteur maximum du neurocrâne valant les 2/5 de sa longueur; rostre court et haut, 1½ aussi long que haut; sutures clairement visibles entre les deux prémaxillaires et entre ceux-ci et le mésethmoïde; orbitosphénoïde en contact avec le massif ethmoïdien; *pars jugula-*

ris longue; foramen du nerf trijumeau (V) creusé entre le prootique et le pleurosphénoïde.

La diagnose amendée de *M. ziphioides* est la suivante: *Martinichthys* à crâne très long; hauteur maximum du neurocrâne valant  $\frac{1}{4}$  de sa longueur; rostre long et bas,  $3\frac{1}{4}$  aussi long que haut; sutures totalement disparues entre les deux prémaxillaires et très atténuées entre ceux-ci et le mésethmoïde; orbitosphénoïde éloigné du massif ethmoïdien; *pars jugularis* courte; foramen du nerf trijumeau (V) percé dans le prootique et sans contact avec le pleurosphénoïde.

#### MARTINICHTHYS AU SEIN DES TSELFATIIFORMES

Les relations phylogénétiques au sein des Tselfatiiformes n'ont guère été étudiées jusqu'ici. Dans ces conditions, il est difficile de préciser les rapports de *Martinichthys* avec les autres genres de l'ordre.

Il est clair, cependant, que le poisson nord-américain appartient au groupe majoritaire des Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat et à grands pariétaux quadrangulaires et non pas au petit groupe des formes évoluées qui, comme *Tselfatia* ARAMBOURG, 1943, possèdent un toit crânien très incurvé le long de la ligne médiane (Taverne 1983, sous presse a,b).

Deux caractères spécialisés présents chez *Martinichthys*, à savoir le très grand développement des prémaxillaires dont les ailes dorsales recouvrent le mésethmoïde, ainsi que l'élargissement très marqué des plaques denticulées linguales, militent en faveur d'un rapprochement plus particulier de ce genre avec deux autres genres de Tselfatiiformes: *Plethodus* DIXON, 1850 et *Thryptodus* LOOMIS, 1900 qui présentent également ces deux caractères évolués (Woodward 1899: pl. 13, fig. 1, 4; Loomis 1900: pl. 21, fig. 1, 3, 4a, b; Taverne sous presse b: fig. 2A, 5C). De plus, chez ces deux derniers genres, les prémaxillaires offrent un replis horizontal de leur bord antérieur et recouvrent l'extrémité antérieure du vomer (Loomis 1900: pl. 21, fig. 3; Taverne sous presse b: fig. 1), ce qui annonce la situation observée à ce niveau chez *Martinichthys*. Toutefois, *Plethodus* et *Thryptodus* se distinguent de *Martinichthys* par l'absence de rostre et par un squelette branchial qui a déjà perdu le quatrième dermobasibranchial et, chez *Plethodus* seul, par la soudure en une seule plaque denticulée linguale du dermobasihyal et du dermobasibranchial des trois premiers arcs (Dixon 1850: pl. 32\*, fig. 4; Woodward 1899: pl. 13, fig. 1, 4; Loomis 1900: pl. 21, fig. 4a,b).

Par ailleurs, le rostre si particulier de *Martinichthys* est un caractère spécialisé assez remarquable qui tendrait à faire passer ce poisson pour un genre très évolué au sein des Tselfatiiformes. Il n'en est rien. Les autres caractères ostéologiques du fossile indiquent, au contraire, que cette spécialisation s'est réalisée à partir d'une forme particulièrement primitive au sein de cet ordre. Notre poisson a conservé, en effet, un état plésiomorphe pour plusieurs caractères au niveau desquels cer-

tains ou même la plupart des autres genres du groupe se montrent déjà plus évolués:

(a) un dermopalatin denticulé est présent, indépendamment de l'autopalatin. C'est la condition primitive chez les téléostéens. Quelques Tselfatiiformes perdent le dermopalatin et ne gardent que l'autopalatin (Taverne 1983: fig. 4);

(b) l'ectoptérygoïde est allongé, plat et complètement denticulé sur sa face interne. C'est, encore une fois, la situation primitive chez les téléostéens. Certains Tselfatiiformes perdent une partie ou la totalité des denticules de l'ectoptérygoïde (Taverne 1983: fig. 4; 1999c: fig. 2);

(c) le basisphénoïde est autogène, ce qui est le cas chez les téléostéens primitifs. Chez la plupart des Tselfatiiformes, on ne trouve pas de basisphénoïde indépendant, soit que cet os disparaisse, soit qu'il se soude aux pleurosphénoïdes dans le septum interorbitaire osseux (obs. pers.);

(d) le supramaxillaire est articulé dans une encoche du bord supérieur du maxillaire. Chez quelques Tselfatiiformes spécialisés, cette articulation disparaît et le supramaxillaire longe simplement le bord dorsal du maxillaire (Bardack 1965: fig. 2; Taverne 1983: fig. 2, sous presse b: fig. 3).

(e) le revêtement dermique denticulé de la région basi-hyo-basibranchiale est formé de trois grandes plaques articulées entre elles, le dermobasihyal, le dermobasibranchial des trois premiers arcs et le dermobasibranchial du quatrième arc. C'est la situation qui existe chez les Tselfatiiformes les plus archaïques (Hay 1903: fig. 21; Nelson 1973: fig. 6D; obs. pers.). Chez d'autres Tselfatiiformes, on ne trouve plus que deux plaques suite à la disparition du dermobasibranchial du quatrième arc (Loomis 1900: pl. 21, fig. 4a, b, pl. 22, fig. 4a,b; obs. pers.). Chez quelques Tselfatiiformes, l'évolution se poursuit jusqu'à la soudure du dermobasihyal et du dermobasibranchial des trois premiers arcs en une seule plaque denticulée linguale (Woodward 1899: pl. 13, fig. 1, 4, 5, 6; Taverne sous presse a: fig. 5, sous presse b: fig. 2, 5C);

(f) les hémaphyses sont autogènes, ce qui est le cas général chez les Tselfatiiformes. Chez certains représentants spécialisés de l'ordre, les hémaphyses peuvent se souder complètement ou partiellement aux centres vertébraux correspondants (Taverne 1999 sous presse a: fig. 7: fig. 2, 4).

#### CONCLUSION

*Martinichthys* est un genre valable de Tselfatiiformes, caractérisé par au moins cinq caractères qui lui sont particuliers et qui renferme deux espèces: *M. brevis* à rostre court et épais et *M. ziphioides* à rostre long et étroit. Les autres espèces décrites dans ce genre, *M. acutus*, *M. alternatus*, *M. gracilis*, *M. intermedius* et *M. latus*, sont des synonymes-juniors de *M. ziphioides*. Malgré ses traits spécialisés, *Martinichthys* conserve aussi des caractères primitifs pour l'ordre, comme la présence d'un basisphénoïde autogène et de trois plaques dentées linguales. Parmi les Tselfatiiformes, *Martinichthys* se rapproche plus spécialement de *Plethodus* et de *Thryptodus*.

**Remerciements** - J'exprime ma vive reconnaissance au Dr. J. Chorn, au Prof. Dr. L. Martin et au Dr. D. Miao du Département de Paléontologie des Vertébrés de l'Université du Kansas à Lawrence ainsi qu'au Dr. J. Maisey et à Mlle Ivy Rutzky du Département de Paléontologie des Vertébrés de l'American Museum of Natural History à New York pour la chaleur de leur accueil dans leurs laboratoires respectifs et pour l'autorisation qui m'a été donnée d'étudier le matériel sur lequel porte le présent article. Je remercie également le Dr. D. Nolf de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et le Dr. O. Otero de l'Université Claude-Bernard Lyon I qui ont bien voulu lire et commenter le présent manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- BARDACK D. 1965 - New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. University of Kansas, Paleontological Contribution, 1: 1-9.
- DIXON F. 1850 - *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. Longman, Brown, Green & Longmans (eds), London, 16 + 422 p.
- HAY O.P. 1903 - On certain genera and species of North American Cretaceous actinopteroous fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 19: 1-95.
- LOOMIS F.B. 1900 - Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica*, 46: 213-286.
- MCCLUNG C.E. 1926 - *Martinichthys* - A new genus of Cretaceous fish from Kansas, with descriptions of six new species. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 65, 5, suppl.: 20-26.
- NELSON G. J. 1968 - Gill arches of teleostean fishes of the division Osteoglossomorpha. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 47, 312: 261-277.
- 1969 - Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141: 475-552.
- 1973 - Notes on the Structure and Relationships of Certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *American Museum Novitates*, 2524: 1-31.
- NELSON J.S. 1994 - *Fishes of the World*. J. Wiley & Sons, Inc., New York, 3d edit., 17 + 600 p.
- PATTERSON C. 1993 - Osteichthyes: Teleostei. In BENTON M.J. (ed.), *The Fossil Record 2*: 621-656. Chapman & Hall, London.
- SCHULTZE H.-P., STEWART J.D., NEUNER A.M. & COLDIRON R.W. 1982 - Type and Figured Specimens of Fossil Vertebrates in the Collection of the University of Kansas Museum of Natural History. Part I. Fossil Fishes. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, 73: 1-53.
- STEWART A. 1900 - Teleosts of the Upper Cretaceous. In WILLISTON W.Y. (ed.), *University Geological Survey of Kansas*, 6, *Paleontology*, 2, *Carboniferous and Cretaceous*: 257-402. W. Y. Morgan printing, Topeka.
- TAVERNE L. 1975 - A propos de *Tselfatia* ARAMBOURG, 1943 (Cénomaniens du Maroc), de *Protobrama* WOODWARD, 1942 (Cénomaniens du Liban) et du rapport éventuel des tselfatioides fossiles (Crétacé) et des téléostéens du super-ordre des ostéoglossomorphes. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 105: 53-72.
- 1983 - Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 113: 165-181.
- 1999 - Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (Etats-Unis). *Belgian Journal of Zoology*, Bruxelles, 129, 2: 421-438.
- (sous presse a) - Note complémentaire sur *Tselfatia formosa* et position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes, téléostéens marins du Crétacé (Pisces, Actinopterygii). *Geodiversitas*, Paris.
- (sous presse b) - Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, Gent.
- WOODWARD A.S. 1899 - On the Cretaceous fish *Plethodus*. *The Annals and Magazine of Natural History*, 7, 3, 17: 353-361.

**L. TAVERNE**

Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences  
Département de Biologie animale  
Laboratoire de Morphologie fonctionnelle (C. P. 160/11)  
Avenue F. Roosevelt, 50  
B-1050 Bruxelles