

Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et d'Europe

Louis TAVERNE

Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences,
Département de Biologie animale et cellulaire,
Unité de Morphologie fonctionnelle (C. P. 160/11),
avenue F. D. Roosevelt, 50, B-1050 Bruxelles (Belgique)
ycantra@ulb.ac.be

Taverne L. 2001. — Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et d'Europe. *Geodiversitas* 23 (1) : 17-40.

RÉSUMÉ

L'auteur étudie l'ostéologie de *Bananogmius* et en donne une diagnose émen-dée. Quatre espèces sont reconnues dans le genre : *B. aratus*, *B. favirostris*, *B. ornatus* et *B. ellisensis*. *B. evolutus* (= *B. polymicrodus*) et *B. crieleyi* n'appartiennent pas au genre *Bananogmius*. Les genres *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* et *Syntegmodus* ne sont pas synonymes de *Bananogmius*. Parmi les Tselfatiiformes, *Bananogmius* apparaît comme particulièrement primitif. Le genre conserve plusieurs plésiomorphies : un préoperculaire aux branches allongées et de longueurs subégales, une ceinture pelvienne normalement développée, un complexe hémaxanal de type I, un arc hémal préural 1 et deux hypuraux autogènes surmontant la plaque hypurale, autant de caractères pour lesquels la plupart des autres genres de l'ordre se montrent apomorphes. *Bananogmius* se caractérise aussi par deux apomorphies : un long processus ventro-postérieur pointu sur l'antorbitaire et un ectoptérygoïde édenté. *Bananogmius* et *Niobrara* sont des genres étroitement apparentés mais le second se distingue aisément du premier par l'architecture particulière de son toit crânien où les prérotiques sont raccourcis et rejetés en arrière des pariétaux.

MOTS CLÉS

Teleostei,
Tselfatiiformes,
Bananogmius,
Crétacé marin,
Amérique du Nord,
Europe,
ostéologie,
relations de parenté.

ABSTRACT

Revision of the genus Bananogmius (Teleostei, Tselfatiiformes), marine fish from the Upper Cretaceous of North America and Europe.

The author studies the osteology of *Bananogmius* and gives an emended diagnosis of it. Four species are included in the genus: *B. aratus*, *B. favirostris*, *B. ornatus* and *B. ellisensis*. *B. evolutus* (= *B. polymicrodus*) and *B. crieleyi* do not belong to the genus *Bananogmius*. The genera *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* and *Syntegmodus* are not synonymous with *Bananogmius*. Within the Tselfatiiformes, *Bananogmius* appears particularly primitive. The genus retains some plesiomorphies: a preoperculum with long branches of subequal lengths, a normally developed pelvic girdle, an hemaxanal complex of type I, a preural 1 hemal arch, and two autogenous hypurals, characters for which most of the other genera of the order are apomorphous. *Bananogmius* is also characterized by two apomorphies: a long sharp ventro-posterior process on the antorbital, and an edentulous ectopterygoid. *Bananogmius* and *Niobrara* are closely related genera but the latter is easily distinguished from the former by the peculiar pattern of its skull roof where the pterotics are short and rejected behind the parietals.

KEY WORDS

Teleostei,
Tselfatiiformes,
Bananogmius,
marine Cretaceous,
North America,
Europe,
osteology,
phylogenetic relationships.

INTRODUCTION

Les Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes sont de grands téléostéens marins, répartis en une douzaine de genres, qui ont vécu dans la mer intérieure nord-américaine, la Mésogée eurafricaine et le Paléootlantique durant le Crétacé. Leur forme générale évoque celle des Coryphaenidae et des Scombridae. Leur crâne est primitif, presque toujours de type médio-pariétal et présente un septum interorbitaire osseux complet. Les dents des mâchoires, du palais et de la région linguale sont minuscules et disposées en plages. Les os dentés sont perforés de tubules qui, une fois les dents perdues, leur donnent un aspect ponctué typique. Les arcs neuraux et hémaux sont articulés et non pas soudés aux centres vertébraux. Leurs nageoires dorsale et anale sont très développées, la dorsale s'étirant même sur toute la longueur du dos. Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs. La ceinture pelvienne occupe une position abdominale et est souvent atrophiée. La nageoire caudale est grande, composée de 19 rayons principaux et montre une forte hypurostégie. Elle est

supportée par un complexe urophore où la plupart des hypuraux fusionnent en une large plaque soudée à une vertèbre urale I et II réduite et où le parhypural a disparu. Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes et la discussion de leur position systématique au sein des Clupeocephala, je renvoie à Taverne (2000a).

Bananogmius Whitley, 1940, créé pour remplacer *Anogmius* Cope, 1877 (non Cope, 1871) préemployé, est le genre de cet ordre le plus souvent cité dans la littérature. C'est lui aussi qui compte le plus grand nombre d'espèces. Son ostéologie reste pourtant insuffisamment étudiée et il demeure très mal défini. Les différentes diagnoses qui en ont été proposées (Cope 1871 : 170, 1877a : 584-585 ; Stewart 1900 : 340-342 ; Woodward 1901 : 71, 1932 : 152 ; Fielitz & Shimada 1999 : 504-505) sont très générales, dépourvues d'autapomorphies génériques claires et peuvent s'appliquer à plusieurs genres de l'ordre. De plus, *Bananogmius*, tel qu'on le considère aujourd'hui, est manifestement hétérogène (obs. pers.) et son histoire taxinomique demeure confuse malgré les explications de Hay (1903 : 26-28).

L'histoire débute il y a plus d'un siècle avec la création du genre *Anogmus* Cope, 1871 et de l'espèce *A. contractus* Cope, 1871 pour une série de vertèbres d'un grand téléostéen provenant du Crétacé supérieur du Kansas que Cope (1871 : 170) rapproche des Saurodontidae. Peu après, cet auteur redécrit à deux reprises ces mêmes vertèbres (Cope 1872 : 354, 1875 : 241) et met *Anogmus* en synonymie de *Pachyrhizodus* Dixon, 1850, un autre téléostéen du Crétacé (Cope 1875 : 220A). Deux ans plus tard, il change apparemment d'avis, réutilise son genre *Anogmus* qu'il apparente cette fois aux Syllaemidae (= Crossognathidae) et décrit l'espèce *A. aratus* Cope, 1877 pour un spécimen assez complet, comprenant la tête et provenant de la Niobrara Formation du Kansas (Cope 1877a : 584-586). Un peu plus tard la même année, il décrit deux nouvelles espèces, *A. favirostris* Cope, 1877 et *A. evolutus* Cope, 1877, provenant elles aussi du Crétacé supérieur du Kansas (Cope 1877b : 178-180).

Par la suite, diverses autres espèces ont encore été introduites dans le genre *Bananogmus* (ou *Anogmus*) : *B. polymicrodus* (Stewart, 1898) du Crétacé supérieur du Kansas (Stewart 1898, 1899, 1900), placé depuis en synonymie de *B. evolutus* (Schultze et al. 1982 : 33), *B. ornatus* (Woodward, 1923) du Cénomani supérieur d'Angleterre (Woodward 1926), *B. crieleyi* Applegate, 1970 du Crétacé supérieur de l'Alabama (Applegate 1970) et *B. ellisensis* Fielitz & Shimada, 1999 du Crétacé supérieur du Kansas (Fielitz & Shimada 1999).

Il faut encore ajouter à cela les différentes espèces qui constituent les genres *Thryptodus* Loomis, 1900, *Pseudothryptodus* Loomis, 1900 et *Syntegmodus* Loomis, 1900, trois taxons du Crétacé supérieur du Kansas (Loomis 1900) que plusieurs auteurs (Stewart 1900 : 391 ; Hay 1903 : 29 ; Applegate 1970 : 414) tiennent pour synonymes de *Bananogmus* (ou *Anogmus*).

Stewart (1900 : 340) traite *Anogmus*, tel que décrit dans Cope (1871), comme un genre valable et ne tient pas compte de sa mise en synonymie avec *Pachyrhizodus* par Cope (1875). Loomis (1900 : 254) considère *Anogmus* comme un synonyme d'*Osmeroides* Agassiz, 1834, un téléostéen

fossile du Crétacé supérieur dont Forey (1973 : 94-122) a montré depuis qu'il était un albulloïde. Cet avis erroné de Loomis (1900) n'a guère été suivi par d'autres auteurs. Woodward (1901 : 71), quant à lui, tient *Anogmus* pour un genre valable mais qu'il réfère à Cope (1877a) (et non Cope 1871) car il regarde la première version du nom d'*Anogmus* comme synonyme de *Pachyrhizodus*. Woodward (1901 : 72) tient de même *A. aratus* et non pas *A. contractus* pour l'espèce-type du genre. Les auteurs ultérieurs ont accepté l'opinion du célèbre paléontologue anglais, ce qui explique que le genre a été cité par la suite comme *Anogmus* Cope, 1877 (non Cope, 1871) et avec *A. aratus* comme espèce-type.

Cela a conduit Whitley (1940 : 242) à créer le genre *Bananogmus* pour remplacer *Anogmus*, puisque cet auteur considère *Anogmus* Cope, 1877 préoccupé par *Anogmus* Cope, 1871, lui-même synonyme de *Pachyrhizodus*. Quant à *Ananogmus* White & Moy-Thomas, 1940, publié en juin 1940, il s'agit d'un synonyme plus récent de *Bananogmus* Whitley, 1940, publié en mai 1940 (White & Moy-Thomas 1940).

Cependant Cope (1871 : 170, 1872 : 354, 1875 : 241) a bien précisé dans chacune de ses descriptions des vertèbres d'*A. contractus* que les arcs neuraux et hémaux n'étaient pas soudés à leurs centres respectifs mais articulés avec ces derniers par gomphose. C'est là un caractère typique des Tselfatiiformes mais pas des Pachyrhizodontidae. Il est donc clair que *Anogmus* et *A. contractus*, mentionnés par Cope (1871), appartiennent réellement à l'ordre des Tselfatiiformes et que Cope (1875 : 220A) s'est trompé en mettant son genre *Anogmus* en synonymie de *Pachyrhizodus*. Toutefois, l'articulation par gomphose des arcs vertébraux sur leurs centres, si elle est révélatrice des Tselfatiiformes, ne permet pas à elle seule une diagnose générique ou spécifique puisque pratiquement tous les genres et toutes les espèces de l'ordre la possèdent. De plus, l'holotype d'*A. contractus* est perdu (Hay 1903 : 28) et aucun autre spécimen rapporté à cette espèce n'a jamais été décrit.

Dans ces conditions, il paraît donc judicieux d'adopter pour le genre le nom de *Bananogmus*

qu'un usage de plus de 50 ans a fait prévaloir et de prendre *B. aratus* comme espèce-type de ce genre, ainsi qu'on le fait depuis un siècle, d'autant plus que l'holotype de cette espèce est un exemplaire suffisamment complet pour en permettre une bonne compréhension.

Définir clairement *Bananogmius* et préciser les espèces qui doivent entrer dans ce genre ou en être exclues sera donc le but du présent travail. Cela demande, comme préalable obligé, une étude ostéologique aussi précise que possible de *B. aratus*, l'espèce-type. J'étudierai également *B. favirostris*, la deuxième espèce décrite par Cope (1877b). J'envisagerai de même les cas de *B. evolutus*, de *B. ornatus*, de *B. crieylei*, de *B. ellisensis* et des genres *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* et *Syntegmodus* dans les discussions qui suivront la partie descriptive du travail.

Rappelons encore que le présent article s'insère dans la série de travaux que je consacre à l'étude des Tselfatiiformes, leur position systématique et leur phylogénie (Taverne 1975, 1983, 1999, 2000a, b, c, 2001, sous presse).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel a été étudié à l'aide d'un stéréomicroscope Wild M 5 et les dessins réalisés grâce à une chambre claire (camera lucida). L'étude des os de la cavité buccale de *B. aratus* a été faite à partir d'empreintes en plasticine. L'observation de certains détails ostéologiques a été améliorée par l'aspersion d'eau ou d'alcool.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre TSELFATIIFORMES, Nelson, 1994

Famille PLETHODIDAE Loomis, 1900

Genre *Bananogmius* Whitley, 1940

Anogmius Cope, 1877.

Osmeroides Agassiz, 1834 (*sensu* Loomis 1900 : 254 où ce genre est employé de façon erronée).

Ananogmius White & Moy-Thomas, 1940.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Tselfatiiforme de taille moyenne à grande ; corps allongé, modérément élevé et comprimé ; mésethmoïde massif, long et large ; toit crânien large et plus ou moins plat ; frontaux larges ; grands pariétaux quadrangulaires jointifs, encadrés latéralement par les ptérotiques ; dépression fronto-pariétale à peine ébauchée ou étroite, allongée et faiblement creusée ; fosse temporale ouverte à l'arrière du crâne entre le ptérotique, l'épiotique et l'intercalaire ; supratemporal petit ; antorbitaire très développé et garni d'un long processus ventro-postérieur pointu ; dermosphénotique petit ; antorbitaire, supra-orbitaire et dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal ; les trois infraorbitaires postérieurs vastes ; orbitosphénoïde participant au septum interorbitaire osseux ; basioccipital formant seul le condyle pour l'axe vertébral ; vomer denticulé ; parasphénoïde long, large, denticulé sur toute ou presque toute sa surface et légèrement concave ; dermopalatin petit et denticulé ; endoptérygoïde long, large et denticulé ; ectoptérygoïde long, étroit et édenté ; carré bien développé ; préoperculaire à branches bien développées et de longueurs presque égales ; prémaxillaire assez court, haut mais sans différenciation d'un processus ascendant, avec son bord oral garni d'une plage de denticules ; maxillaire garni d'une plage de denticules ; un seul supramaxillaire articulé dans une encoche du bord dorsal du maxillaire ; mandibule allongée, modérément élevée, dépourvue de processus coronoïde différencié ; dentaire garni d'une plage de denticules sur son bord oral ; angulaire et rétroarticulaire fusionnés ; articulaire autogène ; préoperculaire à branches bien développées et subégales ; operculaire et sous-operculaire bien développés ; rayons branchiostèges nombreux et contigus ; ligaments ossifiés mandibulo-cleithraux présents ; trois larges plaques denticulées linguales : le dermothyal, le dermobasibranchial des trois premiers arcs et le dermobasibranchial du quatrième arc ; grand post-temporal de forme triangulaire ; hypercleithrum long et large, dépourvu d'expansion dorsale ; cleithrum à courte branche dorsale et très longue branche ventrale ; nageoire pectorale implantée haut sur les flancs et comptant environ 18 rayons ; ceinture et nageoires pelviennes normalement développées et en position abdominale ; nageoire dorsale débutant juste en arrière de la tête et s'étirant tout au long du dos ; nageoire anale longue ; têtes des axonostes des ptérygophores dorsaux et anaux élargies en petits plateaux ; complexe hémamaxal de type I ; au moins une soixantaine de vertèbres dont une quarantaine d'abdominales ; vertèbres plus hautes que larges, avec leurs faces latérales ornées de fines ridules horizontales ; arcs neuraux et hémaux autogènes ; hémaphyses petites ; côtes fortes et longues ; épicaux et épineuraux présents ; pédoncule caudal court ; complexe urophore avec les neurépines et hémépines autogènes ; vertèbre préurale 1 réduite portant une neurépine complète et un arc hémal réduit autogène ; vertèbres urales 1 et 2 fusionnées en un petit centre terminal soudé à une

large plaque hypurale formée des quatre premiers hypuraux fusionnés ; cinquième et sixième hypuraux autogènes ; nageoire caudale bilobée ; grandes écailles cycloïdes.

***Bananogmius aratus* (Cope, 1877)**
(Figs 1-8)

Anogmius aratus Cope, 1877a : 585. — Stewart 1900 : 342. — Hay 1903 : 34. — Woodward 1901 : 72, 1932 : 152.

Bananogmius aratus (Cope, 1877). — Applegate 1970 : 414. — Nelson 1973 : 23.

MATÉRIEL-TYPE. — Holotype : un spécimen presque complet provenant de la Niobrara Formation du Kansas (pas d'autre spécification du lieu d'origine) (AMNH 2403).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Bananogmius* chez qui le mésethmoïde porte une paire de processus latéraux antérieurs ; vomer plus large que long et entièrement denticulé ; parasphénoïde denticulé jusqu'au niveau du vomer ; dépression fronto-pariétale à peine marquée ; ptérotique bien développé ; supraoccipital bien développé et orné d'une forte crête médiane ; épioptique en contact avec le supraoccipital ; préoperculaire ornementé ; plage denticulée du maxillaire ne s'étendant pas sur la surface externe de l'os ; écailles lisses.

REMARQUES

L'holotype et unique exemplaire (AMNH 2403) de *Bananogmius aratus* est composé de quatre fragments. Le plus volumineux de ceux-ci comprend la tête, la majeure partie de la région abdominale et le début de la nageoire dorsale. Le deuxième fragment est détaché du premier et comporte l'empreinte de la région operculaire et de la ceinture scapulaire, la nageoire pectorale droite, quelques vertèbres et quelques côtes. Le troisième fragment montre quelques vertèbres de la fin de la région abdominale et du début de la région caudale, une partie des nageoires pelviennes et la région la plus antérieure de la nageoire anale. Le quatrième fragment est le plus petit ; il comprend l'extrémité postérieure de la nageoire anale et le complexe urophore. Le crâne est préservé en volume. Les os de la face gauche et du toit crânien sont assez bien conservés. Ceux de la face droite sont plus partiels et conservés essentiellement en empreintes. La pointe du museau, avec les prémaxillaires et les dentaires, manque.

Le corps a été aplati latéralement par la fossilisation. Le spécimen complet devait mesurer un peu plus d'un mètre de longueur totale.

Cope (1877a : 584-586) a donné une description très succincte de cet holotype. Hay (1903 : 34-41) en a étudié le crâne d'une manière plus détaillée mais s'est trompé dans son interprétation des os circumorbitaires, des mâchoires et de l'arc palato-carré. Nelson (1973 : 22-25, fig. 8B) en a figuré et décrit de manière brève et très incomplète le squelette caudal.

Les exemplaires répertoriés comme *B. aratus* dans les collections du Natural History Museum à Londres et dans le Musée paléontologique de l'Université du Kansas à Lawrence appartiennent en réalité à l'espèce *B. evolutus* (obs. pers.).

OSTÉOLOGIE

Le crâne (Figs 1-6)

Les os crâniens dermiques sont ornementés de ridules et de tubercules qui, souvent, rayonnent autour d'un centre. Les os d'origine enchondrale sont nettement plus lisses.

Le mésethmoïde est un os épais, allongé et très large. Il comprend probablement une partie superficielle dermique, le dermethmoïde (= rostral), et une partie d'origine enchondrale, le supraethmoïde, mais il n'est guère possible de différencier ces composants. Vers l'avant, l'os se rétrécit quelque peu puis s'élargit à nouveau le long de son bord antérieur pour former de chaque côté un court processus latéral qui touche l'extrémité antérieure du maxillaire. Cope (1877a : 585) a interprété de façon erronée ce mésethmoïde comme une paire de prémaxillaires soudés et articulés avec les frontaux. Hay (1903 : 37) l'a compris comme un véritable mésethmoïde. Mais l'ornementation et l'aspect rugueux de sa surface dorsale ont conduit cet auteur à penser que, chez le poisson vivant, il était recouvert par une paire de grands prémaxillaires. Un tel recouvrement du mésethmoïde se produit effectivement chez deux autres Tselfatiiformes, les genres *Plethodus* Dixon, 1850 et *Thryptodus* Loomis, 1900 (Taverne 2000c : fig. 1), et de façon un peu plus partielle chez un troisième genre, *Martinichthys* McClung, 1926 (Taverne 2000b :

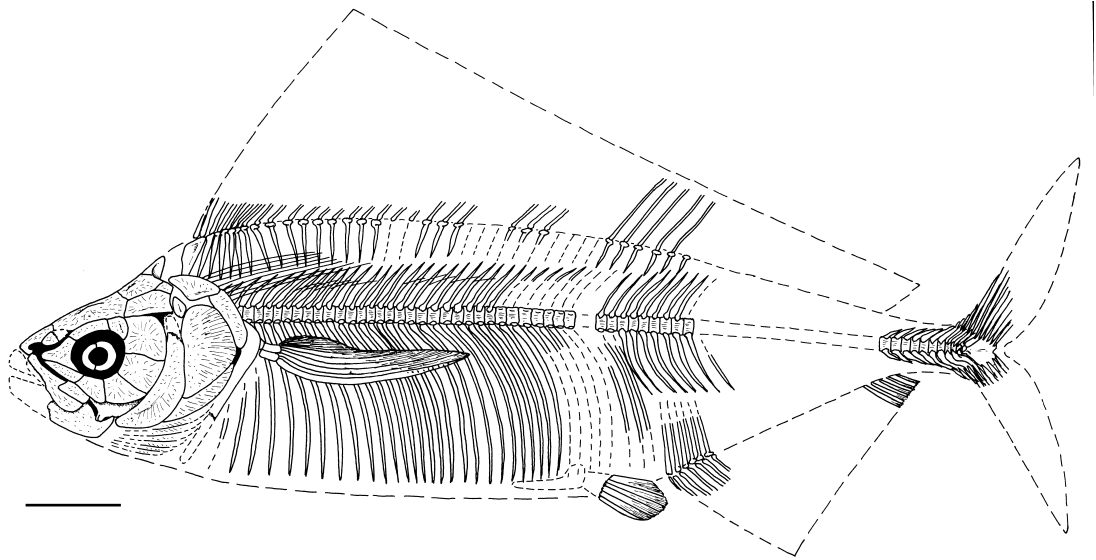


FIG. 1. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; reconstitution d'après l'holotype (AMNH 2403) (American Museum of Natural History). Échelle : 10 cm.

figs 1-6). Par contre, rien ne l'indique chez *B. aratus* où les prémaxillaires sont perdus. Au contraire, le cas des autres espèces de *Bananogmius* montre clairement que, chez ce genre, les prémaxillaires se situent en avant du méséthmoïde et ne le recouvrent pas. Les ethmoïdes latéraux sont mal connus. Seul le coin postéro-ventral de l'ethmoïde latéral droit est visible sous l'antorbitaire dont la partie arrière manque à cet endroit. Le vomer n'est visible que par sa face inférieure, laquelle est très courte, nettement plus large que longue et entièrement couverte de très petites dents et de minuscules trous, traces de dents perdues.

Seule la partie antérieure du nasal droit est préservée. C'est un os large et plat qui s'intercale entre le méséthmoïde, le frontal, le supraorbitaire et l'antorbitaire. On n'y distingue pas la trace du canal sensoriel supraorbitaire.

Les frontaux, les pariétaux, les ptérotiques, les épérotiques et le supraoccipital forment l'essentiel du très large toit crânien qui se divise en trois plans, un médian et deux latéraux dont l'inclinaison est peu prononcée. Le plan médian est situé entre les centres de rayonnement de l'ornementa-

tion des frontaux et des pariétaux. Ce plan, un peu plus large à l'avant qu'à l'arrière, est très légèrement concave mais il ne se creuse pas d'une véritable dépression fronto-pariétale limitée par une petite crête osseuse, comme c'est le cas chez beaucoup de Tselfatiiformes à crâne relativement plat. Les frontaux sont vastes et presque aussi larges à l'avant qu'à l'arrière. Les pariétaux sont grands, de forme vaguement carrée et jointifs. Le crâne est donc médio-pariétal. Les ptérotiques sont longs, larges et bordent latéralement les pariétaux. La région de leur jonction avec les sphénotiques est recouverte par les os circumorbitaires. On ne sait donc rien du développement éventuel de la dilatator fossa et de la forme de la fossette d'articulation pour l'hyomandibulaire. Les épérotiques sont bien développés et encadrent le supraoccipital qui porte une crête médiane bien marquée. Les canaux sensoriels ne sont pas visibles sur le toit crânien si ce n'est une faible trace au niveau du ptérotique.

Un fragment de l'orbitosphénoïde qui forme une partie du septum osseux interoculaire est visible dans le fond de l'orbite gauche. Les pleurosphénoïdes, l'éventuel basisphénoïde, les sphéno-

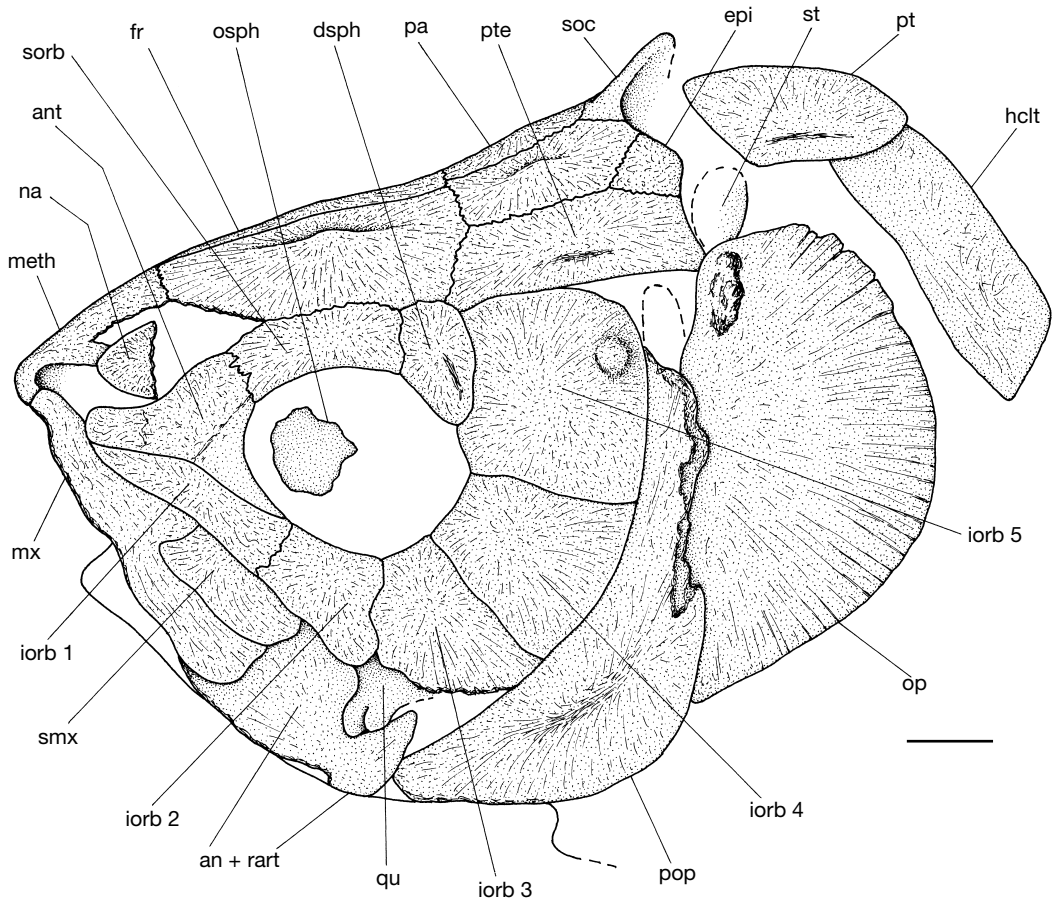


FIG. 2. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; crâne de l'holotype (AMNH 2403), vue latérale gauche. Le prémaxillaire et le dentaire sont perdus. Le substrat est laissé en blanc. Abréviations : **an**, angulaire (= angulo-splénial) ; **ant**, antorbitaire ; **dsph**, dermosphénotique ; **epi**, épitotique (= épiciocipital) ; **fr**, frontal ; **hclt**, hypercleithrum (= supracleithrum) ; **iorb 1, 2, 3, 4, 5**, infraorbitaires 1 à 5 ; **meth**, méséthmoïde ; **mx**, maxillaire ; **na**, nasal ; **op**, operculaire ; **osph**, orbitosphénoïde ; **pa**, pariétal ; **pop**, préoperculaire ; **pt**, posttemporal ; **pte**, ptérotique ; **qu**, carré (= quadratique) ; **rart**, rétroarticulaire ; **smx**, supramaxillaire ; **soc**, supraoccipital ; **sorb**, supraorbitaire ; **st**, supratemporal (= extrascapulaire). Échelle : 2 cm.

tiques, les prootiques, les exoccipitaux et les intercalaires ne sont pas connus. Seule la partie antérieure du large parasphénoïde est accessible sur le fossile. La face ventrale de cet os est légèrement concave et entièrement couverte de petits trous irréguliers, traces des denticules perdus. La zone dentée du parasphénoïde est en parfaite continuité avec celle du vomer.

Les os de la série orbitaire forment un cercle osseux complet autour de l'orbite et sont au nombre de huit. Ils sont bien conservés sur la face gauche de la tête mais sont incomplets sur la face

droite. L'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique sont articulés entre eux et avec le bord latéral du toit crânien comme chez presque tous les Tselfatiiformes (Loomis 1900 : pl. XXI, fig. 2 ; Stewart 1899 : pl. XXXI, 1900 : pl. LXIV). Le supraorbitaire ne s'articule qu'avec le frontal ; il n'atteint pas le niveau du ptérotique. L'antorbitaire est très développé et sa base s'élargit considérablement, devenant presque aussi longue que le bord supérieur du premier infraorbitaire (= lacrymal) sur lequel il repose. La partie postéro-ventrale de l'antorbitaire s'étire en un

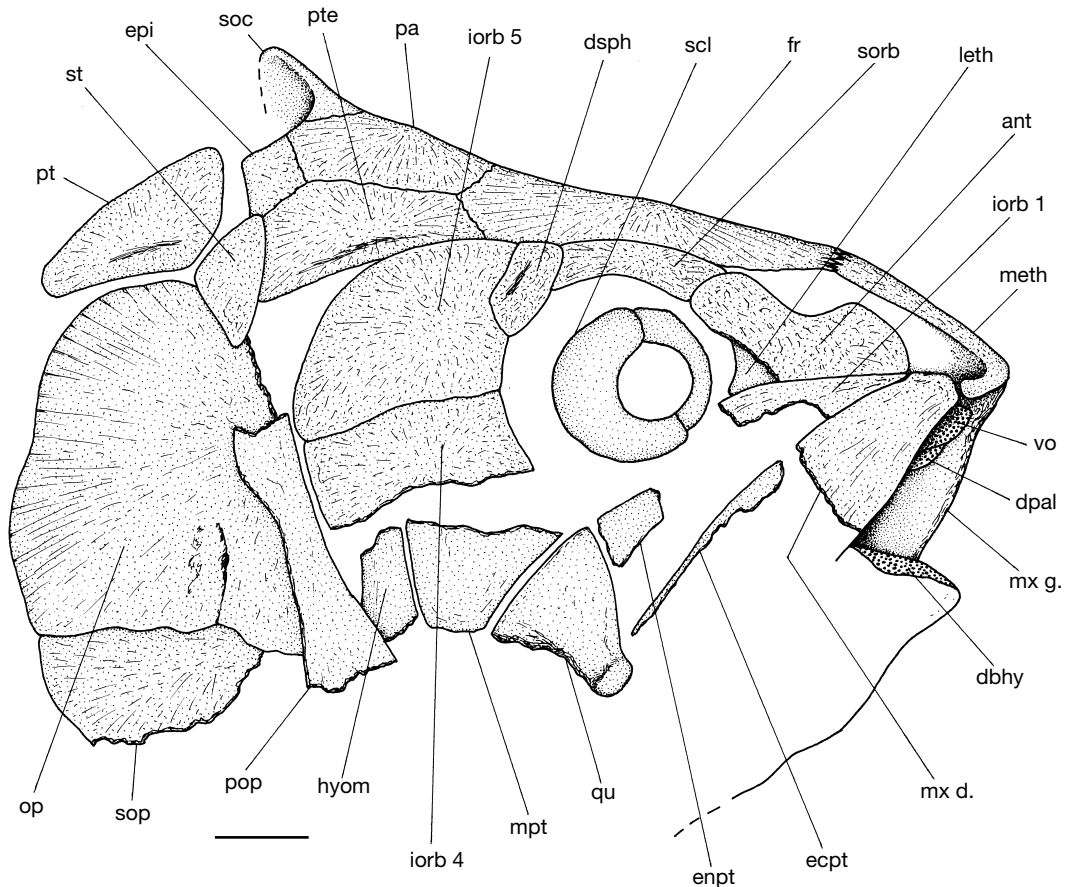


FIG. 3. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; crâne de l'holotype (AMNH 2403), vue latérale droite. Le prémaxillaire, la mandibule et plusieurs os sont perdus. La plupart des os présents sont conservés en empreinte. Le substrat est laissé en blanc. Abréviations : **ant**, antorbitaire ; **dbhy**, dermobasihyal (= dermentoglosse) ; **dpal**, dermopalatin ; **dsph**, dermosphénotique ; **ecpt**, ectoptérygoïde ; **enpt**, endoptérygoïde (= entoptérygoïde, mésoptérygoïde) ; **epi**, épitotique (= épiciocipital) ; **fr**, frontal ; **hyom**, hyomandibulaire ; **iorb 1, 4, 5**, infraorbitaires 1, 4 et 5 ; **leth**, ethmoïde latéral ; **meth**, mésethmoïde ; **mpt**, métaptérygoïde ; **mx d., g.**, maxillaire droit, gauche ; **op**, operculaire ; **pa**, pariétal ; **pop**, préoperculaire ; **pt**, posttemporal ; **pte**, ptérotique ; **qu**, carré (= quadratique) ; **scl**, anneau osseux sclérotique ; **soc**, supraoccipital ; **sop**, sous-operculaire ; **sorb**, supraorbitaire ; **st**, supratemporal (= extrascapulaire) ; **vo**, vomer (= prévomer). Échelle : 2 cm.

long processus pointu. Le première infraorbitaire (= lacrymal) est allongé, étroit et repose sur le maxillaire et le supramaxillaire. Le deuxième infraorbitaire (= jugal) est plus large mais aussi nettement plus court. Les trois infraorbitaires postérieurs sont vastes et atteignent le bord antérieur du préoperculaire. Le cinquième infraorbitaire est le plus grand de la série ; il remonte jusqu'au ptérotique. Le dermosphénotique est nettement plus petit et se situe en avant du cinquième infraorbitaire. Le canal sensoriel infraorbitaire n'est pas visible sauf par une légère trace

située sur le dermosphénotique. Dans l'orbite droite, on remarque l'empreinte d'un large anneau sclérotique osseux formé de deux pièces. Le dermopalatin gauche est visible par sa face orale à l'intérieur de la bouche. C'est un petit os entièrement couvert de denticules et de petits puits, restes de l'implantation de denticules perdus. L'autopalatin n'est pas connu. Des petites parties de l'ectoptérygoïde et de l'endoptérygoïde sont visibles du côté droit de la tête. On observe aussi ces deux os à l'intérieur de la cavité buccale. L'endoptérygoïde est long, large et denticulé ou

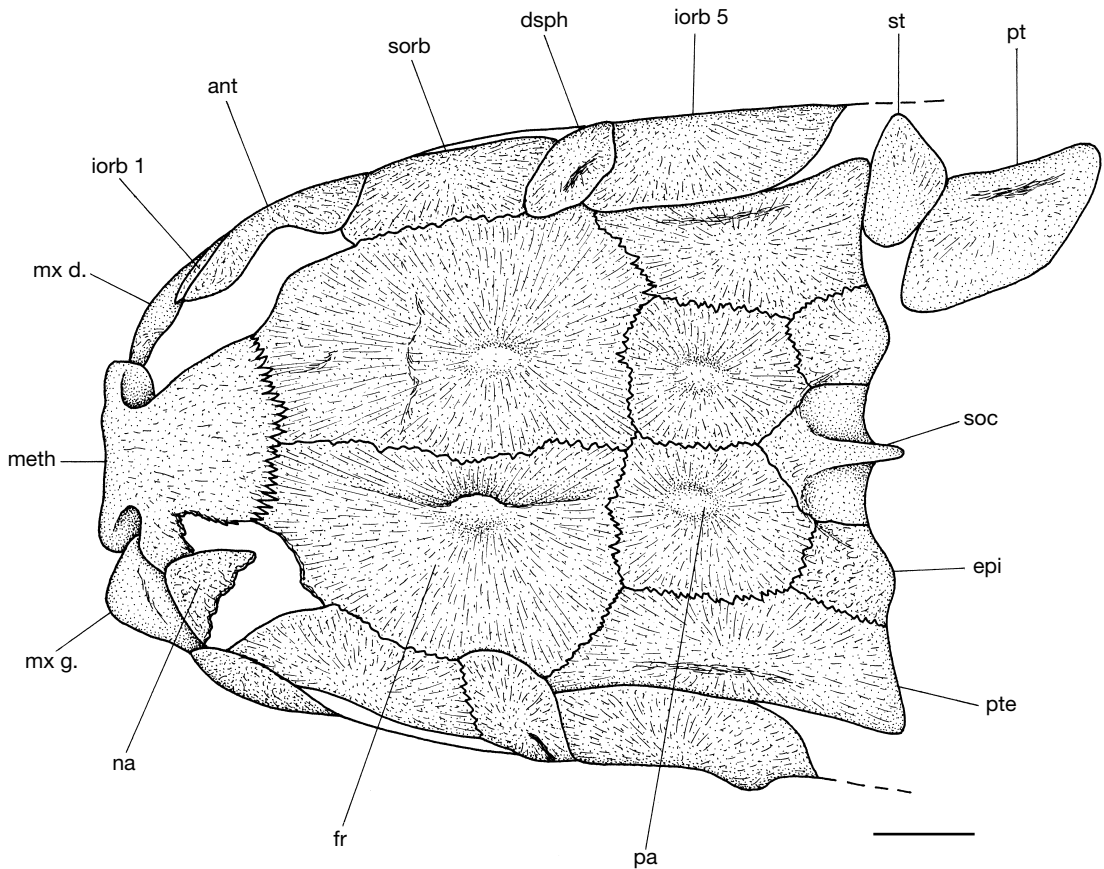


FIG. 4. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; crâne de l'holotype (AMNH 2403), vue dorsale. Le substrat est laissé en blanc. Abréviations : **ant**, antorbitaire ; **dsph**, dermosphénotique ; **e****pi**, épiotique (= épioccipital) ; **fr**, frontal ; **iorb 1, 5**, infraorbitaires 1 et 5 ; **meth**, méséthmoïde ; **mx d., g.**, maxillaire droit, gauche ; **na**, nasal ; **pa**, pariétal ; **pt**, posttemporal ; **pte**, ptérotique ; **soc**, supraoccipital ; **sorb**, supraorbitaire ; **st**, supratemporal (= extrascapulaire). Échelle : 2 cm.

percé de petits puits sur toute sa face interne. L'ectoptérygoïde est étroit et édenté. Seuls des morceaux du carré sont visibles. C'est un os de forme triangulaire qui porte un gros condyle d'articulation pour la mandibule. Un grand fragment du métaptérygoïde s'observe sur la face droite de la tête.

La mâchoire supérieure est incomplète. Les prémaxillaires sont perdus. Seule la partie antérieure du maxillaire droit est préservée mais le maxillaire gauche est presque entier. C'est un os long et large qui longe la bouche. Son bord supérieur se creuse d'une vaste encoche où se loge l'unique supramaxillaire. Le bord oral du maxillaire porte une fine bande denticulée. Les deux dentaires

sont perdus. La partie postérieure de l'hémimandibule gauche est conservée. L'angulaire et le rétroarticulaire sont fusionnés et montrent un processus postarticulaire bien développé. L'articulaire autogène n'est pas visible. Aucune ouverture du canal sensoriel mandibulaire ne s'observe à la face externe de l'angulaire. Comme chez les autres Tsselfatiiformes, cette ouverture se situait à la face interne de la mandibule (Nelson 1973 : figs 2D ; 5D ; 6B ; Taverne 2000a : fig. 8). Le préoperculaire est de grande taille et ses deux branches sont allongées, quoique la branche ventrale soit un peu plus courte que la dorsale. L'operculaire est grand et de forme vaguement ovale. Son bord postérieur est légèrement festonné.

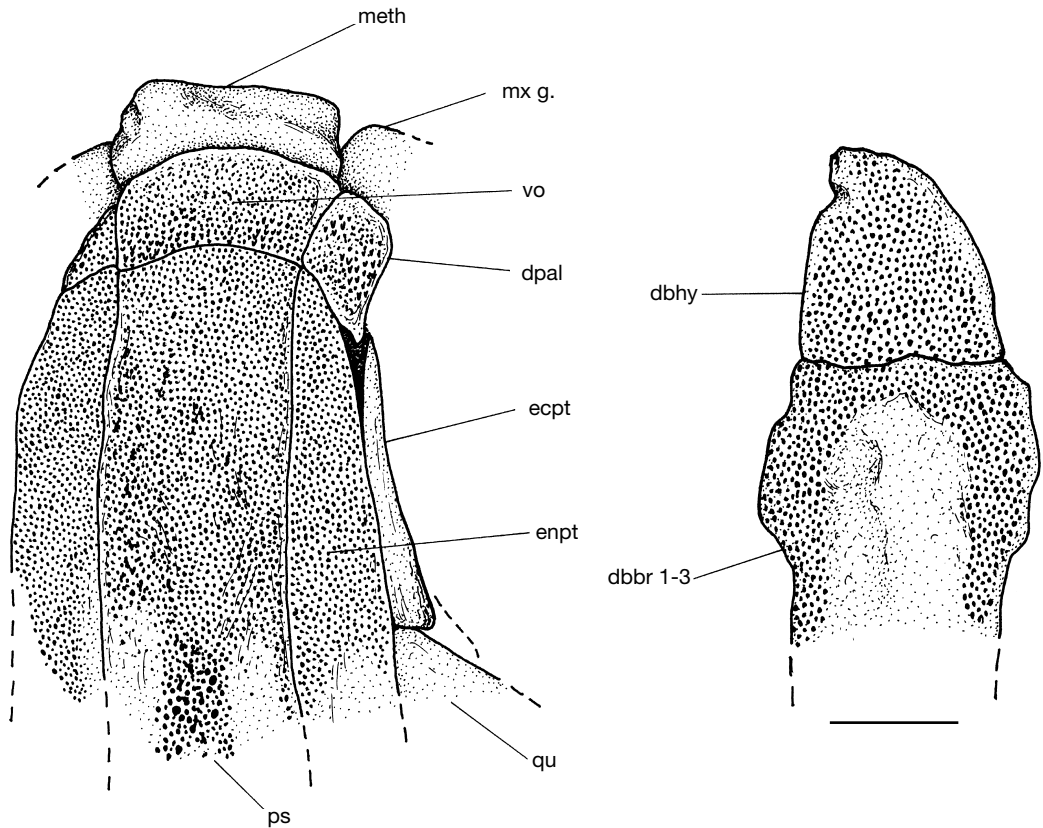


FIG. 5. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) : dos (à gauche) et plancher (à droite) de la cavité buccale de l'holotype (AMNH 2403). Abréviations : **dbbr 1-3**, dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux ; **dbhy**, dermobasihyal (= dermentoglosse) ; **dpal**, dermopalatin ; **ecpt**, ectoptérygoïde ; **enpt**, endoptérygoïde (= entoptérygoïde, mésoptérygoïde) ; **meth**, mésethmoïde ; **mx g.**, maxillaire gauche ; **ps**, parasphénoïde ; **qu**, carré (= quadratique) ; **vo**, vomer (= prévomer). Échelle : 2 cm.

Le sous-operculaire est long et large. L'interoperculaire n'est pas visible. Les six derniers rayons branchiostèges ont laissé leur empreinte. Ce sont des os longs, larges, accolés les uns aux autres et au sous-operculaire.

Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 5)

Le squelette hyoïdeo-branchial est très mal conservé. Sur le plancher de la cavité buccale, on observe deux larges plaques perforées de petits puits, restes de l'implantation des dents, et à surface légèrement convexe. La première plaque, qui est le dermobasihyal, montre une forme en triangle isocèle. La deuxième plaque est plus allongée et encore un peu plus large que la première mais seule sa partie antérieure est accessible. Elle

représente les dermobasibranchiaux fusionnés des trois premiers arcs. Compte tenu des autres traits primitifs de *B. aratus* (voir Discussion), il y a lieu de penser qu'un dermobasibranchial du quatrième arc existait aussi (voir ci-après la description de *B. favirostris* et Fig. 13) puisque c'est la condition plésiomorphe chez les Tselfatiiformes (Hay 1903 : fig. 21 ; Nelson 1973 : fig. 6D ; Taverne 2000b : fig. 10C, D). Quelques restes très fragmentaires des barres hyoïdiennes et des cératobranchiaux se remarquent dans la région ventrale du crâne.

Les ceintures (Figs 1 ; 2 ; 6 ; 7)

La ceinture scapulaire se compose des os traditionnels mais est dépourvue de postcleithrum. Le

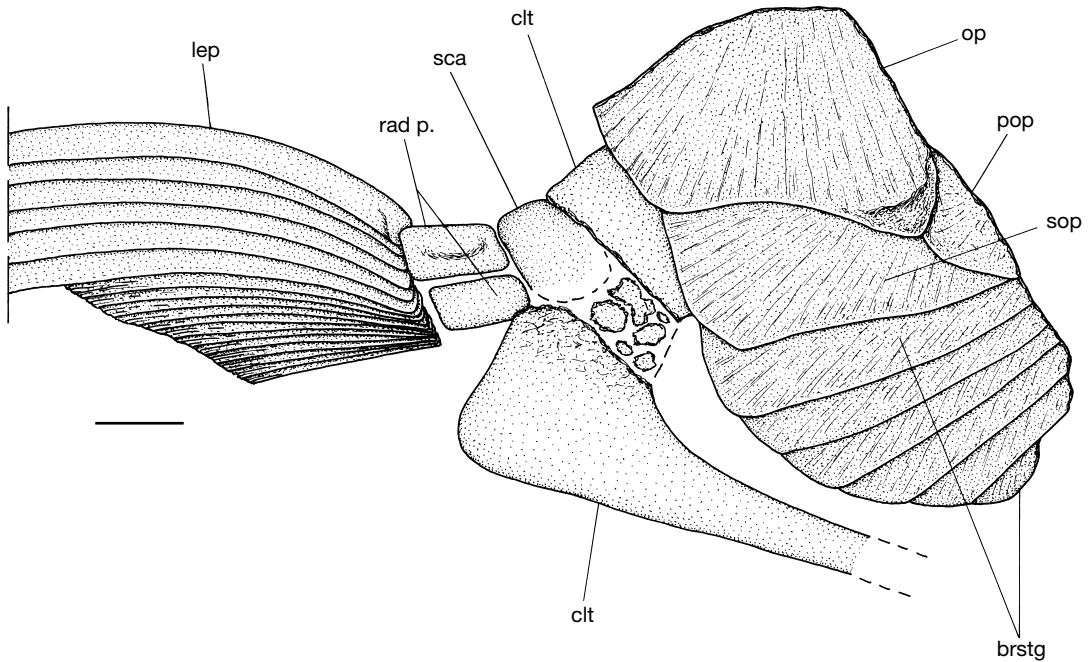


FIG. 6. — *Bananogmus aratus* (Cope, 1877) ; parties du volet operculaire (conservé en empreinte) et de la ceinture scapulaire de l'holotype (AMNH 2403). Abréviations : **brstg**, rayons branchiostéges ; **clt**, cleithrum ; **lep**, lépidotriches ; **op**, operculaire ; **pop**, préoperculaire ; **rad p.**, ptérygophores pectoraux ; **sca**, scapula (= hypercoracoïde) ; **sop**, sous-operculaire. Échelle : 2 cm.

posttemporal est vaste et triangulaire, situé au-dessus de l'operculaire et juste en arrière du petit supratemporal. L'hypercleithrum est long et large. Le cleithrum possède une branche dorsale courte et large et une branche ventrale étroite et allongée. La scapula (= hypercoracoïde) est un petit os ovale. Le coracoïde (= hypocoracoïde) n'est pas conservé. Le canal sensoriel de la ligne latérale laisse une légère trace sur le posttemporal mais on ne l'observe guère sur l'hypercleithrum. Deux gros ptérygophores pectoraux sont visibles. La nageoire pectorale est grande, falciforme, insérée haut sur les flancs et s'étire sur la longueur de 20 vertèbres. Elle comporte six grands rayons et une douzaine de petits. Le premier grand rayon est segmenté et pointu à son extrémité distale. Les autres rayons sont branchus à leur extrémité distale mais non segmentés. Il n'y a pas d'épine impaire initiale.

La ceinture pelvienne, très partiellement conservée, est située en position abdominale, juste en dessous des dernières côtes et devant l'origine de

la nageoire anale. On observe uniquement l'extrémité distale de cinq longs lépidotriches pelviens et un très petit fragment d'un sixième. Cela permet néanmoins de déterminer que les nageoires pelviennes étaient normalement développées et non pas atrophiées comme chez la plupart des Tselfatiiformes.

Le squelette axial (Figs 1 ; 7)

L'axe vertébral n'est que partiellement conservé et ne permet pas le compte exact des vertèbres, quoique la région abdominale soit presque complète. Le premier fragment, qui concerne uniquement la région abdominale, laisse apparaître 22 vertèbres en arrière de la ceinture scapulaire, suivies de l'empreinte de huit autres vertèbres. D'après le nombre des épicaux qui se glissent sous la ceinture scapulaire et l'operculaire, on peut déduire qu'il y avait encore au moins huit autres vertèbres cachées sous ces deux structures. Le troisième fragment comporte neuf vertèbres dont la première est incomplète ; les deux

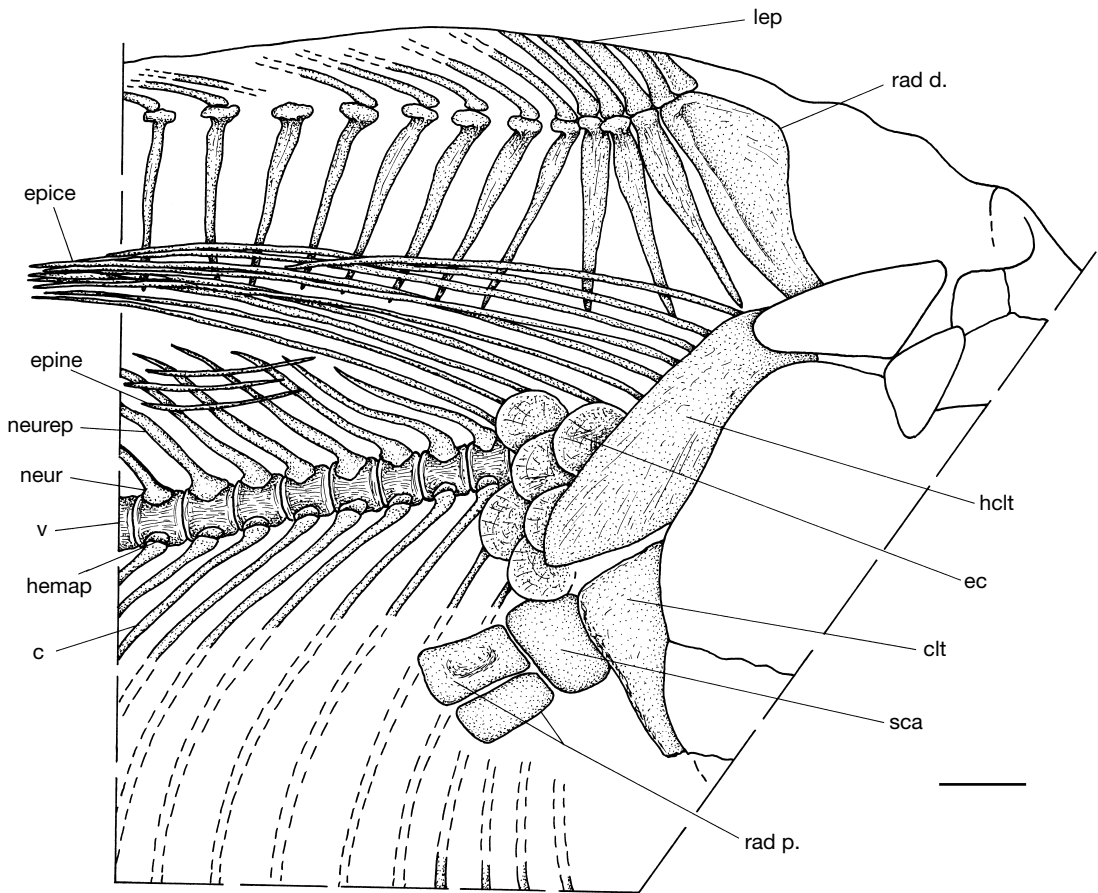


FIG. 7. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; partie de la ceinture scapulaire, début du squelette axial et de la nageoire dorsale de l'holotype (AMNH 2403). Les os crâniens repris tels quels de la Figure 3 ne sont pas ombrés ni légendés. Abréviations : **c**, côte ; **clt**, cleithrum ; **ec**, écaille ; **epice**, épicaux ; **epine**, épinaux ; **hclt**, hypercleithrum (= supracleithrum) ; **hemap**, hémaphyse ; **lep**, lépidotriches ; **neur**, arc neural (= neurarcual) ; **neurep**, neurépine (= neuracanthé) ; **rad d.**, ptérygophores dorsaux ; **rad p.**, ptérygophores pectoraux ; **sca**, scapula (= hypercoracoïde) ; **v**, corps vertébral. Échelle : 2 cm.

premières sont encore abdominales, tandis que les sept suivantes sont déjà caudales. Le quatrième fragment comprend les 11 dernières vertèbres caudales, y compris le petit centre ural 1 et 2. Compte tenu des proportions générales des Tselfatiiformes, l'hiatus entre les premier et troisième fragments paraît faible ; il semble plus important entre les troisième et le quatrième fragments. Le squelette axial compte donc une quarantaine de vertèbres abdominales et au minimum une vingtaine de vertèbres caudales. Les vertèbres sont plus hautes que longues et ce caractère s'accroît au niveau des vertèbres cau-

dales. Les faces latérales des vertèbres sont ornées de fines stries horizontales irrégulières.

Les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose sur les centres correspondants. Les neurépines sont bien développées tout au long du squelette axial. Dans la région abdominale, l'arc hémal se réduit à une paire de petites hémaphyses sur lesquelles s'appliquent les longues côtes à tête articulaire légèrement élargie. Dans la région caudale, l'arc hémal se referme sur lui-même et se prolonge par une longue hémépine.

Dix épicaux très allongés sont associés aux premiers centres vertébraux. Plus en arrière mais

toujours au niveau des vertèbres abdominales, on observe par endroits des épineux beaucoup plus courts associés aux neurépines. On ne trouve pas d'épineux mais c'est probablement dû au mauvais état de conservation et au caractère partiel de la partie caudale du poisson.

Les nageoires dorsale et anale (Figs 1 ; 7)

La nageoire dorsale est très incomplète. On observe cependant qu'elle débute un peu en arrière de la tête, qu'elle est très allongée et s'étire sur presque toute la longueur du dos puisqu'on la retrouve encore au niveau des premières vertèbres caudales. Remarquons que l'extrémité postérieure de la nageoire dorsale montrée par Hay (1903 : pl. II) au niveau du pédoncule caudal est, en fait, l'extrémité de la nageoire anale. L'auteur a mal orienté son fragment fossile, prenant la face gauche pour la droite et le bord ventral pour le dorsal. Il est impossible de dénombrer les rayons et les ptérygophores de la nageoire dorsale. Seules les bases de quelques rayons étant conservées, on ne peut pas non plus évaluer la hauteur atteinte par cette nageoire chez le poisson vivant. Tout au plus, peut-on supposer qu'elle était effectivement haute, comme chez les autres Tselfatiiformes où la nageoire dorsale est connue (Arambourg 1954 : pl. XIV, fig. 1 ; pl. XV, fig. 1 ; Bardack 1965 : fig. 1 ; Bardack & Teller-Marshall 1980 : fig. 4 ; Taverne 1983 : fig. 1). Le premier ptérygophore dorsal est long et très large mais composé d'une seule branche. Les ptérygophores suivants sont longs et étroits. Dès le quatrième ptérygophore, on observe que le sommet de l'axoste s'élargit en un petit plateau qui préfigure la vaste expansion que l'on observe à ce niveau chez les Tselfatiiformes évolués (Taverne 1975 : fig. 1, 1999 : fig. 4c).

La nageoire anale est également très incomplète. On ne peut en compter ni les rayons ni les ptérygophores. Elle est longue, débute au niveau des premières vertèbres caudales et se termine à celui du pédoncule caudal. Le premier ptérygophore anal n'est pas notablement plus développé que les suivants, garde une orientation penchée vers l'avant et ne s'étire pas jusqu'à toucher les hémépines. Le complexe hémamaxanal est donc de type I (Blot 1968 : fig. 11).

Le squelette caudal (Fig. 8)

Les dernières vertèbres sont nettement plus hautes que longues et elles deviennent de plus en plus petites. Leurs faces latérales sont ornées de très fines stries horizontales. La vertèbre préurale 1 est très réduite. Les vertèbres urales 1 et 2 fusionnent en un minuscule centre terminal. Les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose sur les corps vertébraux correspondants et en recouvrent partiellement les faces latérales. Les dernières neurépines et hémépines sont plus longues et plus fortes que les précédentes. La vertèbre préurale 1 porte le dernier arc neural et la dernière neurépine, laquelle est aussi longue mais nettement plus fine que les neurépines qui la précèdent. Les vertèbres préurales 2 et 3 supportent chacune deux arcs neuraux et deux neurépines. Il s'agit très vraisemblablement d'une variation individuelle et non pas d'un caractère générique ou spécifique. De tels doublements, voire triplements, des neurépines et des hémépines au niveau des dernières vertèbres ne sont pas rares chez les téléostéens (obs. pers.) mais ne touchent que des individus et presque jamais l'espèce dans sa totalité. La dernière hémépine est celle de la vertèbre préurale 2. La vertèbre préurale 1 porte encore un arc hémal réduit mais le parhypural a disparu. Ce petit arc hémal recouvre une portion importante de la face latérale de la vertèbre préurale 1 et il s'articule dans une encoche creusée dans le bord postérieur de l'hémépine préurale 2. Nelson (1973 : 22) a confondu ce petit arc hémal autogène avec un simple processus ventral de la vertèbre préurale I. On observe, cependant, une petite ligne de suture entre l'arc en question et la face latérale de la vertèbre sous-jacente. Il n'y a ni épuraux, ni uroneuraux, ni urodermaux. Les quatre premiers hypuraux fusionnent en une large plaque soudée au petit centre vertébral terminal et qui touche l'hémépine préurale 2 sur toute sa longueur. Une encoche médiane dans le bord postérieur de cette plaque indique la limite entre les hypuraux ventraux et dorsaux. Une petite gouttière située dans la plaque, juste sous le petit centre terminal, marque probablement le passage de l'artère et de la veine caudales. Deux autres hypuraux autogènes, plus étroits mais néanmoins bien développés, s'observent au-dessus de la plaquette.

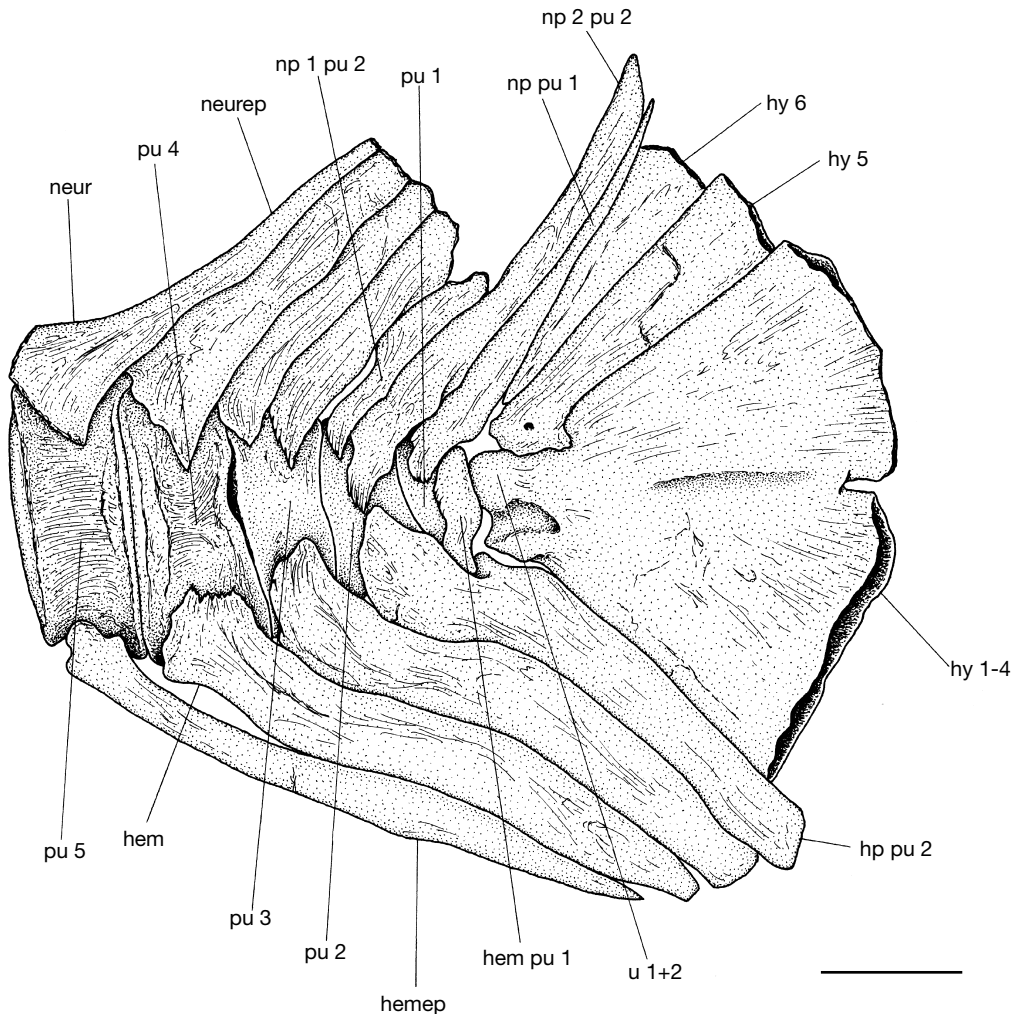


FIG. 8. — *Bananogmius aratus* (Cope, 1877) ; squelette caudal de l'holotype (AMNH 2403). Abréviations : **hem**, arc hémal (= hémarcual) ; **hemep**, hémépine (= hémacanthé) ; **hem pu 1**, arc hémal de la vertèbre préurale 1 ; **hp pu 2**, hémépine de la vertèbre préurale 2 ; **hy 1-4**, plaque hypurale formée par la fusion des quatre premiers hypuraux ; **hy 5, 6**, hypuraux 5 et 6 autogènes ; **neur**, arc neural ; **neurep**, neurépine ; **np pu 1**, neurépine de la vertèbre préurale 1 ; **np 1 pu 2**, première neurépine de la vertèbre préurale 2 ; **np 2 pu 2**, seconde neurépine de la vertèbre préurale 2 ; **pu 1, 2, 3, 4, 5**, vertèbres préurales 1 à 5 ; **u 1+2**, vertèbres urales 1 et 2 fusionnées en un petit centre terminal. Échelle : 1 cm.

L'extrémité proximale du cinquième hypural s'épaissit en une tête articulaire qui s'appuie sur le dessus du centre terminal. L'extrémité proximale du sixième hypural est fine et pointue.

La nageoire caudale est bilobée et l'hypurostégie importante. La conservation est trop partielle pour dénombrer les rayons. On peut penser qu'il y avait, comme chez les autres Tselfatiiformes, 19 rayons principaux dont 17 branchus. En avant

des rayons principaux de chaque lobe, on observe quelques rayons procurrents.

L'écaillure

L'écaillure n'est pratiquement pas conservée. Quelques fragments d'écailles sont néanmoins visibles derrière la ceinture scapulaire. Elles sont de taille moyenne, cycloïdes, ornées de quelques radii et de fins circuli à disposition concentrique.

***Bananogmius favirostris* (Cope, 1877)
(Figs 9-13)**

Anogmius favirostris Cope, 1877b : 178. — Woodward 1901 : 73. — Hay 1903 : 30.

Osmeroides favirostris – Loomis 1900 : 256.

Bananogmius favirostris (Cope, 1877). — Nelson 1963 : 19. — Applegate 1970 : 414.

MATÉRIEL-TYPE. — Holotype : 1 crâne et 11 vertèbres provenant de la Niobrara Formation du Kansas (pas d'autre spécification du lieu d'origine) (AMNH 2111). Paratype : partie antérieure d'un crâne provenant de la Niobrara Formation du Kansas (pas d'autre spécification du lieu d'origine) (AMNH 2109).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Bananogmius* chez qui le mésethmoïde est dépourvu de processus latéraux ; vomer plus long que large et uniquement denticulé sur une partie de sa surface ; discontinuité entre les zones denticulées du vomer et du parashénoïde ; dépression fronto-pariétale étroite et allongée ; ptérotique petit ; supraoccipital petit et crête peu marquée ; épérotique sans contact avec le supraoccipital ; plages denticulées du prémaxillaire et du maxillaire ne s'étendant pas sur la surface externe de ces os.

REMARQUES

B. favirostris est connu par deux crânes que la fossilisation a écrasés. L'holotype (AMNH 2111) est représenté par un crâne incomplet auquel s'ajoutent 11 vertèbres. Le paratype (AMNH 2109) est réduit à la région du museau. Cope (1877b : 178-179) en a donné une description superficielle. Hay (1903 : 30-34) les a étudiés de façon plus détaillée mais en commettant plusieurs erreurs d'interprétation.

OSTÉOLOGIE

Le crâne (Figs 9-12)

Le mésethmoïde est vaste, plus large que long et dépourvu de processus latéraux. Les ethmoïdes latéraux et les nasaux ne sont pas conservés. Le vomer est grand, nettement plus long que large et seule la moitié antérieure de sa surface orale porte des denticules.

Le toit crânien est large et plat. Seule la partie postérieure des frontaux est préservée chez l'holotype, tandis que la partie antérieure en est visible chez le paratype. Ces frontaux sont longs et larges. Les pariétaux sont très grands, à peu près quadrangulaires et jointifs, déterminant un crâne

de type médio-pariétal. Les ptérotiques sont petits, bordent latéralement les pariétaux mais leur aile dorsale est très peu élevée. La dilatator fossa n'est guère marquée. Le supraoccipital est de petite taille et sa crête médiane peu marquée. L'épérotique droit de l'holotype est très partiellement conservé mais le gauche est complet. Il forme un petit ergot à l'arrière du neurocrâne. L'épérotique ne touche pas le supraoccipital, ce qui est exceptionnel chez un téléostéen. Le sphénotique n'est que très partiellement conservé. Le supratemporal (= extrascapulaire) fait défaut.

Du septum interorbitaire osseux seul subsiste un petit morceau de l'orbitosphénoïde qui touche la faible crête médio-dorsale du parasphénoïde. Rien n'est connu des pleurosphénoïdes et de l'éventuel basisphénoïde. La portion trabéculaire du parasphénoïde est moyennement large et couverte de denticules et de petits puits, restes de l'implantation de denticules disparus. Le bord antérieur de l'os reste édenté. Il y a donc discontinuité entre les zones dentées du vomer et du parasphénoïde.

Quelques fragments des prootiques sont conservés mais ils ne montrent ni le complexe de la chambre trigémino-faciale et de la pars jugularis, ni la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire. L'holotype laisse voir, du côté droit du neurocrâne, une petite fenêtre auditive ovale et à bord régulier qui se perce entre le basioccipital, l'exoccipital et le prootique. Le basioccipital forme seul le condyle articulaire pour l'axe vertébral. Ce condyle est plus haut que large. La partie antérieure du plancher du basioccipital se creuse d'une large gouttière formant le plafond du myodome. Sur le poisson vivant, cet endroit du myodome devait être caché par l'extrémité postérieure du parasphénoïde, manquante chez l'holotype. Les exoccipitaux sont vastes et encerclent le foramen magnum. L'intercalaire droit de l'holotype est seul présent. C'est un os bien développé.

La fosse temporale (= fosse posttemporale) s'ouvre à l'arrière du crâne entre le ptérotique, l'épérotique et l'intercalaire. Du côté droit du crâne de l'holotype où ne subsiste qu'une très petite partie de l'épérotique, on remarque que l'exoccipital participe également à l'ouverture de

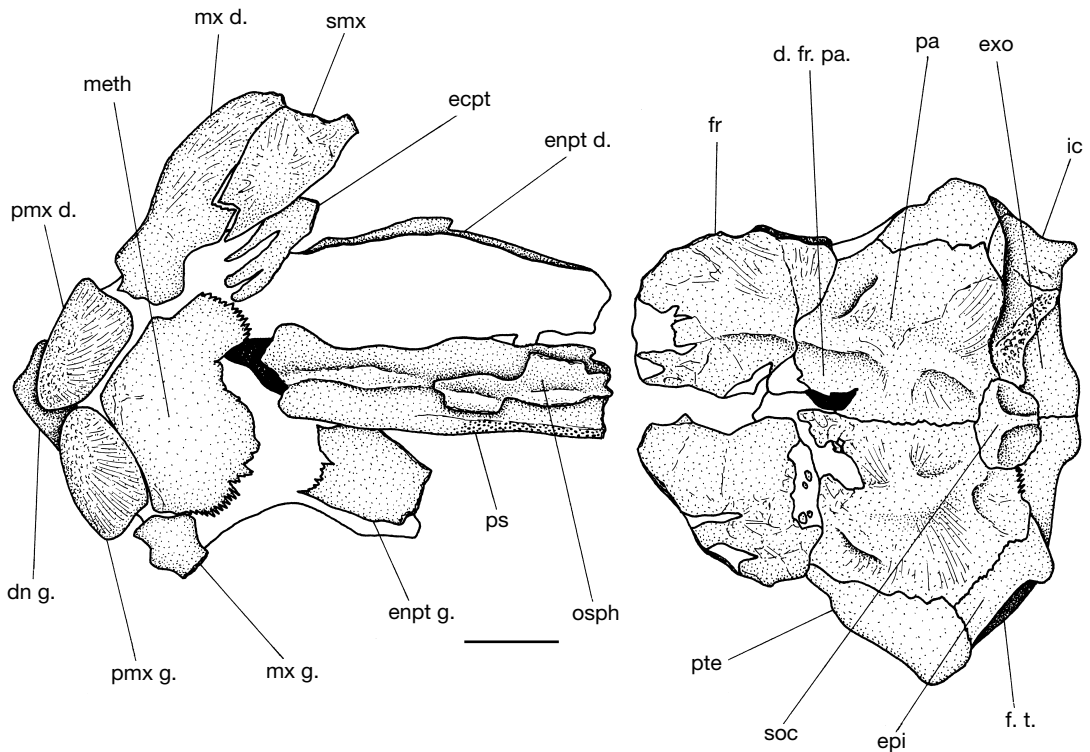


FIG. 9. — *Bananogmus favirostris* (Cope, 1877) ; crâne partiel de l'holotype (AMNH 2111), vue dorsale. La plus grande partie de l'épiotique droit et l'intercalaire gauche manquent. Le substrat est laissé en blanc. Abréviations : **d. fr. pa.**, dépression fronto-pariétale ; **dn g.**, dentaire gauche ; **ecpt**, ectoptérygoïde ; **enpt d., g.**, endoptérygoïde droit, gauche ; **epti**, épiotique (= épioccipital) ; **exo**, exoccipital ; **fr**, frontal ; **f. t.**, fosse temporale (= posttemporale) ; **ic**, intercalaire ; **meth**, méséthmoïde ; **mx d., g.**, maxillaire droit, gauche ; **osph**, orbitosphénoïde ; **pa**, pariétal ; **pmx d., g.**, prémaxillaire droit, gauche ; **ps**, parasphénoïde ; **pte**, ptérotique ; **smx**, supramaxillaire ; **soc**, supraoccipital. Échelle : 1 cm.

la fosse mais plus en profondeur par rapport à l'épiotique.

Les deux premiers infraorbitaires sont conservés chez le paratype. Ce sont des os de grande taille. Le premier infraorbitaire est plus long que le deuxième et son extrémité antérieure s'effile en pointe, ce qui indique qu'il se glissait entre l'antorbitaire et le maxillaire, comme chez *B. aratus*. Cela laisse penser également que cet antorbitaire, malheureusement perdu, avait un bord ventral allongé et était donc probablement pourvu du même processus ventro-postérieur que chez *B. aratus*. Les trois infraorbitaires postérieurs, le supraorbitaire et le dermosphénotique ne sont pas connus.

Les prémaxillaires sont assez courts mais élevés, sans, toutefois, qu'un processus ascendant ne se détache du bord dorsal. Leur forme générale est

presque quadrangulaire. La surface de l'os est très ornementée. Le bord oral porte une étroite bande denticulée. Les maxillaires sont massifs et bordent la bouche. Antérieurement, l'os se renfle en un gros condyle qui s'articule avec le prémaxillaire et le palatin. Le bord oral du maxillaire porte une large plage de petits puits, restes de l'implantation des denticules. Cette plage déborde sur la face interne de l'os. Le bord dorsal du maxillaire se creuse d'une profonde encoche où s'encastre l'unique supramaxillaire. De la mandibule, seuls des fragments du dentaire sont conservés. C'est un os massif, allongé et élevé, quelque peu renflé à la symphyse et qui porte une plage de denticules le long de son bord oral.

Le dermopalatin est petit, étroit et denticulé. L'autopalatin n'est pas connu. L'entoptérygoïde

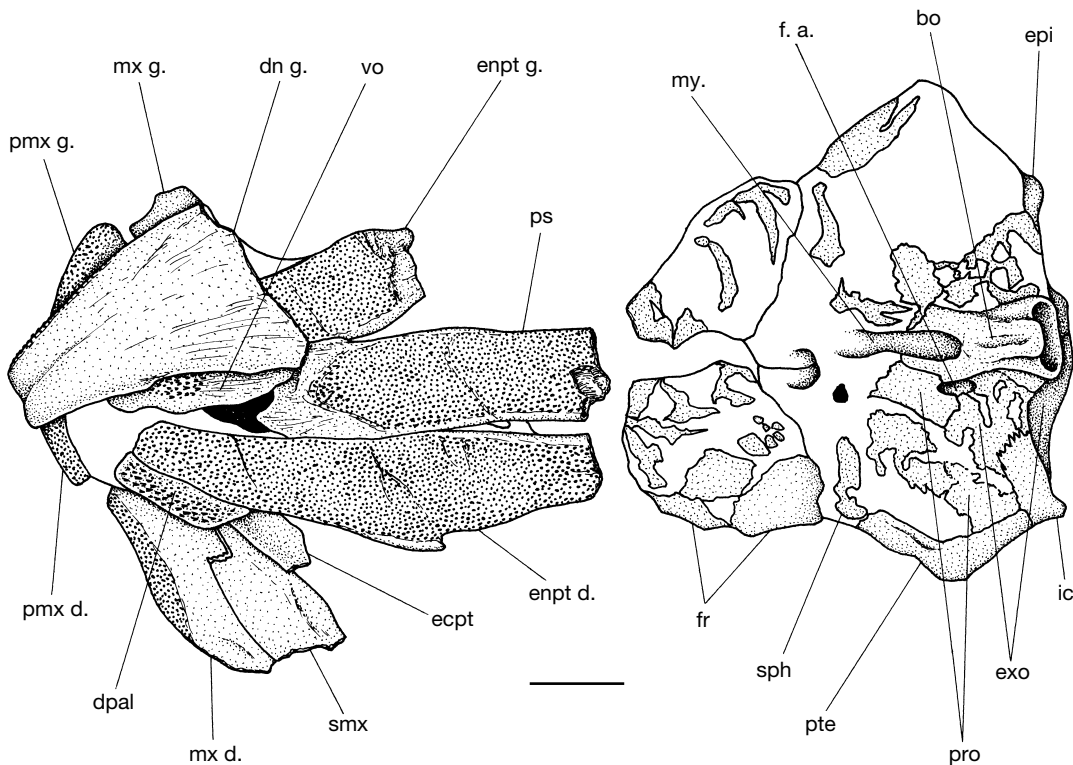


FIG. 10. — *Bananogmius favirostris* (Cope, 1877) ; crâne partiel de l'holotype (AMNH 2111), vue ventrale. L'intercalaire gauche manque. Le substrat est laissé en blanc. Abréviations : **bo**, basioccipital ; **dn g.**, dentaire gauche ; **dpal**, dermopalatin ; **ecpt**, ectoptérygoïde ; **enpt d., g.**, endoptérygoïde droit, gauche ; **epi**, épiotique (= épioccipital) ; **exo**, exoccipital ; **f. a.**, fenêtre auditive ; **fr**, frontal ; **ic**, intercalaire ; **my.**, plafond du myodome ; **mx d., g.**, maxillaire droit, gauche ; **pro**, prootique ; **ps**, parasphénoïde ; **pte**, ptérotique ; **smx**, supramaxillaire ; **sph**, sphénotique ; **vo**, vomer (= prévomer). Échelle : 1 cm.

est long et large, couvert de denticules et de petits puits sur toute sa surface orale. Seul un petit morceau de l'ectoptérygoïde droit est conservé sur l'holotype. Par contre, l'os entier est clairement visible chez le paratype. On y constate que l'ectoptérygoïde est complètement édenté. Le métaptérygoïde et le carré sont perdus.

Rien n'est connu des os de la série operculaire.

Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 13)

Un petit hypohyal, une partie des cératohyaux antérieurs et quelques fragments de cératobranchiaux s'observent entre les deux dentaires du paratype. La partie médio-ventrale du squelette hyoïdien est également visible sur ce spécimen. On y remarque trois larges plaques successives dont la surface orale est perforée d'une multitude

de petits puits, restes de l'implantation de denticules perdus. La première plaque est petite ; c'est le dermobasihyal. La deuxième plaque est beaucoup plus allongée et représente le dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux. Seul un morceau de la dernière plaque est conservé ; il s'agit du dermobasibranchial du quatrième arc branchial. Cette architecture à trois plaques denticulées linguales est identique à celle qui prévaut chez *Martinichthys* (Taverne 2000b : fig. 10C, D) et représente la condition primitive des Tseltaiiformes.

Le squelette axial

Les vertèbres sont du même type que chez *B. aratus*. Elles sont plus hautes que longues et ont leur face latérale ornée de fines ridules horizontales.

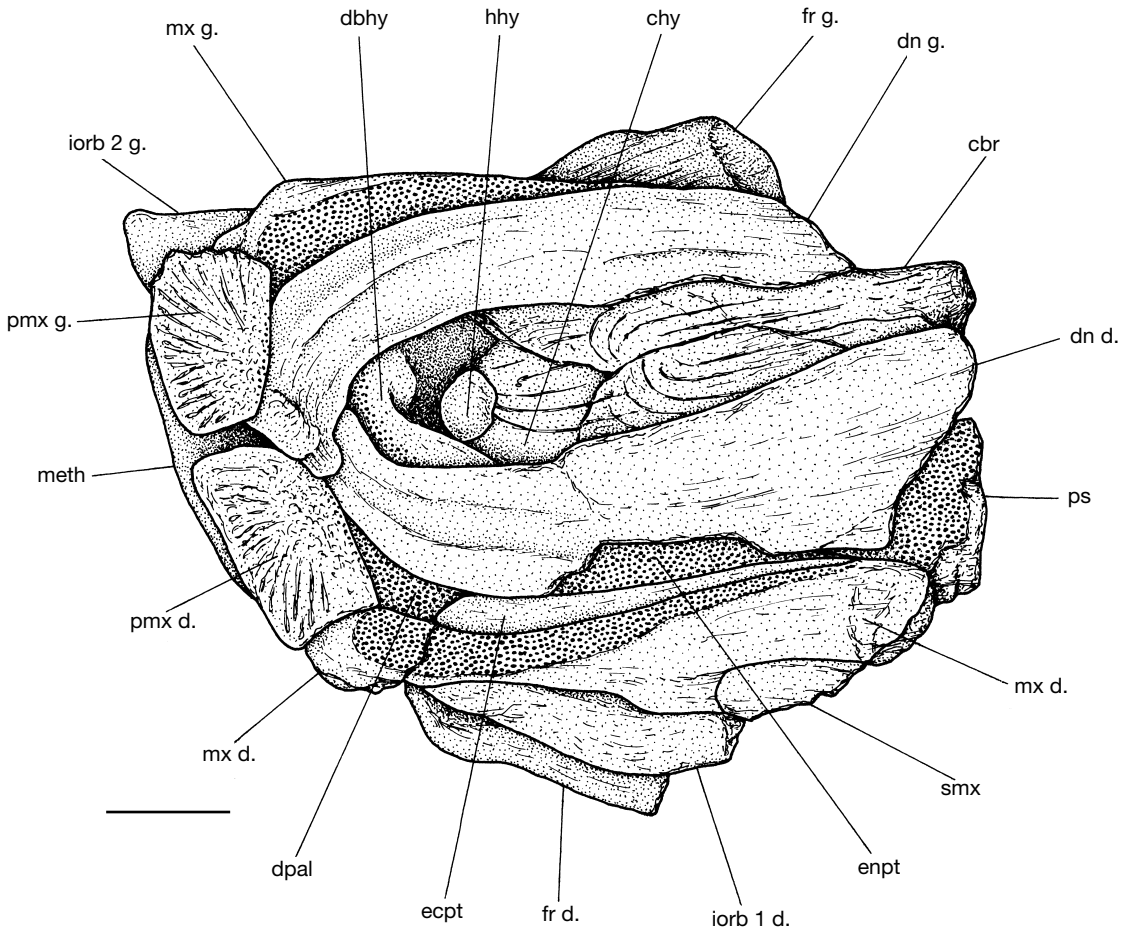


FIG. 11. — *Bananogmius favirostris* (Cope, 1877) ; crâne partiel du paratype (AMNH 2109), vue ventrale. Abréviations : **cbr**, fragments de cératobranchiaux ; **chy**, fragments de cératohyaux ; **dbhy**, dermobasihyal (= dermentoglosse) ; **dn d., g.**, dentaire droit, gauche ; **dpal**, dermopalatin ; **ecpt**, ectoptérygoïde ; **enpt**, endoptérygoïde (= entoptérygoïde, mésoptérygoïde) ; **fr d., g.**, frontal droit, gauche ; **hhy**, hypohyal ; **iorb 1 d.**, premier infraorbitaire (= lacrymal) droit ; **iorb 2 g.**, deuxième infraorbitaire (= jugal) gauche ; **meth**, méséthmoïde ; **mx d., g.**, maxillaire droit, gauche ; **pmx d., g.**, prémaxillaire droit, gauche ; **ps**, parasphénoïde ; **smx**, supra-maxillaire. Échelle : 1 cm.

Dans la région dorsale et dans la région ventrale, elles se creusent d'une paire de petites fossettes qui servaient à l'articulation des arcs neuraux et hémaux.

DISCUSSION

REMARQUES SUR *BANANOGLMIUS ARATUS*

La forme du corps et des nageoires impaires, les dents disposées en plaques, les os dentés percés de

canalicules, l'antorbitaire, le supraorbitaire et le dermosphénotique articulés entre eux et avec le frontal, la fusion de l'angulaire et du rétroarticulaire, l'articulation du supramaxillaire dans une encoche du maxillaire, la réduction du supratemporal, la forme du cleithrum, la position surélevée de la nageoire pectorale, la position abdominale de la ceinture pelvienne, l'élargissement en petit plateau de l'extrémité des axonostes dorsaux et anaux, l'articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les corps vertébraux et l'ana-

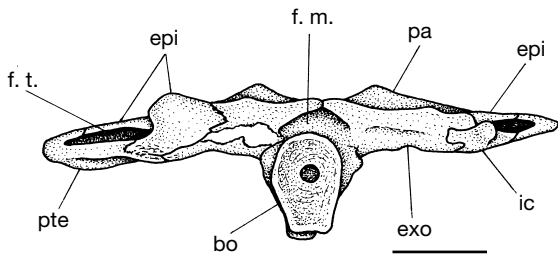


FIG. 12. — *Bananogmus favirostris* (Cope, 1877) ; neurocrâne de l'holotype (AMNH 2111), vue postérieure. Une grande partie de l'épiotique droit et l'intercalaire gauche sont perdus. Abréviations : **bo**, basioccipital ; **epi**, épiotique (= épioccipital) ; **exo**, exoccipital ; **f. m.**, foramen magnum ; **f. t.**, fosse temporale (= posttemporale) ; **ic**, intercalaire ; **pa**, pariétal ; **pte**, ptérotique. Échelle : 1 cm.

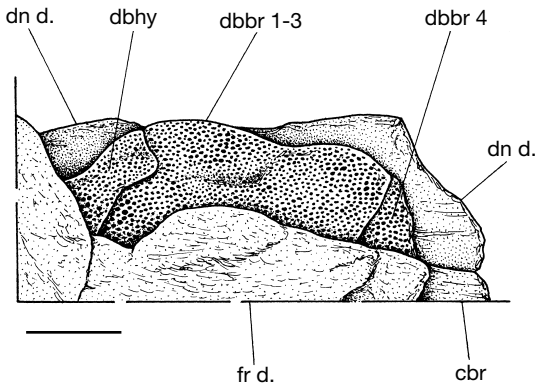


FIG. 13. — *Bananogmus favirostris* (Cope, 1877) ; plaques denticulées linguales. Abréviations : **cbr**, cératobranchial ; **dbbr 1-3**, dermobasibranchial des trois premiers arcs branchiaux ; **dbbr 4**, dermobasibranchial du quatrième arc branchial ; **dbhy**, dermobasihyal (= dermentoglosse) ; **dn d.**, dentaire droit ; **fr d.**, frontal droit. Échelle : 1 cm.

tomie si particulière du squelette caudal sont autant de caractères qui, groupés, attestent sans doute possible que *B. aratus* appartient bien aux Tselfatiiformes.

Il est même une forme particulièrement primitive au sein de cet ordre puisqu'il présente à l'état plésiomorphe cinq caractères connus à l'état apomorphe chez la plupart de ses autres membres :

1) le préoperculaire est bien développé et sa branche ventrale est presque aussi longue que la dorsale. Chez la plupart des Tselfatiiformes, la branche ventrale du préoperculaire est considérablement raccourcie (Loomis 1900 : fig. 6 ;

Bardack 1965 : fig. 2 ; Bardack & Teller-Marshall 1980 : fig. 4 ; Taverne 1983 : fig. 2, 2000b : figs 1 ; 9, 2000c : fig. 3). Chez *Zanclites xenurus* Jordan, 1924, on observe le cas inverse : la branche ventrale du préoperculaire s'allonge fortement et la dorsale se raccourcit (Taverne 1999 : fig. 2) ;

2) la ceinture pelvienne est normalement développée, tandis qu'elle est atrophiée chez la plupart des autres espèces (Bardack 1965 : fig. 1 ; Patterson 1967 : fig. 6 ; Bardack & Teller-Marshall 1980 : figs 4 ; 5 ; Taverne 1983 : fig. 1, 1999 : fig. 1a, b, 2000a : fig. 1) ;

3) le complexe hémamaxal (Blot 1968) est de type 1 et non pas de type 3 comme chez presque toutes les autres espèces de Tselfatiiformes (Arambourg 1954 : pl. XIV, figs 1 ; 2 ; pl. XV, fig. 1 ; Patterson 1967 : fig. 2 ; Bardack & Teller-Marshall 1980 : figs 2 ; 4 ; 5 ; Taverne 1983 : fig. 1, 1999 : fig. 1a, b) ;

4) la vertèbre préurale 1 possède encore un arc hémal réduit, alors que presque toutes les autres espèces de l'ordre dont le squelette caudal est connu ont déjà perdu ce petit arc hémal (Taverne 1975 : fig. 3, 1983 : fig. 5, 1999 : fig. 5, 2000a : fig. 2) ;

5) le complexe urophore comporte encore deux hypuraux autogènes (les cinquième et sixième) qui surplombent la plaque hypurale, tandis qu'il n'y a plus qu'un seul hypural autogène (le cinquième) chez beaucoup d'autres Tselfatiiformes (Taverne 1975 : fig. 3, 1983 : fig. 5, 1999 : fig. 5).

Quant aux caractères évolués de *B. aratus*, on en observe deux :

1) l'antorbitaire présente un processus ventro-postérieur pointu très allongé. Un tel processus fait défaut chez les autres Tselfatiiformes ou demeure peu développé (Loomis 1900 : pl. XXI, fig. 2 ; Stewart 1900 : pl. LXIV ; Bardack 1965 : fig. 2 où l'antorbitaire est nommé premier supraorbitaire ; Taverne 1983 : fig. 2, 1999 : fig. 2) ;

2) l'ectoptérygoïde est édenté. Chez la plupart des autres Tselfatiiformes, cet os est totalement ou partiellement couvert de dents (Loomis 1900 : pl. XXII, fig. 6 où l'ectoptérygoïde est interprété

comme un quatrième cératobranchial ; Taverne 2000b : fig. 8C). Chez *Zanclites xenurus*, un autre Tselfatiiformes, l'ectoptérygoïde est également édenté mais cela résulte de sa transformation en une épaisse tige osseuse, renflée à son extrémité antérieure et qui participe avec l'entoptérygoïde à la formation d'une structure de soutien pour un volumineux palatin (Taverne 1999 : 426, fig. 2). Ces quelques données nous permettent donc déjà de définir quels caractères devraient idéalement présenter toute espèce candidate à l'incorporation au sein du genre *Bananogmius*, à savoir l'association des cinq plésiomorphies et des deux apomorphies dont nous venons de traiter.

BANANOGMIOUS ARATUS ET *NIOBRARA ENCARSIA*

On remarque que les plésiomorphies (1), (2), (3), (4) et peut-être (5) ainsi que l'apomorphie (1) et probablement aussi la (2), que nous venons d'évoquer, existent également chez un autre Tselfatiiformes, le genre monospécifique *Niobrara* Jordan, 1924 dont Taverne (2001) a fait récemment la révision et dont il a d'ailleurs montré qu'il était proche parent de *Bananogmius*. *Niobrara* ne peut cependant pas s'intégrer à *Bananogmius* car il s'en différencie par plusieurs autres apomorphies dont une architecture très particulière de l'arrière du toit crânien où les ptérotiques sont raccourcis et rejetés en arrière des pariétaux (Taverne 2001 : fig. 5). Ce caractère ne se rencontre chez aucun autre Tselfatiiformes à voûte crânienne plus ou moins plate. Cela mérite à coup sûr pour *Niobrara* un statut générique particulier.

Le fait que ces plésiomorphies et apomorphies se rencontrent non seulement chez *Bananogmius aratus* mais aussi chez un autre genre apparenté renforce l'idée que toute espèce à ranger dans le genre *Bananogmius* devrait effectivement montrer l'association des cinq plésiomorphies et des deux apomorphies que nous avons exposées plus haut.

REMARQUES SUR *BANANOGMIOUS FAVIROSTRIS*

On observe que *B. favirostris* appartient, lui aussi, au groupe des Tselfatiiformes à toit crânien relativement plat.

On ignore s'il présentait les plésiomorphies (1) à (5) puisque les parties concernées de son sque-

lette ne sont pas connues. De même, son antorbitaire étant perdu, on ne peut guère se prononcer sur la présence ou l'absence de l'apomorphie (1). Par contre, l'apomorphie (2), présente seulement chez les genres *Bananogmius* et *Niobrara*, se retrouve chez ce poisson. D'autre part, les relations du frontal, du pariétal, du sphénotique et du ptérotique sont celles qui prévalent chez *Bananogmius* et non pas chez *Niobrara* (Taverne 2001 : fig. 5B). Les vertèbres abdominales de *B. favirostris* ont les faces latérales ornées de ridules horizontales, tandis que, chez *Niobrara*, les vertèbres abdominales sont plus spécialisées avec une ou deux crêtes plus fortes et deux ou trois fossettes (Taverne 2001 : fig. 7). Malgré les nombreuses lacunes qui demeurent dans la connaissance ostéologique de *B. favirostris*, il paraît donc tout à fait raisonnable de ranger cette espèce dans le genre *Bananogmius* et de penser qu'elle présentait également les plésiomorphies (1) à (5) et l'apomorphie (1), comme *B. aratus*.

Au sein du genre *Bananogmius*, *B. favirostris* se distingue de *B. aratus* par sept caractères qui justifient son statut spécifique particulier :

- 1) le mésethmoïde plus large que long et dépourvu de processus latéraux ;
- 2) le vomer plus long que large et denticulé uniquement sur sa partie antérieure ;
- 3) la dépression fronto-pariétale étroite et allongée ;
- 4) l'aile dorsale du ptérotique peu développée ;
- 5) le supraoccipital réduit et garni d'une crête médiane très peu marquée ;
- 6) l'épiotique dépourvu de contact avec le supraoccipital. Ce caractère est probablement lié au précédent ;
- 7) le parasphénoïde devenu édenté dans sa partie la plus antérieure.

REMARQUES SUR *BANANOGMIOUS EVOLUTUS*

L'ostéologie céphalique et caudale de *B. evolutus* (= *B. polymicrodus*) est très différente de celle de *B. aratus* et de *B. favirostris* (obs. pers.) et ne permet pas l'inclusion de cette espèce dans le genre *Bananogmius*. L'étude de *B. evolutus* fera l'objet d'un travail ultérieur.

REMARQUES SUR *BANANOGMIVS ORNATVS*

B. ornatus a été décrit sur la base du seul holotype, découvert dans les terrains marins du Cénomanien de South Ferriby, Lincolnshire, en Angleterre (Woodward 1923). Cet exemplaire était conservé dans l'ancien Musée municipal de Kingston-upon-Hull mais a été détruit dans l'incendie de ce musée lors des bombardements de la Seconde Guerre mondiale (M. Stephens *in litt.* 17 septembre 1999).

Quoique le spécimen soit très incomplet, la forme générale du poisson, ses os dentés, le pré-maxillaire, le dentaire, le parasphénoïde et les plaques linguales, marqués de ponctuations typiques et de denticules disposés en plages, l'insertion haute sur le flanc de sa nageoire pectorale et la très longue branche ventrale de son cleithrum attestent qu'il s'agit bien d'un représentant de l'ordre des Tselfatiiformes et d'un représentant primitif puisque le préoperculaire est bien développé avec des branches de longueur à peu près similaire et que la ceinture et les nageoires pelviennes sont de grande taille. L'antorbitaire n'est pas conservé mais Woodward (1923 : 297) précise, par contre, que l'ectoptérygoïde est édenté. Ces deux plésiomorphies et cette apomorphie permettent de conclure que *B. ornatus* appartient soit au genre *Bananogmius* soit au genre *Niobrara*. Ses vertèbres abdominales, dont les faces latérales sont ornées de fines striations horizontales, permettent de l'inclure dans *Bananogmius* dont il est le seul représentant dans les mers européennes de l'époque. Chez *Niobrara*, ainsi qu'on l'a déjà dit, les vertèbres abdominales sont plus spécialisées.

B. ornatus se distingue de *B. aratus* par ses écailles ornementées de granulations. Ses plaques dentées linguales sont également particulières (Woodward 1923 : fig. B). La première, qui est aussi la plus petite, représente le dermobasihyal. La seconde est beaucoup plus vaste. Elle montre dans sa région postérieure un étranglement très marqué qui la divise en une partie antérieure ovale, longue et large et une partie postérieure courte et ronde. Cette portion antérieure de la plaque est très probablement le dermobasibranchial des trois premiers arcs et la portion posté-

rieure celui du quatrième arc, deux os ici soudés mais que nous avons vus séparés et articulés l'un à l'autre chez *B. favirostris* (Fig. 13).

On peut donc proposer pour cette espèce une diagnose émendée : *Bananogmius* chez qui le préoperculaire est ornementé ; dermobasibranchiaux des trois premiers arcs et du quatrième arc soudés en une seule plaque en forme de sablier ; écailles ornées de granulations.

REMARQUES SUR *BANANOGMIVS CRIELEVI*

B. crieleyi n'est que très partiellement connue (Applegate 1970 : 414-416, fig. 196). Cette espèce possède un grand ectoptérygoïde complètement denté, ce qui représente l'état apomorphe de cet os chez les Tselfatiiformes. Cela la différencie de *B. aratus* et de *B. favirostris* et interdit de la ranger dans le genre *Bananogmius*. Taverne (2000c : 120-121) a montré que *B. crieleyi* présentait des affinités avec « *Plethodus* » *pentagon* Woodward, 1899 du Cénomanien d'Angleterre et devait rejoindre cette espèce et quelques autres dans le nouveau genre *Pentanogmius* Taverne, 2000.

REMARQUES SUR *BANANOGMIVS ELLISENSIS*

B. ellisensis n'est connu que par l'holotype, un spécimen réduit au crâne et au début du corps. Il provient du Blue Hill Shale Member de la Carlile Shale Formation, au Kansas, et est daté du Turonien moyen. Fielitz & Shimada (1999) en ont fait récemment l'étude.

Plusieurs caractères mentionnés dans leur description différencient cette espèce de *B. aratus* :

1) les deux auteurs signalent un petit antorbitaire rejeté latéralement par un très long supraorbitaire qui redescend jusqu'au premier infraorbitaire (Fielitz & Shimada 1999 : figs 2 ; 3). C'est là une situation du supraorbitaire typique des Pachyrhizodontoidei (Forey 1977 : figs 6 ; 19 ; 20 ; 33 ; Wenz & Fricot 1985 : fig. 1 ; Taverne 1989 : fig. 7, 1991 : fig. 1, 1994 : fig. 2, 1996 : fig. 2 ; Maisey 1991a : fig. p. 250, 1991b : fig. p. 262) mais exceptionnelle chez les téléostéens et totalement différente de ce qui existe chez les autres Tselfatiiformes où l'antorbitaire est toujours bien développé et sépare largement le supraorbitaire du premier infraorbitaire (Stewart

1900 : pl. LXIV ; Hay 1903 : pl. II ; Taverne 1983 : fig. 2, 1999 : fig. 2, 2000b : figs 1 ; 4 ; 9). Cependant, un examen attentif de la photographie du spécimen (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 1) montre qu'il y a une suture dans ce « supraorbitaire », au niveau de la limite antérieure du frontal. Le véritable supraorbitaire est l'os postérieur à cette suture. Tandis que la pièce située antéro-ventralement par rapport à cette suture est un vaste antorbitaire qui s'appuie sur le premier infraorbitaire. Le fragment que Fielitz & Shimada (1999) interprètent comme l'antorbitaire n'est que le coin postéro-ventral brisé de cet os. En réalité, l'antorbitaire de *B. ellisensis* ressemble beaucoup à celui de *B. aratus* (Fig. 2) puisque la photographie du fossile (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 1) montre également que le coin ventro-postérieur y forme aussi un processus pointu ;

2) le deuxième infraorbitaire est long et étroit (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 2). Il est plus court et plus large chez *B. aratus* (Fig. 2) ;

3) le dermosphénotique est énorme et aussi allongé que les trois grands infraorbitaires postérieurs (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 2). C'est là une situation non seulement différente de celle de *B. aratus* mais aussi de celle de tous les autres Tselfatiiformes connus où le dermosphénotique garde une taille petite à moyenne (Loomis 1900 : pl. XXII, fig. 2 ; Stewart 1900 : pl. LXIV ; Hay 1903 : fig. 23, pl. II ; Taverne 1983 : fig. 2, 1999 : fig. 2, 2000a : fig. 3, 2000b : figs 1 ; 4 ; 9, 2000c : fig. 3, 2001 : figs 3 ; 5). Toutefois, seule la petite partie antérieure du « dermosphénotique » selon Fielitz & Shimada (1999) est conservée. Le reste est reconstruit hypothétiquement en suivant le bord inférieur du ptérotique et le bord supérieur du cinquième infraorbitaire (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 2). En fait et comme le montre la photographie du fossile (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 1), la partie conservée de l'os représente le dermosphénotique dans sa totalité. C'est une pièce plutôt petite et tout à fait semblable par sa taille et sa forme au dermosphénotique de *B. aratus* (Figs 2-4) ;

4) les plages denticulées du prémaxillaire et du maxillaire débordent largement sur les faces externes des os concernés (Fielitz & Shimada

1999 : figs 2 ; 3). Chez *B. aratus*, le prémaxillaire n'est pas connu. Ni le maxillaire de *B. aratus*, ni le prémaxillaire et le maxillaire de *B. favirostris* n'offrent un tel caractère ;

5) le supratemporal est très développé, ovalaire et surplombe l'operculaire (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 2), alors qu'il est nettement plus réduit chez *B. aratus* (Figs 3 ; 4) et les autres Tselfatiiformes où cet os est connu (Taverne 1983 : fig. 2, 1999 : fig. 2, 2000c : fig. 3, 2001 : fig. 3). Les deux auteurs ont interprété comme un supratemporal le posttemporal qui occupe cette position chez les Tselfatiiformes et qui montre des dimensions similaires (Figs 2 ; 3) (Taverne 1999 : fig. 3, 2000a : fig. 10, 2001 : fig. 6). Il est vraisemblable que le véritable supratemporal de *B. ellisensis* ne se soit pas conservé. Le « supratemporal » de ces deux auteurs, une fois redevenu le posttemporal, la situation est identique à celle de *B. aratus*.

Le préoperculaire est dépourvu d'ornementation et est très large dans sa partie basale (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 2). Chez *B. aratus*, le préoperculaire est orné et sa partie basale est proportionnellement un peu moins large (Fig. 2) (Hay 1903 : pl. II).

La forme de l'antorbitaire de *B. ellisensis* permet de l'inclure dans le genre *Bananogmius*, même si l'on ne connaît pas son ectoptérygoïde. Comme *B. aratus*, *B. ellisensis* montre un vaste mésethmoïde plus long que large et orné de processus latéraux ainsi qu'une dépression fronto-pariétale très atténuée (Fielitz & Shimada 1999 : fig. 2), ce qui rapproche ces deux espèces et les différencie de *B. favirostris*. Des six caractères qui, dans la description de Fielitz & Shimada (1999), séparent *B. ellisensis* de *B. aratus*, seuls trois subsistent donc : les (2), (4) et (6). Ils sont peu importants et pourraient même n'être que le reflet de variations individuelles ou sexuelles.

En conclusion, je propose de considérer *B. ellisensis* comme une espèce valable, très proche parente de *B. aratus* et dont la diagnose élargie devient : *Bananogmius* chez qui le mésethmoïde porte une paire de processus latéraux antérieurs ; dépression fronto-pariétale à peine marquée ; ptérotique bien développé ; supraoccipital bien développé et orné d'une forte crête médiane ; épitotique en

contact avec le supraoccipital ; préoperculaire à surface lisse ; plagues denticulées du prémaxillaire et du maxillaire s'étendant sur la surface externe de ces deux os.

REMARQUES SUR LES GENRES *THRYPTODUS*, *PSEUDOTHRYPTODUS* ET *SYNTEGMODUS*

Les trois genres *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* et *Syntegmodus* présentent des caractères crâniens qui les différencient nettement de *B. aratus* (obs. pers.). Contrairement aux affirmations de Stewart (1900), Hay (1903) ou Applegate (1970), ils ne sont pas synonymes de *Bananogmius*. Leur révision sera faite dans deux prochaines publications.

CONCLUSION

Ce travail confirme que *Bananogmius* appartient bien à l'ordre des Tselfatiiformes dont il est l'un des genres les plus primitifs. Il retient de nombreuses plésiomorphies et se caractérise aussi par deux apomorphies : un processus ventro-postérieur pointu sur l'antorbitaire et un ectoptérygoïde édenté. Il comporte quatre espèces valables : *B. aratus* qui en est l'espèce-type, *B. favirostris*, *B. ornatus* et *B. ellisensis*. *Bananogmius* est donc un genre qui a existé à la fois dans les mers européennes au Cénomanien et dans la mer intérieure nord-américaine du Turonien au Santonien. Les espèces *B. evolutus* et *B. crieleyi* ne peuvent être rangées dans le genre *Bananogmius*. Les genres *Thryptodus*, *Pseudothryptodus* et *Syntegmodus*, regardés par certains comme des synonymes de *Bananogmius*, sont très différents de ce poisson et leur statut générique particulier est justifié. Par contre, *Bananogmius* se rapproche beaucoup de *Niobrara* mais sans qu'il soit possible de confondre ces deux genres.

Remerciements

J'exprime ma vive gratitude au Dr John Maisey et à M^{lle} Ivy Rutzky de l'American Museum of Natural History, New York, pour l'accueil chaleureux reçu dans leur laboratoire et l'autorisation qui m'a été donnée d'étudier le matériel concerné. Je remercie également le Dr Mark V. H.

Wilson de l'Université d'Alberta, à Edmonton (Canada) et le Dr Jean Gaudant de l'Université Paris VII (France) qui ont bien voulu lire et commenter le présent travail.

RÉFÉRENCES

- ARAMBOURG C. 1954. — Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Service géologique, Notes et Mémoires*, Rabat, 118, 188 p.
- APPLEGATE S. P. 1970. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII: the fishes. *Fieldiana, Geology Memoirs* 3 (8): 383-433.
- BARDACK D. 1965. — New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. *The University of Kansas, Paleontological Contributions* 1: 1-9.
- BARDACK D. & TELLER-MARSHALL S. 1980. — *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists* 1980: 1075-1083.
- BLOT J. 1968. — Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 266 (D): 1943-1946.
- COPE E. D. 1871. — Note on some Cretaceous Vertebrata in the State Agricultural College of Kansas, U.S.A. *Proceedings of the American Philosophical Society* 12: 168-170.
- COPE E. D. 1872. — On the families of fishes of the Cretaceous Formation of Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society* 12: 327-357.
- COPE E. D. 1875. — *The Vertebrates of the Cretaceous Formations of the West*. United States Geological Survey of the Territories, Government Printing Office, Washington, 302 p.
- COPE E. D. 1877a. — Report on the geology of the region of the Judith River, Montana, and on vertebrate fossils obtained on or near the Missouri River. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 3, 3 (19): 565-597.
- COPE E. D. 1877b. — On some new or little known Reptiles and Fishes of the Cretaceous of Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society* 17: 176-181.
- FIELITZ C. & SHIMADA K. 1999. — A new species of *Bananogmius* (Teleostei: Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *Journal of Paleontology* 73 (3): 504-511.
- FOREY P. L. 1973. — A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, suppl. 10: 1-222.
- FOREY P. L. 1977. — The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 28 (2): 123-204.
- 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): 1-95.

- JORDAN D. S. 1924. — A collection of fossil fishes in the University of Kansas, from the Niobrara Formation of the Cretaceous. *The Kansas University Science Bulletin* 15 (2): 219-234.
- LOOMIS F. B. 1900. — Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica* 46: 213-286.
- MAISEY J. G. 1991a. — *Rhacolepis* Agassiz, 1841, in MAISEY J. G. (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. t.h.f. Publications, Neptune City: 248-257.
- MAISEY J. G. 1991b. — *Notelops* Woodward, 1901, in MAISEY J. G. (ed.), *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. t.h.f. Publications, Neptune City: 258-271.
- NELSON G. J. 1973. — Notes on the structure and relationships of Certain Cretaceous and Eocene teleostean fishes. *American Museum Novitates* 2524: 1-31.
- PATTERSON C. 1967. — A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatioidi. *Arkiv för Zoologi*, 2, 19 (8): 215-234.
- 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. 1898. — A preliminary description of seven new species of fish from the Cretaceous of Kansas. *The Kansas University Science Bulletin* 7 (A): 191-196.
- STEWART A. 1899. — Notes on the Osteology of *Anogmus polymicrodus* Stewart. *The Kansas University Science Bulletin* 8 (A): 117-121.
- STEWART A. 1900. — Teleosts of the Upper Cretaceous, in WILLISTON S. W. (ed.), *The University Geological Survey of Kansas. VI: Paleontology. II: Carboniferous and Cretaceous*. Morgan W. Y. State Printer, Topeka: 257-403.
- TAVERNE L. 1975. — À propos de *Tselfatia* Arambourg, C., 1943 (Cénomanien du Maroc), de *Protobrama* Woodward, A. S., 1942 (Cénomanien 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 (1-2): 53-72.
- TAVERNE L. 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 (2): 165-181.
- TAVERNE L. 1989. — *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paléozoogéographie et biologie des Crossognathiiformes nov. ord. (téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Palaeontographica* 207: 79-105.
- TAVERNE L. 1991. — *Greenwoodella tockensis* Taverne & Ross, 1973 from the marine lower Aptian (Töck) of Helgoland (West Germany), the oldest known pachyrhizodontid fish (Teleostei, Crossognathiiformes). *Geologisches Jahrbuch* 120 (A): 305-309.
- TAVERNE L. 1994. — Ostéologie et affinités du téléostéen crétacique *Elopopsis microdon* (Pisces, Crossognathiiformes, Pachyrhizodontidae). *Biologisch Jaarboek Dodona* 61 (1993): 172-192.
- TAVERNE L. 1996. — Révision de *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1954) nov. gen. (Teleostei, Pachyrhizodontoidi) du Crétacé supérieur marin du Maroc. *Biologisch Jaarboek Dodona* 63: 133-151.
- TAVERNE L. 1999. — Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (États-Unis). *Belgian Journal of Zoology* 129 (2): 421-438.
- TAVERNE L. 2000a. — *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas* 22 (1): 5-22.
- TAVERNE L. 2000b. — Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Geobios* 33 (2): 211-222.
- TAVERNE L. 2000c. — Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmus* et *Pentanogmus*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biologisch Jaarboek Dodona* 67 (1): 94-123.
- TAVERNE L. 2001. — Révision de *Niobrara encarsia* (Pisces, Tselfatiiformes), téléostéen marin du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Belgian Journal of Zoology* 131 (1): 3-16.
- TAVERNE L. sous presse. — *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov. de l'Albien (Crétacé) marin de Provence (France) et l'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiformes (Osteichthyes, Teleostei). *Cybium*.
- WENZ S. & FRICOT C. 1985. — Présence de *Pachyrhizodus salmoneus* (Günther), Pisces, Teleostei, Pachyrhizodontidae, dans l'Albien moyen de l'Aube (France). *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 22 (4): 7-10.
- WHITE E. I. & MOY-THOMAS J. A. 1940. — Notes on the nomenclature of fossil fishes. Part I. Homonyms A-C. *Annals and Magazine of Natural History* 11, 5 (48): 502-507.
- WHITLEY G. 1940. — The *Nomenclator Zoologicus* and some new fish names. *The Australian Naturalist* 10 (7): 241-243.
- WOODWARD A. S. 1901. — *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*. Part IV. Trustees of the British Museum (Natural History), London: XVII + 636 p.
- WOODWARD A. S. 1923. — On a new fossil fish (*Anogmus ornatus*, sp. nov.) from the Lower Chalk of South Ferriby, Lincolnshire. *The Naturalist* 800: 297-300.
- WOODWARD A. S. 1932. — In VON ZITTEL K. A., *Text-Book of Paleontology*. Vol. II: Vertebrates. Fishes to Birds. Macmillan & Co, London: XVII + 464 p.

Soumis le 13 avril 2000 ;
 accepté le 16 octobre 2000.