

## Les poissons crétacés de Nardò. 37°. Compléments à l'étude de *Bannikovperca apula* Taverne, 2010 (Teleostei, Beryciformes, Trachichthyidae)

LOUIS TAVERNE\*, LUIGI CAPASSO\*\*

\*Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles;

\*\*Museo Universitario dell'Università «G. d'Annunzio» di Chieti-Pescara

### ABSTRACT

The osteology of *Bannikovperca apula*, a small teleost from the marine Campanian-Maastrichtian of Nardò (Apulia, southern Italy), is re-described in details on the basis of a new specimen larger and much more complete than the holotype. The cranial characters show that this fish does not belong to the order Perciformes, as previously thought, but to the order Beryciformes and more especially to the family Trachichthyidae. The validity of the peculiar generic status of *Bannikovperca* is confirmed.

**Key words:** Teleostei, Beryciformes, Trachichthyidae, *Bannikovperca apula*, osteology, relationships, marine Campanian-Maastrichtian, Nardò, Puglia, southern Italy.

### RÉSUMÉ

L'ostéologie de *Bannikovperca apula*, un petit téléostéen du Campano-Maastrichtien marin de Nardò (Les Pouilles, Italie du Sud), est redécrite en détails sur la base d'un nouvel exemplaire plus grand et beaucoup plus complet que l'holotype. Les caractères crâniens montrent que ce poisson n'appartient pas à l'ordre des Perciformes, comme on le pensait jusqu'ici, mais se rapporte aux Beryciformes et plus spécialement à la famille des Trachichthyidae. La validité du statut générique particulier de *Bannikovperca* est confirmé.

**Mots-clés:** Teleostei, Beryciformes, Trachichthyidae, *Bannikovperca apula*, ostéologie, relations, Campano-Maastrichtien marin, Nardò, Les Pouilles, Italie du Sud.

### RIASSUNTO

Dall'esame di nuovi esemplari, di taglia maggiore e più completi rispetto all'olotipo, gli autori ridescrivono in dettaglio l'osteologia di *Bannikovperca apula*, un piccolo teleosteo del Campaniano-Maastrichtiano di Nardò (Puglia, Italia meridionale). I caratteri del cranio dimostrano che questo pesce non appartiene all'ordine del Perciformes, come supposto in precedenza, ma piuttosto all'ordine dei Beryciformes ed in particolare alla famiglia Trachichthyidae. La validità del peculiare genere *Bannikovperca* resta confermata.

**Parole chiave:** Teleostei, Beryciformes, Trachichthyidae, *Bannikovperca apula*, osteologia, filogenesi, Campano-Maastrichtiano marino, Nardò, Puglia, Italia meridionale.

### INTRODUCTION

La riche ichthyofaune marine campano-maastrichtienne de Nardò (province de Lecce, Les Pouilles, Italie du sud) comprend plusieurs téléostéens acanthomorphes.

*Bannikovperca apula* Taverne, 2010 est l'un d'entre eux. Ce poisson n'était jusqu'ici connu que par l'holotype, un spécimen de très petite taille (21 mm) dont la tête et la majeure partie de la région abdominale étaient perdues (Taverne, 2010: fig. 11). En revanche, le squelette caudal était parfaitement conservé (ibid., 2010: fig. 13). Lors de sa description originale, Taverne (2010) avait conclu que *Bannikovperca apula*

appartenait à l'ordre des Perciformes, tout en remarquant qu'un tel complexe urophore existait non seulement chez les Perciformes primitifs mais aussi chez quelques Beryciformes évolués. Certains détails ostéologiques avaient néanmoins conduit l'auteur (ibid., 2010: 74) à ranger le poisson de Nardò dans les Perciformes et non pas dans les Beryciformes. L'exemplaire plus grand et beaucoup plus complet de *Bannikovperca apula* présent dans la collection Capasso (CLC I-136) a permis l'examen du crâne du poisson et de voir que cette attribution systématique était erronée et que ce téléostéen fossile appartenait bel et bien aux Beryciformes et plus particulièrement à la famille des Trachichthyidae.

L'objet du présent article porte donc sur l'étude de ce nouveau spécimen et sur les conclusions qui en découlent quant à la position systématique de *Bannikovperca apula*.

Pour ce qui est de l'abondante littérature consacrée depuis 35 ans au gisement de Nardò et à son ichthyofaune, nous renvoyons le lecteur à Taverner, Capasso (2014, dans le présent volume).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

La collection Capasso de poissons fossiles, à Chieti, a été enregistrée par un décret du Ministero per i Beni e le Attività Culturali en date du 11 octobre 1999, selon l'ordonnance de la loi italienne 1089/39. La Soprintendenza per i Beni Archeologici dell'Abruzzo - Chieti a autorisé les deux auteurs à en faire l'étude par une lettre du 5 mai 2011 (référence: MBAC-SBA-ABR PROT 0004537 05/05/2011 Cl. 34.25.01/2.1).

Le matériel a été étudié au moyen d'un stéréomicroscope Leica-Wild M 8 et les dessins des figures ont été réalisés par l'un des auteurs (L.T.) sur base de l'observation microscopique et de photographies. L'observation de certains détails ostéologiques a été améliorée par une aspersion d'éthanol.

## ÉTUDE DU MATÉRIEL

Super-classe ACTINOPTERYGII  
Cohorte CLUPEOCEPHALA  
Sous-cohorte EUTELEOSTEI  
Super-ordre ACANTHOPTERYGII  
Série PERCOMORPHA  
Ordre BERYCIFORMES  
Sous-ordre TRACHICHTHYOIDEI  
Famille Trachichthyidae  
Genre *Bannikovperca* Taverner, 2010

### Diagnose émondée

Voir celle de l'espèce (genre monospécifique).

### Espèce-type

*Bannikovperca apula* Taverner, 2010 (genre monospécifique)

Espèce *Bannikovperca apula* Taverner, 2010

### Diagnose émondée

Petit trachichthyidé. Frontal allongé et creusé de nombreuses cavités mucipares. Mésethmoïde complètement ossifié, orienté verticalement par rapport aux frontaux et encadré par les ethmoïdes latéraux. Nasaux situés

dans le prolongement du frontal et dépassant le mésethmoïde vers l'avant. Pariétal largement en contact avec le ptérotique. Ectoptérygoïde et entoptérygoïde allongé et peu élevé. Prémaxillaire formant la plus grande partie du bord oral supérieur, portant une rangée de petites dents coniques, avec les processus symphysaire et articulaire fusionnés et le processus postmaxillaire présent. Maxillaire édenté, garni d'un large processus articulaire antérieur et formant la partie la plus postérieure du bord oral supérieur. Un grand supramaxillaire. Mandibule bien développée, étroite à la symphyse mais élevée dans la région coronoïde. Dentaire portant une rangée de petites dents coniques. Rétroarticulaire autogène. Hyomandibulaire étroit, élevé, avec une longue branche ventrale en forme de «S». Petit antorbitaire présent. Préoperculaire dépourvu de branche ventrale et à bord inférieur épineux. Operculaire petit par rapport au crâne et dépourvu d'épines. Sous-operculaire aussi élevé que l'operculaire. Cleithrum à branches dorsale et ventrale d'égale longueur. Nageoire pectorale comptant 13 rayons. Os pelviens, triangulaires, accolés et dépourvus de processus postérieurs. Nageoire pelvienne composée d'une petite épine et de 7 rayons. Squelette axial comptant 24 vertèbres, dont 11 abdominales et 13 caudales. Un seul supraneural. 9 paires de côtes. Une petite côte caudale. Épineux présents. Nageoire dorsale courte, soutenue par 6 ptérygophores et composée de 3 épines et 4 rayons mous. Pas de séparation entre les parties épineuse et molle de la nageoire dorsale. Nageoire anale courte, soutenue par 7 à 8 ptérygophores et composée de 3 épines et 6 rayons mous. Premier ptérygophore anal dépourvu d'ergot antéro-basal. Complexe hémamaxilar de type II. Vertèbre terminale résultant de la fusion des centres préural 1, ural 1 et ural 2 et se prolongeant par un long et fin urostyle. Neurépine préurale 3 complète. Neurépine préurale 2 réduite et spatulée. 3 épuraux. Parhypural et hypuraux autogènes. Les deux hypuraux ventraux larges, le deuxième plus large encore que le premier. Troisième hypural très étroit. Quatrième et cinquième hypuraux soudés en une large plaque. Pas de sixième hypural autogène. 19 rayons caudaux principaux. Deux uroneuraux, le premier développé en un stégural fermement appliqué à la vertèbre terminale et à l'urostyle. Pas d'éperon procurrent (procurrent spur). Grandes écailles cycloïdes couvrant le corps et une partie de la tête, garnies de *circuli* concentriques et de quelques courts *radii*.

### Holotype

Na 545, un spécimen vu de gauche, long de 21 mm, réduit à l'extrémité postérieure de la région abdominale et à la région caudale complète et provenant de Portoselvaggio, près de Nardò (Taverner, 2010: fig. 11).

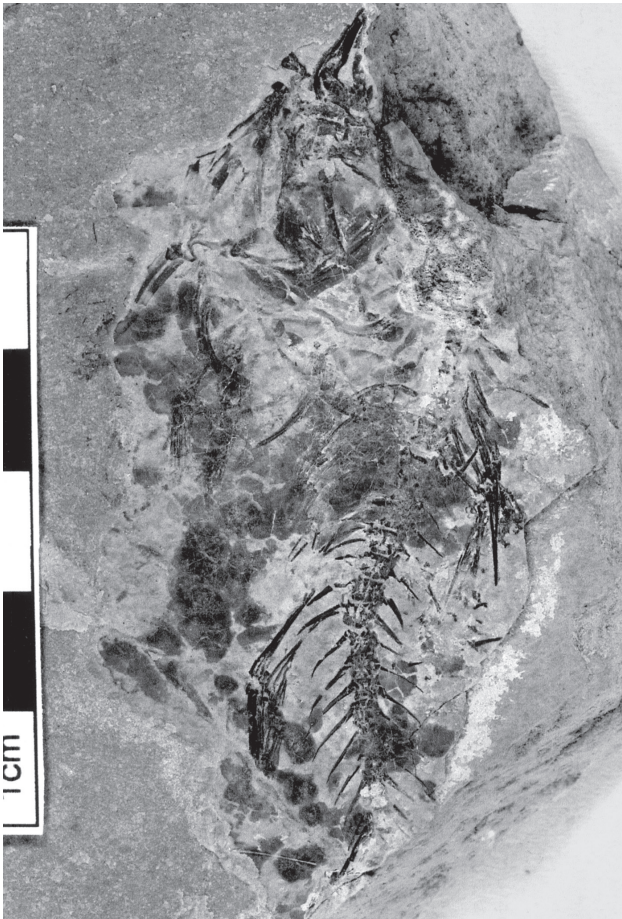


Fig. 1. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Face gauche du spécimen CLC I-136.

Fig. 1. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Left face of specimen CLC I-136.

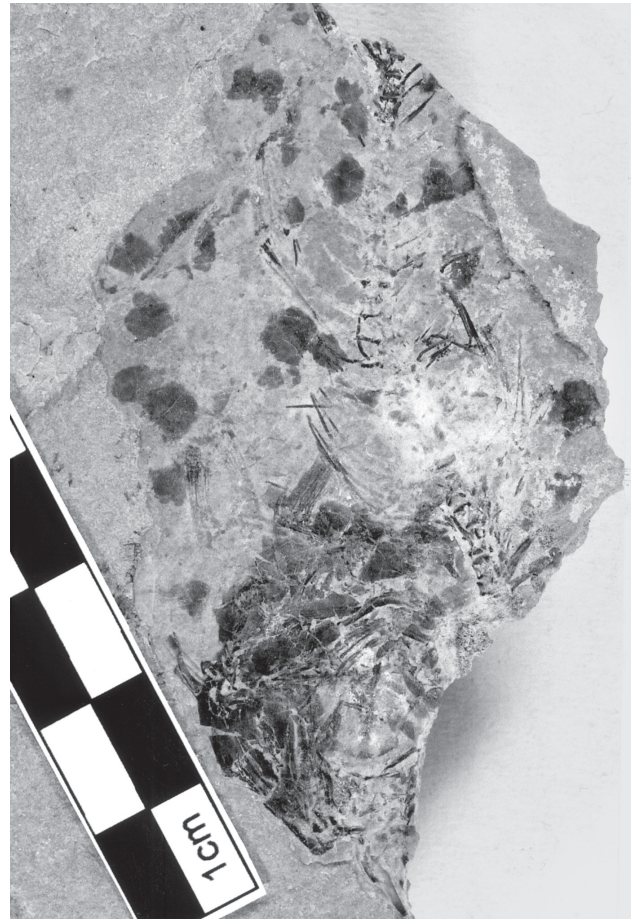


Fig. 2. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Face droite du spécimen CLC I-136.

Fig. 2. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Right face of specimen CLC I-136.

#### Autre matériel

CLC I-136, les deux faces d'un spécimen long de 74 mm, auquel manquent le squelette caudal et la queue et provenant de Cava Marra, près de Nardò (Fig. 1, 2). La voûte crânienne manque sur la face droite.

#### Horizon et localité

Limite du Campanien et du Maastrichthien, âge de 74 millions d'années (Harland et al., 1989), Portoselvaggio et Cava Marra près de Nardò, province de Lecce, Les Pouilles, Italie du Sud.

#### Ostéologie

##### 1. Le crâne (Fig. 3, 4)

Le crâne de l'holotype manque. Celui du spécimen CLC I-136 est complètement disloqué mais beaucoup d'os crâniens sont conservés quoique éparpillés.

Le mésethmoïde est un os massif, presque carré, aussi haut que large et orienté presque verticalement par rapport aux frontaux. Il est encadré par une paire d'ethmoïdes latéraux hauts et étroits. Un nasal pointu prolonge antérieurement le frontal auquel il est suturé et dépasse vers l'avant le niveau du mésethmoïde, comme c'est le cas chez de nombreux béryciformes. Le vomer est perdu suite aux aléas de la fossilisation.

Les frontaux forment la plus grande partie de la voûte crânienne. Ils sont triangulaires, allongés, étroits à l'avant et plus larges à l'arrière. Le frontal gauche, très érodé, se voit sur la face gauche de l'exemplaire CLC I-136 et l'on observe qu'il est creusé de nombreuses et vastes cavités mucipares. Sur cette même face, on voit également le pariétal et le préotique gauches. Les deux os sont largement en contact. Le pariétal est rejeté loin de la ligne médiane de la tête, ce qui indique un crâne latéro-pariétal. Le supraoccipital et les épitotiques

(= épioecipitiaux) ne sont pas conservés. Sur les deux faces de l'exemplaire, on remarque une longue et fine tige osseuse qui longe le bord de la partie antérieure du frontal et qui rejoint l'éthmoïde latéral. Il s'agit très probablement du long et fin processus antéro-ventral de l'orbitosphénoïde, tel qu'on le connaît par exemple chez le trachichthyidé *Hoplopteryx lewesiensis* (Mantell, 1822) du Crétacé supérieur d'Angleterre (Patterson, 1964: fig. 47). Les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde ne sont pas conservés. Une grande partie de la région trabéculaire d'un parasphénoïde édenté est présente sur les deux faces du spécimen. Les prootiques et les exoccipitiaux sont perdus. Le condyle du basioccipital articulé avec la première vertèbre se voit sur la face gauche du spécimen.

Le palatin n'est pas connu. L'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde sont bien visibles sur la face gauche du spécimen CLC I-136. Ce sont des os très allongés, modérément élargis et édentés. Le carré est complet sur la face droite. C'est un os triangulaire qui porte un processus quadratique, lequel s'étire le long du bord ventral et coince le symplectique. Seuls quelques petits fragments du métaptérygoïde sont conservés.

Le prémaxillaire forme la plus grande partie du bord buccal. Sa branche alvéolaire est longue, large à l'avant, pointue à l'arrière et elle porte une rangée de petites dents coniques. Le processus symphysaire du prémaxillaire est court, pointu et complètement fusionné avec le processus articulaire. Un peu plus en arrière sur le bord dorsal de la branche alvéolaire, on observe un petit processus postmaxillaire. Le maxillaire est allongé et forme la partie la plus postérieure du bord buccal supérieur, en arrière du prémaxillaire, mais reste édenté. Antérieurement, le maxillaire se renfle en une vaste alvéole articulaire qui s'applique contre le processus articulaire du prémaxillaire. Un grand supramaxillaire chevauche la partie postérieure du maxillaire. L'avant de cet os est dégradé et la présence ou l'absence d'un très petit supramaxillaire antérieur n'a pas pu être établie.

La mandibule est de grande taille, assez étroite à la symphyse mais haute dans la région coronoïde. Son bord oral est rectiligne et s'élève de façon régulière de l'avant vers l'arrière. Le dentaire porte une rangée de petites dents pointues du même type que celles du prémaxillaire. L'angulaire est vaste et son extrémité postérieure forme un petit crochet postarticulaire. Il y a un petit rétroarticulaire autogène. La face interne de la mandibule n'est pas connue mais l'on peut penser que l'articulaire était soudé à l'angulaire.

Le petit antorbitaire a la forme d'une étoile à trois branches. Le premier infraorbitaire se voit sur la face droite du spécimen. L'os en question est très abîmé mais l'on discerne bien sa forme ovoïde, plus longue que haute

et plus haute à l'avant qu'à l'arrière. Les autres infraorbitaires et le dermosphénotique ne sont pas conservés.

Le préoperculaire et l'interoperculaire sont visibles sur la face droite du spécimen. Le préoperculaire possède une branche dorsale large et allongée mais est dépourvu de branche ventrale. Son bord inférieur est garni de quelques épines. Le petit interoperculaire est situé sous le préoperculaire. L'operculaire est assez petit par rapport aux dimensions du crâne. Son bord antérieur est rectiligne et son bord dorsal légèrement arrondi. Son bord postérieur est dépourvu d'épines. Son extrémité ventrale s'étire en une forte pointe. Le sous-operculaire a presque la même taille que l'operculaire. La face gauche du spécimen montre quatre rayons branchiostèges longs et larges. Les deux derniers rayons présentent une expansion aliforme ventrale qui les élargit encore davantage.

## 2. Le squelette hyoïdeo-branchial (Fig. 3, 4)

Le squelette hyoïdeo-branchial n'est pas présent chez l'holotype mais des parties en sont préservées sur le spécimen CLC I-136.

L'hyomandibulaire est allongé, avec une tête articulaire quelque peu élargie et une branche ventrale longue, étroite et légèrement en forme de «S». Il est dépourvu de processus operculaire. Le symplectique est une fine baguette osseuse insérée entre le corps du carré et son processus quadratique. La barre hyoïdienne n'est pas connue. Sur la face droite du spécimen CLC I-136, on observe un petit dermobasihyal denticulé juste devant la mandibule et, plus en avant encore, un morceau d'urohyal triangulaire. Un petit basibranchial est situé juste au-dessus de la mandibule et en dessous du prémaxillaire gauche. Quelques fragments de cératobranchiaux allongés et d'épibranchiaux plus courts sont également préservés sur les deux faces de l'exemplaire. On remarque aussi sur la face droite de l'exemplaire la trace d'une petite plaque arrondie et denticulée qui appartient sans doute au cinquième cératobranchial. La face gauche montre quelques branchiospines longues, fines et pointues.

## 3. Les ceintures (Fig. 3, 4)

Aucune des deux ceintures ne figure sur l'holotype mais elles sont en grande partie conservées sur le spécimen CLC I-136.

La ceinture scapulaire se voit sur la face droite de ce spécimen, sauf le posttemporal qui est perdu. La partie ventrale d'un étroit hypercleithrum (= supracleithrum) s'observe juste à l'arrière de l'operculaire. Le cleithrum est divisé en deux larges branches d'égale longueur, l'une dorsale, l'autre ventrale, qui présentent une profonde échancrure à leur jonction, là où s'insère la nageoire pec-

torale. Le postcleithrum est très long, arqué et relie le cleithrum à la ceinture pelvienne. La scapula et le coracoïde ne sont pas connus. La nageoire pectorale comporte 13 rayons dont les extrémités distales sont perdues.

La ceinture pelvienne est visible sur les deux faces de l'exemplaire. Elle est en position thoracique en dessous des cleithra. Les os pelviens sont grands, triangulaires et accolés l'un à l'autre par leur bord médian. L'os pelvien ne présente pas de véritable processus postérieur mais son coin latéro-postérieur forme néanmoins une petite protubérance plus ou moins triangulaire. Les nageoires ventrales sont allongées et composées chacune d'une petite épine initiale et de 7 rayons segmentés.

4. Le squelette axial

Seule les dernières vertèbres abdominales et celles de la partie caudale sont présentes chez l'holotype. En revanche, le squelette axial est complet chez l'exemplaire CLC I-136, à l'exception de la vertèbre préurale 2 qui n'est que partiellement conservée et de la vertèbre terminale composite qui est perdue. En alliant les données de l'holotype à celles du nouveau spécimen, on peut reconstituer entièrement l'axe vertébral. On compte 24 vertèbres dont 11 abdominales et 13 caudales, la treizième étant formée par la fusion des centres préural 1, ural 1 et ural 2 en une vertèbre terminale composite. Les faces latérales des vertèbres sont

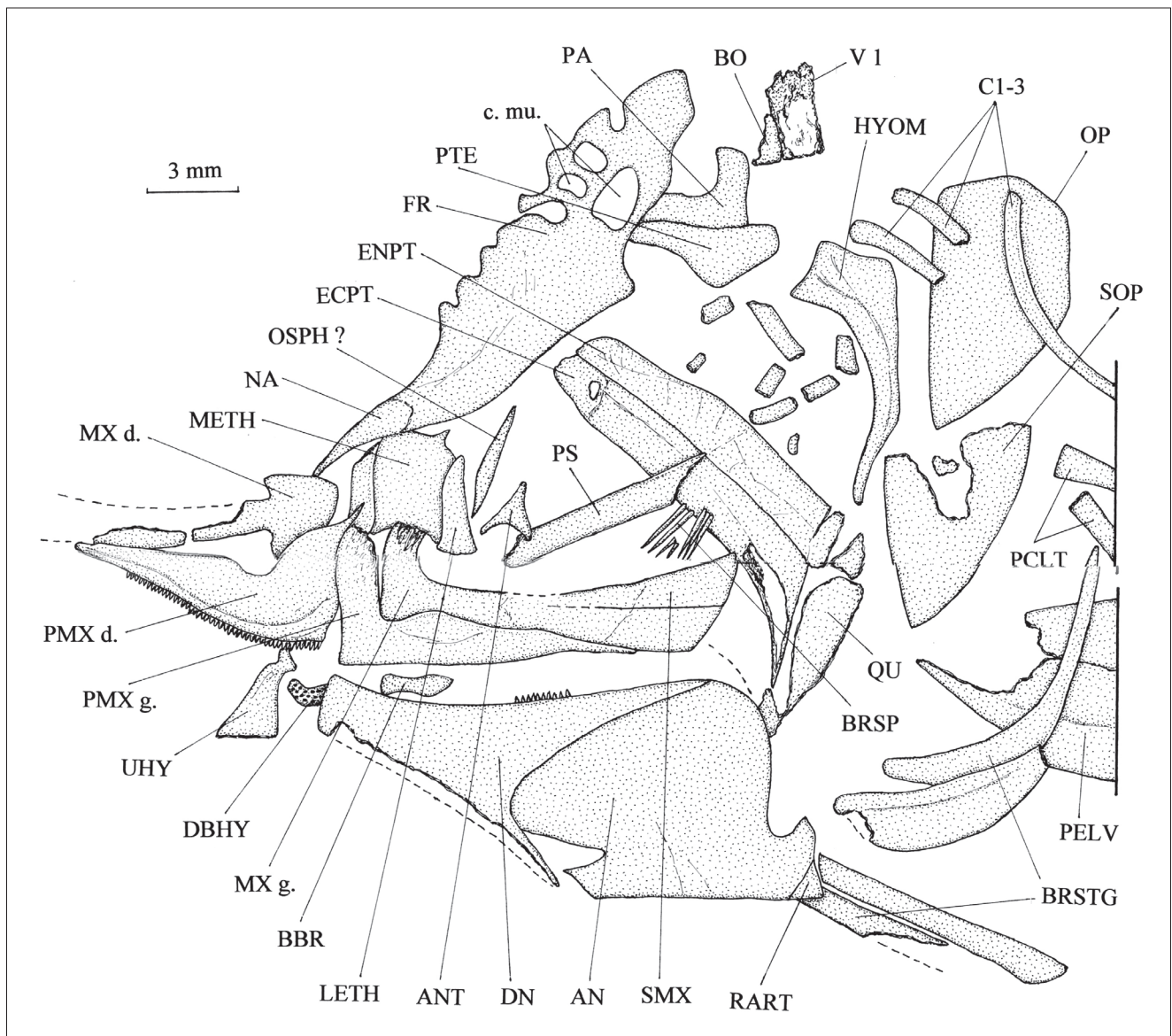


Fig. 3. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Le crâne tel que préservé sur la face gauche du spécimen CLC I-136.  
 Fig. 3. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Skull as preserved on the left face of specimen CLC I-136.

ornées d'une forte crête horizontale. Les neurépine et hémépine sont fusionnées aux vertèbres via leurs arcs neuraux et hémaux respectifs. La neurépine préurale 3 est la dernière qui soit complète. Celle de la vertèbre préurale 2 est réduite et spatulée. La vertèbre terminale composite ne porte pas d'arc neural ni de neurépine mais se prolonge postérieurement par un fin urostyle. Les arcs hémaux des dernières vertèbres abdominales s'allongent quelque peu. La première hémépine est portée par la douzième vertèbre qui est aussi la première de la série caudale.

Il n'y a qu'un seul supraneural en avant de la na-

geoire dorsale. Il a été légèrement déplacé au cours de la fossilisation mais paraît devoir s'insérer entre les deuxième et troisième neurépine.

On compte 9 paires de côtes dont la première s'attache à la troisième vertèbre et la neuvième à la onzième vertèbre. Les premières côtes sont longues et recourbées, tandis que les dernières deviennent très courtes.

Une petite côte caudale est présente juste derrière l'hémépine de la treizième vertèbre, soit la deuxième de la série caudale. Une telle côte est présente également sur l'holotype mais juste devant cette hémépine (Taverne, 2010: fig. 12).

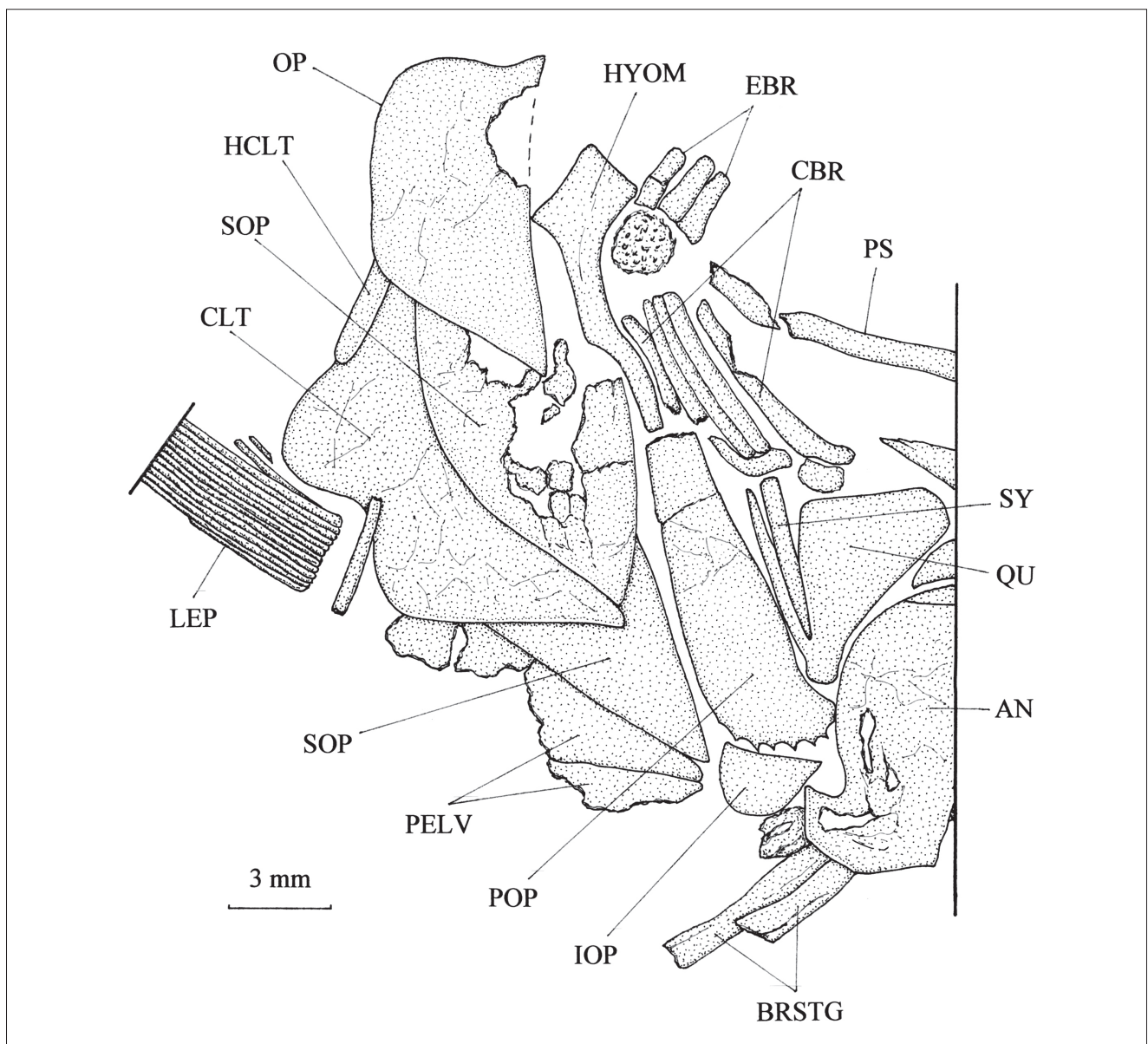


Fig. 4. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Partie postérieure du crâne et ceinture scapulaire telles que préservées sur la face droite du spécimen CLC I-136.  
Fig. 4. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Posterior part of the skull and pectoral girdle as preserved on the right face of specimen CLC I-136.

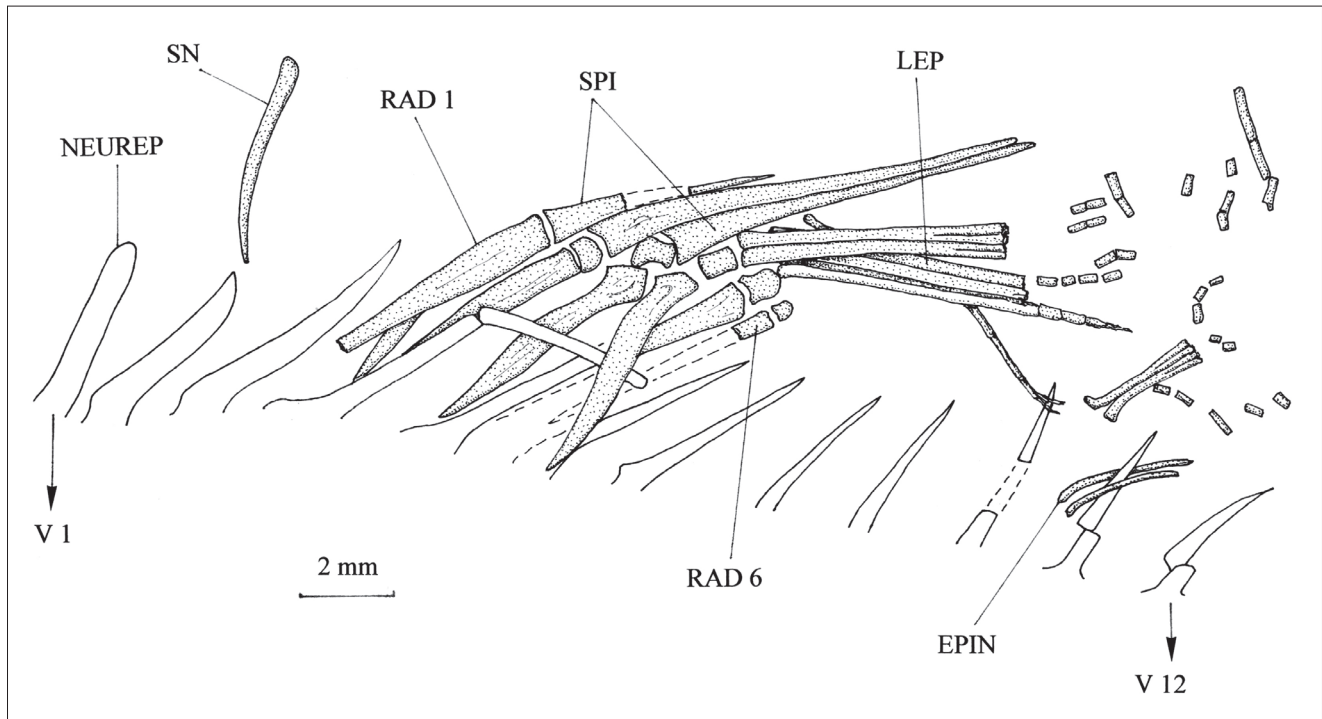


Fig. 5. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Nageoire dorsale telle que préservée sur la face gauche du spécimen CLC I-136.

Fig. 5. *Bannikovperca apula* Taverne, 2010. Dorsal fin as preserved on the left face of specimen CLC I-136.

Quelques épineux sont visibles à hauteur des neurépines situées juste en arrière du niveau de la nageoire dorsale.

##### 5. Les nageoires dorsale et anale (Fig. 5, 6)

La nageoire dorsale manque sur l'holotype. En revanche, elle est bien conservée sur l'exemplaire CLC I-136. Elle est courte, sans séparation entre les parties épineuse et molle et située très en avant de la nageoire anale. Elle commence par 3 épines assez grêles et de taille croissante qui sont suivies par 4 rayons segmentés et branchus. Les trois premiers rayons sont enchevêtrés les uns dans les autres, tandis que le quatrième rayon est rejeté nettement en arrière suite aux aléas taphonomiques. Il y a 6 ptérygophores qui soutiennent la nageoire. Le premier s'insère entre les troisième et quatrième neurépines et le dernier n'est que très partiellement conservé. Dès le deuxième ptérygophore, on note la présence d'un petit mésonoste en plus du long axonoste. Les trois premiers ptérygophores soutiennent chacun une épine. Les ptérygophores suivants soutiennent un rayon sauf le dernier qui en porte deux.

La nageoire anale est quasi identique à celle de l'holotype (ibid., 2010: fig. 12) si ce n'est qu'elle compte un ptérygophore en plus. Elle est bien conservée mais a perdu l'extrémité distale de ses rayons. La nageoire est

courte. Elle débute par 3 épines de taille croissante et qui restent assez fines. La première épine est très courte, tandis que les deux suivantes sont nettement plus longues. Les épines sont suivies par 6 rayons segmentés et branchus. Chez l'holotype, les moitiés des derniers lépidotrichs se sont dissociées, ce qui en empêche le décompte exact. Taverne (2010: 65) estimait néanmoins que le nombre des rayons anaux était de 5 à 6. L'exemplaire CLC I-136 confirme cette donnée. La nageoire est supportée par 8 ptérygophores de taille décroissante, les deux premiers étant très allongés. Chez l'holotype, il n'y en a que 7. Le premier ptérygophore est dépourvu d'éperon antéro-ventral et soutient les deux premières épines. Le deuxième ptérygophore soutient la troisième épine. Les ptérygophores suivants supportent chacun un rayon, sauf le dernier qui en porte deux. Chez l'holotype, les trois premiers ptérygophores s'insèrent entre les deux premières hémépines. Chez le spécimen CLC I-136, les deux premiers ptérygophores se positionnent juste devant la première hémépine. Mais c'est probablement un aléa dû à la fossilisation. En effet, sur cet exemplaire, la première hémépine est brisée et rejetée quelque peu vers l'arrière, alors que les pointes dorsales des deux premiers ptérygophores ont subi une torsion vers l'avant. Le complexe hémamaxal est de type II (Blot, 1968: fig. 1 II).

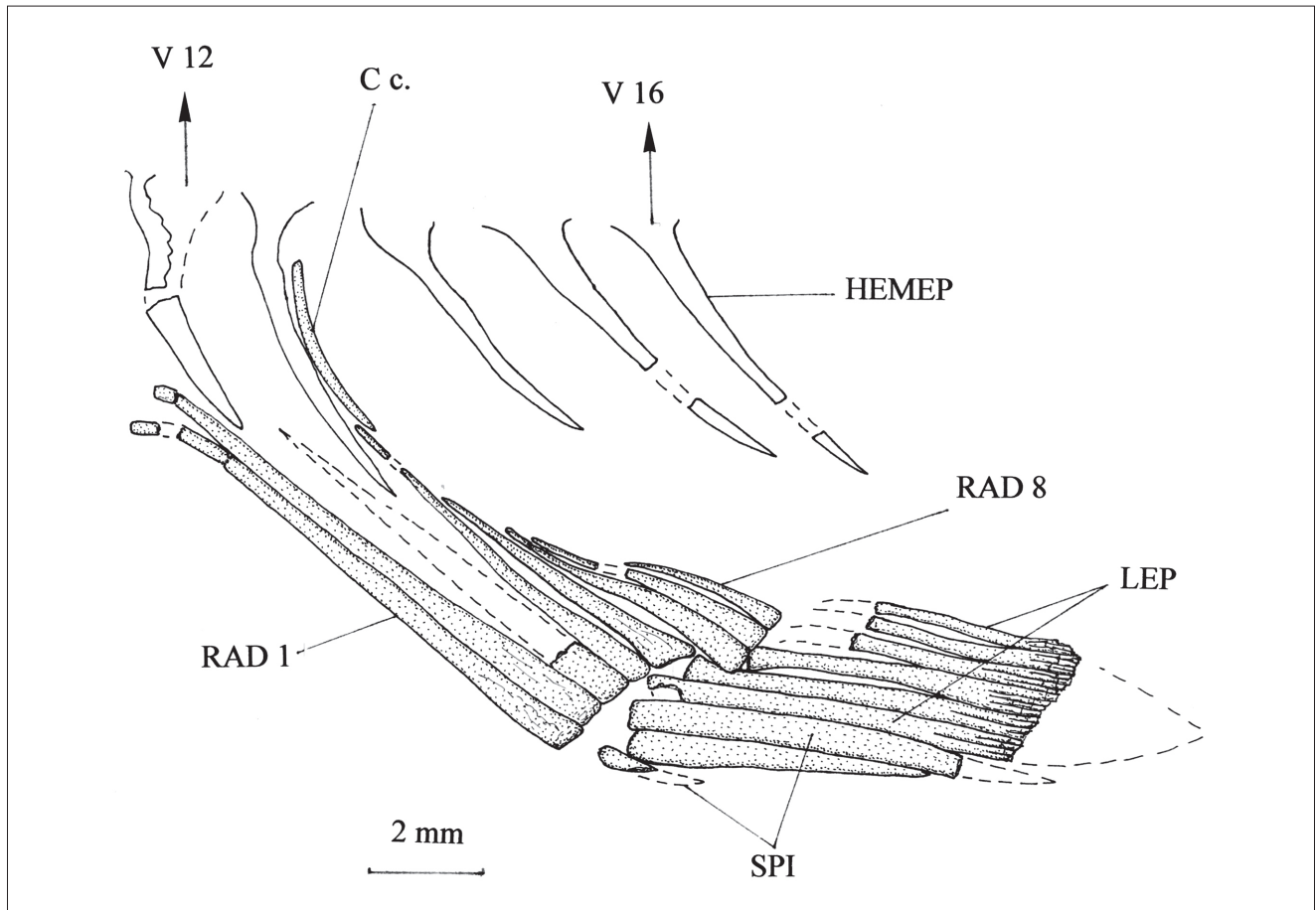


Fig. 6. *Bannikovperca apula* Taverner, 2010. Nageoire anale telle que préservée sur la face gauche du spécimen CLC I-136.

Fig. 6. *Bannikovperca apula* Taverner, 2010. Anal fin as preserved on the left face of specimen CLC I-136.

## 6. Le squelette caudal

Le squelette caudal manque sur l'exemplaire CLC I-136 mais est parfaitement conservé sur l'holotype Na 545 et a fait l'objet d'une description détaillée (Taverner, 2010: 65-66, fig. 13).

## 7. L'écaillure

Les écailles sont cycloïdes, de grande taille, plus ou moins circulaires, couvertes de fins *circuli* à disposition concentrique et de quelques courts *radii* qui n'atteignent pas le centre. La tête du poisson était en partie couverte par l'écaillure comme en attestent les restes d'écailles trouvés sur l'operculaire et le maxillaire.

## DISCUSSION

Taverner (2010: 74) avait posé la question de l'appartenance de *Bannikovperca* aux Beryciformes ou aux Perciformes, son crâne demeurant inconnu et son

squelette caudal permettant de ranger ce poisson dans l'un ou l'autre de ces deux ordres. L'auteur avait finalement tranché pour une attribution aux Perciformes. Il se basait sur l'existence chez *Bannikovperca* d'une côte caudale et d'un deuxième hypural plus large que le premier, deux caractères présents chez certains Perciformes mais inconnus jusqu'ici chez les Beryciformes. Il y avait également le fait que le stégural du poisson de Nardò n'était pas soudé à la vertèbre terminale composite, alors que cette soudure est réalisée chez les Beryciformes qui possèdent une vertèbre terminale composite.

Les caractères crâniens de *Bannikovperca* révélés par le spécimen CLC I-136, notamment la présence de cavités mucipares sur le frontal, l'orientation presque verticale du méséthmoïde, les nasaux qui sont suturés aux frontaux et qui les prolongent en avant du méséthmoïde, la perte de la branche ventrale du préoperculaire et son bord inférieur épineux, la participation du maxillaire à l'arrière du bord buccal supérieur et la conservation d'un grand supramaxillaire, le faible



développement des épines dorsales et anales, montrent que cette attribution aux Perciformes est erronée et que *Bannikovperca* appartient aux Beryciformes, un ordre qui apparaît au Cénomaniens et qui perdure toujours aujourd'hui. La présence de 19 rayons caudaux principaux chez *Bannikovperca* confirme cette attribution.

Nous savons par ailleurs que *Bannikovperca* possède un squelette caudal de type perciforme primitif, avec les centres préural 1, ural 1 et ural 2 fusionnés en une vertèbre terminale composite (Taverne, 2010: fig. 13). C'est là un complexe urophore plus évolué que celui de la plupart des Beryciformes, lesquels possèdent encore très souvent une vertèbre urale 2 autogène (Zehren, 1979; Fujita, 1990; Kotlyar, 1996; entre autres), mais qui se rencontre néanmoins chez les Melamphaidae, les Berycidae et de très rares Holocentridae.

Rappelons que, durant le Crétacé supérieur, l'ordre des Beryciformes n'est représenté que par trois familles, les Holocentridae, les Trachichthyidae et les Berycidae, cette troisième famille n'étant connue pour cette époque que par des otolithes (Patterson, 1993: 639). Quant aux Melamphaidae, ils n'apparaissent pas avant l'Éocène moyen (ibid., 1993: 639).

Le squelette des Melamphaidae présente plusieurs caractères qui les séparent nettement de *Bannikovperca*. C'est ainsi que leur nasal est orienté verticalement par rapport au frontal et ne dépasse donc pas le niveau du méséthmoïde, que leur frontal n'est pas creusé de multiples cavités mucipares, que leurs trois premiers infra-orbitaires sont hypertrophiés, que leur supramaxillaire est réduit, que leur hyomandibulaire est peu élevé mais garni d'un très long processus operculaire, que leur pré-operculaire présente une branche ventrale, courte ou longue selon les cas, et que leur cleithrum possède une branche dorsale très réduite par rapport à la longueur de la branche ventrale (Kotlyar, 1991: fig. 1-4, 7, 8).

Les Berycidae possèdent de longues nageoires dorsale et anale, la première comptant de 4 à 7 épines et de 12 à 20 rayons mous et la seconde 4 épines et de 12 à 30 rayons mous. Ils ont le pariétal plus ou moins complètement disjoint du ptérotique, l'entoptérygoïde beaucoup plus large que l'ectoptérygoïde, le préoperculaire garni d'une courte branche ventrale, l'operculaire fortement épineux et la branche ventrale du cleithrum beaucoup plus longue que la branche dorsale (Kotlyar, 1996: pl. 5, 6, 8, 9). C'est là une série de caractères qui les éloignent nettement du béryciforme de Nardò.

Seules deux familles restent donc en course pour une possible attribution de *Bannikovperca*, les Holocentridae et les Trachichthyidae. Le grand nombre et le développement des cavités mucipares, l'important contact entre le pariétal et le ptérotique, la nageoire dorsale

courte, débutant par 3 épines et dépourvue de séparation entre les parties épineuse et molle, la nageoire anale courte et commençant par 3 épines, l'axe vertébral composé de seulement 24 vertèbres, la perte du sixième hypural et les écailles cycloïdes sont autant de caractères qui montrent que le béryciforme de Nardò diffère nettement des Holocentridae et se rapproche au contraire des Trachichthyidae.

Cette famille des Trachichthyidae comportent sept genres actuels et une douzaine de genres fossiles. Les espèces qui composent ces genres présentent toutes un centre ural 2 autogène (Patterson, 1968: fig. 15-19; Zehren, 1979: fig. 57; Gayet, 1980: fig. 76, 77, 81, 90, 1982: fig. 33; Fujita, 1990: fig. 175-177; Kotlyar, 1996: nombr. fig.; Taverne, 2003: fig. 5) mais qui peut parfois être très réduit, voire minuscule (Kotlyar, 1996: pl. 11, 16, 24). *Bannikovperca* se montre donc à ce niveau plus évolué que les autres Trachichthyidae et, à ce titre, mérite son statut générique particulier.

Rappelons qu'un autre représentant de la famille des Trachichthyidae, *Lissoberyx pugliensis* Taverne, 2003, avait déjà été décrit parmi les poissons de Nardò (Taverne, 2003).

## REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Dr. Andrea Pessina, Superintendant de la Soprintendenza per i Beni Archeologici dell'Abruzzo – Chieti, qui nous a permis d'étudier le matériel de la collection Capasso. Notre gratitude s'adresse aussi à M. Luciano Lullo, du Museo Universitario dell'Università «G. d'Annunzio» di Chieti-Pescara, qui a réalisé les photos qui illustrent le présent article. Notre reconnaissance va également aux deux réviseurs anonymes qui ont bien voulu lire et commenter notre manuscrit.

## ABRÉVIATIONS DES FIGURES DU TEXTE

AN: angulaire  
 ANT: antorbital  
 BBR: basibranchial  
 BO: basioccipital  
 BRSP: branchiospines  
 BRSTG: rayons branchiostèges  
 C: côtes  
 C c.: côte caudale  
 CBR: cératobranchiaux  
 CLT: cleithrum  
 DBHY: dermobasihyal

DN: dentaire  
 EBR: épibranchiaux  
 ECPT: ectoptérygoïde  
 ENPT: entoptérygoïde (= endoptérygoïde)  
 EPIN: épineural  
 FR: frontal  
 HCLT: hypercleithrum (= supracleithrum)  
 HEMEP: hémépine (= hémacanthé)  
 HYOM: hyomandibulaire  
 LEP: lépidotriches  
 LETH: ethmoïde latéral  
 METH: mésethmoïde  
 MX (d., g.): maxillaire (droit, gauche)  
 NA: nasal  
 NEUREP: neurépine (= neuracanthé)  
 OP: operculaire  
 OSPH: orbitosphénoïde  
 PA: pariétal  
 PCLT: postcleithrum  
 PEL: os pelviens  
 PMX (d., g.): prémaxillaire (droit, gauche)  
 POP: préoperculaire  
 PS: parasphénoïde  
 PTE: ptérotique  
 QU: carré (= quadratique)  
 RAD 1-8: ptérygophores 1 à 8  
 RART: rétroarticulaire  
 SMX: supramaxillaire  
 SN: supraneural (= prédorsal)  
 SOP: sous-operculaire  
 SPI: épines  
 SY: symplectique  
 UHY: urohyal (= parahyoïde)  
 V 1-16: première à seizième vertèbres  
 c. mu.: cavités mucipares

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLOT J., 1968. Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série D, 266: 1943-1946.
- FUJITA K., 1990. The caudal skeleton of teleostean fishes. Tokai University Press, Tokyo: XIII + 897 p. (en japonais).
- GAYET M., 1980. Contribution à l'étude anatomique et systématique des poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les acanthoptérygiens. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, nouvelle série, Série C, *Sciences de la Terre*, 44: 1-149.
- GAYET M., 1982. Étude anatomique et systématique des acanthoptérygiens du Sénonien de sahel-Alma (Liban). *Palaeontographia Italica*, 72 (nuova serie 42): 97-136.
- HARLAND W.B., ARMSTRONG R.L., COX A.V., CRAIG L.E., SMITH A.G., SMITH D.G., 1989. A geologic time scale. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 263 pp.
- KOTLYAR A.N., 1991. The osteology of fish of the suborder Stephanoberycoidi. 2. Melamphaidae. *Journal of Ichthyology*, 31 (3): 100-116.
- KOTLYAR A.N., 1996. Beryciform fishes of the world ocean. VNIRO Publishing, Moscou: 1-368 (en russe).
- PATTERSON C., 1964. A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B, *Biological Sciences*, 247 (739): 213-482.
- PATTERSON C., 1968. The caudal skeleton in Mesozoic acanthopterygian fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology*, 17 (2): 47-102.
- PATTERSON C., 1993. Osteichthyes: Teleostei. In: Benton M.J. (editor), *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, London: 621-656.
- TAVERNE L., 2003. Les poissons crétacés de Nardò. 14°. *Lissoberyx pugliensis* sp. nov. (Teleostei, Beryciformes, Trachichthyidae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria*, 27: 3-13.
- TAVERNE L., 2010. Les poissons crétacés de Nardò. 32°. Trois nouveaux Perciformes: *Zorzinperca weverberghi* gen. et sp. nov., *Johnsonperca annavaccarii* gen. et sp. nov. et *Bannikovperca apula* gen. et sp. nov. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale, Geologia Paleontologia Preistoria*, 34: 51-80.
- TAVERNE L., CAPASSO L., 2014. Les poissons crétacés de Nardò. 36°. Compléments à l'étude de *Nardoechelys robinsi* Taverne, 2002 (Teleostei, Anguilliformes). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale, Geologia Paleontologia Preistoria*, 37: ... (ce volume).
- ZEHREN S.J., 1979. The comparative osteology and phylogeny of the beryciformes (Pisces, Teleostei). *Evolutionary Monographs*, 1: 1-389.

## INDIRIZZI DEGLI AUTORI

Louis P. TAVERNE – Résidence «Les Platanes», Boulevard du Souverain 142 (Boîte 8), B-1170-Bruxelles, Belgique; e-mail: louis.taverne@gmail.com  
 Luigi CAPASSO – Museo Universitario dell'Università «G. d'Annunzio» di Chieti-Pescara, Piazza Trento e Trieste, 1, I-66100 Chieti, Italie; e-mail: lcapasso@unich.it