

# La crise messinienne et ses effets sur l'ichthyofaune néogène de la Méditerranée : le témoignage des squelettes en connexion de poissons téléostéens

Jean GAUDANT

UMR 8569 du CNRS, 17 rue du Docteur Magnan, F-75013 Paris (France)

gaudant@ipgp.jussieu.fr

Gaudant J. 2002. — La crise messinienne et ses effets sur l'ichthyofaune néogène de la Méditerranée : le témoignage des squelettes en connexion de poissons téléostéens, *in* Néraudeau D. & Goubert E. (eds), l'Événement messinien : approches paléobiologiques et paléocéologiques. *Geodiversitas* 24 (3) : 691-710.

## RÉSUMÉ

La comparaison des ichthyofaunes marines du Tortonien, du Messinien pré-évaporitique et du Piacenzien, fossilisées sous forme de squelettes en connexion, est utilisée pour évaluer les effets de la crise messinienne sur l'ichthyofaune du bassin méditerranéen. L'existence, à la fois dans le Messinien préévaporitique et dans le Piacenzien, ou au moins dans le seul Piacenzien, de taxons à affinités indo-pacifiques, conduit à mettre en doute un modèle d'évolution de l'ichthyofaune du bassin méditerranéen reposant sur les deux postulats complémentaires suivants : 1) l'interruption au Miocène moyen des échanges fauniques entre la Méditerranée et la partie orientale de la Téthys ; et 2) la dessiccation totale du bassin méditerranéen au Messinien.

## MOTS CLÉS

Poissons,  
téléostéens,  
Miocène,  
Pliocène,  
crise messinienne,  
Méditerranée.

## ABSTRACT

*Effects of the Messinian crisis on the Neogene fish-fauna of the Mediterranean: evidences provided by articulated skeletons of teleostean fishes.*

A comparative study of the marine fish-fauna from the Tortonian, the pre-evaporitic Messinian and the Piacenzian which are fossilized as articulated skeletons is used to estimate the effects of the Messinian crisis on the fish-fauna of the Mediterranean basin. The occurrence, both in the preevaporitic Messinian and in the Piacenzian, or at least in the Piacenzian alone, of taxa having indo-pacific relationships throws a doubt on any interpretation of the evolution of the neogene fish-fauna of the Mediterranean based on the two following complementary postulates: 1) the interruption during the middle Miocene of faunal exchanges between the Mediterranean and the Eastern part of the Tethys; and 2) the complete dessiccation of the Mediterranean during the Messinian.

## KEY WORDS

Fishes,  
teleosts,  
Miocene,  
Pliocene,  
Messinian crisis,  
Mediterranean.

## INTRODUCTION

La genèse des gisements de poissons fossiles conservés sous forme de squelettes en connexion dépend de l'instauration, dans le site ou le bassin considéré, d'une restriction de la circulation des eaux (confinement) ayant pour conséquence une stratification de celles-ci, ce qui a pour effet de générer des sédiments à structure laminaire. C'est pourquoi, exception faite de quelques gisements parfois remarquables, tel que le Monte Bolca (Éocène moyen d'Italie du Nord), on connaît si mal l'histoire de l'ichthyofaune méditerranéenne pendant le Paléogène et le Miocène inférieur et moyen. En effet, mis à part le gisement d'Alassa (Chypre), daté du Serravallien, dont la genèse est liée à l'établissement d'une sédimentation turbiditique (Gaudant *et al.* 2000), aucun autre gisement néogène de squelettes en connexion n'est connu de façon certaine en Méditerranée avant le Tortonien inférieur (biozone N16 de Blow, correspondant d'après Berggren *et al.* (1995) à un intervalle de temps compris entre - 10,9 et - 8,3 Ma). On mentionnera toutefois la découverte d'une ichthyofaune dans le gisement langhien de Râs Dib, dans le Gebel Zeit (Égypte), la genèse de ce gisement étant la conséquence directe de la crise écologique qui affecta la mer Rouge au Miocène moyen (Gaudant & Rouchy 1986). En pratique, ce n'est cependant pas avant le Messinien préévaporitique que les gisements de squelettes en connexion se sont multipliés dans le bassin méditerranéen.

## L'ICHTHYOFAUNE TORTONIENNE

Il y a encore quelques années, l'ichthyofaune tortonienne de Méditerranée n'était connue que par deux gisements, dont l'un, très pauvre, situé à Malte (Pedley 1978) et le second, proche de Ierapetra (Crète) (Symeonidis 1969 ; Bachmayer & Symeonidis 1978). Plus récemment, trois nouveaux gisements sont venus s'ajouter à ceux-ci, notamment Cobatillas, aux environs de Hellín (Espagne) (Gaudant 1993), Cà Materella dans la région de Faenza (Romagne, Italie) (Corsi *et al.*

1999) et un autre dans l'île de Gavdos (Grèce) (Gaudant & Tsaparas en prép.).

## L'ICHTHYOFAUNE DU MESSINIEN PRÉÉVAPORITIQUE

Au Messinien inférieur, le développement répétitif de phénomènes saisonniers responsables d'une haute productivité phytoplanctonique qui eut pour effet le développement d'une sédimentation riche en marnes diatomitiques et/ou en tripoli, a entraîné la formation de nombreux gisements de squelettes en connexion (Gaudant 1978a). Les plus connus sont ceux de Licata (Sicile) et d'Oran (Algérie) décrits par Arambourg (1925, 1927a), de Mondaino, étudié par Bonomi (1896) et Bedini *et al.* (1986), de Senigallia et de Gabbro (Italie), décrits par d'Erasmus (1930a, b), l'ichthyofaune de Gabbro ayant été révisée assez récemment par Bradley & Landini (1984), et enfin de Contrada Bessima, près de Barrafranca (Sicile) (Leonardi 1959). Il est à noter que le cas du gisement de Pecetto di Valenza, étudié par Sturani & Sampò (1973), n'a pas été examiné ici en raison d'une incertitude relative à sa position stratigraphique. Plus récemment, de nouveaux gisements ont été découverts dans le Messinien préévaporitique d'Espagne : à Columbares, près de Murcie (Arambourg & Montenat 1968 ; Gaudant 1995a), aux environs de Nijar (Chapelle & Gaudant 1987), à Lorca (Arambourg 1927b ; Gaudant 1995b), Campos del Río (Gaudant *et al.* 1994b) et Hurchillo, près d'Orihuela (Gaudant *et al.* 2001). S'y ajoutent plusieurs sites du bassin de Melilla-Nador (Maroc) (Gaudant *et al.* 1994c) et le gisement de Masseria il Salto, près de Caltagirone (Sicile) (Gaudant *et al.* 1996). Signalons enfin, en Méditerranée orientale, la découverte de nouveaux sites aux environs de Mires (Crète) (Gaudant *et al.* 1997a), dans l'île de Gavdos (Grèce) (Gaudant & Tsaparas en prép.) et à Pissouri (Chypre) (Merle *et al.* 2002).

Enfin, une autre découverte récente (Gaudant *et al.* 1997b) réalisée dans un horizon diatomitique tardif du Djebel Murdjadjo, aux environs d'Oran



FIG. 1. — Carte de situation des gisements néogènes de poissons fossilisés sous forme de squelettes en connexion, actuellement connus dans le bassin méditerranéen.

(Algérie), paraît présenter une signification différente de celle de l'ensemble des gisements énumérés précédemment car Mansour & Saint Martin (1999) ont montré qu'il appartient à une unité sédimentaire qui renferme des faciès évaporitiques dans la région d'Oran, ce que tend à confirmer la présence d'*Aphanius crassicaudus* (Agassiz, 1839).

#### L'ICHTHYOFAUNE DU MESSINIEN ÉVAPORITIQUE ET/OU POSTÉVAPORITIQUE

Pendant cette période, l'espèce *Aphanius crassicaudus* est devenue omniprésente dans les lagunes à salinité variable qui succédèrent au domaine marin sur les marges du bassin méditerranéen (Gaudant 1979a).

L'exemple le plus représentatif de cet épisode est probablement celui de la Vena del Gesso (carrière SPES de Rio Sgarba), près de Borgo Tossignano (Romagne, Italie) où des squelettes en connexion ont été recueillis dans les 13<sup>e</sup> et 14<sup>e</sup> cycles évaporitiques (Landini & Sorbini 1989). Ce matériel comporte de très nombreux *Aphanius crassicaudus* associés à *Gobius ignotus* Gaudant, 1978, *Atherina cavalloi* Gaudant, 1979 et un Tilapiinae

indéterminé. Il faut y ajouter *Harengula* sp. et *Trachurus* sp. (obs. pers.).

De même, les marnes constituant la série évaporitique de Cherasco (Piémont), et notamment celles superposées à l'horizon gypseux supérieur, ont livré de très nombreux spécimens d'*Aphanius crassicaudus* associés à des Gobiidae (*Gobius ignotus*) fréquemment affectés de pachyostose. De la partie supérieure de la coupe proviennent également des Athérines (*Atherina cavalloi*), ainsi qu'un Clupeidae (*Clupeonella macagnoii* Gaudant, 1987), un Salmonidae (*Salvelinus oliveroi* Gaudant, 1987), un Cyprinidae (« *Leuciscus* » cf. *oeningensis* Agassiz, 1839), et un Mugilidae (*Mugil?* sp.) (Gaudant 1980a, 1981 ; Cavallo & Gaudant 1987).

À Scaparoni, près d'Alba (Piémont), les marnes surmontant le banc de gypse « primaire » renferment, comme à Cherasco, de nombreux *Aphanius crassicaudus*, auxquels s'ajoutent : *Spratelloides gracilis* (Schlegel, 1846), *Atherina boyeri* (Risso, 1810), *Gobius meneghini* Cocchi, 1859, *Scorpaena* cf. *minima* Kramberger, 1882, *Lepidopus albyi* (Sauvage, 1870), *Arnoglossus* cf. *abropteryx* (Sauvage, 1870), *Trachurus* sp. et *Tavania sturani* Gaudant, 1987 (Gaudant 1979a, 1980a ; Fontes *et al.* 1987). On remarquera qu'à l'exception d'*Aphanius crassicaudus*,

aucune des espèces identifiées à Scaparoni n'est présente à Cherasco qui n'est distant que de 10 km.

Dans la coupe du Monte Castellaro, près de Pésaro (Italie), Sorbini (1988) a montré que l'espèce *Aphanius crassicaudus* est surtout abondante dans les marnes bitumineuses bleuâtres constituant la « *Formazione gessoso-solfifera* » dans laquelle s'intercale un banc de gypse « *balatino* ». Il est à noter à ce sujet que les « *Aphanius without pachyostosis* » que cet auteur signale, associés à *Capros aper* Linné, 1758 et à *Trichiurus* sp., dans les calcaires marneux blanchâtres et les marnes diatomitiques qui correspondraient, selon lui, au « *Calcare di base* », sont en réalité des alevins de *Maurolicus muelleri* (Gmelin, 1789) (Gaudant obs. pers.). Dans les marnes bitumineuses de la « *Formazione gessoso-solfifera* », *Aphanius crassicaudus* est associée à des Gobiidae (*Gobius* sp.) qui, de même que les *Aphanius*, sont souvent affectés de pachyostose. Ces niveaux ont livré en outre quelques poissons marins sténohalins qui, comme *Epinephelus* sp. et *Zeus* sp., témoignent de la proximité d'une mer à salinité normale. On notera également la présence de plusieurs autres poissons téléostéens plus euryhalins comme *Lates niloticus* Cuvier & Valenciennes, 1828 (Otero & Sorbini 1999), un Cichlidae, un Clupeidae (*Harengula* sp.), une athérine (*Atherina* sp.) (Sorbini 1988), auxquels il convient d'ajouter *Arnoglossus abropteryx* (Sorbini & Tirapelle Rancan 1979 ; obs. pers.).

À Senigallia (Marche, Italie), les marnes associées au gypse renferment également de nombreux *Aphanius crassicaudus* ainsi que des Gobiidae (*Gobius meneghini*). Un spécimen fragmentaire de *Sardina ? crassa* (Sauvage, 1873) et un Cyprinodontidae (*Cryptolebias senogalliensis* (Cocchi, 1859), interprété précédemment comme un Cobitidae) y ont également été récoltés (Gaudant 1978c, 1981).

À Gabbro, les marnes de Pane e Vino superposées au tripoli ont livré principalement des Cyprinodontidae : *Aphanius crassicaudus*, *A. italicus* Gaudant, 1981 et *A. nov. sp.*, mais aussi un

Atherinidae (*Atherinomorus ? etruscus* (Gaudant, 1978)) et un Gobiidae (*Gobius ignotus*) (Gaudant 1978b, 1981).

Les marnes tripolacées ou bitumineuses de plusieurs gisements nouveaux des environs d'Urbino, Fossombrone et Urbania (Marche, Italie) ne renferment qu'*Aphanius crassicaudus* (Gaudant *et al.* 1988), comme c'est également le cas dans le Messinien préévaporitique de Sorbas (Province d'Almería, Espagne) (Gaudant & Ott d'Estevou 1985).

Lorsque l'épisode évaporitique du Messinien se réduit à un ou plusieurs banc(s) de gypsarénite finement lité, comme c'est le cas en Crète occidentale, l'espèce *Aphanius crassicaudus* est parfois abondante dans ce type de faciès, notamment à Kaleryiana et à Voukolies (Province de Khandia) (Freudenthal 1969 ; obs. pers.). En outre, l'espèce *Sardina ? crassa* peut être exceptionnellement présente dans ces gypses (Gaudant 1980b). Un cas similaire a été observé à Montedoro et à Racalmuto (Sicile) où l'espèce *Aphanius crassicaudus* est présente à la fois dans les marnes soufrières (d'Erasmus 1930c) et dans le gypsarénite qui surmonte les tripolis du terme gypso-anhydritique supérieur (Gaudant obs. pers.).

#### MISE EN ÉVIDENCE DE RÉCURRENCES MARINES DANS LE MESSINIEN ÉVAPORITIQUE

Nous avons signalé la découverte d'un fragment de tronc de *Lepidopus* sp. dans un horizon diatomitique situé sous le troisième banc de gypse sélénite de la coupe de Castagnito (Piémont) (Fourtanier *et al.* 1991).

La présence de *Harengula* sp., *Atherina cavalloni* et *Trachurus* sp. dans les marnes formant la base des 13<sup>e</sup> et 14<sup>e</sup> cycles évaporitiques de la Vena del Gesso témoigne également de la permanence aux environs d'une mer à salinité normale.

Notons également que la présence de *Sardina ? crassa* a été observée récemment dans un interlit argileux séparant les deux masses de gypse sélénite de la carrière de Molinos de Aguas, près de Sorbas (Espagne) (obs. pers.).

## L'ICHTHYOFAUNE DU FACIÈS « LAGO-MARE »

On désigne sous le nom de « lagoon-mare » l'épisode marin dessalé, caractérisé par la présence de Congéries, *Melanopsis* Férussac, 1807 et *Theodoxus* Montfort, 1810 qui, dans de nombreux sites, prend place juste avant la limite Messinien-Pliocène. À ce jour, seuls deux gisements italiens ont fourni des informations sur cet épisode. À Ciabòt Cagna, près d'Alba (Piémont), deux dents pharyngiennes de Cyprinidae (*Palaeocarassius* sp.) ont été obtenues par lavage-tamisage, associées à des restes de vertébrés terrestres ou dulcaquicoles (Cavallo *et al.* 1993). D'autre part, d'après Landini (comm. pers.) les marnes à *Melanopsis* de la Cava Serredi, près de Gabbro (Toscane) ont livré un squelette de *Mugil* sp. (Sorbini & Tirapelle Rancan 1980).

## L'ICHTHYOFAUNE DU PIACENZIE

L'absence, dans le Zancéen, de gisements de poissons fossilisés sous forme de squelettes en connexion est la conséquence naturelle du rétablissement de conditions marines normales au début du Pliocène, les eaux à nouveau riches en oxygène dissous n'étant pas favorables à la fossilisation des cadavres de poissons. C'est pourquoi il faut attendre le Piacenzien pour que se manifestent à nouveau des conditions favorables à la fossilisation des ichthyolithes, comme le prouve la découverte de plusieurs gisements fossilifères dans le Nord-Est de l'Italie, notamment dans le cours du fleuve Marecchia, aux environs de Rimini (Sorbini 1988) et en Crète, principalement dans le bassin d'Héraklion (Gaudant *et al.* 1994a ; Gaudant 2001). On peut supposer que c'est également au même épisode qu'il convient de rapporter l'ichthyofaune pliocène de Kalamaki, aux environs d'Athènes (Grèce) (Gaudant & Symeonidis 1995). Bien que l'on ne dispose pas d'informations quantitatives précises sur la composition des ichthyofaunes du Nord-Est de l'Italie, il apparaît clairement qu'elles diffèrent de celles du bassin d'Héraklion (Crète) qui

ne renferment pas de Myctophidae (exception faite d'un unique spécimen juvénile découvert à Amnissos).

## COMPARAISON DES ICHTHYOFAUNES DU MESSINIEN PRÉÉVAPORITIQUE ET DU PIACENZIE DU BASSIN MÉDITERRANÉEN

Un tableau comparatif des ichthyofaunes marines du Tortonien, du Messinien préévaporitique et du Piacenzien (voir Annexe) a été dressé en se fondant sur les travaux suivants :

- Pedley (1978), Symeonidis (1969), Bachmayer & Symeonidis (1978), Gaudant (1993), Corsi *et al.* (1999) et Gaudant & Tsaparas (en prép.) pour le Tortonien ;
- Arambourg (1925, 1927a, b), d'Erasmus (1930a, b), Leonardi (1959), Bradley & Landini (1984), Bedini *et al.* (1986), Gaudant (1995a, b) et Gaudant *et al.* (1994c, 1996, 1997a, b, 2001) pour le Messinien préévaporitique ;
- Sorbini (1988), Gaudant *et al.* (1994a), Gaudant & Symeonidis (1995) et Gaudant (2001) pour le Piacenzien. En revanche, l'article de Landini & Sorbini (1993) relatif au gisement du Torrente Samoggia n'a pas été pris en compte car Panieri *et al.* (2000) attribuent désormais celui-ci au Pléistocène basal.

La méthode qui, à première vue, paraît la plus susceptible de procurer des informations fiables sur le degré de similitude entre l'ichthyofaune du Messinien préévaporitique fossilisée sous forme de squelettes en connexion et celle du Piacenzien du bassin méditerranéen consiste à calculer les pourcentages respectifs de genres de poissons présents à la fois dans les gisements de squelettes en connexion de chacune de ces périodes. On constate ainsi que seulement 27,3 % des 88 genres identifiés dans le Messinien sont également répertoriés dans le Piacenzien.

Nous avons toutefois testé ce résultat en réalisant également une comparaison similaire entre l'ichthyofaune messinienne et l'ichthyofaune actuelle de Méditerranée dont l'inventaire a été dressé en utilisant l'ouvrage de Whitehead *et al.*

(1986). À cet effet, nous avons retenu uniquement les espèces largement répandues dans tout ou partie du bassin méditerranéen, à l'exclusion des immigrants qualifiés de « lessepsiens » en provenance de la mer Rouge. Par cette méthode, nous avons dénombré 330 espèces appartenant à 223 genres et 96 familles, alors que les téléostéens répertoriés dans les différents gisements messiniens appartiennent à 107 espèces, 88 genres et 51 familles. Il faut toutefois remarquer que la signification d'une telle comparaison entre une ichthyofaune fossile et l'ichthyofaune actuelle est nécessairement biaisée par le fait que certains biotopes sont défavorables à la fossilisation. C'est tout particulièrement le cas des fonds rocheux sur lesquels vivent les murènes (dont un seul exemplaire a été récolté dans le Messinien), les labres (représentés par seulement cinq spécimens dans le Messinien) et les blennies (auxquelles sont apparentés les huit individus attribués par Arambourg (1927a) aux genres *Clinus* Cuvier, 1817 et *Tripterygion* Risso, 1826). Étant donné qu'en raison de la perte d'information induite par la fossilisation les déterminations paléontologiques n'ont pas, au niveau spécifique, la même précision que celles obtenues sur l'Actuel, il nous a paru préférable de réaliser la comparaison entre les ichthyofaunes messinienne et actuelle au niveau générique plutôt que spécifique. Nous avons ainsi constaté que 70 des 88 genres (soit 79,5 %) identifiés dans l'ichthyofaune messinienne ne vivent actuellement en Méditerranée, ce qui correspond à 31,4 % des genres de poissons téléostéens qui peuplent actuellement la Méditerranée. Le pourcentage de genres communs aux ichthyofaunes messinienne et actuelle est donc très supérieur à celui obtenu en comparant les ichthyofaunes messinienne et piacenzienne. Cela bien qu'au cours du Plio-Pléistocène, plusieurs événements aient été susceptibles d'influer de manière significative sur la composition de l'ichthyofaune méditerranéenne. C'est notamment le cas du refroidissement climatique qui s'est manifesté vers - 2,5 Ma et de la régression « grimaldienne » d'une centaine de mètres qui a été la conséquence de l'épisode glaciaire du Würm. Nous pouvons donc déduire des constatations précédentes que le degré de similitude entre les

ichthyofaunes messinienne et piacenzienne fossilisées sous forme de squelettes en connexion est anormalement faible. Cela s'explique probablement par le nombre insuffisant de gisements piacenziens actuellement connus qui a vraisemblablement pour effet d'amplifier le caractère contingent de la fossilisation.

C'est pourquoi il nous a paru utile de compléter cette comparaison en examinant la signification paléobiogéographique de la douzaine d'espèces de poissons téléostéens qui ont été identifiées à la fois dans le Messinien préévaporitique et dans le Piacenzien. Ce sont :

– *Sardina ? crassa* : cette espèce fossile a été identifiée dans le Tortonien de Gavdos (Gaudant & Tsaparas en prép.), dans plusieurs gisements du Messinien préévaporitique, notamment en Oranie (Algérie) (Arambourg 1927a), dans le bassin de Melilla-Nador (Maroc) (Gaudant *et al.* 1994c), à Lorca et à Hurchillo (Espagne) (Gaudant 1995b ; Gaudant *et al.* 2001). Sorbini (1988) a en outre signalé sa présence dans le Piacenzien du fleuve Marecchia (Italie) ;

– *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) : Bradley & Landini (1984) ont montré que cette espèce est présente dans la diatomite de Gabbro. Elle est également signalée dans le Piacenzien du fleuve Marecchia (Italie) (Sorbini 1988) et d'Amnissos (Crète) (Gaudant 2001).

Remarque : cette espèce, comme la précédente, qui lui est très étroitement apparentée, possède actuellement une vaste répartition en Méditerranée, dans la mer Noire (où elle est rare) et dans le Nord-Est de l'océan Atlantique, des Canaries à la mer du Nord. Sa présence à l'état fossile en Méditerranée, avant et après la crise messinienne, ne fournit donc pas de témoignage utilisable pour interpréter celle-ci puisque sa présence en Méditerranée au Piacenzien peut fort bien résulter d'une réintroduction à partir des populations ayant survécu dans l'Atlantique ;

– *Alosa elongata* Agassiz, 1843 : cette espèce fossile a été reconnue dans le Tortonien du bassin de Hellín (Espagne) (Gaudant 1993) et dans le Messinien préévaporitique, notamment en Oranie (Algérie) (Arambourg 1927a), à Lorca et Columbares (Espagne) (Gaudant 1995a, b), à

Senigallia (d'Erasmus 1930a) et Masseria il Salto (Italie) (Gaudant *et al.* 1996). Elle appartient à un genre actuel de poissons anadromes qui peuplent l'Atlantique du Nord-Est, du Maroc à la Norvège, la mer Baltique, la Méditerranée et la mer Noire. Comme dans le cas précédent, elle ne peut donc pas être utilisée pour tenter d'interpréter l'évolution paléogéographique de la Méditerranée pendant la crise messinienne ;

– *Spratelloides gracilis* : il s'agit ici d'une espèce actuelle avec laquelle *Spratelloides lemoinei* Arambourg, 1927 a été placée en synonymie par Sorbini (1988). Sa distribution est exclusivement indo-pacifique, de la mer Rouge au Japon ; cette espèce est également présente dans l'archipel des Samoa (Whitehead 1963). Le genre *Spratelloides* Bleeker, 1852, qui contient une seconde espèce, *S. delicatulus* (Bennett, 1831), présente une aire de répartition exclusivement indo-pacifique. La présence de *Spratelloides gracilis* en Méditerranée avant et après la crise messinienne est donc un élément primordial pour analyser l'évolution paléogéographique du bassin méditerranéen ;

– *Mauroliticus muelleri* : cette espèce est présente dans une douzaine de gisements du Messinien préévaporitique. Elle a également été identifiée dans deux des trois gisements du Piacenzien pris en considération. Il s'agit d'une espèce cosmopolite qui est présente dans l'océan Atlantique, la Méditerranée, la mer Rouge, l'océan Indien, au Japon et autour de la Nouvelle-Zélande. Cette espèce ne peut donc rien nous apprendre concernant l'évolution paléogéographique du bassin méditerranéen pendant la crise messinienne ;

– *Lophius budegassa* Spinola, 1807 : cette espèce actuelle a été identifiée dans deux gisements messiniens d'Oran, ainsi qu'à Sig (Algérie) (Arambourg 1927a) et dans le Piacenzien du fleuve Marecchia (Italie) (Sorbini 1988). Elle présente actuellement une répartition relativement vaste, englobant la Méditerranée et l'Atlantique oriental, du golfe de Gascogne jusqu'au Sénégal. Elle n'apporte donc aucune information relative à l'évolution paléogéographique de la Méditerranée durant le Messinien ;

– *Bregmaceros albyi* (Sauvage 1880) : cette espèce fossile est abondante dans certains gisements,

aussi bien au Tortonien, notamment à Gavdos (Gaudant & Tsaparas en prép.) et à Ierapetra (Crète) (Symeonidis 1969), que dans le Messinien préévaporitique, par exemple à Nijar (Espagne) (Chapelle & Gaudant 1987) et dans le Piacenzien, en particulier à Amnissos (Crète) (Gaudant 2001).

Remarque : les espèces actuelles du genre *Bregmaceros* Thompson, 1840 sont répandues dans l'océan Indien, l'océan Pacifique (du Japon au Nord de l'Australie et à Hawaï et enfin le long des côtes de l'Amérique centrale) et l'océan Atlantique, du Sud-Ouest de l'Afrique aux Caraïbes et à la côte Est des États-Unis (Landini & Menesini 1988). On notera que dans l'Atlantique oriental, son aire de répartition ne dépasse pas 5°N. Il faudrait donc admettre qu'au Pliocène la limite nord du genre *Bregmaceros* se situait 30° plus au Nord qu'elle ne l'est actuellement pour expliquer que la Méditerranée ait pu être recolonisée au Pliocène à partir de l'océan Atlantique, après la crise messinienne. Cela impliquerait que la température des eaux de surface de l'océan Atlantique était supérieure d'au moins 10° C aux températures actuelles ;

– *Capros aper* : signalée dans le Messinien de Gabbro (Italie) (d'Erasmus 1930b) et d'Oran (Algérie) (Arambourg 1927a), cette espèce actuelle est également présente dans le Piacenzien du fleuve Marecchia, près de Rimini (Sorbini 1988). Remarque : répandue actuellement en Méditerranée mais aussi dans le Nord-Est de l'Atlantique, du Sénégal à la Manche, cette espèce n'est susceptible d'apporter aucun argument relatif à l'évolution paléogéographique du bassin méditerranéen pendant la crise messinienne ;

– *Aeoliscus* [= *Centriscus*] *strigatus* Günther, 1861 : cette espèce actuelle serait présente dans le Messinien préévaporitique de Gabbro (Bradley & Landini 1984). Elle a également été identifiée dans le Piacenzien du fleuve Marecchia (Italie) (Sorbini 1988) et d'Amnissos (Crète) (Gaudant 2001).

Remarque : actuellement, l'espèce *Aeoliscus* [= *Centriscus*] *strigatus* a une répartition exclusivement indo-pacifique incluant la mer Rouge et une aire englobant l'Indonésie, la Nouvelle-

Guinée, les Philippines et le Japon (à l'exclusion de l'île de Hokkaido). La présence de cette espèce en Méditerranée avant et après la crise messinienne constitue donc un élément significatif pour l'étude de l'évolution paléogéographique de la Méditerranée pendant le Messinien ;

– *Syngnathus albyi* Sauvage, 1870 : cette espèce fossile est présente dans le Tortonien de Ierapetra (Crète), où elle a été décrite comme *S. kaehsbaueri* Bachmayer & Symeonidis, 1978, et de Gavdos (Gaudant & Tsaparas en prép.). Elle est également ubiquiste dans le Messinien préévaporitique où elle est signalée dans une douzaine de gisements. Les syngnathes récoltés dans le Piacenzien d'Amnissos paraissent devoir être également rapportés à cette espèce (Gaudant 2001), contrairement à ceux du fleuve Marecchia, près de Rimini (Sorbinini 1988) ;

– *Trachurus trachurus* (Linné, 1758) : reconnu à Gabbro (Italie) (Bradley & Landini 1984), Lorca (Espagne) (Arambourg 1927b ; Gaudant 1995b) et Oran (Algérie) (Arambourg 1927a) dans le Messinien préévaporitique, le chinchard est également présent dans deux des trois gisements du Piacenzien pris comme référence dans le présent article.

Remarque : actuellement, cette espèce est très largement répandue dans la Méditerranée, la mer Noire (où elle est rare), l'Atlantique oriental, de l'Afrique du Sud à la Norvège et dans le Sud-Ouest de l'océan Atlantique (sur les côtes de l'Argentine et du Brésil). En conséquence, rien ne s'oppose à ce que cette espèce ait pu repeupler la Méditerranée à partir de l'océan Atlantique après la crise messinienne ;

– *Arnoglossus laterna* (Walbaum, 1792) : cette espèce qui vit actuellement en Méditerranée et dans l'Atlantique oriental depuis la Norvège jusqu'au Maroc, a été identifiée dans le Messinien de Campos del Río (Espagne) (Gaudant *et al.* 1994b) et dans le Piacenzien du fleuve Marecchia (Sorbinini 1988). Elle n'est donc pas utilisable pour interpréter l'histoire du bassin méditerranéen pendant le Messinien ;

– *Solea solea* (Linné, 1758) : cette espèce a été signalée à la fois dans le Messinien préévaporitique d'Oran (Algérie) (Arambourg 1927a) et

dans le Piacenzien du fleuve Marecchia, près de Rimini (Italie) (Sorbinini 1988). Étant donné qu'elle est actuellement répandue en Méditerranée et dans le Nord-Est de l'Atlantique, du Maroc au Sud de la Scandinavie, elle ne peut rien nous apprendre sur la crise messinienne car rien ne s'oppose à ce qu'elle ait pu se réintroduire en Méditerranée après celle-ci.

## CONCLUSION

L'étude précédente, fondée sur la comparaison détaillée des ichthyofaunes fossilisées sous forme de squelettes en connexion dans le Tortonien, le Messinien préévaporitique et le Piacenzien du bassin méditerranéen, a permis d'établir les faits suivants :

– il paraît avoir existé une parfaite continuité entre les ichthyofaunes du Tortonien et du Messinien préévaporitique, bien que les gisements tortoniens aient livré une faune beaucoup moins diversifiée que ceux du Messinien puisque seule une vingtaine de genres y a été identifiée à ce jour ;

– loin d'être uniforme, l'ichthyofaune du Messinien préévaporitique présente une composition variable d'un gisement à l'autre en fonction des conditions écologiques locales, ainsi qu'Arambourg (1927a) l'avait déjà noté en comparant la faune des trois gisements d'Oran (Raz el Aïn, Les Planteurs et Ravin Blanc/Gambetta). S'il considérait que le dernier d'entre eux devait être « plus rapproché de la zone axiale profonde du fjord sahélien », il admettait par ailleurs que « les dépôts de tripoli sont indépendants des conditions bathymétriques dans lesquelles ils se sont formés ». C'est ce que confirme la comparaison des ichthyofaunes fossilisées sous forme de squelettes en connexion dans quatre gisements de la province de Murcia (Espagne) : Columbares, Hurchillo, Lorca et Campos del Río (Fig. 2). Le premier d'entre eux, qui a livré près de 88 % de poissons méso- et/ou bathypélagiques, paraît ainsi s'être formé sous l'action de remontées d'eaux profondes dans un milieu relativement peu profond assez proche du rivage (Gaudant



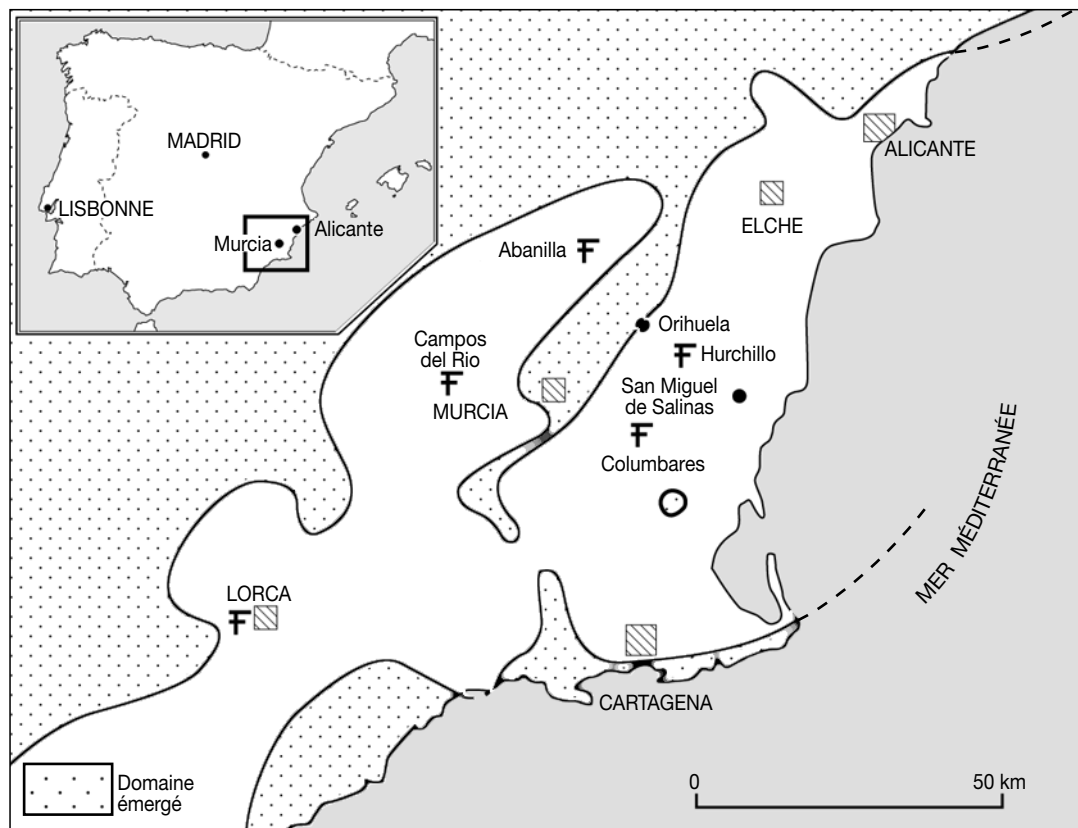


FIG. 2. — Carte du Levant espagnol montrant l'emplacement de plusieurs gisements messiniens de poissons fossilisés sous forme de squelettes en connexion, ayant des caractéristiques paléocéologiques variées et leurs rapports avec la paléogéographie messinienne (modifié d'après Montenat 1977).

1995a), alors que le second (Hurchillo) s'est formé très près du rivage sous une faible tranche d'eau soumise néanmoins à l'action de remontées d'eaux profondes dont témoigne la présence d'un pourcentage non négligeable (16 %) de Myctophidae (Gaudant *et al.* 2001). Quant aux deux derniers (Lorca et Campos del Río), ils se sont formés dans des frayères à *Spratelloides* établies dans un bassin peu profond relativement isolé de la mer ouverte, comme l'indique la composition de leur ichthyofaune qui est principalement constituée par des alevins et des juvéniles d'espèces principalement littorales ou néritiques (Gaudant 1989, 1995b ; Gaudant *et al.* 1994b) ; – le Messinien évaporitique est caractérisé par une baisse modérée du niveau marin que l'on

peut généralement estimer à moins de 200 m car, en certains lieux, comme à Senigallia (Italie), les marnes gypsifères qui renferment principalement *Aphanius crassicaudus*, une espèce qui peuplait les lagunes à salinité variable des plaines littorales (Gaudant 1979a), sont superposées aux tripolis qui sont riches en poissons mésopélagiques (Myctophidae principalement). Rien ne vient donc étayer l'hypothèse plus radicale selon laquelle la Méditerranée aurait pu être transformée en une immense lagune pendant le Messinien évaporitique, à l'image de ce qu'on observe sur les marges du bassin. En effet, la présence de poissons marins plus ou moins sténohalins a été observée dans plusieurs gisements, notamment au Monte Castellaro, proche de

Pésaro (*Epinephelus* sp., *Zeus* sp. et *Harengula* sp.) (Sorbini 1988), dans la Vena del Gesso, près de Borgo Tossignano (Romagne) (*Trachurus* sp.) (obs. pers.), à Cherasco (Piémont) (*Mugil* sp.) (Cavallo & Gaudant 1987) et dans les gypses de Crète (*Sardina ? crassa*) (Gaudant 1980b). De plus, comme nous l'avons noté précédemment, une diatomite marine qui a livré *Spratelloides gracilis* et les restes d'un *Lepidopus* a été observée à Castagnito (Piémont) entre deux bancs de gypse messiniens (Fourtanier *et al.* 1991). Tous ces exemples prouvent qu'une mer à salinité normale a continué à exister dans le bassin méditerranéen pendant l'épisode évaporitique messinien ;

– l'épisode suivant du Messinien correspond au dépôt du « faciès à congéries » pendant la phase qualifiée de « lago-mare ». Le gisement de Ciabòt Cagna, près d'Alba a seulement livré des dents pharyngiennes d'un poisson dulçaquicole (*Palaocarcassius* sp.). En revanche, l'unique squelette de *Mugil* sp. découvert dans les marnes à *Melanopsis* de la Cava Serredi, près de Gabbro (Toscane) suggère l'existence de relations entre ce milieu dessalé et la mer car la reproduction des Mugilidae a normalement lieu en milieu marin ;

– après une longue période non documentée par des gisements de poissons fossilisés sous forme de squelettes en connexion, il faut ensuite pratiquement attendre la base du Piacenzien pour disposer des plus anciennes ichthyofaunes pliocènes. Or, celles-ci renferment plusieurs taxons qui, comme *Spratelloides gracilis* et *Aeoliscus strigatus*, *Sargocentron* cf. *rubrum* (Forsskål, 1775) et *Alutera* sp., possèdent actuellement une répartition de type exclusivement indo-pacifique. La présence de ces taxons en Méditerranée au Pliocène est incompatible avec les deux événements majeurs qui sont supposés caractériser l'histoire de la Méditerranée pendant le Néogène : 1) l'isolement de la Méditerranée du reste de la Téthys au Miocène moyen par fermeture de son extrémité orientale ; et 2) la dessiccation du bassin méditerranéen au Messinien.

Cette présence de taxons exotiques dans la Méditerranée pliocène nous paraît donc signifier que l'une au moins de ces deux hypothèses est incorrecte.

Remarque : Il serait intéressant de confronter ces résultats à ceux susceptibles d'être obtenus en se fondant sur l'étude des otolithes de poissons téléostéens et des dents de sélaciens. En particulier, la prise en compte des otolithes permettrait de fonder les interprétations sur un spectre sensiblement plus large, comme le montre le fait qu'environ 80 taxons ont été identifiés par Nolf & Steurbaut (1983) dans le Tortonien à l'aide de leurs otolithes, alors que les squelettes en connexion n'ont permis d'en reconnaître qu'environ 25. En outre, alors que les squelettes en connexion font totalement défaut dans le Zancléen (Pliocène inférieur), les otolithes permettent d'en connaître la composition de l'ichthyofaune (Nolf *et al.* 1998). C'est pourquoi il est souhaitable qu'un bilan comparable à celui que nous avons présenté ci-dessus soit dressé à l'aide des otolithes de poissons téléostéens et des dents de sélaciens afin de fonder les interprétations sur une documentation la plus exhaustive possible.

### Remerciements

L'auteur tient à remercier MM. W. Landini (Università di Pisa) et D. Nolf (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique) dont les suggestions éclairées ont permis d'améliorer le contenu du présent article. L'illustration a été préparée par M. J. Dyon (Université Paris 7-Denis Diderot). Cet article est une contribution au programme ECLIPSE du CNRS intitulé « La crise de salinité messinienne : modalités, conséquences régionales et globales, quantifications ».

### RÉFÉRENCES

- ARAMBOURG C. 1925. — Révision des poissons fossiles de Licata (Sicile). *Annales de Paléontologie* 14: 39-132.
- ARAMBOURG C. 1927a. — Les poissons fossiles d'Oran. *Matériaux pour la Carte géologique de l'Algérie* 1<sup>e</sup> sér., Paléontologie 6: 1-298, atlas.
- ARAMBOURG C. 1927b. — Notes sur des Poissons fossiles. 2. À propos du genre *Trachinopsis* Sauvage. *Bulletin de la Société géologique de France* (4) 27: 357-359.
- ARAMBOURG C. & MONTENAT C. 1968. — Le gisement de poissons fossiles du Miocène supérieur de

- Columbares (Province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 266 (D): 1649-1651.
- BACHMAYER F. & SYMEONIDIS N. 1978. — Eine fossile Seenadel (Syngnathidae) aus dem Obermiozän von Irerapetra, Insel Kreta (Griechenland). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 81: 121-127.
- BEDINI E., FRANCALACCI P. & LANDINI W. 1986. — I pesci fossili del Miocene superiore di Montefiore Conca e Mondaino (Forlì). *Memorie del Museo Civico di Verona* (2), Scienze della Terra 3: 1-66.
- BERGGREN W. A., KENT D. V., SWISHER C. C. III & AUBRY M.-P. 1995. — A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy, in BERGGREN W. A., KENT D. V., AUBRY M.-P. & HARDENBOL J. (eds), *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*. Society for Sedimentary Geology, Tulsa, Oklahoma: 129-212.
- BONOMI I. 1896. — Contributo alla conoscenza dell'ittiofauna miocenica di Mondaino. *Rivista italiana di Paleontologia* 2: 199-239.
- BRADLEY F. & LANDINI W. 1984. — I fossili del « tripoli » messiniano di Gabbro (Livorno). *Palaeontographia italica* 73: 5-33.
- CAVALLO O. & GAUDANT J. 1987. — Observations complémentaires sur l'ichthyofaune des marnes messiniennes de Cherasco (Piémont): implications géodynamiques. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 26: 177-198.
- CAVALLO O., SEN S., RAGE J.-C. & GAUDANT J. 1993. — Vertébrés messiniens du faciès à Congéries de Ciabòt Cagna, Corneliano d'Alba (Piémont, Italie). *Rivista piemontese di Storia naturale* 14: 3-22.
- CHAPELLE G. DE LA & GAUDANT J. 1987. — Découverte de deux nouveaux gisements de poissons fossiles messiniens dans le bassin de Nijar-Carboneras (Andalousie orientale): signification paléocéologique et implications paléogéographiques. *Estudios geológicos* 43: 279-297.
- CORSI A., LANDINI W. & SORBINI C. 1999. — A new ichthyofauna from the Upper Miocene of Ca' Matteredella (Ravenna, Italy): paleoecological and paleobiogeographical considerations. *Studi e Ricerche sui Giacimenti terziari di Bolca* 8: 59-76.
- D'ERASMO G. 1930a. — L'ittiofauna fossile di Senigallia. *Atti della Reale Accademia delle Scienze fisiche e matematiche*, Napoli (2) 18, 1: 1-87.
- D'ERASMO G. 1930b. — L'ittiofauna fossile del Gabbro. *Atti della Reale Accademia delle Scienze fisiche e matematiche*, Napoli (2) 18, 6: 1-118.
- D'ERASMO G. 1930c. — L'ittiofauna fossile di Racalmuto in Sicilia. *Giornale di Scienze naturali ed economiche*, Palermo 35 (1927-1929): 73-110.
- FONTES J.-C., FILLY A. & GAUDANT J. 1987. — Conditions de dépôt du Messinien évaporitique des environs d'Alba (Piémont): arguments paléontologiques et isotopiques. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 26: 199-210.
- FOURTANIER E., GAUDANT J. & CAVALLO O. 1991. — La diatomite de Castagnito (Piémont): une nouvelle preuve de l'existence d'oscillations modérées du niveau marin pendant le Messinien évaporitique. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 30: 79-95.
- FREUDENTHAL T. 1969. — Stratigraphy of Neogene deposits in the Khania Province, Crete, with special reference to Foraminifera of the family Planorbulinidae and the genus *Heterostegina*. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* 1: 1-208.
- GAUDANT J. 1978a. — Signification bathymétrique, paléoclimatique et paléogéographique de l'ichthyofaune marine du Miocène terminal de la Méditerranée occidentale. Remarques préliminaires. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 3, 518, Sciences de la Terre 70: 137-148.
- GAUDANT J. 1978b. — L'ichthyofaune des marnes messiniennes des environs de Gabbro (Toscane, Italie): signification paléocéologique. *Geobios* 11: 905-911.
- GAUDANT J. 1978c. — L'ichthyofaune des marnes messiniennes des environs de Senigallia (Marche, Italie): signification paléocéologique et paléogéographique. *Geobios* 11: 913-919.
- GAUDANT J. 1979a. — « *Pachylebias* » *crassicaudus* (Agassiz) (Poisson téléostéen, Cyprinodontiforme), un constituant majeur de l'ichthyofaune du Messinien continental du bassin méditerranéen. *Geobios* 12: 47-73.
- GAUDANT J. 1979b. — Cherasco (Piémont): un nouveau gisement de poissons fossiles du Messinien continental d'Italie. *Geobios* 12: 113-121.
- GAUDANT J. 1980a. — Observations complémentaires sur l'ichthyofaune des marnes messiniennes des environs d'Alba (Piémont, Italie). *Geobios* 12: 411-421.
- GAUDANT J. 1980b. — Sur la présence d'*Alosa crassa* Sauvage (Poissons téléostéens, Clupeidae) dans les gypses messiniens de Crète occidentale. *Proceedings of the koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* (B) 83: 263-268.
- GAUDANT J. 1981. — L'ichthyofaune du Messinien continental d'Italie septentrionale et sa signification géodynamique. *Palaeontographica* (A) 172: 72-102.
- GAUDANT J. 1989. — Poissons téléostéens, bathymétrie et paléogéographie du Messinien d'Espagne méridionale. *Bulletin de la Société géologique de France* (8) 5: 1161-1167.
- GAUDANT J. 1993. — Découverte de poissons fossiles dans le Tortonien diatomitique du bassin de Hellín (Province d'Albacete, Espagne). *Acta geologica hispanica* 28: 47-54.
- GAUDANT J. 1995a. — Nouvelles additions à l'ichthyofaune messinienne de la Sierra de Columbares (Province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 320 (IIa): 439-446.
- GAUDANT J. 1995b. — Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune messinienne des environs de Lorca

- (Murcia, Espagne). *Revista española de Paleontología* 10: 175-189 [correction, *ibid.* 11: 122-123].
- GAUDANT J. 2001. — Amnissos: un gisement clé pour la connaissance de l'ichthyofaune du Pliocène supérieur de Crète. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 102 A: 131-187.
- GAUDANT J. & AMBROISE D. 1999. — Réexamen critique des Myctophidae messiniens de Licata (Sicile, Italie): conséquences taxinomiques. *Cybium* 23: 131-145.
- GAUDANT J. & OTT D'ESTEVOU PH. 1985. — Première découverte d'*Aphanius crassicaudus* (Agassiz) (Poisson téléostéen, Cyprinodontidae) dans le Messinien post-éaporitique d'Andalousie. *Estudios geológicos* 41: 93-98.
- GAUDANT J. & ROUCHY J.-M. 1986. — Râs Dib: un nouveau gisement de poissons fossiles du Miocène moyen du Gebel Zeit (golfe de Suez, Egypte). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (4), 8 (C), 4: 463-481.
- GAUDANT J. & SYMEONIDIS N. 1995. — Découverte d'une frayère à *Spratelloides* (Poissons téléostéens) dans le Pliocène moyen de Kalamaki (Attique, Grèce). *Annales géologiques des Pays helléniques* 36: 331-349.
- GAUDANT J. & TSAPARAS N. en prép. — Deux ichthyofaunes superposées dans le Miocène supérieur de l'île de Gavdos (Grèce).
- GAUDANT J., GUERRERA F. & SAVELLI D. 1988. — Nouvelles données sur le Messinien de Méditerranée occidentale: les gisements à *Aphanius crassicaudus* (Agassiz) (poissons téléostéens, cyprinodontiformes) des Marches (Italie). *Geodinamica Acta* 2: 185-196.
- GAUDANT J., DELRIEU B., DERMITZAKIS M. D. & SYMEONIDIS N. K. 1994a. — Découverte d'une ichthyofaune marine dans les diatomites du Pliocène supérieur (Plaisancien) des environs d'Héraklion (Crète centrale, Grèce). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 319 (II): 589-596.
- GAUDANT J., LOISEAU J. & OTT D'ESTEVOU PH. 1994b. — Découverte d'une frayère fossile de poissons téléostéens dans le Messinien des environs de Campos del Río (Province de Murcia, Espagne). *Revista española de Paleontología* 9: 37-50.
- GAUDANT J., SAINT MARTIN J.-P., BENMOUSSA A., CORNÉE J.-J., EL HAJJAJI K. & MULLER J. 1994c. — L'ichthyofaune messinienne à la périphérie de la plate-forme carbonatée de Melilla-Nador (Nord-Est du Maroc). *Géologie méditerranéenne* 21: 25-35.
- GAUDANT J., CAULET J.-P., DI GERONIMO I., DI STEFANO A., FORTANIER E., ROMEO M. & VÉNEC-PEYRÉ M.-T. 1996. — Analyse séquentielle d'un nouveau gisement de poissons fossiles du Messinien diatomitique: Masseria il Salto près de Caltagirone (Province de Catane, Sicile). *Géologie méditerranéenne* 23: 117-153.
- GAUDANT J., FORTANIER E., LAURIAT-RAGE A., TSAGARIS S., VÉNEC-PEYRÉ M.-T. & ZORN I. 1997a. — Découverte d'une ichthyofaune marine dans le Messinien pré-éaporitique de la Messara (Crète centrale, Grèce): interprétation paléo-écologique. *Géologie méditerranéenne* 24: 175-195.
- GAUDANT J., SAINT MARTIN J.-P., BESSEDIK M., MANSOUR B., MOISSETTE P. & ROUCHY J.-M. 1997b. — Découverte d'une frayère de poissons téléostéens dans les diatomites messiniennes du Djebel Murdjado (environs d'Oran, Algérie). *Journal of African Earth Sciences* 24: 511-529.
- GAUDANT J., BARKER M., COURME M.-D., DI STEFANO A., MARTILL D. M., VÉNEC-PEYRÉ M.-T., ZORN I. & PANAYIDES I. 2000. — Alassa: a new fossil fish fauna from the Middle Miocene (Serravallian) of Cyprus, in *Proceedings of the Third International Conference on the Geology of the Eastern Mediterranean*. The Geological Survey Department, Nicosia, Cyprus: 327-337.
- GAUDANT J., COURME M.-D. & MARÍN FERRER J. M. 2001. — Hurchillo (Province d'Alicante, Espagne): un gisement de poissons messiniens d'un type nouveau. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 333 (2a): 411-417.
- LANDINI W. & MENESINI E. 1988. — The *Bregmaceros* (Teleost fish) extinction in the Mediterranean basin. *Modern Geology* 13: 149-158.
- LANDINI W. & SORBINI L. 1989. — Ichthyofauna of the evaporitic Messinian in the Romagna and Marche regions. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 28: 287-293.
- LANDINI W. & SORBINI L. 1992. — Données récentes sur les Téléostéens du Miocène et du Pliocène d'Italie. *Geobios* M.S. 14: 151-157.
- LANDINI W. & SORBINI L. 1993. — Biogeographic and palaeoclimatic relationships of the Middle Pliocene ichthyofauna of the Samoggia Torrent (Bologna, Italy). *Cièncias da Terra (UNL)* 12: 83-89.
- LEONARDI A. 1959. — L'ittiofauna del « tripoli » del Miocene superiore di Bessima (Enna). *Palaeontographia italica* 54 (N.S. 24): 115-173.
- MANSOUR B. & SAINT MARTIN J.-P. 1999. — Conditions de dépôt des diatomites messiniennes en contexte de plate-forme carbonatée d'après l'étude des assemblages de diatomées: exemple du Djebel Murdjado (Algérie). *Geobios* 32: 395-408.
- MERLE D., LAURIAT-RAGE A., GAUDANT J., PESTREA S., COURME-RAULT M.-D., ZORN I., BLANC-VALLERON M.-M., ROUCHY J.-M., ORSZAG-SPERBER F. & KRIJGSMAN W. 2002. — Les paléopeuplements marins du Messinien pré-éaporitique de Pissouri (Chypre, Méditerranée orientale): aspects paléoécologiques précédant la crise de salinité messinienne, in NÉRAUDEAU D. & GOUBERT E. (eds), l'Événement messinien: approches paléobiologiques et paléoécologiques. *Geodiversitas* 24 (3): 669-689.
- MONTENAT C. 1977. — Les bassins du Levant d'Alicante et de Murcia (Cordillères bétiques orientales).

- tales - Espagne). Stratigraphie, paléogéographie et évolution dynamique. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 69: 1-345.
- NOLF D. & STEURBAUT E. 1983. — Révision des otolithes de téléostéens du Tortonien stratotypique et de Montegibbio (Miocène supérieur de l'Italie septentrionale). *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 20 (1): 143-197.
- NOLF D., MAÑÉ R. & LOPEZ Á. 1998. — Otolithes de poissons du Pliocène inférieur de Papiol, près de Barcelone. *Palaeovertebrata* 27 (1-2): 1-17.
- OTERO O. & SORBINI L. 1999. — Étude anatomique et systématique du *Lates* (Perciformes, Latidae) du Messinien continental de Monte Castellaro, Italie. Considérations paléobiogéographiques. *Studi e ricerche sui Giacimenti terziari di Bolca* 8: 29-42.
- PANIERI G., CAPOTONDI L., ROVERI M., D'ONOFRIO S. & VIGLIOTTI L. 2000. — Il record paleobiologico dei livelli anossici pleistocenici della sezione Samoggia (Appennino settentrionale). *Giornale di Geologia* (3) 62, Supplemento: 89-95.
- PEDLEY H. M. 1978. — A new fish horizon from the Maltese Miocene and its palaeoecological significance. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 24: 73-83.
- SORBINI L. 1988. — Biogeography and climatology of Pliocene and Messinian fossil fish of Eastern-Central Italy. *Bollettino del Museo civico di Storia naturale di Verona* 14 (1987): 1-85.
- SORBINI L. & TIRAPPELLE RANCAN R. 1980. — Messinian fossil fish of the Mediterranean. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 29: 143-154.
- STURANI C. & SAMPÓ M. 1973. — Il Messiniano inferiore in facies diatomitica nel bacino terziario piemontese. *Memorie della Società geologica italiana* 12: 335-358.
- SYMEONIDIS N. 1969. — Fossile Fische aus der Gegend von Ierapetra (Kreta). *Annales géologiques des Pays helléniques* 21: 501-530.
- WHITEHEAD P. J. P. 1963. — A revision of the round herrings (Pisces: Dussumieriidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)* Zool. 10: 305-380.
- WHITEHEAD P. J. P., BAUCHOT M.-L., HUREAU J.-C., NIELSEN J. & TORTONESE E. (eds) 1984-1986. — *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris, 3 vols, 1473 p.

Soumis le 18 mai 2001 ;  
 accepté le 7 mai 2002.















Espèces	Tortonien				Messinien (préévaporitique)																Piacenzien															
	Malte	Cobaltias	Ierapetra	Gavdos	Cà Matteredia	Mellilla-Nador	Murdjadjo	Oran (Raz el Ain)	Oran (Planteurs)	Oran (Ravin Blanc/Gambetta)	Sig	Nijar (Cortijo Ruil)	Lorca	Campos del Rio	Columbares	Hurchillo	Gabro	Mondaino	Senigallia	Licata	Contra Bessima	Masseria il Salto	Mires	Gavdos	Pissouri	Fiume Marecchia	Amnissos	Kalamaki								
<b>Famille Nomeidae</b>																																				
<i>Cubiceps</i> sp.																																				
<b>Famille Tetragonuridae</b>																																				
<i>Tetragonurus</i> sp.																																				
<b>Famille Citharidae</b>																																				
<i>Citharichthys oranensis</i> Arambourg																																				
<b>Famille Bothidae</b>																																				
<i>Arnoglossus abropteryx</i> (Sauvage)																																				
<i>Arnoglossus sauvagei</i> (d'Erasmo)																																				
<i>Arnoglossus latera</i> (Walbaum)																																				
<i>Arnoglossus</i> sp.																																				
<i>Bothus</i> sp.																																				
<b>Famille Soleidae</b>																																				
<i>Solea procellata</i> Arambourg																																				
<i>Solea solea</i> (Linné)																																				
<i>Solea</i> sp.																																				
<i>Monochirus hispidus</i> Rafinesque																																				
<i>Achirus mediterraneus</i> Arambourg																																				
<b>Famille Balistidae</b>																																				
<i>Balistes procapriscus</i> Arambourg																																				
<b>Famille Monacanthidae</b>																																				
<i>Alutera</i> sp.																																				
Monacanthidae indet.																																				
<b>Famille Diodontidae</b>																																				
<i>Chilomycterus acanthodes</i> Sauvage																																				
<b>Famille Trigonodontidae</b>																																				
<i>Trigonodon oweni</i> Sismonda																																				