Présence de Cyprinidae (Teleostei) dans l'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France)

Jean GAUDANT

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, USM 203, UMR 7207 CNRS, case postale 38, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France) jean.gaudant@orange.fr

Gaudant J. 2013. – Présence de Cyprinidae (Teleostei) dans l'Oligocène supérieur d'Aixen-Provence (Bouches-du-Rhône, France). *Geodiversitas* 35 (1): 31-47. http://dx.doi. org/10.5252/g2013n1a3

RÉSUMÉ

Les recherches paléontologiques réalisées depuis plusieurs décennies dans l'Oligocène terminal d'Aix-en-Provence ont permis de montrer que des Cyprinidae sont présents dans au moins quatre sites occupant diverses positions stratigraphiques au sein de la Formation d'Aix-en-Provence. Ils appartiennent à au moins trois genres différents, dont *Tarsichthys* Troschel, 1854, *Palaeotinca* Obrhelová, 1969 et *Protothymallus* Laube, 1901 ou *Varhostichthys* Obrhelová, 1969. Ces découvertes viennent confirmer l'information paléoécologique délivrée par un fragment d'Amiidae et quelques squelettes d'Amphibiens anoures (Raninae) récoltés autrefois dans les anciennes plâtrières. Elles confortent en outre les résultats de l'analyse isotopique des gypses qui avait conduit à considérer ceux-ci comme le résultat d'une reprécipitation de sulfates permo-triasiques dissous et non d'une précipitation primaire de sulfates océaniques oligocènes.

ABSTRACT

Occurrence of Cyprinidae (Teleostei) in the Upper Oligocene of Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France).

During several decades, palaeontological investigations carried out in the Uppermost Oligocene of Aix-en-Provence have shown that Cyprinid fishes are present in four outcrops belonging to different stratigraphical levels of the Aix-en-Provence Formation. They belong to at least three different genera including *Tarsichthys* Troschel, 1854, *Palaeotinca* Obrhelová, 1969 and *Protothymallus* Laube, 1901 or *Varhostichthys* Obrhelová, 1969. These finds confirm the palaeo-ecological information provided by the amiid fragment and the skeletons of several Anuran Amphibians (Raninae) which had been found formerly in the old gypsum quarries. Moreover, they confirm the results obtained by an isotopic analysis of the gypsum which had led one to consider that it was produced by a secondary precipitation of dissolved Permo-Triassic gypsum rather than by a primary precipitation of Oligocene oceanic sulphates.

MOTS CLÉS Poissons, Cyprinidae, Oligocène, Provence, *Tarsichthys*, *Palaeotinca*? *Protothymallus*?, *Varhostichtys*?, signification paléoécologique.

KEY WORDS Fishes,

Cyprinidae, Oligocene, Provence, Tarsichthys, Protothymallus?, Varhostichthys?, palaeoecological significance.

Gaudant J.



Fig. 1. – Carte des gisements d'Aix-en-Provence et de ses environs ayant livré des restes de Cyprinidae.

INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, la présence de Cyprinidae a été observée à plusieurs niveaux de la Formation d'Aix-en-Provence, telle qu'elle est définie par Nury (1988). Les quatre sites étudiés correspondent à des faciès de marnes et calcaires en plaquettes (Fig. 1).

En premier lieu, les débris d'un poisson constitués d'un important fragment de peau couvert d'écailles et d'une dent pharyngienne ont été recueillis dans ce que les Aixois appellent la « montée d'Avignon », près de l'échangeur routier de la Chevalière, sur la RN 7. Les travaux y ont entaillé des bancs calcaires à *Potamides lamarcki* Brongniart, 1810 et des calcaires marneux dolomitiques blanchâtres. Ces niveaux appartiennent au second membre de la Formation d'Aixen-Provence, que Nury (1988) a nommé « Calcaires et marnes des stations d'essence ». À cette occasion, des amateurs ont recueilli un abondant matériel de poissons fossiles constitué presque uniquement par l'espèce *Dapalis minutus* (Blainville, 1818). Un autre spécimen, excellemment conservé, a été découvert par André Nel dans des niveaux plus ou moins équivalents, à proximité de la route D 17 conduisant à Salon-de-Provence, un peu au nord-est du village des Figons.

Un troisième site, situé sensiblement plus bas dans la série, est celui du chemin du Pin, situé un peu au nord de l'hôpital d'Aix-en-Provence. La série observée en ce lieu a été décrite précédemment (Gaudant 1977). Elle est fortement redressée : le pendage des couches y atteint environ 35° vers l'Est. Ce site peut être apparemment rapporté à la partie médiane des « Calcaires et marnes des stations d'essence». Nous y avons recueilli un os pharyngien isolé et, dans un autre niveau, un fragment de tronc et des os isolés.

Enfin, deux autres squelettes incomplets de Cyprinidae ont été découverts dans les fondations de l'hypermarché du centre commercial ouest, construit sur un rond-point de la D 10 (route de Miramas). Ils proviennent d'un niveau qui se situe probablement à la base des «Calcaires et marnes des stations d'essence ».



FIG. 2. — Tarsichthys sp. Débris d'un individu découvert près de l'échangeur de la Chevalière (MNHN.F.AIX226) : **A**, moitié postérieure du corps dépourvue de restes de la colonne vertébrale; **B**, dent pharyngienne isolée; **C**, écaille isolée. Échelles : A, 1 cm ; B, C, 5 mm.

LES DÉBRIS DE CYPRINIDAE DES MARNES BLANCHES DE LA CHEVALIÈRE

Famille CYPRINIDAE Cuvier, 1817 Genre *Tarsichthys* Troschel, 1854

Tarsichthys sp. (Fig. 2)

L'unique spécimen de Cyprinidae découvert près de l'échangeur de la Chevalière est conservé en double empreinte dans une marne blanche. Il est à la fois très incomplet et médiocrement conservé. Il s'agit d'un fragment de peau couvert d'écailles. On a recueilli en outre à proximité quelques écailles isolées et une dent pharyngienne.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

Le fragment de tronc (Fig. 2A) correspond à la région postérieure du corps d'un grand poisson dont la longueur de la partie conservée égale environ 160 mm. Le fait que la distance entre l'insertion des pelviennes, qui occupent une position abdominale, et la base des rayons de la nageoire caudale égale 134 mm permet d'estimer que la longueur standard de ce poisson devait être voisine de 260 mm. De l'anale ne subsistent que la région distale des rayons. On y distingue un long rayon non bifurqué, formé d'articles relativement courts par rapport à leur largeur, et cinq rayons à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue rapidement vers l'arrière. La nageoire caudale est très incomplète, la base de ses rayons n'étant pas conservée. On peut toutefois remarquer que son contour postérieur est assez faiblement échancré et qu'elle comportait 17 rayons principaux à la fois articulés et bifurqués, chacun d'eux étant divisé en huit à son extrémité distale.

Aucun reste de vertèbre n'est observable sur le corps dont le mauvais état de conservation résulte probablement du degré de putréfaction avancé auquel avait été soumis le cadavre avant son enfouissement. On remarquera cependant qu'à l'exception de celles portées par le pédoncule caudal, les écailles, cycloïdes, de grande taille, sont fossilisées en place. L'examen des écailles isolées montre (Fig. 2C) qu'elles sont de forme ovale. Leur surface est ornée de circuli qui recoupent sur le champ postérieur des radii au nombre d'une vingtaine.

Un opercule isolé dont la région postérieure fait malheureusement défaut permet de constater que le contour dorsal de l'os, faiblement concave, est pratiquement perpendiculaire au bord antérieur. Cette disposition rappelle celle observée sur les opercules des genres *Tinca* Cuvier, 1817 et *Palaeotinca* Obrhelová, 1969.

Une dent pharyngienne isolée a également été recueillie dans le même niveau (Fig. 2B). Il s'agit d'une dent assez grande provenant très vraisemblablement de l'individu décrit précédemment. La longueur de cette dent égale environ 4,5 mm. Cette dent, du type « en crochet » (« Hakenzahn » de Rutte 1962) possède une couronne dont la largeur maximale, mesurée près de l'extrémité proximale de l'area masticatrice, est un peu inférieure à la moitié de la longueur de la couronne. L'area masticatrice, en forme de sillon étroit et allongé, détermine avec l'axe longitudinal de la dent un angle d'environ 25° (cf. Rutte 1962: fig. 3).

DISCUSSION

La morphologie de cette dent évoque à la fois celle de certaines dents pharyngiennes de *Tarsichthys macrurus* (Agassiz, 1839) provenant de l'Oligocène supérieur de Rott (Allemagne) (Gaudant 2002: fig. 28) et celle de certaines dents de l'espèce *Palaeotinca egeriana* Obrhelová, 1969 figurées par Obrhelová (1970: fig. 32 ; pl. 10, fig. 8). Pour leur part, les écailles ressemblent à celles de l'espèce *Tarsichthys macrurus* (Agassiz, 1839) figurées par Gaudant (2002: pl. 8, fig. 3). En conclusion, en dépit du caractère fragmentaire de ce fossile, il est possible de le considérer comme un représentant du genre *Tarsichthys* Troschel, 1854.

LE CYPRINIDAE DÉCOUVERT AUX ENVIRONS DES FIGONS

Tarsichthys macrurus (Agassiz, 1839) (Figs 3-6)

Un spécimen pratiquement complet – à l'exception de la partie postérieure de la nageoire caudale – de Cyprinidae a été découvert par André Nel au nordest du village des Figons (Fig. 3). Il est conservé à Paris, dans les collections paléontologiques du Muséum national d'Histoire naturelle, sous le numéro MNHN.F.AIX224.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

C'est un poisson au corps allongé dont la longueur standard mesure 107 mm et dont la hauteur maximale du corps est comprise environ 3,5 fois dans la longueur standard.

Ses principales dimensions (en millimètres) se présentent comme suit :

·	
- Longueur standard	107
- Hauteur maximale du corps	28,5
- Longueur de la tête	30
- Distance anté-dorsale	50
- Distance anté-anale	74,5
- Distance anté-pectorale	31
- Distance anté-pelvienne	52
- Longueur de la dorsale	23,5
- Longueur de l'anale	17,5
- Longueur des pectorales	19
- Longueur des pelviennes	23
- Longueur basale de la dorsale	15
- Longueur basale de l'anale	9,5
- Longueur du pédicule caudal	18,5
- Hauteur du pédicule caudal	15,5
	D 1 .

La tête est conservée en double empreinte. Relativement massive, sa hauteur égale approximativement les ¾ de sa longueur. L'orbite est relativement petite, son diamètre horizontal égalant environ un quart de



Fig. 3. – Tarsichthys macrurus (Agassiz, 1839). Squelette découvert par André Nel au nord-est des Figons (MNHN.F.AIX224). Échelle : 1 cm.

la longueur de la tête. Elle est délimitée par la série infraorbitaire caractérisée par le grand développement du lacrymal qui est étiré longitudinalement. La cavité buccale est courte, l'articulation de la mandibule avec le crâne prenant place en avant de la verticale passant par le bord antérieur de l'orbite. De ce fait, la longueur de la mandibule est sensiblement inférieure à la moitié de la longueur de la tête. En arrière de l'orbite s'observent les restes de l'hyomandibulaire, ainsi que le préopercule dont la branche verticale est à peine plus longue que la branche horizontale, ces deux branches déterminant entre elles un angle d'environ 130° mesuré le long des deux branches du canal préoperculaire. L'opercule est relativement large : sa largeur maximale égale environ le tiers de la longueur de la tête. Son bord antérieur subrectiligne se termine dorsalement par un angle antéro-dorsal saillant. Le bord dorsal de l'os, faiblement concave, se termine vers l'arrière par un angle postéro-dorsal saillant à partir duquel le contour postéro-dorsal s'abaisse régulièrement jusqu'à l'angle antéro-ventral (Fig. 4).

Une dent pharyngienne gauche du type « en crochet » (Hakenzahn de Rutte 1962) était fossilisée sur ce squelette (Fig. 5). Cette dent, de forme allongée, possède une base relativement grêle ; sa couronne s'élargit fortement au-dessous de l'extrémité de l'area masticatrice. Celle-ci, en forme de gouttière, détermine un angle d'environ 35° avec l'axe longitudinal de la couronne.



FIG. 4. – Tarsichthys cf. macrurus (Agassiz, 1839). Région operculaire du spécimen des Figons. Échelle : 2 mm.

La colonne vertébrale est formée de 37 vertèbres ; quatre d'entre elles sont modifiées pour constituer l'appareil de Weber dont la présence se déduit de l'observation d'une lame osseuse disposée dans le plan sagittal en avant de l'arc neural court porté par le composant postérieur de l'appareil de Weber, et de l'existence d'une paire de longues parapophyses en avant de la première paire de côtes pleurales. On dénombre 17 vertèbres postabdominales. Les centra vertébraux sont tous sensiblement allongés. Les sept centra abdominaux libres antérieurs supportent des neurapophyses très longues dont l'extrémité distale atteint presque le bord dorsal du corps. Cinq dorsospinalia de forme plus ou moins triangulaire s'intercalent entre les neurapophyses situées en avant de la nageoire dorsale.

Dans la région postabdominale, les neurapophyses, de forme arquée, sont un peu moins longues puisque leur extrémité distale prend place approximativement aux ²/₃ de la distance séparant la région dorsale des centra du bord dorsal du corps. Ventralement, les hémapophyses font pendant aux neurapophyses. Leur extrémité distale atteint environ les ³/₄ de la distance séparant la région ventrale des centra du bord dorsal du corps.

Des *epineuralia* très développés, bifides vers l'avant, sont présents tout le long de la colonne vertébrale contre la base des neurapophyses. En outre, des *epipleuralia* existent dans la région postabdominale.

Les côtes pleurales, au nombre d'environ 13 paires, sont longues et robustes. L'extrémité distale des côtes situées en avant des nageoires pelviennes atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale.

La nageoire caudale n'est qu'incomplètement conservée car l'extrémité distale de ses rayons manque. Il apparaît toutefois qu'elle était fourchue. Elle est composée de 19 rayons principaux dont 17 sont à la fois articulés et bifurqués, auxquels s'ajoutent, dorsalement et ventralement, dix rayons marginaux.

Le squelette caudal axial est composé de quatre éléments. À l'arrière prend place le complexe uroterminal, prolongé par un uroneural qui est redressé à 140° par rapport à l'axe de la colonne vertébrale. Il supporte ventralement cinq hypuraux en avant desquels prend place le parhypural. Dorsalement, le complexe uro-terminal est surmonté par un arc neural court en arrière duquel est disposé un épural unique très long. Les trois centra préuraux libres portent des neurapophyses et des hémapophyses très longues qui supportent les rayons marginaux dorsaux et ventraux.

La nageoire dorsale est insérée un peu en avant du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux. Elle débute par deux courts rayons. Le troisième rayon, qui est seulement articulé, est le plus long de la nageoire. Sa longueur égale approximativement les ⁴/₅ de la hauteur maximale du corps. Plus en arrière prennent place huit rayons à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la dorsale est composé de neuf ptérygiophores. Le ptérygiophore antérieur, bifide, est très long. Son axe principal s'engage très profondément entre les septième et huitième neurapophyses portées par les centra abdominaux libres. L'extrémité proximale des deuxième et troisième ptérygiophores s'intercale assez profondément entre les neurapophyses suivantes. Les axonostes suivants sont beaucoup plus courts, au point que leur extrémité proximale atteint à peine, ou parfois n'atteint pas, l'extrémité distale des neurapophyses.

La nageoire anale occupe une position assez reculée : elle débute nettement en arrière de la verticale passant par la base du dernier rayon de la dorsale. On y distingue à l'avant deux courts rayons. Ensuite, prend place un long rayon articulé dont la longueur égale les $\frac{4}{5}$ de la hauteur du corps mesurée au niveau de son point d'insertion. Plus en arrière prennent place sept rayons à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de l'anale est composé de huit ptérygiophores. Les six premiers sont suffisamment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale plus ou moins profondément entre les extrémités distales des premières hémapophyses.

Les nageoires pectorales, insérées en position basse sur le flanc, sont grandes : l'extrémité distale de leur plus long rayon atteint les ³/₄ de la distance séparant sa base de l'origine des pelviennes. On y dénombre une quinzaine de rayons.

Les nageoires pelviennes, qui sont insérées approximativement au milieu de l'espace séparant la base des pectorales de l'origine de l'anale, sont grandes, au point que l'extrémité distale de leurs plus longs rayons atteint pratiquement l'origine de l'anale. On y distingue un rayon très épaissi et sept rayons articulés et bifurqués. La présence de ce rayon épaissi dont les articles sont beaucoup plus larges que hauts indique que nous sommes en présence d'un individu mâle d'une espèce caractérisée par l'existence d'un dimorphisme sexuel (Fig. 6). De même, les os pelviens sont fortement développés : leur longueur égale approximativement les ²/₃ de celle des plus longs rayons pelviens. Le corps est couvert d'écailles cycloïdes très fines dont le champ postérieur est orné de radii.

DISCUSSION

Tous les caractères méristiques de ce spécimen s'intègrent parfaitement dans les limites de variabilité de l'espèce *Tarsichthys macrurus* (Agassiz, 1839), de l'Oligocène supérieur de Stösschen et Rott (Allemagne) (Gaudant 2002). C'est pourquoi nous le rapportons à cette espèce.

LES CYPRINIDAE DU CHEMIN DU PIN

L'OS PHARYNGIEN DU NIVEAU FOSSILIFÈRE VII Au cours de fouilles réalisées dans les fondations d'une maison en construction à l'angle de l'avenue Philippe Solari et du chemin du Pin, quelques restes de Cyprinidae avaient été recueillis (Gaudant 1978). Alors que leur présence n'avait été signalée initialement que dans le niveau fossilifère VII, le clivage tardif d'un bloc issu du niveau XIV a révélé l'existence d'os céphaliques et de la partie postérieure du corps d'un autre Cyprinidae.

Genre Palaeotinca Obrhelová, 1969

Palaeotinca? sp. (Fig. 7)

DESCRIPTION ANATOMIQUE

Le seul reste de Cyprinidae découvert dans le niveau fossilifère VII est un petit os pharyngien gauche sur lequel subsistent trois dents pharyngiennes in situ. L'existence d'une quatrième dent est attestée par la présence d'une alvéole. L'os est caractérisé par sa branche ascendante arquée relativement courte, terminée par un fort renflement et par sa branche horizontale allongée. Comme le montre la Figure 7, trois des dents pharyngiennes sont alignées, l'emplacement de la dent médiane étant indiqué par son alvéole. La quatrième dent occupe une position latérale par rapport à la rangée principale. Les trois dents observables possèdent toutes une couronne relativement basse se terminant par un crochet recourbé. Sous le crochet de la dent postérieure (notée 1 dans le système de notation



FIG. 5. – *Tarsichthys* cf. *macrurus* (Agassiz, 1839). Dent pharyngienne prélevée sur le squelette des Figons (MNHN.F.AIX224) Échelle : 1 mm.



FIG. 6. – *Tarsichthys* cf. *macrurus* (Agassiz, 1839). Premier rayon de nageoire pelvienne du spécimen des Figons. Échelle : 2 mm.

proposé par Rutte 1962) et de la dent externe (notée 1a) prend place une area masticatrice déprimée en gouttière qui détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 70° (cf. Rutte 1962: fig. 3). Seule la dent antérieure (notée 3), caractérisée par sa forme arquée, possède une area



FIG. 7. – Palaeotinca? sp. Os pharyngien isolé découvert dans l'horizon fossilifère VII du chemin du Pin (MNHN.F.AIX227). Échelle : 2 mm.

masticatrice réduite, faiblement déprimée, formant un angle plus réduit avec l'axe longitudinal de la couronne.

DISCUSSION

Malgré certaines différences, l'os pharyngien décrit précédemment présente certaines similitudes avec les os homologues de l'espèce *Palaeotinca egeriana* Obrhelová, 1969, du Miocène inférieur (Ottnangien) de Bohême. On notera en particulier que, comme ces derniers, il possède une branche inférieure allongée, pratiquement rectiligne, et une branche supérieure fortement arquée, se terminant par un renflement marqué. En outre, la morphologie de la dent pharyngienne postérieure et de la dent latérale ne diffère pas significativement de celle de certaines dents isolées de *Palaeotinca egeriana* Obrhelová, 1969. En revanche, les dents portées par cet os pharyngien diffèrent sensiblement de celles de l'espèce *Tarsichthys macrurus* (Agassiz, 1839), de l'Oligocène terminal de Rott, près de Bonn (Allemagne), notamment par la position sensiblement plus oblique de leur area masticatrice qui forme avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 70°, alors que cet angle n'excède pas 45° sur le matériel de Rott (Gaudant 2002).

Bien que la morphologie des dents pharyngiennes portées par cet os permette de suggérer un rapprochement avec le genre *Palaeotinca* Obrhelová, 1969, il est toutefois nécessaire d'accompagner ce rapprochement d'une certaine réserve car Obrhelová (1970) indique dans la diagnose de l'espèce *P. egeriana* Obhelová, 1969 que la rangée pharyngienne principale comporte « quatre grandes dents larges de type *Tinca*» et que la rangée latérale ne comporte qu'une petite dent pointue isolée. Or l'os pharyngien décrit ci-dessus portait une rangée principale constituée de trois dents et une dent latérale dont la morphologie est semblable à celle de la dent postérieure de la rangée principale. C'est pourquoi il nous a paru justifié de le désigner comme *Palaeotinca* ? sp.



Fig. 8. – *Palaeotinca*? sp. Restes du spécimen MNHN.F.AIX228 découvert dans l'horizon XIV du chemin du Pin : **A**, région operculaire ; **B**, préopercule gauche ; **C**, opercule gauche. Échelles : A, 5 mm; B, C, 2 mm.



FIG. 9. – Palaeotinca? sp. Hémimandibule droite fossilisée dans l'horizon XIV du chemin du Pin (MNHN.F.AIX228). Échelle : 2 mm.

LES RESTES FRAGMENTAIRES DE CYPRINIDAE DU NIVEAU FOSSILIFÈRE XIV

Genre Palaeotinca Obrhelová, 1969

Palaeotinca? sp. (Figs 8-12)

DESCRIPTION ANATOMIQUE

Nous rapportons avec doute au genre *Palaeotinca* Obrhelová, 1969 un unique spécimen fragmentaire provenant de l'horizon XIV, sur lequel sont fossilisés la région postabdominale d'un corps et divers fragments d'une tête désarticulée parmi lesquels on reconnaît un toit crânien médiocrement conservé, un dentaire, un préopercule, un opercule, les deux hyomandibulaires, les deux os pharyngiens, l'urohyal et les deux cleithra.

Le préopercule gauche (Fig. 8A, B), falciforme, est caractérisé par son contour postéro-ventral régulièrement arrondi. Le tracé du canal préoperculaire est approximativement parallèle au bord postéro-ventral de l'os. Ses deux branches déterminent un angle d'environ 105°. Neuf pores, auxquels s'ajoutent les pores d'entrée et de sortie, jalonnent le canal préoperculaire.

L'opercule gauche (Fig. 8A, C), de forme trapézoïdale, est caractérisé par son angle antéro-dorsal assez fortement saillant vers l'avant, sur lequel on n'observe aucune trace du canal préoperculaire. Son contour dorsal, faiblement concave, se termine par l'angle postéro-dorsal relativement peu marqué, en arrière duquel le bord postérieur s'abaisse régulièrement vers l'arrière avant de dessiner, approximativement à mi-hauteur de l'os, un angle arrondi pour se raccorder au bord ventral, qui détermine avec le bord antérieur de l'os un angle d'environ 70°. La largeur maximale de l'os représente un peu plus des 2⁄3 de la longueur de son bord antérieur.

Les hyomandibulaires sont principalement caractérisés par le grand développement de leur branche verticale qui prend place au-dessous de la tête articulaire, laquelle porte deux facettes articulaires nettement distinctes.

Le dentaire (Fig. 9), en arrière duquel on reconnaît les restes de l'angulaire, est caractérisé par sa région symphysaire basse, recourbée ventralement, et par le grand développement de son processus coronoïde dont la hauteur représente près des ²/₃ de la longueur du dentaire. Cinq pores jalonnent le tracé du canal mandibulaire, à faible distance du bord ventral de l'os.

Les os pharyngiens sont tous deux légèrement incomplets et dépouvus de dents. L'os droit (Fig. 10A, B), dont la branche inférieure est incomplète, est visible par sa face latérale. On peut y observer la branche supérieure très fortement recourbée vers l'avant et terminée en pointe. L'os gauche (Fig. 10C), également dépourvu de dents, est observable en vue supéro-interne ; sa branche



Fig. 10. – Palaeotinca? sp. Os pharyngiens découverts dans l'horizon XIV du chemin du Pin (MNHN.F.AIX228) : A, B, vues latérales de l'os pharyngien droit ; C, vue supéro-interne de l'os pharyngien gauche. Échelles : 2 mm.

verticale est brisée approximativement au niveau de son point de courbure maximale. En revanche, sa branche inférieure, relativement longue, est complète. On y observe le méplat sur lequel s'inséraient quatre dents pharyngiennes dont on distingue les alvéoles. Il dessine une assez forte saillie vers l'arrière.

L'urohyal est un os subtriangulaire allongé qui s'élargit progressivement vers l'arrière.



FIG. 11. – Palaeotinca? sp. Vue latérale du cleithrum gauche fossilisé dans l'horizon XIV du chemin du Pin (MNHN.F.AIX228). Échelle : 2 mm.

Le cleithrum (Fig. 11) est caractérisé par le grand développement de sa branche verticale dont la longueur surpasse sensiblement celle de la branche inférieure. Son angle postéro-ventral, régulièrement arrondi, fait assez nettement saillie vers l'arrière.

Le fragment de tronc en connexion découvert dans le même niveau provient sans aucun doute du même individu que les os isolés décrits ci-dessus (Fig. 12). La colonne vertébrale comporte 15 vertèbres postabdominales. Le squelette caudal axial est composé de quatre éléments (le centrum uro-terminal et trois vertèbres préurales libres). Le centrum uro-terminal, qui est surmonté par un arc neural court dans le prolongement duquel prend place un épural allongé, supporte cinq hypuraux et le parhypural. Le cinquième hypural est surmonté par l'uroneural qui détermine un angle de 140° avec l'axe de la colonne vertébrale. Les neurapophyses et les hémapophyses des trois centra préuraux libres sont allongés pour supporter les rayons antérieurs de chaque lobe de la nageoire caudale.

La nageoire anale semble avoir comporté onze rayons, dont sept ou huit sont à la fois articulés et bifurqués. Son endosquelette comporte huit ptérygiophores.

Bien que les nageoires pelviennes ne soient pas observables, un groupe de six articles élargis provenant d'un rayon pelvien indique que ce poisson était affecté d'un dimorphisme sexuel et que ce fragment de squelette appartenait à un individu mâle.

Le corps et couvert d'écailles cycloïdes relativement petites à la surface desquelles on observe la présence de radii sur les champs antérieur et postérieur.

DISCUSSION

En dépit d'une parenté évidente avec l'espèce *Tarsichthys macrurus* (Agassiz, 1839), la morphologie des écailles de ce poisson fait qu'il n'est pas possible de le rapporter à cette espèce. C'est pourquoi, en raison de sa parenté avec le genre actuel *Tinca* Cuvier, 1817, nous proposons, quoiqu'avec doute, de le rapporter au genre plus ou moins contemporain *Palaeotinca* Obrhelová, 1969, tout en faisant remarquer qu'on ne connaît pas la morphologie des écailles de son espèce type, *P. egeriana* Obrhelová, 1969, du Miocène inférieur des bassins de Sokolov et de Cheb (Bohême, République tchèque). En effet, contrairement à une hypothèse formulée précédemment (Gaudant & Vatsev 2006), la validité du genre *Palaeotinca* Obrhelová, 1969 n'est désormais plus mise en doute.

On notera que le genre *Palaeotinca* Obrhelová, 1969 est également représenté à Aix-en-Provence par des dents pharyngiennes et des otolithes (lapilli), dans le site de Saint-Donat qui appartient au sommet de la Formation d'Aix-en-Provence (Schulz-Mirbach & Reichenbacher 2006).

LES CYPRINIDAE RÉCOLTÉS AU CENTRE COMMERCIAL OUEST

Genre *Protothymallus* Laube, 1901 vel *Varhostichthys* Obrhelová, 1969

Protothymallus sp. vel Varhostichthys sp. (Figs 13; 14)

DESCRIPTION ANATOMIQUE

Lors des travaux de terrassement réalisés en 1981 pour la construction d'un hypermarché du Cen-



Fig. 12. – Palaeotinca? sp. Région postabdominale d'un poisson provenant de l'horizon XIV du chemin du Pin (MNHN.F.AIX228). Échelles : A, 1 cm ; B, 1 mm.

tre commercial ouest, nous avons recueilli deux spécimens incomplets attribuables soit au genre Varhostichthys Obrhelová, 1969, soit à Protothymallus Laube, 1901. Malheureusement, ces deux spécimens sont dépourvus de tête.

Comme le montre le spécimen le plus complet, le corps est élancé. Sa hauteur maximale devait égaler environ un quart de la longueur standard, laquelle était un peu inférieure à 150 mm. La colonne vertébrale se compose de 40 ou 41 vertèbres dont 24 ou 25 constituent la région abdominale (y compris les centra modifiés pour former l'appareil de Weber). Le nombre de vertèbres postabdominales est de 17 sur l'un des spécimens et seulement de 15 sur l'autre. Les centra vertébraux supportent des neurapophyses et des hémapophyses bien développées dont l'extrémité distale atteint, dans la région abdominale, les 2/3 de la distance séparant les parties dorsale et ventrale des centra, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal. Des epineuralia et des epipleuralia sont observables dans la région postabdominale. Les premiers sont également présents dans la région abdominale. Quelques traces de dorsospinalia sont visibles entre les premières neurapophyses abdominales. On remarque en particulier la présence du premier d'entre eux, en forme de lame aplatie dans le plan sagittal, en avant de la neurapophyse portée par le premier centrum abdominal libre. Les côtes pleurales sont au nombre de 15 ou 16 paires. Elles sont très développées puisque, à l'exception de celles situées en arrière des nageoires pelviennes, leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale. En avant de la première paire de côtes pleurales s'observe la



FIG. 13. – Protothymallus sp. vel Varhostichthys sp. Vue générale d'un squelette découvert dans l'horizon IV du Centre commercial ouest. Spécimen MNHN.F.AIX229. Échelle : 1 cm.

paire de parapophyses très développées portées par le quatrième centrum modifié pour constituer l'appareil de Weber.

La nageoire caudale est assez grande puisque sa longueur devait être comprise un peu moins de cinq fois dans la longueur standard. Elle est profondément bifurquée, la longueur de ses lépidotriches axiaux n'excédant pas la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle se compose de 19 rayons principaux, dont 17 bifurqués, en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement, respectivement 9 et 8 rayons marginaux.

La nageoire caudale est soutenue par un squelette caudal axial composé de quatre vertèbres. On distingue à l'arrière le complexe uro-terminal, prolongé par le pleurostyle qui est redressé d'environ 40° par rapport à l'axe longitudinal de la colonne vertébrale. Le complexe uro-terminal supporte ventralement le parhypural et cinq hypuraux. Il est surmonté par un arc neural réduit auquel fait suite un épural unique. En avant du complexe uro-terminal, trois centra préuraux libres portent des neurapophyses et hémapophyses allongées qui sont également plus ou moins élargies pour soutenir les rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale. La nageoire dorsale était probablement insérée un peu en arrière du milieu du corps et légèrement en arrière de la verticale passant par l'origine des pelviennes. Elle débute par deux rayons courts en arrière desquels prend place un long rayon articulé qui est le plus développé de la nageoire et dont la longueur représente approximativement les ¾ de la hauteur maximale du corps. Plus en arrière, on dénombre sept lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale se compose de huit ptérygiophores. À l'exception du premier d'entre eux qui est bifide, les ptérygiophores sont constitués d'un épaississement osseux longitudinal sur lequel prend appui une lamelle osseuse triangulaire disposée dans le plan sagittal.

La nageoire anale occupe une position reculée. Composée de neuf rayons, elle débute par deux rayons courts en arrière desquels prend place un long rayon articulé qui n'est pas bifurqué. La partie postérieure de la nageoire est composée de six (ou sept ?) lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue assez rapidement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale est formé de six ou sept ptérygiophores. Les premiers d'entre

eux, très longs, s'intercalent profondément entre les hémapophyses correspondantes.

Les nageoires pectorales, qui sont composées de 17 rayons, sont insérées en position basse sur le flanc. Elles sont de taille modérée puisque l'extrémité distale de leurs plus longs rayons ne dépasse qu'à peine le milieu de l'espace séparant la base des pectorales de celle des pelviennes.

Les nageoires pelviennes, situées un peu plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales, sont relativement grandes puisque la longueur de leurs rayons les plus développés est approximativement égale à celle des plus longs rayons des pectorales. Elles semblent avoir été constituées de neuf rayons, dont huit à la fois articulés et bifurqués, auxquels s'ajoute dorsalement un très court rayon accolé au rayon non bifurqué.

Les écailles, de type cycloïde, paraissent avoir été relativement grandes. Leur surface porte de nombreux circuli concentriques dont la densité semble avoir été proche de 25 au millimètre. En outre, une douzaine de radii ornent le champ postérieur de l'écaille, alors que le champ antérieur de l'écaille semble en avoir été dépourvu. La ligne latérale est observable dans la région postabdominale. Elle prend place un peu audessus de la colonne vertébrale qu'elle rejoint vers l'avant au niveau des dernières vertèbres abdominales.

Deux dents pharyngiennes isolées du type « en crochet » (« Hakenzahn » de Rutte 1962) ont été recueillies près des débris de la tête du second spécimen (Fig. 14). L'une est une dent postérieure effilée, de forme sigmoïde. La seconde possède une couronne renflée au-dessous de l'area masticatrice qui détermine un angle de 40° avec l'axe de la couronne.

DISCUSSION

L'ensemble des caractères décrits précédemment permet d'affirmer que ces deux fossiles appartiennent bien à la famille des Cyprinidae comme l'indiquent notamment la disposition relative des nageoires, la structure du squelette caudal axial, la possession d'un appareil de Weber dont témoigne la présence des longues parapophyses



Fig. 14. – Protothymallus sp. vel Varhostichthys sp. Dents pharyngiennes provenant de l'horizon IV du Centre commercial ouest. Spécimen MNHN.F.AIX230. Échelle : 1 mm.

en avant de la première paire de côtes pleurales. Au sein de cette famille, la composition de la colonne vertébrale, formée de 24 ou 25 vertèbres abdominales et de 15 à 17 vertèbres postabdominales, conduit à attribuer ces poissons soit au genre Varhostichthys Obrhelová, 1969, soit à Protothymallus Laube, 1901. On notera en effet que les deux spécimens d'Aix-en-Provence possèdent un corps plus élancé que les représentants de l'espèce type Varhostichthys brevis (Agassiz, 1839), de l'Oligocène inférieur de Valeč (Bohême). En effet, la hauteur maximale de leur corps égale environ le quart de la longueur standard alors que, chez Varhostichthys brevis (Agassiz, 1839), elle atteindrait 40 % de celle-ci selon Böhme (2007) et seulement un tiers selon Gaudant (2009). Or, la hauteur maximale du corps est généralement comprise entre 20 et 25 % chez Protothymallus elongatus (Kramberger, 1885), une espèce de Cyprinidae de l'Oligocène de Bohême et de Saxe (Allemagne) qui possède une colonne vertébrale comportant 23-24 vertèbres abdominales et 15-16 postabdominales, et des nageoires dorsale et anale composées respectivement de (9) 10-11 rayons et de 9-10 rayons (Gaudant 2009). Les caractères méristiques de cette espèce sont donc très proches de ceux observés sur les deux spécimens d'Aix-en-Provence. L'absence probable de radii sur le champ antérieur des écailles incite donc à penser que les deux spécimens décrits ci-dessus pourraient être des représentants du genre *Protothymallus* Laube, 1901 car, comme l'a montré Böhme (2007), l'espèce *Varhostichthys brevis* (Agassiz, 1839) possède des écailles dont les champs antérieur et postérieur sont tous deux ornés de radii.

CONCLUSION

La découverte de squelettes plus ou moins complets de Cyprinidae dans au moins quatre sites occupant des positions différentes dans l'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence (environs des Figons, échangeur routier de la Chevalière, chemin du Pin et centre commercial ouest) démontre de façon convaincante l'existence d'arrivées d'eau douce dans le bassin pendant le dépôt de la formation d'Aix-en-Provence dont, par ailleurs, le caractère saumâtre n'est pas contestable, comme en témoigne la malacofaune dans laquelle dominent les potamides, les tympanotonos, les pirenelles et les hydrobies, parfois associés à des formes dulçaquicoles, planorbes et lymnées, comme l'a montré l'étude détaillée de la coupe du chemin du Pin (Gaudant, 1978).

On notera que la mise en évidence de Cyprinidae confirme le message délivré précédemment par l'identification d'un Amiidae (Gaudant 1977) et de grenouilles supposées appartenir aux espèces actuelles « *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 » et « *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 » (Piveteau 1927), parmi les vertébrés fossiles provenant des anciennes plâtrières d'Aix-en-Provence. Elle corrobore en outre les résultats de l'étude isotopique qui avait permis d'interpréter les gypses d'Aix-en-Provence comme le résultat d'une reprécipitation de gypses permo-triasiques mis en solution par les eaux météoriques dans l'arrière-pays (Fontes *et al.* 1980).

Remerciements

L'auteur adresse ses vifs remerciements à André Nel qui lui a communiqué le squelette de *Tarsichthys macrurus* qu'il a découvert au nord-est des Figons, en bordure de la route D17. Il est en outre reconnaissant envers Bettina Reichenbacher, Giorgio Carnevale et Annemarie Ohler qui, par leurs remarques judicieuses, lui ont permis d'apporter d'utiles améliorations au texte original.

L'illustration est due au talent de Joël Dyon.

RÉFÉRENCES

- BÖHME M. 2007. Revision of the cyprinids from the Early Oligocene of the České Středohoří mountains, and the phylogenetic relationships of *Protothymallus* Laube, 1901 (Teleostei, Cyprinidae, Gobioninae). *Sbornik Národního Muzea v Praze* (B) 63 (2-4): 175-194.
- FONTES J.-C., GAUDANT J. & TRUC G. 1980. Données paléoécologiques, teneurs en isotopes lourds et paléohydrologie du bassin gypsifère oligocène d'Aixen-Provence. *Bulletin de la Société géologique de France*, 22 (7): 491-500.
- GAUDANT J. 1977. Additions à l'ichthyofaune stampienne d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône). *Géologie méditerranéenne* 4: 205-210.
- GAUDANT J. 1978. Sur les conditions de gisement de l'ichthyofaune oligocène d'Aix-en-Provence (Bouchesdu-Rhône): Essai de définition d'un modèle paléoécologique et paléogéographique. *Geobios* 11 (3): 393-397.
- GAUDANT J. 2002. Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune des lignites feuilletés oligocènes de Rott, Stößchen am Minderberg et Orsberg (Siebengebirge, Allemagne). *Palaeontographica* (A) 265: 121-177.
- GAUDANT J. 2009. Note complémentaire sur l'ichthyofaune oligocène de Seifhennersdorf (Saxe, Allemagne) et de Varnsdorf, Kundratice, Lbín, Skalice, Knížecí, etc. (Bohême, République tchèque). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 111A: 281-312.
- GAUDANT J. & VATSEV M. 2006. Une ichthyofaune lacustre dans le Miocène moyen du graben de Kjustendil (Bulgarie occidentale). *Geodiversitas* 28 (1): 55-70.
- NURY D. 1988. L'Oligocène de Provence méridionale: stratigraphie – dynamique sédimentaire – reconstitutions paléogéographiques. *Documents du Bureau de Recherches géologiques et minières* 163: 1-411.
- OBRHELOVA N. 1969.— Die Karpfenfische im tschechoslowakischen Süßwassertertiär. *Časopis pro Mineralogii a Geologii* 14 (1): 39-52.
- OBRHELOVA N. 1970. Die Osteologie der Vorläufer von Tinca tinca (Pisces) aus dem Süßwasser der ČSSR. Abhandlungen des staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden 16: 99-209.

- PIVETEAU J. 1927. Études sur quelques amphibiens et reptiles fossiles. *Annales de Paléontologie* 16: 57-97.
 RUTTE E. 1962. — Schlundzähne von Süsswasserfischen. *Palaeontographica* (A), 120: 165-212.
- SCHULZ-MIRBACH T. & REICHENBACHER B. 2006. Reconstruction of Oligocene and Neogene fish faunas – an actualistic study on cypriniform otoliths. *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (2): 283-304.

Soumis le 20 mai 2011 ; accepté le 19 décembre 2011 ; publié le 29 mars 2013.