

***Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. : un nouveau poisson fossile (Teleostei, Gerreidae) de 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

Giorgio CARNEVALE

Dipartimento di Scienze della Terra
Università degli Studi di Torino
Via Valperga Caluso, 35
I-10125 Torino (Italia)
giorgio.carnevale@unito.it

Published on 27 March 2015

urn:lsid:zoobank.org:pub:55BD18B9-F834-42B7-A45D-C6219F82020B

Gaudant J. & Carnevale G. 2015. — *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. : un nouveau poisson fossile (Teleostei, Gerreidae) de l'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France). *Geodiversitas* 37 (1): 109-118. <http://dx.doi.org/10.5252/g2015n1a5>

RÉSUMÉ

Un nouveau genre de poissons percoïdes, représenté par une nouvelle espèce, a été découvert dans l'Oligocène terminal d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône), pendant les fouilles du chemin du Pin. Toutefois les spécimens adultes avaient été initialement confondus avec l'espèce « *Properca* » *beaumonti* (Agassiz, 1836) et les juvéniles avec *Dapalis macrurus* (Agassiz, 1836). Leur réexamen a montré que ces poissons, qui sont décrits ici sous le nom de *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. sont les plus anciens représentants indiscutablement connus des Gerreidae, une famille largement répandue actuellement dans les eaux tropicales.

MOTS CLÉS
Poissons téléostéens,
Gerreidae,
Oligocène,
genre nouveau,
espèce nouvelle.

EXTENDED ABSTRACT

Pharisatichthys aquensis n. gen., n. sp.: a new fossil fish (Teleostei, Gerreidae) from the late Oligocene of Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France).

The latest Oligocene of Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, South France) has yielded articulated skeletons of a new genus and species of a percoid fish belonging to the family Gerreidae. Some of them are adult specimens, whereas numerous juveniles were also found in a separate fossiliferous level of the same outcrop. These specimens are here described as *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp.

The holotype (MNHN.F.AIX231) is a large fish reaching slightly less than 200 mm in body length, whereas the maximum body depth is about 1/3 of the body length.

Its head length equals approximately the body depth. Although it is not excellently preserved, it shows the orbit of moderate size, a rather sharp snout with a terminal mouth characterized by a remarkable development of the ascending process of the premaxillary. The posterior part of the skull roof bears a rather well-developed triangular supraoccipital crest which begins between the posterior part of the frontals; its height is about 25-30% of its length. Other specimens show an entire (spineless) posterior and ventral margin of the preopercle, and a rather long mandible, the length of which is about 2/3 of

the head length. The ventral edge of the dentary is slightly concave, whereas the symphyseal region is curved downwards. Several small conical teeth are present along the anterior part of the alveolar process of the dentary. Although the opercle is not adequately preserved in the available specimens, it is reasonable to conclude that its posterior edge was regularly rounded, without a well-developed spine.

The vertebral column consists of 24 vertebrae, of which 14 are postabdominal. The pleural ribs are moderately elongate. Their five posterior pairs articulate with the parapophyses, the length of which increases progressively backwards. Epineurals are present in the abdominal region.

The caudal fin is deeply forked and consists of 17 principal rays, 15 of which bifurcated. Seven to ten procurrent rays are present in front of its dorsal and ventral lobes. The caudal axial skeleton includes three vertebrae; the uro-terminal complex supports the parhypural plus five hypurals; three robust epurals are present in front of the uroneural. The second preural centrum bears a reduced neural arch and a long haemal spine, whereas the third preural centrum supports completely developed neural and haemal spines. The dorsal fin consists of nine spines and nine or ten rays, the second spine being the longest; it is supported by about 15 pterygiophores. Three supraneurals are present in front of the dorsal pterygiophores. The predorsal formula is 0+0/0+2/1. The anal fin has three spines – the second being both the longest and the most robust – plus six (?) or seven articulated rays, supported by eight pterygiophores. The pectoral fins are incompletely preserved. The pelvic fins, which includes a robust spine, originate slightly behind the base of the pectorals. The body is covered with relatively large cycloid scales. A sheath of scales is visible at the base of the dorsal fin. The lateral line is gently arched above the vertebral column.

In spite of the relative incompleteness of the studied material, the Oligocene material of fossil fishes from Aix-en-Provence referred herein to *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. exhibits a set of features that unquestionably supports its assignment to the family Gerreidae. Such assignment is justified by the physiognomy of the body, the skeletal configuration, as well as the meristic characters and especially by the presence of a large subtriangular lachrymal with entire margin, premaxilla with greatly elongate and slender ascending process coalesced with the articular process, caudal fin deeply forked and containing 17 (1+8/7+1) principal caudal-fin rays, and dorsal fin with nine spines and a sheath of large scales along its base. *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. differs from all the gerreid genera in having a unique combination of features, including a peculiar predorsal formula (0+0/0+2/ vs 0/0+2/2/, 0/0/0+2/ or 0/0+0/2/), five autogenous hypurals in the caudal skeleton, three anal-fin spines, preopercle with entire posterior margin, 14 caudal vertebrae, nine well-developed dorsal-fin spines, and absence of interhaemal cone, the latter representing a modification of the anterior portion of the first anal-fin pterygiophore for the insertion of the posterior portion of the swimbladder.

The fossil gerreids from Aix-en-Provence are the oldest undisputed occurrence of this family although otoliths of this family are also present in the Lower Miocene of South France and of New Zealand, whereas skeletal remains are known from the lower Miocene of the Upper Bhuban Formation, Surma Group, Mizoram, India.

KEY WORDS

Fishes,
Teleostei,
Gerreidae,
Oligocene,
new genus,
new species.

INTRODUCTION

L'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence est connu depuis fort longtemps pour ses poissons fossiles, notamment depuis Blainville (1818) et Agassiz (1833-1844). Le matériel qu'ils étudièrent provenait alors des carrières de gypse de la partie supérieure de la « Formation d'Aix-en-Provence » (Nury 1988). Toutefois, d'autres affleurements fossilifères à poissons ont été découverts depuis, à la faveur des travaux de construction du Centre commercial Ouest, situé à la base de cette formation, et un peu au-dessous des Plâtrières à proximité du lieu-dit « La Chevalière ». En outre, des fouilles réalisées il y a plusieurs décennies sur le site d'une maison qui était alors en construction à l'angle du chemin du Pin et de l'avenue Philippe Solari, à Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône) ont permis la découverte de poissons percoïdes appartenant à la famille des Gerreidae. Ces poissons n'avaient cependant pas été initialement recon-

nus comme tels car André Pharisat, qui avait découvert ces poissons à plusieurs niveaux (couches n°2, n°5 et n°18, cf. Pharisat 1978: fig. 1) les avait confondus avec l'espèce "*Properca*" *beaumonti* (Agassiz, 1836) [= *Beaumontoperca beaumonti* (Agassiz, 1836) (Gaudant 2000)]. On notera ici que la couche n°5 de Pharisat correspond à notre horizon fossilifère X, situé 5 mm au-dessous de la base du niveau fossilifère n°IX (Gaudant 1978: tableau 1), lequel n'avait livré qu'un seul autre squelette de poissons appartenant à l'espèce *Eolates aquensis* (Gaudant, 1977). La couche n°18 d'André Pharisat, située environ 1,25 mètre plus bas n'avait pas été explorée lors des fouilles réalisées sur ce site par l'un de nous (JG). Par ailleurs un nouvel examen nous a montré que les alevins recueillis dans l'horizon fossilifère XI – lesquels avaient été initialement confondus (Gaudant 1978) avec l'espèce *Dapalis macrurus* (Agassiz, 1836) –, sont en réalité des représentants de cette nouvelle espèce de poissons percoïdes.



FIG. 1. — *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. Vue générale de l'holotype MNHN.FAIX231. Échelle : 2 cm.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Adultes

MNHN.FAIX231 ; MC-P-2013-01-01 à 06.

Juveniles

MNHN.FAIX314, 316, 317, 319, 320, 321, 322, 323, 327, 329, 330, 333, 334.

ABRÉVIATIONS

MC-P Musée Cuvier, Montbéliard, collection de Paléontologie ;
MNHN.F Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, collection de Paléontologie.

SYSTÉMATIQUE

Genus *Pharisatichthys* n. gen.

Pharisatichthys aquensis n. sp.
(Figs 1-8)

HOLOTYPE. — Spécimen MNHN.FAIX231.

GISEMENT TYPE. — Chemin du Pin, Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône).

ÂGE. — Formation d'Aix-en-Provence (Oligocène terminal).

ORIGINE DU NOM GÉNÉRIQUE. — Le genre est dédié à M. André Pharisat, découvreur de l'holotype et des spécimens conservés au Musée Cuvier de Montbéliard.

ORIGINE DU NOM SPÉCIFIQUE. — De Aquae Sextiae, nom latin d'Aix-en-Provence.

DIAGNOSE. — Gerreidae d'assez grande taille (longueur standard pouvant atteindre environ 200 mm). Corps allongé dont la hauteur maximale du corps égale chez les adultes environ le tiers de la longueur standard. Supraoccipital en forme de lame allongée. Prémamaxillaire à processus ascendant très long. Grand lacrymal à bord latéral lisse et préopercule à contour postéro-ventral entier. Colonne vertébrale composée de 24 vertèbres, dont 14 postabdominales. Squelette caudal axial comportant cinq hypurales autogènes. Nageoire caudale fourchue. Nageoire dorsale continue ; 9 épines et 9-10 rayons. Formule prédorsale 0+0/0+2/1/. Nageoire anale comportant 3 épines et 6 (?) -7 rayons. Corps couvert d'écaillures cycloïdes.

REMARQUE

On notera que l'identification de Gerreidae dans l'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence vient renforcer le caractère tropical de cette ichthyofaune, déjà suggéré par la présence de *Dapalis minutus* (Blainville, 1818), d'*Eolates aquensis* (Gaudant, 1977), de *Paralebias cephalotes* (Agassiz, 1839), un Poeciliidae à affinités africaines apparenté à des poissons actuels du Kenya, de Tanzanie et de Madagascar (Gaudant 2013), et de *Lepidocottus aries* (Agassiz, 1839), une espèce qui est considérée comme un membre de la famille des Butidae, proche des Eleotridae (Gierl *et al.* 2013).

ALEVINS DE *PHARISATICHTHYS AQUENSIS* N. GEN., N. SP.

Quelques centimètres au-dessous de l'horizon fossilifère X du site du Chemin du Pin, l'horizon n°XI a livré des alevins appartenant à trois espèces et genres différents de poissons téléostéens, dont *Mugil princeps* Agassiz, 1844 et *Lates aquensis* (Gaudant, 1977). Toutefois, les plus abondants appartiennent à la même espèce que l'individu adulte recue-

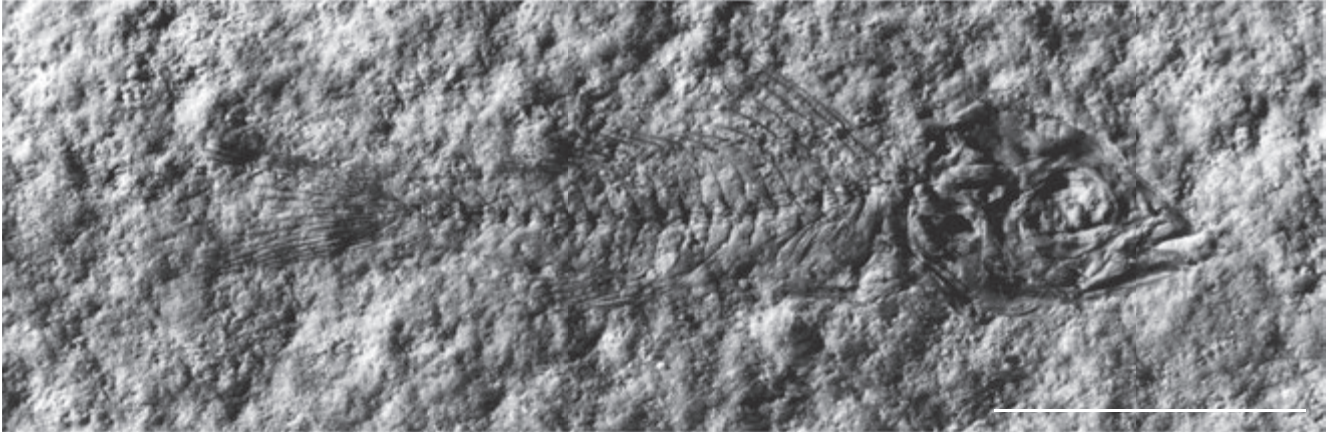


FIG. 2. — *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp., alevin, spécimen MNHN.F.AIX314. Échelle : 5 mm.



FIG. 3. — *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. Vue générale du spécimen MC-P-2013-01-01. Échelle : 1 cm.

illi quelques centimètres plus haut (Fig. 2). Ils avaient été initialement (Gaudant 1978) confondus avec des représentants de l'espèce *Dapalis macrurus* (Agassiz, 1836), dont ils diffèrent toutefois par la possession d'une nageoire dorsale comportant 9 épines au lieu de 8. Sur certains spécimens, il est en outre possible d'observer le grand développement du processus ascendant du prémaxillaire qui est comparable à celui observé sur le spécimen MNHN.F.AIX231. Ces alevins ont une longueur standard comprise entre 9 et 20 mm, la plupart des spécimens ayant une longueur comprise entre 10 et 15 mm.

La composition de la colonne vertébrale et celle des nageoires dorsale et anale étant identiques à celles du spécimen adulte de l'horizon fossilifère X, ces alevins peuvent être considérés comme appartenant à la même espèce que celui-ci.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

Le grand spécimen, découvert par André Pharissat dans sa couche n°5, est un poisson au corps oblong et comprimé latéralement dont la hauteur maximale du corps égale $\frac{1}{3}$ de la longueur standard (MNHN.F.AIX231 ; Fig. 1). La contre-empreinte de sa région caudale a été également recueillie. Ses mensurations sont présentées dans le Tableau 1.

Un spécimen plus petit ayant une longueur standard de 63 mm (MC-P-2013-01-01 ; Fig. 3), ainsi qu'une tête et plusieurs fragments, ont également été découverts dans la couche n°18 d'André Pharissat. La face interne d'un lacrymal est observable sur ce spécimen. C'est un os de forme générale subtriangulaire dont le contour n'est orné d'aucune épine (Fig. 4).

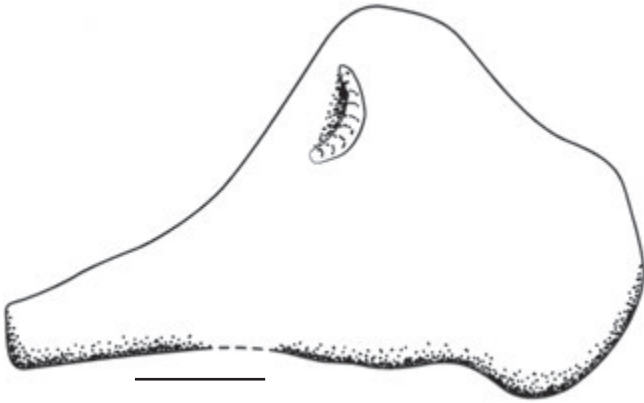


FIG. 4. — *Pharisatichys aquensis* n. gen., n. sp. Face interne du lacrymal gauche du spécimen MC-P-2013-01-01. Échelle : 1 mm.

TABLEAU 1. — Mensurations en mm des deux adultes complets de *Pharisatichys aquensis* n. gen, nov. sp. (les pourcentages par rapport à la longueur standard sont indiqués entre parenthèses).

	MNHN.F. AIX231	MC-P- 2013-01-01
Longueur totale	~240	80
Longueur standard	~194	63
Hauteur maximale du corps	65 (33,5%)	20 (31,7%)
Longueur de la tête	~70 (36,0%)	21 (33,3%)
Distance antédorsale	74 (38,1%)	25 (39,6%)
Distance antéanale	135 (69,5%)	41,5 (65,8%)
Distance antépectorale	—	22,5 (35,7%)
Distance antépelvienne	~90 (46,3%)	24,5 (38,8%)
Longueur de la dorsale (2e épine)	38 (19,6%)	13 (20,6%)
Longueur de l'anale (2e épine)	32,5 (16,7%)	12,5 (19,8%)
Longueur des pectorales	—	—
Longueur des pelviennes	~27 (13,9%)	9 (14,3%)
Longueur basale de la dorsale	89,5(46,1%)	28,5 (45,2%)
Longueur basale de l'anale	28,5 (14,6%)	8,5 (13,4%)
Longueur du pédicule caudal	32 (16,4%)	~11 (17,4%)
Hauteur du pédicule caudal	22 (11,3%)	7,5 (11,9%)

LA TÊTE

La tête du spécimen MNHN.F.AIX231, dont la longueur égale approximativement la hauteur maximale du corps, est assez médiocrement conservée. Le museau est pointu. L'orbite est de taille moyenne, son diamètre horizontal mesurant environ un tiers de la longueur de la tête. La bouche est terminale. La partie antérieure des mâchoires est malencontreusement détruite. Il est toutefois possible d'observer le grand développement du processus ascendant du prémaxillaire (Fig. 5), dont l'extrémité distale atteint la partie antérieure de l'orbite. Cela montre que la bouche était fortement protractile et qu'elle s'ouvrait alors vers le bas. Le toit crânien est surmonté dans sa partie postérieure par une forte crête supraoccipitale qui débute entre les frontaux, approximativement au-dessus du milieu de l'orbite. Sa hauteur égale 25 à 30 % de sa longueur.

Plusieurs des spécimens découverts par André Pharisat dans sa couche n°18 sont conservés au Musée Cuvier de Montbéliard. Ils permettent d'ajouter des informations anatomiques complémentaires. Ainsi, une tête et l'avant d'un tronc (MC-P-

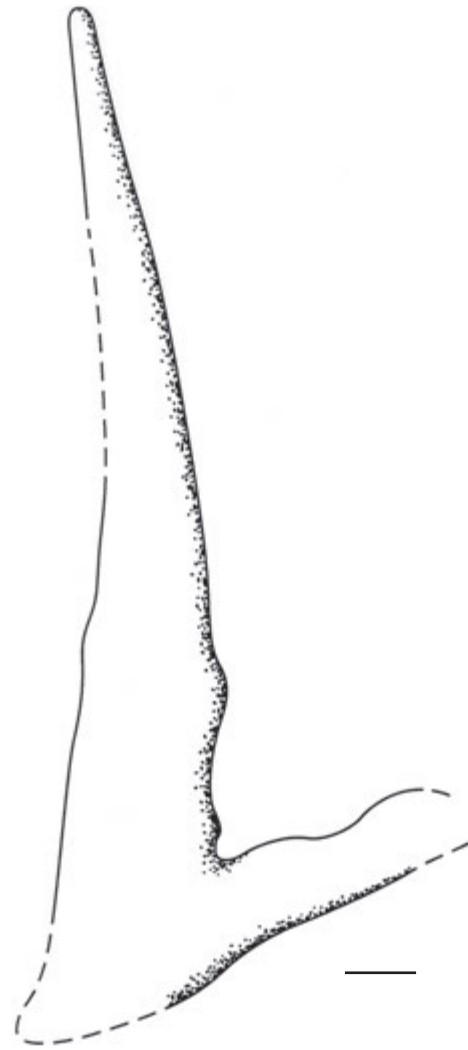


FIG. 5. — *Pharisatichys aquensis* n. gen., n. sp. Prémamaxillaire de l'holotype MNHN.F.AIX231, montrant le très grand développement du processus ascendant. Échelle : 2 mm.

2013-01-02 ; Fig. 6) permet d'observer la crête supraoccipitale allongée, en forme de lame, qui débute approximativement au-dessus du milieu de l'orbite. Le prémaxillaire est remarquable par le très grand développement de son processus ascendant, qui pénétrait probablement à l'intérieur de la partie antérieure des frontaux, laquelle devait être évidée. Le processus alvéolaire de l'os était sensiblement plus court que le processus ascendant. Le maxillaire est un os relativement allongé, caractérisé par un processus dorsal de taille modérée. Son état de conservation insuffisant ne permet pas d'observer la taille et la morphologie de sa crête postéro-latérale. La mandibule, qui s'articule avec le crâne sous la moitié postérieure de l'orbite, est relativement grande puisque sa longueur égale les $\frac{2}{3}$ de la longueur de la tête pour une hauteur maximale qui est à peine supérieure au quart de sa longueur. Le bord ventral du dentaire est faiblement concave. Sa région symphysaire est légèrement recourbée vers le bas. On y observe plusieurs pores du canal mandibulaire. La partie antérieure de son processus alvéolaire porte quelques petites dents coniques.

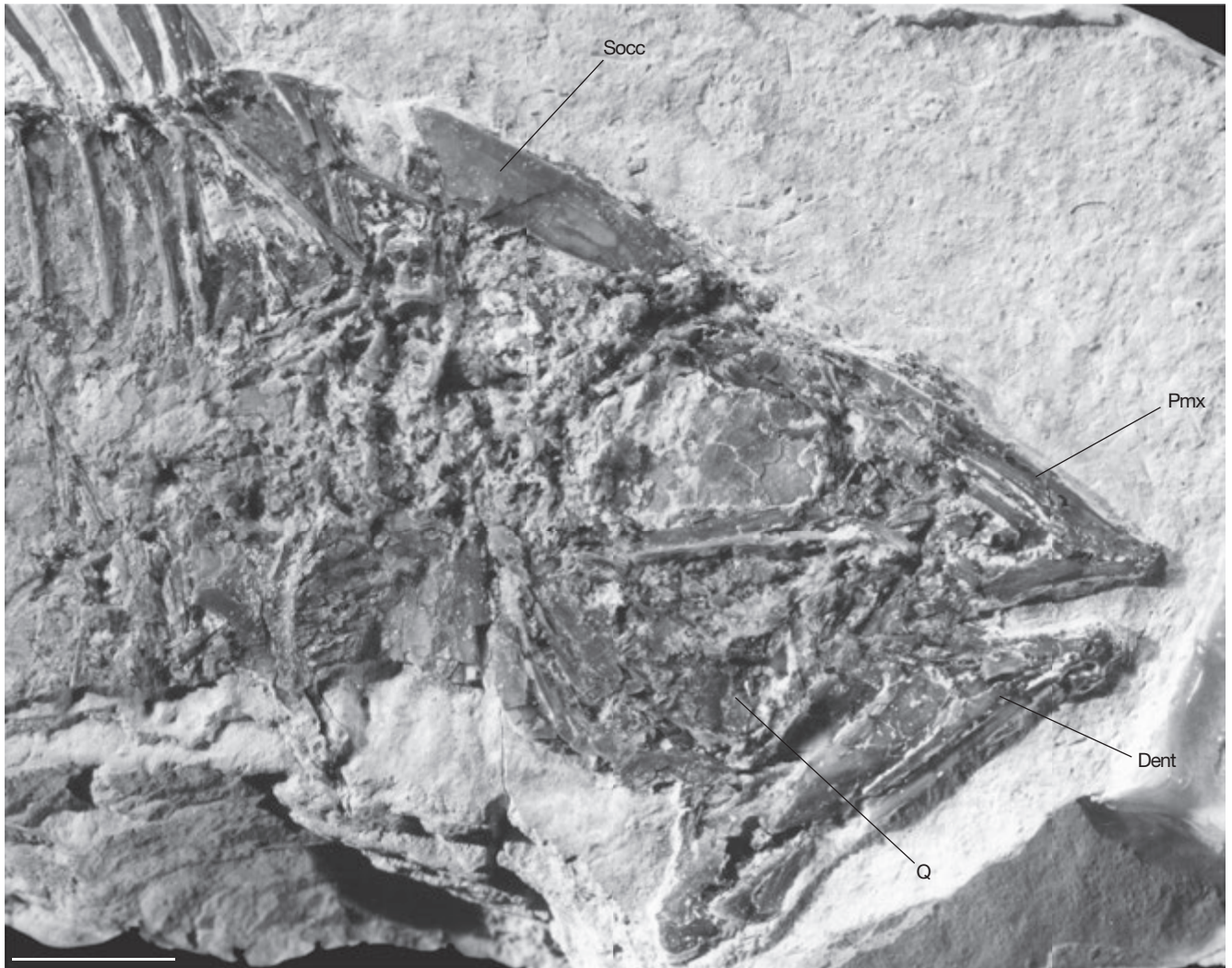


FIG. 6. — *Pharisatichtys aquensis* n. gen., n. sp. Tête du spécimen MC-P-2013-01-02. Abréviations : **Dent**, dentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Q**, carré ; **Socc**, crête supraoccipitale. Échelle : 5 mm.

Le préopercule, qui est partiellement conservé sous forme d'empreinte, devait posséder un contour postéro-ventral entier, dépourvu d'épines, comme celui du spécimen MC-P-2013-01-06 (Fig. 7). Bien que l'opercule ne soit jamais correctement fossilisé, le spécimen MC-P-2013-01-02 permet d'observer que son contour postérieur, régulièrement arrondi, était dépourvu d'épine.

LE CORPS

La colonne vertébrale du spécimen MNHN.F.AIX231 comprend 24 vertèbres dont 14 constituent la région postabdominale. Les centra supportent des neurapophyses rectilignes relativement courtes. Il n'a pas été possible de déterminer le nombre de paires de côtes pleurales, qui sont de longueur modérée, et dont les dernières sont insérées à l'extrémité de parapophyses de longueur croissante.

Sur le second spécimen entier (MC-P-2013-01-01), découvert par André Pharisat dans sa couche n°18, la hauteur maximale du corps égale $\frac{1}{3}$ de la longueur standard (cf. Tabl. 1). Sa colonne vertébrale comporte 24 vertèbres,

dont 14 postabdominales. Les cinq dernières paires de côtes pleurales s'articulent à l'extrémité de parapophyses de plus en plus longues. Des epineuralia sont présents dans la région abdominale à partir de la troisième vertèbre.

Nageoire caudale

La nageoire caudale du spécimen MNHN.F.AIX231 est profondément fourchue, la longueur de ses rayons axiaux mesurant un peu moins de la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle comporte 17 rayons principaux, dont 15 sont à la fois articulés et bifurqués. Sept à dix rayons marginaux sont présents en avant de chaque lobe.

Trois vertèbres constituent le squelette caudal axial (Fig. 8). Postérieurement, prend place le complexe uro-terminal (PU 1+U 1), qui supporte ventralement le parhypural (PHy), long et relativement étroit, dont la largeur est comprise environ 5,5 fois dans la longueur, et cinq hypuraux autogènes. Le lobe inférieur de la nageoire caudale est soutenu par les deux premiers hypuraux. Le premier d'entre eux (Hy 1),

triangulaire, a une largeur qui égale environ les $\frac{2}{5}$ de la longueur. Le second hypural (Hy 2) est relativement long et étroit. Trois hypuraux soutiennent le lobe supérieur de la nageoire caudale. Le plus inférieur (Hy 3) est également long et étroit, sa largeur étant comprise environ six fois dans sa longueur. Au-dessus prend place un hypural triangulaire (Hy 4) dont la largeur maximale égale pratiquement les $\frac{2}{3}$ de la longueur. Enfin, le cinquième hypural (Hy 5), très étroit, s'intercale entre l'hypural précédent et l'uroneural (Un), très robuste, qui détermine avec l'axe de la colonne vertébrale un angle de 130° . Trois épuraux robustes (Ep 1-3) prennent place en avant de l'uroneural. Le centrum préural libre postérieur (PU 2) supporte dorsalement un arc neural réduit et, ventralement, une longue hémapophyse autogène qui supporte les deux premiers rayons principaux bifurqués du lobe ventral. Le centrum préural libre antérieur (PU 3) supporte de très longues neurapophyse et hémapophyse qui soutiennent les rayons marginaux des deux lobes de la nageoire caudale.

Nageoire dorsale

La nageoire dorsale du spécimen MNHN.F.AIX231 est constituée d'une partie épineuse formée de neuf épines, dont la seconde est la plus longue. Sa longueur égale 58 % de la hauteur maximale du corps et 19,6 % de la longueur standard. La longueur des épines suivantes diminue progressivement vers l'arrière au point que celle de la neuvième égale seulement les $\frac{3}{5}$ de celle de la seconde. Dix rayons articulés et bifurqués constituent la partie postérieure de la nageoire. La longueur des premiers d'entre eux est un peu supérieure à celle de la dernière épine. Son endosquelette est incomplètement observable. Deux supraneuraux dont l'extrémité distale est élargie sont visibles en avant du premier ptérygiophore de la dorsale.

Comme celle du fossile précédent, la nageoire dorsale du spécimen MC-P-2013-01-01 comporte neuf épines (la seconde étant la plus longue : elle mesure 65 % de la hauteur maximale du corps et 20,6 % de la longueur standard), mais on n'y dénombre que neuf rayons. Elle est soutenue par 15 ptérygiophores en avant desquels prennent place trois supraneuraux accolés l'un contre l'autre, dont l'extrémité distale en forme de crochet est élargie. Deux d'entre eux s'intercalent entre les deux premières neurapophyses vertébrales et le troisième prend place, ainsi que le ptérygiophore antérieur, entre les deuxième et la troisième neurapophyses. La formule prédorsale (Ahlstrom *et al.* 1976; Johnson 1984) est donc $0+0/0+2/1/$.

Nageoire anale

La nageoire anale du spécimen MNHN.F.AIX231 comporte trois épines. La première est très courte tandis que la seconde, qui est à la fois la plus longue et très robuste, a une longueur égale à 50 % de la hauteur maximale du corps (16,7 % de la longueur standard). En arrière des épines prennent place sept rayons dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. L'endosquelette est composé de huit ptérygiophores. Le premier d'entre eux, très robuste,

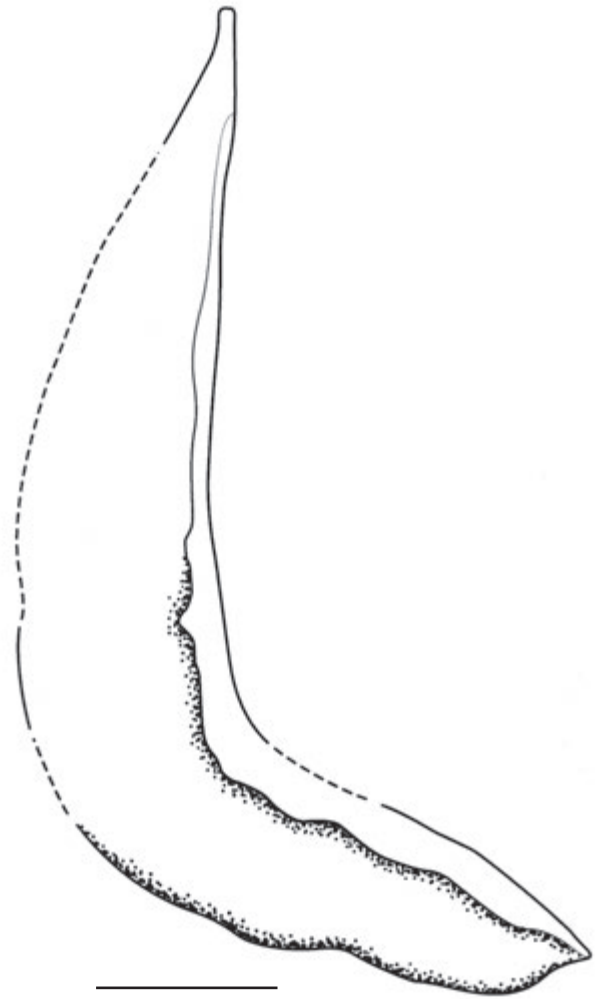


FIG. 7. — *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. Préopercule droit du spécimen MC-P-2013-01-06. Échelle : 2 mm.

qui est comprimé antéro-postérieurement, s'articulait avec l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale.

La nageoire anale du spécimen MC-P-2013-01-01, qui débute par trois épines, comporte au moins six rayons. La longueur de la plus longue épine égale 62,5 % de la hauteur maximale du corps (19,8 % de la longueur standard). De l'endosquelette de cette nageoire, seul le ptérygiophore antérieur est bien conservé. Il s'articulait avec l'extrémité distale de l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale.

Nageoires pectorales et pelviennes

Les nageoires pectorales du spécimen MNHN.F.AIX231 ne sont pas fossilisées. Celles du spécimen MC-P-2013-01-01 le sont de façon très incomplète, ce qui ne permet pas de connaître leur composition. Ses nageoires pelviennes sont insérées un peu en arrière de la verticale passant par la base des pectorales. Elles possèdent une épine très robuste dont la longueur dépasse 80 % de celle de la plus longue épine anale. Ce pourcentage égale environ 70 % chez le spécimen MC-P-2013-01-01.

Écailles

Le corps du spécimen MNHN.F.AIX231 est couvert d'écailles cycloïdes caduques relativement grandes dont le champ antérieur porte généralement quatre radii disposés en éventail, comme on peut le constater un peu en avant du lobe ventral de la nageoire caudale. Un fourreau d'écailles est visible à la base de la nageoire dorsale. La ligne latérale est tout entière située au-dessus de la colonne vertébrale.

ANALYSE TAXONOMIQUE

La description anatomique des squelettes articulés découverts à Aix-en-Provence, sur le site du Chemin du Pin a permis de montrer que ceux-ci diffèrent indubitablement de l'autre poisson percoïde de grande taille connu dans l'Oligocène d'Aix-en-Provence : *Beaumontoperca beaumonti* (Agassiz, 1836), dont la découverte d'une otolithe (sagitta), préservée in situ sur une tête découverte par André Pharissat à proximité du Chemin du Pin, a permis à Bettina Reichenbacher (comm. pers.) de constater qu'elle présente des caractères de Moronidae. Ils diffèrent en outre des autres poissons percoïdes primitifs connus à l'état fossile dans l'Oligocène d'Aix-en-Provence (Gaudant 1977 ; 1987).

En dépit du caractère imparfait du matériel, l'analyse morpho-anatomique des spécimens étudiés a révélé un nombre de caractères qui permettent de les attribuer à la famille des Gerreidae.

Les Gerreidae constituent une famille de poissons percomorphes connus sous le nom de « mojarras », qui est couramment définie par un ensemble de caractères dont aucun n'est apomorphe pour cette famille. Une étude d'ensemble des Gerreidae n'a encore jamais été réalisée et les limites et la composition de cette famille font l'objet d'importants débats (cf. Chen *et al.* 2007). Néanmoins, la forme générale du corps, la configuration du squelette et les caractères méristiques sont très utiles pour identifier ces poissons. L'ensemble des caractères ostéologiques décrits ci-dessus soutient de façon indubitable leur placement dans cette famille, notamment la possession d'une crête supraoccipitale bien développée, d'un grand lacrymal subtriangulaire à bord entier, d'un prémaxillaire possédant un très long processus ascendant élané coalescent avec le processus articulaire, d'une nageoire caudale profondément fourchue comportant 17 (I+8/7+I) rayons principaux, et d'une nageoire dorsale ayant neuf épines et présentant le long de sa base un fourreau de grandes écailles (cf. Gregory 1933 ; Johnson 1978 ; Rosen & Patterson 1990 ; Gilmore & Greenfield 2002).

La famille des Gerreidae comporte sept genres vivants (*Diapterus* Ranzani, 1840 ; *Eucinostomus* Baird & Girard in Baird, 1855 ; *Eugerres* Jordan & Evermann, 1927 ; *Gerres* Quoy & Gaimard, 1824 ; *Parequuuula* Steindachner, 1879 ; *Pentaprion* Bleeker, 1850 et *Ulaema* Jordan & Evermann in Jordan, 1895) et plus de cinquante espèces. Ces poissons, qui sont extrêmement tolérants aux conditions hypo-

hyperhalines, habitent les eaux côtières de la zone circumtropicale. Ils sont particulièrement abondants dans les baies peu profondes, les estuaires, les lagunes côtières et pénètrent dans les eaux douces (Chen *et al.* 2007). En raison de l'importante plasticité morphologique d'un grand nombre d'espèces, la taxonomie intrafamiliale, a été abondamment discutée (Matheson & McEachran 1984 ; Deckert & Greenfield 1987 ; Iwatsuki *et al.* 2007, 2012). Au sein des Gerreidae, les fossiles d'Aix-en-Provence montrent une combinaison unique de caractères qui justifie de les considérer comme les représentants d'un genre nouveau en raison de la possession d'une formule prédorsale unique : 0+0/0+2/ vs 0/0+2/2/, 0/0/0+2/ or 0/0+0/2/ (cf. Johnson 1984 ; Iwatsuki *et al.* 1998, 2012 ; Iwatsuki & Heemstra 2001). Ils sont caractérisés en outre par la possession d'un squelette caudal comportant cinq hypuraux autogènes, une condition qu'ils partagent au moins avec *Pentaprion* (Tiwari & Bannikov 2001), alors que les genres *Diapterus*, *Eucinostomus*, *Eugerres* et *Gerres* sont caractérisés par la fusion des hypuraux 1+2 et 3+4 (Fujita 1990 ; De La Cruz Agüero 2013). Les fossiles étudiés dans le présent article diffèrent également de *Pentaprion* et d'*Ulaema* car ils possèdent trois contre, respectivement, cinq/six ou deux épines anales. Ils se distinguent en outre à la fois d'*Eucinostomus* par l'absence du soit-disant « cône interhémal », une modification de la partie antérieure du premier ptérygiophore anal pour l'insertion de l'extrémité postérieure de la vessie natatoire (Picciolo 1960 ; Parmentier *et al.* 2011), et de *Diapterus* et d'*Eugerres* en ayant à la fois un bord postérieur du préopercule entier et non épineux, des épines dorsales bien développées et 10 contre 15-18 rayons à la dorsale, et enfin six (au lieu de 14-18) rayons à l'anale (Iwatsuki *et al.* 2012).

Les Gerreidae oligocènes d'Aix-en-Provence constituent la plus ancienne occurrence indiscutable de cette famille à l'état fossile. Bannikov (2008) a tenté de rapporter aux Gerreidae l'espèce éocène du Monte Bolca *Aspesiperca ruffoi* Bannikov, 2008 en se fondant sur une combinaison de caractères plésiomorphes de Percoïdes. Toutefois, le genre *Aspesiperca* Bannikov, 2008 diffère nettement de tous les autres Gerreidae par son prémaxillaire ayant un processus ascendant relativement court et des processus ascendant et articulaire relativement courts et séparés et une crête supraoccipitale très basse. Tout particulièrement, la morphologie du prémaxillaire permet d'éliminer la possibilité que ce fossile soit un représentant de la famille des Gerreidae, qui est définie par la coalescence du processus articulaire avec le très long processus ascendant (Rosen & Patterson 1990). L'espèce oligocène *Gerres massalongoi* Bassani, 1889, de Chiavon (Nord-Est de l'Italie), décrite par Bassani (1889) est basée sur un seul spécimen imparfaitement conservé, ce qui rend extrêmement problématique l'interprétation de ses affinités (Woodward 1901). La seule évidence squelettique indiscutable d'un Gerreidae fossile autre que celui qui fait l'objet de cet article est *Pentaprion sahnii*, de la Upper Bhuban Formation, Surma Group (Miocène inférieur), de l'État de Mizoram, en Inde (Tiwari & Bannikov 2001).

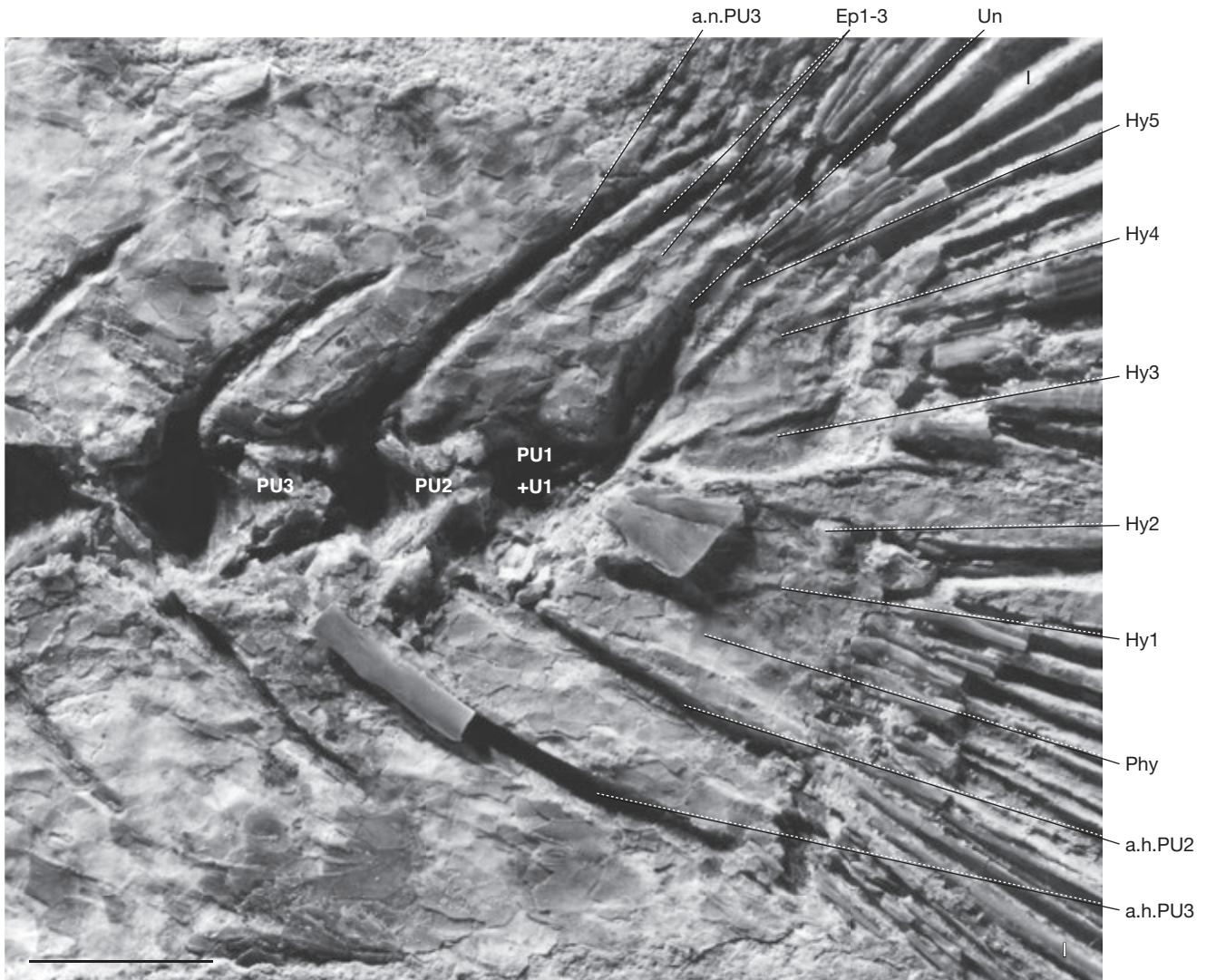


FIG. 8. — *Pharisatichthys aquensis* n. gen., n. sp. : squelette caudal axial de l'holotype MNHN.FAIX231. Abréviations : **a.h.PU2**, hémaphyse portée par le centrum préural libre postérieur ; **a.h.PU3**, hémaphyse portée par l'avant-dernier centrum préural libre ; **a.n.PU3**, neuropophyse portée par l'avant-dernier centrum préural libre ; **Ep1-3**, épuraux ; **Hy1-5**, hypuraux ; **Phy**, parhypural ; **PU1+U1**, centrum uro-terminal ; **PU2**, centrum préural libre postérieur ; **PU3**, avant-dernier centrum préural libre ; **Un**, uroneural ; **I**, rayon principal non bifurqué. Échelle : 5 mm.

Les plus anciennes otolithes de cette famille remontent également au Miocène inférieur, à la fois dans le Sud de la France (Reichenbacher & Cappetta 1999) et en Nouvelle-Zélande (Grenfell 1984), et plusieurs espèces actuelles sont connues depuis le Miocène et le Pliocène (Nolf & Stringer 1992; Carnevale *et al.* 2011).

Remerciements

Les auteurs remercient Denis Serrette et Joël Dyon, qui ont préparé l'illustration du présent article. Ils sont en outre redevables envers les deux rapporteurs, Bettina Reichenbacher et Louis Taverner pour leurs remarques judicieuses.

Les recherches de Giorgio Carnevale ont bénéficié des subventions ex-60 % 2012 de l'Università degli Studi di Torino.

RÉFÉRENCES

- AGASSIZ L. 1833-1844. — *Recherches sur les poissons fossiles*. Petit-pierre, Neuchâtel, 5 vol.
- AHLSTROM E. H., BUTLER J. L. & SUMIDA B. Y. 1976. — Pelagic stromateid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic. *Bulletin of Marine Science* 26: 285-402.
- BANNIKOV A. F. 2008. — A new genus and species of percoid fish from the Eocene of Bolca in Northern Italy, a putative mojarra (Perciformes, Gerreidae). *Studi e Ricerche sui Giacimenti terziari di Bolca* 12: 45-55.
- BASSANI F. 1889. — Ricerche sui pesci fossili di Chiavò (Strati di Sotzka – Miocene inferiore). *Atti della Reale Accademia delle Scienze fisiche e matematiche di Napoli* (2) 3: 1-104.
- BLAINVILLE H. D. DE 1818. — Poissons fossiles, in *Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle appliquée aux Arts*, 27: 310-395.
- CARNEVALE G., LANDINI W., RAGAINI L., DI CELMA C. & CANTALAMESSA G. 2011. — Taphonomic and palaeoecological

- analyses (molluscs and fishes) of the Sua Member condensed shellbed, Upper Onzole Formation (Early Pliocene, Ecuador). *Palaios* 26: 160-172.
- CHEN W. J., RUIZ-CARUS R. & ORTI G. 2007. — Relationships among four genera mojarras (Teleostei : Perciformes : Gerreidae) from the western Atlantic and their tentative placement among percomorph fishes. *Journal of Fish Biology* 70 (Supplement B): 202-218.
- DECKERT G. D. & GREENFIELD D. W. 1987. — A review of the Western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia* 1987: 182-194.
- DE LA CRUZ AGÜERO J. 2013. — The caudal skeleton of mojarras from genus *Eucinostomus* (Perciformes: Gerreidae) and related species. *Journal of Ichthyology* 53: 994-1006.
- FUJITA K. 1990. — *The Caudal Skeleton of Teleostean Fishes*. Tokai University Press, Tokyo, 1-897.
- 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 (Bouches-du-Rhône) : Essai de définition d'un modèle paléocéologique et paléogéographique. *Geobios* 11 (3): 393-397.
- GAUDANT J. 1987. — Sur la présence de Chandidae (Poissons téléostéens, Percoidei) dans le Cénozoïque européen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 304 (II): 1249-1252.
- GAUDANT J. 2000. — Nouvelles observations sur quelques Percoidei (Poissons téléostéens) des eaux douces et saumâtres du Cénozoïque européen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 217 (2): 199-244.
- GAUDANT J. 2013. — Occurrence of poeciliid fishes (Teleostei, Cyprinodontiformes) in the European Oligo-Miocene : the genus *Paralebias* nov. gen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 267 (2): 215-222.
- GIERL C., REICHENBACHER B., GAUDANT J., ERPENBECK D. & PHARISAT A. 2013. — An extraordinary gobioid fish fossil from Southern France. *Plos One* 8: e64117.
- GILMORE R. J. JR. & GREENFIELD D. W. 2002. — Gerreidae, in CARPENTER K. E. (ed.), *The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic*. Volume 3. *Bony Fishes, part 2 (Opistognathidae to Molidae), Sea Turtles and Marine Mammals*. FAO, Rome: 1506-1521.
- GREGORY W. K. 1933. — Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. *Transactions of the American Philosophical Society* 23: 75-481.
- GRENFELL H. R. 1984. — Early Miocene teleost otoliths from Parengarenga Harbour, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 27: 51-96.
- IWATSUKI Y. & HEEMSTRA P. C. 2001. — *Gerres phaiya*: new species of gerreid fish (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) from India, with comments on *Gerres poietti* and the *Gerres erythrourus* complex. *Copeia* 2001: 1043-1049.
- IWATSUKI Y., KIMURA S. & YOSHINO T. 1998. — Redescription of *Gerres erythrourus* (Bloch, 1791), a senior synonym of *G. abbreviatus* Bleeker, 1850 (Teleostei:Perciformes: Gerreidae). *Copeia* 1998: 165-172.
- IWATSUKI Y., KIMURA S. & YOSHINO T. 2007. — A review of the *Gerres subfasciatus* complex from the Indo-West Pacific, with three new species (Perciformes: Gerreidae). *Ichthyological Research* 54: 168-185.
- IWATSUKI Y., POGONOSKI J. J. & LAST P. 2012. — Revision of the genus *Parequula* (Pisces: Gerreidae) with a new species from southwestern Australia. *Zootaxa* 3425: 42-54.
- JOHNSON G.D. 1978. — *Development of Fishes of the Mid-Atlantic Bight: an Atlas of Egg, Larval and Juvenile Stages*. Volume IV. *Carangidae through Ephippidae*. Fish and Wildlife Service, US Department of the Interior, Washington: 1-314.
- JOHNSON G. D. 1984. — Percoidei: development and relationships., in MOSER H. G., RICHARDS W. J., COHEN D. M., FAHAY M. P., KENDALL JR. A. W. & RICHARDSON S. L. (eds), *Ontogeny and Systematics of Fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication* 1: 464-498.
- MATHESON R. E. & MCEACHRAN J. D. 1984. — Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces, Gerreidae): preliminary studies of external morphology. *Copeia* 1984: 893-902.
- NOLF D. & STRINGER G. L. 1992. — Neogene Paleontology in the northern Dominican Republic. 14. Otoliths of teleostean fishes. *Bulletins of American Paleontology* 102: 41-81.
- NURY D. 1988. — L'Oligocène de Provence méridionale : stratigraphie – dynamique sédimentaire – reconstitutions paléogéographiques. *Documents du Bureau de Recherches géologiques et minières* 163: 1-411.
- PARMENTIER E., MANN K. & MANN D. 2011. — Hearing and morphological specializations of the mojarra (*Eucinostomus argenteus*). *The Journal of Experimental Biology* 214: 2697-2701.
- PHARISAT A. 1978. Observations sur la faune paléoichthyologique du Stampien d'Aix-en-Provence (Résultats partiels de fouilles de 1974-1975). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle du Pays de Montbéliard* 1978 (Trentenaire): 44-69.
- PICCILO A. 1960. — The development of the anterior interhaemal cone of *Eucinostomus argenteus* Baird and Girard. *Copeia* 1960: 70, 71.
- REICHENBACHER B. & CAPPETTA H. 1999. — First evidence of an early Miocene marine teleostean fish fauna (otoliths) from La Paillade (Montpellier, France). *Palaeovertebrata* 28 (1): 1-46.
- ROSEN D. E. & PATTERSON 1990. — On Müller's and Cuvier's concepts of pharyngognaths and labyrinth fishes and the classification of percomorph fishes, with an atlas of percomorph dorsal gill arches. *American Museum Novitates* 2983: 1-57.
- TIWARI R. P. & BANNIKOV A. F. 2001. — Early Miocene marine fishes from the Surma Group, Mizoram, India. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria* 25: 11-26.
- WOODWARD A. S. 1901. — *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*. British Museum (Natural History), London, vol. IV: 1-638.

Soumis le 11 avril 2014;
 accepté le 21 octobre 2014;
 Publié le 27 mars 2015.